

新疆乌伦古湖浮游植物群落对季节性环境变化的响应与演替机制

赵 巍^{1,2}, 普文森¹, 生绪冉¹, 宋 聘¹, 王 乐¹, 霍堂斌^{1**}, 都 雪^{1,3**}

(1: 中国水产科学研究院黑龙江水产研究所, 寒地水域水生生物保护与生态修复重点实验室, 哈尔滨 150010)

(2: 大连海洋大学海洋科技与环境学院, 大连 116023)

(3: 四川农业大学动物科技学院, 成都 611130)

摘 要: 浮游植物作为水生生态系统的初级生产者, 反映了水体的生态结构和功能状态。干旱湖泊水体循环结构多变, 浮游植物群落对环境变化尤为敏感。本研究从不同季节的种类组成、多样性、优势种及种间联结多个方面, 探讨了乌伦古湖浮游植物群落对季节性环境变化的响应与演替机制。于 2019 年 5 月(春季)、7 月(夏季)和 10 月(秋季)对新疆乌伦古湖进行了浮游植物群落结构及演替特征的调查, 在 28 个采样点共鉴定出浮游植物 161 种, 隶属 7 门 73 属, 其中春季、夏季和秋季分别检出 85 种、49 种和 149 种。微小四角藻(*Tetraëdron minimum*)为三季的共同优势种, 春季以湖生卵囊藻(*Oocystis lacustis*)和尖针杆藻(*Synedra acus*)为绝对优势, 夏季则为水华束丝藻(*Aphanizomenon flos-aquae*)和马索卵囊藻(*Oocystis marssonii*), 秋季优势种为环游浮鞘丝藻(*Planktolyngbya circumcreta*)和水华束丝藻。种间联结特征显示, 春秋两季的优势种呈显著正联结, 而夏季则呈显著负联结。浮游植物多样性表现为春季>秋季>夏季。非度量多维尺度分析(NMDS)和置换多元方差分析(PERMANOVA)结果表明, 不同季节的藻类群落组成存在显著差异($P < 0.001$)。多元回归分析(MRM)显示, 水温(WT)、透明度(SD)和硝酸盐氮($\text{NO}_3\text{-N}$)对群落异质性有正向影响, 而高锰酸盐指数(CODMn)则为负向影响。此外, 群落结构与马索卵囊藻、微小四角藻、微囊藻(*Microcystis* sp.)和角星鼓藻(*Staurostrum* sp.)的丰度密切相关。总之, 乌伦古湖的浮游植物群落在季节性环境变化和种间相互作用的影响下表现出稳定的演替模式。本研究为干旱湖泊浮游植物的环境响应及种间关联性提供了重要的生态学依据。

关键词: 浮游植物; 群落结构; 优势度; 种间联结; 乌伦古湖

Response and Succession Mechanisms of Phytoplankton Communities to Seasonal Environmental Changes in Lake Ulungur, Xinjiang

ZHAO Wei^{1,2}, PU Wenmiao¹, Sheng Xuran¹, SONG Dan¹, WANG Le¹, HUO Tangbin^{1**} & DU Xue^{1,3**}

(1: Key Laboratory of Aquatic Organism Protection and Ecological Restoration in Cold Waters, Heilongjiang River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Harbin 150010)

(2: College of Marine Science and Environment, Dalian Ocean University, Dalian 116023)

(3: College of Animal Science and Technology, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130)

* 2024-10-15 收稿; 2025-12-13 收修稿。

国家重点研发计划项目(2019YFD0900605)、国家自然科学基金项目(31802298)和农业财政专项(西北地区重点水域渔业资源与环境调查)项目联合资助。

** 通讯作者: E-mail: beautyduxue@sina.com

Abstract: Phytoplankton, as primary producers in aquatic ecosystems, reflect the ecological structure and functional status of water bodies. The water circulation structure of arid lakes is highly variable, making phytoplankton communities particularly sensitive to environmental changes. This study explored the response and successional mechanism of phytoplankton communities in Ulungur Lake to seasonal environmental changes, examining factors such as species composition, diversity, dominant species, and interspecific interactions across different seasons. Phytoplankton community structure and successional characteristics were surveyed in Ulungur Lake, Xinjiang, during May (spring), July (summer), and October (autumn) of 2019. Phytoplankton community structure and successional characteristics were surveyed in Ulungur Lake, Xinjiang, during May (spring), July (summer), and October (autumn) of 2019. A total of 161 phytoplankton species from 73 genera and 7 phyla were identified across 28 sampling sites, with 85, 49, and 149 species detected in spring, summer, and autumn, respectively. *Tetraëdron minimum* was the dominant species common to all three seasons. The absolute dominant species in spring were *Oocystis lacustis* and *Synedra acus*, while *Aphanizomenon flos-aquae* and *Oocystis marssonii* dominated in summer, and *Planktolyngbya circumcreta* and *Aphanizomenon flos-aquae* dominated in autumn. The interspecies association characteristics showed significant positive associations among dominant species in spring and autumn, while significant negative associations were observed in summer. Phytoplankton diversity was highest in spring, followed by autumn and summer. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) and permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) indicated significant differences in phytoplankton community composition across the three seasons ($P < 0.001$). Multiple regression on distance matrices (MRM) analysis revealed that water temperature (WT), transparency (SD), and nitrate nitrogen ($\text{NO}_3\text{-N}$) positively influenced community heterogeneity, while the permanganate index (COD_{Mn}) had a negative effect. Additionally, the community structure was closely related to the abundance of *Oocystis marssonii*, *Tetraëdron minimum*, *Microcystis* sp., and *Staurastrum* sp. Overall, the phytoplankton community in Lake Ulungur exhibited stable succession patterns under the influence of seasonal environmental changes and interspecies interactions. This study provides essential ecological insights into the response of phytoplankton in arid lakes to environmental factors and interspecies relationships.

Key words: phytoplankton; community structure; dominance; interspecies associations; Lake Ulungur

浮游植物是水域生态系统的基础组成部分，在食物链与食物网中发挥着关键作用。浮游植物的种类构成、生物量和多样性直接反映了水生态系统的结构与功能^[1]。浮游植物群落的时空变迁和演替受多种环境因素影响，这些因素不仅决定了它们的分布和丰度，还深刻影响了群落结构^[2]。物种间关联性研究是生态学的重要研究方向，深入探讨物种如何通过相互作用影响群落结构和生态系统功能。例如，研究常绿阔叶林和马尾松等植被的种间关联，可以为当地生态恢复与保护提供建议^[3-4]，对湖泊浮游动物群落联结性的研究，可以评估湖泊生态并为生物多样性保护提供基础^[5]。这些研究展现了物种在不同生境中形成的繁杂互动关系，包括相互吸引和排斥的特性^[6-7]。这些互动关系可分为正相关和负相关两类。正相关意味着某些物种的存在或丰度增加能促进其他物种的生长或繁殖。负相关指物种间的竞争、捕食或寄生等互动会抑制对方的生长或繁殖。因而，研究浮游植物群落结构和物种间关联性，有助于深入理解生态系统的特征和动态变化^[8]，揭示不同物种在生态系统中的相互作用、分布模式和共存机制^[9]。

水温、光照、营养盐浓度等环境因素在不同季节的变化直接影响浮游植物的群落结构^[10]。研究季节性变化有助于预测环境因素变化对浮游植物群落的潜在影响。例如，春季浮游植物的爆发通常与温度升高和营养盐浓度增加相关，而夏秋季节则可能因温度和光照的变化导致不同的群落动态^[11-13]。这种预测能力对评估和管理湖泊生态系统的反应至关重要。通过分析不同季节的浮游植物群落特征，可以识别季节性污染

源或环境压力,并帮助制定针对性的生态恢复与管理策略^[14-15]。研究季节性变化对浮游植物群落的影响,例如温度升高和降水变化对浮游植物生长及群落结构的影响^[16-17],这些研究能够评估气候变化对湖泊生态系统的潜在威胁,并为应对气候变化提供科学依据。

当前,针对浮游植物群落结构所展开的研究,多聚焦于南方地区的湖泊。我国北方地区纬度较高,气候寒冷且干燥,季节温差颇为显著,全年降水量也相对稀少。有关北方干旱区内陆湖泊在这种环境条件下浮游植物群落的变化,相关研究还较为匮乏。新疆的淡水湖泊不仅是重要的水资源和生物栖息地,还具备航运、旅游、供水和灌溉等多重功能。这些湖泊在防汛抗旱、维系气候平衡和保护生物多样性等生态系统功能上具有重要意义^[18],为社会经济的可持续发展提供了关键的生态支撑。乌伦古湖位于新疆准噶尔盆地北部,是中国十大淡水湖之一,也是北疆最大的内陆湖之一,它位于古尔班通古特沙漠与阿勒泰山绿洲之间,形成了关键的生态屏障,对维持当地生态系统稳定和保护生物多样性发挥了重要作用^[19]。乌伦古湖是典型的内陆干旱型湖泊,蒸发量远大于降水量,导致湖水中盐分不断积累。研究这种湖泊的化学组成对于资源开发具有重要意义。此外,湖泊的极端环境有助于深入了解生物的生态适应性及演替进化机制^[20]。然而,21世纪初,流域内水资源的多度开发、部分工业企业的废水直排,以及城镇和农村污水处理设施建设滞后,加上畜禽养殖、水产养殖和农业种植的无序发展,导致大量污染物进入乌伦古湖,水质明显恶化^[21-22]。尽管近年来采取了一系列整治举措,乌伦古湖水质有所改善,但仍需进一步研究和监测。

本研究旨在分析乌伦古湖不同季节浮游植物群落的种类组成、多样性、优势种及种间联结的差异,探究其关键影响因素,更系统和全面地揭示不同季节环境变化对浮游植物的影响机制。本研究为乌伦古湖水环境的综合整治及生态恢复提供理论依据,并为内陆干旱型湖泊的监管与可持续发展提供理论支撑与技术保障。本研究假设,乌伦古湖浮游植物群落的结构和多样性在春、夏、秋三个季节之间会存在显著的差异。另外,浮游植物种间的联结关系可能随着季节和环境的变化而发生显著变化,不同季节的环境条件变化,可能会导致种间联结的模式有所不同,呈现出不同的强度或方向。环境因素会在不同季节对浮游植物群落产生不同的影响。

1 材料与方法

1.1 研究区域

乌伦古湖(46°51'N~47°25'N,87°02'E~87°35'E)位于新疆维吾尔自治区阿勒泰地区福海县。湖泊的平均水深为15m,总面积为927 km²,蓄水量约为77.4×10⁸m³。该地区属于温带干旱气候,降雨量少,蒸发量大,导致气候干燥和水资源短缺。湖区周围的自然环境以草原、戈壁和荒漠为主,植被稀疏,生态系统较为脆弱。此外,该湖泊由于长期受到人类活动的影响,包括农业用水、牧业放牧和工业污染等,水质和生态系统面临一定压力。湖泊流域内的污染源包括城市污水排放、农业肥料流失以及工业废水等,这些外源污染对湖泊的生态健康造成了影响^[19,22]。

1.2 浮游植物的采集与鉴定

在2019年5月(春季),7月(夏季)和10月(秋季),我们分别在乌伦古湖采集了浮游植物样本。采样点的设置应具备代表性,覆盖湖泊不同区域的浮游植物群落,包括湖心区、近岸区和水体的不同深度。此外,采样点应根据水文特征(如水流、温度、溶解氧等)和环境因素(如光照、营养盐浓度等)进行选择,以确保反映浮游植物在不同环境条件下的分布特征。共设置了28个采样点(图1)。使用有机玻璃采水器采集1L混合水样后,立即在现场用鲁哥氏液固定样本。将浮游植物样品带回实验室后,在暗处静置约48小时,然后通过虹吸法浓缩至30 mL。浮游植物的种类鉴定和细胞计数依照先前的方法^[23-25]进行,使用面积为20 mm×20 mm、容量为0.1 mL的浮游植物计数框,在光学显微镜下完成鉴定和计数。计数时,

将浓缩液摇匀，立即取 0.1 mL 样品放入计数框中进行全片计数，细胞数需在 400 个以上。每升水样中的细胞数量 (cells/L) 根据细胞浓缩倍数进行换算^[26]。生物量的计算参照《淡水浮游生物研究方法》^[23]：依据藻类的形状选择最为接近的几何形状，测量长度、高度、直径等必要参数，随后根据体积公式计算体积。浮游植物生物量通过适当的体积公式将丰度转化为生物量，假设其比重是 1.0，即生物量等于丰度与各自体积平均湿重的乘积^[27]。

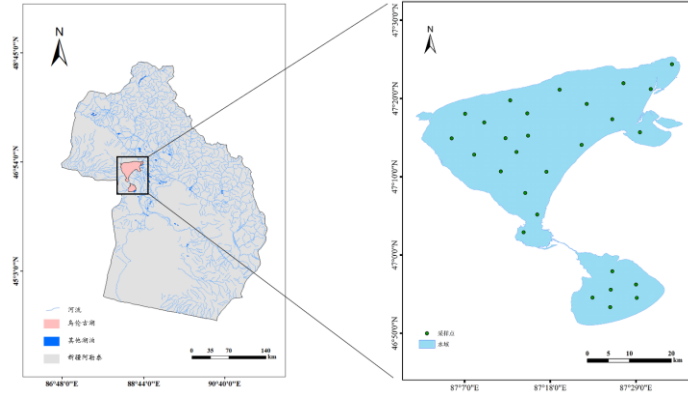


图 1 乌伦古湖采样点分布示意图

Fig. 1 Distribution diagram of sampling points in Lake Ulungur

1.3 水体理化因子分析

采集浮游植物样品的同时，现场使用多参数水质分析仪 (YSI Professional Plus) 测定水温 (WT, °C)、溶氧 (DO, mg/L)、pH 和电导率 (EC, μS/cm)；使用便携式测深仪 (SM-5 型) 测量水深 (WD, m)；使用塞氏盘测量水体透明度 (SD, m)。水体中的总氮 (TN, mg/L)、总磷 (TP, mg/L)、氨氮 (NH₄⁺-N, mg/L)、硝酸盐氮 (NO₃⁻-N, mg/L)、亚硝酸盐氮 (NO₂⁻-N, mg/L)、可溶性磷酸盐 (PO₄³⁻-P, mg/L)、高锰酸盐指数 (COD_{Mn}, mg/L) 均依据《水和废水监测分析方法》^[28]进行测定。其中，TP 浓度采用钼酸铵分光光度法测定；TN 浓度通过碱性过硫酸钾-紫外分光光度法测定；NH₄⁺-N 浓度采用纳氏试剂比色法测定；NO₃⁻-N 浓度用紫外分光光度法测定；NO₂⁻-N 浓度通过重氮耦合分光光度法测定；PO₄³⁻-P 浓度采用钼锑抗分光光度法测定。

1.4 数据处理及分析

1.4.1 Manaughton 优势度指数 (Y) 计算不同季节浮游植物的 Manaughton 优势度指数 (Y) ^[29]，其计算公式为：

$$Y_i = P_i \times f_i$$

其中， P_i 指第 i 种浮游植物丰度在总浮游植物丰度中所占的比例， f_i 表示第 i 种在各采样点的出现频率。当 $Y \geq 0.02$ 时，该物被认定为优势种。

1.4.2 α 多样性指数计算 计算 Shannon-Wiener 多样性指数 (H')、Simpson 多样性指数 (λ)、Pielou 均匀度指数 (J) 等相关指标能够对浮游植物群落物种的多样性予以衡量^[30]，具体的计算方式如下：

$$(1) H' = -\sum_{i=1}^S P_i \times \ln P_i$$

$$(2) \lambda = 1 / \sum_{i=1}^S P_i^2$$

$$(3) J = H' / \ln S$$

其中, P_i 同上指第 i 种浮游植物丰度比例, S 为群落中浮游植物的总种数。

1.4.3 统计分析 采用单因素方差分析 (one-way analysis of variance, ANOVA) 比较不同季节的理化因子、浮游植物密度、生物量和多样性指标的差异, 并进行 Duncan 多重比较。对于不满足 ANOVA 条件的因子, 采用 Wilcoxon 非参数检验。物种间总体关联性和成对物种间联结的测度分别采用 Schluter 的方差比率法 (VR) 和 Spearman 秩相关系数法^[5,31]。VR 值用于判断物种间的正相关或负相关, 统计量 W 用于检验 VR 值是否偏离 1。Spearman 秩相关系数用于测定不同优势藻类间的种间联结。以优势藻种为节点, 种间联结测度为边, 构建优势藻种联结网络, 以反映优势种间的相关性。 β 多样性方面, 通过非度量多维尺度 (Non-metric multidimensional scaling, NMDS) 法对三个季节浮游植物群落组成的差异进行降维可视化, 并采用置换多元方差分析 (permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA) 进行显著性检验。

基于相似或距离矩阵的多元回归 (multiple regression on (dis)similarity matrices, MRM) 用于探究影响三个季节总体及各季节内部的浮游植物组成相似性的关键环境因子和优势种丰度。将理化因子及优势种丰度作为自变量, 浮游植物组成数据作为响应变量, 并在进行 MRM 分析之前, 先计算现有解释变量间的 Spearman 相关性, 剔除共线性较强的变量, 以更好评估其对三季湖泊浮游植物组成相似性的影响。进行两次 MRM 分析, 在第一次分析中剔除影响不显著的变量, 第二次分析则仅保留显著影响群落相似性的变量。

所有数据整理、优势度计算和总体关联性计算均在 Excel 2021 中完成; 单因素方差分析和 Wilcoxon 非参数检验使用了 R 语言中的 car、ggpubr、coffice 包。不同季节 α 、 β 多样性的计算与可视化使用了 R 语言中的 vegan 和 ggplot2 包。优势种的 Spearman 相关性热图及秩相关系数计算使用了 R 语言中的 GGally 和 Hmisc 包, 优势种网络联结图则由 Gephi 软件绘制。MRM 分析使用了 R 语言中的 Hmisc、MuMIn 和 ecodist 包^[32]。

2 结果与分析

2.1 水体理化因子季节变化

乌伦古湖水体理化因子在不同季节间存在差异 (图 2)。水温、透明度、pH、总氮、可溶性磷酸盐、氨氮、硝酸盐氮和高锰酸盐指数等理化因子在三个季节均表现出显著差异 ($P < 0.05$)。其中, 水温、pH 值和总氮在夏季最高, 春季最低 ($P < 0.05$); 高锰酸盐指数在秋季最高、夏季最低 ($P < 0.001$); 透明度和硝酸盐氮从春季到秋季逐渐降低 ($P < 0.001$), 而可溶性磷酸盐和氨氮则逐渐升高 ($P < 0.05$)。电导率和溶氧在春季显著高于夏季和秋季 ($P < 0.01$), 而总磷在春季显著低于夏季和秋季 ($P < 0.001$)。乌伦古湖水深在三个季节间无显著性差异 ($P > 0.05$)。

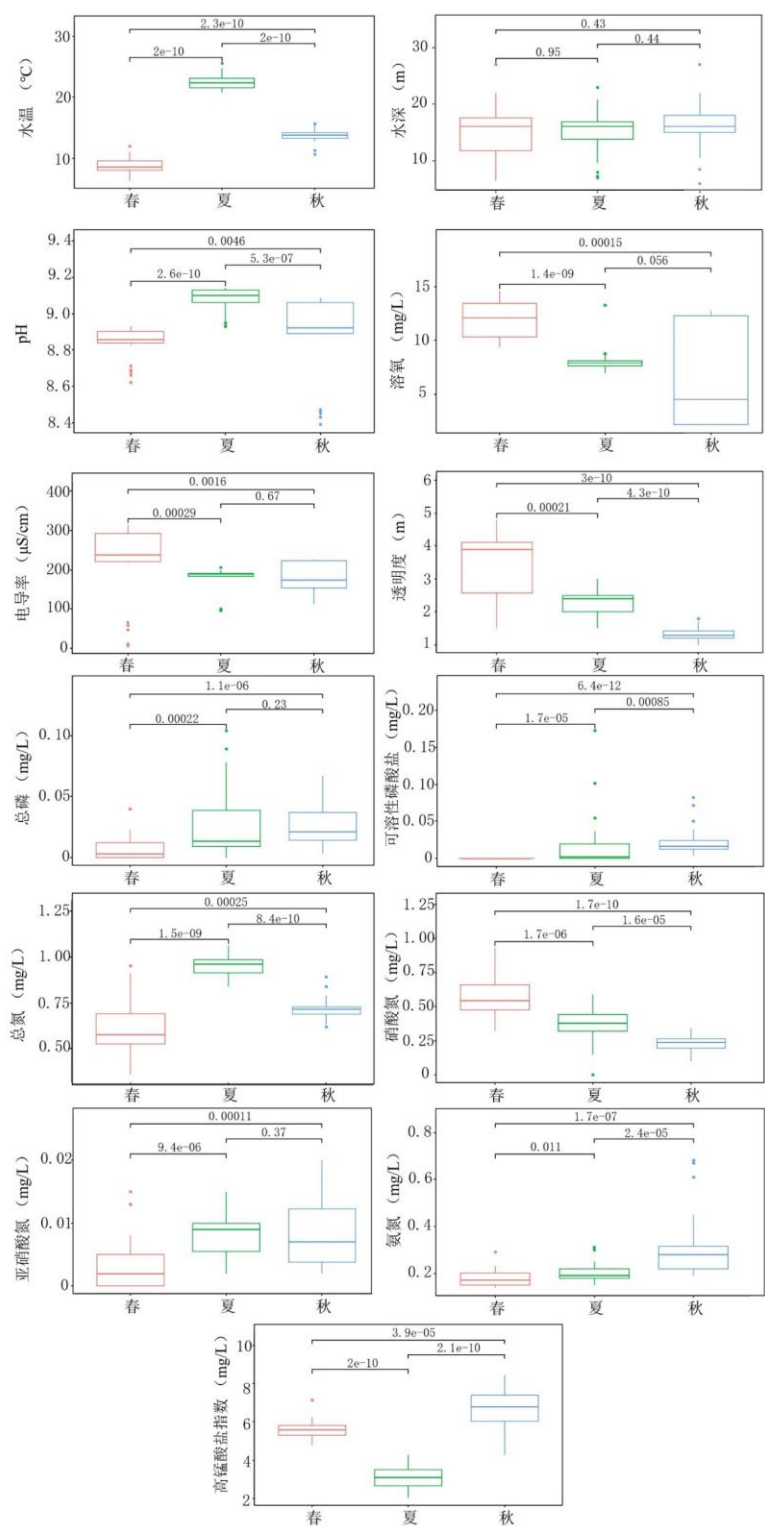


图2 乌伦古湖水体理化因子季节变化

Fig. 2 Seasonal variation of environmental factors in Lake Ulungur

2.2 浮游植物群落结构的季节性变化

在2019年乌伦古湖的三个季节中,共鉴定出浮游植物7门73属161种。其中,硅藻门(Bacillariophyta)种类最多,共21属67种,占总种类数的41.61%;其次是绿藻门(Chlorophyta),有32属66种,占40.99%;蓝藻门(Cyanophyta)有12属17种,占10.56%;裸藻门(Euglenophyta)、隐藻门(Cryptophyta)、甲藻门(Pyrrophyta)和金藻门(Chrysophyta)的种类较少,共占6.83%。在三个季节中,秋季的物种数量最多,共7门71属149种,其次是春季(7门52属85种),夏季的物种数量最少(6门31属49种)。

浮游植物密度在不同季节中呈现递增的趋势,从春季到秋季逐渐增加。秋季的平均密度最高,为 155.89×10^4 cells/L,夏季次之,为 21.89×10^4 cells/L,春季最低,为 1.31×10^4 cells/L。三个季节间的密度差异显著(图3a, $P < 0.01$)。春季绿藻占53.4%,硅藻占26.5%,蓝藻占12.3%;夏季绿藻占50.5%,蓝藻占43.8%;秋季蓝藻占60.5%,绿藻占29.2%。绿藻的比例随时间下降,而蓝藻比例上升(图4a)。各季节的生物量也存在显著差异(图3b, $P < 0.01$),且季节变化趋势与密度一致。秋季的平均生物量最高,为0.446 mg/L,显著高于其他两个季节。夏季生物量为0.106 mg/L,春季最低,为0.014 mg/L。绿藻的生物量在这期间始终占据优势(图4b)。

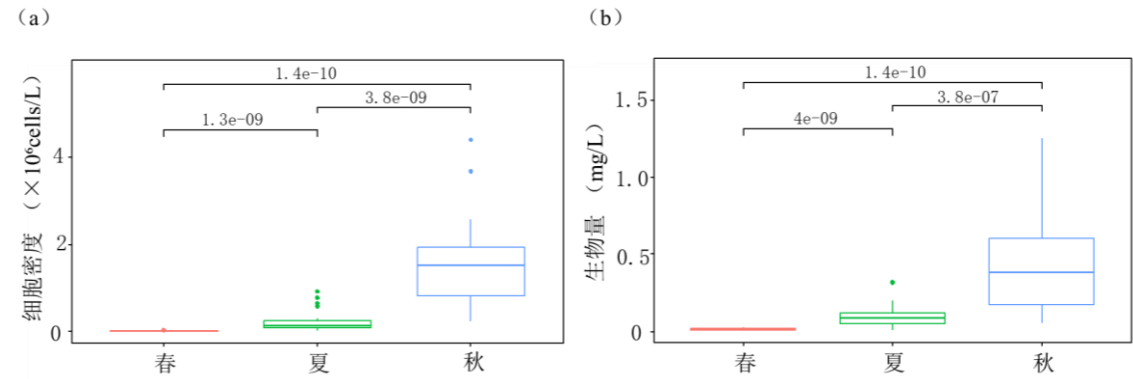


图3 乌伦古湖三季浮游植物密度(a)和生物量(b)的季节动态

Fig. 3 Seasonal dynamics of phytoplankton density (a) and biomass (b) in Lake Ulungur

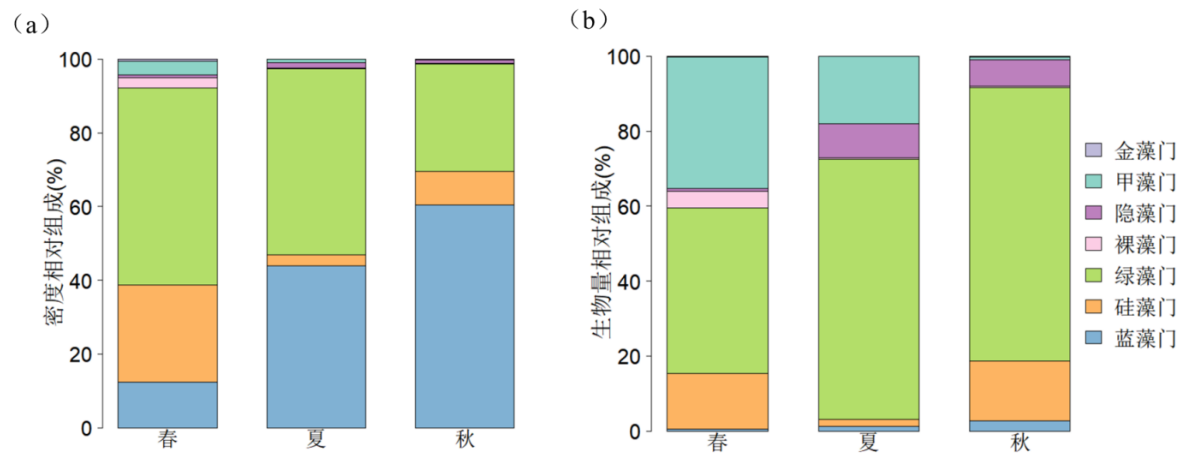


图4 乌伦古湖三季浮游植物密度(a)和生物量(b)的相对组成情况

Fig. 4 Relative composition of phytoplankton density (a) and biomass (b) in Lake Ulungur across three seasons

2.3 浮游植物优势种及其种间联系

在乌伦古湖的三个季节中，共有 18 个浮游植物优势种 ($Y \geq 0.02$)。虽然这些优势种的数量在各季节之间较为相似，但其组成发生了显著变化 (表 1)。微小四角藻 (*Tetraëdron minimum*) 在三个季节中均为主要优势种，优势度 (Y) 均在 0.080 以上。游丝藻 (*Planctonema lauterbornii*) 和湖生卵囊藻 (*Oocystis lacustis*) 在春夏季节均为优势种；小转板藻 (*Mougeotia parvula*) 在春季和秋季为优势种；水华束丝藻 (*Aphanizomenon flos-aquae*) 则在夏季和秋季为主要优势种。此外，湖生卵囊藻是春季优势度最高的藻种，夏季优势度最高的藻种为微小四角藻，而秋季优势度最高藻种则为环离浮鞘丝藻 (*Planktolynghya circumcreta*)。

表 1 乌伦古湖三季浮游植物优势种及其优势度

Tab. 1 Dominant species and dominance of phytoplankton in Lake Ulungur across three seasons						
门 phylum	优势种 dominant species	指代简写	2019 年春	2019 年夏	2019 年秋	
蓝藻 Cyanophyta	水华束丝藻 <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	Af	-	0.067	0.047	
	环离浮鞘丝藻 <i>Planktolynghya circumcreta</i>	Pc	-	-	0.325	
	蓝纤维藻 <i>Dactylococcopsis</i> sp.	Ds	-	-	0.036	
	微囊藻 <i>Microcystis</i> sp.	Ms	-	-	0.029	
硅藻 Bacillariophyta	梅尼小环藻 <i>Cyclotella meneghiniana</i>	Cm	0.042	-	-	
	绒毛平板藻 <i>Tabellaria flocculosa</i>	Tf	0.041	-	-	
	尖针杆藻 <i>Synedra acus</i>	Sa	0.061	-	0.026	
绿藻 Chlorophyta	湖生卵囊藻 <i>Oocystis lacustis</i>	Ol	0.170	0.045	-	
	微小四角藻 <i>Tetraëdron minimum</i>	Tm	0.089	0.218	0.114	
	短棘盘星藻 <i>Pediastrum boryanum</i>	Pb	0.021	-	-	
	长形蹄形藻 <i>Kirchneriella elongata</i>	Ke	-	0.047	-	
	马索卵囊藻 <i>Oocystis marssonii</i>	Om	-	0.056	-	
	波吉卵囊藻 <i>Oocystis borgei</i>	Ob	-	0.036	-	
	角星鼓藻 <i>Staurostrum</i> sp.	Ss	-	0.023	-	
	长刺顶棘藻 <i>Lagerheimiella longiseta</i>	Ll	-	0.025	-	
	游丝藻 <i>Planctonema lauterbornii</i>	Pl	0.024	0.049	-	
	小转板藻 <i>Mougeotia parvula</i>	Mp	0.024	-	0.027	
甲藻 Pyrrophyta	佩氏拟多甲藻 <i>Peridiniopsis penardii</i>	Pp	0.025	-	-	

“-”表示该物种在相应季节为非优势种

乌伦古湖春季和秋季的优势种间总体关联性的方差比率 (VR 值) 均大于 1，表明在独立零假设条件下，优势种藻类群落间存在正关联性；而夏季的方差比率小于 1，表明优势种藻类群落之间存在负关联性。统计值 W 的检验结果表明，三个季节的 W 值均大于 $X^2_{0.05}$ ，说明在乌伦古湖的三个季节中，优势藻类种群之间都存在较强的联结效应，群落结构稳定且不易受外界干扰 (表 2)。使用 Spearman 秩相关系数量化了三个季节中湖泊浮游植物优势物种的种间联结程度。结果显示，与秋季相比，春季和夏季的优势物种数量更多，种间联结关系也更复杂 (图 5)。在春季，乌伦古湖的优势种之间有 36 组显著的种间联结，其中正相关 5 组 ($P < 0.05$)，负相关 1 组 ($P < 0.05$)。这些显著的种间联结包括短棘盘星藻 (*Pediastrum boryanum*)、尖针杆藻 (*Synedra acus*)、游丝藻 (*Planctonema lauterbornii*)、小转板藻和湖生卵囊藻这

5 种优势藻类, 尤其是小转板藻与其他四种藻类之间存在显著的正相关或负相关关系。在夏季, 湖泊中 36 组优势种对中有 3 组显著正相关 ($P < 0.05$) 和 1 组显著负相关 ($P < 0.05$)。其中微小四角藻与其他物种的显著关联最多。在秋季, 共有 21 组优势种对, 其中 3 组显示显著的正相关 ($P < 0.05$), 1 组显示显著的负相关 ($P < 0.05$)。其中, 水华束丝藻、尖针杆藻和蓝纤维藻 (*Dactylococcopsis* sp.) 的显著关联物种最多。

表2 乌伦古湖三季浮游植物优势种总体关联性

Tab. 2 General associations of dominant phytoplankton species in Lake Ulungur across three seasons

季节	方差比率	检验统计量 (W)	自由度 (df)	c 临界值[$X^2_{0.95}$, $X^2_{0.05}$]	检验效果
春季	1.05	29.38	8	[2.73,15.51]	显著正联结
夏季	0.65	18.16	8	[2.73,15.51]	显著负联结
秋季	1.04	29.04	6	[1.64,12.59]	显著正联结

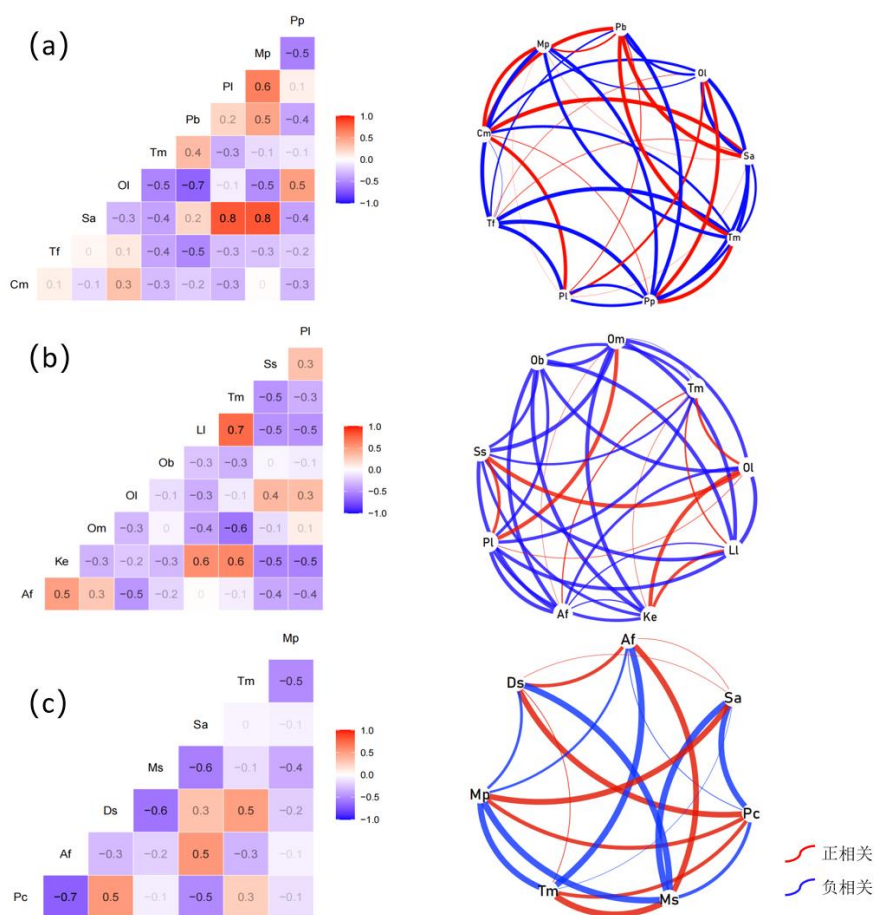


图5 乌伦古湖春季(a)、夏季(b)和秋季(c)优势种的 Spearman 相关性热图及秩相关系数网络图(浮游植物指代简写参见表1, 网络图中线的粗细代表联结强度的大小)

Fig. 5 Spearman correlation heatmap and rank correlation coefficient network diagram of dominant species

in Lake Ulungur in spring (a), summer (b) and autumn (c) (see Table 1 for phytoplankton abbreviations)

2.4 α 和 β 多样性指数分析

乌伦古湖三季浮游植物的 Shannon 和 Simpson 指数均表现出春季>秋季>夏季的趋势。Shannon 多样性指数的变化范围为 0.95 至 2.23，平均值为 1.59；Simpson 多样性指数的变化范围为 0.47 至 0.89，均值为 0.68。春季和秋季的差异较小，而夏季表则显著下降 ($P < 0.01$)。Pielou 均匀度指数的范围为 0.47 至 0.63，均值为 0.55。夏秋季的均匀度指数差异不显著 ($P > 0.05$)，春季与其余两季间均表现出显著差异 ($P < 0.05$)。基于 Bray-Curist 距离的 NMDS 和 PERMANOVA 分析表明，乌伦古湖的三个季节在浮游植物物种组成上存在显著差异 (PERMANOVA, $P < 0.001$)。此外，两两季节之间的浮游植物组成差异也显著 (图 6b)。

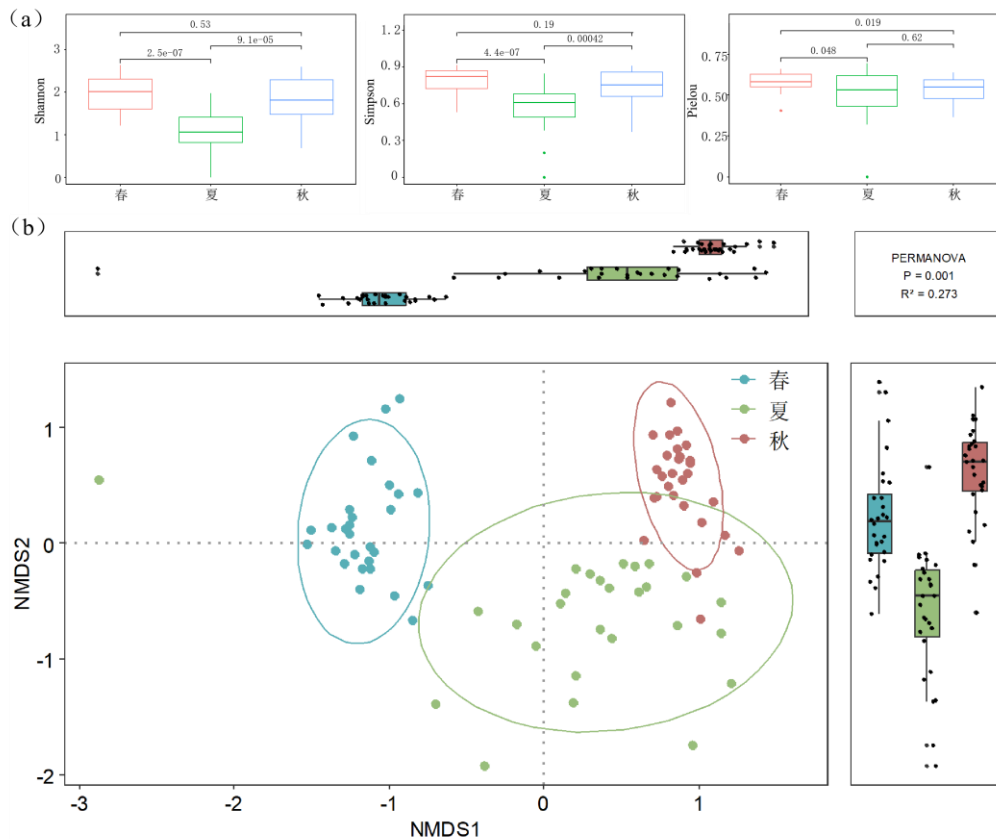


图 6 乌伦古湖三季浮游植物的多样性指数分析 (a) 和非度量多维尺度及置换多元方差分析分析 (b)

Fig. 6 Diversity index analysis (a) and Non-metric multidimensional scaling (NMDS) and permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) analysis (b) of phytoplankton in Lake Ulungur across three seasons

2.5 浮游植物群落生物特征差异与环境因子的关系

环境因子显著影响群落的组成和结构，而优势种的丰度则是这些结构的一个重要指标。MRM 分析结果显示，WT、SD 及 $\text{NO}_3\text{-N}$ 等理化因子及优势藻类 (如马索卵囊藻 *Oocystis marssonii*、微小四角藻 *Tetraëdron minimum*、微囊藻 *Microcystis* sp. 和角星鼓藻 *Staurostrum* sp.) 的丰度对乌伦古湖三季群落结构的差异有正向影响 ($P < 0.05$)。而 COD_{Mn} 则是唯一对群落差异产生负向影响的因子 (表 3)。WT、SD 和 $\text{NO}_3\text{-N}$ 为

显著的非生物因子，而马索卵囊藻 *Oocystis marssonii* 的丰度为最显著的生物因子。影响不同季节内部浮游植物群落结构的因子各异。春季主要受 SD、COD_{Mn} 及优势绿藻（湖生卵囊藻 *Oocystis lacustis*、微小四角藻 *Tetraëdron minimum*、短棘盘星藻 *Pediastrum boryanum*）的丰度影响；夏季的主要驱动因子包括 WD、NH₄⁺-N 及水华束丝藻 *Aphanizomenon flos-aquae*、马索卵囊藻 *Oocystis marssonii*、波吉卵囊藻 *Oocystis borgei* 和微小四角藻 *Tetraëdron minimum* 的丰度；秋季的群落变化主要受 pH、TP 及环离浮鞘丝藻 *Planktolyngbya circumcreta* 和小转板藻 *Mougeotia parvula* 的优势藻种丰度影响（表 3）。

表 3 三季及总体浮游植物群落分布的基于距离矩阵的多元回归分析

Tab. 3 Multivariate regression analysis based on distance matrix (MRM) of phytoplankton communities in three seasons and overall population				
影响因子	总体	春季	夏季	秋季
	($R^2 = 0.39$, $P < 0.001$)	($R^2 = 0.52$, $P < 0.001$)	($R^2 = 0.46$, $P < 0.001$)	($R^2 = 0.46$, $P < 0.001$)
WT	-0.664***			
SD	-0.748***	-0.302*		
NO ₃ ⁻ -N	-0.534***			
COD _{Mn}	0.228**	-0.015*		
WD			0.214*	
NH ₄ ⁺ -N			-0.012*	
pH				-0.436*
TP				0.161**
Ms	-0.238*			
Ol		-0.292***		
Tm	-0.397**	-0.238***	-0.132*	
Pb		-0.183*		
Af			-0.240*	
Om	-0.534***		-0.295*	
Ob			-0.434***	
Pc				-0.190**
Mp				-0.158*
Ss	-0.449**			

注：数值表示浮游群落相似度指数与解释变量的标准化回归系数，星号表示其相应显著性：* 表示 $P < 0.05$ ，** 表示 $P < 0.01$ ，*** 表示 $P < 0.001$ ，“-”表示该解释变量不显著；第一行中 R^2 及相应 P 值分别表示各 MRM 全模型对群落相似度指数的解释度与显著性；浮游植物缩写参见表 1。

3 讨论

3.1 乌伦古湖水理化因子分析

乌伦古湖水体理化因子在不同季节的显著差异反映了水文和气候条件的季节性变化对湖泊生态系统

的深刻影响。首先,水温和 pH 值在夏季达到最高,这与高温季节的蒸发作用和生物活动增强有关。总氮和总磷是衡量水体营养状态的两个关键指标,二者在湖泊生态系统中起着重要作用,主要影响湖泊的生产力、生态平衡及水质状况^[33]。总氮是氮循环的一部分,氮的不同形态(如氨氮、硝酸盐氮、亚硝酸盐氮等)通过各种生物化学过程(如硝化作用、反硝化作用)在湖泊中转换^[34]。乌伦古湖总氮的浓度在夏季最高,可能源于农业径流、藻类和微生物活动的增加。夏季通常是农业活动的高峰期,为了促进作物生长,农田会施用大量氮肥。当出现降雨或灌溉时,部分未被作物吸收的氮素通过地表径流流入湖泊,导致总氮浓度增加^[35-36]。夏季随着水温的升高,湖泊中藻类生长加快,而藻类的快速生长需要大量的氮作为营养源。虽然藻类在吸收氮素的过程中会短暂减少水体中的氮浓度,但藻类的死亡和分解会将其吸收的氮重新释放回水体^[37]。总磷是浮游植物和其他水生生物生长所需的重要营养元素。当湖泊中总磷浓度过高时,可能导致富营养化现象,进而引发藻类水华^[38]。乌伦古湖总磷浓度从春季到秋季逐渐升高,这可能与生物生产力的变化、沉积物的再释放、外源性输入增加等因素有关^[39]。春季时,随着气温升高和光照条件改善,湖泊中的浮游植物开始繁殖,浮游植物利用水中的营养物质(包括磷)进行光合作用和生长,因而导致水体中的磷浓度降低;在夏秋季节,降雨和灌溉造成的径流能够将外源性磷元素输入湖泊中,进一步增加总磷浓度^[40-41];此外,湖泊沉积物中通常储存着大量的磷,尤其是在缺氧环境中。夏季的高温和水体的分层现象可能导致底层沉积物中的磷释放到水体中,从而增加总磷浓度^[42]。这种释放现象在沉积物表层的有机物分解过程中尤为明显。例如,沉积物会成为水库中可溶性活性磷、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的主要来源^[43]。高锰酸盐指数(COD_{Mn})是水质监测中的一个常用指标,用于反映水体中有机物和部分无机还原性物质的含量。乌伦古湖 COD_{Mn} 指数秋季最高、夏季最低,可能是由于湖泊周边的植被开始落叶,陆地上的有机物如叶片和其他植物残渣容易通过雨水、径流进入湖泊。这些外源性有机物进入湖泊后增加了有机物负荷,导致高锰酸盐指数上升^[44]。夏季光照强、温度高,浮游植物繁殖旺盛。尽管有机物的生产增加,但因为微生物分解活动也加速,大量有机物被迅速转化,不易累积在水体中^[45]。

3.2 乌伦古湖三季浮游植物群落差异分析

在乌伦古湖的三个季节中,共鉴定出浮游植物 161 种。绿藻门、硅藻门和蓝藻门在物种数量和密度上占据主导地位,这与干旱型湖泊的普遍特征一致,且与同纬度区呼伦湖^[46]、连环湖^[47]、查干湖^[48]的研究结果相似。大多数绿藻与硅藻属于狭冷性物种,能够在低温条件通过动态调节调适环境,从而在低温条件下存活并获取竞争优势^[49]。蓝藻体积相对较大,滤食性浮游动物难以对其进行摄食。此外,蓝藻门中的微囊藻通过分泌毒素抵御浮游动物的摄食^[50],从而在浮游动物大量繁衍的夏季阶段占据主导优势。2006-2017 年对乌伦古湖浮游植物群落调查研究结果显示^[51],浮游藻类的种类组成发生了显著变化,数量也大幅增长,其中绿藻和硅藻的增长最为显著。这两类藻类在物种数量上占据优势,优势种群还表现出明显的季节演替^[52]。本研究表明,乌伦古湖的浮游植物物种在不同季节间存在显著变化。硅藻门和绿藻门主导了物种组成,二者合计约占群落总种类的 82.6%。这一结果与淡水湖泊生态系统中硅藻和绿藻通常占据主导地位的特征相符^[53-54]。硅藻适应性强,能够在低温、低光照等较恶劣的环境条件下存活,因此在春季和秋季的冷水期占据优势^[55]。根据浮游生物生态组(Plankton Ecology Group, PEG)模型,春季冰雪融化、温度升高、水体垂直混合后,湖泊中的营养物质(如硅、磷、氮)变得充足,光照逐渐增强,硅藻成为优势种群^[56]。随着季节推移,湖泊温度继续上升,浮游动物(如枝角类)捕食硅藻等浮游植物,捕食压力增大,营养物质逐渐消耗,尤其是硅的减少限制了硅藻繁殖。绿藻对硅需求较低,适应较高温度和低营养环境,因此在夏季逐渐取代硅藻成为优势种群^[57]。蓝藻门的比例在夏季和秋季显著增加,这可能与温度升高、光照充足和较高的氮、磷含量有关^[58]。蓝藻通常在高温和富营养化水体中繁盛,甚至可能导致水华现象。例如,蓝藻门加速 NH_4^+ 再生,而其快速周转可能支持蓝藻水华的持续^[59]。浮游植物的密度和生物量在不同季节存在显

著差异,且从春季到秋季逐渐增加。这一变化反映了浮游植物对水体环境(如温度、光照和营养盐浓度)季节性波动的响应,并间接指示乌伦古湖初级生产力在生长季节逐步增强,秋季达到顶峰。秋季最高的浮游植物密度(155.89×10^4 cells/L)和生物量(0.446 mg/L)可能与较长的光照、温暖水温及丰富的营养物质供给有关。相比之下,春季由于水温较低、光照不足,浮游植物密度和生物量较低,这符合淡水湖泊季节交替中的生产力波动规律。这一季节性群落转变表明,在温度和营养物质动态变化下,浮游植物类群间的竞争关系随环境条件变化而变化。

浮游植物多样性指数是评估群落特征和水生态健康的重要指标^[60]。不同季节通过形成多样化的水下微生境,为浮游植物提供更多的生态位,从而提升其多样性^[61]。物种丰富的浮游植物群落在面对水温、营养盐浓度和pH值变化等外部环境压力时,具有更强的抵抗力^[62]。本研究中,浮游植物的Shannon和Simpson多样性指数在不同季节呈现不同的趋势,总体为春季>秋季>夏季[图5(a)]。这一结果符合北方干旱湖泊春季浮游植物多样性指数通常高于秋季的规律,如李兴月等对呼伦湖的研究中^[63],春季的Shannon多样性指数也始终高于秋季。春季浮游植物群落结构复杂,在面对环境变化时,群落内部通过物种间的相互作用来抵抗干扰。相比之下,秋季和夏季的群落结构较简单,抵抗环境变化的能力较弱^[64]。春季较夏季而言,水温偏低但营养盐充足,更利于硅藻和绿藻的生长,一些蓝藻类如水华束丝藻等也可以在春季相对较低的水温条件下繁殖,这导致群落种类和丰度增加,物种多样性提升。根据多样性指数的水质评价标准^[65],2019年乌伦古湖的水质为轻度污染或中度污染型。自2013年以来,乌伦古湖受污染影响,氮、磷含量也持续增长,2015年达到峰值,出现重度污染。从2016年至今,水质逐步转为中度富营养化,表明水质治理取得了一定成效^[66-67]。

不同的时空尺度上,优势种的组成及其种间关系能够有效反映浮游植物的资源利用状况和适应能力^[68]。群落内物种间的关系越复杂,生态位分化越合理,种间关系越趋于正联结^[69]。以生态调控后的贵州花溪水库为例,浮游植物的优势种数量增多,种间联系更加紧密,且总体呈显著正相关,生态系统结构更加成熟^[70]。相反,像九寨沟湖群这类高原贫营养型湖泊,水体为流水,营养水平较低,浮游植物种类与数量较少,且常受到地震破坏影响,导致浮游藻类物种之间的种间关联不显著,群落稳定性较差^[71]。本研究显示,乌伦古湖浮游植物优势种的联结性结果表明,三季的群落总体稳定,环境条件变化较小时,群落结构不易出现大幅波动^[72]。春季和秋季的种间关系呈显著正关联,表明这两个季节的群落结构较为复杂,大多数优势种对生境和资源有相似的需求,群落趋向稳定。与夏季相比,生态位分化更为合理,物种组成也更加稳定。种间联结性指两个物种在空间分布上的联结,定性反映了物种间的相互影响和群落动态;而种间相关性则从定量角度体现物种间的线性关系及其共现概率^[73]。种间联结性和相关性的检验结果既有一致性,也有差异。结合两者能够更全面地解释种间关系。正联结的种对通常表现为互利互补,而负联结的种对则容易出现排斥和竞争。结果显示,春季游丝藻和小转板藻表现出最显著的正相关;夏季马索卵囊藻和微小四角藻表现出最显著的负相关;秋季的尖针杆藻与水华束丝藻及蓝纤维藻表现出最显著正相关。

3.3 乌伦古湖三季浮游植物群落差异的驱动因子

浮游植物群落结构的分布特征与环境因子及其生存策略密切相关,随季节和流域内水文条件的变化而变化。浮游植物通过调控形态结构、沉降、光合作用、固碳及营养盐利用等机制,维持群落生态平衡^[74]。影响浮游植物群落结构的环境因素主要有水温、光照、pH、溶解氧、营养盐和有机物含量等。物种对环境因子的适应性差异导致浮游植物群落发生演替。MRM分析结果表明,WT、NO₃-N和SD是影响三个季节浮游群落结构差异的主要环境因素。水温通过调控藻类的同化、细胞酶活性及代谢速率,直接或间接影响浮游植物的群落结构^[75]。浮游植物的生长有其耐受的溫度范围,超过该范围,初级生产力将会下降,甚至无法生存。水温还通过改变浮游动物的捕食压力和竞争策略,间接影响藻类的群落结构^[76]。蓝藻门适宜在

温度较高的水域生长,硅藻门耐弱光且喜低温^[77],绿藻门适宜中温水域^[78]。各季节内部 WT 的影响不显著,但总体表现出显著的驱动作用。乌伦古湖季节温差显著,浮游植物种类随季节变化。春季低温时,耐低温的绿藻门和硅藻门为主;夏秋季高温时,蓝藻门和绿藻门为主。营养物质浓度是调节浮游植物种群动态的重要因素,且浮游植物群具有不同的氮吸收策略^[79]。 $\text{NO}_3\text{-N}$ 作为溶解无机氮的重要组成部分,浓度升高可促进浮游植物的生长, $\text{NO}_3\text{-N}$ 负荷的增加会形成污染梯度,显著影响浮游植物的分布^[80]。透明度与浮游植物光合作用密切相关^[81]。光的时空异质性、介质、悬浮颗粒及浮游植物的吸收调控了浮游植物在水体中的垂直迁移,使 SD 成为三个季节浮游植物结构差异的关键因子之一。季节变化通过影响浮游植物优势种的适应性,进而改变群落整体结构^[70]。微小四角藻、角星鼓藻和马索卵囊藻是导致三个季节浮游植物群落结构差异的显著优势种,它们与其他优势种倾向于表现负联结关系(图 5),表明它们的资源利用方式趋于种间竞争而非互补,对资源和空间竞争较为激烈,这也间接说明了乌伦古湖水环境中浮游植物的群落尚未达到完全稳定的阶段。同样,微小四角藻等关键优势种在不同季节中占据不同的资源,种间关系也不同,导致三个季节浮游植物差异(图 4)。综上所述,湖泊在不同季节形成的水体微生境差异影响浮游植物群落结构和多样性。因此,乌伦古湖浮游植物群落在季节性环境变化和种间相互作用下,呈现稳定演替。长期监测对于揭示种间关联性形成的生态机制,以及生态因子对群落结构的调控至关重要。

4 结论

- 1) 乌伦古湖水理化因子在不同季节间表现出显著差异。夏季水温、pH 和总氮最高,秋季高锰酸盐指数最高,春季透明度、溶解氧和电导率较高,可溶性磷酸盐和氨氮逐渐升高,而硝酸盐氮逐渐下降。
- 2) 乌伦古湖共鉴定 161 种浮游植物,属于 7 门 73 属。其中,种类数最多的是硅藻门和绿藻门,春夏季绿藻密度最高、秋季蓝藻门密度最高,三个季节绿藻门的生物量均最高。
- 3) 乌伦古湖浮游植物群落存在显著季节性差异,浮游植物多样性表现为:春季>秋季>夏季。微小四角藻是三季的共同优势种,整体上春季和秋季的优势群落呈显著正相关,而夏季则呈显著负相关。
- 4) 乌伦古湖各季节浮游植物群落差异驱动因子的分析结果显示,水温(WT)、硝酸盐氮($\text{NO}_3\text{-N}$)和水体透明度(SD)是影响浮游植物群落分布的重要环境因子。乌伦古湖浮游植物群落尚未达到完全稳定的状态。
- 5) 本研究揭示了乌伦古湖浮游植物群落对季节性环境变化的响应与演替机制,反映了水温、营养盐和湖泊等因素对湖泊生态系统结构及生产力的深刻影响,为内陆干旱型湖泊的生态管理提供了参考。未来的研究可以结合遥感技术和新型鉴定方式等,为生态恢复和保护提供更有力的科学依据。

5 参考文献

- [1] Cardinale BJ, Palmer MA, Collins SL. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature*, 2002, **415**: 426-429. DOI: 10.1038/415426a.
- [2] Hu YM, Li QH, Zhu CC *et al.* Contrasting phytoplankton structure based on functional groups of Puding Reservoir and Guijiahu Reservoir in the central of Guizhou Province. *Journal of Lake Sciences*, 2018, **30**(2): 403-416. DOI:10.18307/2018.0212. [胡月敏, 李秋华, 朱冲冲, 等. 基于功能群对比分析黔中普定水库和桂家湖水库浮游植物群落结构特征. 湖泊科学, 2018, **30**(02): 403-416.]
- [3] Jiang DD, Luo YH, Lin JY *et al.* Spatial distribution pattern and correlation of dominant species in evergreen broad-leaved forests in the mountainous areas of Guangxi Province. *Journal of Central South University of Forestry and Technology*, 2024, **44**(01): 151-161. DOI: 10.14067/j.cnki. 1673-923x. 2024.01.015. [姜冬冬, 罗应华, 林建勇, 等. 广西十万大山山地常绿阔叶林优势

种空间分布格局与关联性. 中南林业科技大学学报, 2024, **44**(01): 151-161.]

- [4] Lei DF, Wang ZJ. Characteristics of interspecific associations, ecological niches, and community stability of main species in the Masson pine community in the karst area of central Guizhou. *Chinese Journal of Ecology*, 2024, **44**(10): 4353-4367. DOI: 10.20103/j.stxb.202305261119. [雷德芳, 王志杰. 黔中喀斯特地区马尾松群落主要物种间联结、生态位及群落稳定性特征. 生态学报, 2024, **44**(10): 4353-4367.]
- [5] Xu MH, Liu M, Zhai DT *et al.* Review of Research Content and Methods on Plant Species Association. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, **36**(24): 8224-8233. DOI: 10.5846 /stxb201505311092. [徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 等. 植物种间联结研究内容与方法评述. 生态学报, 2016, **36**(24): 8224-8233.]
- [6] Peng M, Huang CC, Li LJ *et al.* Ecological niche characteristics and interspecific connectivity analysis of dominant phytoplankton species in Changhu Lake. *Chinese Journal of Ecology*, 2024, **44**(04): 1549-1563. DOI: 10.20103/j.stxb.202212023483. [彭梦, 黄城晨, 李立杰, 等. 长湖浮游植物优势种生态位特征及种间联结性分析. 生态学报, 2024, **44**(04): 1549-1563.]
- [7] Zheng C, Lu KH, Xu Z *et al.* Seasonal succession and influencing factors of phytoplankton functional groups in Siming Lake Reservoir. *Environmental Science*, 2018, **39**(06): 2688-2697. DOI: 10.13227/j.hjxx.201709194. [郑诚, 陆开宏, 徐镇, 等. 四明湖水库浮游植物功能类群的季节演替及其影响因子. 环境科学, 2018, **39**(06): 2688-2697.]
- [8] Yang CT, Nan J, Li JH. Driving Factors and Dynamics of Phytoplankton Community and Functional Groups in an Estuary Reservoir in the Yangtze River, China. *Water*, 2019, **11**(6). DOI: 10.3390/w11061184.
- [9] Ding M, Wang YK, He YR *et al.* Changes in tree species diversity, interspecific linkage, and community stability of deciduous broad-leaved forest in Yaoluoping National Nature Reserve, Anhui Province. *Chinese Journal of Ecology*, 2023, **43**(07): 2818-2830. [丁茂, 汪宇坤, 何煜然, 等. 安徽鹞落坪国家级自然保护区落叶阔叶林树种多样性、种间联结及群落稳定性变化. 生态学报, 2023, **43**(07): 2818-2830.]
- [10] Zhao QH, Wang J, Wang JJ *et al.* Seasonal dependency of controlling factors on the phytoplankton production in Taihu Lake, China. *Journal of Environmental Sciences*, 2019, **76**(278-288). DOI: 10.1016/j.jes.2018.05.010.
- [11] Carstensen J, Henriksen P, Heiskanen AS. Summer algal blooms in shallow estuaries: Definition, mechanisms, and link to eutrophication. *Limnology and Oceanography*, 2007, **52**(1): 370-384. DOI: 10.4319/lo.2007.52.1.0370.
- [12] Ai HP, Zhang K, Sun JC *et al.* Short-term Lake Erie algal bloom prediction by classification and regression models. *Water Research*, 2023, **232**. DOI: 10.1016/j.watres.2023.119710.
- [13] Kutlu B, Aydin R, Danabas D *et al.* Temporal and seasonal variations in phytoplankton community structure in Uzuncayir Dam Lake (Tunceli, Turkey). *Environmental Monitoring and Assessment*, 2020, **192**(2). DOI: 10.1007/s10661-019-8046-3.
- [14] Zhang JJ, Wang YB, Ottmann D *et al.* Seasonal variability of phytoplankton community response to thermal discharge from nuclear power plant in temperate coastal area. *Environmental Pollution*, 2023, **318**. DOI: 10.1016/j.envpol.2022.120898.
- [15] Dory F, Nava V, Spreafico M *et al.* Interaction between temperature and nutrients: How does the phytoplankton community cope with climate change? *Science of the Total Environment*, 2024, **906**. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.167566.
- [16] Domis LND, Mooij WM, Huisman J. Climate-induced shifts in an experimental phytoplankton community: a mechanistic approach. *Hydrobiologia*, 2007, **584**(403-413). DOI: 10.1007/s10750-007-0609-6.
- [17] Wang ZQ, Cui AH, Miao JQ *et al.* Research progress on degradation driving factors and restoration technologies of freshwater lake ecosystems. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, **37**(18): 6253-6264. DOI: 105846 /stxb201606281269. [王志强, 崔爱花, 缪建群, 等. 淡水湖泊生态系统退化驱动因子及修复技术研究进展. 生态学报, 2017, **37**(18): 6253-6264.]
- [18] Wang HB, Huo TB, Du X *et al.* Zooplankton community and its environmental driving factors in Ulungur Lake, China. *Journal of Freshwater Ecology* 2022; **37**(1): 387-403. DOI: 10.1080/02705060.2022.2093279.

- [19] Wang Q. Countermeasures and Suggestions for Water Ecological Environment Protection of Wulungu Lake. *Xinjiang Agricultural Reclamation Technology*, 2023, **46**(01): 64-66. [王强. 乌伦古湖水生态环境保护对策与建议. *新疆农垦科技*, 2023, **46**(01): 64-66.]
- [20] 海拉提·阿力地阿尔汗, 彭小武, 刘晓伟, 等. 新疆乌伦古湖水生态环境保护对策研究. *新疆环境保护*, 2021, **43**(02): 15-21.
- [21] Wang ML, Lu JJ, Zhou L *et al.* Residual status and source analysis of phthalate esters in Ulungur Lake, China. *Environmental Geochemistry and Health*, 2023, **45**(8): 5991-6007. DOI: 10.1007/s10653-023-01586-9.
- [22] 王苏民, 窦鸿身. 中国湖泊志. 北京: 中国科学出版社, 1998: 346-351.]
- [23] 章宗涉, 黄祥飞. 淡水浮游生物研究方法. 北京: 科学出版社, 1991.
- [24] 中国科学院中国孢子植物志委员会. 中国淡水藻志. 北京: 科学出版社, 2004.
- [25] 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.
- [26] Xiao YN, Cheng JH, Mo XC *et al.* Spatio-temporal variation of phytoplankton community and its relationship with environmental factors in Danjiangkou Reservoir. *Journal of Lake Sciences*, 2023, **35**(3): 821-832. DOI: 10.18307/2023.0306. [肖玉娜, 程靖华, 莫晓聪, 等. 丹江口水库浮游植物群落时空变化及其与环境因子的关系. *湖泊科学*, 2023, **35**(3): 821-832.]
- [27] Kremer CT, Gillette JP, Rudstam LG *et al.* A compendium of cell and natural unit biovolumes for >1200 freshwater phytoplankton species. *Ecology*, 2014, **95**(10): 2984. DOI: 10.1890/14-0603.1.
- [28] 国家环境保护总局, 水和废水监测分析方法编委会编. 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.
- [29] 龚怡萱, 万佳璐, 张杰铭, 等. 巴河春季浮游植物群落结构及其环境影响因子初探. *西华师范大学学报: 自然科学版*, 2023, **44**(5): 458-467.
- [30] Ouyang T, Zhao L, Ji LL *et al.* Succession pattern and consequences of the dominant species during cyanobacterial bloom and its influencing factors. *Environmental Science*, 2022, **43**(10): 4480-4488. DOI: 10.13227/j.hjkk.202112249. [欧阳添, 赵璐, 纪璐璐, 等. 蓝藻水华过程中优势种群演替模式、效应及驱动因子分析. *环境科学*, 2022, **43**(10): 4480-4488.]
- [31] Schluter D. A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology*, 1984, **65**(3): 998-1005. DOI: 10.2307/1938071.
- [32] R Core Team R. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R foundation for statistical computing, 2015: 171-203.
- [33] Bai GL, Xu D, Zou YLY *et al.* Impact of submerged vegetation, water flow field and season changes on sediment phosphorus distribution in a typical subtropical shallow urban lake: Water nutrients state determines its retention and release mechanism. *Journal of Environmental Chemical Engineering*, 2022, **10**(3). DOI: 10.1016/j.jece.2022.107982.
- [34] Zhang Y, Song CL, Zhou ZJ *et al.* Coupling between Nitrification and Denitrification as well as Its Effect on Phosphorus Release in Sediments of Chinese Shallow Lakes. *Water*, 2019, **11**(9). DOI: 10.3390/w11091809.
- [35] Shou C Y, Tian Y, Zhou B *et al.* The effect of rainfall on aquatic nitrogen and phosphorus in a semi-humid area catchment, northern China. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2022, **19**(17): 10962.
- [36] Su C, Jiang J, Xie X *et al.* Sources and cycling processes of nitrogen revealed by stable isotopes and hydrochemistry in a typical agricultural lake basin. *Applied Geochemistry*, 2023, **156**: 105662.
- [37] Yao Y, Chen Y, Han R *et al.* Algal Decomposition Accelerates Denitrification as Evidenced by the High-Resolution Distribution of Nitrogen Fractions in the Sediment–Water Interface of Eutrophic Lakes. *Water*, 2024, **16**(2): 341.

- [38] Yin H, Yin P, Yang Z. Seasonal sediment phosphorus release across sediment-water interface and its potential role in supporting algal blooms in a large shallow eutrophic Lake (Lake Taihu, China). *Science of the Total Environment*, 2023, **896**: 165252.
- [39] Shou C Y, Yue F J, Zhou B *et al.* Chronic increasing nitrogen and endogenous phosphorus release from sediment threaten to the water quality in a semi-humid region reservoir. *Science of The Total Environment*, 2024, **931**: 172924.
- [40] Wei J, Ji X, Hu W. Characteristics of phytoplankton production in wet and dry seasons in hyper-eutrophic Lake Taihu, China. *Sustainability*, 2022, **14**(18): 11216.
- [41] Huang Y, Shen Y, Zhang S *et al.* Characteristics of phytoplankton community structure and indication to water quality in the lake in agricultural areas. *Frontiers in Environmental Science*, 2022, **10**: 833409.
- [42] Lv Y, Zhang M, Yin H. Phosphorus release from the sediment of a drinking water reservoir under the influence of seasonal hypoxia. *Science of The Total Environment*, 2024, **917**: 170490.
- [43] Sun C, Wang S, Wang H *et al.* Internal nitrogen and phosphorus loading in a seasonally stratified reservoir: Implications for eutrophication management of deep-water ecosystems. *Journal of Environmental Management*, 2022, **319**: 115681.
- [44] Long Z, Wu X, Chao J *et al.* Temporal-Spatial Pattern of Dissolved Organic Carbon and Its Influencing Factors in a Typical Subtropical Lake, Lake Gehu, China. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2022, **31**(4).
- [45] Wan L, Cao L, Song C *et al.* Regulation of the nutrient cycle pathway and the microbial loop structure by different types of dissolved organic matter decomposition in lakes. *Environmental Science & Technology*, 2022, **57**(1): 297-309.
- [46] Qian XY, Li JB, Ao W *et al.* Seasonal dynamics of phytoplankton community in Hulun Lake and its relationship with environmental factors. *Journal of Lake Sciences*, 2022, **34**(06): 1814-1827. [钱玺亦, 李金彪, 敖文, 等. 呼伦湖浮游植物群落季节动态及其与环境因子的关系. 湖泊科学, 2022, **34**(06): 1814-1827.]
- [47] Wang HB, Cong YF, Sun JW *et al.* The community structure of phytoplankton in Tieharapao, Lianhuan Lake and its relationship with water environmental factors. *Journal of Aquaculture*, 2023, **36**(06): 69-77. [王慧博, 丛艳锋, 孙佳伟, 等. 连环湖铁哈拉泡浮游植物群落结构及其与水环境因子的关系. 水产学杂志, 2023, **36**(06): 69-77.]
- [48] Chang CR, Wang YY, Zhao C *et al.* Seasonal succession characteristics and influencing factors of phytoplankton functional groups in Chagan Lake. *Ecological Journal*, 2024, **43**(05): 1227-1233. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202405.001. [常畅然, 王莹莹, 赵昶, 等. 查干湖浮游植物功能群季节演替特征及其影响因子. 生态学杂志, 2024, **43**(05): 1227-1233.]
- [49] Liu Y, An RZ, Ba S. Ecological characteristics of phytoplankton community in the potential construction area of Selinco Puruogangri National Park in Xizang in summer. *Journal of Water Ecology*, 2022, **43**(06): 51-58. [刘洋, 安瑞志, 巴桑. 西藏色林错-普若岗日国家公园潜在建设区夏季浮游植物群落生态特征. 水生态学杂志, 2022, **43**(06): 51-58.]
- [50] Vannni MJ, Temte J. Seasonal patterns of grazing and nutrient limitation of phytoplankton in a eutrophic lake. *Limnology and Oceanography*, 1990, **35**(3): 697-709. DOI: 10.4319/lo.1990.35.3.0697.
- [51] Liu Y, Shen JZ, Li H *et al.* Structure of phytoplankton community in Wulungu Lake, Xinjiang. *Journal of Lake Sciences*, 2009, **21**(06): 855-864. [刘宇, 沈建忠, 李鸿, 等. 新疆乌伦古湖浮游植物群落结构. 湖泊科学, 2009, **21**(06): 855-864.]
- [52] Yang SQ, Gao XL, Wang LJ *et al.* Phytoplankton community structure and driving factors in typical reservoirs of arid region of northwest China. *Journal of Lake Sciences*, 2021, **33**(2): 377-387. [杨宋琪, 高兴亮, 王丽娟, 等. 西北干旱区典型水库浮游植物群落结构特征及驱动因子. 湖泊科学, 2021, **33**(2): 377- 387.]
- [53] Wu Q, Liu JT, Wen CY *et al.* Mechanism and influencing factors of phytoplankton community construction in Poyang Lake during the wet season. *Journal of Lake Sciences*, 2024, **36**(05): 1353-1366. [吴强, 刘聚涛, 温春云, 等. 丰水期鄱阳湖浮游植物群落构建机制及影响因素. 湖泊科学, 2024, **36**(05): 1353-1366.]

- [54] Luo MN, Sun BL, Zhu BB *et al.* Distribution characteristics of phytoplankton functional groups in the the Taihu Lake Lake basin and their relationship with environmental factors. *Journal of Lake Sciences*, 2022, **34**(05): 1471-1488. [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**(05): 1471-1488.]
- [55] Lu XT, Song S, Lu YL *et al.* Response of the phytoplankton community to water quality in a local alpine glacial lake of Xinjiang Tianchi, China: potential drivers and management implications. *Environmental Science-Processes & Impacts*, 2017, **19**(10): 1300-1311. DOI: 10.1039/c7em00180k.
- [56] Sierra EC, Daniel LR. Relative roles of fundamental processes underpinning PEG dynamics in dimictic lakes as revealed by a self-organizing, multi-population plankton model. *Ecological Modelling*, 2021, **462**. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2021.109793.
- [57] Maberly SC, Chao A, Finlay BJ. Seasonal Patterns of Phytoplankton Taxon Richness in Lakes: Effects of Temperature, Turnover and Abundance. *Protist*, 2022, **173**(6). DOI: 10.1016/j.protis.2022.125925.
- [58] Wang X, Liu X, Qin B *et al.* Green algae dominance quickly switches to cyanobacteria dominance after nutrient enrichment in greenhouse with high temperature. *Journal of Ecology and Environment*, 2015, **38**(3): 293-305. DOI: 10.5141/ecoenv.2015.030.
- [59] Xue JY, Yao XL, Zhao ZH *et al.* Internal loop sustains cyanobacterial blooms in eutrophic lakes: Evidence from organic nitrogen and ammonium regeneration. *Water Research*, 2021, **206**. DOI: 10.1016/j.watres.2021.117724.
- [60] He Y X, Liu T H, Ren Y F *et al.* Characteristics and influencing factors of phytoplankton community structure in autumn and winter of the North Canal, Beijing. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2020, **40**(5): 1710-1721. [贺玉晓, 刘天慧, 任玉芬, 等. 北运河秋冬季浮游植物群落结构特征及影响因子分析. 环境科学学报, 2020, **40**(5): 1710-1721.]
- [61] Righetti D, Vogt M, Gruber N *et al.* Global pattern of phytoplankton diversity driven by temperature and environmental variability. *Science Advances* 2019, **5**(5). DOI: 10.1126/sciadv.aau6253.
- [62] Hu YX, Cao L, Qu RC *et al.* Spatial Pattern and Ecological Evaluation of Algae Community Structure in the Yangtze River Basin. *Environmental Science*, 2022, **43**(08): 3998-4007. DOI: 10.13227/j.hjlx.202111229. [胡愈忻, 曹亮, 屈仁超, 等. 长江流域着生藻类群落结构的格局及其生态评价. 环境科学, 2022, **43**(08): 3998-4007.]
- [63] Li XY, Zhang S, Liu Y *et al.* Evolution characteristics and influencing factors of phytoplankton in Hulun Lake Lake Science, 2024, **1**-12. [李兴月, 张生, 刘禹, 等. 呼伦湖浮游植物演变特征及影响因素. 湖泊科学, 2024, **1**-12.]
- [64] Lu Y, Hu E, Ding YT *et al.* Structural characteristics and influencing factors of phytoplankton communities in the Yanhe River Basin in Northwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, **34**(06): 1669-1679. DOI: 10.13287/j.1001-9332.202306.030. [卢悦, 胡恩, 丁一桐, 等. 西北地区延河流域浮游植物群落结构特征及影响因素. 应用生态学报, 2023, **34**(06): 1669-1679.]
- [65] Yang Q, Tang HQ, Zhang SY *et al.* Changes in phytoplankton community and water quality evaluation in the upper reaches of Xiaoqing River before and after pollution control. *China Environmental Monitoring*, 2024, **40**(01): 151-164. DOI:10.19316/j.issn.1002-6002.2024.01.17. [杨青, 唐厚全, 张水燕, 等. 污染治理前后小清河上游浮游植物群落变化与水质评价. 中国环境监测, 2024, **40**(01): 151-164.]
- [66] 韩雪梅, 马超. 乌伦古湖水质现状、变化趋势及预测. 干旱环境监测, 2015, **29**(1): 28-31.
- [67] Zou L, Gao F, Ma YJ. Spatial distribution characteristics of water pollution in Ulungur Lake. *Journal of Water Ecology*, 2021, **42**(01): 35-41. DOI: 10.15928/j.1674-3075.201903130059. [邹兰, 高凡, 马英杰. 乌伦古湖水质污染的空间分布特征. 水生态学杂志, 2021, **42**(01): 35-41.]
- [68] Ma YM, Li QH, Pan SP *et al.* Niche and interspecific associations of *Pseudoanabaena limnetica* - Exploring the influencing factors of its succession stage. *Ecology Indicators*, 2022, **138**. DOI: 10.1016/j.ecolind.2022.108806.

- [69] Wang NJ, Zhang WH, Lu YC *et al.* Interspecific connectivity of forest plant communities in Ziwuling, Shaanxi. *Chinese Journal of Ecology*, 2010, **30**(01): 67-78.[王乃江, 张文辉, 陆元昌, 等. 陕西子午岭森林植物群落种间联结性. 生态学报, 2010, **30**(01): 67-78.]
- [70] Ma YM, Li QH, Pan SP *et al.* Dynamic analysis of dominant species niche and interspecific connectivity of phytoplankton in Huaxi Reservoir, Guizhou Plateau. *Lake Science*, 2021, **33**(03): 785-796. [马一明, 李秋华, 潘少朴, 等. 贵州高原花溪水库浮游植物优势种生态位及种间联结性动态分析. 湖泊科学, 2021, **33**(03): 785-796.]
- [71] Diao YB, Wu CW, Dong PC *et al.* The community stability of planktonic algae in Jiuzhaigou Valley Scenic and Historic Interest Area Lake Group, a plateau eutrophic lake. *Journal of Water Ecology*, 2024, **1**-12. [刁元彬, 吴从文, 董培昌, 等. 高原贫营养湖泊九寨沟湖群浮游藻类群落稳定性. 水生态学杂志, 2024, **1**-12.]
- [72] Chai Z, Sun C, Wang D *et al.* Interspecific associations of dominant tree populations in a virgin old-growth oak forest in the Qinling Mountains, China. *Botanical Studies*, 2016, **57**(1): 23.
- [73] Wang SY, Xiao J, Chen CC *et al.* Ecological niche and interspecific connectivity analysis of phytoplankton in different hydrological periods in Xiaoche River, Guizhou. *Environmental Science*, 2024, **1**-17. DOI: 10.13227/j.hjcx.202401178. [王双艳, 肖晶, 陈春春, 等. 贵州小车河不同水文期浮游植物生态位及种间联结性分析. 环境科学, 2024, **1**-17.]
- [74] Ma Y, Lu XX, Fan YW. Patterns of phytoplankton communities in the Harbin section of the Songhua River and their correlation with environmental factors. *Chinese Journal of Ecology*, 2021, **41**(01): 224-234. [马煜, 陆欣鑫, 范亚文. 松花江哈尔滨段浮游植物群落格局及其与环境因子的相关性. 生态学报, 2021, **41**(01): 224-234.]
- [75] Su XM, Steinman AD, Xue QJ *et al.* Temporal patterns of phyto- and bacterioplankton and their relationships with environmental factors in Lake Taihu, China. *Chemosphere* 2017; **184**:299-308. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2017.06.003.
- [76] 杨迪迦. 厦门港浮游动物对浮游植物的摄食压力研究. 厦门大学, 2007.
- [77] Dai GY, Li J, Li L *et al.* Spatial and temporal patterns of phytoplankton in the northern lake area of Dianchi Lake and related environmental factors. *Chinese Journal of Hydrobiology*, 2012, **36**(05): 946-956. [代龚圆, 李杰, 李林, 等. 滇池北部湖区浮游植物时空格局及相关环境因子. 水生生物学报, 2012, **36**(05): 946-956.]
- [78] Yang L, Zhang W, Shang GX *et al.* Succession characteristics of phytoplankton functional groups in Dianshan Lake and their relationship with environmental factors. *Environmental Science*, 2018, **39**(07): 3158-3167. DOI: 10.13227/j.hjcx.201710030. [杨丽, 张玮, 尚光霞, 等. 淀山湖浮游植物功能群演替特征及其与环境因子的关系. 环境科学, 2018, **39**(07): 3158-3167.]
- [79] Cunha DGF, Lima VFD, Néri AM *et al.* Uptake rates of ammonium and nitrate by phytoplankton communities in two eutrophic tropical reservoirs. *International Review of Hydrobiology*, 2017; **102**(5-6): 125-134. DOI: 10.1002/iroh.201701900.
- [80] Liu X, Li Y, Shen RJ *et al.* Reducing nutrient increases diatom biomass in a subtropical eutrophic lake, China-Do the ammonium concentration and nitrate to ammonium ratio play a role? *Water Research*, 2022; **218**. DOI: 10.1016/j.watres.2022.118493.
- [81] Harrison JW, Smith REH. The spectral sensitivity of phytoplankton communities to ultraviolet radiation-induced photoinhibition differs among clear and humic temperate lakes. *Limnology and Oceanography*, 2011, **56**(6): 2115-2126. DOI: 10.4319/lo.2011.56.6.2115.