

湖冰中浮游植物群落特征及其环境因子关系*

张昊^{1,2}, 史小红^{1,2**}, 卢俊平^{1,2}, 赵胜男^{1,2}, 孙标^{1,2}, 崔志谋^{1,3}, 全栋^{1,2}, 卢宗福^{1,2}, 孙嘉乐^{1,2}

(1: 内蒙古农业大学水利与土木建筑工程学院, 呼和浩特 010018)
(2: 内蒙古乌梁素海湿地生态系统国家定位观测研究站, 巴彦淖尔 015000)
(3: 河北水利电力学院水利工程系 沧州 061000)

摘要: 浮游植物在维持生态系统稳定性和功能中发挥着关键作用。然而, 目前针对湖泊冰封期中浮游植物群落结构及其与环境因子关系的研究仍然较少。为揭示湖冰中浮游植物群落特征及其影响因素, 于 2023 年 2 月对东居延海、乌梁素海、哈素海和查干淖尔冰中浮游植物和理化指标进行取样调查, 结果显示: (1) 在乌梁素海、东居延海、查干淖尔和哈素海冰层中, 共鉴定出 132 种浮游植物。东居延海冰中鉴定 26 种浮游植物, 以小球藻属 *sp.*(*Chlorella sp.*)为优势种; 乌梁素海冰中鉴定 80 种, 以泽丝藻属 *sp.*(*Zygnema sp.*)为优势种; 哈素海冰中鉴定 54 种, 以微囊藻属 *sp.*(*Microcystis sp.*)为优势种; 查干淖尔冰中鉴定 34 种, 以环藻属 *sp.*(*Anabaena*)为优势种。(2) 东居延海冰中的生态系统较为单一, 生物多样性较低; 乌梁素海冰中的生态系统丰富, 生物多样性较高; 哈素海和查干淖尔冰中的生物多样性处于适中水平。不同湖泊间藻类的相似性差异显著, 乌梁素海与哈素海的相似性最高, 东居延海与乌梁素海的差异最大, 查干淖尔则表现出一定的独特性。(3) 湖冰中的浮游植物密度与总氮、冰温、盐度呈显著正相关, 与酸碱度和叶绿素 a 浓度呈显著负相关。浮游植物密度在东居延海和乌梁素海呈“上高中降下回升”的趋势, 哈素海随冰层深度逐渐降低, 而查干淖尔中层密度因叶绿素 a 的增加而升高, 下层因营养盐减少而下降。

关键词: 湖冰; 分层冰; 优势种; 群落结构; 相关性

Characteristics of Phytoplankton Communities in Lake Ice and Their Relationship with Environmental Factors

Zhang Hao^{1,2}, Shi Xiaohong^{1,2**}, Lu Junping^{1,2}, Zhao Shengnan^{1,2}, Sun Biao^{1,2}, Cui Zhimou^{1,3}, Quan Dong^{1,2}, Lu Zongfu^{1,2} & Sun Jiale^{1,2}
(1: College of Hydraulic and Civil Engineering, Hohhot, Inner Mongolia, 010018, P.R. China)
(2: Inner Mongolia Wuliangsuhai Wetland Ecosystem National Observation and Research Station, Bayannur, 015000, P.R.China)
(3: Department of Hydraulic Engineering, Hebei University of Water Resources and Electric Power, Hebei 061000, P.R.China)

Abstract: Phytoplankton play a key role in maintaining the stability and function of ecosystems. However, there is still limited research on the structure of phytoplankton communities in lake ice during the ice-covered period and their relationship with environmental factors. To reveal the characteristics of phytoplankton communities in lake ice and their influencing factors, a sampling survey was conducted in February 2023 on the phytoplankton and physicochemical indicators in the ice of Dong Juye Lake, Wuliangsuhai, Hasuhai, and Chagannaoer. The results showed that: (1) A total of 132 species of phytoplankton were identified in the ice layers of Wuliangsuhai, Dong Juye Lake, Chagannaoer, and Hasuhai. In Dong Juye Lake, 26 species of

* 2024-11-25 投稿; 2025-01-03 收修稿稿
国家自然科学基金黄河水科学研究联合基金项目 (U2443225)、内蒙古黄河流域典型湖泊生态环境综合治理技术优化集成示范 (2021GG0089) 和自然科学基金项目 (52260029) 联合资助。
** 通讯作者: E-mail: imaushixiaohong@163.com

phytoplankton were identified, with *Chlorella* sp. as the dominant species; in Wuliangsuhai, 80 species were identified, with *Zygnema* sp. as the dominant species; in Hasuhai, 54 species were identified, with *Microcystis* sp. as the dominant species; and in Chagannaoer, 34 species were identified, with *Anabaena* as the dominant species. (2) The ecosystem in Dong Juye Lake ice was relatively simple with low biodiversity; the ecosystem in Wuliangsuhai ice was rich with high biodiversity; the biodiversity in Hasuhai and Chagannaoer ice was at an intermediate level. The similarity of algae species between different lakes showed significant differences. The highest similarity was found between Wuliangsuhai and Hasuhai, while the greatest difference was observed between Dong Juye Lake and Wuliangsuhai, with Chagannaoer showing some uniqueness. The density of phytoplankton in lake ice showed a significant positive correlation with total nitrogen, ice temperature, and salinity, and a significant negative correlation with pH and chlorophyll a concentration.

Keywords: Lake ice; Stratified ice; Dominant species; Community structure; Correlation

全球气候变暖通过加速浮游植物生长、改变分布范围和群落结构, 增加蓝藻风险, 并通过影响营养盐供应和冰封期环境, 深刻改变其生态功能^[1-3]。特别是在冰封期, 湖泊的物理、化学和生物过程发生显著变化, 其中冰中浮游植物的活动尤为重要。浮游植物在冰层中的生存与代谢, 不仅影响湖泊的营养循环和生态结构, 还对食物网的稳定性产生深远影响^[4-6]。因此, 研究湖冰中浮游植物的生态过程对于理解寒旱区湖泊对气候变化的响应及制定科学管理策略具有重要价值。

浮游植物群落的动态特征及其对环境因子的响应是湖泊生态学的核心研究主题^[7-10]。冰中浮游植物的分布受光照、营养盐、温度等环境因素及生物相互作用调控, 同时冰层厚度和物理特性等也显著影响其生物量, 呈现季节性和地域性特征^[11-19]。寒旱区湖泊作为气候变化敏感生态系统, 在冰封期受冰层影响显著。冰层作为物理屏障, 限制大气交换, 改变光照、冰温和氧气浓度等环境因子, 深刻影响浮游植物群落的分布、种类和功能^[16, 17, 20-23]。然而, 针对寒旱区湖泊冰中浮游植物群落及其环境驱动因素的研究仍较为缺乏。针对这一研究空白, 分析东居延海、乌梁素海、哈素海和查干淖尔的冰中浮游植物群落及其环境因素, 揭示区域差异及其主导因素, 深化对湖泊冰中生态系统机制的理解。以期为冰封期湖泊生态健康提供理论和数据支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区域包括东居延海、乌梁素海、哈素海和查干淖尔 (图 1)。东居延海 (42°30'~42°36'N, 101°20'~101°28'E) 位于荒漠和半荒漠地区, 海拔 910 m, 年降水量少、蒸发量大, 水源主要依赖黑河。自 11 月至次年 3 月为冰封期, 冰层厚度可超过 0.5 m^[24-25]。乌梁素海 (40°36'~41°03'N, 108°43'~108°57'E) 位于河套平原西部, 属于温带大陆性气候区, 海拔 1040 m, 面积 293 km², 平均水深 1.5 m。冰封期从 10 月至次年 4 月, 冰层厚度达 0.6 m, 年平均气温约为 8°C, 最低气温可降至 -20°C 以下。哈素海 (40°34'N~40°38'N, 110°56'E~111°1'E) 位于包头市, 地处干旱草原与荒漠过渡区, 海拔 1100 m, 面积 28 km², 平均水深 1.5 m, 以黄河为主要水源, 是一座半咸水湖。冬季自 11 月至次年 3 月, 湖泊进入冰封期, 冰层厚度约为 0.4 m^[26]。查干淖尔 (43°20'N~43°30'N, 114°45'E~115°5'E) 位于内蒙古阿巴嘎旗^[27-28], 属于寒冷干旱的大陆性季风气候区, 海拔 1300 m, 面积 30 km², 平均水深 2 m。冰封期长达 5 个月, 冰层平均厚度 0.7 m, 最低气温可达 -30°C^[29]。

1.2 研究方法

于 2023 年在东居延海、乌梁素海、哈素海和查干淖尔分别布设 10 个、20 个、6 个和 5 个采样点 (图 1), 使用手钻采集冰层样本 (0-20 cm、20-40 cm、40-60 cm) ^[30, 31]。样本用无菌采样瓶采集后冷藏保存, 运至实验室^[32]。浮游植物通过 Zeiss Axioskop 显微镜定量计数^[33], 并根据《中国淡水藻类: 系统、分类及生态》进行分类鉴定, 细胞计数参照《淡水生物资源调查技术规范》(DB43/T 432-2009) ^[34]。总氮、总磷和叶绿素 a 浓度分别采用紫外分光光度法、钼锑抗分光光度法及丙酮萃取分光光度法测定, 冰层的冰温采用 Omega HH506RA 现场测定, 而冰体融化后的酸碱度和盐度则使用瑞士梅特勒多参数仪进行测定

[35]。利用 Excel2016 用于数据的基础处理与整理, SPSS26 用于统计分析, ArcGIS10.8 用于空间分析与制图, ENVI5.3 用于遥感影像处理, Canoco5 用于环境因子的冗余分析, Python 用于编写自定义脚本实现数据处理, Origin2021 用于科学绘图与可视化。采用香农-维纳多样性指数(H')、物种丰富度指数(D)、均匀度指数(J)和优势度(Y)指数来分析浮游植物多样性[36]。使用相似性指数(S)对湖冰中浮游植物的密度、生物量和多样性指数进行评估[37]。

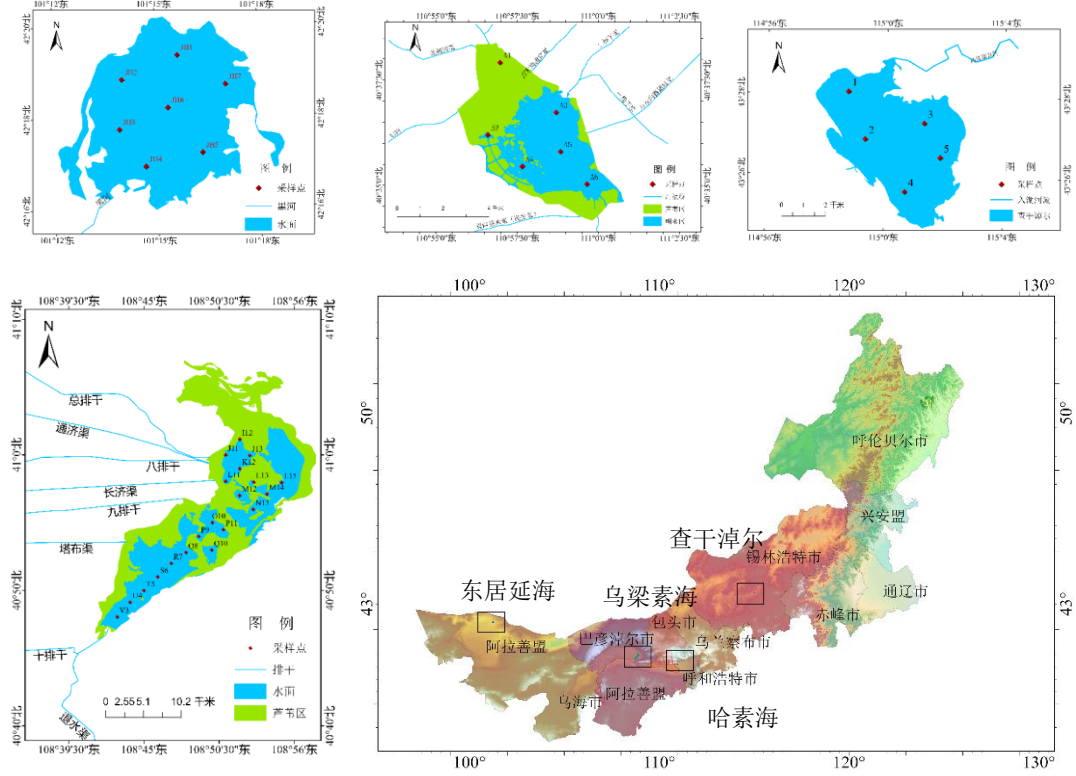


图 1 研究区位置及监测点

Fig. 1 Location of the Study Area and Monitoring Points

$$S = \frac{c}{a+b-c} \quad (1)$$

$$H' = -\sum_{i=1}^n P_i \ln P_i \quad (2)$$

$$D = (S-1)/\ln N \quad (3)$$

$$J = \frac{H'}{\ln S} \quad (4)$$

$$Y = f_i \times P_i \quad (5)$$

$$P_i = \frac{n_i}{N} \quad (6)$$

其中, S 为相似性指数; c 为群落共有种数; a 、 b 为每个群落的种类数; H' 为多样性指数; P_i 为第 i 个个体数量占总个体数量的比例; D 为物种丰富度指数; S 表示藻类的种类数; N 为群落中藻类的总个体数; J 为均匀度指数; n_i 为第 i 个物种的个体数量。当湖冰藻类优势度 $Y > 0.02$ 时, 该物种被视为优势种[38]; 物种多样性评价标准为: $H' < 0.6$ 表示物种多样性差, $0.6 \sim 2.5$ 之间为物种多样性较好, $2.6 \sim 3.5$ 之间为物种多样性丰富, $H' > 3.5$ 则为物种多样性非常丰富[39]。

2 结果与分析

2.1 冰中浮游植物群落特征

2.1.1 冰中浮游植物种类组成

东居延海、乌梁素海、哈素海和查干淖尔冰中共鉴定出 132 种浮游植物，分属 8 门 87 属（图 2）。蓝藻门在密度上占主导地位，占总密度的 50.01%；而物种数方面，绿藻门和硅藻门最多，分别占 34.85%和 33.33%。小球藻属 sp.和泽丝藻属 sp.在种类密度上表现突出，占比分别为 16.82%和 14.93%，表明其在寒旱区湖冰中生态系统中的主导地位。这四个湖泊冰中共有藻类 9 种（表 1），而各湖泊冰中特有的藻类 12 种（表 2）。

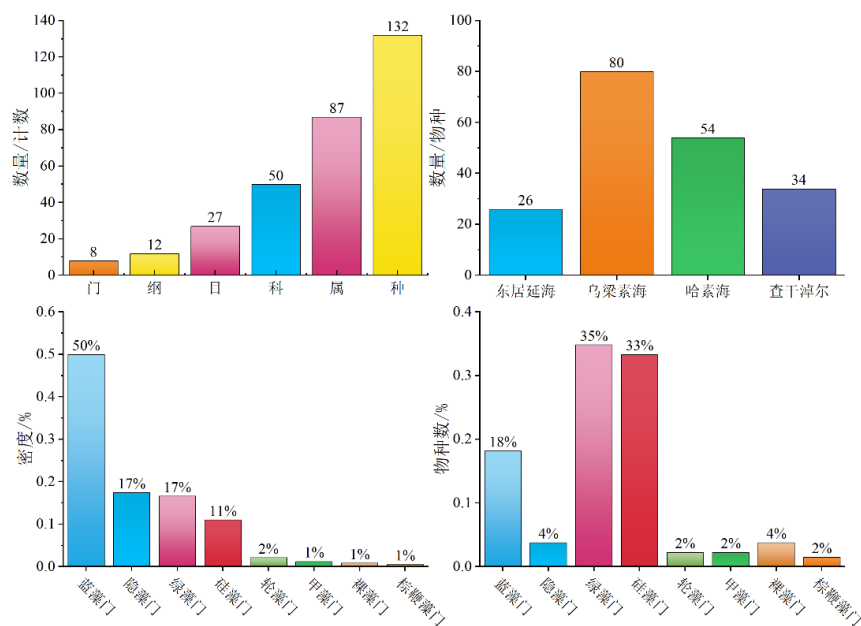


图 2 冰中浮游植物数量分布

Fig. 2 Distribution of Phytoplankton Numbers in Ice

表 1 湖冰共同存在的浮游植物种类及其作用

Tab. 1 The Coexisting Phytoplankton Species in Lake Ice and Their Roles

湖冰中共有藻	作用
具尾逗隐藻(<i>Cryptomonas ovata</i>)	通过光合作用固定二氧化碳，为水生生态系统提供初级生产力 ^[43, 44]
史氏棒胶藻(<i>Anabaena smithii</i>)	作为蓝藻参与氮循环，在富营养化水体中繁殖会导致水华现象 ^[45, 46]
小球藻属 sp. (<i>Chlorella</i> sp.)	单细胞绿藻，广泛用于水处理，作为初级生产者 ^[47]
微囊藻属 sp. (<i>Microcystis</i> sp.)	在富营养化水体中会引发有害藻华，对生态和人类健康构成威胁 ^[13]
曲丝藻属 sp. (<i>Oscillatoria</i> sp.)	常见于富营养化水体，其大量繁殖会导致水质恶化 ^[48]
桥弯藻属 sp. (<i>Cymbella</i> sp.)	对水质变化敏感，广泛应用于水质监测 ^[49]
泽丝藻属 sp. (<i>Lyngbya</i> sp.)	主要生活在富营养化水体中，参与营养循环 ^[50]
舟形藻属 sp.(<i>Navicula</i> sp.)和菱形藻属 sp.(<i>Nitzschia</i> sp.)	通过光合作用产生氧气和有机物，用于监测水体污染和营养状况 ^[51]

表 2 不同湖泊特有藻类及其环境指示意义

Tab. 2 The Environmental Indication Significance of Unique Algal Species in Different Lakes

类别	湖冰特有藻类	指示意义
东居延海	光滑鼓藻(<i>Cyclotella meneghiniana</i>)、细小平裂藻(<i>Merismopedia tenuissima</i>)和卵形隐藻(<i>Cryptomonas ovata</i>)	适应高盐和营养条件, 指示湖泊的盐碱化和富营养化风险 ^[40]
哈素海	波缘藻 sp. (<i>Pleurosigma</i> sp.)、多甲藻 sp. (<i>Peridinium</i> sp.) 和盐泽螺旋藻(<i>Arthrospira salina</i>)	反映高盐度和富营养化风险 ^[41]
查干淖尔	环离浮鞘丝藻(<i>Planktothrix agardhii</i>)、四足十字藻(<i>Crucigenia tetrapedia</i>)和螺旋藻属 sp. (<i>Spirulina</i> sp.)	表明营养物质丰富, 会导致藻华 ^[28]
乌梁素海	长孢藻 sp. (<i>Anabaenopsis</i> sp.)、空球藻(<i>Aphanothece stagnina</i>)和月牙藻(<i>Closterium</i> sp.)	指示水质稳定但需警惕富营养化风险 ^[42, 43]

东居延海冰中共鉴定出 26 种浮游植物, 主要由硅藻门、绿藻门和蓝藻门组成, 主要优势种为小球藻属 sp. (占比 74.67%)。乌梁素海冰中鉴定出 80 种, 主要由硅藻门、绿藻门和蓝藻门组成, 以蓝藻门密度最高, 其主要优势种是泽丝藻属 sp. (占比 24.00%)。哈素海冰中共鉴定出 54 种浮游植物, 主要由硅藻门、绿藻门和蓝藻门组成, 以蓝藻门为主, 微囊藻属 sp. 占比达 44.86%。查干淖尔冰中鉴定出 34 种, 主要由绿藻门、蓝藻门和硅藻门组成, 以蓝藻门密度最高, 环离浮鞘丝藻为主要优势种, 占比 40.05% (图 3)。

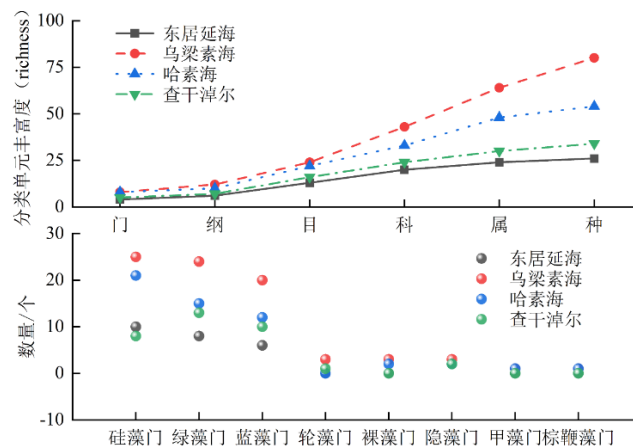


图 3 不同湖泊冰中浮游植物分类单元丰富度和门类组成对比

Fig. 3 Comparison of Taxonomic Richness and Phylum Composition of Ice Phytoplankton in Different Lakes

2.1.2 冰层中浮游植物种类组成

在东居延海、乌梁素海、哈素海和查干淖尔的不同冰层中, 主要由硅藻门、绿藻门和蓝藻门构成。在东居延海, 共鉴定出 22~24 种浮游植物, 随着深度增加, 硅藻门的比例逐渐从 7.57% 增加到 8.40%, 绿藻门的比例略有下降, 但仍保持主导地位, 丰度在 77.59%~78.57% 之间, 优势种为小球藻属 sp., 丰度占比为 74.10%~76.45%。在乌梁素海, 不同冰层中鉴定出 49~55 种浮游植物, 物种组成随深度显著变化, 冰上层硅藻门占比 40.00%, 绿藻门为 30.91%, 蓝藻门的比例较低为 16.36%; 而在冰中层和冰下层, 蓝藻门的比例显著增加到 26.53%, 密度占比达到 60.61%~63.45%, 优势种以泽丝藻属 sp. 为主, 占比分别为 35.22% 和 37.07%。在哈素海, 冰上层共鉴定出 41 种浮游植物, 主要由硅藻门 (43.98%)、绿藻门 (26.83%) 和蓝藻门 (14.63%) 组成, 密度以蓝藻门 (61.09%) 占主导; 冰下层共鉴定出 42 种浮游植物, 蓝藻门密度为 51.37%, 优势种为微囊藻属 sp., 丰度分别为 57.54% (冰上层) 和 21.65% (冰下层)。在查

干淖尔，冰上层共鉴定出 16 种浮游植物，蓝藻门和绿藻门的比例均为 43.75%，其中蓝藻门密度占 92.72%，优势种为环离浮鞘丝藻（62.25%）；冰中层鉴定出 21 种，蓝藻门密度为 79.57%；冰下层鉴定出 17 种浮游植物，绿藻门的比例为 47.06%，密度为 53.53%，优势种为小球藻属 sp.，占比 44.58%（图 4，表 3）。

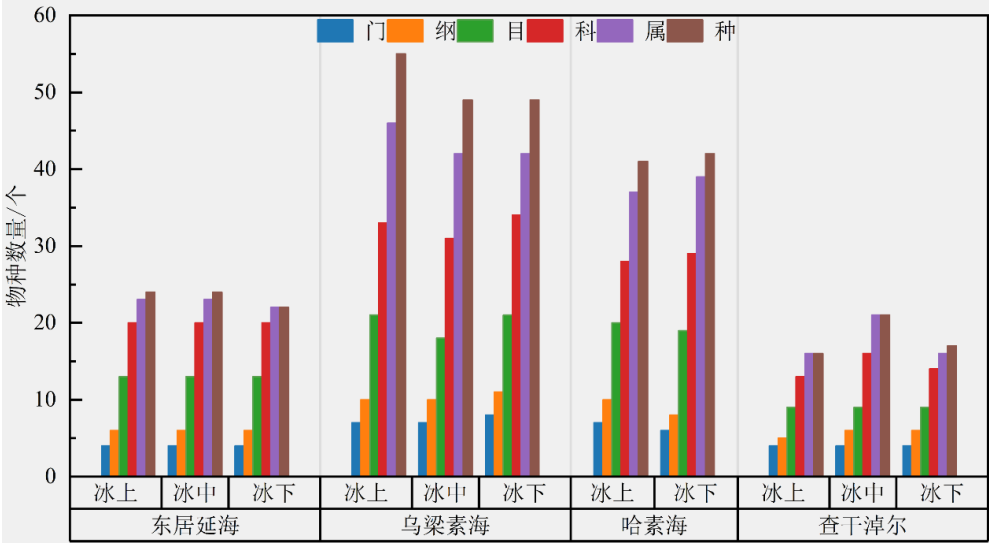


图 4 不同湖泊冰层中藻类分类

Fig. 4 Algal Classification in Different Lake Ice Layers

表 3 不同湖泊冰层中浮游植物优势种及其相对丰度分布

Tab. 3 Distribution of Dominant Species and Their Relative Abundance of Ice Phytoplankton in Different Lakes

湖泊冰层 名称类型	优势种 1	丰度 (%)	优势种 2	丰度 (%)	优势种 3	丰度 (%)
东居延海	上层 小球藻属 sp. (<i>Chlorella</i> sp.)	75.31	冠盘藻属 sp. (<i>Ceratium</i> sp.)	6.29	阿氏浮丝藻 (<i>Asterionella</i> sp.)	6.07
	中层 小球藻属 sp. (<i>Chlorella</i> sp.)	76.45	冠盘藻属 sp. (<i>Ceratium</i> sp.)	6.39	阿氏浮丝藻 (<i>Asterionella</i> sp.)	6.17
	下层 小球藻属 sp. (<i>Chlorella</i> sp.)	75.10	冠盘藻属 sp. (<i>Ceratium</i> sp.)	6.27	阿氏浮丝藻 (<i>Asterionella</i> sp.)	6.06
乌梁素海	上层 单针藻属 sp. (<i>Staurostrum</i> sp.)	29.80	小球藻属 sp. (<i>Chlorella</i> sp.)	8.26	尖状肘形藻 (<i>Gomphosphaeria</i> sp.)	7.65
	中层 泽丝藻属 sp. (<i>Zygnema</i> sp.)	35.22	假鱼腥藻属 sp. (<i>Pseudanabaena</i> sp.)	13.62	尖状肘形藻 (<i>Gomphosphaeria</i> sp.)	8.55
	下层 泽丝藻属 sp. (<i>Zygnema</i> sp.)	37.07	小环藻属 sp. (<i>Chlorella</i> sp.)	11.75	假鱼腥藻属 sp. (<i>Pseudanabaena</i> sp.)	10.33
哈素海	上层 微囊藻属 sp. (<i>Microcystis</i> sp.)	57.54	小球藻属 sp. (<i>Chlorella</i> sp.)	23.62	曲丝藻属 sp. (<i>Spirulina</i> sp.)	6.47
	下层 微囊藻属 sp. (<i>Microcystis</i> sp.)	21.65	小球藻属 sp. (<i>Chlorella</i> sp.)	18.21	拟柱孢藻属 sp. (<i>Anabaenopsis</i> sp.)	15.92
查干淖尔	上层 环离浮鞘丝藻 (<i>Merismopedia</i> sp.)	62.25	螺旋藻属 sp. (<i>Spirulina</i> sp.)	12.53	隐球藻属 sp. (<i>Rhopalodia</i> sp.)	10.59
	中层 泽丝藻属 sp. (<i>Zygnema</i> sp.)	39.32	环离浮鞘丝藻 (<i>Merismopedia</i> sp.)	24.65	小球藻属 sp. (<i>Chlorella</i> sp.)	9.81
	下层 小球藻属 sp. (<i>Chlorella</i> sp.)	44.58	具尾逗隐藻 (<i>Gonyostomum</i> sp.)	15.12	环离浮鞘丝藻 (<i>Merismopedia</i> sp.)	10.92

2.1.3 冰中浮游植物多样性

东居延海的冰中生物多样性较低，香农-维纳多样性指数（ H' ）为 1.14，物种数量（ S ）为 26，均匀度指数（ J ）为 0.35，显示其生态系统较为单一。相比之下，乌梁素海的冰中生物多样性丰富，香农-维纳多样性指数为 2.88，物种数量为 80，均匀度指数为 0.66，表明其生态系统丰富多样。哈素海和查干淖尔的冰中香农-维纳多样性指数较好，分别为 1.99 和 2.17，物种数量分别为 54 和 34，均匀度指数分别为 0.50 和 0.62（图 5）。

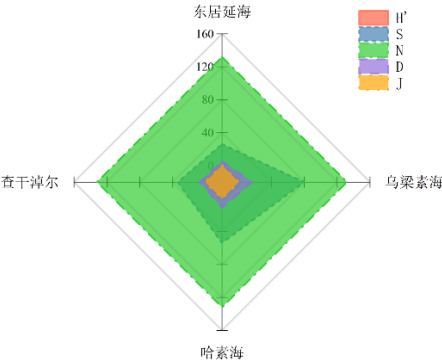


图 5 不同湖冰中浮游植物多样性指数雷达图

Fig. 5 Ice Radar chart of phytoplankton diversity index in different lake ice

在东居延海的上层冰、中层冰和下层冰中，香农-维纳多样性指数（ H' ）分别为 1.10、1.05 和 1.11，物种数量（ S ）均为 24，样本量（ N ）为 26，丰富度（ D ）为 7.06，均匀度（ J ）在 0.33~0.35 之间，显示出较低多样性和均匀度。在乌梁素海，香农-维纳多样性指数在上层冰为 2.73，中层冰和下层冰分别为 2.47 和 2.39，物种数量分别为 55 和 49，样本量均为 80，丰富度在 10.95~12.32 之间，均匀度指数（ J ）在 0.61~0.68 之间，表现出显著生物多样性和较高的均匀度。哈素海的上层冰香农-维纳多样性指数为 1.44，物种数量为 41，样本量为 54，丰富度为 10.03，均匀度为 0.39；下层冰的香农-维纳多样性指数较高，达到 2.41，物种数量 42，丰富度 10.28，均匀度为 0.65。查干淖尔的上层冰香农-维纳多样性指数为 1.39，物种数量为 16，丰富度为 4.25，均匀度为 0.50；中层冰和下层冰的香农-维纳多样性指数分别为 1.92 和 1.88，物种数量分别为 21 和 17，丰富度分别为 5.67 和 4.54，均匀度在 0.63~0.66 之间（图 6）。

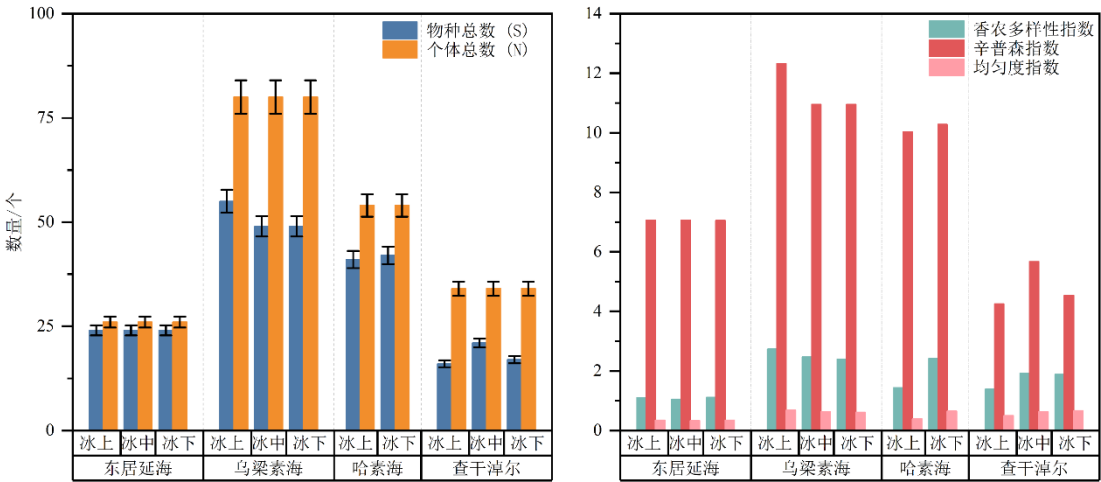


图 6 不同湖泊冰中生物多样性比较

Fig. 6 Comparison of Ice Layer Biodiversity in Different Lakes

2.1.4 冰中浮游植物相似性

根据相似性指数计算结果（表 4），不同湖泊间藻类种类的相似性差异显著。乌梁素海与哈素海的相似性最高（0.49），表明两湖共有藻类种类较多，生态特征相似；而乌梁素海与东居延海的相似性最低（0.23），反映两湖藻类差异较大，主要受水体富营养化、水温、光照和人为干扰等因素影响。查干淖尔的相似性指数在 0.27~0.29 之间，表现出一定的独特性与其他湖泊共享部分种类。

表 4 不同湖冰中藻类相似度指数

Tab. 4 Similarity Index of Algae in Different Lake Ice

类别/个	哈素海(a)和 居延海(b)	哈素海(a)和 查干淖尔(b)	哈素海(a)和 乌梁素海(b)	居延海(a)和 查干淖尔(b)	居延海(a)和 乌梁素海(b)	查干淖尔(a)和 乌梁素海(b)
a	54	54	54	26	26	34
b	26	34	80	34	80	80
c	19	20	44	12	20	24
S	0.31	0.29	0.49	0.25	0.23	0.27

2.2 冰中浮游植物群落与环境因子的关系

如图 7 所示，四个湖泊冰层中的浮游植物与冰温、盐度、总氮、总磷、叶绿素 a 浓度及酸碱度之间的关系表明，浮游植物密度与总氮（0.784， $p<0.001$ ）、冰温（0.583， $p<0.001$ ）、盐度（0.419， $p<0.01$ ）呈显著正相关，而与酸碱度（-0.574， $p<0.001$ ）和叶绿素 a 浓度（-0.478， $p<0.01$ ）呈显著负相关。

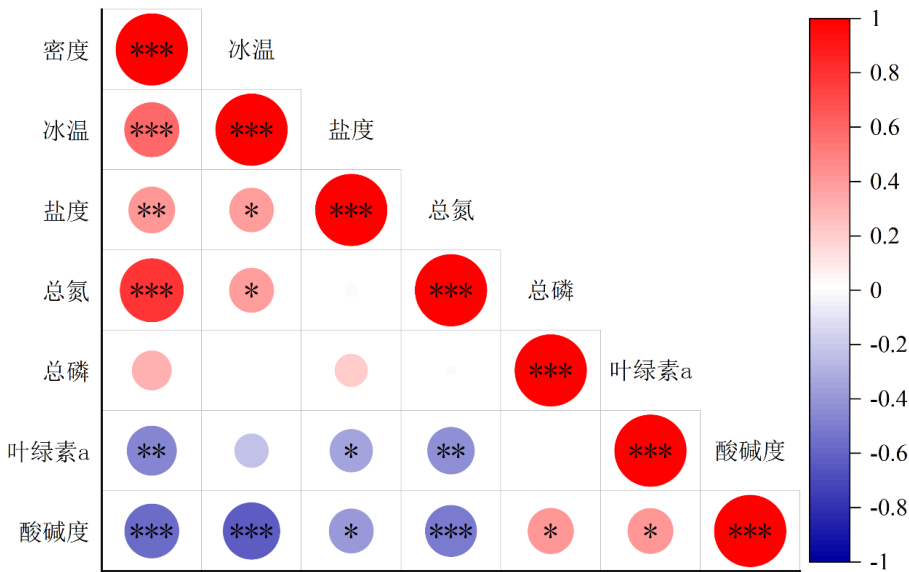


图 7 湖冰浮游植物密度与环境因子相关性（* $p\leq 0.05$ ** $p\leq 0.01$ *** $p\leq 0.001$ ）

Fig. 7 The Relationship Between the Density of Phytoplankton in Lake Ice and Environmental Factors

2.2.1 浮游植物密度与环境因子关系

东居延海冰上层的平均冰温为-6.30℃，盐度为0.34‰，总氮和总磷浓度分别为2.40 mg/L和0.10 mg/L，叶绿素 a 浓度为0.24 $\mu\text{g/L}$ ，酸碱度为9.42。在这些条件下，浮游植物的平均密度为 5.85×10^5 cell/L。随着深度的增加，冰中层的冰温升高至-5.80℃，盐度降低至0.26‰，而总氮和总磷浓度分别升高至2.89 mg/L和1.45 mg/L。在这些环境条件下，浮游植物的平均密度略有下降，为 5.76×10^5 cell/L。在冰下层，冰温进

一步升高至-3.90℃，盐度降至 0.15‰，总氮浓度增加至 3.89 mg/L，总磷浓度降至 0.09 mg/L。此时，浮游植物的平均密度回升至 5.87×10^5 cell/L。上述变化表明，东居延海浮游植物的密度在冰上层达到最高值，随后在冰中层略有下降，而在冰下层有所回升（图 8，表 4）。

乌梁素海冰上层的条件包括平均冰温-8.50℃、盐度 0.32‰、总氮和总磷浓度分别为 0.83 mg/L 和 0.05 mg/L，叶绿素 a 浓度为 0.13 $\mu\text{g/L}$ ，在此环境下，浮游植物的平均密度为 3.23×10^5 cell/L。随着深度的增加，冰中层的冰温升高至-6.20℃，盐度降至 0.21‰，溶解氧浓度减少至 6.54 mg/L，总氮和总磷浓度分别下降至 0.53 mg/L 和 0.04 mg/L，叶绿素 a 浓度显著增加至 2.84 $\mu\text{g/L}$ ，浮游植物密度降至 2.53×10^5 cell/L。在冰下层，冰温进一步升高至-4.00℃，盐度继续降低至 0.15‰，总氮和总磷浓度分别为 0.49 mg/L 和 0.03 mg/L，叶绿素 a 浓度为 0.63 $\mu\text{g/L}$ ，浮游植物的密度回升至 2.83×10^5 cell/L。这些变化表明，乌梁素海冰上层浮游植物密度较高，随着深度增加，中层密度显著下降，而在下层密度有所回升（图 8，表 4）。

哈素海冰上层的平均冰温为-6.00℃，盐度为 0.36‰，总氮和总磷浓度分别为 2.56 mg/L 和 0.68 mg/L，叶绿素 a 浓度为 0.95 $\mu\text{g/L}$ ，酸碱度为 9.37。在这些条件下，浮游植物的平均密度为 7.45×10^5 cell/L。相比之下，冰下层的平均冰温升高至-3.60℃，盐度降至 0.29‰，总氮和总磷浓度显著下降至 0.38 mg/L 和 0.10 mg/L，叶绿素 a 浓度略微升高至 1.24 $\mu\text{g/L}$ 。在这一环境下，浮游植物的平均密度降至 4.07×10^5 cell/L。这些变化表明，哈素海浮游植物的密度在冰层间呈现明显下降趋势（图 8，表 4）。

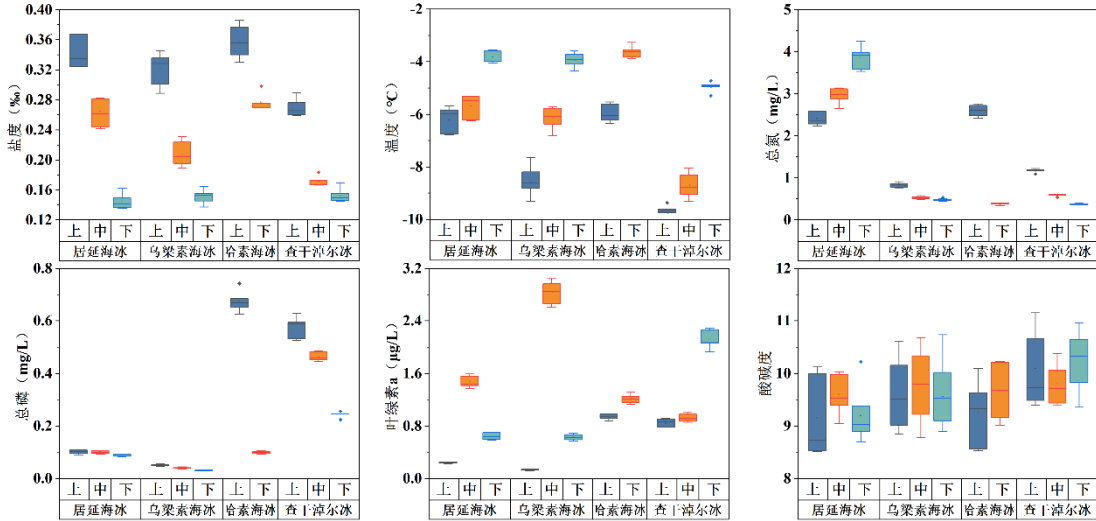


图 8 不同湖泊冰层中环境因子的分布特征

Fig. 8 Distribution Characteristics of Environmental Factors in Ice Layers of Different Lakes

查干淖尔冰上层的平均冰温为-10.20℃，盐度为 0.28‰，总氮和总磷浓度分别为 1.14 mg/L 和 0.58 mg/L，叶绿素 a 浓度为 0.85 $\mu\text{g/L}$ ，pH 值为 10.27。在此条件下，浮游植物的平均密度为 4.35×10^5 cell/L。随着深度的增加，中层的冰温升高至-8.60℃，盐度降低至 0.18‰，总氮和总磷浓度分别下降至 0.59 mg/L 和 0.48 mg/L，叶绿素 a 浓度略微升高至 0.92 $\mu\text{g/L}$ ，浮游植物的平均密度增加至 4.74×10^5 cell/L。在下层，冰温进一步升高至-4.90℃，盐度降至 0.16‰，总氮和总磷浓度分别减少至 0.37 mg/L 和 0.24 mg/L，叶绿素 a 浓度显著上升至 2.12 $\mu\text{g/L}$ ，浮游植物的平均密度则下降至 2.83×10^5 cell/L。这些变化表明，查干淖尔冰上层浮游植物的密度在叶绿素 a 浓度增加的推动下，在冰中层达到峰值，但由于营养盐浓度的下降，冰下层的密度显著降低（图 8，表 4）。

表 4 不同冰层中的环境因子平均值

Tab. 4 Average Values of Environmental Factors in Different Ice Layers

湖泊	层次	冰温(°C)	盐度(‰)	总氮(mg/L)	总磷(mg/L)	叶绿素 a($\mu\text{g/L}$)	酸碱度
东居延海	冰上层	-6.30	0.34	2.40	0.10	0.24	9.42
	冰中层	-5.80	0.26	2.89	0.10	1.45	9.56
	冰下层	-3.90	0.15	3.89	0.09	0.64	9.59
乌梁素海	冰上层	-8.50	0.32	0.83	0.05	0.13	9.70
	冰中层	-6.20	0.21	0.53	0.04	2.84	9.72
	冰下层	-4.00	0.15	0.49	0.03	0.63	9.80
哈素海	冰上层	-6.00	0.36	2.56	0.68	0.95	9.37
	冰下层	-3.60	0.29	0.38	0.10	1.24	9.68
查干淖尔	冰上层	-10.20	0.28	1.14	0.58	0.85	10.27
	冰中层	-8.60	0.18	0.59	0.48	0.92	10.33
	冰下层	-4.90	0.16	0.37	0.24	2.12	10.28

2.2.2 优势藻类密度与环境因子的 RDA

为探讨东居延海、乌梁素海、哈素海和查干淖尔冰中浮游植物优势种密度与冰温、盐度、总氮、总磷、叶绿素 a、酸碱度的关系，对浮游植物优势种密度与环境因子进行了冗余分析（图 9）。

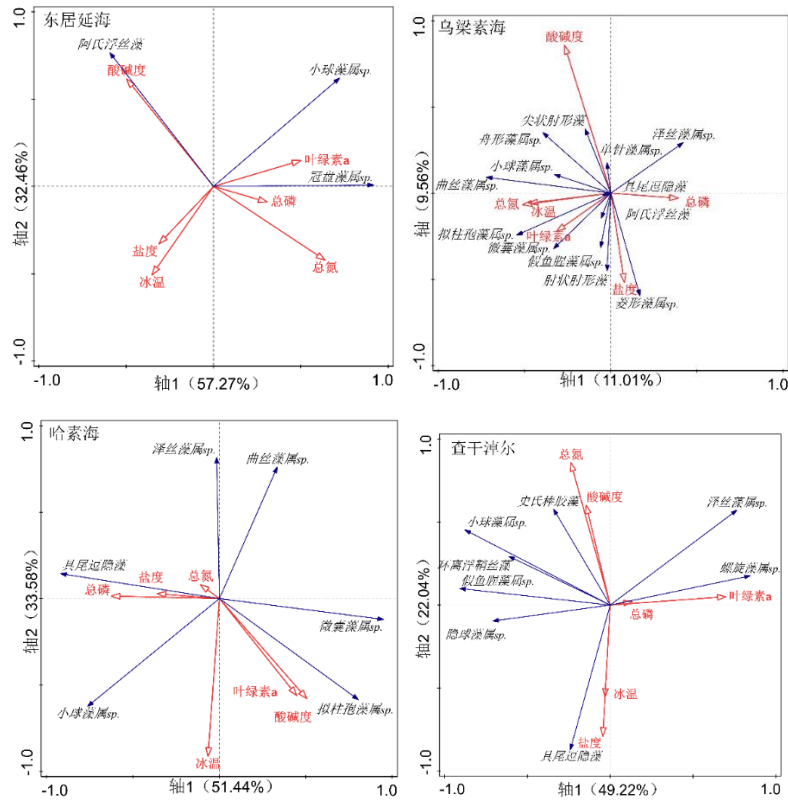


图 9 冰中浮游植物与环境因子的冗余分析图

Fig. 9 Redundancy Analysis Diagram of Ice-associated Phytoplankton and Environmental Factors

东居延海的轴 1 和轴 2 特征值分别为 0.57 和 0.32，所选环境因子共同解释了 89.73% 的冰中浮游植物变化信息。小球藻属 sp. 与叶绿素 a 浓度呈显著正相关 ($n=7$, $p<0.05$)，与盐度和冰温呈显著负相关 ($n=7$,

$p<0.05$)。冠盘藻属 sp.与叶绿素 a 浓度、总磷浓度呈显著正相关 ($n=7$, $p<0.05$), 与盐度呈显著负相关 ($n=7$, $p<0.05$)。阿氏浮丝藻与酸碱度呈显著正相关 ($n=7$, $p<0.05$), 与总磷和总氮浓度呈显著负相关 ($n=7$, $p<0.05$)。

乌梁素海的轴 1 和轴 2 特征值分别为 0.11 和 0.09, 所选环境因子共同解释了 20.57%的冰中浮游植物变化信息。小球藻属 sp.、曲丝藻属 sp.、具尾逗隐藻和拟柱孢藻属 sp.与总氮浓度和冰温呈显著正相关 ($n=20$, $p<0.05$), 而与冰体中的总磷呈显著负相关 ($n=20$, $p<0.05$)。拟柱孢藻属 sp.、微囊藻属 sp.和假鱼腥藻属 sp.与叶绿素 a 呈显著正相关 ($n=20$, $p<0.05$)。肘状肘形藻和菱形藻属 sp.与盐度呈显著正相关 ($n=20$, $p<0.05$), 与酸碱度呈显著负相关 ($n=20$, $p<0.05$)。阿氏浮丝藻和泽丝藻属 sp.与总磷浓度呈显著正相关 ($n=20$, $p<0.05$), 但与总氮浓度冰温呈显著负相关 ($n=20$, $p<0.05$)。

哈素海轴 1 和轴 2 的特征值分别为 0.51 和 0.33, 所选取的环境因子共解释了 85.02%冰体浮游植物的变化信息。具尾逗隐藻与总氮浓度、总磷浓度和盐度呈显著正相关 ($n=6$, $P<0.05$), 与叶绿素 a 和酸碱度呈显著负相关 ($n=6$, $P<0.05$)。微囊藻属 sp.和拟柱孢藻属 sp.与叶绿素 a 和酸碱度呈显著正相关 ($n=6$, $p<0.05$), 与总氮浓度成显著负相关 ($n=6$, $P<0.05$)。小球藻属 sp.与冰温和总磷成显著正相关 ($n=6$, $P<0.05$), 泽丝藻属 sp.与冰温呈显著负相关 ($n=6$, $P<0.05$)。

查干淖尔的轴 1 和轴 2 特征值分别为 0.49 和 0.22, 所选环境因子共同解释了 71.26%的冰中浮游植物变化信息。隐球藻属 sp.、假鱼腥藻属 sp.、环离浮鞘丝藻和小球藻属 sp.与总磷浓度和叶绿素 a 浓度呈显著正相关 ($n=5$, $p<0.05$), 螺旋藻属 sp.与总磷和叶绿素 a 浓度呈显著正相关 ($n=5$, $p<0.05$), 具尾藻属与盐度和冰温呈显著正相关, 与总氮和酸碱度呈显著负相关。史氏棒胶藻与总氮浓度和酸碱度呈显著正相关, 与冰温和盐度呈显著负相关。

2.2.3 冰层中浮游植物与环境因子的相关性分析

图 10 展示了四个湖泊不同冰层中浮游植物密度与多种环境因子之间的相关性。东居延海冰上层浮游植物密度与酸碱度 (-0.756 , $p<0.05$)、叶绿素 a 浓度 (-0.515) 和总磷浓度 (-0.440) 呈负相关, 而与盐度 (0.556)、总氮 (0.339) 和冰温呈正相关; 冰中层浮游植物密度与酸碱度 (-0.402) 和总磷 (-0.527) 呈负相关, 而与盐度 (0.145) 呈正相关; 冰下层浮游植物密度与总氮浓度 (-0.356)、总磷浓度 (-0.425) 和叶绿素 a 浓度 (-0.231) 呈负相关, 而与盐度 (0.309) 呈正相关。乌梁素海冰上层浮游植物密度与总氮 (-0.160) 和总磷浓度 (-0.141) 呈负相关, 而与冰温和酸碱度 (0.377) 呈正相关; 冰中层浮游植物密度与总氮 (-0.341)、总磷 (-0.140) 和冰温 (0.300) 呈负相关, 而与酸碱度 (0.216) 呈正相关; 冰下层浮游植物密度与酸碱度 (0.357) 和叶绿素 a 呈正相关, 与总磷呈负相关。查干淖尔冰上层浮游植物密度与叶绿素 a (0.483) 呈正相关, 而与总磷 (-0.892) 呈负相关; 冰中层浮游植物密度与叶绿素 a 浓度 (0.620)、总氮浓度 (0.522) 和总磷浓度 (0.329) 呈正相关, 而与盐度 (-0.608) 呈负相关; 冰下层浮游植物密度与盐度 (-0.466)、冰温 (-0.935 , $p<0.05$) 和酸碱度 (-0.712) 呈负相关。哈素海冰上层浮游植物密度与总氮 (0.415) 呈正相关, 而与叶绿素 a (-0.839 , $p<0.05$) 呈显著负相关; 冰下层浮游植物密度与总氮 (0.388) 和酸碱度 (0.394) 呈正相关, 与盐度呈负相关。

2.3 冰封期与非冰封期浮游植物种类及优势种比较

四个湖泊在冰封期和非冰封期冰水中的浮游植物物种数量及其优势种存在显著差异 (表 5)。非冰封期由于环境条件适宜, 浮游植物群落恢复良好, 物种多样性和生态功能得到增强; 而冰封期则因低温、光照不足和营养匮乏抑制代谢, 导致群落结构简化, 生态功能减弱。这一现象与藻类在寒冷环境中光合作用的代谢需求降低的特性相符^[44, 45]。其次, 东居延海面积较小且盐度较高^[46], 物种数量变化幅度较小, 冰下生态系统相对单一, 细小平裂藻为优势种, 表现出较高的稳定性, 但生产力较低。乌梁素海面积较大, 生态环境复杂^[15], 其浮游植物物种数量在冰封期和非冰封期均高于其他湖泊, 非冰封期甚至达到 125 种, 显示出较高的生物多样性和生态系统稳定性。哈素海的物种数量随季节及农业影响显著变化, 非冰封期增加至 74 种; 蓝藻 (如微囊藻) 的主导地位表明富营养化^[47]显著影响了其群落结构。查干淖尔湖泊水浅、水体封闭性强, 冬季冰封面积较大, 且冰下水体仅占冰体的 1/2, 导致冰封期物种数量显著减少, 非冰封期则恢复至 74 种, 体现出其生态系统的季节性特征^[28, 29]。

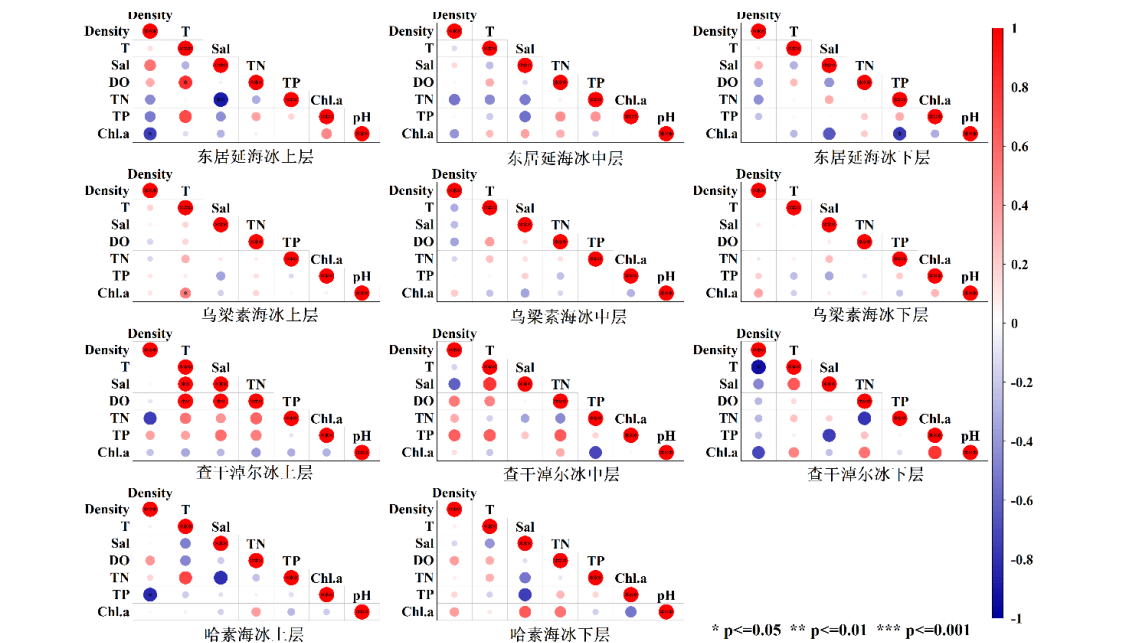


图 10 不同冰层中浮游植物与环境因子相关性图 (T: 水温)

Fig. 10 Correlation diagram of phytoplankton and environmental factors in different ice layers

表 5 冰封期及非冰封期冰水中浮游植物种类比较

Tab. 5 Comparison of Phytoplankton Species During Ice-Covered and Ice-Free Periods

类别	冰封期冰中		冰封期水中		非冰封期	
	种数	优势种	种数	优势种	种数	优势种
东居延海	26	小球藻属 sp.、冠盘藻属和阿氏浮丝藻	26	细小平裂藻和华美色金藻 ^[48]	42	细小平裂藻、玛氏平裂藻和阿氏席藻 ^[15]
乌梁素海	80	泽丝藻属 sp.、单针藻属和假鱼腥藻属 sp.	61	蓝隐藻、伪鱼腥藻、绿柄球藻和旋转囊裸藻 ^[14]	125	梅尼小环藻、四尾蓝藻和鱼腥藻 ^[15]
哈素海	54	微囊藻属 sp.、小球藻属 sp.和具尾逗隐藻	47	小球藻属 sp.、微囊藻属 sp.和金杯藻属	74	微囊藻、螺旋藻和平裂藻 ^[49]
查干淖尔	34	环离浮鞘丝藻、泽丝藻属 sp.和小球藻属 sp.	42	具尾逗隐藻、小球藻属 sp.和隐球藻属	74	微囊藻属 sp.和泽丝藻属 sp. ^[28]

3 讨论

不同湖泊中浮游植物群落的差异源于环境因子的空间异质性和生态特征的差异。湖泊的地理位置、水文特性及营养盐水平决定了浮游植物的生长条件和群落结构^[49]；而光照条件以及人为活动，通过影响营养盐输入和水体稳定性，进一步塑造了浮游植物群落的分布和多样性^[50]。例如，东居延海由于高蒸发率、盐度和补给状况的限制，浮游植物的生存受到影响^[46]；乌梁素海则受到生态补水和农业干扰；哈素海周边的农业活动导致了富营养化^[42, 51]；查干淖尔湖的生长条件则受到季节性补给的制约^[28, 29]。在这四个湖泊中，小球藻属和泽丝藻属由于对低温和低光的适应性，主导了冰中生态系统。小球藻属通过高效利用营养盐并维持光合作用，在资源有限的条件下占据竞争优势^[52]；泽丝藻属则依赖其对氧化还原电位的适应性，在特定水化学环境中维持优势^[53]。这两类藻类在初级生产力、营养盐动态调控和生态系统稳定性中发挥着关键作用，是冰中生态系统功能的重要支柱。研究表明，微藻、细菌和真菌能够在海冰^[4]、雪原^[5]和冰封湖泊^[54-55]中生存^[56]，并依赖冰结合蛋白^[57-58]及 LEA 蛋白^[59-61]维持抗冻能力，防止冰重结晶

和酶失活。绿藻通过基因组扩展和特定基因表达适应极端环境^[62]。寒冷环境中的生化反应主要依赖耐冷酶或嗜冷酶^[63]，这些酶的最适冰温较低，且结构不稳定^[64-65]。蓝绿藻通过低温适应策略维持代谢，其中小球藻属和泽丝藻属表现出显著的生理适应特征^[66]。

不同湖泊冰层中的浮游植物变化与环境因子密切相关，特别是总氮、总磷、叶绿素 a、冰温、盐度和酸碱度等因素。分析结果显示，浮游植物密度与总氮、冰温和盐度呈显著正相关，这表明在较高的氮含量和温度条件下，浮游植物的生长和繁殖受到促进^[67]。同时，盐度的增加也可能为某些耐盐种类提供有利生长环境，进一步推动了浮游植物密度的增加^[68]。另一方面，浮游植物密度与酸碱度和叶绿素 a 浓度呈显著负相关，提示在较低的 pH 值和较低叶绿素 a 浓度下，浮游植物的生物量减少。低酸碱度会限制了浮游植物的代谢活动^[69]，而叶绿素 a 浓度的下降则反映出光合作用效率的降低，这可能与冰层下光照不足有关。因此，冰层中的浮游植物群落变化不仅受到温度和营养物质的影响，也与水体的化学特性密切相关，揭示了环境因子对湖泊生态系统的复杂作用。

不同湖泊冰中浮游植物的分布和生长受多种环境因子的综合影响，不同物种对特定环境条件的响应也存在显著差异。在东居延海，小球藻属 sp. 与叶绿素 a 浓度呈正相关，而与盐度和冰温呈负相关，表明在较低盐度和较高温度条件下，小球藻属 sp. 的生长更为有利。冠盘藻属 sp. 则与叶绿素 a 和总磷浓度正相关，提示其在富含磷的环境中具有较强的生长优势^[70]。阿氏浮丝藻与酸碱度呈正相关，且与总磷和总氮呈负相关，表明该藻类可能偏好较低营养浓度和相对中性的水体环境^[71]。乌梁素海中，小球藻属 sp. 等藻类与总氮和冰温呈正相关，反映出较高氮浓度和温暖的冰温条件促进其生长。拟柱孢藻属 sp. 与叶绿素 a 正相关，表明其对光合作用的需求较高^[72]。肘状形藻和菱形藻属 sp. 与盐度正相关，显示出它们能够适应较高盐度的环境，而阿氏浮丝藻和泽丝藻属 sp. 则与总磷正相关，说明其在磷丰富的环境中占据优势^[6, 15]。哈素海冰层中，具尾逗隐藻与总氮、总磷和盐度正相关，反映了其在富营养和高盐环境下的适应能力。微囊藻属 sp. 和拟柱孢藻属 sp. 与叶绿素 a 和酸碱度正相关，表明它们对光照条件和酸碱度变化具有较强的适应性^[53, 73]。小球藻属 sp. 与冰温和总磷正相关，而泽丝藻属 sp. 与冰温负相关，揭示了不同藻类对环境温度的不同反应。查干淖尔冰层中，隐球藻属 sp. 和假鱼腥藻属 sp. 与总磷和叶绿素 a 正相关，表明这两种藻类在富磷环境中表现出较强的生长能力^[28]。具尾藻属与盐度和冰温正相关，表明其适应了较高盐度和较低温度的环境，而史氏棒胶藻与总氮和酸碱度正相关，显示其在低酸碱度和较高氮浓度的水体中具有较强的生长优势^[74]。

东居延海、乌梁素海、哈素海和查干淖尔的浮游植物密度在不同冰层之间表现出显著差异。具体来看，东居延海和乌梁素海的浮游植物密度在中层冰中下降，这一变化主要受到盐度和酸碱度的显著影响。盐度和酸碱度的变化可能导致浮游植物的生长受到抑制^[69, 75]，特别是在中层冰中，可能由于水体的化学特性不利于浮游植物的生存和繁殖。哈素海的浮游植物密度随冰层深度的增加显著下降，且其变化明显受到营养盐浓度的调控，尤其是在深层冰中，较低的营养盐供应限制了浮游植物的生长^[75]。这表明，营养盐的浓度直接影响浮游植物的生物量。在查干淖尔，浮游植物密度在中层冰中升高而在下层冰中下降，这一变化可能与叶绿素 a 浓度的促进作用以及下层冰中营养盐限制的共同作用有关。中层冰中叶绿素 a 浓度较高，促进了光合作用，而下层冰中较低的营养盐浓度则抑制了浮游植物的生长，形成了复合的生态调节效应^[76]。

4 结论

(1) 乌梁素海、东居延海、哈素海和查干淖尔冰中浮游植物共鉴定出 132 种。东居延海冰中鉴定 26 种浮游植物，以小球藻属 sp. 为优势种；乌梁素海冰中鉴定 80 种，以泽丝藻属 sp. 为优势种；哈素海冰中鉴定 54 种，以微囊藻属 sp. 为优势种；查干淖尔冰中鉴定 34 种，以环藻属 sp. 为优势种。

(2) 东居延海冰中生态系统单一，生物多样性较低；乌梁素海冰中生态系统丰富，生物多样性较高；哈素海和查干淖尔冰中生物多样性适中。不同湖泊间藻类相似性差异显著，乌梁素海与哈素海相似性最高，东居延海与乌梁素海差异最大，查干淖尔则表现出一定的独特性。

(3) 湖冰中浮游植物密度与总氮、冰温、盐度呈显著正相关, 与酸碱度和叶绿素 a 浓度呈显著负相关。冰中浮游植物密度在东居延海和乌梁素海呈“上高中降下回升”的趋势, 哈素海随冰层深度逐渐降低, 而查干淖尔中层密度因叶绿素 a 的增加升高, 下层因营养盐减少而下降。

(4) 东居延海的浮游植物密度与酸碱度、叶绿素 a 浓度和总磷呈负相关, 而与盐度、总氮和冰温呈正相关; 乌梁素海则表现出浮游植物密度与总氮、总磷负相关, 与酸碱度和冰温正相关; 查干淖尔冰层中的浮游植物密度与叶绿素 a 正相关, 与总磷负相关, 而与酸碱度和冰温的相关性较弱; 哈素海冰层中的浮游植物密度与酸碱度、叶绿素 a 和总磷浓度正相关, 尤其在冰下层, 表现出较强的相关性。

5 展望

通过对内蒙古四个湖泊比较, 揭示了寒旱区湖泊冰封期冰中浮游植物群落结构及其与环境因子的关系。未来, 应结合遥感、生物标志物等新技术, 通过长期卫星观测、现场数据和数值模拟, 深入探究湖冰浮游植物生物量的年际变化机制、生态系统生产力的多尺度变异规律及其气候效应, 以深化对湖冰生物地球化学循环及其气候影响的认识。

致谢 感谢王凯师弟和姚卫泽师弟在样品实验过程中给予的支持与帮助。

6 参考文献

- [1] Behrenfeld MJ, Falkowski PG. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration . *Limnology and Oceanography*, 1997, **42**(1): 1-20. DOI:10.4319/lo.1997.42.1.0001.
- [2] Adrian R, O'Reilly C M, Zagarese H, *et al.* Lakes as sentinels of climate change . *Limnol Oceanogr*, 2009, **54**(6): 2283-2297. DOI:10.4319/lo.2009.54.6_part_2.2283.
- [3] Zhang G, Duan S. Lakes as sentinels of climate change on the Tibetan Plateau . *All Earth*, 2021, **33**(1): 161-165. DOI: 10.1016/j.allearth.2021.03.003
- [4] Thomas DN, Dieckmann GS. Antarctic Sea ice--a habitat for extremophiles . *Science*, 2002, **295**(5555): 641-644. DOI:10.1126/science.1063391.
- [5] Davey M P, Norman L, Sterk P, *et al.* Snow algae communities in Antarctica: metabolic and taxonomic composition . *New Phytol*, 2019, **222**(3): 1242-1255. DOI:10.1111/nph.15701.
- [6] Li YX, Yang SQ, Ye QY, *et al.* Analysis of Phytoplankton Community Structure Characteristics and Their Driving Factors in Lakes with Different Dominant Aquatic Plants in Wetlands . *Environmental Science*, 2024, **45**(10): 5811-5821. DOI:10.13227/j.hjlx.202310116
- [7] 李玉鑫, 杨宋琪, 叶其炎等. 湿地不同优势水生植物湖泊中浮游植物群落结构特征及其驱动因子分析 . *环境科学*, 2024, **45**(10): 5811-5821.]
- [8] Bowen S, Na L, Guoyu W, *et al.* Contribution for lake phytoplankton community succession under multi-source artificial hydrological regulation . *Journal of Environmental Management*, 2024, **372**: 123351. DOI:10.1016/j.jenvman.2024.123351.
- [9] Nagel D V C, Hannoun D, Tietjen T. Stable phytoplankton community compositions in Lake Mead (Nevada-Arizona, USA) during two decades of severe drought . *Environmental Science and Ecotechnology*, 2025, **23**: 100491-100491. DOI: 10.1016/J.ESE.2024.100491.
- [10] Hou Y, Cheng Y, Li K, *et al.* Interannual succession of phytoplankton community in a canyon-shaped drinking water reservoir during the initial impoundment period: Taxonomic versus functional groups . *Journal of Environmental Sciences*, 2025, **151**: 454-468. DOI: 10.1016/J.JES.2024.04.013.
- [11] Yang S, Ma Y, Gao J, *et al.* Exploring the response and prediction of phytoplankton to environmental factors in eutrophic marine areas using interpretable machine learning methods . *Science of the Total Environment*, 2024, **951**: 175600. DOI: 10.1016/J.SCITOTENV.2024.175600.
- [12] He JF, Wang L, Li SJ, Cai MH. The Algal Communities and Their Growth and Decline Processes in the Antarctic Sea Ice Zone . *Polar Research*, 2003, **15**(02): 102-114. [何剑锋, 王桂忠, 李少菁, 蔡明红. 南极海冰区冰藻类群及兴衰过程 . *极地研究*, 2003, **15**(02): 102-114.]

- [12] Liu CL, Niu YY, He PQ. Adaptation Mechanisms of Polar Ice Algae to Extreme Sea Ice Habitats and Their Response to Climate Change . *Advances in Marine Science*, 2021, **39**(2): 167-177. DOI:10.3969/j.issn.1671-6647.2021.02.001. [刘晨临, 牛圆圆, 何培青. 极地冰藻极端海冰生境适应机制及其受气候变化的影响 . *海洋科学进展*, 2021, **39**(2): 167-177.]
- [13] Jiang N, Zhang ZR. Research Progress on the Spatiotemporal Characteristics of Phytoplankton Biomass and Primary Productivity in Antarctic Subglacial Lakes and Their Influencing Factors . *Polar Research*, 2024, **36**(2): 266-285. DOI:10.13679/j.jdyj.20220440. [江宁, 张召儒. 南极冰间湖浮游植物生物量和生物生产力时空特征及影响因素研究进展 . *极地研究*, 2024, **36**(2): 266-285.]
- [14] Lin Y, Zhao ZW, Hou JQ, *et al.* Distribution Characteristics of Phytoplankton During the Ice Cover Period in Wuliangsuhai and Its Relationship with Water Quality Indicators . *Acta Botanica Northwestica*, 2022, **42**(02): 339-347. [林岩, 赵子闻, 侯俊青等. 乌梁素海冰封期浮游植物分布特征及其与水质指标的关系 . *西北植物学报*, 2022, **42**(02): 339-347.]
- [15] Wang SH, Zhang S, Wu R, *et al.* Phytoplankton Characteristics in Lakes of Cold Arid Regions and Their Indicative Role in Nutrient Status . *China Environmental Science*, 2023, **43**(01): 311-320. DOI: 10.19674/j.cnki.issn1000-6923.2023.0003. [王世欢, 张生, 武蓉等. 寒旱区湖泊浮游植物特征及其对营养状态的指示作用 . *中国环境科学*, 2023, **43**(01): 311-320.]
- [16] 杨文焕, 寒旱区湿地冰封期浮游植物群落特征与环境因子的响应[科技成果]. 内蒙古科技大学, 2021-08-27.
- [17] Yao Z, Liu YJ, He GH, *et al.* Niche Analysis of Dominant Phytoplankton Species in Lakes of Cold Arid Regions: A Case Study of Nanhai Lake in Baotou . *Journal of Irrigation and Drainage*, 2022, **41**(11): 91-100. DOI: 10.13522/j.cnki.gggs.2022091. [姚植, 刘奕杰, 何桂豪等. 寒旱区湖泊浮游植物优势种生态位分析——以包头南海湖为例 . *灌溉排水学报*, 2022, **41**(11): 91-100.]
- [18] Wang SY, Zhang XX, Tian SM, *et al.* Study on the Phytoplankton Community Structure Characteristics and Influencing Factors During the Ice Cover Period in Lakes of the Arid Region of the Yellow River Basin . *Journal of Hydraulic Engineering*, 2020, **51**(09): 1070-1079. DOI: 10.13243/j.cnki.slxb.20200590. [王司阳, 张笑欣, 田世民等. 黄河流域干旱区湖泊冰封期浮游植物群落结构特征及影响因子研究 . *水利学报*, 2020, **51**(09): 1070-1079.]
- [19] Zhang YS, Wang Q, Zhang C, *et al.* Response of Phytoplankton to Haze Addition in Different Water Layers of the Yellow and Bohai Seas . *China Environmental Science*, 2023, **43**(09): 4791-4800. DOI: 10.19674/j.cnki.issn1000-6923.20230509.003. [张岩松, 王钦, 张潮等. 黄渤海不同水层中浮游植物对灰霾添加的响应 . *中国环境科学*, 2023, **43**(09): 4791-4800.]
- [20] Jena B, Pillai AN. Satellite observations of unprecedented phytoplankton blooms in the Maud Rise polynya, Southern Ocean . *The Cryosphere*, 2020, **14**(4): 1385-1398. DOI: 10.5194/tc-14-1385-2020. DOI: 10.1029/2022JC019000
- [21] Kinney J C, Frants M, Maslowski W, *et al.* Investigation of Under-Ice Phytoplankton Growth in the Fully-Coupled, High-Resolution Regional Arctic System Model . *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2023, **128**(9), e2022JC019000. DOI: 10.1029/2022JC019000
- [22] Li Y, Ji R, Jenouvrier S, *et al.* Synchronicity between ice retreat and phytoplankton bloom in circum-Antarctic polynyas . *Geophysical Research Letters*, 2016, **43**(4): 1700-1708. DOI: <https://doi.org/10.1002/2016GL067937>
- [23] Toda K, Obolkin V, Ohira S-I, *et al.* Abundant production of dimethylsulfoniopropionate as a cryoprotectant by freshwater phytoplanktonic dinoflagellates in ice-covered Lake Baikal . *Communications Biology*, 2023, **6**(1): 345. <https://doi.org/10.1038/s42003-023-05573-9>
- [24] Zhang F, Shi XH, Zhao SN, *et al.* Analysis of the Oxygen Balance During the Ice Cover Period in Wuliangsuhai . *Journal of Lake Sciences*, 2022, **34**(5): 1570-1583. DOI: 10.18307/2022.0513 [张帆, 史小红, 赵胜男等. 乌梁素海冰封期溶解氧的平衡性分析 . *湖泊科学*, 2022, **34**(5): 1570-1583.]
- [25] Zhang ZK, Wu W, Wang SM, Xia WL, Wu YH, Qu WC. Environmental Changes Recorded in the Lake Sediments of Juyan Lake, Inner Mongolia, Over the Past 2600 Years . *Journal of Lake Sciences*, 1998, **10**(2): 44-51. DOI: 10.18307/1998.0208. [张振克, 王苏民, 夏威夷等. 近 2600 年来内蒙古居延海湖泊沉积记录的环境变迁 . *湖泊科学*, 1998, **10**(2): 44-51.]
- [26] Sun B, Zhao SN, Wang LM, *et al.* Heavy Metal Contamination Characteristics and Ecological Risk Assessment of Surface Sediments in Hasuhe . *Wetland Science*, 2018, **16**(6): 756-763. DOI: 10.13248/j.cnki.wetlandsci.2018.06.010. [孙标, 赵胜男, 王利明等. 哈素海表层沉积物重金属污染特征及生态风险评价 . *湿地科学*, 2018, **16**(6): 756-763.]
- [27] Liu MP, Ha S, Chun X. Analysis of Water Volume Changes and Their Causes in Chagan Lake, Inner Mongolia, Over the Past 50 Years . *Journal of Lake Sciences*, 2015, **27**(01): 141-149. DOI: 10.18307/2015.0117. [刘美萍, 哈斯, 春喜. 近 50 年来内蒙古查干湖水量变化及其成因分析 . *湖泊科学*, 2015, **27** (01): 141-149.]

- [28]张昊.内蒙古查干淖尔生态环境特征及水量-水质-水生态耦合模拟[学位论文].内蒙古农业大学,2024.]
- [29]Zhang H, Shi XH, Zhao SN, *et al.* Eutrophication Characteristics and Influencing Factors of the Eastern Lake of Chagan Lake, Inner Mongolia . *Wetland Science*, 2023, **21**(6): 842-849. DOI: 10.13248/j.cnki.wetlandsci.2023.06.004. [张昊, 史小红, 赵胜男等. 内蒙古查干淖尔湖东湖水体富营养化特征及其影响因素 . 湿地科学, 2023, **21**(6): 842-849.]
- [30]Green W R, Robertson D, Wilde F. Lakes and Reservoirs—Guidelines for study design and sampling . 2015: 65 pp.
- [31] Horvat C, Jones D R, Iams S, *et al.* The frequency and extent of sub-ice phytoplankton blooms in the Arctic Ocean . *Sci Adv*, 2017, **3**(3): e1601191. DOI: 10.1126/sciadv.1601191
- [32]Cui ZM, Shi XH, Zhao SN, *et al.* Spatiotemporal Distribution and Source Analysis of Heavy Metals in Surface Sediments of Wuliangsuhai Based on PCA-APCS-MLR Model . *Environmental Science*, 2024, **45**(03): 1415-1427. DOI:10.13227/j.hjxx.202303141. [崔志谋, 史小红, 赵胜男等. 基于 PCA-APCS-MLR 模型的乌梁素海表层沉积物重金属时空分布及来源解析 . 环境科学, 2024, **45**(03): 1415-1427.]
- [33] Trombetta T, Vidussi F, Mas S, *et al.* Water temperature drives phytoplankton blooms in coastal waters . *PLOS ONE*, 2019, **14**(4): e0214933. DOI: 10.1371/journal.pone.0214933.
- [34] 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.
- [35] Quan D, Shi XH, Zhao SN, *et al.* Nutrient Status and Influencing Factors of Water in Wuliangsuhai During Summer from 2006 to 2017 . *Journal of Lake Sciences*, 2019, **31**(05): 1259-1267. DOI: 10.18307/2019.0503.[全栋, 史小红, 赵胜男等. 2006—2017 年乌梁素海夏季水体营养状态及影响因子 . 湖泊科学, 2019, **31**(05): 1259-1267.]
- [36] Wang X, Xu Q, Jiang M, *et al.* Zooplankton distribution and influencing factors in the South Yellow Sea in spring . *Mar Pollut Bull*, 2019, **146**(06): 145-154. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2019.06.005.
- [37] Haque M A, Jewel M A S, Akhi M M, *et al.* Seasonal dynamics of phytoplankton community and functional groups in a tropical river . *Environ Monit Assess*, 2021, **193**(11): 704. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10661-021-09500-5>.
- [38] Yu S, Ren Z, Yang Y, *et al.* Spatial heterogeneity in summer phytoplankton communities shaped by anthropogenic and natural effects in typical coastal bay-river systems in South China. *Ecological Indicators*, 2023, **154**(2023):110602. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.110602>.
- [39] Yang S, Yuan Z, Ye B, *et al.* Impacts of landscape pattern on plant diversity and richness of 20 restored wetlands in Chaohu Lakeside of China. *Science of the Total Environment*, 2024, **906**: 167649. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.167649
- [40]张婕.东居延海湿地生态系统健康评价及服务功能评估[学位论文].兰州大学,2018.
- [41]霍海鹰,李翠霞,杜惠莹等. 内蒙古哈素海水体富营养化综合评价 . 内蒙古水利, 2023, (06): 7-8.
- [42] Lu J, Yang JS, Luo JH, *et al.* Impact of Environmental Factors and Ecological Water Supplementation on the Interannual Area of "Yellow Algae" Outbreaks in Wuliangsuhai (1986-2021) . *Journal of Lake Sciences*, 2023, **35**(6): 1881-1890.DOI: 10.18307/2023.0612.[芦津, 杨瑾晟, 罗菊花等. 环境因子及生态补水对乌梁素海“黄苔” 年际暴发面积的影响 (1986-2021 年) . 湖泊科学, 2023, **35**(6): 1881-1890.]
- [43] Liu YH, Lu JP, Zhao SN, *et al.* Trend Analysis of Water Environment Changes in Wuliangsuhai Based on Long-Time Series and Key Driving Factors Such as Ecological Water Supplementation (2011-2020) . *Journal of Lake Sciences*, 2023, **35**(6): 1939-1948. DOI: 10.18307/2023.0621. [刘莹慧, 卢俊平, 赵胜男等. 基于长时间序列乌梁素海水环境变化趋势及生态补水等关键驱动因子分析 (2011-2020 年) . 湖泊科学, 2023, **35**(6): 1939-1948.]
- [44] Dalman L A, Schallenberg C, Fraser A D, *et al.* Bio-optical properties of algal communities in Antarctic pack ice during spring. *Journal of Marine Systems*, 2023, **240**: 103890. DOI: 10.1016/j.jmarsys.2023.103890.
- [45] Zhang Q, Yu Z, Jin S, *et al.* Lignocellulosic residue as bio-carrier for algal biofilm growth: Effects of carrier physicochemical proprieties and toxicity on algal biomass production and composition. *Bioresource Technology*, 2019, **293**: 122091. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2019.122091>
- [46]Zhang H, Jin X, Xiao HL, Chen YH. Soluble Salt Deposition and Paleo-climatic Environmental Changes in Dong Juyan Lake . *Journal of Desert Research*, 2004, (04): 31-37.DOI:10.3321/j.issn:1000-694X.2004.04.006 [张洪 靳, 肖洪浪,陈月红. 东居延海易溶盐沉积与古气候环境变化 . 中国沙漠, 2004, (04): 31-37.]

- [47] Li GQ, Yun GQ. Analysis of Eutrophication Changes in Hasuhe from 2012 to 2023 and Discussion on Prevention and Control of Algal Blooms . *Environment and Development*, 2024, **36**(01): 14-19. DOI: 10.16647/j.cnki.cn15-1369/X.2024.01.004. [李国庆, 云冠群. 2012—2023 年哈素海富营养程度变化分析和水质防治探讨 . 环境与发展, 2024, **36**(1): 14-19.]
- [48] 于海峰. 内蒙古居延海健康评估及评价体系适应性研究[学位论文]. 内蒙古农业大学, 2021.
- [49] Jiang MY, Wang XD, Liu XH, *et al.* Research Progress on Phytoplankton During the Ice Cover Period in Lakes . *Chinese Journal of Ecology*, 2023, **42**(8): 2010-2019. 10.13292/j.1000-4890.202308.019. [江孟宇, 王晓东, 刘晓辉等. 湖泊冰封期浮游植物研究进展 . 生态学杂志, 2023, **42**(8): 2010-2019.]
- [50] Li XY, Zhang S, Liu Y, *et al.* Phytoplankton Evolution Characteristics and Influencing Factors in Hulun Lake. *Journal of Lake Sciences*, 2025, **37**(1): 50-60. DOI: 10.18307/2025.0112 [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, 2025, **37**(1): 50-60.]
- [51] Li CY, Gao RZ, Liu TX, *et al.* Eutrophication Evaluation of Water Quality and Its Seasonal Dynamics in Wuliangsuhai . *Journal of Water Resources and Water Engineering*, 2005, (2): 11-15. DOI: 10.3969/j.issn.1672-643X.2005.02.003 [李畅游, 高瑞忠, 刘廷玺等. 乌梁素海水质富营养化评价及其年季动态变化特征 . 水资源与水工程学报, 2005, (2): 11-15.]
- [52] Li XL, Tao L, Dai LL, *et al.* Effects of Temperature and Initial Density on the Growth and Competition of Navicula and Chlorella . *South China Fisheries Science*, 2021, **17**(5): 18-25. DOI: 10.12131/20200250. [李晓莉, 陶玲, 代梨梨等. 温度和起始密度比对舟形藻和小球藻生长和竞争的影响 . 南方水产科学, 2021, **17**(5): 18-25.]
- [53] 朱梦灵. 丝状蓝藻假鱼腥藻和泽丝藻的分类学研究及分子监测[学位论文]. 中国科学院大学, 2012.
- [54] Karl D M, Bird D F, Bjorkman K, *et al.* Microorganisms in the accreted ice of Lake Vostok, Antarctica . *Science*, 1999, **286**(5447): 2144-2147. DOI: 10.1126/science.286.5447.2144.
- [55] Possmayer M, Gupta R K, Szyszka - Mroz B, *et al.* Resolving the phylogenetic relationship between Chlamydomonas sp. UWO 241 and Chlamydomonas raudensis SAG 49.72 (Chlorophyceae) with nuclear and plastid DNA sequences . *Journal of Phycology*, 2016, **52**(2): 305-310. DOI: 10.1126/science.286.5447.2144
- [56] Yue H, Li QY, Yu Y, *et al.* Response and Recovery of Microcystis aeruginosa and Chlorella vulgaris to Low Temperature and Darkness . *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2018, **42**(1): 190-195. DOI: 10.7541/2018.024. [岳红, 李巧玉, 喻焱等. 铜绿微囊藻与小球藻对低温和黑暗响应与恢复 . 水生生物学报, 2018, **42**(1): 190-195.]
- [57] Bar Dolev M, Braslavsky I, Davies P L. Ice-binding proteins and their function . *Annual review of biochemistry*, 2016, **85**(1): 515-542. DOI: 10.1111/febs.14764.
- [58] Collins T, Margesin R. Psychrophilic lifestyles: mechanisms of adaptation and biotechnological tools . *Appl Microbiol Biotechnol*, 2019, **103**(7): 2857-2871. DOI: 10.1007/s00253-019-09659-5.
- [59] Shih M-D, Hoekstra F A, Hsing Y-I C. Late embryogenesis abundant proteins . *Advances in botanical research*. Elsevier. **2008**: 211-255.
- [60] Liu X, Wang Y, Gao H, *et al.* Identification and characterization of genes encoding two novel LEA proteins in Antarctic and temperate strains of Chlorella vulgaris . *Gene*, 2011, **482**(1-2): 51-58. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gene.2011.05.006>.
- [61] Wang Y, Liu X, Gao H, *et al.* Characterization of the tandem-arrayed hC6 genes in Antarctic and temperate strains of Chlorella vulgaris . *FEMS Microbiol Lett*, 2011, **325**(2): 130-139. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2011.02420.x>.
- [62] Zhang Z, Qu C, Zhang K, *et al.* Adaptation to Extreme Antarctic Environments Revealed by the Genome of a Sea Ice Green Alga . *Curr Biol*, 2020, **30**(17): 3330-3341 e3337. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.06.029>
- [63] Morgan-Kiss R M, Priscu J C, Pockock T, *et al.* Adaptation and acclimation of photosynthetic microorganisms to permanently cold environments . *Microbiol Mol Biol Rev*, 2006, **70**(1): 222-252. DOI: 10.1128/MMBR.70.1.222-252.2006.
- [64] Feller G, Gerday C. Psychrophilic enzymes: hot topics in cold adaptation . *Nat Rev Microbiol*, 2003, **1**(3): 200-208. DOI: <https://doi.org/10.1038/nrmicro773>.
- [65] Santiago M, Ramirez-Sarmiento C A, Zamora R A, *et al.* Discovery, Molecular Mechanisms, and Industrial Applications of Cold-Active Enzymes . *Front Microbiol*, 2016, **7**: 1408. DOI: 10.3389/fmicb.2016.01408.

- [66] Wang Y, Liu X, Gao H, *et al.* Early Stage Adaptation of a Mesophilic Green Alga to Antarctica: Systematic Increases in Abundance of Enzymes and LEA Proteins . *Mol Biol Evol*, 2020, **37**(3): 849-863. DOI: <https://doi.org/10.1093/molbev/msz273>.
- [67] Meng YY, Wang LY, Zhu R, *et al.* Phytoplankton Community Structure Characteristics and Driving Factors in Lakes of the Tibetan Plateau . *Journal of Lake Sciences*;2025,37(2):415-428. DOI:10.18307/2025.0215 [孟洋洋, 王丽雅, 朱睿等. 青藏高原湖泊浮游植物群落结构特征与驱动因素. 湖泊科学, 2025,37(2):415-428.]
- [68] Qi Q, Ma SR, Xu WD. Research Progress on the Effects of Salt Stress on Plant Growth and the Physiological Mechanisms of Salt Tolerance . *Molecular Plant Breeding*, 2020, **18**(08): 2741-2746. DOI: 10.13271/j.mpb.018.002741 [齐琪, 马书荣, 徐维东. 盐胁迫对植物生长的影响及耐盐生理机制研究进展 . 分子植物育种, 2020, **18**(8): 2741-2746.]
- [69] 冯媛媛, 王建才, 蔡婷. 海洋酸化与升温对浮游植物种群的影响研究综述 . 天津科技大学学报, 2022, **37**(02): 61-70.
- [70] Zheng LL, Zhang Q, Li TL, *et al.* Effects of Three Different Environmental Factors on the Growth Physiology of the Dominant Diatom *Stephanodiscus* sp. in the Han River Diatom Bloom . *Bulletin of Oceanology and Limnology*, 2017, (6): 91-97. DOI: 10.1016/j.cej.2021.131533 [郑凌凌, 张琪, 李天丽等. 三种不同环境因子对汉江硅藻水华优势种冠盘藻(*Stephanodiscus* sp.)生长生理的影响 . 海洋湖沼通报, 2017, (6): 91-97.]
- [71] Yan WY, Wang SX, Gu J, *et al.* Phytoplankton Community Composition in Qingcaosha Reservoir and Its Relationship with Environmental Factors . *Journal of Shanghai Ocean University*, 2017, **26**(1): 75-84. DOI: 10.12024/j.sou.20160501776 [严文逸, 王绍祥, 顾静等. 青草沙水库浮游藻类群落组成及其与环境因子的关系 . 上海海洋大学学报, 2017, **26**(1): 75-84.]
- [72] 于婷. 温度、光照及氮源对拟柱孢藻生长和藻丝形态的影响[学位论文]. 暨南大学, 2014.
- [73] Han BP, Lei LM, Zhao L, *et al.* Current Status and Challenges in Ecological Research of *Cylindrospermopsis raciborskii* . *Journal of Sun Yat-sen University (Natural Science Edition)*, 2024, **63**(06): 95-103. [韩博平, 雷腊梅, 赵亮等. 拟柱孢藻 (*Cylindrospermopsis raciborskii*) 生态学研究现状与面临的挑战 . 中山大学学报(自然科学版中英文), 2024, **63**(6): 95-103.]
- [74] Kholssi, Rajaa, Hanane Lougraimzi, and Ignacio Moreno-Garrido. Influence of salinity and temperature on the growth, productivity, photosynthetic activity and intracellular ROS of two marine microalgae and cyanobacteria. *Marine Environmental Research*, 2023, **186**: 105932. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2023.105932>.
- [75] Wu P, Deng JM, Qin BQ, *et al.* Effects of Water Temperature and Nutrient Enrichment on Phytoplankton Growth in Taihu Lake during Winter and Spring. *Environmental Science Research*, 2013, **26**(10): 1064-1071. DOI: 10.13198/j.issn.1001-6929.2013.10.001. [吴攀, 邓建明, 秦伯强, 等. 水温 and 营养盐增加对太湖冬、春季节藻类生长的影响. 环境科学研究, 2013, **26**(10): 1064-1071.]
- [76] Kubryakova E A, Kubryakov A A. Warmer winters causes an increase of chlorophyll-a concentration in deeper layers: the opposite role of convection and self-shading on the example of the Black Sea . *Biogeosciences*, 2020(2020):1-23. DOI: 10.5194/bg-2020-366.