

贵州草海大型底栖动物群落结构特征及其对草-藻型稳态转换的响应*

张瀚文^{1,2}, 周婷^{2,3}, 匡晨亿^{2,3}, 张平⁴, 党安志⁵, 郭传波^{2,3**}

(1: 大连海洋大学水产与生命学院, 大连 116023)
(2: 中国科学院水生生物研究所, 水产品种创制与高效养殖全国重点实验室, 武汉 430072)
(3: 中国科学院大学, 北京 100039)
(4: 贵州草海国家级自然保护区管理委员会, 毕节 553100)
(5: 贵州省环境科学研究设计院, 贵阳 550081)

摘要: 草海作为我国亚热带高原湿地生态系统的典型代表, 具有丰富的水生动植物资源和极高的生态价值。然而, 近年来草海水体富营养化状态加剧, 沉水植物大量消亡, 正逐步由草型湖泊向藻型湖泊转变, 这一变化对草海生态系统功能和生物多样性产生了深远影响。本文基于2022-2023年的野外调查, 系统研究了草海大型底栖动物群落的现状和特征, 并比较了其于草海草型湖泊期间(1983年和2014年)的差异, 揭示了草-藻型稳态转换过程中草海大型底栖动物群落的响应机制。结果显示, 现阶段, 草海大型底栖动物平均密度为 $146.49 \pm 16.62 \text{ ind./m}^2$, 平均生物量为 $15.93 \pm 14.02 \text{ g/m}^2$, Shannon-Weiner多样性指数均值为 0.73 ± 0.06 , Margalef丰富度指数均值为 0.37 ± 0.03 , Pielou均匀度指数均值为 0.66 ± 0.04 , 功能摄食类群相对丰度占比分别为收集者94.69%、捕食者2.81%、刮食者1.58%、滤食者0.92%。研究发现, 大型底栖动物群落空间分布特征与沉水植物分布格局基本一致, 生物量呈现出秋季和冬季显著高于春季和夏季的季节特征($p < 0.05$), 大型底栖动物的其他群落结构特征在季节间差异不显著。冗余分析结果表明, 溶解氧(DO)、水深(WD)、pH值、高锰酸盐指数(COD_{Mn})、透明度(SD)和电导率(Cond)是影响草海大型底栖动物群落结构变化的主要环境因子。草海近20年来 COD_{Mn}持续升高, 稳态转换后Chl.a浓度上升, SD逐年下降。比较研究发现, 草海大型底栖动物群落在草型清水态时以刮食者(腹足纲)为主, 而藻型浊水态时则以收集者(颤蚓科和摇蚊科)为主, 且草型湖泊阶段大型底栖动物的物种数、密度、生物量和物种多样性指数均高于藻型湖泊阶段。本研究为全面评估草海水生态系统现状, 了解高原淡水湖泊稳态转换过程中大型底栖动物群落的响应, 开展针对性的生态修复工作提供了重要的科学依据, 也为草海后续水生态修复工作提出了科学建议。

关键词: 大型底栖动物; 草海; 群落演替; 湖泊稳态转换; 水生态修复

Community structure of macroinvertebrate and its response to the regime shift from macrophyte- to phytoplankton-dominated states in Lake Caohai, Guizhou

Zhang Hanwen^{1,2}, Zhou Ting^{2,3}, Kuang Chenyi^{2,3}, Zhang Ping⁴, Dang Anzhi⁵, Guo Chuanbo^{2,3**}

* 2025-04-18 收稿; 2025-05-12 收修改稿。
国家重点研发计划项目(2023YFD2400900)、国家现代农业产业技术体系(CARS-45)和贵州省生态环境厅环境科技项目(2021000261)联合资助
** 通信作者; E-mail: guocb@ihb.ac.cn。

(1: College of Fisheries and Life Science, Dalian Ocean University, Dalian 116023, P.R.China)

(2: State Key Laboratory of Breeding Biotechnology and Sustainable Aquaculture, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, P.R.China)

(3: University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, P.R.China)

(4: Guizhou Caohai National Nature Reserve Management Committee, Bijie 553100, P.R.China)

(5: Guizhou Environmental Science Research and Design Institute, Guiyang 550081, P.R.China)

Abstract: Lake Caohai is a noteworthy example of a subtropical plateau wetland ecosystem in China. It is distinguished by its substantial aquatic flora and fauna resources and its significant ecological value. However, recent intensification of eutrophication has triggered a massive decline of submerged macrophytes, driving a gradual regime shift from a macrophyte-dominated clear-water state to an algae-dominated turbid-water state. This has had a profound impact on ecosystem functions and biodiversity. This study is based on field investigations conducted during 2022-2023. The aim of the study was to systematically examine the current status and characteristics of macroinvertebrate communities in Lake Caohai. The study also compared these communities with historical data from macrophyte-dominated periods (1983 and 2014). This approach enabled the revelation of the response mechanisms of macroinvertebrate communities during the regime shift. The results demonstrated that the current macroinvertebrate communities exhibited a mean density of 146.49 ± 16.62 ind./m² and a biomass of 15.93 ± 14.02 g/m², with a Shannon-Weiner diversity index (0.73 ± 0.06), a Margalef richness index (0.37 ± 0.03), and a Pielou evenness index (0.66 ± 0.04). The composition of the feeding groups was as follows: 94.69% were collectors, 2.81% were predators, 1.58% were scrapers, and 0.92% were filter-feeders. The spatial distribution patterns of macroinvertebrate communities exhibited a correspondence with the distribution of submerged macrophytes. Biomass demonstrated significant seasonal variation ($p < 0.05$), with higher levels observed in autumn and winter compared to spring and summer. In contrast, other community characteristics exhibited no significant seasonal differences. Redundancy analysis identified dissolved oxygen (DO), water depth (WD), pH, permanganate index (CODMn), transparency (SD), and conductivity (Cond) as key environmental drivers. Over a period of more than two decades, COD_{Mn} demonstrated a persistent increase, while Chl.a concentration rose and SD declined on an annual basis in the period following the regime shift. A comparative analysis was conducted, revealing a predominance of scrapers (Gastropoda) during the clear-water state over gather-collectors (Tubificidae and Chironomidae) in the turbid-water state. The study observed higher species richness, density, biomass, and diversity indices during the macrophyte-dominated phase. This study provides a scientific foundation that is critical for a comprehensive evaluation of the status of the aquatic ecosystem in Lake Caohai. This evaluation involves an analysis of the responses of macroinvertebrates during shifts in the regime of plateau lakes, and the implementation of targeted ecological restoration measures.

Keywords: Macroinvertebrate; Lake Caohai; Community succession; Regime shift; Aquatic ecosystem restoration

湖泊作为静水生态系统, 具有独特生物地球化学循环特征, 在调节区域水资源循环、气候变化以及物质能量流动方面发挥着重要作用^[1]。一般可将湖泊的稳态分为以大型沉水植物为主的清水态和以浮游植物为主的浊水态^[2]。形态复杂的大型沉水植物可以在湖底形成密集的草甸, 从它们的冠层和根部释放活性氧, 抑制沉积物中氮磷释放, 并提高生境异质性, 为各类水生动物提供栖息地, 对维持湖泊生态系统的清水态

具有重要作用^[3]。近几十年来,受人类活动干扰和资源过度开发的影响,我国长江流域多个湖泊水体富营养化加剧,大型沉水植物逐渐消退,引发了从清水态的草型湖泊到浊水态的藻型湖泊的稳态转换现象^[4]。

大型底栖动物是湖泊生态系统中的重要生物类群之一,作为食物网中的初级和次级消费者,它们在能量传递、物质循环、有机碎屑降解及水体自净方面具有重要作用,对维持湖泊生态系统的稳态具有重要意义^[5,6]。湖泊草-藻型稳态转换会显著影响大型底栖动物的群落结构,大型沉水植物覆盖度降低会导致大型底栖动物多样性下降^[7,8]。太湖在疏浚后通过移植大型沉水植物促进了大型底栖动物群落恢复^[9];不同种类的沉水植物则会影响大型底栖动物的功能摄食类群组成^[10]。因此,研究大型底栖动物群落结构的演变趋势对于修复湖泊稳态转换具有重要意义。

草海作为贵州省最大的淡水湖泊,是亚热带喀斯特高原湿地生态系统的典型代表,具有丰富的水生动植物种类,水生植物覆盖率曾一度达到 90%以上,水体清澈见底^[11]。然而,近年来草海水体富营养化状态加剧,藻类大量增殖,沉水植物大面积消亡,正逐步由草型湖泊转变为藻型湖泊,其水生生物群落和水生生态系统结构发生了明显变化^[12-15],但尚未见有草海稳态转换过程中大型底栖动物群落结构特征及演变趋势的系统研究。有鉴于此,本研究于 2022-2023 年对草海大型底栖动物进行了为期 2 周年共 8 个季度的详细调查,系统分析了草海大型底栖动物群落结构的现状和特征,结合历史数据比较了草海草-藻稳态转换前后大型底栖动物群落的演变趋势和关键影响因子,为揭示大型底栖动物群落对湖泊生态系统稳态转化的响应机制,全面评估草海水生生态系统现状,制定保护和修复草海水生生态系统的科学措施提供重要依据。

1 研究区域概况与研究方法

1.1 调查区域概况

草海位于云贵高原乌蒙山区的威宁彝族回族苗族自治县县城的南侧 (N26°44'37"-26°57'07", E104°03'22"-104°20'40"),是典型的喀斯特高原湖泊。草海水域面积约 23.26 km²,相应库容 4703.2 万 m³,是贵州省最大的天然淡水湖^[16]。草海属于亚热带高原季风气候,年均降水量 950 毫米,年均日照 1805 小时,年均气温 10.5 °C,旱季雨季分明,光照充足,丰水期占全年的 88%^[17]。草海的水源主要来自大气降水,其次是地下水,流入草海的东山河、白马河、大中河等小河流大多为发源于泉水的短小溪流,流量随降水量的季节性变化而变化^[18]。草海水生植物覆盖率曾一度达到 90%以上,但 2022 年对草海沉水植物的调查结果表明仅湖泊北部和南部的近岸区域分布有部分沉水植物,其余湖区基本未发现沉水植物,优势种有轮藻 (*Charophyte* sp.)、穗花狐尾藻 (*Myriophyllum spicatum*)、篦齿眼子菜 (*Stuckenia pectinata*) 和大茨藻 (*Najas marina*) 等^[14]。本次调查根据草海不同湖区生境特征布设 10 个采样点,其中采样点 1、2、7、10 为北部湖区,采样点 4、6 为中心湖区,采样点 3、5、8、9 为南部湖区。

1.2 样品采集与处理

本研究于 2022-2023 年对草海大型底栖动物资源按季度进行了为期 2 周年共 8 次野外监测,根据草海的地理环境和生境特征设置 10 个采样点位,如图 1 所示。大型底栖动物的采集主要使用 1/16 m² 的改良彼得森采泥器,每个采样点采集 2 次,带有动物标本的泥样经 40 目筛网筛洗后,置入封口袋内保存。当天将筛洗后的泥样放入白瓷解剖盘中于冷光灯下分拣,随后将挑出的动物样品放入 50 ml 样品瓶,倒入 75% 酒精固定保存。采样结束后回到实验室内对样品进行种类鉴定和计数称重,标本鉴定主要参考相关文献鉴定至尽可能低的分类单元^[19-23]。

在采集大型底栖动物的同时还测定了水深 (WD)、水温 (WT)、溶解氧 (DO)、透明度 (SD)、浊度 (Turb)、电导率 (Cond)、pH 值、总磷 (TP)、总氮 (TN)、氨氮 (NH₃-N)、高锰酸盐指数 (COD_{Mn})、叶绿素 a (Chl.a)、总有机碳 (TOC)、盐度 (S) 共 14 项水体环境参数。其中, Chl.a、NH₃-N、TN、TP、

COD_{Mn}、TOC 以及 S 的测定方法参照《水和废水监测分析方法（第四版）》^[24]，pH 值、WT、DO、WD、Cond 和 Turb 采用便携式多参数水质分析仪（YSI Professional-Plus, USA）直接测定，SD 采用塞氏透明度盘测定。

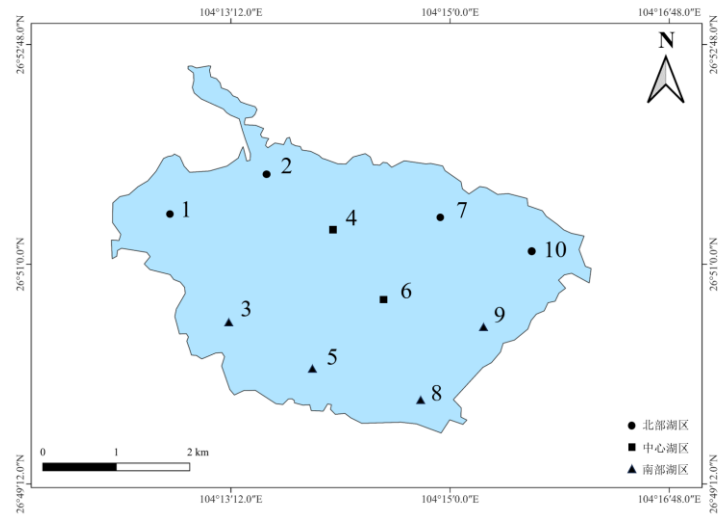


图 1 草海大型底栖动物调查采样点位图

Fig.1 Map of sampling sites for macroinvertebrate surveys in the Lake Caohai

1.3 历史数据收集

根据文献检索，草海历史上共有两次针对大型底栖动物的系统性调查，分别在 1983 年和 2014 年，这两次调查结果作为本研究稳态转换前的大型底栖动物数据^[25,26]。其中，1983 年的调查在 6 月和 11 月进行，19 个采样点中有 7 个与本次调查位置相同；2014 年的调查在 7-12 月进行，9 个采样点均与本次调查位置相同。在整理两次调查数据时对大型底栖动物物种名录进行了核实，合并了同种异名。同时，为了解草海水环境演变趋势，根据多篇文献整理了 1983-2021 年草海 9 个环境因子数据，各个时期的数据整理后使用均值表示^[12,27-33]。

1.4 数据分析

根据 Cummins 和 Poff 的方法^[34,35]，将草海大型底栖动物划分为滤食者（Filter-Collectors ,FC），刮食者（Scrapers ,SC），捕食者（Predators ,PR），收集者（Gather-Collectors ,GC）4 种功能摄食类群（Functional Feeding Groups, FFG）。选择密度、生物量、物种优势度指数、Shannon-Wiener 多样性指数、Margalef 丰富度指数、Pielou 均匀度指数作为大型底栖动物群落特征参数。计算公式如下^[36]：

物种优势度：

$$Y = p_i * f_i \tag{1}$$

Shannon-Wiener 多样性指数：

$$H' = - \sum_{i=1}^S (p_i \ln p_i) \tag{2}$$

Margalef 丰富度指数：

$$D_m = \frac{S-1}{\ln N} \tag{3}$$

Pielou 均匀度指数：

$$J' = \frac{H'}{\ln S} \tag{4}$$

式中， $p_i = n_i/N$ ， p_i 是指第 i 种物种在总丰度中的比例， n_i 是指第 i 种物种的丰度， N 是指总丰度； W_i 为第 i 种物种的生物量占总生物量的比例； f_i 为第 i 种物种在全湖出现的相对频率； S 是指总物种数。物种优势度 $Y \geq 0.02$ 的物种为优势种^[36,37]。

为了评估每个指标的正态性和方差齐性，在进行差异性检验前对数据进行 Shapiro-Wilk 检验和 Levene 检验，根据检验结果：采用 kruskal-wallis 非参数检验判断本次调查中草海不同采样点间大型底栖动物群落结构特征的差异并采用 Dunn's Kruskal-Wallis 方法进行多重比较；采用单因素方差分析 (ANOVA) 判断本次调查中草海不同季节间环境因子和大型底栖动物群落结构特征的差异并采用 Tukey's HSD 进行多比较；采用 t 检验判断草海 2022 年和 2023 年大型底栖动物群落结构特征的差异。采用约束性排序 (constrained ordination) 分析草海大型底栖动物群落结构与环境因子之间的关系。为降低稀有种的影响，将密度占比高于 1% 的物种纳入分析。为优化分析，在分析前对大型底栖动物密度数据进行 Hellinger 转换，对环境因子数据进行 $\lg(x+1)$ 转换并剔除方差膨胀因子 (Variance Inflation Factor, VIF) 大于 10 的高共线性环境因子。通过去趋势对应分析 (Detrended Correspondence Analysis, DCA) 结合最大梯度长度选择合适的模型。使用前向选择法 (Forward selection) (显著性水平为 0.05) 与蒙特卡罗置换检验 (Monte Carlo permutation test) (999 permutations) 来筛选对大型底栖动物群落结构具有显著影响的最少变量组合。上述分析均在 R 4.3.2 版本中进行^[38]。

2 结果与分析

2.1 草海大型底栖动物群落结构现状及变化趋势

本次调查共鉴定到大型底栖动物 25 个分类单元，隶属于 4 门 7 纲 12 科 (附表 I)。其中，环节动物门寡毛纲 1 科 5 属；软体动物门双壳纲 1 科 1 属，腹足纲 6 科 6 属；节肢动物门昆虫纲摇蚊科 10 属。1983 年共鉴定到大型底栖动物 52 个分类单元，其中环节动物门寡毛纲 5 科 12 属；软体动物门腹足纲 3 科 4 属；节肢动物门昆虫纲 14 科 26 属。2014 年共鉴定到大型底栖动物 29 个分类单元，隶属于 3 门 6 纲 15 科，其中腹足纲种类最多 6 科 16 种，昆虫纲 2 科 6 种。在物种组成方面 (图 2a)，本次研究占比最高的是摇蚊科幼虫，1983 年占比最高的是水生昆虫，2014 年占比最高的是腹足纲。寡毛纲和摇蚊科幼虫均呈现先下降后上升的趋势，腹足纲呈现先上升后下降的趋势，除摇蚊科外的其他水生昆虫则逐步消失。在功能摄食类群组成方面，1983 年和本研究占比最高的均为收集者，2014 年占比最高的是刮食者 (图 2b)。捕食者占比逐步减少，滤食者占比一直处于较低水平。

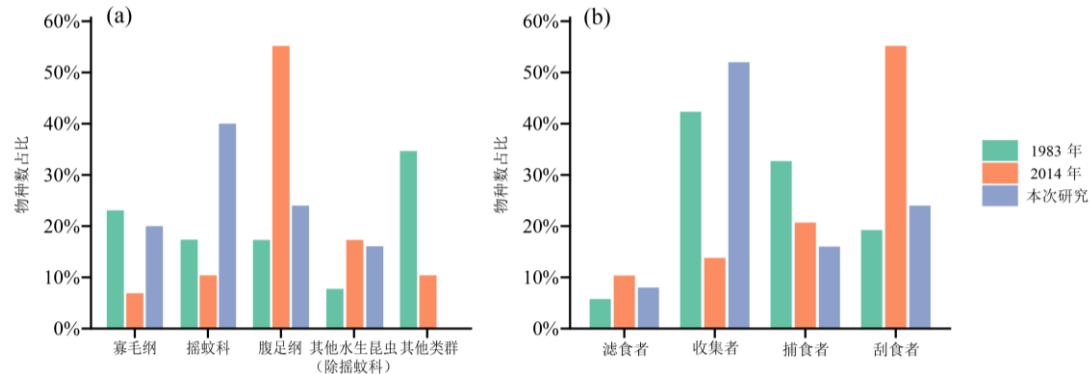


图 2 草海大型底栖动物种类组成 (a) 和功能摄食类群组成 (b) 历史变化

Fig.2 Historical changes in macroinvertebrate species composition (a) and functional feeding group composition (b) in the Lake Caohai

本次调查期间累计出现 8 种优势种, 属于寡毛纲颤蚓科和昆虫纲摇蚊科(表 1)。水丝蚓属(*Limnodrilus* sp.) 和摇蚊属(*Chironomus* sp.) 为四个季节共有的优势种。1983 年的调查未明确定义优势种, 从密度和生物量占比来看腹足纲处于绝对优势, 分别占比 55.4%和 98.3%。2014 年根据优势度 Y 确定了 10 种优势种, 分别为纹沼螺(*Parafossarulus striatulus*)、静水椎实螺(*Lymnaea stagnalis*)、赤豆螺(*Bithynia fuchsiana*)、苏氏尾鳃蚓(*Branchiura sowerbyi*)、雕翅摇蚊(*Glyptotendipes* sp.)、卵萝卜螺(*Radix ovata*)、葛氏米虾(*Caridina gregoryana*)、梨形环稜螺(*Bellamya purificata*)、拟钉螺(*Tricula* sp.)、环足摇蚊(*Cricotopus* sp.)。其中有 6 种均为腹足纲, 寡毛纲和摇蚊科幼虫仅 3 种。

表 1 2022-2023 年草海大型底栖动物优势种及优势度

Tab.1 Dominant species and dominance of macroinvertebrates in the Lake Caohai during 2022-2023								
种类	2022 年				2023 年			
	1 月	4 月	7 月	10 月	1 月	4 月	7 月	10 月
霍甫水丝蚓 <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>				0.10	0.11			
水丝蚓属 <i>Limnodrilus</i> sp.			0.02		0.03	0.14	0.15	0.14
摇蚊属 <i>Chironomus</i> sp.		0.05	0.07		0.08	0.19	0.11	0.19
恩非摇蚊属 <i>Einfeldia</i> sp.							0.02	
雕翅摇蚊属 <i>Glyptotendipes</i> sp.		0.11						
多足摇蚊属 <i>Polypedilum</i> sp.		0.03				0.14	0.32	0.14
前突摇蚊属 <i>Procladius</i> sp.		0.04	0.02					
裸须摇蚊属 <i>Prosilocerus</i> sp.	0.76	0.04		0.61	0.41			

选择两次历史调查中(1983 年、2014 年)与本次调查相同的采样点大型底栖动物的密度、生物量、Shannon-Weiner 多样性指数和 Magalef 丰富度指数进行对比, 结果如表 2 所示。2014 年草海大型底栖动物密度和生物量的全湖均值最高, 其次是 1983 年, 本次研究的均值最低。本次研究的 Shannon-Weiner 多样性指数和 Magalef 丰富度指数相比于 2014 年均有所下降。对本次调查期间 2022 年和 2023 年草海大型底栖动物群落结构特征进行差异性检验, 结果显示 2023 年的环节动物门密度($p < 0.001$)和生物量($p < 0.001$)、节肢动物门密度($p < 0.01$)、总密度($p < 0.001$)和总生物量($p < 0.05$)、Shannon-Weiner 多样性指数($p < 0.001$)、Margalef 丰富度指数($p < 0.001$)均显著高于 2022 年, 其他群落结构特征在年际间差异不显著($p > 0.05$)。

2.2 草海大型底栖动物群落的时空差异

2.2.1 草海大型底栖动物群落结构的时空差异 本次调查中草海大型底栖动物群落呈现明显的空间分布差异(图 3)。草海大型底栖动物密度和生物量空间分布如图 3a 和 3b 所示, 全湖均以节肢动物门为主(主要为摇蚊科幼虫), 其次为环节动物门(主要为颤蚓科), 软体动物门较少。北部湖区密度显著高于南部和中心湖区(北-南: $p < 0.05$; 北-中: $p < 0.01$)。软体动物出现频率极大地影响了采样点的生物量, 7 号点在一次采样中采集到个体较大的背角无齿蚌(*Anodonta woodiana*), 因此在图 3b 中生物量明显高于其他采样点, 剔除该异常值后各湖区间生物量无显著差异($p > 0.05$)。草海大型底栖动物物种多样性空间分布格局如图 3c-e 所示。北部和南部湖区的 Shannon-Weiner 多样性指数和 Margalef 丰富度指数显著高于中心湖区

(北-中: $p < 0.001$; 南-中: $p < 0.01$), Pielou 均匀度指数在不同湖区间无显著性差异 ($p > 0.05$)。各功能摄食类群相对丰度占比如图 3f 所示,所有采样点均为收集者占优势,各采样点平均相对丰度占比 94.69%,其次为捕食者 2.81%、刮食者 1.58%、滤食者 0.92%。

表 2 不同时期草海大型底栖动物密度、生物量和多样性比较

Tab.2 Historical changes in macroinvertebrate density, biomass and species diversity indices in the Lake Caohai

采样点	密度(ind./m ²)			生物量(g/m ²)			Shannon-Weiner 多样性指数		Magalef 丰富度指数	
	1983 年	2014 年	本研究	1983 年	2014 年	本研究	2014 年	本研究	2014 年	本研究
CH01	133.00	1824.00	225.00	4.04	180.48	1.65	1.68	0.90	1.66	0.49
CH02	254.00	208.00	179.00	71.13	20.35	2.39	0.83	0.87	1.53	0.49
CH03	230.00	936.00	105.00	40.17	409.50	2.81	0.68	0.86	2.94	0.44
CH04	302.00	-	58.67	75.01	-	1.31	-	0.39	-	0.17
CH05	81.00	560.00	120.00	34.58	557.03	1.05	0.75	1.00	3.99	0.46
CH06	-	232.00	40.00	-	3.90	1.27	4.44	0.20	0.59	0.09
CH07	-	672.00	228.00	-	289.75	132.59	2.52	0.88	1.58	0.41
CH08	208.00	168.00	146.00	55.61	2.74	1.27	0.00	0.82	0.00	0.44
CH09	-	1400.00	107.43	-	46.23	0.72	10.23	0.54	0.77	0.27
CH10	110.00	96.00	242.29	6.24	3.17	3.46	1.25	0.80	2.01	0.38
全湖	188.30	677.33	145.14	40.97	168.13	14.85	2.49	0.73	1.67	0.36

注:“-”表示该年份该指标未收集到调查数据。

2.2.2 草海大型底栖动物群落结构的季节变化 本次调查期间草海大型底栖动物群落结构特征季节变化如图 4 所示。不同季节间密度无显著性差异(图 3a; $p > 0.05$)。秋季生物量显著高于春季和夏季,冬季生物量显著高于春季(图 3b; 春-秋: $p < 0.001$; 夏-秋: $p < 0.05$; 春-冬: $p < 0.05$)。Shannon-Weiner 多样性指数、Margalef 丰富度指数和 Pielou 均匀度指数在不同季节间差异性均不显著(图 3c-e; $p > 0.05$)。所有季节均以收集者占优势,相对丰度占比由春季(90.6%)逐季递增至冬季(98.7%),捕食者的相对丰度占比由春季(6.47%)逐季递减至冬季(0.86%),刮食者(0~2.16%)和滤食者(0~1.25%)占比较少(图 3f)。

2.3 大型底栖动物群落与环境因子的关系

本次调查中草海各采样点水体环境因子见附表II,经检验,14 个环境因子在不同季节间均存在显著性差异($p < 0.05$)。DCA 分析结果显示第一排序轴的最大梯度长度为 3.042,因此选择线性模型冗余分析(Redundancy Analysis, RDA)。检查共线性后剔除 VIF > 10 的两个环境因子 WT 和 S。RDA 模型共解释了 39.69%的物种数据方差变异(图 4),蒙特卡罗置换检验结果从统计学角度证实大型底栖动物与环境因子之间具有显著相关关系($F = 7.131$, $p < 0.001$)。通过前向选择法和置换检验筛选出 6 个具有显著影响的环境因子,分别是 DO ($F = 10.964$, $R^2 = 0.34$, $p < 0.001$)、Cond ($F = 11.754$, $R^2 = 0.29$, $p < 0.001$)、pH ($F = 4.935$, $R^2 = 0.10$, $p < 0.001$)、WD ($F = 3.366$, $R^2 = 0.17$, $p = 0.007$)、COD_{Mn} ($F = 2.634$, $R^2 = 0.19$, $p = 0.014$)、SD ($F = 2.973$, $R^2 = 0.26$, $p = 0.008$)。对轴的检验结果表明,RDA 模型的前两轴均达

到了显著水平 (RDA1: $F=30.326$, $p<0.001$; RDA2: $F=5.921$, $p=0.003$), 分别解释了 70.88%和 13.84% 的物种-环境关系变异。

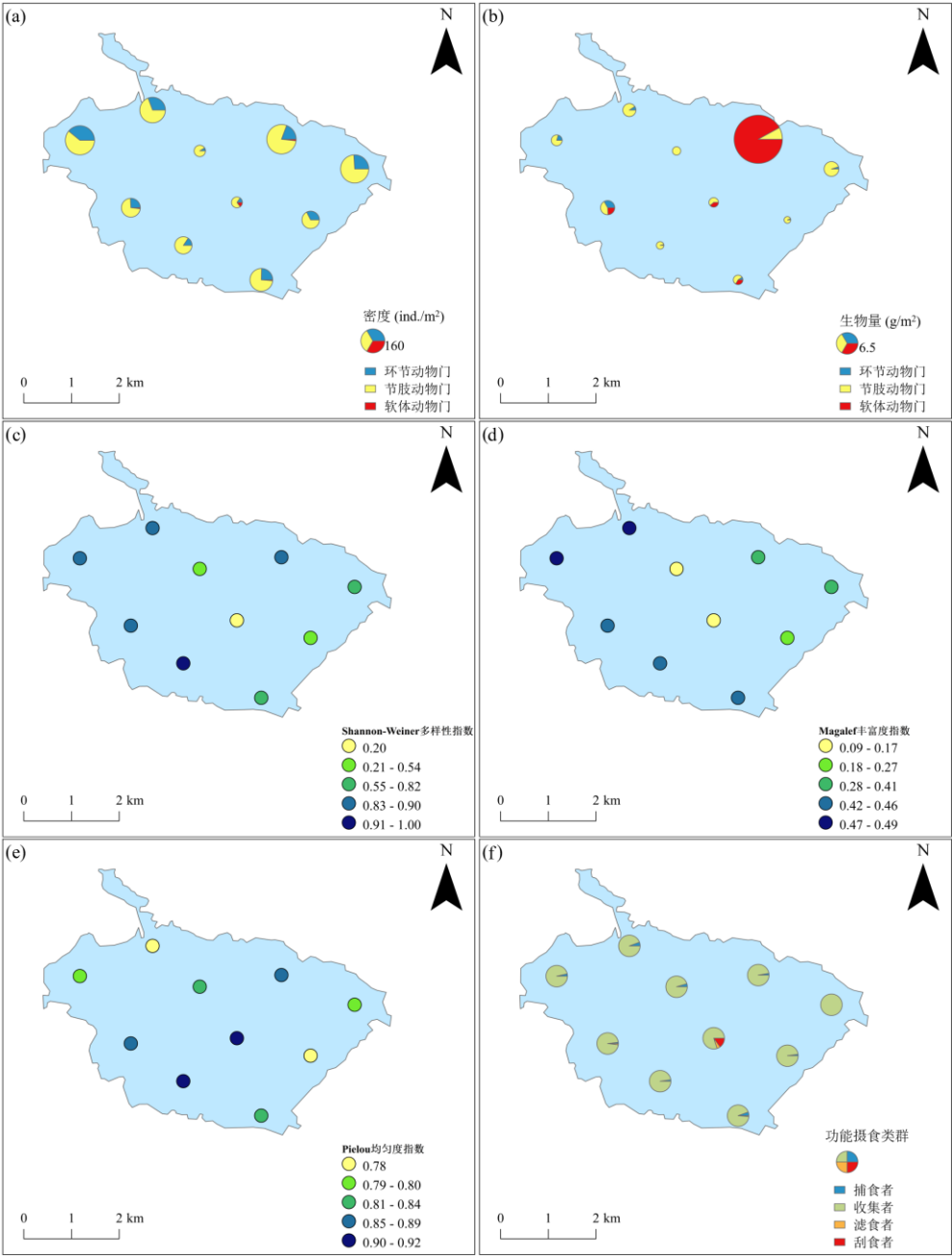


图 3 2022-2023 年草海大型底栖动物群落结构空间分布

Fig.3 Spatial distribution pattern of macroinvertebrate community structure in the Lake Caohai during2022-2023

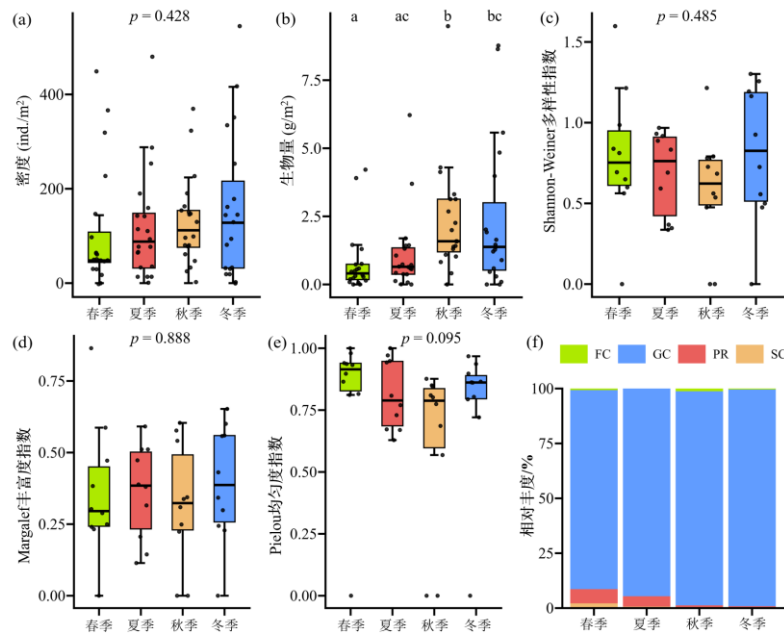
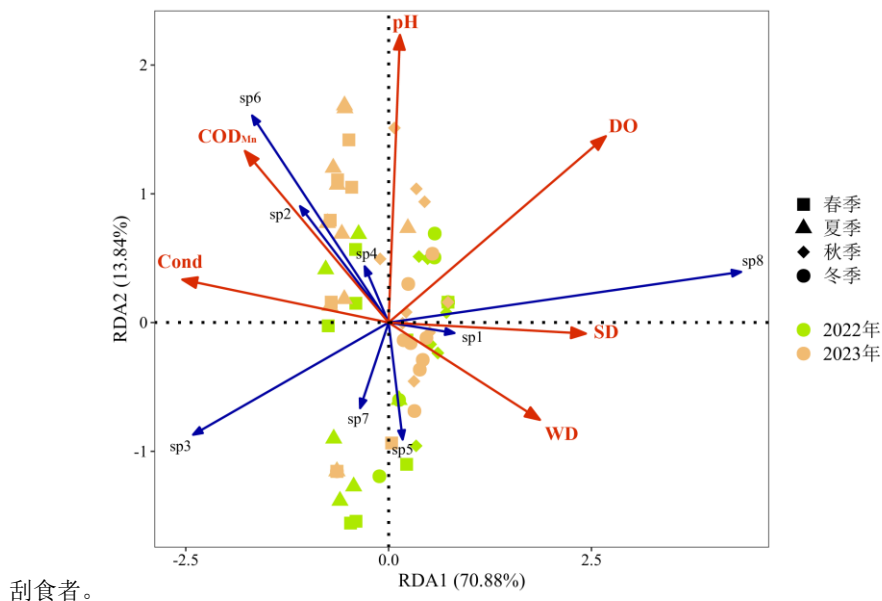


图 4 2022-2023 年草海大型底栖动物群落结构特征季节变化

Fig.4 Seasonal changes in macroinvertebrate community structure in the Lake Caohai during 2022-2023

注：两组间标注不同字母表明其存在显著性差异 ($p < 0.05$)；FC-滤食者；GC-收集者；PR-捕食者；SC-



刮食者。

图 6 草海大型底栖动物优势种与水环境因子相关关系

Fig.6 Relationships between dominant macroinvertebrate species and environmental factors in the Lake Caohai

注： sp1 霍甫水丝蚓 *Limnodrilus hoffmeisteri*, sp2 水丝蚓属 *Limnodrilus* sp., sp3 摇蚊属 *Chironomus* sp., sp4 恩非摇蚊属 *Einfeldia* sp., sp5 雕翅摇蚊属 *Glyptotendipes* sp., sp6 多足摇蚊属 *Polypedilum* sp., sp7 前突摇蚊属 *Procladius* sp., sp8 裸须摇蚊属 *Prosilocerus* sp.

3 讨论

3.1 草-藻型稳态转换前后大型底栖动物群落结构的差异

稳态转换前后对比结果显示草海的大型底栖动物群落的物种组成、功能摄食类群、密度和生物量以及多样性指数已发生明显变化。本次调查在草海共采集到大型底栖动物 25 个分类单元, 低于 1983 年的 52 个和 2014 年的 29 个。本次调查中摇蚊科幼虫种类数占比最高, 且 8 种优势种均来自摇蚊科和颤蚓科, 这一物种组成特征被认为属于典型的藻型湖泊大型底栖动物群落特征^[7]。1983 年和 2014 年的调查中腹足纲种类数占比最高, 优势种也以腹足纲动物为主, 同时全湖大型底栖动物密度和生物量高于本次调查结果。Pan 等 (2015) 对长江中下游多个浅水湖泊的调查结果表明, 大型沉水植物占优势的草型湖泊中大型底栖动物物种多样性指数较高, 腹足纲占比最多, 而在浮游植物占优势的藻型湖泊中大型底栖动物群落趋于单一化, 耐污种 (如颤蚓科、摇蚊科) 占比最多^[39]。本次调查中 Shannon-Weiner 多样性指数、Margalef 丰富度指数和 Pielou 均匀度指数整体处于较低水平, 功能摄食类群方面也均以收集者占优势, 这一结果说明草海在稳态转换后大型底栖动物群落具有明显的单一化现象。有研究表明水体富营养化程度升高时收集者和捕食者的占比均会增大, 收集者占比增加是因为底质类型的转变, 富含有机物的软质淤泥逐渐占优势, 而捕食者占比增加则是沉水植物减少的结果, 因为沉水植物可以为猎物提供庇护并阻碍捕食^[40]。本研究的结果并不完全支持这一结论, 与历史结果对比显示捕食者物种数占比正逐步减少, 本次调查中捕食者相对丰度远低于收集者。这可能是由于其他藻型湖泊的捕食者多为长足摇蚊属 *Tanytus* sp., 这种摇蚊被认为是长江中下游流域湖泊富营养化的典型指示种, 而在草海这一物种出现频率较低^[41]。

稳态转换后草海大型底栖动物群落的时空分布呈现一定规律。在空间分布上, 草海湖泊周边区域的大型底栖动物密度、生物量及物种多样性指数均高湖心区域, 这一分布特征与 2016 年调查结果一致, 推测受多种因素影响^[42]。一方面, 目前草海的沉水植物主要分布在湖泊北部和南部的沿岸带, 湖心区域水深较深已无沉水植物覆盖^[44]; 另一方面, 草海的西北角、东北角和南部均有河口, 以往研究表明大型底栖动物更倾向于聚集在河口, 此处富含有机碎屑且水体交换能力强^[43-45]。在季节变化上, 草海秋冬季生物量显著高于春夏季, 这一现象可能是受到优势物种生活史的影响。草海目前生物量占比最高的裸须摇蚊属 *Prosilocerus* sp. 具有随水温变化在底质中垂直迁移的习性, 在秋末冬初会从底质深处前往表层迁移进行羽化繁殖, 因此在该季节更易被采集^[46]。另一方面, 大型底栖动物是底层鱼类的主要食物来源, 在夏季鱼类摄食高峰期大型底栖动物密度和生物量均会有所下降^[47]。

3.2 大型底栖动物群落结构与水环境因子的关系

冗余分析结果表明, 溶解氧 (DO)、水深 (WD)、pH 值、高锰酸盐指数 (COD_{Mn})、透明度 (SD) 和电导率 (Cond) 是影响草海大型底栖动物群落结构变化的主要环境因子。草海在 1971 年经人为放水后水域面积仅剩 3.18 km², 于 1981 年开始重新蓄水, 1983 年的调查草海水深保持在 1.5 m 左右, 水体透明度高可直接见底, TN 平均浓度 0.988 mg/L, 钙离子平均浓度 55.760 mg/L, 底质以黄泥-淤泥为主, 水生植物非常繁茂遍布全湖, 邓一德等 (1988) 推测这一环境造成了腹足纲动物的生长优势^[25]。自 2000 年以来草海 COD_{Mn} 呈持续上升趋势 (表 3), 研究表明藻类丰度与水体的 COD_{Mn} 动态变化密切相关, 尤其是蓝藻在 COD_{Mn} 高的水体中具有显著优势, 这不利于草海继续维持草型湖泊的稳态^[48]。据徐林等报道, 草海于 2015 年后实施了控源截污等一系列水环境整改措施, 2017 年入湖污染量已有大幅下降, 但 2019 年后再次出现恶化趋势, 说明此时外源污染已不是影响草海富营养化的决定性因素, 内源污染正逐步加重^[13]。这与我们收集到的数据中 TN 和 NH₃-N 在 2020 年后持续升高的结果相一致。沉水植物的消失和湖泊稳态转换是浅水湖泊中由富营养化引发的最严重的环境问题之一^[49]。

研究表明大型沉水植物的生物量与 Chl.a 浓度呈显著负相关, 在长江中下游湖泊中 Chl.a 浓度上升至

30 mg/L 时大型沉水植物会突然消失^[39]。草海于 2021 年开始出现沉水植物大面积消亡的现象，而根据李安艳等的研究表明 2021 年 6 月草海 Chl.a 浓度已超过 30 mg/L^[12]。沉水植物大面积消亡也是改变草海大型底栖动物群落结构的重要因素之一。过去草海水生植物种类丰富，数量众多，不仅为大型底栖动物提供了多样化食源，也提高了底栖生境的异质性，为螺类等刮食者提供了良好的栖息环境，因而腹足纲生物为优势类群^[50,51]。根据草海管理记录显示，2021 年草海湖区水生植物急剧减少，水生植被覆盖度仅为 16%，这直接导致底栖生境被破坏，大量腹足纲生物失去了栖息场所^[13]。2018 年后草海 SD 持续下降，Chl.a 持续升高，推测是由于水生植物消亡后在水底堆积了植物腐败分解的残体，这些松散的沉积物悬浮在水体中导致 SD 下降。^[14]。水体浑浊影响了光在水中传播，导致水生植物光合作用效率降低，进而导致 DO 下降，同时附着藻类生长受抑制也会影响腹足类等刮食者的食物获取，大型底栖动物群落进一步单一化^[52,53]。此外，沉水植物大量消亡后形成的腐殖质改变了草海的底质，导致不同湖区底质均为富含腐殖质的淤泥。异质性高、结构稳定的底质可以减少外界对大型底栖动物的干扰，而腐殖质为主的松散底质容易造成缺氧环境，不适合耗氧量较高的水生昆虫等捕食者生存，导致群落多样性下降^[54]。

表 3 2000 年-2023 年草海主要水环境指标变化趋势

Tab.3 Trends in the variations of water quality indicators in the Lake Caohai from 2000 to 2023									
年份	DO(mg/L)	WD(m)	pH	COD _{Mn} (mg/L)	SD(m)	Chl.a(μg/L)	TN(mg/L)	TP(mg/L)	NH ₃ -N(mg/L)
1983 年	-	1.5	8	-	-	-	0.988	-	-
2000 年	-	-	-	3.687	1.592	13.331	0.985	0.092	-
2005 年	7.985	-	8.765	4.96	1.1	11.332	0.941	0.203	-
2010 年	8.57	-	7.885	4.791	1.234	10.379	1.212	0.25	-
2011 年	8.57	-	7.885	7.68	-	-	0.648	0.147	0.375
2014 年	7.333	1.45	8.08	5.61	1.17	15.229	0.86	0.064	-
2016 年	6.31	-	8	5.535	1.25	7.75	1.425	0.052	0.212
2017 年	6.25	-	-	5.68	0.93	9.37	1.355	0.09	0.265
2018 年	6.85	-	7.993	5.825	1.463	36.375	0.91	0.062	0.263
2020 年	-	-	8.67	7.78	1.35	7.18	0.78	0.07	0.32
2021 年	-	-	8.78	8.67	0.83	17.96	1.39	0.04	0.34
2022 年	6.25	1.28	8.45	8.6	0.53	21.53	1.78	0.04	1.138
2023 年	6.85	1.00	8.58	8.71	0.51	5.95	1.75	0.05	0.644

注：“-”表示该年份该水体环境指标未收集到调查数据。

3.3 草海水生态修复建议

为遏制草海草-藻稳态转换趋势，草海管理局于 2022 年开展了一系列生态修复措施。针对草海沉水植物衰退的问题，有关部门已开展草海沉水植物种子萌发和生长的相关实验^[14]。从大型底栖动物的角度来看，2023 年全湖 Shannon-Weiner 多样性指数和 Margalef 丰富度指数显著高于 2022 年，说明大型底栖动物群落正在缓慢恢复。池仕运等认为提高水生植物的比例有利于大型底栖动物多样性提高并抑制浮游植物生长，对于藻型湖泊向草型湖泊方向演化具有促进作用^[41]。这一结论与我们的结果相一致，说明草海目前沉水植物修复工作已取得一定成效。已有研究表明不同种类的沉水植物和大型底栖动物之间相互作用并不完全一

致,如环棱螺属等底栖腹足纲动物以水底的藻类为食,与沉水植物的关系并不密切,而长角涵螺等附生腹足纲动物以沉水植物上的固着藻类为食,其生长繁殖高度依赖沉水植物^[55]。Zhu 等发现菹草(*Potamogeton crispus*)形态结构简单,在夏季温度较高时会大量死亡导致很多腹足纲动物失去栖息地,腹足纲动物对菹草的偏好度较低^[8]。因此,建议后续修复工作中更多关注沉水植物与大型底栖动物的相互关系,空间异质性高的沉水植物有利于腹足纲动物生长繁殖,可以有效促进大型底栖动物群落恢复。

另一方面,为保护渔业资源和生物多样性,草海自 2018 年开始实行全年禁渔政策。禁渔政策对大型底栖动物群落的恢复被认为具有积极作用,因为其减少了人类活动对底栖生境的扰动^[56]。2022 年对典型高原淡水湖泊滇池禁渔前后大型底栖动物群落变化的研究表明,禁渔减少了底拖网等渔具对底栖生境的干扰,使已受损的大型底栖动物群落在短时间内得以恢复^[38]。然而,草海禁渔初期未对鱼类群落进行调查和调控,突然增多的小型鱼类过度摄食浮游动物引起藻类扩增,进一步增强了草海向藻型湖泊转变的趋势,同时底栖鱼类数量增多也加大了对大型底栖动物的摄食强度^[57]。为保护沉水植物并减少底泥扰动,草海于 2022 年开始对草鱼、鲤、鲫等鱼类进行生态调控,截止 2023 年 7 月 19 日,草海生态调控共捕捞鱼虾 168.9 吨,其中包括草鱼(16.15 吨)、鲤(74.65 吨)、鲫(57.15 吨)。有研究表明鱼类对大型底栖动物群落的影响在某些条件下比水体富营养化和底栖生境异质性更加重要^[58]。因此,鱼类资源量变化可能是 2023 年节肢动物门和环节动物门的密度与生物量相较于 2022 年显著提高的主要原因。综上所述,建议草海后续禁渔工作中加强对草食性鱼类和底层扰动性鱼类种群动态的持续跟踪监测,定期开展鱼类群落生态调控。

4 结论

本研究发现草海草-藻稳态转换过程中大型底栖动物群落出现了以腹足纲动物为主转变为以颤蚓科和摇蚊科动物为主的现象,这与长江流域其他湖泊稳态转换过程中大型底栖动物群落变化相似。草海当前大型底栖动物群落空间分布与沉水植物分布关系密切,除生物量外的大型底栖动物群落结构特征在不同季节间差异不显著。冗余分析结果表明,DO、WD、pH 值、COD_{Mn}、SD 和 Cond 是影响草海大型底栖动物群落结构变化的主要环境因子。近 20 年来草海 COD_{Mn}持续升高,且稳态转换后 SD 持续下降。2023 年的大型底栖动物群落相比于 2022 年呈现恢复趋势,可能与草海水生态修复工作中沉水植物栽种和鱼类生态调控等措施有关,后续对草海的调查可以进一步探究大型底栖动物与鱼类和沉水植物的定量关系。建议草海在后续水生态修复工作中将大型底栖动物纳入生态系统恢复的指标进行定期监测,加强沉水植物恢复和鱼类群落结构优化等措施的协同推进,促进草海大型底栖动物资源恢复。

致谢:感谢中国科学院水生生物研究所曹特研究员、张霄林副研究员在项目实施和野外采样过程中给予的支持和帮助。

5 附录

附表I和II见电子版(DOI: 10.18307/2026.0134).

6 参考文献

- [1] Heino J, Alahuhta J, Bini L M et al. Lakes in the era of global change: moving beyond single-lake thinking in maintaining biodiversity and ecosystem services. *Biological Reviews*, 2021, 96(1): 89–106. DOI:10.1111/brv.12647.
- [2] Hilt S, Brothers S, Jeppesen E et al. Translating Regime Shifts in Shallow Lakes into Changes in Ecosystem Functions and Services. *BioScience*, 2017, 67(10): 928–936. DOI:10.1093/biosci/bix106.

- [3] Cheng C, Chen J, Su H et al. Eutrophication decreases ecological resilience by reducing species diversity and altering functional traits of submerged macrophytes. *Global Change Biology*, 2023, 29(17): 5000–5013. DOI:10.1111/gcb.16872.
- [4] Dong Yifan,Zheng Wenxiu,Zhang Chenxue et al.Temporal and spatial differences of lake ecosystem regime shift in China. *J. Lake Sci.*2021,33(4):992-1003. DOI:10.18307/2021.0403 [董一凡, 郑文秀, 张晨雪等. 中国湖泊生态系统突变时空差异. 湖泊科学, 2021, 33(4): 992–1003.]
- [5] Wang C, Zhou X, Xu M, et al. Evaluating the ecological health of aquatic habitats in a megacity through a multimetric index model based on macroinvertebrates. *Ecological Indicators*, 2023, 150: 110235. DOI:10.1016/j.ecolind.2023.110235.
- [6] Addo-Bediako A. Effects of trace elements on benthic macroinvertebrate distribution in the sediments of two rivers in the Olifants River Basin, South Africa. *Journal of Freshwater Ecology*, 2023, 38(1): 2172084. DOI:10.1080/02705060.2023.2172084.
- [7] Pan B, Wang H, Wang H, et al. Macrozoobenthic assemblages in relation to environments of the Yangtze-isolated lakes. *Frontiers of Environmental Science & Engineering*, 2012, 6(2): 246–254. DOI:10.1007/s11783-011-0381-8.
- [8] Zhu H, Cheng S, Zhang X, et al. Responses of macrozoobenthos communities to changes in submerged macrophyte biomass in 19 temperate lakes in China. *Environmental Science and Pollution Research*, 2022, 29(39): 59211–59223. DOI:10.1007/s11356-022-20007-5.
- [9] Fu H, Xu J, García Molinos J, et al. Macroinvertebrate and environmental responses to dredging and submerged macrophytes transplantation. *Journal of Applied Ecology*, 2024, 61(5): 1041–1052. DOI:10.1111/1365-2664.14620.
- [10] Wang T, Wang H, Yang X, et al. Macrophyte life forms shape macroinvertebrate composition more than richness: implications for urban stream wetland conservation. *Urban Ecosystems*, 2025, 28(2): 92. DOI:10.1007/s11252-025-01704-8.
- [11] PAN Shao-bing, REN Xiao-dong. An analysis on quantitative classification and ordination of aquatic plant communities in Caohai natural reserve. *Journal of Biology*, 2010, 27(5): 60-63,76. DOI: 10.3969/j.issn.1008-9632.2010.05.060 [潘少兵, 任晓冬. 草海国家级自然保护区水生植物群落的数量分类与排序分析. 生物学杂志, 2010, 27(5): 60-63+76.]
- [12] LI An-Yan, HUANG Xian-Fei, TIAN Yuan-Bin, et al. Chlorophyll a variation and its driving factors during phase shift from macrophyte- to phytoplankton-dominated states in Caohai Lake, Guizhou, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2023, 47(8): 1171-1181. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0181 [李安艳, 黄先飞, 田源斌等. 贵州草海草-藻型稳态转换过程中叶绿素 a 的变化及其影响因子. 植物生态学报, 2023, 47(8): 1171-1181.]
- [13] XU Lin, GUO Yanmin, LIU Di ,et al. Temporal and influencing factors of Caohai water quality in recent ten years. *Environmental Protection Science*, 2024: 1 – 8. DOI:10.16803/j.cnki.issn.1004-6216.202308048. [徐林, 郭艳敏, 刘迪等. 2013—2022 年贵州草海水质变化与影响因素分析. 环境保护科学, 2024: 1–8.]
- [14] LI Bei-Ning, MA Si-Yi, LIU Yi 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.]
- [15] Guo Yanmin, Xu Yuanzhao, Li Ruiwen, et al. Phytoplankton Community Structure and Its Relationship with Environmental 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.]
- [16] Tan Y, Wei Q, Zhang B, et al. Evaluation of soil and irrigation water quality in Caohai Lakeside zone. *Sustainability*, 2021, 13(22): 12866. DOI:10.3390/su132212866.
- [17] LIAO Min, JIANG Xin, HUANG Xian-fei, et al. 2024. Organic Carbon and Nitrogen Isotope Characteristics and Source Analysis of Particulate Matter and Sediment in Caohai Lake, Guizhou Province. *Journal of Hydroecology*, 45(4): 40-

47. doi: [10.15928/j.1674-3075.202402120042](https://doi.org/10.15928/j.1674-3075.202402120042) [廖敏, 姜鑫, 黄先飞等. 贵州草海颗粒物和沉积物有机碳氮同位素特征及来源研究. 水生态学杂志, 2024, 45(4): 40–47.]
- [18] Wu X, Liu H, Guo X, et al. Microplastic distribution and migration in soil, water and sediments in Caohai Lake under the different hydrological periods, Southwest China. *Science of The Total Environment*, 2023, 865: 161292. DOI:10.1016/j.scitotenv.2022.161292.
- [19] 何雪宝. 西藏和四条大型河流栖寡毛类区系研究[学位论文]. 中国科学院大学, 2011.
- [20] 王洪铸. 中国小蛭类研究----- 附中国南极长城站附近地区两新种[学位论文]. 中国科学院大学, 1995.
- [21] 王俊才, 王新华. 中国北方摇蚊幼虫. 北京: 中国言实出版社, 2011.
- [22] 刘月英, 张文珍, 王跃先. 中国经济动物志.淡水软体动物. 北京: 科学出版社, 1979.
- [23] Morse J C, Yang L, Tian L. Aquatic insects of China useful for monitoring water quality[M]. Nanjing: Hohai University Press, 1994.
- [24] 国家环境保护总局,水和废水监测分析方法编委会编. 水和废水检测分析方法(第四版). 北京: 中国环境科学出版社, 2002.
- [25] Deng Yide. A preliminary survey of the benthos of Caohai Lake. *Chinese Journal of Zoology*, 1988, 23(5). [邓一德. 草海底栖动物初步调查. 动物学杂志, 1988, 23(5).]
- [26] 陈方银, 梁正其, 何天容等. 贵州草海湿地大型底栖动物群落结构及水质生物学评价. 湖北农业科学, 2015, 54(18): 4446–4450. DOI:10.14088/j.cnki.issn0439-8114.2015.18.015.
- [27] Effect of Water Quality Parameters on Mercury Methylation in the Surface Waters of Caohai Lake. *Journal of Southwest University Natural Science Edition*, 2009, 31(11). [钱晓莉, 冯新斌, 闭向阳. 水质参数对草海湖泊表层水体汞甲基化影响研究. 西南大学学报(自然科学版), 2009, 31(11).]
- [28] 张珍明, 张清海, 林绍霞等. 贵州草海湖湿地水体污染特征及污染因子分析研究. 广东农业科学, 2012, 39(20): 183–187. DOI:10.16768/j.issn.1004-874x.2012.20.013.
- [29] Zhou Chen, Yu Lifei, Cai Guojun, et al. Spatial-temporal Variation of Water Quality in Caohai Lake. *Journal of Hydroecology*, 2016, 37(1): 24–30. DOI:10.15928/j.1674-3075.2016.01.004.[周晨, 喻理飞, 蔡国俊, 等. 草海高原湿地湖泊水质时空变化及水质分区研究. 水生态学杂志, 2016, 37(1): 24–30.]
- [30] CHEN Li-hua, YU Ji-xin, LI Li, et al. Water Quality Assessment of Caohai Lake in Guizhou Based on Trophic State Index and Principal Component Analysis. *Journal of Changjiang River Scientific Research Institute*, 2018, 35(8): 40–45.[陈丽华, 喻记新, 李丽, 等. 基于 TLI 和 PCA 的贵州草海水质状况评价. 长江科学院院报, 2018, 35(8): 40–45.]
- [31] WANG Can, YUAN Ting, ZHANG Jian-li et al Yong. Spatial-temporal Fluctuations of Water Quality and Nutritional Status Partitioning of Caohai Lake in Guizhou. *Journal of Changjiang River Scientific Research Institute*, 2019, 36(6): 14–19.[王灿, 袁婷, 张建利, 等. 贵州草海水质时空变化和水体营养状况. 长江科学院院报, 2019, 36(6): 14–19.]
- [32] CHEN Yan, LIU Sui-hua, WANG Kun, et al. Remote Sensing of Caohai Lake Water Quality Using Landsat Satellite Images. *Journal of Hydroecology*, 2020, 41(3): 24–31. DOI: [10.15928/j.1674-3075.2020.03.004](https://doi.org/10.15928/j.1674-3075.2020.03.004) [陈艳, 刘绥华, 王堃等. 基于 Landsat 卫星影像的草海水质遥感反演及营养状态评价. 水生态学杂志, 2020, 41(3): 24–31.]
- [33] Liu Changyun, Yu Jixin, Xiong Fei. Characteristics of spatial and temporal variations of water quality and eutrophication in the Caohai Lake, Guizhou. *Freshwater Fisheries*, 2020, 50(5): 106–112. DOI:10.13721/j.cnki.dsyy.2020.05.015. [刘昌运, 喻记新, 熊飞. 贵州草海水质时空变化特征和富营养化现状研究. 淡水渔业, 2020, 50(5): 106–112.]
- [34] Cummins K W, Klug M J. Feeding Ecology of Stream Invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1979, 10(1): 147–172. DOI:10.1146/annurev.es.10.110179.001051.

- [35] Poff N L, Olden J D, Vieira N K M, et al. Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society*, 2006, 25(4): 730–755. DOI:10.1899/0887-3593(2006)025[0730:FTNONA]2.0.CO;2.
- [36] TANG Yong, WANG Shaoxiang, CHEN Lijing. Macrozoobenthic community structure and bioassessment for water quality of Qingcaosha Reservoir. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2016, 25(6): 873-883. [汤勇, 王绍祥, 陈立婧. 青草沙水库大型底栖动物群落结构及水质生物学评价. 上海海洋大学学报, 2016, 25(6): 873-883.]
- [37] CHEN Jia-bo, ZHAO Rui-chen, WANG Yan-jie, et al. Fuzzy comprehensive evaluation based on macroinvertebrate biological indices for water quality monitoring in the Qing River basin. *Journal of Agro-Environment Science*, 2018, 37(12): 2837-2845. 陈佳勃, 赵瑞辰, 王艳杰, 等. 基于大型底栖动物群落生物指数的清河水环境模糊综合评价. 农业环境科学学报, 2018, 37(12): 2837-2845.]
- [38] Yang L, Pan M, Sun J, et al. Short-term responses of macroinvertebrate assemblages to the “ten-year fishing ban” in the largest highland lake of the Yangtze basin. *Journal of Environmental Management*, 2023, 343: 118160. DOI:10.1016/j.jenvman.2023.118160.
- [39] Pan B-Z, Wang H-Z, Pusch M T, et al. Macroinvertebrate responses to regime shifts caused by eutrophication in subtropical shallow lakes. *Freshwater Science*, 2015, 34(3): 942–952. DOI:10.1086/682077.
- [40] Allan J D, Castillo M M. *Stream Ecology*. Dordrecht: Springer Netherlands, 2007. DOI:https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5583-6
- [41] Chi Shiyun, Deng Yanqing, Hu Juxiang et al. Macroinvertebrate diversity related to environmental factors in lakes of Jiangxi Province. *Journal of Lake Sciences*, 2024, 36(3): 858-869. DOI: 10.18307/2024.0333 [池仕运, 邓燕青, 胡菊香, 刘恋等. 江西省浅水湖泊大型底栖无脊椎动物多样性特征和影响因素. 湖泊科学, 2024, 36(3): 858-869. DOI: 10.18307/2024.0333]
- [42] Zhu C B, Hu J, Long Y C, et al. Spatial distribution fractionation and human health risk assessment of heavy metals in surface sediments from Caohai Lake, Guizhou. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2021, 41(6): 2212-2221. [朱成斌, 胡菁, 龙云川, 等. 2021. 贵州草海沉积物重金属元素分布特征及健康风险评价. 环境科学学报, 2021, 41(6): 2212-2221.]
- [43] Cai YJ, Jiang JH, Zhang L et al. Structure of macrozoobenthos in lakes along the Yangtze River and relationships with environmental characteristics. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(16): 4985-4999. DOI: 10.5846/stxb201205150721. [蔡永久, 姜加虎, 张路, 陈宇炜, 龚志军. 长江中下游湖群大型底栖动物群落结构及影响因素. 生态学报, 2013, 33(16): 4985-4999]
- [44] Wen Shuke, Peng Kai, Gong Zhijun et al. Succession of macrozoobenthic communities and its drivers in Meiliang Bay of Lake Taihu during the past 40 years. *Journal of Lake Sciences*, 2023, 35(2): 599-609. DOI: 10.18307/2023.0217 [温舒珂, 彭凯, 龚志军等. 近 40 年来太湖梅梁湾底栖动物群落演变特征及驱动因素. 湖泊科学, 2023, 35(2): 599-609.]
- [45] LU Xin, LIANG Ting, XU Jing, et al. Characteristics of macrofauna community and bioassessment of water quality in the Datong Lake, Hunan, China. *Ecological Science*, 2023, 42(3): 8–16. [卢鑫, 梁婷, 徐菁等. 湖南大通湖大型底栖动物群落结构特征与水质评价. 生态科学, 2023, 42(3): 8-16. DOI:10.14108/j.cnki.1008-8873.2023.03.002.]
- [46] SHU Fengyue, KONG Liang, WANG Saidi, et al. Chironomid Larva Community and Indication to Eutrophication Progress in Lake Nansi, Shandong, China. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2013, 19(01): 141-146. DOI:10.3724/SP.J.1145.2013.00141 [舒凤月, 孔亮, 王赛迪, 瞿芳芳. 山东南四湖摇蚊幼虫群落结构及其对富营养化过程的指示. 应用与环境生物学报, 2013, 19(01): 141-146.]
- [47] Jeppesen E, Lauridsen T L, Christoffersen K S, et al. The structuring role of fish in Greenland lakes: an overview based on contemporary and paleoecological studies of 87 lakes from the low and the high Arctic. *Hydrobiologia*, 2017, 800(1): 99–113. DOI:10.1007/s10750-017-3279-z.

- [48] Yu H, Zhang J, Yin Z, et al. A method for quantifying the contribution of algal sources to CODMn in water bodies based on ecological chemometrics and its potential applications. *Journal of Environmental Chemical Engineering*, 2024, 12(2): 111943. DOI:10.1016/j.jece.2024.111943.
- [49] Hilt S, Gross E M, Hupfer M, et al. Restoration of submerged vegetation in shallow eutrophic lakes – A guideline and state of the art in Germany. *Limnologia*, 2006, 36(3): 155–171. DOI:10.1016/j.limno.2006.06.001.
- [50] DAI Liangliang, YUAN Qi, LIU Wen, LÜ Jingcai, YUAN Guo. Flora characteristics and geographical distribution of aquatic plants in Caohai Wetland of Guizhou. . *Guizhou Sciences*, 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.]
- [51] Mao Z, Cao Y, Gu X, et al. Effects of nutrient reduction and habitat heterogeneity on benthic macroinvertebrate assemblages in a large shallow eutrophic lake. *Science of The Total Environment*, 2023, 867: 161538. DOI:10.1016/j.scitotenv.2023.161538.
- [52] Zou W, Tolonen K T, Zhu G, et al. Catastrophic effects of sand mining on macroinvertebrates in a large shallow lake with implications for management. *Science of The Total Environment*, 2019, 695: 133706. DOI:10.1016/j.scitotenv.2019.133706.
- [53] YAN Wenming, YAO Qi, CAI Yongjiu, et al. The characteristics of ecological functions in the Lake Taihu Basin based on the functional feeding groups of benthic macroinvertebrates. *Chinese Journal of Ecology*, 2024, 43(4): 982-992 [燕文明, 姚琦, 蔡永久等. 基于大型底栖动物功能摄食类群的太湖流域河流生态系统功能特征. *生态学杂志*, 2024, 43(4): 982-992]
- [54] He Z F, Tong C F. Community composition and spatio-temporal distribution characteristics of benthic macroinvertebrates in Taipu River. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(11) [贺湛斐, 童春富. 太浦河大型底栖动物群落组成及时空分布特征. *生态学报*, 2023, 43(11)]
- [55] Wang H-J, Pan B-Z, Liang X-M, et al. Gastropods on Submersed Macrophytes in Yangtze Lakes: Community Characteristics and Empirical Modelling. *International Review of Hydrobiology*, 2006, 91(6): 521–538. DOI:10.1002/iroh.200510846.
- [56] Bergman M J N, Ubels S M, Duineveld G C A, et al. Effects of a 5-year trawling ban on the local benthic community in a wind farm in the Dutch coastal zone. *ICES Journal of Marine Science*, 2015, 72(3): 962–972. DOI:10.1093/icesjms/fsu193.
- [57] Yang T, Li D, Xu Q, et al. Effects of a fishing ban on the ecosystem stability and water quality of a plateau lake: A case study of Caohai Lake, China. *Water*, 2024, 16(5): 782. DOI:10.3390/w16050782.
- [58] Clemente J M, Boll T, Teixeira-De Mello F, et al. Role of plant architecture on littoral macroinvertebrates in temperate and subtropical shallow lakes: a comparative manipulative field experiment. *Limnetica*, 2019, 38(2): 759–772. DOI:10.23818/limn.38.44.

附表I 2022-2023 年草海大型底栖动物物种名录

门	纲	科	属种
线形动物门			线虫 <i>Nematoda</i> sp.
Nematoda			
	蛭纲 Hirudinea	石蛭科 Erpobdellidae	石蛭属 <i>Erpobdella</i> sp.
			苏氏尾鳃蚓 <i>Branchiura sowerbyi</i>
环节动物门			克拉泊水丝蚓 <i>Limnodrilus</i>
Annelida	寡毛纲		<i>claparedeianus</i>
	Oligochaeta	颤蚓科 Tubificidae	霍甫水丝蚓 <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>
			水丝蚓属 <i>Limnodrilus</i> sp.
			颤蚓属 <i>Tubifex</i> sp.
	双壳纲 Bivalvia	蚌科 Unionidae	背角无齿蚌 <i>Anodonta woodiana</i>
		膀胱螺科 Physidae	*尖膀胱螺 <i>Physa acuta</i>
软体动物门		椎实螺科 Lymnaeidae	*椭圆萝卜螺 <i>Radix swinhoei</i>
Mollusca	腹足纲	扁蜷螺科 Planorbidae	*凸旋螺 <i>Gyraulus convexusculus</i>
	Gastropoda	瓶螺科 Ampullariidae	*福寿螺属 <i>Pomacea</i> sp.
		豆螺科 Bithyniidae	纹沼螺 <i>Parafossarulus stratulus</i>
		田螺科 Viviparidae	*环棱螺属 <i>Bellamyia</i> sp.
	甲壳纲 Crustacea	长臂虾科 Palaemonidae	长臂虾属 <i>Palaemon</i> sp.
			摇蚊属 <i>Chironomus</i> sp.
			枝角摇蚊属 <i>Cladopelma</i> sp.
			恩非摇蚊属 <i>Einfeldia</i> sp.
节肢动物门			雕翅摇蚊属 <i>Glyptotendipes</i> sp.
Arthropoda	昆虫纲 Insecta	摇蚊科 Chironomidae	小摇蚊属 <i>Microchironomus</i> sp.
			多足摇蚊属 <i>Polypedilum</i> sp.
			前突摇蚊属 <i>Procladius</i> sp.
			裸须摇蚊属 <i>Prosilocerus</i> sp.
			长足摇蚊属 <i>Tanypus</i> sp.
			底栖摇蚊属 <i>Benthalia</i> sp.

注：“*”表示定性采集样品

附表II 2022-2023 年不同季节草海水体环境因子

环境因子	春季	夏季	秋季	冬季
WD(m)	0.96 ± 0.12 ^a	1.06 ± 0.06 ^{ab}	1.07 ± 0.19 ^{ab}	1.45 ± 0.09 ^b
SD(cm)	49.75 ± 4.02 ^{ab}	31.75 ± 0.75 ^b	69.95 ± 4.31 ^{ac}	59.80 ± 3.56 ^a
Turb (NTU)	19.994 ± 1.553 ^b	17.564 ± 1.077 ^b	8.340 ± 1.441 ^a	5.484 ± 0.626 ^a
WT(°C)	16.540 ± 0.210 ^a	21.135 ± 0.125 ^b	17.765 ± 0.111 ^c	4.110 ± 0.098 ^d
DO(mg/L)	5.966 ± 0.083 ^a	5.364 ± 0.098 ^b	6.784 ± 0.083 ^c	8.047 ± 0.062 ^d
Cond(μs/cm)	524.921 ± 2.597 ^a	494.115 ± 4.269 ^b	344.231 ± 8.424 ^c	499.535 ± 2.176 ^b
S(mg/L)	279.0 ± 1.6 ^{ab}	343.5 ± 2.2 ^b	203.0 ± 8.6 ^a	244.2 ± 1.3 ^a
pH	8.416 ± 0.018 ^{ab}	8.556 ± 0.009 ^{bc}	8.858 ± 0.041 ^c	8.223 ± 0.012 ^a
TN(mg/L)	2.114 ± 0.071 ^{ab}	1.328 ± 0.026 ^c	1.634 ± 0.053 ^{bc}	2.016 ± 0.039 ^a
NH ₄ -N(mg/L)	1.142 ± 0.047 ^{ab}	0.762 ± 0.022 ^c	0.710 ± 0.045 ^{bc}	0.966 ± 0.015 ^a
TP(mg/L)	0.046 ± 0.004 ^{ab}	0.051 ± 0.002 ^a	0.028 ± 0.009 ^b	0.056 ± 0.002 ^a
COD _{Mn} (mg/L)	9.759 ± 0.29 ^{ab}	11.249 ± 0.233 ^b	8.805 ± 0.199 ^a	4.524 ± 0.078 ^a
TOC(mg/L)	18.72 ± 0.727 ^a	18.78 ± 0.741 ^a	19.32 ± 1.931 ^a	14.365 ± 0.259 ^b
Chl.a(μg/L)	8.665 ± 0.331 ^{ab}	27.5 ± 1.291 ^c	8.4 ± 0.531 ^{ab}	8.75 ± 0.692 ^a

注：同一环境变量在两个季节间标注不同字母表明其存在显著性差异（ $P < 0.05$ ）