

DOI: 10.3724/EE.1672-9250.2026.54.016

CSTR: 32253.14.EE.1672-9250.2026.54.016

上行效应和下行效应对草海生态修复区浮游植物群落的影响

郑新恋^{1,2}, 龙 映^{1,2}, 骆钱芬^{1,2}, 刘 懿³, 李 钊³, 许国钰^{1,2}, 夏品华^{1,2,*}

(1. 贵州师范大学 贵州省山地信息系统与生态环境保护重点实验室, 贵阳 550025; 2. 贵州省高原湿地保护与修复全省重点实验室, 贵阳 550025; 3. 贵州草海国家级自然保护区管理委员会, 贵州 毕节 553199)

摘 要: 为探究上行效应和下行效应对修复区浮游植物群落的影响, 本研究于2023年8月至2024年1月对草海修复区与对照区进行系统监测, 通过冗余分析(RDA)和方差分解, 评估了环境因子与浮游动物对浮游植物群落的调控作用。结果显示, 修复区总氮、总磷等营养盐浓度显著低于对照区, 水体透明度改善。浮游植物在修复区共检出7门156种, 密度为 $(3.63 \pm 2.40) \times 10^6$ cells/L, 群落结构均衡; 对照区检出7门147种, 密度为 $(6.20 \pm 2.12) \times 10^6$ cells/L, 蓝藻门相对密度更高。修复区检出浮游动物50种, 密度为 (224.85 ± 60.36) ind./L, 以轮虫和桡足类为主; 对照区检出42种, 密度为 (163.15 ± 158.22) ind./L, 生物多样性指数修复区普遍优于对照区。RDA和方差分解结果表明, 修复区浮游植物主要受营养盐等环境因子调控, 其单独解释率达47.9%, 上行作用占主导地位, 下行效应较弱, 与浮游动物以小型个体(轮虫、桡足类)为主、牧食压力有限相关。对照区则呈现出环境因子与浮游动物的显著交互作用(共同解释率59.3%), 下行效应增强与高营养水平促进浮游植物生长, 大型浮游动物如枝角类对蓝藻的耐受性与选择性摄食能力密切相关。研究表明, 生态修复工程通过改善水体环境, 重塑了浮游植物群落的调控机制, 使其从自然状态下的多因子协同作用转变为环境因子主导, 为水生生态系统的修复与管理提供了重要的科学依据。

关键词: 浮游植物; 浮游动物; 上行效应; 下行效应; 草海**中图分类号:** X24 **文献标识码:** A

草海作为云贵高原典型的浅水湖泊, 于1992年被确立为国家级自然保护区, 具有重要的生态功能与人文价值^[1]。2020年, 草海生态环境问题加剧, 沉水植物群落急剧退化, 生态系统呈现出从“清水草型”向“浊水藻型”稳态转换的趋势。这一转变导致生物多样性下降与水质恶化^[2], 在此背景下, 实施生态修复工程已成为恢复湖泊生态结构与功能的关键路径^[3]。

浮游植物作为水生生态系统的初级生产者^[4], 其群落结构的演变直接反映水环境状况。根据Scheffer的多稳态理论^[5], 浅水湖泊可在草型清水态与藻型浊水态间转换, 其中浮游植物群落的调控路径起着关键作用。长期以来, 浮游植物群落的构建机制分为由营养盐、水温等环境因子驱动的“上行效应”和以浮游动物牧食等生物关系驱动调控的“下行效应”^[6-8]。两者相对重要性

一直是生态学研究的核心议题。经典理论认为, 富营养化水体中上行效应往往占主导地位, 而在营养水平较低或中等的水体中, 下行效应可能更为显著^[9-10]。

近年来, 多项研究表明这一关系依赖不同的环境背景改变。欧洲湖泊的长期观测^[11-12], 证实了营养盐削减对浮游植物群落结构具有重要影响, 在气候变化背景下, 水温升高与营养盐协同作用也可能影响浮游植物群落的变化^[13]; 中国太湖等的研究^[14-15]发现, 浮游动物的下行控制作用在特定季节和区域不可忽视。与此同时, Jeppesen等^[16]研究揭示, 鱼类种群结构可通过食物链级联效应显著影响浮游动物的组成与功能, 进而间接调控浮游植物。这些研究揭示了浮游植物群落调控机制的复杂性。

尽管已有研究探讨了单一环境因子或生物因子对

收稿日期: 2025-10-29; **改回日期:** 2026-01-13**基金项目:** 贵州省科技计划项目(黔科和重大专项字[2024]009); 贵州省科技计划项目(黔科合平台ZSYS[2025]015); 贵州草海国家级自然保护区提前下达2025年中央林业草原生态保护恢复资金其它自然保护区补助项目(MCHC-DZ-ZC-20255041-2)。**第一作者简介:** 郑新恋(2001—), 女, 硕士研究生, 主要研究方向为水生态修复。email: xxinlin1@163.com。***通信作者:** 夏品华(1981—), 男, 博士, 教授, 主要研究方向为湿地生态保护与修复。email: pinhuaxia@gznu.edu.cn。

© Editorial office of Earth and Environment. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license.

浮游植物的影响^[17-18],但对于生态修复工程如何改变“上行”与“下行”效应的平衡,实施后上下行效应的相对权重如何变化,以及这种变化对浮游植物群落结构的具体影响机制尚不清楚。为此,本研究选取高原浅水湖泊草海为研究对象,通过设置修复区与对照区的对比实验,综合运用RDA、方差分解等统计方法,旨在解析生态修复工程对浮游植物群落的调控机制。基于此,我们提出假设:生态修复工程将改变上行效应与下行效应的相对权重,修复区形成以上行效应(环境因子)为主导、浮游植物群落结构趋于优化的调控格局,而对照区则维持上下行效应交互协同复杂模式。本研究的开展不仅深化对浅水湖泊生态修复机理的认识,还可为湖泊管理中的生态修复实践提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区和采样点

草海(26.82°N~26.88°N, 104.20°E~104.30°E)位于贵州省威宁彝族回族苗族自治县西南侧,是典型的喀斯特高原浅水湖泊^[19],湖面海拔2 172 m,保护区总面积约120 km²。本研究聚焦于草海北部江家湾码头附近的修复区,该区域采用“底泥曝晒后布设半封闭围隔”修复试验,面积约为10公顷,外围以双层聚乙烯材料环绕,并采用不锈钢钢管作为固定桩加以支撑^[20],从而将修复区与主湖区有效隔离,围隔内外水体交换受到限制,水位调低,底泥经自然曝晒处理两个月。随后,种植苦草、竹叶眼子菜等水生植物,并清除草鱼、鲤鱼等草食性和底栖扰动性鱼类,以促进水生态系统的恢复与稳定。本研究以江家湾码头修复区及其对照区为研究对象,在2023年8月至2024年1月开展了环境变量与浮游生物监测,其中,将8月划分为夏季,9—11月划分为秋季,12月至次年1月划分为冬季,点位布设情况如图1所示。

1.2 样品采集和分析

1.2.1 水质

本研究于2023年8月至2024年1月期间开展现场采样与实验室分析工作。主要使用多参数水质分析仪(HQ30d, Hach, 美国; HI98194, HANNA, 意大利)对上覆水的水温(WT)、pH、溶解氧(DO)、电导率(EC)等理化参数进行原位测定,透明度(SD)采用塞氏盘法测定。水样采集于各采样点水下0.5 m处,使用聚乙烯瓶采集1 L样品,低温保存并送回实验室进一步分析。测定指标包括总氮(TN)、总磷(TP)、高锰酸盐指数(COD_{Mn})、氨氮(NH₄⁺-N)和叶绿素a(Chl-a)等,所有上述指标的检测均参照《水和废水监测分析方法》^[21]执行。

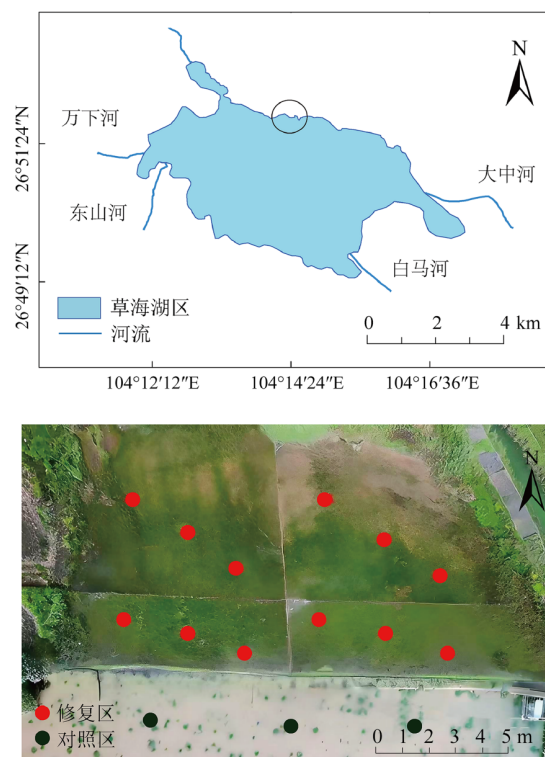


图1 采样点示意图

Fig. 1 Schematic diagram of sampling points

1.2.2 浮游生物的采集、鉴定和计数

浮游动植物的定性定量样品采集参照《淡水浮游生物研究方法》^[22]进行。浮游植物定性样品使用25号浮游生物网(孔径64 μm)在水下0.5 m处以“∞”形缓慢拖网5~8 min,收集浓缩样品于聚乙烯瓶中,并加入1~2 mL甲醛溶液固定。定量样品则通过采水器采集水面表层1.5 L上覆水,加入10 mL鲁格试剂固定,静置48 h后虹吸去除上清液,浓缩至50 mL待检。浮游动物定性样品采用13号浮游生物网(孔径112 μm),采样步骤同浮游植物定性方法。定量样品则采集30 L表层水,经25号浮游生物网(孔径64 μm)过滤后,将滤液收集于50 mL聚乙烯瓶,并加入1~2 mL 4%甲醛溶液固定。所有样品均在光学显微镜(奥林巴斯CX33, 400×, 日本)下进行物种鉴定与计数,计数时使用0.1 mL浮游生物计数框,分类鉴定均在种水平完成。

1.3 数据处理和分析

采用Shannon-Wiener多样性指数(H')、Pielou均匀度指数(J)、Simpson优势度指数(D)与Margalef丰富度指数(d)评价群落多样性,相关计算公式详见参考文献^[23-24]。

本研究采用多元统计方法分析浮游植物群落与环境因子的关系。所有数据处理和基础图表绘制分别使

用Origin 2024和R 4.3.2完成。在统计分析前,为提高数据的均一性和正态性,对浮游植物密度进行Hellinger转化,对环境因子数据(除pH外)进行 $\lg(x+1)$ 转化。采用独立样本t检验分析修复区与对照区环境因子和浮游植物密度的差异显著性。其次,使用R语言“vegan”包进行RDA分析环境因子对浮游植物群落的影响,并通过999次蒙特卡洛置换检验评估环境因子的显著性。使用R语言进行方差分解分析,进一步量化环境因子与浮游动物的相对贡献。同时,为探究环境因子、浮游动物与浮游植物门类间的复杂关系,采用Spearman相关分析构建关系。

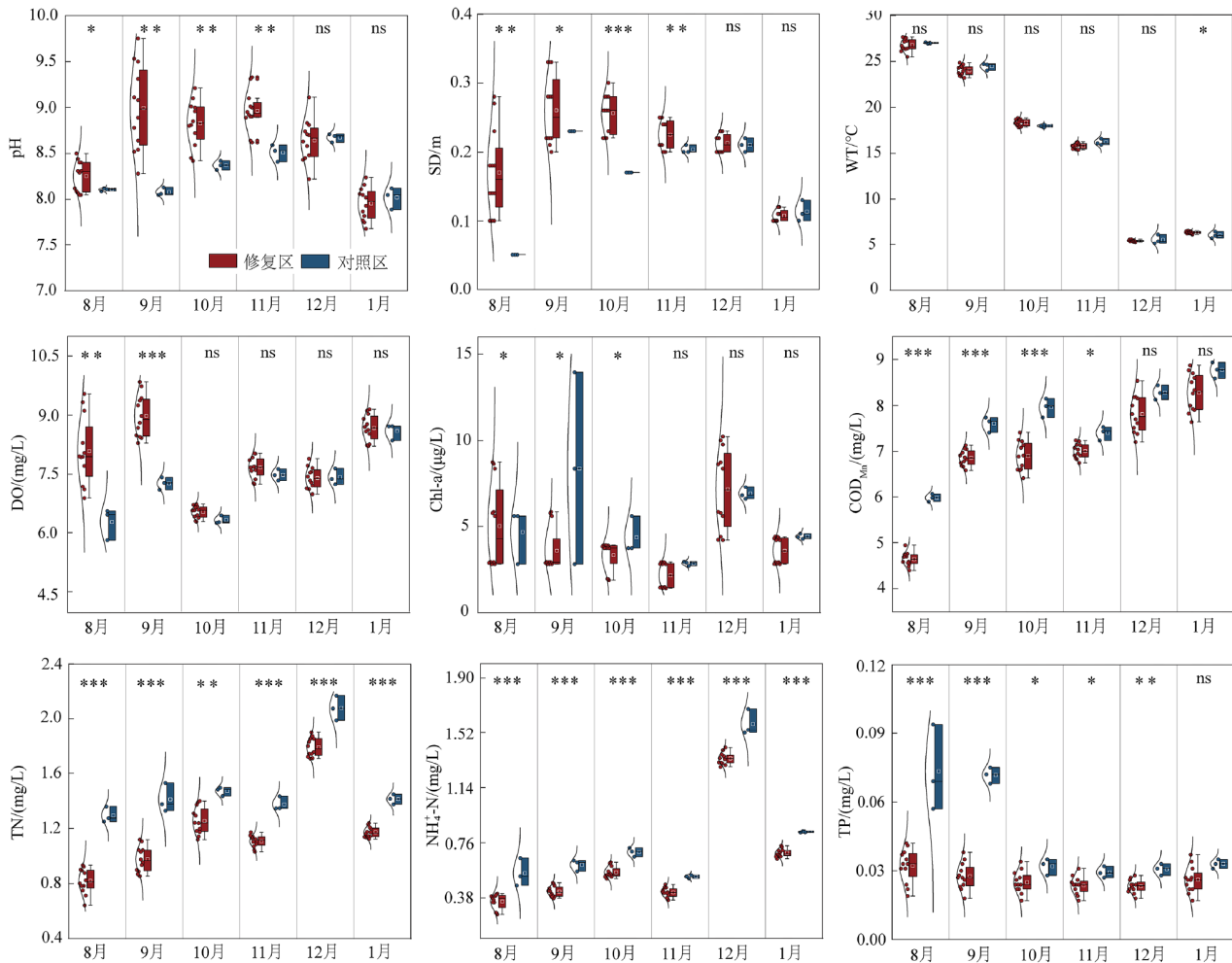
2 结果与分析

2.1 环境因子变化特征

根据2023年8月至2024年1月的监测数据(图2),草海修复区与对照区的水体营养盐浓度呈现出显著差

异。修复区TN浓度变化范围为0.65~1.90 mg/L,整体低于对照区的1.25~2.17 mg/L,两组间差异显著($p < 0.001$),其中对照区在冬季出现明显峰值。修复区TP浓度介于0.02~0.04 mg/L之间,对照区浓度在0.03~0.09 mg/L,且夏秋季修复区TP浓度显著低于对照区($p < 0.001$),冬季组间无显著差异。 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 在修复区浓度变化较为平缓,维持在0.27~1.42 mg/L之间,而对照区变幅较大,其浓度在冬季最高升至1.69 mg/L,且研究期间两组存在显著差异($p < 0.001$)。此外,修复区Chl-a浓度在9月对照区最高为13.95 $\mu\text{g/L}$,统计检验表明,夏季两组间Chl-a浓度差异较显著($p < 0.05$),而秋冬季则未呈现显著性差异。

水体pH在研究区域内均呈弱碱性,修复区pH略高于对照区,并且在冬季两组间无差异。修复区SD在夏秋季高于对照区,8月修复区SD为0.27 m,而对照区仅为0.05 m,冬季无显著差异。研究期间修复区与对照区



*表示 $p < 0.05$; **表示 $p < 0.01$; ***表示 $p < 0.001$; ns表示不显著。

图2 修复区与对照区水质指标变化

Fig. 2 Changes in water quality indicators between the restoration area and control area

间WT无明显差异。DO在修复区夏秋季普遍较高,而对照区同期浓度较低,进入冬季后,两区域DO均呈现上升趋势,且组间差异不显著。

2.2 浮游生物群落与丰度变化特征

2.2.1 浮游植物

根据监测结果,研究期间修复区与对照区浮游植物群落结构和密度组成发生了明显变化(图3)。在物种组成上,修复区共检出浮游植物7门156种(图3a),覆盖蓝藻门(Cyanobacteria)、绿藻门(Chlorophyta)、硅藻门(Bacillariophyta)、隐藻门(Cryptophyta)、甲藻门(Dinophyta)和裸藻门(Euglenophyta)6个门类,对照区则检出7门147种(图3b),除上述门类外还检出了隐藻门(Cryptophyta)。从细胞密度来看,修复区浮游植物密度为 $(1.02\sim 7.34)\times 10^6$ cells/L,平均密度为 3.63×10^6 cells/L,对照区为 $(2.84\sim 8.75)\times 10^6$ cells/L,平均密度为 6.20×10^6 cells/L,高于修复区。

季节动态显示,夏季修复区浮游植物以绿藻门和蓝藻门为主,密度分别为 1.36×10^6 和 1.71×10^6 cells/L,而对照区则是硅藻门(1.93×10^6 cells/L)和蓝藻门(3.03×10^6 cells/L)的相对密度更高,绿藻门密度相对较低,仅为 1.90×10^6 cells/L。秋季修复区绿藻门密度仍保持较高比例,硅藻门比例逐步上升;在秋季对照区蓝藻门密度呈增长趋势,在10月达到约 3.85×10^6 cells/L,11月进一步上升至 4.8×10^6 cells/L。蓝藻门在冬季两区域仍呈现高密度特征,修复区密度最高达 5.25×10^6 cells/L;对照区密度达 7.2×10^6 cells/L。

总体来看,修复区浮游植物总密度在各季节均低于对照区,绿藻门在夏、秋季比例较高,结构更为均衡;

而对照区自秋季起蓝藻门密度持续增多,秋冬季总密度高于修复区,呈现出蓝藻单一格局。其他藻类门类(如甲藻门、隐藻门、金藻门和裸藻门)在多数月份中占比较低,密度普遍低于 0.5×10^6 cells/L。

2.2.2 浮游动物

浮游动物群落密度与结构在研究区域内呈现出明显的空间分异特征。修复区共检出浮游动物50种,对照区为42种,浮游动物修复区总密度为130.53~293.87 ind./L(图4a),均值为224.85 ind./L;对照区变化幅度较大(图4b),为42.23~413.87 ind./L,均值为163.15 ind./L。从群落结构来看,修复区主要由轮虫和桡足类构成,均值分别为90.21和81.85 ind./L,群落组成相对稳定。相比之下,对照区在研究前期以枝角类和轮虫类为主,进入秋冬季,浮游动物总密度下降至42.23~90.20 ind./L,轮虫密度减少,而桡足类在各季节均维持在较低水平。

从季节动态来看,夏季修复区浮游动物总密度介于198.60~205.83 ind./L之间,轮虫与桡足类为主要类群;对照区在夏季总密度较高(343.20~413.87 ind./L),以枝角类为主。进入秋季,修复区总密度保持在130.53~252.87 ind./L,各类群比例相对均衡;而对照区总密度降低至42.23~90.20 ind./L。冬季修复区总密度回升至266.78~293.87 ind./L,仍以轮虫和桡足类为主;对照区则维持在42.90~47.48 ind./L之间。

2.3 浮游生物多样性指数

修复区与对照区浮游植物群落多样性指数在研究期间表现出明显的时空分异特征(图5a)。结果表明,修复区Shannon多样性指数(H')在8月处于较低水平,在1.25~2.35间波动,自9月起上升,冬季略有回落但仍维

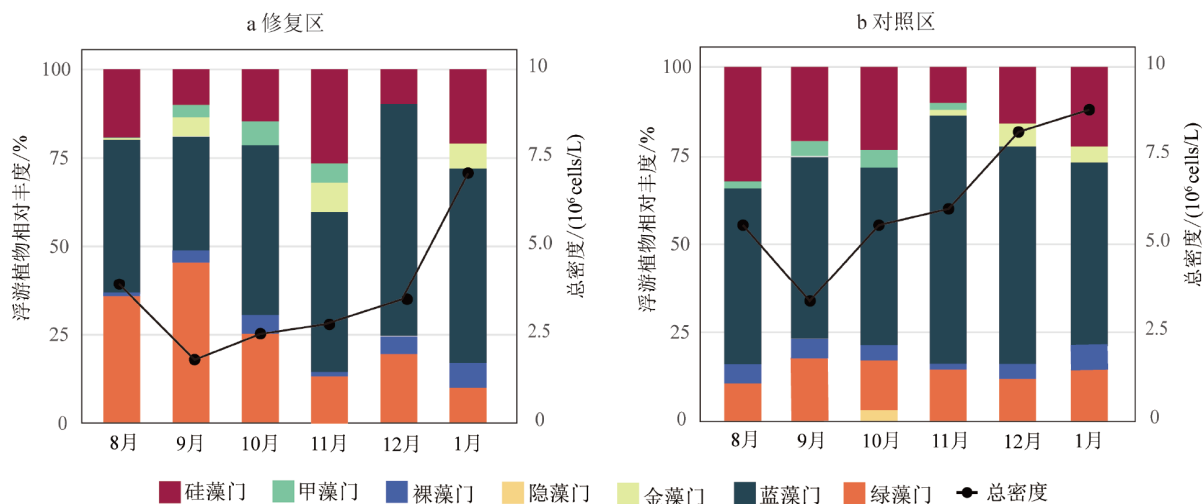


图3 浮游植物组成

Fig. 3 Composition of phytoplankton

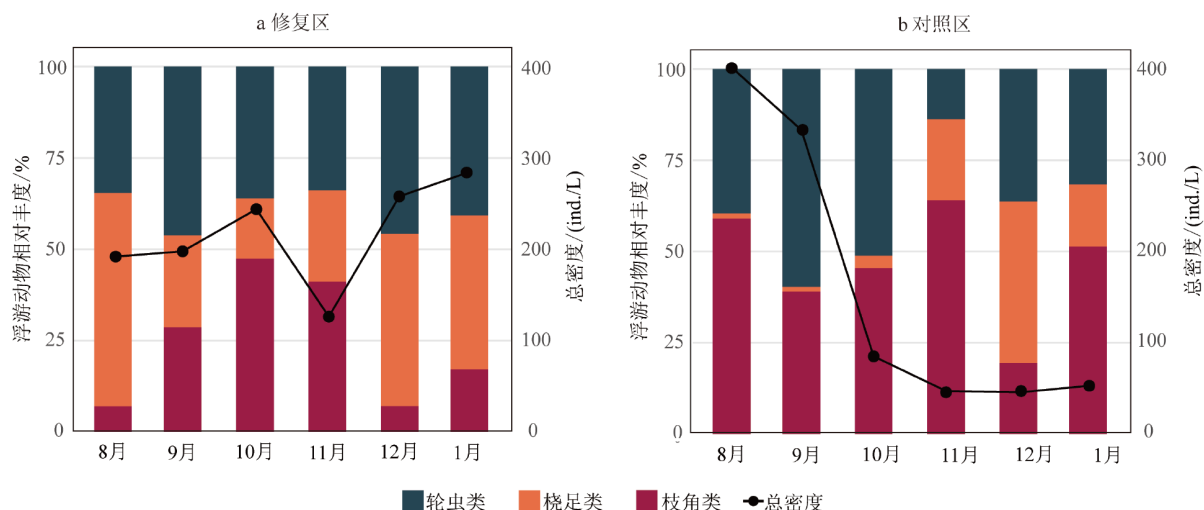


图4 浮游动物组成

Fig. 4 Composition of zooplankton

持较高水平。对照区 H' 值则维持在3.09~4.63范围内,未呈现明显的季节性波动。修复区群落均匀度Pielou指数(J)在8月表现较低,在0.25~0.47之间,9月后逐步改善,秋冬季提升至0.72~0.91之间,物种分布趋于均匀。对照区 J 值在0.53~0.80间波动,均匀度整体较低。Simpson优势度指数(D)变化趋势与之吻合,修复区自9月起升高,优势度指数在0.84~0.95之间,群落结构更为均衡,高于对照区(0.72~0.93)。修复区物种丰富度Margalef指数(d)逐步上升,至冬季达到最高值3.59,对照区除在冬季少数样本略高外,多数时期丰富度维持在1.79~2.99的较低范围,物种数量增长有限。

浮游动物群落研究结果显示(图5b),修复区Shannon多样性指数(H')在夏秋季波动较大,11月达到峰值3.53,该时期物种多样性较高;而对照区 H' 值维持在较低水平。修复区Pielou指数(J)在夏秋季提升,最高达0.973,物种分布更为均匀;对照区则保持相对稳定的较低水平。修复区Simpson指数(D)在夏秋季维持较高水平,指数在0.63~0.90间波动,群落优势种不明显,冬季有所回落;对照区 D 值多处于0.754~0.851之间。修复区Margalef指数(d)在9—11月升高,最高达5.245,表现出更高的物种丰富度;对照区 d 值则多集中在2.83~3.82范围内,丰富度变化较小。

2.4 浮游生物与环境因子的关系

2.4.1 RDA驱动因子分析

为探究环境因子(上行效应)与浮游动物(下行效应)对浮游植物群落的相对重要性,本研究通过RDA、方差分解及Spearman相关分析进行了系统评估。RDA结果表明,修复区浮游植物群落结构的前两轴共解释了

61.2%的变异($p=0.001$),其中蓝藻门的分布与WT、TP呈正相关(图6a),与其他营养盐如TN、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 COD_{Mn} 及轮虫、桡足类均呈负相关。与之相反,硅藻门和绿藻门均与TN、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 COD_{Mn} 呈正相关,但硅藻门与Chl-a、TP皆呈负相关。甲藻门与金藻门表现出相似的生态位,其分布主要与WT和pH正相关,与TN、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 等营养盐呈负相关,裸藻门则与多数营养盐及轮虫、桡足类呈正相关,但与TP和枝角类呈负相关。

对照区蓝藻门同样与Chl-a、WT和TP呈正相关,而与TN、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 及 COD_{Mn} 呈负相关,硅藻门则表现出相反的生态倾向(图6c)。甲藻门、隐藻门和金藻门主要表现出对营养盐的负响应,其中甲藻门与轮虫呈正相关,隐藻门与浮游动物均呈负相关,金藻门则与TN、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 呈正相关,裸藻门与多数营养盐呈正相关。为进一步量化驱动力的相对贡献,方差分解分析表明,修复区浮游植物群落主要受上行效应主导(图6b),其单独解释率高达47.9%,显著高于下行效应的0.3%。相比之下,对照区表现出更为复杂的驱动机制(图6d),上行效应单独解释12.3%,下行效应单独解释5.5%,而两者共同解释比例高达59.3%。

2.4.2 Spearman相关性分析

将蓝藻门等门类与环境因子、浮游动物运用Spearman相关性分析,进一步验证并细化了上述驱动机制的差异。在修复区,相关分析结果与环境因子占主导作用的结论高度一致(表1):蓝藻门、甲藻门密度均与WT呈显著正相关($p<0.001$),与 COD_{Mn} 呈显著负相关($p<0.01$),同时与TN、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 呈显著负相关($p<0.001$),甲藻门与桡足和枝角类呈显著负相关($p<0.001$),硅藻门

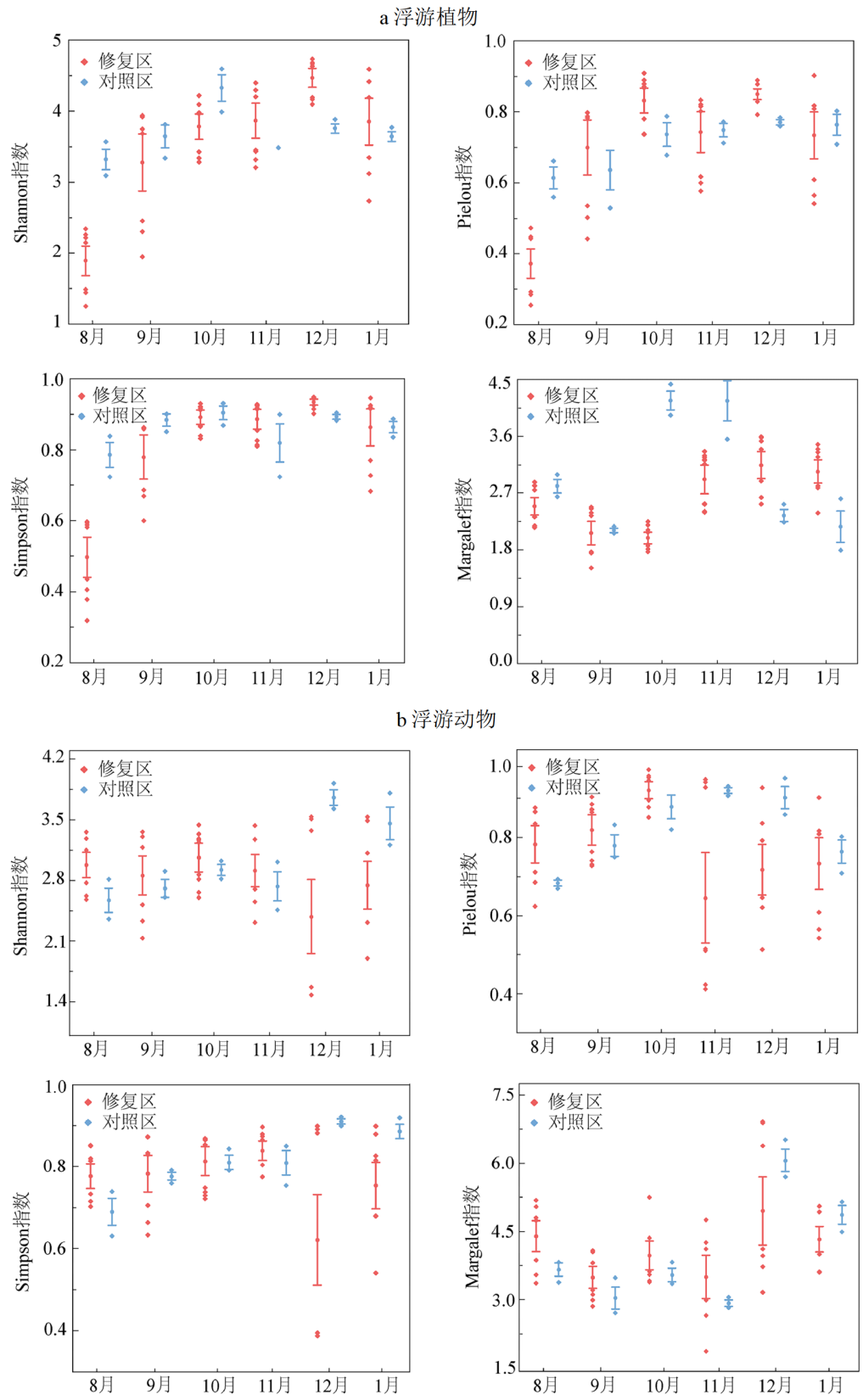
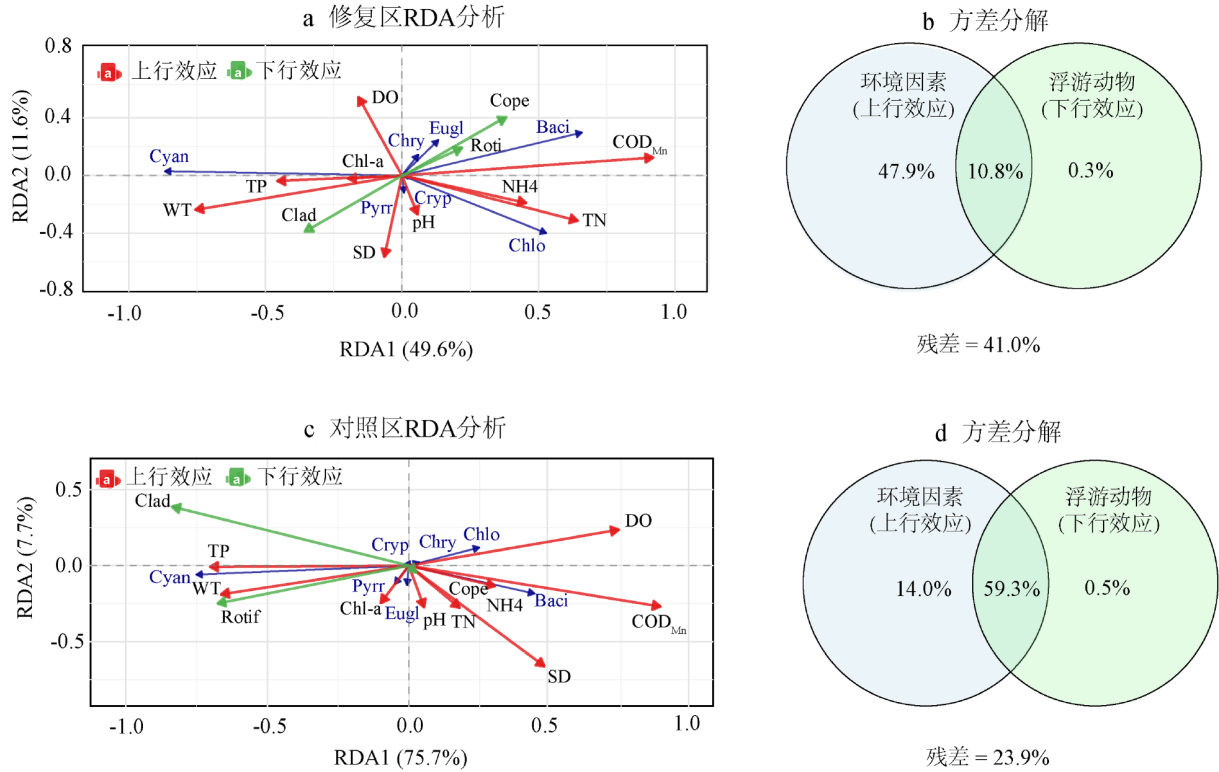


图5 修复区与对照区浮游生物多样性变化

Fig. 5 Changes in plankton diversity between the restoration area and the control area



Cyan—蓝藻门;Baci—硅藻门;Chlo—绿藻门;Pryr—甲藻门;Cryp—隐藻门;Chry—金藻门;Eugl—裸藻门;Ruti—轮虫类;Cope—桡足类;Clad—枝角类。

图6 修复区与对照区浮游生物与环境因子特征

Fig. 6 Characteristics of plankton and environmental factors in the remediation area and control area

表1 修复区浮游植物密度与环境因子和浮游动物的Spearman相关性分析

Table 1 Spearman's correlation analysis between phytoplankton density in the restoration area and environmental factors and zooplankton

环境因子	蓝藻门	硅藻门	绿藻门	甲藻门	金藻门	裸藻门
WT	0.40***	-0.62***	-0.12	0.38***	0.00	-0.25**
SD	-0.29**	-0.36***	-0.34***	0.53***	-0.24**	-0.49***
pH	-0.32***	-0.11	-0.10	0.55***	-0.09	-0.53***
DO	0.34***	0.23*	0.17	0.02	0.29**	0.64***
COD _{Mn}	-0.22*	0.76***	0.22*	-0.27**	0.12	0.26**
Chl-a	-0.06	-0.19	-0.25**	-0.42***	-0.18	0.04
TN	-0.57***	0.28**	-0.05	-0.24**	-0.17	-0.05
TP	0.21*	-0.22*	0.06	-0.01	0.02	0.01
NH ₄ ⁺ -N	-0.51***	0.32***	-0.04	-0.35***	-0.25**	0.21*
轮虫类	-0.21*	-0.11	-0.19	-0.03	-0.17	0.22*
桡足类	-0.17	0.46***	0.02	-0.32***	0.02	0.52***
枝角类	-0.01	-0.59***	-0.19	0.47***	-0.19	-0.22*

注: *表示 $p < 0.05$; **表示 $p < 0.01$; ***表示 $p < 0.001$ 。

和绿藻门则与COD_{Mn}呈显著正相关($p < 0.001$),而与WT、pH和chl-a呈显著负相关($p < 0.001$),显示出环境因子的主导作用。

相比之下,对照区的相关性格局呈现出更高的复杂性(表2)。结果表明,甲藻门和蓝藻门与WT呈显著正相关($p < 0.001$),与COD_{Mn}、NH₄⁺-N呈显著负相关($p < 0.001$),绿藻门和硅藻门与WT呈显著正相关($p < 0.01$),与DO、COD_{Mn}和Chl-a呈显著负相关($p < 0.01$),其中绿藻门还与TN($p < 0.01$)NH₄⁺-N($p < 0.001$)呈负相关关系。浮游动物在对照区同时表现出显著的调控作用,桡足类与甲藻门呈极显著负相关($p < 0.001$),而与金藻门呈极显著正相关($p < 0.001$);枝角类则与WT和TP呈极显著正相关($p < 0.001$),同时与COD_{Mn}呈显著负相关($p < 0.01$),构成了复杂的调控网络。

3 讨论

3.1 上行效应对浮游植物群落结构与动态的驱动作用

水温、氮、磷、溶解氧等水体理化因子共同影响浮游植物的群落结构[25],其中,水温是驱动草海浮游植物密度与群落结构季节变化的关键因子。一方面,水温通过调控其代谢过程发挥作用,这一机制在已有研究中已

表2 对照区浮游植物密度与环境因子和浮游动物的Spearman相关性分析

Table 2 Spearman's correlation analysis between phytoplankton density and environmental factors and zooplankton in the control area

环境因子	蓝藻门	硅藻门	绿藻门	甲藻门	隐藻门	金藻门	裸藻门
WT	0.77***	0.47**	0.53**	0.70***	0.12	-0.58**	0.47*
SD	-0.26	-0.34	-0.56**	0.17	-0.07	0.29	-0.08
pH	0.19	0.19	0.01	0.04	0.07	0.48**	0.32
DO	-0.75***	-0.55**	-0.47**	-0.48**	-0.35	0.49**	-0.59**
COD _{Mn}	-0.82***	-0.50**	-0.54**	-0.645***	0.16	0.2	-0.49**
Chl-a	-0.34	-0.50**	-0.54**	-0.26	0.12	0.01	-0.47*
TN	-0.46*	-0.35	-0.51**	-0.34	0.16	0.35	-0.1
TP	0.3	-0.01	0.13	0.39	-0.07	-0.54**	0.06
NH ₄ ⁺ -N	-0.67***	-0.49**	-0.62***	-0.64***	0.12	0.15	-0.58**
轮虫类	0.3	-0.07	-0.06	0.31	0.07	-0.61***	0.11
桡足类	-0.42*	-0.50**	-0.47**	-0.78***	-0.16	0.67***	-0.47**
枝角类	-0.69***	0.3	0.39	0.57**	-0.07	-0.58**	0.36

注: *表示 $p < 0.05$; **表示 $p < 0.01$; ***表示 $p < 0.001$ 。

得到广泛验证^[26]。另一方面,不同浮游植物类群对水温的响应间存在差异,RDA结果证实(图6a-b),蓝藻门、甲藻门的分布在修复区、对照区与WT呈正相关,而硅藻门则与其呈负相关,而这种差异化的温度适应性是浮游植物群落呈季节动态变化的重要原因。Spearman分析进一步表明(表1,表2),草海修复区硅藻门与WT显著负相关($p < 0.001$),而蓝藻门则与其显著正相关($p < 0.001$),印证了蓝藻偏好较高水温,而硅藻则在春、冬等低温季节成为主要类群,但拟柱孢藻等对温度具有较宽适应性的蓝藻也能在低温条件下生长,维持一定的种群数量^[27]。与此同时,水温上升可能促进蓝藻门(如微囊藻)的快速增殖,通过提升浮游植物的光合作用速率^[28],从而改变浮游植物的群落结构,还通过降低溶解氧饱和度^[29]改变水体理化环境间接影响群落组成与生态系统功能。

氮磷营养盐作为浮游植物生长所不可或缺的关键生源要素^[30],其质量浓度与相对比例不仅调控浮游植物的生长速率,还可能成为限制性因子,进而影响群落结构演替与多样性^[31-32]。本研究通过RDA与相关性分析共同揭示(图6,表1,表2),浮游植物群落整体与氮磷营养盐之间存在一定相关性,TN与TP浓度的变化能够促进或抑制浮游植物密度,此上行效应是驱动群落组成

变化的重要机制。蓝藻门在修复区与对照区均与TP呈显著正相关,表明较高的磷浓度为其生长与增殖提供了竞争优势^[33]。相比之下,蓝藻门、金藻门与TN、NH₄⁺-N呈负相关关系,相反,硅藻门与两者呈现正相关,表明适宜的氮浓度对其生长具有促进作用,在与TP的关系上,硅藻门则表现出负相关,反映了不同浮游植物类群在资源利用上的生态位分化。结果表明,冬春季节修复区蓝藻密度升高,可能与部分对低温适应性较强的蓝藻增殖有关^[34],同时某些蓝藻还能通过混合营养方式利用有机物,在弱光条件下维持代谢活性^[35]。沉水植物的凋亡腐烂也会导致水体营养盐浓度升高,为蓝藻生长提供了营养基础,氮浓度的增加通过增强蓝藻的低温耐受能力^[36-37],共同促使蓝藻维持较高密度。

COD_{Mn}作为反映水体有机污染程度的指标,对浮游植物群落结构具有重要调控作用^[38]。结果显示(表1,表2),修复区COD_{Mn}与蓝藻门呈一定负相关关系($p < 0.01$),对照区与其呈显著负相关($p < 0.001$),表明有机污染程度对蓝藻生长具有一定的抑制作用^[39],与硅藻门呈显著正相关,体现了不同浮游植物类群对有机污染的差异化响应。与此同时,硅藻门、绿藻门与Chl-a及DO呈显著负相关,这一现象可能与蓝藻等适应富营养条件的类群增殖有关,藻类生物量即Chl-a升高时,往往伴随水体DO的消耗及其昼夜波动的加剧^[40],从而影响了硅藻门、绿藻门等类群的生存空间。这些发现证实了营养盐环境因子在塑造浮游植物群落结构中发挥主导作用,调控不同浮游植物类群的结构演变。

3.2 下行效应对浮游植物群落的影响与调控

研究结果显示,浮游动物对浮游植物的下行效应在修复区与对照区之间存在明显差异。修复区浮游动物对浮游植物群落结构的单独解释率为0.28%(图6a),低于对照区的5.48%(图6b)。这种差异可能与修复工程引起的水体环境变化有关,如营养盐浓度、透明度等参数的改变,进而影响了浮游动物的组成与功能^[41]。研究期间,修复区营养结构的改变促使浮游植物中蓝藻门的相对丰度下降,而硅藻门与绿藻门的相对丰度上升(图3a),浮游动物以轮虫类和桡足类为主(图4a),其摄食对象主要集中于硅藻门和绿藻门,水生植被恢复等系列修复措施也为小型浮游动物(如轮虫、桡足类)提供了更多栖息空间^[42],但其个体小、滤食效率低,导致对浮游植物的牧食压力较弱。同时,修复区摄食能力较强的枝角类比例相对较低,进一步削弱了群体的摄食压力,导致下行效应驱动作用较弱,浮游植物群落主要受环境因子调控。

相比之下,对照区营养水平较高,环境相对稳定,浮游植物群落以蓝藻门为主(图3b),其浮游动物群落中,枝角类等大型浮游动物的比例相对较高。其中,桡足类与蓝藻门呈负相关($p<0.05$)(表1),一方面,蓝藻产生的微囊藻毒素等次生代谢产物会对桡足类产生毒理效应^[43],抑制其种群发展;另一方面,蓝藻门形成的群体或丝状形态会降低其可食性,从而限制桡足类的有效利用^[44]。高营养水平促进了浮游植物(以蓝藻为主)的生长增殖,为浮游动物提供了充足的食物资源,枝角类与蓝藻门呈显著正相关($p<0.001$)(表2),表明二者在富营养化、静水的生境中具有一致的分布格局,即生态位重叠。除此之外,枝角类对蓝藻门具有更强的适应能力^[45];部分枝角类(如大型蚤)能够通过摄食选择,规避含有毒素的蓝藻丝状体,或通过体内的谷胱甘肽S-转移酶(GST)等解毒酶系有效降解微囊藻毒素^[46-47],使枝角类在对照区(蓝藻门占优的环境中)摄食,维持了一定的下行控制作用^[48],与环境因子共同形成了协同调控格局,具有较高的解释率。

从种间关系来看,浮游动植物之间存在复杂的营养级联关系^[49]。桡足类在两个研究区域中均与甲藻门呈显著负相关(表1,表2),表明桡足类可能对甲藻门具有一定的摄食压力^[50],同时在对照区中甲藻门与 COD_{Mn} 、 $\text{NH}_4\text{-N}$ 呈显著负相关($p<0.001$),其分布可能受

到水体有机污染程度和营养盐条件的共同制约^[51]。与此同时,桡足类与金藻门呈显著正相关($p<0.001$),与硅藻门和绿藻门呈负相关($p<0.01$),反映了不同浮游植物类群在食物网中的生态位分化;金藻门对环境因子具有相似的响应特征,而硅藻门和绿藻门的数量变化更容易受到桡足类摄食压力的调控^[52]。

4 结论

1)修复区水环境改善显著,营养盐浓度下降,水体透明度提升,浮游植物总密度降低,蓝藻门密度减少,硅藻门和绿藻门密度增加,浮游动物丰度相应上升。

2)修复区浮游植物主要受环境因子主导,单独解释率达47.91%,营养盐和水温作用显著,浮游动物下行控制较弱,形成以上行效应为主的调控格局。

3)对照区环境因子与浮游动物交互作用显著,共同解释率达59.3%。高营养水平促进浮游植物生长的同时,也为部分浮游动物如枝角类提供了资源基础,通过摄食与解毒机制维持了下行控制,形成上下行效应协同驱动的调控格局。

4)本研究初步揭示了修复区浮游植物群落的调控机制,但由于监测周期有限,后续进一步开展长期监测和模拟实验阐明浮游生物协同演变机制。

参 考 文 献

- [1] 黄霞,杨海全,陈敬安,等. 贵州草海沉水植物种子库空间分布特征与恢复潜力[J]. 湖泊科学, 2026, 38(1): 250–263.
- [2] 张瀚文,周婷,匡晨亿,等. 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[J]. 湖泊科学, 2026, 38(1): 264–278.
- [3] 唱彤, 郦建强, 陈文学, 等. 湖泊生态系统修复理论与技术研究进展[J]. 水科学进展, 2024, 35(6): 1005–1020.
- [4] Boyce D G, Lewis M R, Worm B. Global phytoplankton decline over the past century[J]. Nature, 2010, 466(7306): 591–596.
- [5] Scheffer M. III. 17 alternative stable states and regime shifts in ecosystems[M]. The Princeton Guide to Ecology. Princeton: Princeton University Press, 2009:395–406.
- [6] 杨雅兰, 尹成杰, 公莉, 等. 上、下行效应对洱海浮游植物优势功能群的影响[J]. 湖泊科学, 2023, 35(4): 1194–1204.
- [7] Sommer U, Sommer F. Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton[J]. Oecologia, 2006, 147(2): 183–194.
- [8] Qiu X L, Zi F Z, Yun L, et al. Mechanisms of zooplankton community assembly and their associations with environmental drivers in arid-region reservoirs of northwest China[J]. Biology, 2025, 14(6): 732.
- [9] Zhang M, Shi X L, Yang Z, et al. Long-term dynamics and drivers of phytoplankton biomass in eutrophic Lake Taihu[J]. Science of the Total Environment, 2018, 645: 876–886.
- [10] Bess Z, Chandra S, Suenaga E, et al. Zooplankton influences on phytoplankton, water clarity, and nutrients in Lake Tahoe[J]. Aquatic Sciences, 2021,83(2): 26.
- [11] Jeppesen E, Jensen J P, Søndergaard M, et al. Response of fish and plankton to nutrient loading reduction in eight shallow Danish lakes with special emphasis on seasonal dynamics[J]. Freshwater Biology, 2005, 50(10): 1616–1627.
- [12] Beng K C, Cerbin S, Monaghan M T, et al. Long-term changes to plankton communities in artificially heated lakes[J]. Limnology and Oceanography, 2025, 70(10): 3029–3042.
- [13] Dory F, Nava V, Spreafico M, et al. Interaction between temperature and nutrients: how does the phytoplankton community cope with climate change? [J]. Science of the Total Environment, 2024, 906: 167566.
- [14] Li C C, Feng W Y, Chen H Y, et al. Temporal variation in zooplankton and phytoplankton community species composition and the affecting factors in Lake Taihu: a large freshwater lake in China[J]. Environmental Pollution, 2019, 245: 1050–1057.
- [15] Wu Y, Yang W, Liu J T, et al. Eutrophication drives resource use efficiency variations in freshwater plankton communities across river-lake continuum in

- China's Poyang Lake Basin[J]. *Hydrobiologia*, 2026, 853(2): 471–487.
- [16] Jeppesen E, Søndergaard M, Sortkjaer O, et al. Interactions between phytoplankton, zooplankton and fish in a shallow, hypertrophic lake: a study of phytoplankton collapses in Lake Søbygård, Denmark[J]. *Hydrobiologia*, 1990, 191(1): 149–164.
- [17] 龚进玲, 李学梅, 朱挺兵, 等. 高原湖泊泸沽湖浮游植物群落结构及其与水环境因子的关系[J]. *淡水渔业*, 2025, 55(4): 10–19.
- [18] 鲍乾, 贺海波, 唐皓, 等. 云贵高原典型贫营养深水湖浮游植物群落结构时空特征及其环境驱动因子[J]. *湖泊科学*, 2025, 37(3): 768–784.
- [19] 廖敏, 姜鑫, 黄先飞, 等. 贵州草海颗粒物 and 沉积物有机碳氮同位素特征及来源研究[J]. *水生态学杂志*, 2024, 45(4): 40–47.
- [20] 龙映. 高原浅水湖泊浮游生物群落对围隔生态修复的响应特征[D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2025.
- [21] 魏复盛主编. 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[M]. 4版. 北京: 中国环境科学出版社, 2002: 233–276.
- [22] 章宗涉, 黄祥飞. 淡水浮游生物研究方法[M]. 北京: 科学出版社, 1991: 358.
- [23] 陈育斌, 梁帅, 韩冰, 等. 扎陵湖和鄂陵湖浮游植物功能群特征及驱动因子[J]. *水生态学杂志*, 2026, 1–13.
- [24] Wu Y D, Peng C R, Li G B, et al. Integrated evaluation of the impact of water diversion on water quality index and phytoplankton assemblages of eutrophic lake: a case study of Yilong Lake[J]. *Journal of Environmental Management*, 2024, 357: 120707.
- [25] Yin C J, Gong L, Yang J J, et al. Spatial–seasonal shifts in phytoplankton and zooplankton community structure within a subtropical plateau lake: interplay with environmental drivers during rainy and dry seasons[J]. *Fishes*, 2025, 10(7): 343.
- [26] 张昭阳, 仇菲, 陈丽, 等. 云南长桥海浮游植物群落结构的季节变化特征及其影响因子识别[J]. *云南师范大学学报: 自然科学版*, 2024, 44(5): 60–67.
- [27] Shang J L, Xie Y X, Shi L Y, et al. Molecular mechanisms of nostoc flagelliforme environmental adaptation: a comprehensive review[J]. *Plants*, 2025, 14(11): 1582.
- [28] Cui X Y, Yang N, Cui H Y, et al. Interspecific competition enhances microcystin production by *Microcystis aeruginosa* under the interactive influences of temperature and nutrients[J]. *Water Research*, 2024, 265: 122308.
- [29] Danladi Bello A A, Hashim N B, Mohd Haniffah M R. Predicting impact of climate change on water temperature and dissolved oxygen in tropical rivers[J]. *Climate*, 2017, 5(3): 58.
- [30] Granéli E, Carlsson P, Legrand C. The role of C, N and P in dissolved and particulate organic matter as a nutrient source for phytoplankton growth, including toxic species[J]. *Aquatic Ecology*, 1999, 33(1): 17–27.
- [31] Li T T, Xu L Q, Li W X, et al. Dissolved organic carbon spurs bacterial-algal competition and phosphorus-paucity adaptation: boosting *Microcystis*' phosphorus uptake capacity[J]. *Water Research*, 2024, 255: 121465.
- [32] Cui D N, He H, Zhang Z, et al. Coupling of algae, algal organic matter, and nutrient biogeochemical cycling in eutrophic waters[J]. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 2025, 24(2): 451–475.
- [33] Hu H H, Zhang J, Chen W D. Competition of bloom-forming marine phytoplankton at low nutrient concentrations[J]. *Journal of Environmental Sciences*, 2011, 23(4): 656–663.
- [34] Dokulil M T. Vegetative survival of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) at low temperature and low light[J]. *Hydrobiologia*, 2016, 764(1): 241–247.
- [35] Anneville O, Domaizon I, Kerimoglu O, et al. Blue-green algae in a “greenhouse century”? New insights from field data on climate change impacts on cyanobacteria abundance[J]. *Ecosystems*, 2015, 18(3): 441–458.
- [36] Lakshmikanandan M, Li M, Pan B Z. Cyanobacterial blooms in environmental water: causes and solutions[J]. *Current Pollution Reports*, 2024, 10(4): 606–627.
- [37] Rai P, Pathania R, Bhagat N, et al. Current insights into molecular mechanisms of environmental stress tolerance in Cyanobacteria[J]. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2025, 41(2): 53.
- [38] Yu H, Zhang J Y, Yin Z, et al. A method for quantifying the contribution of algal sources to COD_{Mn} in water bodies based on ecological chemometrics and its potential applications[J]. *Journal of Environmental Chemical Engineering*, 2024, 12(2): 111943.
- [39] Wang Y W, Yu H W, Cao X F, et al. Coexistence of cyanobacteria and microplastics in eutrophic lake ecosystems: interactions and combined effects[J]. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 2025, 55(15): 1198–1221.
- [40] Barica J. Oscillations of algal biomass, nutrients and dissolved oxygen as a measure of ecosystem stability[J]. *Journal of Aquatic Ecosystem Health*, 1993, 2(4): 243–250.
- [41] 郑志侠, 朱晓岗, 叶碧碧, 等. 水阳江宣城段浮游动物群落结构特征及其影响因子[J]. *生物学杂志*, 2025, 42(2): 75–83.
- [42] Jin Z A, Jin H, Gao B Y, et al. Effects of filter-feeding bivalves in benthic and pelagic habitats on plankton community and water quality in shallow systems: implications for lake rehabilitation[J]. *Aquatic Ecology*, 2025, 59(1): 53–66.
- [43] Wiegand C, Pflugmacher S. Ecotoxicological effects of selected cyanobacterial secondary metabolites a short review[J]. *Toxicology and Applied Pharmacology*, 2005, 203(3): 201–218.
- [44] Gerphagnon M, MacArthur D J, Latour D, et al. Microbial players involved in the decline of filamentous and colonial cyanobacterial blooms with a focus on fungal parasitism[J]. *Environmental Microbiology*, 2015, 17(8): 2573–2587.
- [45] Tönno I, Agasild H, Kõiv T, et al. Algal diet of small-bodied crustacean zooplankton in a cyanobacteria-dominated eutrophic lake[J]. *PLoS One*, 2016, 11(4): e0154526.
- [46] Rangel L M, Mesquita M C B, de Barros S R, et al. Chemical and morphological constitutive defensive traits of cyanobacteria have different effects on the grazing of a small tropical cladoceran[J]. *Toxins*, 2025, 17(7): 343.
- [47] Lyu K, Gu L, Li B P, et al. Stress-responsive expression of a glutathione S-transferase (δ) gene in waterflea *Daphnia magna* challenged by microcystin-producing and microcystin-free *Microcystis aeruginosa*[J]. *Harmful Algae*, 2016, 56: 1–8.
- [48] Hussian A E, Hegab M. Impact of zooplankton grazing on phytoplankton community dynamics in Lake Nasser: an in-depth experimental study of predator-prey interactions[J]. *Egyptian Journal of Aquatic Biology and Fisheries*, 2025, 29(4): 5037–5051.
- [49] Vanni M J, Findlay D L. Trophic cascades and phytoplankton community structure[J]. *Ecology*, 1990, 71(3): 921–937.

- [50] Gill C W, Harris R P. Behavioural responses of the copepods *Calanus helgolandicus* and *Temora longicornis* to dinoflagellate diets[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1987, 67(4): 785–801.
- [51] Wei Y Q, Luan Q S, Shan X J, et al. Temperature and nutrients drive distinct successions between diatoms and dinoflagellates over the past 40 years: implications for climate warming and eutrophication[J]. Science of the Total Environment, 2024, 931: 172997.
- [52] 艾丽菲热·安外尔, 马静静, 吴召仕, 等. 南京玄武湖生态修复区与未修复区浮游生物群落的变化特征及影响因素[J]. 湖泊科学, 2025, 37(3): 798–812.

Impacts of Bottom-Up and Top-Down Effects on Phytoplankton Communities in Caohai Ecological Restoration Area

ZHENG Xinlian^{1,2}, LONG Ying^{1,2}, LUO Qianfen^{1,2}, LIU Yi³, LI Yao³, XU Guoyu^{1,2}, XIA Pinhua^{1,2,*}

(1. Key Laboratory for Information System of Mountainous Areas and Protection of Ecological Environment, Guizhou Normal University, Guiyang 550025, China; 2. Guizhou Key Laboratory of Plateau Wetland Conservation and Restoration, Guiyang 550025, China; 3. Guizhou Caohai National Nature Reserve Management Committee, Bijie Guizhou 553199, China)

Abstract: To investigate the effects of bottom-up and top-down interactions on phytoplankton communities in restoration areas, this study systematically monitored the restored and control areas of Caohai Lake from August 2023 to January 2024. Redundancy analysis and variance decomposition were employed to assess the regulatory effects of environmental factors and zooplankton on phytoplankton communities. The results indicated that nutrient concentrations, including total nitrogen and total phosphorus, were significantly lower in the restored areas compared to the control areas, with improved water transparency. Phytoplankton from seven phyla, representing 156 species, were identified in the restored areas, with a density of $(3.63 \pm 2.40) \times 10^6$ cells/L and a balanced community structure. In contrast, the control areas harbored 147 species from seven phyla, with a density of $(6.20 \pm 2.12) \times 10^6$ cells/L, where the relative density of the Cyanobacterial phylum was notably higher. Fifty zooplankton species were recorded in the restoration area, with a density of (224.85 ± 60.36) ind./L, predominantly consisting of rotifers and copepods. In the control area, 42 species were detected, with a density of (163.15 ± 158.22) ind./L. Biodiversity indices were generally higher in the restoration area than in the control area. The RDA and variance decomposition results revealed that phytoplankton in the restoration area was primarily influenced by environmental factors, such as nutrients, which individually accounted for 47.9% of the total phytoplankton population. Upstream factors predominated, exhibiting weaker downstream effects, likely due to the small size of the zooplankton (Tardigrades, Copepods) and limited grazing pressure. The control area showed a significant interaction between the environment and zooplankton, with a shared explanation of 59.3%, indicating a stronger downstream effect. Enhanced bottom-up effects and high nutrient levels promoting phytoplankton growth were closely associated with the tolerance and selective feeding capacity of large zooplankton, such as Cladocerans, on Cyanobacteria. This study illustrates that ecological restoration projects, by improving the water environment, reshaped the regulatory mechanisms of phytoplankton communities, transitioning from a multi-factor synergy under natural conditions to one dominated by environmental factors. This provides important scientific evidence for the restoration and management of aquatic ecosystems.

Keywords: phytoplankton; zooplankton; bottom-up; top-down; Caohai