

硅藻及其多样性对湖泊环境因子的指示作用

陈俊沅

云南师范大学地理学部, 云南 昆明

收稿日期: 2025年2月7日; 录用日期: 2025年3月8日; 发布日期: 2025年3月24日

摘要

湖泊在高原生态系统中具有重要地位, 然而湖泊也面临诸多挑战, 如水质下降、重金属污染、生态退化等。湖泊以及其水体内的物种组成能够记录区域环境变化并调节区域气候。浮游植物是湖泊重要的初级生产者, 其群落构建是反映湖泊污染水平和生态系统特征的可靠指标。硅藻作为浮游植物的重要组成部分, 对营养盐、重金属、水温等环境变化极为敏感, 其物种群落组成和多样性在环境因子影响下的季节变化模式, 是开展湖泊生态健康和环境质量评价的重要内容。因此了解硅藻在不同环境因子影响下的变化模式和指示意义是进行不同水环境梯度下物种变化特征的响应监测的重要环节, 可以为湖泊水体生态环境保护提供理论支持, 从而有助于更加精准地探究湖泊生态系统的动态变化规律。

关键词

硅藻, 物种多样性, 环境变化

The Indicative Role of Diatoms and Their Diversity in Response to Lake Environmental Factors

Junyuan Chen

Department of Geography, Yunnan Normal University, Kunming Yunnan

Received: Feb. 7th, 2025; accepted: Mar. 8th, 2025; published: Mar. 24th, 2025

Abstract

Lakes play a crucial role in plateau ecosystems, yet they face multiple challenges such as declining water quality, heavy metal pollution, and ecological degradation. Lakes and their aquatic species composition not only document regional environmental changes but also regulate local climate. As key primary producers in lakes, phytoplankton exhibit community assembly patterns that serve as

reliable indicators of pollution levels and ecosystem characteristics. Diatoms, being vital components of phytoplankton, demonstrate high sensitivity to environmental variations including nutrient concentrations, heavy metals, and water temperature. The seasonal dynamics of diatom community structure and species diversity under environmental influences constitute essential content for evaluating lake ecological health and environmental quality. Understanding the response patterns and ecological indications of diatoms under different environmental factors represents a critical step in monitoring species variation across water environmental gradients. This knowledge provides theoretical support for lake ecological protection and facilitates precise exploration of dynamic changes in lake ecosystems.

Keywords

Diatoms, Species Diversity, Environmental Changes

Copyright © 2025 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

淡水湖泊作为地球生态系统的关键部分，不仅为人类社会提供必需的水资源，而且通过维持生物多样性、调节区域气候、净化水质、提供休闲空间来促进经济发展[1]。随着社会经济的快速发展和人类活动的加剧，水体原有的物理化学属性和自然特征发生了改变，一些湖泊经历了富营养化和重金属污染等过程。这些环境问题不仅威胁湖泊的生态健康，还导致湖泊生态系统的稳定性下降，生物多样性减少，生态功能受损。浮游植物是湖泊生态系统中的初级生产力，具有显著的多样性和功能性状差异，其种类和数量的变化可以反映水体的营养状态和污染程度，是评估内陆水体环境参数的重要指标[2] [3]。硅藻(Diatoms)作为湖泊生态系统中浮游植物群落的关键组成部分，具有快速繁殖、生长周期短和对环境变化响应敏感等特征，如图1所示，其群落结构和物种多样性的变化能够很好地指示水体环境的变化情况[4]。硅藻群落结构季节变化最重要和公认的控制因素是温度与营养盐浓度，而在部分经历过污染的湖泊中重金属也成为重要的影响因子。

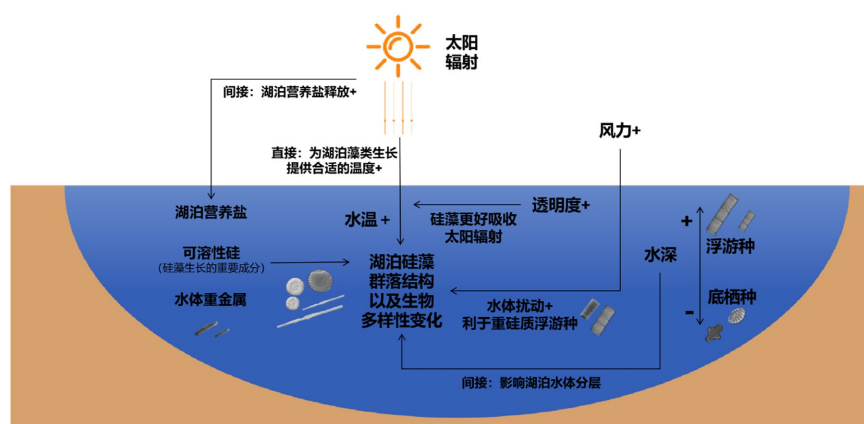


Figure 1. Schematic diagram of environmental factors driving changes in diatom community structure and biodiversity

图 1. 环境因子驱动硅藻群落结构以及生物多样性变化示意图

2. 物种生物多样性

生物多样性是维持生态系统稳定性、功能性和恢复力的关键因素，多样性较高的生物群落能够更加高效地利用资源，提高生态系统的稳定性和适应能力。同时多样的物种使得生态系统在面临环境胁迫和干扰时，能够通过物种间的补偿效应等，维持关键的生态过程，从而显著增强生态系统对环境变化的抵抗力和恢复力，这些功能对于湖泊生态系统的持续发展至关重要[5]。生物多样性包括物种内的多样性以及物种和生态系统间的多样性。物种内部的多样性，也就是 α 多样性，通常通过物种丰富度、均匀度和一些多样性指数(如 Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数)来衡量[6]。 β 多样性通常被定义为沿环境梯度不同生境群落间物种组成的相异性或物种的更替速率，主要采用 Jaccard [7]相异性指数指示。近些年将网络学应用于生态学领域的研究越来越多[8]，异质性指数(Heterogeneity index, H)是一种重要的网络参数，它通过构建不同环境下的物种网络，衡量物种间的关联度以此来体现湖泊环境的物种连接情况。物种的增加或减少在物种替代中不总是会发生，因此传统生物多样性指数并不总能捕捉到群落中非物种数量变化的详细信息。由于不同环境条件会导致群落结构的组成和变化存在差异， H 指数适合揭示在多种环境胁迫下，各群落中物种之间关联性分布的差异， H 指数可以作为传统生物多样性指标的有效补充，提供更全面的群落多样性信息[9]。利用这些指数对硅藻的多样性研究有助于我们更好理解湖泊生态系统的结构和功能，对于生物群落多样性如何响应湖泊不同环境变化具有重要意义。

3. 物种多样性的计算

α 多样性主要运用物种丰富度、香农指数；利用 Jaccard 相异性指数(不相似指数)对湖泊采样点季节时间尺度上 β 多样性进行量化。Jaccard 相异性指数定义为 $\beta_{\text{jac}}(a,b) = 1 - j/(a + b - j)$ ，其中 A : j 为两个群落共有种的数量； a 和 b 分别为两个样点的物种的数量两个样点间的差异越大则 Jaccard 相异性指数数值越大。Wang 等人研究中根据记录建立了 273 个湖泊的 452 种表层硅藻沉积物数据库，并根据此形成了完整的网络参数计算方法，通过 Matlab2016a 软件执行其所开发的计算网络参数的“main”代码，得出异质性 H 指数[10]，其指数的确定是基于硅藻网络数据的分析，通过识别网络节点间的硅藻物种间关联之和计算每种硅藻的种度(s)。这些关联只包括物种的存在或不存在，而不考虑硅藻的丰度，而每个硅藻群落的 H 值则根据式(1)使用种度集合来测量。

$$H = \sigma / \langle s \rangle \quad (1)$$

其中 σ 为种度频率分布的标准差； $\langle s \rangle$ 为硅藻网络的平均种度。由方程可知， H 值越高，硅藻群落内物种异质性程度越高，表明存在一些物种度较低的物种，硅藻的物种网络结构也更加简单。

4. 硅藻群落与湖泊营养盐

湖泊的富营养化现象，主要是由人类活动引发的水体中总磷、总氮等营养物质的急剧积累造成的，是湖泊生态系统面临的重大挑战之一[11]。近年来由于农业扩张和工业化进程的加剧，大量工农业残留的营养盐类物质被排放至湖泊，加速了水体富营养化的进程。这种过程不仅对水生群落的稳定性和生态系统的健康构成了严重且持久的威胁[12]，而且往往伴随着显著的生态效应的损失。营养水平上升是湖泊富营养化的重要原因，也是驱动硅藻群落结构以及物种多样性变化的重要因子，研究表明不同种类的硅藻对营养盐的偏好和适应性各异，营养盐的浓度和组成能够影响硅藻的生长、繁殖和竞争力[13]。Lotter [14] 等人在对 68 个小型湖泊的表层沉积物样品进行分析的过程中发现，在湖泊营养盐较高的状态下，喜营养的硅藻种类如 *Cyclotella ocellata*、*Asterionella formosa*、*Stephanodiscus parvus*、*Fragilaria crotonensis* 在硅藻群落组合中占据了绝对的优势。在生物群落中，营养物质的增加往往伴随着生态结构的转变，贫营养

物种逐渐被富营养物种所取代。大理西湖的研究表明随着湖泊营养水平的上升使得大量底栖硅藻被浮游硅藻取代[15] [16]。硅藻的细胞壁主要由硅酸盐矿物构成, 硅元素是硅藻生长不可或缺的基本组成部分。缺少硅元素硅藻就无法合成其细胞壁, 进而影响其正常的生长和繁殖过程。硅酸盐的浓度水平对硅藻的密度具有显著影响[17], 可溶性硅的减少会导致模糊直链藻(*Aulacoseira ambigua*)数量的下降。

5. 硅藻群落与重金属污染

重金属对硅藻的影响是多方面的, 包括对硅藻生长、形态、生物化学过程以及生态功能的直接和间接影响。生长和生殖方面, 重金属如镉(Cd)、铅(Pb)、铜(Cu)和汞(Hg)能在硅藻细胞内积累, 干扰细胞代谢过程, 影响硅藻的生长和繁殖[18]。从硅藻的形态上, 重金属污染会导致硅藻形态发生畸变, 如瓣畸形和细胞异常聚集, 这些变化可以作为检测水体重金属污染程度的定量指标[19]。这种影响在砷污染严重情况下尤为显著, 可能对藻类的基因表现产生干扰, 并使其个体形态发生畸变[20]。硅藻群落的结构和多样性可以作为水体重金属污染的指示器。硅藻对重金属污染的耐性作用会因种类不同而有所差别, 其相对丰度在一定程度上可以反映水体重金属污染程度[21]。研究发现, *Encyonema minutum*、*Surirella angusta* 和 *Gomphonema parvulum* 的种群数量与镉浓度呈正相关, 这表明这些硅藻种类能够适应较高浓度的镉污染环境。而 *Cyclotella meneghiniana*、*Navicula gregaria*、*Navicula lanceolata* 和 *Melosira varians* 的种群数量则与镉浓度呈负相关, 这表明了这些硅藻对镉污染较为敏感。而在高浓度砷环境下也可能对硅藻细胞产生毒害作用[22], 部分硅藻物种在长期毒害作用下会减少或消失, 从而减少物种多样性。例如底栖硅藻 *Achnanthes minutissima*, 作为耐重金属污染的指示种, 有较宽的重金属耐受幅度, 能够反映水体环境中重金属污染状况, 在砷污染严重的湖泊中成为优势物种[23]。

6. 硅藻群落与温度变化

水温是影响硅藻生长速率的关键物理因子[24]对硅藻群落的结构、多样性及其分布模式具有显著影响。研究表明, 适宜的温度范围对硅藻的生长速率、理化成分的积累以及酶活性至关重要。温度影响硅藻的光合作用关键酶的活性。在适宜温度范围内(通常为 15℃~25℃), 酶活性随温度升高而增强, 光合速率提高; 超过最适温度后, 酶活性下降, 光合作用受到抑制。同时低温会降低硅酸盐的运输效率, 导致硅藻硅质细胞壁合成延迟或缺陷。极端高温同时也会导致硅沉积异常, 影响硅藻的细胞形态。硅藻较于其他浮游植物在较低温度(12℃~16℃)下展现出较强的竞争力, 能在相对低温的环境中更好地生长[25]。不同的硅藻物种对水温的适应性和偏好各异, 硅藻的代谢酶在最适温度下达到峰值进而影响硅藻物种的生长, 一些适宜生活在极地的硅藻其最适温度约 0~10℃。而生活在低纬温带或热带硅藻, 最适生存温度约 15~30℃。而温度的变化也会导致硅藻物种发生季节变化, 例如 7~8 月松花江哈尔滨河段的硅藻以 *Cocconeis placentula*, *Navicula gracilis*, *Gomphonema angustatum* 等广温种为主, 而 *Eunotia valid* 等冷水种则在寒冷的冬季占优[26]。不同硅藻种类对温度变化的适应机制也不同, 例如细胞体积较大的硅藻(如 *Thalassiosira punctigera*)对温度变化更敏感, 其最适生长温度较小, 且在高温下细胞体积会减少; 而较小硅藻(如 *Thalassiosira pseudonana*)对高温的耐受性更强[27]。

水温还会影响深水湖泊的热分层和垂直混合强度, 影响湖泊水体表层与沉积物之间的营养盐、重金属成分等的释放与交换[28], 进而影响藻类对营养盐的吸收和沉降状态[29], 特别是对于重硅质的浮游硅藻, 其需要较大的水体扰动才利于生存, 使其避免沉降[30] [31]。在水体分层期间水动力稳定的条件下, 小型硅藻如小环藻属(*Cyclotella*)往往展现出显著的生长优势, 这主要归因于它们对环境变化的高度适应性和较快的生长速率。相较于其他如直链藻属(*Aulacoseira*)的大型硅藻, 小环藻在资源竞争和环境适应性方面表现得更为出色[32]。在对 Bates 湖硅藻群落进行为期一年的监测分析中, 研究揭示了季节性变化对

硅藻群落组成的显著影响：在水体混合的季节，硅藻群落主要由浮游和底栖种属混合构成；当水温上升水体出现分层现象时，硅藻群落的组成则转变为以浮游种群为主。在高山及高纬度地区湖泊沉积物的硅藻研究结果表明，随着近百年来全球气候变暖引起湖泊水体分层及分层时间延长，硅藻优势属种由重硅质的 *Aulacoseira* spp. 和大个体的 *Fragilaria* spp. 逐渐向小个体的 *Cyclotella* spp. 转变。同时在水体分层环境中，小型硅藻因其较小的体积具有更快的生长速率和较高的繁殖效率，能够在营养盐较为丰富的水层迅速增长。

7. 硅藻与其他环境因子的响应

除上述几个关键环境因子外，水深、水动力、透明度、酸碱度、风速等物理或气象因子也会影响硅藻群落的变化。具体来看，水深会对硅藻的生长和分布产生显著影响，主要通过改变水体的热力分层和透光层的深度。随着水深的增加，水体的热分层现象变得更加明显，湖泊底部的光照也就更弱。重硅质藻类例如 *Aulacoseira* spp.，需要较强的水动力条件才能生长[33] [34]，它们更倾向于在浅水湖泊中生长[35]。水深的增加会导致湖泊受到水流扰动的程度降低，这不利于重硅质浮游硅藻的生长。浮游植物对湖泊水体扰动的耐受性存在差异，在浅水湖泊中，较强的水体扰动有利于重硅质硅藻的生长，因为它们能够在这种环境中更好地生存和获取营养[36]。光照强度是影响浮游植物光合作用的关键因素[37]，决定了浮游植物生长的速度和分裂频率，不同的光照条件对浮游植物的生长模式有着显著的影响，透光层的深浅决定了光照的穿透程度，进而影响浮游植物的分布。在光照充足且透明度高的水体环境中，小型底栖硅藻，如脆杆藻属(*Fragilaria* spp.)，因其对光照的高效利用而展现出较强的竞争优势[38]。风力可以影响水体的分层和混合状态，以及光照和营养条件，间接影响硅藻的生长和种群组合变化。以镜泊湖为例[39]，在人类活动显著增强之前，风力扰动是影响硅藻群落变化的主要因素。这一现象表现为重硅质的 *Aulacoseira* spp. 的物种逐渐取代了小型浮游硅藻种(如 *Cyclotella* spp.、*Stephanodiscus* spp. 和 *Discostella* spp.)，成为湖泊中的主导种群，因为风力导致的湖水扰动有利于重硅质的硅藻悬浮于湖泊表层，以吸收更多的太阳辐射，从而形成优势物种。硅藻也会对水体的酸碱度 pH 值变化敏感，并将硅藻分为碱性种(出现在 pH 值略>7 微碱性水体中的硅藻种类)、嗜碱性种(出现在 pH 值 > 7 的水体中的种类)、中性种(在 pH 值约为 7 左右时生长的种类)、嗜酸性种(在 pH 值为 5.5 左右的水体中生长的种类)和酸性种(在 pH 值略<7 的水体中生长的种类)[40]，例如在扎龙湿地的研究中发现，硅藻群落呈现明显的季节演替，秋季硅藻种类优势种多以淡水、半咸水、喜弱碱的种类为主，优势种与水体的盐度和酸碱度存在一定的响应关系[41]。

8. 硅藻物种多样性与环境因子的响应模式

在不同的环境梯度下，硅藻物种多样性与环境因子之间存在相应的响应模式(图 2)。硅藻物种多样性对富营养化的反应表现出明显的分类群差异和湖泊类型特异性[42] [43]。已有研究表明，尽管在不同的生物类群或研究范围有所不同，但生物 α 多样性通常与营养水平或初级生产力呈单峰模式[44] [45]，在不同营养胁迫下 α 多样性表现出不同的单调性。例如在英国的一个富营养化湖泊中，随着时间的推移，硅藻的物种多样性有所增加[46]。长江中游湖泊生态系统的硅藻多样性研究中，在以大型植物为主导的湖泊和过渡湖泊中，硅藻物种的丰富度与沉积物中的总磷浓度呈现显著正相关关系。在这些湖泊中，适度的养分增加可能对硅藻物种丰富度具有促进作用。而在重污染湖泊中，原有硅藻物种的数量减少，被少数具有抗污染能力的类群所取代，严重的富营养化可能加速了物种丧失的速度。 β 多样性描述了栖息地的分化或生物类群随环境因子的变化而造成的差异[47]，大量研究表明 β 多样性对生产力或营养盐的响应以负相关为主[48]，当营养物质轻微增加时，耐营养的硅藻物种可能会出现，从而提高硅藻群落的 α 多样

性。这一现象初期会导致样点间物种组成的差异性增大。然而一旦这些新物种的丰富度上升成为普遍物种甚至优势种时, 会导致原有贫营养硅藻种的消失, 此时 α 多样性的提高实际上是由于适应该环境的广布种增加所致, 这反而会减小样点间的物种差异, 并导致群落的同质化[49]。富营养化促进了浮游植物的生长, 降低了水的透明度, 不利于沉水植物的生长, 降低了浅湖栖息地的复杂性[50], 因此营养水平变化引起的资源增加和生境减少都会降低淡水生物类群的差异性。已有研究表明硅藻群落中不同功能性(浮游/底栖)物种对营养胁迫的演替是 H 指数产生变化的主要原因[51], 可以对 H 指数在营养盐变化下响应模式进一步探讨。同营养盐驱动模式一致, 硅藻物种 α 性应与重金属和水温变化也呈单峰模式。一开始随着重金属浓度的上升可以促进耐金属硅藻种的生长, 随着耐金属物种的出现湖泊物种丰富度增加; 适宜的水温促进硅藻物种多样性增长, 增加物种的 α 多样性。对于水温来说, 其间接造成的热力分层可能会导致部分重硅质物种减少, 进而影响硅藻 α 多样性的变化。而进一步重金属浓度的加剧对大部分物种产生毒害作用进而导致这些物种的较少或消失, 降低物种丰富度; 过高或者过低的水温可能会形成不适应性进而导致物种多样性的下降, 这时湖泊以耐砷种或者是耐低温种和耐高温种为主, 此时湖泊硅藻物种较为单一且相似度高, β 多样性较低。且此时湖泊的物种均以高物种度物种为主, 物种间连接较为复杂, H 指数会下降, 可能代表了湖泊的同质化环境。

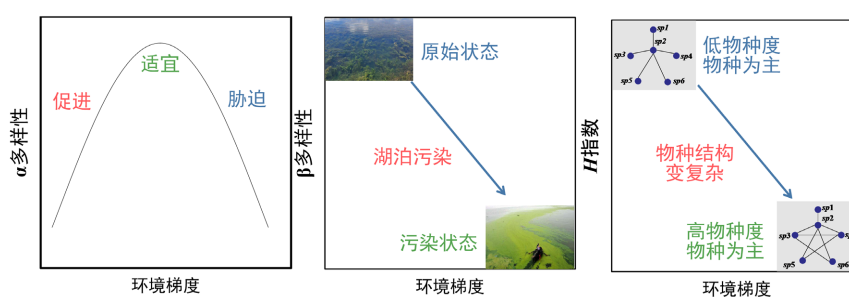


Figure 2. Theoretical model of changes in diatom species diversity indices under different environmental gradients

图 2. 不同环境梯度下硅藻物种多样性指数变化的理论模式

9. 总结

目前众多湖泊存在多污染胁迫风险, 硅藻群落在环境压力胁迫下也发生较大转变, 并且会影响其生物多样性。在各种水生生态系统分析中发现, 物种的年内季节差异远远高于年际差异[52], 特别是在具有短暂生命周期的硅藻物种中, 说明导致硅藻生物多样性变化的一个潜在重要机制是季节性物种的变化。通过了解硅藻对水体环境的指示作用, 在今后的研究中可以将多个存在营养浓度、重金属浓度以及水深条件方面差异的典型湖泊作为研究对象, 结合现代调查具有分辨率高、实时监测等的优势, 对其湖泊硅藻物种群落结构的季节变化进行调查, 探讨湖泊硅藻群落与环境因子的响应关系。有助于更好地了解现代水环境条件下硅藻群落和多样性的特征的动态变化规律; 同时利用异质性指数对硅藻群落季节变化调查研究结果也较为缺乏, 可以补充对物种生物多样性保护的认识[53], 为湖泊的综合治理提供科学依据和决策支持。

参考文献

- [1] 赵光洲, 徐海涛. 云南高原湖泊湖区可持续发展模式研究[J]. 未来与发展, 2011, 34(7): 93-96.
- [2] 张涛, 陈丽, 刘晓曦, 等. 云南中部和南部湖泊夏季浮游植物空间分布及其影响因子[J]. 生态学杂志, 2020,

- 39(10): 3350-3362.
- [3] Cho, A., Cheong, D., Kim, J.C., Yang, D., Lee, J., Kashima, K., *et al.* (2018) Holocene Climate and Environmental Changes Inferred from Sediment Characteristics and Diatom Assemblages in a Core from Hwajinpo Lagoon, Korea. *Journal of Paleolimnology*, **60**, 553-570. <https://doi.org/10.1007/s10933-018-0040-1>
 - [4] Dulias, K., Stoof-Leichsenring, K.R., Pestryakova, L.A., *et al.* (2017) Sedimentary DNA versus Morphology in the Analysis of Diatom-Environment Relationships. *Journal of Paleolimnology*, **57**, 51-66. <https://doi.org/10.1007/s10933-016-9926-y>
 - [5] Tilman, D., Isbell, F. and Cowles, J.M. (2014) Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **45**, 471-493. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>
 - [6] Blanco, S., Cejudo-Figueiras, C., Tudesque, L., Bécarea, E., Hoffmann, L. and Ector, L. (2012) Are Diatom Diversity Indices Reliable Monitoring Metrics? *Hydrobiologia*, **695**, 199-206. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1113-1>
 - [7] Dornelas, M., Gotelli, N.J., McGill, B. and Magurran, A.E. (2014) Overlooked Local Biodiversity Loss—Response. *Science*, **344**, 1098-1099. <https://doi.org/10.1126/science.344.6188.1098-b>
 - [8] May, R.M. (2006) Network Structure and the Biology of Populations. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 394-399. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.03.013>
 - [9] Feng, W. and Takemoto, K. (2014) Heterogeneity in Ecological Mutualistic Networks Dominantly Determines Community Stability. *Scientific Reports*, **4**, Article No. 5912. <https://doi.org/10.1038/srep05912>
 - [10] Wang, R., Dearing, J.A., Doncaster, C.P., Yang, X., Zhang, E., Langdon, P.G., *et al.* (2019) Network Parameters Quantify Loss of Assemblage Structure in Human-Impacted Lake Ecosystems. *Global Change Biology*, **25**, 3871-3882. <https://doi.org/10.1111/gcb.14776>
 - [11] Smith, V. (2016) Effects of Eutrophication on Maximum Algal Biomass in Lake and River Ecosystems. *Inland Waters*, **6**, 147-154. <https://doi.org/10.5268/iw-6.2.937>
 - [12] Smith, V.H. and Schindler, D.W. (2009) Eutrophication Science: Where Do We Go from Here? *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 201-207. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.11.009>
 - [13] Xiao, W., Liu, X., Irwin, A.J., Laws, E.A., Wang, L., Chen, B., *et al.* (2018) Warming and Eutrophication Combine to Restructure Diatoms and Dinoflagellates. *Water Research*, **128**, 206-216. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2017.10.051>
 - [14] Lotter, A.F. (2001) The Palaeolimnology of Soppensee (Central Switzerland), as Evidenced by Diatom, Pollen, and Fossil-Pigment Analyses. *Journal of Paleolimnology*, **25**, 65-79. <https://doi.org/10.1023/A:1008140122230>
 - [15] 康文刚, 陈光杰, 王教元, 等. 大理西湖流域开发历史与硅藻群落变化的模式识别[J]. 应用生态学报, 2017, 28(3): 1001-1012.
 - [16] 邓颖, 陈光杰, 刘术, 等. 基于沉积物与文献记录的茈碧湖水文波动与近现代生态环境变化[J]. 第四纪研究, 2018, 38(4): 912-925.
 - [17] Hötzel, G. and Croome, R. (1996) Population Dynamics of *Aulacoseira granulata* (EHR.) SIMONSON (Bacillariophyceae, Centrales), the Dominant Alga in the Murray River, Australia. *Archiv für Hydrobiologie*, **136**, 191-215. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/136/1996/191>
 - [18] 丁腾达, 倪婉敏, 张建英. 硅藻重金属污染生态学研究进展[J]. 应用生态学报, 2012, 23(3): 857-866.
 - [19] Falasco, E., Bona, F., Ginepro, M., Hlúbiková, D., Hoffmann, L. and Ector, L. (2009) Morphological Abnormalities of Diatom Silica Walls in Relation to Heavy Metal Contamination and Artificial Growth Conditions. *Water SA*, **35**, 595-606. <https://doi.org/10.4314/wsa.v35i5.49185>
 - [20] Hussain, M.M., Wang, J., Bibi, I., Shahid, M., Niazi, N.K., Iqbal, J., *et al.* (2021) Arsenic Speciation and Biotransformation Pathways in the Aquatic Ecosystem: The Significance of Algae. *Journal of Hazardous Materials*, **403**, Article 124027. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.124027>
 - [21] Duong, T.T., Morin, S., Herlory, O., Feurtet-Mazel, A., Coste, M. and Boudou, A. (2008) Seasonal Effects of Cadmium Accumulation in Periphytic Diatom Communities of Freshwater Biofilms. *Aquatic Toxicology*, **90**, 19-28. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2008.07.012>
 - [22] 刘恩峰, 沈吉, 杨丽原, 等. 南四湖及主要入湖河流表层沉积物重金属形态组成及污染研究[J]. 环境科学, 2007, 28(6): 1377-1383.
 - [23] 陈云增, 杨浩, 张振克, 等. 滇池沉积物金属污染及环境质量评价[J]. 湖泊科学, 2008, 20(4): 492-499.
 - [24] Sarthou, G., Timmermans, K.R., Blain, S. and Tréguer, P. (2005) Growth Physiology and Fate of Diatoms in the Ocean: A Review. *Journal of Sea Research*, **53**, 25-42. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2004.01.007>
 - [25] Montagnes, D.J.S. and Franklin, M. (2001) Effect of Temperature on Diatom Volume, Growth Rate, and Carbon and Nitrogen Content: Reconsidering Some Paradigms. *Limnology and Oceanography*, **46**, 2008-2018. <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.8.2008>

- [26] 栾卓, 范亚文, 门晓宇. 松花江哈尔滨段水域硅藻植物群落及其水质的初步评价[J]. 湖泊科学, 2015, 22(1): 86-92.
- [27] Fan, J., Li, F., Hu, S., Gao, K. and Xu, J. (2023) Larger Diatoms Are More Sensitive to Temperature Changes and Prone to Succumb to Warming Stress. *Limnology and Oceanography*, **68**, 2512-2528. <https://doi.org/10.1002/lno.12438>
- [28] Battarbee, R.W. (2000) Palaeolimnological Approaches to Climate Change, with Special Regard to the Biological Record. *Quaternary Science Reviews*, **19**, 107-124. [https://doi.org/10.1016/s0277-3791\(99\)00057-8](https://doi.org/10.1016/s0277-3791(99)00057-8)
- [29] Gerten, D. and Adrian, R. (2002) Species-Specific Changes in the Phenology and Peak Abundance of Freshwater Copepods in Response to Warm Summers. *Freshwater Biology*, **47**, 2163-2173. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00970.x>
- [30] Smayda, T.J. (1971) Normal and Accelerated Sinking of Phytoplankton in the Sea. *Marine Geology*, **11**, 105-122. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(71\)90070-3](https://doi.org/10.1016/0025-3227(71)90070-3)
- [31] Agbeti, M.D., Kingston, J.C., Smol, J.P. and Watters, C. (1997) Comparison of Phytoplankton Succession in Two Lakes of Different Mixing Regimes Fig: 12 Tab: 4. *Fundamental and Applied Limnology*, **140**, 37-69. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/140/1997/37>
- [32] Rühland, K.M., Paterson, A.M. and Smol, J.P. (2015) Lake Diatom Responses to Warming: Reviewing the Evidence. *Journal of Paleolimnology*, **54**, 1-35. <https://doi.org/10.1007/s10933-015-9837-3>
- [33] Rühland, K., Paterson, A.M. and Smol, J.P. (2008) Hemispheric-Scale Patterns of Climate-Related Shifts in Planktonic Diatoms from North American and European Lakes. *Global Change Biology*, **14**, 2740-2754. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01670.x>
- [34] 王超, 赖子尼, 李跃飞, 等. 西江颗粒直链藻种群生态特征[J]. 生态学报, 2012, 32(15): 4793-4802.
- [35] Brugam, R.B. (1983) The Relationship between Fossil Diatom Assemblages and Limnological Conditions. *Hydrobiologia*, **98**, 223-235. <https://doi.org/10.1007/bf00021023>
- [36] Chen, B. (2015) Patterns of Thermal Limits of Phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, **37**, 285-292. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbv009>
- [37] Eilers, P.H.C. and Peeters, J.C.H. (1988) A Model for the Relationship between Light Intensity and the Rate of Photosynthesis in Phytoplankton. *Ecological Modelling*, **42**, 199-215. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(88\)90057-9](https://doi.org/10.1016/0304-3800(88)90057-9)
- [38] Bennion, H. (1995) Surface-Sediment Diatom Assemblages in Shallow, Artificial, Enriched Ponds, and Implications for Reconstructing Trophic Status. *Diatom Research*, **10**, 1-19. <https://doi.org/10.1080/0269249x.1995.9705326>
- [39] 廖梦娜, 李艳玲. 东北镜泊湖硅藻对近现代气候变化和人类干扰的响应过程[J]. 生态学报, 2018, 38(4): 1458-1469.
- [40] Hurlbert, S.H. (1971) The Nonconcept of Species Diversity: A Critique and Alternative Parameters. *Ecology*, **52**, 577-586. <https://doi.org/10.2307/1934145>
- [41] 代存芳, 易映彤, 刘妍, 等. 扎龙湿地硅藻植物群落季节变化及其对环境的响应[J]. 生态学报, 2017, 37(8): 2818-2827.
- [42] Wang, R., Hu, Z., Wang, Q., Xu, M., Zheng, W., Zhang, K., *et al.* (2020) Discrepancy in the Responses of Diatom Diversity to Indirect and Direct Human Activities in Lakes of the Southeastern Tibetan Plateau, China. *Anthropocene*, **30**, Article 100243. <https://doi.org/10.1016/j.ancene.2020.100243>
- [43] Zheng, W., Wang, R., Zhang, E., Yang, H. and Xu, M. (2021) Declining Chironomid Diversity in Relation to Human Influences in Southwest China. *Anthropocene*, **36**, Article 100308. <https://doi.org/10.1016/j.ancene.2021.100308>
- [44] Rosset, V., Angélibert, S., Arthaud, F., Bornette, G., Robin, J., Wezel, A., *et al.* (2014) Is Eutrophication Really a Major Impairment for Small Waterbody Biodiversity? *Journal of Applied Ecology*, **51**, 415-425. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12201>
- [45] Wang, R., Xu, M., Yang, H., Yang, X., Zhang, K., Zhang, E., *et al.* (2019) Ordered Diatom Species Loss along a Total Phosphorus Gradient in Eutrophic Lakes of the Lower Yangtze River Basin, China. *Science of The Total Environment*, **650**, 1688-1695. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.328>
- [46] Sayer, C., Roberts, N., Sadler, J., David, C. and Wade, P.M. (1999) Biodiversity Changes in a Shallow Lake Ecosystem: A Multi-Proxy Palaeolimnological Analysis. *Journal of Biogeography*, **26**, 97-114. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.1999.00298.x>
- [47] Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., *et al.* (2010) Navigating the Multiple Meanings of β Diversity: A Roadmap for the Practicing Ecologist. *Ecology Letters*, **14**, 19-28. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>
- [48] Chase, J.M., Kraft, N.J.B., Smith, K.G., Vellend, M. and Inouye, B.D. (2011) Using Null Models to Disentangle Variation in Community Dissimilarity from Variation in α -Diversity. *Ecosphere*, **2**, art24. <https://doi.org/10.1890/es10-00117.1>

-
- [49] Socolar, J.B., Gilroy, J.J., Kunin, W.E. and Edwards, D.P. (2016) How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends in Ecology & Evolution*, **31**, 67-80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- [50] Salgado, J., Sayer, C.D., Brooks, S.J., Davidson, T.A., Goldsmith, B., Patmore, I.R., *et al.* (2018) Eutrophication Homogenizes Shallow Lake Macrophyte Assemblages over Space and Time. *Ecosphere*, **9**, e02406. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2406>
- [51] Xu, M., Wang, R., Dong, X., Zhang, Q. and Yang, X. (2022) Intensive Human Impacts Drive the Declines in Heterogeneity of Diatom Communities in Shallow Lakes of East China. *Ecological Indicators*, **140**, Article 108994. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108994>
- [52] Korhonen, J.J., Soininen, J. and Hillebrand, H. (2010) A Quantitative Analysis of Temporal Turnover in Aquatic Species Assemblages across Ecosystems. *Ecology*, **91**, 508-517. <https://doi.org/10.1890/09-0392.1>
- [53] McGill, B.J., Dornelas, M., Gotelli, N.J. and Magurran, A.E. (2015) Fifteen Forms of Biodiversity Trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution*, **30**, 104-113. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.006>