

近 200 年来滇西北高山湖泊(太极湖)枝角类及食物网碳源响应气候变化的长期特征*

尹兴达, 孔令阳**, 陈光杰, 黄林培, 陈韵淇, 胡翠玥, 杨佳洁

(云南师范大学地理学部, 云南省高原地理过程与环境变化重点实验室, 昆明 650500)

摘要: 对高山湖泊浮游动物(如枝角类)群落和生物量以及食物网碳源的变化研究有助于加深对湖泊生态系统响应区域气候环境变化的认识。本研究对滇西北高山湖泊太极湖钻孔沉积物进行多指标分析, 包括枝角类亚化石组合、浮游枝角类 *Daphnia* 休眠卵和营底栖生活的摇蚊头壳稳定碳同位素($\delta^{13}\text{C}$)和地球化学指标(TN、TP、 $\delta^{15}\text{N}$ 和C/N等), 以了解该地区高山湖泊近200年来枝角类对区域环境变化的响应模式以及食物网碳源变化特征。结果表明, 湖泊营养水平(如TN含量)在近200年来呈上升趋势, 分析显示流域输入和大气氮沉降是湖泊TN含量上升的主要因素, 同时区域增温和营养盐富集促进了湖泊初级生产力(沉积物叶绿素a)持续上升。钻孔中枝角类群落以沿岸种美丽尖额溞(*Alona affinis*)和兼浮游种圆形盘肠溞(*Chydorus sphaericus*)为主要优势种, 1860-1970s期间枝角类群落结构较为稳定, 1970s以来*A. affinis*相对丰度上升, *C. sphaericus*相对丰度下降。冗余分析(RDA)显示, 年均气温和湖泊初级生产力(沉积物叶绿素a)是影响枝角类群落演替的显著环境因子。浮游枝角类溞属(*Daphnia*)休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值自1940s来发生了明显变化, 1860-1940s期间*Daphnia*休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值偏负, 而湖泊初级生产力较低, 且C/N值较高, 表明这一时期湖泊浮游碳源明显受到陆源输入的影响。1940-2020s期间*Daphnia*休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值明显富集, 可能受到了湖泊初级生产力上升和底栖藻类相对丰度增加的影响。摇蚊头壳 $\delta^{13}\text{C}$ 值相较于*Daphnia*休眠卵变化较小, 仅在1990-2010s期间出现偏负趋势, 可能是降水增加导致陆源有机质在底栖碳源组成中的占比上升。*Daphnia*休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值与摇蚊头壳 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化存在差异, 表明浮游和底栖碳源对两者 $\delta^{13}\text{C}$ 信号具有差异性影响。本研究发现区域气候变化和流域输入改变了高山湖泊的生产力水平和食物网碳源组成, 最终影响了枝角类群落结构和水生生物的稳定碳同位素特征。

关键词: 气候变化; 营养输入; 高山湖泊; 枝角类; 稳定碳同位素

Characteristics of Cladoceran and Food Web Carbon Sources in Alpine Lake Taiji (northwestern Yunnan) during the past 200a in Response to Climate Change*

Xingda Yin, Lingyang Kong**, Guangjie Chen, Linpei Huang, Yunqi Chen, Cuiyue Hu, Jiajie Yang

(Yunnan Key Laboratory of Plateau Geographical Processes and Environmental Changes, Faculty of Geography, Yunnan Normal University, Kunming 650500, P.R.China)

Abstract: Studies about changes of zooplankton (e.g., Cladoceran) community and biomass, as well as the carbon sources of

* 2024-9-23 收稿; 2025-01-02 收修改稿。

国家自然科学基金项目(42267069、42171072)、云南省西南联合研究生院科技专项(202302AP370001)、异龙湖高原浅水湖泊云南省野外科学观测研究站(202305AM070002)、兴滇英才支持计划(XDYC-QNRC-2022-0034)项目2024联合资助。

** 通信作者; E-mail: kly_ynnu@163.com。

food web in alpine lake will helpful for the deeply understanding of the response of lake ecosystem to regional climatic and environmental changes. In this study, multi-index analysis of sediment core was carried out in Taiji Lake, an alpine lake in Northwest Yunnan, including the subfossil assemblage of cladoceran, the stable carbon isotope ($\delta^{13}\text{C}$) of *Daphnia* ephippia and chironomid headshield, and geochemical indicators (TN, TP, $\delta^{15}\text{N}$ and C/N etc.), in order to understand the response pattern of cladoceran to regional environmental change and the characteristic of carbon sources change in the food web in the alpine lake during the past 200 years. Changes of TN suggest that the lake nutrient level was continue increasing in the past 200 years. Analysis suggest that exogenous inputs from the catchment and atmospheric nitrogen deposition are the main factors which driving the nutrient enrichment, regional warming and nutrient enrichment also promoted the enhancing of lake primary productivity (Chlorophyll-a). Cladoceran community was dominated by littoral species *Alona affinis* and the facultative planktonic species *Chydorus sphaericus*. Before 1970s, there was no significant change of cladoceran community, after then, the relative abundance of *C. sphaericus* was decreased, associated with increase abundance of *A. affinis*. RDA analysis shown that the annual average temperature and primary productivity (Chlorophyll-a) were the main driving factors for the succession of cladoceran community in the past 200 years. For the stable carbon isotope values ($\delta^{13}\text{C}$), the $\delta^{13}\text{C}$ of *Daphnia* ephippia was negative form 1860 to 1940s, probably attributed by the inputs of exogenous material, which supported by the lower lake primary productivity and higher C/N in this period. From 1940 to 2020s, the $\delta^{13}\text{C}$ of *Daphnia* ephippia was significantly enriched, which may be affected by the enhanced primary productivity as well as the increase abundance of benthic algae. The $\delta^{13}\text{C}$ value of chironomid headshell shown minimal change in the past 200 years, only have a negative trend from 1990 to 2010s, probably related to the increase inputs of terrestrial debris which driving by the increase precipitation in this period. Discrepancy in the variation of $\delta^{13}\text{C}$ values between the *Daphnia* ephippia and chironomid headshield, indicate that there are different organic carbon composition in the planktonic and littoral zone, and affected by the changes of lake primary productivity and terrestrial inputs. Those founds reveal that regional climate change and catchment inputs changed the productivity and carbon source composition of aquatic food web in alpine lake, and ultimately affected the cladoceran community composition and stable carbon isotope values of aquatic organisms.

Keywords: climate change; nutrient input; alpine lake; cladoceran; stable carbon isotope

高山湖泊通常位于偏远地区，远离人类活动直接干扰，对气候环境变化响应敏感^[1]。监测记录显示，高海拔地区的增温效应较其他地区更为显著^[2]，这些地区湖泊生态系统出现了明显变化^[3]。气候变暖导致了湖泊水体变化（如水温升高、水体分层），促使高山湖泊无冰期时间延长，促进浮游植物的生长，引起内源有机质增多^[4]。同时受气候变暖影响，高山湖泊小型或底栖属种硅藻出现逐渐增加的趋势^[3,5]。此外，不断增强的大气活性氮等营养物质的沉降也为高山地区生态系统提供了重要的营养输入^[6]，不仅促进流域植被发育，还影响湖泊营养元素和循环过程^[7]，改变了湖泊营养限制状况^[8]，引起高山湖泊初级生产力上升和浮游生物群落结构改变^[5,9]。

湖泊系统有机质由内源（浮游植物、沉水植物和挺水植物等）和外源（陆生植物等）组成^[10]，主要受湖泊内源生产力与流域输入变化的影响^[11]。尽管内源有机质（浮游植物）是湖泊浮游动物重要的能量（有机碳）来源，但对不同营养梯度湖泊调查显示，外源有机碳也是贫营养湖泊食物网碳源的重要组成部分，贫营养湖泊中外源有机碳的贡献可达 22~70%^[12]，因此流域输入变化可能会对高山贫营养湖泊食物网碳源产生重要影响^[10]。气候变暖不仅促进了高海拔地区树线上升和流域植被发育，促进陆源颗粒有机物输出增多，还通过影响土壤干湿环境、微生物活性而促进流域土壤中溶解性有机碳的释放，进而导致湖泊中有机质含量和来源发生改变^[13]。

浮游动物稳定碳同位素（ $\delta^{13}\text{C}$ ）逐渐成为古湖沼学研究的重要手段^[14,15]，广泛应用于示踪湖泊食物网

碳源变化特征及影响因素^[16]。浮游动物 $\delta^{13}\text{C}$ 值随营养级的富集效应较弱 ($0.1\sim 0.4\text{‰}$)^[17], 其变化主要受食物来源及其同位素组成的影响^[18]。枝角类几丁质的外壳或休眠卵能在沉积物中很好地长期保存, 可以精确地记录其生长期的环境信息, 且不被成岩作用等其他地球化学过程或生物过程干扰^[16]。浮游枝角类 *Daphnia* 主要在敞水区滤食^[19], 其 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化主要反映了敞水区碳源变化^[20]。研究发现浮游枝角类 *Daphnia* 及其休眠卵与食物组成有显著相似的 $\delta^{13}\text{C}$ 信号, 仅分别出现 (0.5 ± 0.3) ‰和 (0.7 ± 0.2) ‰的富集^[21]。在欧洲和西伯利亚地区, 枝角类 *Daphnia* 休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值已经很好地用于湖泊营养水平^[22]、食物网碳源组成^[23]、古气候^[24]等方面的重建研究。此外, 摇蚊是湖泊底栖生物重要组成部分, 摇蚊头壳 $\delta^{13}\text{C}$ 值也被普遍用于食物网重建研究, 可以很好地指示湖泊底栖食物网碳源的变化特征^[25]。

目前国内应用枝角类和摇蚊亚化石 $\delta^{13}\text{C}$ 值重建湖泊食物网碳源变化的研究还很少, Cheng 等^[26]在太湖研究发现 1980 年以来, 随湖泊营养水平的持续上升, 浮游植物蓝藻大量繁殖, 浮游枝角类 *Bosmina* 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值也出现偏负的趋势。已有的湖泊食物网碳源变化研究多集中于受人类活动干扰较强的富营养化水体^[26,27], 高山贫营养湖泊受人类活动的直接影响较小, 其食物网碳源如何响应气候长期变化仍不明确。本研究选择滇西北高山湖泊太极湖为研究对象, 通过对沉积物多指标分析, 重建了近 200 年来湖泊环境的变化历史, 并对浮游动物 *Daphnia* 休眠卵和摇蚊头壳进行稳定碳同位素分析, 旨在揭示气候环境变化对高山湖泊食物网中的碳源组成和循环过程的影响, 探究浮游和底栖生物对湖泊食物网碳源组成变化的响应特征。

1 研究区概况

太极湖 (26.62877°N , 99.70935°E) 位于云南省大理白族自治州剑川县、丽江玉龙纳西族自治县、兰坪白族普米族自治县和维西傈僳族自治州交界处 (图 1)。太极湖海拔 3912 m, 湖泊面积 1.84 ha, 最大水深仅 3.5 m, 透明度 2 m, 是典型高山浅水湖泊。该地区受印度季风、青藏高原气团以及西风急流共同影响, 加上较高的海拔与复杂的地形地势, 山地立体气候复杂。湖泊主要接受大气降水和流域内高山的溪水、冰雪融水补给, 无明显入湖径流, 北部有一出水口与下游湖泊相连。水体 TP 含量为 0.01 mg/L 、TN 含量为 0.39 mg/L , 营养水平低。水体颜色呈棕褐色或棕色, pH 为 5.9, 呈弱酸性。太极湖位于树线以下, 湖周森林繁茂, 流域植被由以铁杉、冷杉为主的针叶林和高山杜鹃灌丛组成, 林线以上以高山草草甸和岩石碎屑为主^[28]。该流域地处偏远, 受人类活动的直接影响较小。

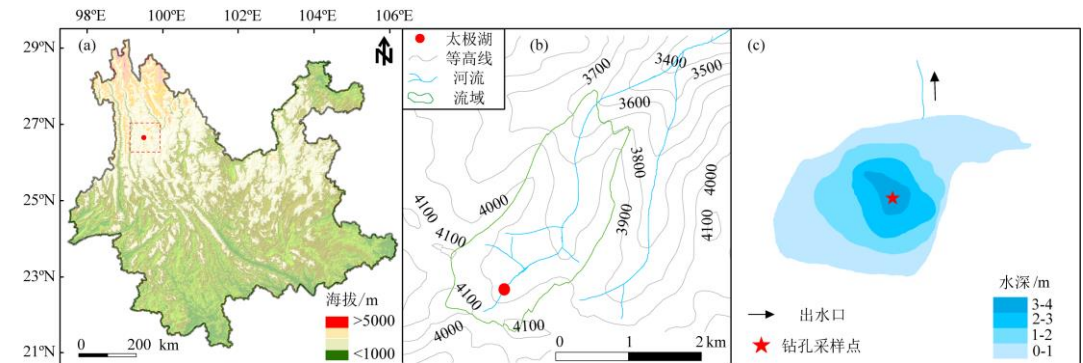


图 1 湖泊位置 (a)、流域形态 (b)、太极湖等深图及采样点 (c)

Fig.1 Lake position (a), basin shape (b), Taiji Lake contour map and sampling point (c)

2 材料与方法

2.1 野外采样与沉积物定年

2021年8月,使用Hon-Kajak大口径(直径9 cm)重力采样器在太极湖湖心水深3.5 m处(图1c)采集了74 cm长的沉积物钻孔。现场对沉积物钻孔以1 cm间隔进行分样,避光、冷藏运回实验室后立即在4℃冷库中避光保存,用于理化指标分析。现场用多参数水质仪(YSI 6600)测定溶解氧(DO)含量、pH值、电导率、浊度等指标,利用测深仪和赛氏盘测定湖泊水深和水体透明度,并采集湖泊水样低温保存带回实验室进行总磷(TP)和总氮(TN)等水化学指标分析。

实验室内,首先利用美国Canberra公司生产的高纯锗探测器测定沉积物中的放射性核素 ^{210}Pb 和 ^{137}Cs 比活度,利用 ^{210}Pb 比活度衰变的CRS模型(the constant rate of supply model)和 ^{137}Cs 比活度的峰值(1963年)分别对沉积物钻孔进行年代序列的建立与校准^[29],通过不同深度对应的年代和沉积物样品重量计算出沉积通量(DMAR),指示单位平方厘米每年累积的沉积物样品重量($\text{g cm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)。本文重点分析了太极湖钻孔顶部18 cm,时间跨度近200年(1860-2021年)的沉积物样品。

2.2 枝角类亚化石分析

沉积物枝角类样品的处理参照Szeroczyńska等的方法进行^[30]。称取约0.1 g干重样品加入100 ml 10%的KOH溶液并在60℃电热板上加热1 h去除有机质,样品清洗后用38 μm 孔径的滤网进行过滤,收集滤网上的残留物进行染色制片,然后在徕卡显微镜(DM 2500)下放大200倍进行种类鉴定。统计时把所有亚化石残体(头壳、壳瓣、后腹部、尾爪)都进行统计,选择数量最丰富的片断进行计数来代表枝角类个体数。每个样品中的枝角类统计数均达100以上,以减小数据统计的误差。统计出的枝角类用相对丰度和沉积通量两种方式表达。相对丰度为样品中某个物种的个体数占枝角类总个体数的百分比(%),枝角类通量用于指示枝角类生物量,指单位平方厘米每年沉积的枝角类个体数($\text{inds cm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)。

枝角类和摇蚊头壳亚化石同位素样品的处理分别参照Perga^[16]和van Hardenbroek等^[25]的方法进行。枝角类和摇蚊亚化石样品的前处理方法相同,首先将10%的KOH溶液加入装有沉积物样品的烧杯中,在电热板上加热至60℃持续30分钟去除有机质,然后用去超纯水冲洗样品,将样品转移到含有10%盐酸(HCl)的烧杯中5分钟去除碳酸盐,再用超纯水进行多次冲洗后使用38 μm 孔径的滤网进行过滤,收集滤网上的残留物在徕卡体式显微镜(S9E)下用镊子分别提取枝角类和摇蚊头壳亚化石,将提取的样品装入超净锡杯中在50℃烘箱中烘干待测。枝角类仅提取到*Daphnia*休眠卵,提取的摇蚊头壳未区分属种。为了满足同位素分析的最小重量(0.2 mg),部分邻近层位的*Daphnia*休眠卵样品进行了合并,沉积物钻孔顶部18 cm一共获得13个*Daphnia*休眠卵样品,18个摇蚊头壳样品。

2.3 沉积物多指标分析

碳氮元素含量(TOC、TN)及稳定同位素(*Daphnia*休眠卵、摇蚊头壳、沉积物有机质 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$)通过自动FLASH EA元素分析仪(Thermo Scientific,美国)连接的稳定同位素质谱仪(Thermo Scientific MAT 253,美国)测定。元素含量分析精度在 $\pm 1\%$ 以内,稳定同位素分析精度在 $\pm 0.15\%$ 以内。

磁化率可以有效反映流域侵蚀强度变化^[31]。使用英国Bartington公司生产的MS-2型磁化率仪测定。具体方法为:将冷冻干燥的沉积物装入1 cm^3 的无磁聚苯乙烯测试盒内并压实,放入磁化率仪进行测试。每个样品均进行两次测量,以减小可能的误差,并取两次测量的算术平均值作为最终结果。

烧失量(Loss on ignition, LOI)可以反映湖泊沉积物中有机质的含量^[5]。实验步骤如下:先将烘干至恒重的坩埚重量记录为 M_0 ;后称取0.3 g沉积物干样于坩埚中,在105℃烘箱中烘干至恒重,冷却后称重为 M_{105} ;再将坩埚放入马弗炉中升温至550℃持续4小时,冷却至室温后立即称重为 M_{550} 。最后利用不同温度处理后样品损失的重量即可计算出 LOI_{550} ^[32]。

沉积物粒度通过马尔文激光粒度仪测定^[33]。取0.5 g左右样品置于100 mL烧杯中,加入10 mL 10%的过氧化氢(H_2O_2)溶液,水浴加热以去除有机质;无气泡产生后加入10 mL 10%的稀盐酸(HCl)溶液,

去除碳酸盐；待反应结束，加入超纯水静置 12 h，抽去上层清液，清洗至中性后加入 10 mL 含量为 10 % 的六偏磷酸钠 ($(\text{NaPO}_3)_6$) 溶液作为分散剂，超声波震荡 10 min，随后利用英国 Malvern 公司生产的 Mastersizer-2000 激光粒度仪测定。

沉积物叶绿素 a 采用紫外分光光度法测定^[34]。称取 0.4 g 沉积物干样放入 50 mL 聚乙烯离心管中，加入 90%丙酮 25 mL，摇匀后静置 10 h 以上；用离心机在 3500 r/min 速度下离心 10 min，将上清液过滤至 100 mL 容量瓶。同样操作反复萃取 3 次，将萃取液都过滤到容量瓶中，最后用 90%丙酮定容至 100 mL 取 10 mL 萃取液，使用岛津 UV-1750 紫外可见分光光度计在 666 nm 波长处测量吸光值并计算含量。

沉积物总磷 (TP) 含量采用碱熔-钼锑抗分光光度法测定^[35]。称取 0.3 g 沉积物干样于镍坩埚之中，加入几滴无水乙醇湿润样品，加入 2 g 氢氧化钠后放入马弗炉内分别经 400 和 640 °C 加热 15 min；冷却后取出，在坩埚内加入 10 mL 去离子水加热至 80 °C，待熔块溶解后，将所有溶液转移至 50 mL 离心管内，再用 10 mL 3 mol/L 的硫酸溶液润洗坩埚，将所有溶液转移至离心管中；用离心机在 3500 r/min 速度下离心 10 min，将上清液转移至 100 mL 容量瓶，用去离子水定容；取 10 mL 样品置于比色管中，加入 2 滴 0.002 g/mL 的 2, 4 二硝基酚指示剂，加入 1 mL 0.1 g/mL 的抗坏血酸溶液，30 s 后加入 2 mL 0.13 g/mL 的钼酸盐溶液，室温下放置 15 min，在 700 nm 波长处测量吸光值并计算含量。

2.4 区域数据收集

研究区年平均气温和降水量数据取自距离太极湖最近的气象站点丽江站（海拔 2400 m）的气象监测数据（1951-2020 年）（来源于国家气象数据网 <http://data.cma.cn/>）。本研究时间段为 1860-2021 年，气象站监测数据不能满足所探讨的时间尺度需求，因此截取了 1860 年以来太极湖下游高山湖泊天才湖基于 BrGDGT (branched glycerol dialkyl glycerol tetraethers, 支链甘油二烷基链甘油四醚) 指标重建的年平均气温数据作为本研究的历史温度数据^[36]。丽江 1951-2020 年气象监测年均温与天才湖基于 BrGDGT 指标重建的年均温显著正相关 ($r=0.76, P<0.001$)，说明重建的天才湖温度数据能较好地代表该地区过去的温度变化过程。同时截取了 1860 年以来滇西北树轮重建的 scPDSI (self-calibrating palmer drought severity index) 指数^[37]，该指数反映区域干湿变化。丽江 1951-2020 年气象监测年均降水与重建的 scPDSI 指数显著正相关 ($r=0.36, P<0.05$)，说明树轮重建的 scPDSI 指数能较好地反映研究区过去的降水变化过程。

2.5 统计分析

首先应用限制性聚类分析 (CONISS) 方法对枝角类地层图进行聚类分析，使用 Broken-stick 模型来确定显著区域的数量。通过去趋势对应分析 (DCA) 确定枝角类群落变化梯度的最大长度。由于枝角类 DCA 轴一的梯度长度较短 (0.55 SD)，故选用主成分分析 (PCA) 的方法识别枝角类群落变化的主要特征并使用 Broken-stick 模型来确定 PCA 轴的显著性。应用冗余分析 (RDA) 的方法识别驱动枝角类群落变化的主要环境梯度，首先对枝角类物种百分比数据进行平方根转化以进行稀有度矫正，对环境数据进行 Z 值标准化以确保各环境数据更符合正态分布，选择显著性 ($P<0.05$) 的环境因子，剔除其中膨胀系数 (variance inflation factor, VIF) 大于 10 的环境因子，然后进行前向模型选择选出显著的环境变量，生成 RDA 排序图。进一步开展方差分解分析 (variance partitioning analysis, VPA)，将筛选的环境因子用于简约模型选择并生成韦恩图 (Venn)，从而定量识别不同环境因子对枝角类群落的驱动强度。Pearson 相关分析用于探究气候环境变化对湖泊营养水平、初级生产力和枝角类群落及碳稳定同位素的驱动影响。使用 Student's t-test 对不同时间窗口枝角类和摇蚊亚化石 $\delta^{13}\text{C}$ 值进行差异性显著检验。本研究中，所有统计分析均在 R 软件 (版本 4.3.1) 中完成，枝角类地层图在 Tilia (版本 1.7.2) 中绘制完成。

3 结果

3.1 年代学结果

基于沉积物放射性核素中 ^{210}Pb 、 ^{137}Cs 的比活度利用 CRS 模型建立了湖泊钻孔年代序列（图 2）。钻孔 ^{210}Pb 比活度随沉积物样品深度的增加呈现逐渐下降趋势，并在 18 cm 左右衰变到地质背景值， ^{137}Cs 比活度在 8.5 cm 处达到峰值（图 2a）。根据 CRS 年代模型计算出沉积物从表层样品到底部 18 cm 深度的年代序列，并根据沉积通量（DMAR）计算出整个钻孔的平均沉积通量为 $0.009 \text{ g cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ，处于较低水平。1970s 以来，沉积通量上升明显，平均为 $0.013 \text{ g cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ （图 2b）。

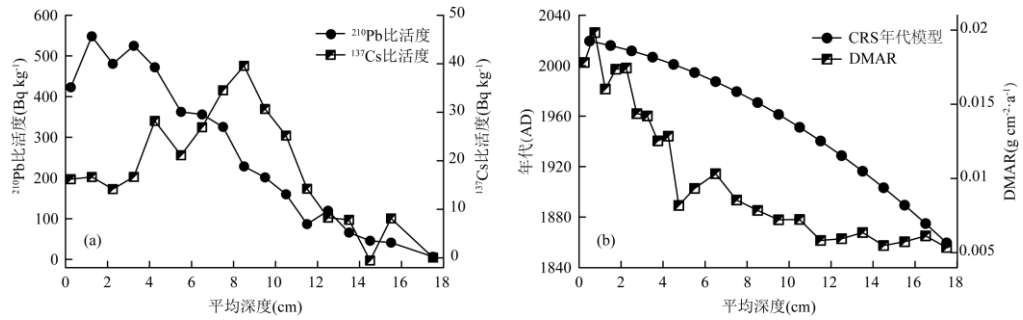


图 2 太极湖钻孔 ^{210}Pb 和 ^{137}Cs 比活度 (a) 与 CRS 年代模型和沉积通量 (b)

Fig.2 ^{210}Pb and ^{137}Cs specific activity (a) and CRS age model and DMAR (b) from the sediment core of Taiji Lake

3.2 环境指标变化特征

监测记录显示（图 3），丽江 1951-2020 年年均温总体呈上升趋势，升温约 1.5°C 。天才湖重建的温度序列显示，该地区气温在近 200 年来总体呈波动上升趋势，1860-1940s 期间年均温为 1.2°C ，1940s 之后年均温波动上升至 2.6°C 。树轮重建的 scPDSI 指数显示在过去近 200 年中地区干湿状况出现较明显波动，1990-2010s 是该地区近 200 年以来最湿润的时期，监测记录也显示这一时期降水偏多（平均 1008.67 mm ）。

沉积物多指标显示，太极湖生态环境自 1940s 来发生明显变化（图 3）。钻孔中值粒径、磁化率、TN 含量、沉积物叶绿素 a 和 LOI_{550} 在 1860-1940s 期间处于相对较低水平，平均值分别为 $12.17 \mu\text{m}$ 、 $9.3 \times 10^{-8} \text{ m}^3 \text{ kg}^{-1}$ 、 2.48 mg g^{-1} 、 $27.8 \mu\text{g g}^{-1}$ 和 34.23% 。1940-2020s 期间中值粒径、磁化率、TN 含量、沉积物叶绿素 a 含量和 LOI_{550} 呈上升趋势，分别增加至平均 $11.45 \mu\text{m}$ 、 $15.2 \times 10^{-8} \text{ m}^3 \text{ kg}^{-1}$ 、 3.48 mg g^{-1} 、 $33.25 \mu\text{g g}^{-1}$ 和 38.39% 。沉积物 TP 含量在 1860-1940s 期间平均为 1 mg g^{-1} ，1940s 以来降低至平均 0.86 mg g^{-1} 。沉积物 $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ 在 1860-1940s 期间平均为 -25.67‰ ，1940-2000s 期间有所偏负，平均为 -26.02‰ ，2000s 以来呈富集趋势，平均为 -25.58‰ 。沉积物 $\delta^{15}\text{N}$ 在 1.88‰ ~ 2.69‰ 之间变化，在 1860-1970s 期间平均为 2.09‰ ，自 1890s 开始出现较明显偏负趋势，1970s 以来则呈富集趋势，平均为 2.43‰ 。沉积物碳氮比 (C/N) 值总体在 13~18 之间（平均 15.45），1860-1940s 之间平均为 16.57，1940-2020s 期间呈持续下降趋势（平均 14.92）。

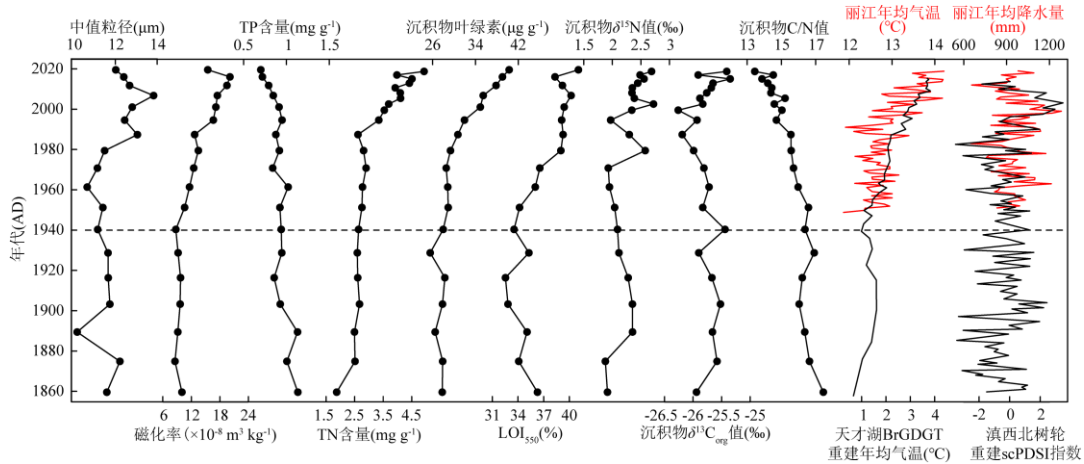


图3 沉积物多指标、丽江站气象监测数据（红线）和区域重建气候记录（黑线）变化序列
Fig.3 Variation sequence of multi-index of sediment, meteorological monitoring data (red line) of Lijiang station and regional reconstruction climate record (black line)

3.3 枝角类群落组合变化

太极湖钻孔中共鉴定出枝角类 5 属 11 种，以沿岸种盘肠溇科为主要优势种（图 4）。美丽尖额溇（*Alona affinis*）（平均 42.9%）和圆形盘肠溇（*Chydorus sphaericus*）（平均 26.09%）为主要优势种，浮游种仅有象鼻溇属（*Bosmina*）在部分深度少量出现，溇属（*Daphnia*）主要以休眠卵的形式存在。整个沉积物钻孔序列中，枝角类群落以 *A. affinis* 相对丰度上升，伴随着 *C. sphaericus* 相对丰度下降为主要特征。根据枝角类属种相对丰度 PCA 分析结果，提取了 PC1 得分代表枝角类群落变化的主要方向，同时依据属种相对丰度数据的聚类分析结果，枝角类群落（相对丰度>10%）可划分为两个组合带：

组合带 I（1860-1970s）：沿岸种 *A. affinis*（平均 38.63%）和兼浮游种 *C. sphaericus*（平均 30.16%）为主要优势种；点滴尖额溇 / 矩形尖额溇（*Alona guttata/rectangular*）（平均 17.86%）和方形尖额溇（*Alona costata*）（平均 10.36%）相对丰度较低。枝角类通量相对较低，平均为 $(5.84 \pm 0.63) \text{ inds cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。

组合带 II（1970-2020s）：主要优势种 *A. affinis* 相对丰度明显上升（平均 48.29%），兼浮游种 *C. sphaericus* 相对丰度明显下降（平均 21%）。*A. costata* 相对丰度也呈下降趋势（平均 5.44%），*A. guttata/rectangular* 变化不明显（平均 20.27%）。枝角类通量在 1970-2020s 期间平均为 $(9.52 \pm 2.97) \text{ inds cm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ，相较于 1860-1970s 增加近 1 倍。

RDA 结果显示（图 5a），驱动太极湖近 200 年来枝角类群落变化的显著环境因子为年均气温和沉积物叶绿素 a。1860-1970s 期间的样点排列在第 1 轴正半轴方向，1970-2020s 期间的样点处于第 1 轴的负半轴方向。RDA 轴 1 解释了枝角类群落变化的 25.61%，与年均气温和沉积物叶绿素 a 显著相关，轴 2 则解释了枝角类群落变化的 3.64%。为了识别显著环境因子对枝角类群落变化的驱动强度，将显著环境因子进行方差分解分析，其中沉积物叶绿素 a 指示了湖泊藻类初级生产力，年均气温指示了地区气温变化状况。不同时间窗口显著环境因子方差分解结果显示，在 1860-2020s 期间（图 5b），年均气温独立解释了枝角类群落方差的 4.9%，沉积物叶绿素 a 仅独立解释了 1.4%，在这一时期年均气温和沉积物叶绿素 a 的协同作用对枝角类群落的影响最为明显，共同解释量为 17.8%。自 1970s 以来（图 5c），年均气温对枝角类群落方差的独立解释比例增加至 6.4%，而沉积物叶绿素 a 对枝角类群落方差的独立解释比例增加至 9.8%。

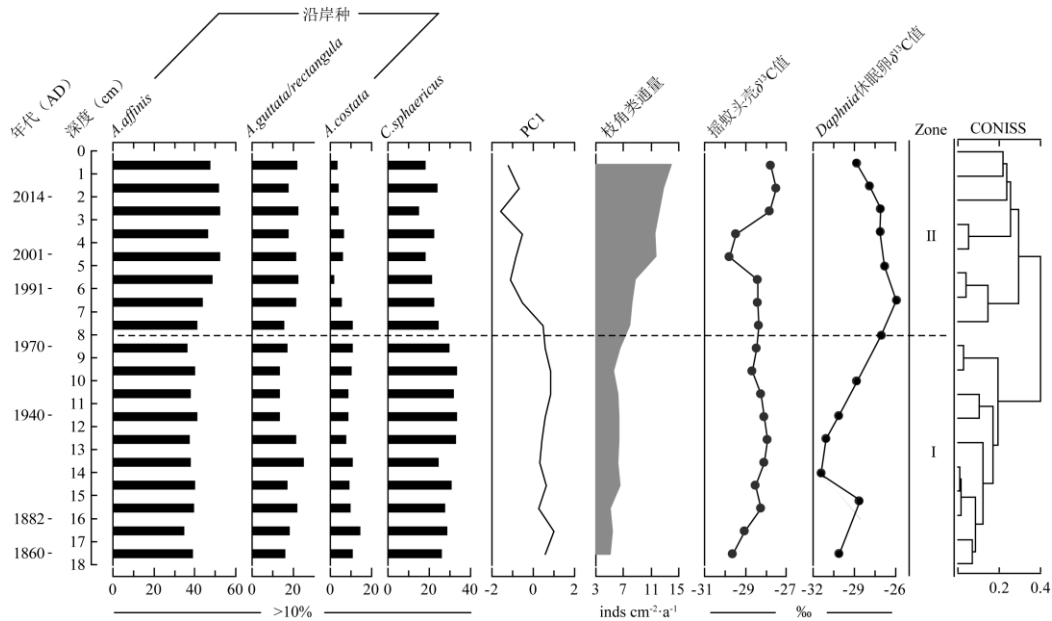


图 4 太湖湖钻孔主要枝角类物种 (>10%) 组合及摇蚊头壳和 *Daphnia* 休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化特征

Fig. 4 The main cladoceran species (>10%) assemblages in the sediment core of Taiji Lake and variation characteristics of $\delta^{13}\text{C}$ values of chironomid headshield and *Daphnia* ephippia

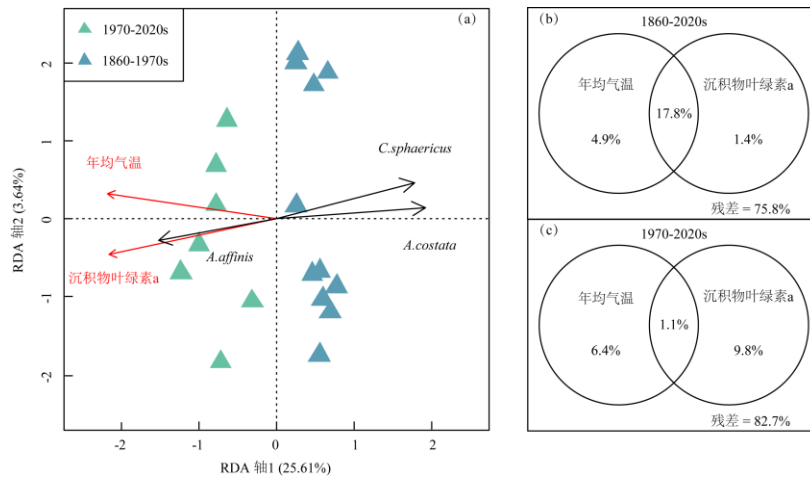


图 5 太湖湖钻孔枝角类群落 RDA 三序图 (a), 及 1860-2020s (b) 和 1970-2020s (c) 期间驱动枝角类群落变化的方差分解结果

Fig.5 RDA tri-sequence diagram of cladoceran communities in the sediment core of Taiji Lake, and variation partitioning results showing the proportion of two key environmental factors in explaining the change of cladoceran community during 1860-2020s (b) and 1970-2020s (c)

相关分析结果显示, 沉积物叶绿素 a 与 TN 含量 ($r=0.95, P<0.001$, 图 6a)、年均气温 ($r=0.94, P<0.001$, 图 6b) 和 TP 含量 ($r=-0.76, P<0.001$, 图 6c) 显著相关, 说明温度和营养盐可能驱动了湖泊初级生产力的变化。枝角类群落 PC1 得分变化与年均气温显著负相关 ($r=-0.83, P<0.001$, 图 6d), 枝角类优势种 *A. affinis* 与年均气温显著正相关 ($r=0.83, P<0.001$, 图 6e)。此外, 枝角类通量与年均气温 ($r=0.96, P<0.001$, 图 6f)

显著正相关,说明年均气温变化可能会对枝角类群落和生物量产生重要影响。值得注意的是,摇蚊头壳 $\delta^{13}\text{C}$ 值与沉积物 $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ 值 ($r=0.49, P<0.05$, 图 6g) 显著正相关,指示了底栖食物网碳源可能受到了沉积物有机质来源变化的影响。*Daphnia* 休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值与沉积物 C/N 值 ($r=-0.57, P<0.05$, 图 6h) 显著负相关,表明浮游枝角类 *Daphnia* 碳源可能受到湖泊内源藻类生产力和外源输入变化的影响。

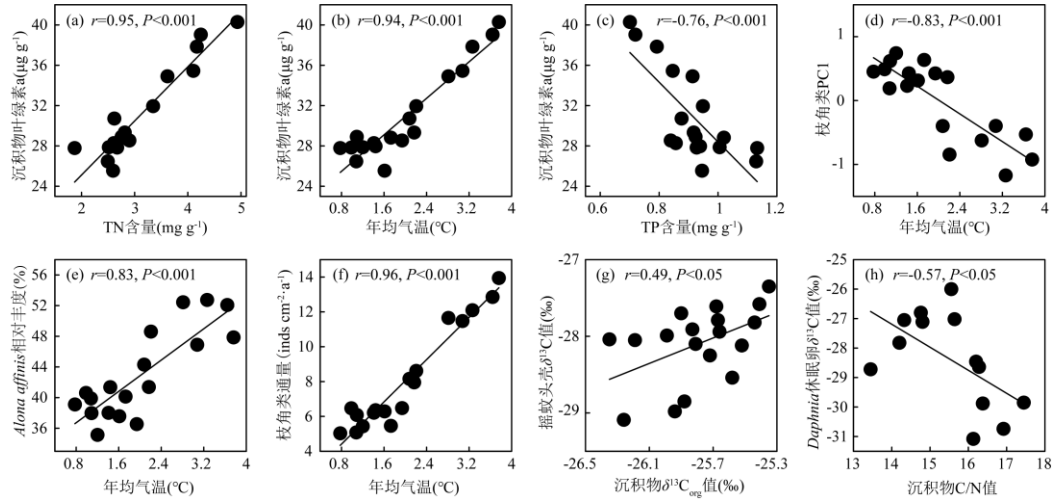


图 6 沉积物叶绿素 a、枝角类 PC1 样点得分、枝角类通量等与主要环境因子的相关关系

Fig. 6 The correlation between sediment chlorophyll-a, cladoceran PC1 sample point score, cladoceran flux and main environmental factors

3.4 沉积物有机质、*Daphnia* 休眠卵和摇蚊头壳 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化特征

太极湖近 200 年以来,沉积物 $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ 值在 1860-1940s 期间平均为-25.67‰, 1940-2020s 期间平均为-25.86‰,两个时间段之间差异不显著(图 7a)。摇蚊头壳 $\delta^{13}\text{C}$ 值在-29.09~-27.35‰之间变化,1860-1940s 期间平均为-28.12‰,1940-2020s 期间平均为-28.07‰,1940s 前后差异不显著(图 7b)。*Daphnia* 休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值在-31.08~-26‰之间变化,1940s 前后两个时间段的 *Daphnia* 休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异明显,在 1940-2020s 期间显著富集(图 7c)。值得注意的是,摇蚊头壳(平均-28.1‰)和 *Daphnia* 休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值(平均-28.78‰)相较于沉积物 $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ 值(平均-25.79‰)偏负约 2~3‰。

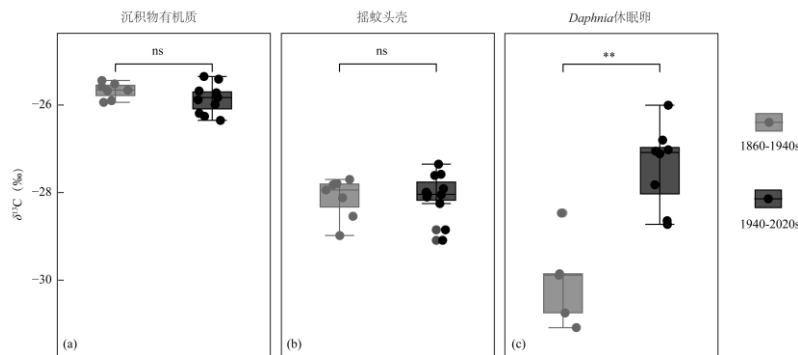


图 7 1940s 前后沉积物有机质 (a)、摇蚊头壳 (b) 和 *Daphnia* 休眠卵 (c) $\delta^{13}\text{C}$ 值变化箱线图及显著性检验结果 (*表示显著性: *** $P<0.001$, ** $0.001<P<0.01$, * $P<0.05$, ns 为不显著)

Fig.7 Box plots of changes in $\delta^{13}\text{C}$ values and significance tests for sediment organic matter (a), Chironomid headshell (b) and *Daphnia* ephippia (c) before and after 1940s

4 讨论

4.1 近 200 年太湖环境变化特征

磁化率指物质在磁场中被磁化的程度,反映的是磁性矿物的含量和类型等信息,受物源、搬运和流域侵蚀强度等作用综合影响,间接反映了气候变化过程^[38]。太湖磁化率与年均气温 ($r=0.90, P<0.001$) 和树轮重建 scPDSI 指数 ($r=0.62, P<0.01$) 显著正相关,指示了气温和降水变化对流域侵蚀强度的影响。太湖湖泊面积和流域面积都相对较小,湖泊沉积物的来源稳定且相对较单一,该区域自 1940s 以来存在明显的升温过程且地区降水也有增加趋势,气候暖湿化会改变土壤微生物活性^[39],进而影响流域物理风化、侵蚀过程,也会通过流域植被发育作用于流域营养物质输出过程^[13],沉积物 TN 含量与磁化率显著正相关 ($r=0.83, P<0.001$),自 1940s 以来 TN 含量和磁化率同步上升,气候条件的改变可能促进了流域植被发育和土壤中营养物质的释放,较多外源营养物质输入促进了沉积物 TN 含量的增加。

此外,大气氮沉降也可能影响了湖泊氮素输入过程。研究表明,高山湖泊氮素输入会受到大气氮沉降影响^[6],滇西北地区存在明显的大气氮沉降信号^[40],在引起湖泊沉积物 $\delta^{15}\text{N}$ 信号偏负的同时也促进了沉积物 TN 含量的增加。太湖沉积物 $\delta^{15}\text{N}$ 信号自 1890s 开始逐渐偏负(图 3),表明大气氮沉降是太湖氮素持续输入的重要因素。1970s 以来 $\delta^{15}\text{N}$ 信号出现偏正趋势,与沉积物叶绿素 a 同步增加相对应, $\delta^{15}\text{N}$ 信号可能受到了湖泊内源藻类增加的影响,与 Kang 等^[5]利用沉积物 $\delta^{15}\text{N}$ 值和 Hg 含量指标记录的太湖氮沉降过程基本一致。除少部分大气活性氮直接沉降到湖泊水体外,大部分活性氮首先沉降到流域地表,可被植被与土壤微生物吸收利用,导致湖泊活性氮输入减少^[6]。因此,太湖沉积物的 $\delta^{15}\text{N}$ 信号可能受到了大气沉降、湖泊藻类生产力和流域过程的综合影响。

沉积物叶绿素 a 自 1940s 以来出现上升趋势(图 3),指示湖泊初级生产力不断上升的过程。相关分析显示沉积物叶绿素 a 与 TN 含量和年均气温显著正相关(图 6a 和 6b),指示了气候变化和营养盐输入对湖泊初级生产力的驱动影响。高山湖泊的特点通常是冰封时间相对较长,冰封时长又与藻类生物量密切相关^[41]。自上世纪中后期以来,研究区监测年均气温上升约 $1.5\text{ }^{\circ}\text{C}$,气候变暖会缩短冰雪覆盖时间、延长藻类生长季节^[5],进而提高湖泊初级生产力。此外,营养盐输入的增加以及增温导致湖泊内部营养盐循环加快,为湖泊藻类的生长带来营养物质^[42]。在升温和营养盐增加的背景下,湖泊的总初级生产力会明显上升^[43]。1940s 以来,随钻孔 TN 含量开始上升,沉积物叶绿素 a 也开始增加,指示了湖泊营养水平上升对湖泊初级生产力的促进作用。王教元^[3]和 Kang 等^[5]在高山湖泊太湖和姐湖的研究也发现,1940s 以来受区域气候变暖和大气氮沉降影响,沉积物叶绿素 a 也随之同步提高。此外,LOI₅₅₀ 自 1940s 以来出现了上升的趋势,与沉积物叶绿素 a 显著正相关 ($r=0.76, P<0.001$),指示了藻类生物量的上升可能是湖泊有机质增加的重要因素。

值得注意的是,太湖沉积物 TP 含量总体呈现下降趋势(图 3)。钻孔 TP 含量与沉积物叶绿素 a 呈负相关关系(图 6c),与富营养化湖泊中营养水平 (TP) 上升促进初级生产力(藻类)上升的模式^[44]相反。TP 含量的变化可能受到了湖泊内部磷的利用及循环模式的影响。野外调查显示太湖水体中 TN 含量为 0.39 mg/L , TP 含量为 0.01 mg/L , TN/TP 质量比为 39,超过 20,属于 P 限制湖泊^[45],与青藏高原东南缘 4000 米以上的大多数高山湖泊营养限制模式相同^[6]。对于贫营养的高山湖泊来说,藻类生物量的增加需要额外的营养补充,1940s 以来,沉积物叶绿素 a 上升趋势明显,而沉积物 TP 含量出现下降趋势,由此推测藻类的生长过度利用了水体中的 P 而导致沉积物中埋藏量的下降。李静等^[46]在滇西北高山湖泊沃迪错研究也发现,沉积物叶绿素 a 与 TP 含量呈相反变化趋势,主要受到了藻类生长利用的影响。

4.2 枝角类群落对近 200 年来气候变化和营养盐富集响应

太湖钻孔中枝角类以沿岸种 *A. affinis* 和兼浮游种 *C. sphaericus* 为主要优势种。已有研究表明, *A.*

affinis 可耐受冷水环境并具有较强的环境适应能力, 在亚北极湖泊中也比较常见^[47]。*C. sphaericus* 常被认为是一个广布种^[48], 同时也能耐受贫营养、冷水环境而被定义为耐寒种或极地种^[49], 在低温、贫营养的高山湖泊和极地地区湖泊中均有分布^[9]。枝角类 PC1 和优势种 *A. affinis* 与天才湖重建的年均气温显著相关 (图 6d 和 6e), 指示区域气候变化显著影响了枝角类的群落结构。温度变化会直接影响枝角类个体生长繁殖, 还通过影响湖泊冰封持时、浮游生物生长期以及湖泊生产力水平, 进而改变枝角类群落的物种组成和生物量^[50]。在 1860-1970s 期间, 优势种 *A. affinis* 丰度相对较低, *C. sphaericus* 相对丰度较高, 可能反映了太极湖这一时期水体环境温度较低。1970s 以来, *A. affinis* 相对丰度的增加和 *C. sphaericus* 相对丰度下降可能表明了该湖泊自 1970s 以来受区域气候变暖影响, 水体温度有所上升。Li 等^[51]对滇西北高山湖泊错恰湖的研究也发现在全新世暖期 *A. affinis* 相对丰度持续增加而 *C. sphaericus* 相对丰度持续下降。

RDA 分析结果显示, 沉积物叶绿素 a 也是驱动枝角类群落变化的主要因子 (图 5a)。在贫营养的高山湖泊中, 食物资源往往比较匮乏, 藻类作为枝角类主要的食物来源, 其生物量变化是影响枝角类群落结构变化的主要因素之一^[52]。对钻孔 1860-2020s 的方差分解表明 (图 5b), 年均气温对枝角类群落变化的单独解释量最高, 但对钻孔 1970-2020s 的方差分解发现沉积物叶绿素 a 的独立解释量超过了年均气温的独立解释量, 由 1.4% 上升到 9.8% (图 5c), 说明 1970s 以来在气候变暖和湖泊营养盐富集的背景下, 湖泊初级生产力 (沉积物叶绿素 a) 的上升成为影响枝角类群落结构变化的主要驱动因素。王丹丹^[40]在太极湖和天才湖的研究也发现, 在 1970s 以前, 枝角类群落结构变化主要受温度控制, 但 1970s 以来受区域气候变暖和营养盐输入影响, 湖泊初级生产力上升成为枝角类群落结构变化的主要驱动因素。

此外, 钻孔中枝角类通量总体呈现持续上升趋势 (图 4), 反映了枝角类生物量不断增加的过程。钻孔枝角类通量的上升与沉积物 TN 含量和叶绿素 a 的增加呈同步趋势, 反映了过去近 200 年来随着营养盐输入的增加, 太极湖营养水平上升、初级生产力 (沉积物叶绿素 a) 提高, 并可能通过上行效应间接促进了枝角类生物量的提高。钻孔枝角类通量也与年均温显著正相关 (图 6f), 反映了近 200 年区域气候变化也是影响太极湖枝角类生产力变化的一个重要因素。枝角类的生长分布会受到气候变化的直接和间接影响, 气候变暖会通过生长期延长直接促进枝角类的生长, 也会通过改变栖息地环境等方式间接地影响枝角类的生长和分布^[44]。

4.3 气候环境变化对食物网碳源的影响

沉积物 $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ 值反映的是湖泊有机质来源的综合信号, 不同有机质端元 (浮游植物、陆源碎屑和底栖藻类等) 的 $\delta^{13}\text{C}$ 信号差异明显, 陆生 C3 和 C4 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值分别位于 -32.0~ -22.0‰ 和 -16.0~ -9.0‰ 之间^[53]。不同水生生物 $\delta^{13}\text{C}$ 值也存在差异, 浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值位于 -42.0~ -22.0‰ 之间, 而底栖藻类及沉水植物则主要利用水体中富集 ^{13}C 的无机碳 (HCO_3^- 等), 其 $\delta^{13}\text{C}$ 值 (-28.0~ -18.0‰) 较浮游植物偏正^[54], 太极湖采样期间沉水植物无明显分布。结合 C/N 值可以提高有机质来源识别的准确性^[40], 陆生植物富含纤维素, C/N 值一般大于 20; 浮游植物富含蛋白质, 其 C/N 比值为 4~10; 当 C/N 值在 10~20 时, 指示了陆生植物或浮游植物的混合来源。太极湖沉积物 C/N 平均值在 15 左右, 1940s 前在 17 左右 (图 3), 湖泊有机质主要以陆源输入为主。1940s 以来, 沉积物叶绿素 a 和 LOI_{550} 持续上升, $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ 值和沉积物 C/N 值呈现同步偏负趋势, 指示了湖泊内源有机质增加的过程。2000s 以来, 区域增温更为显著, 可能减弱了藻类光合作用过程中的同位素分馏^[55], 同时增加了水体稳定程度, 抑制了植物光合作用过程中 CO_2 的扩散速度, 藻类富集 ^{13}C ^[56], 使得沉积物 $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ 值呈富集趋势。

浮游动物 $\delta^{13}\text{C}$ 值主要受其利用的食物资源 (浮游植物、陆源碎屑和细菌等) 影响^[15], 不同食物资源对湖泊食物网贡献不同且 $\delta^{13}\text{C}$ 值存在差异^[57]。枝角类主要通过过滤水体中的藻类、细菌和有机碎屑为食; 其中, 浮游枝角类 *Daphnia* 主要生活在开放水域, 会优先滤食浮游植物^[58,59], 但在贫营养湖泊中陆源碎屑

对 *Daphnia* 贡献量往往较高^[10], 即使对于浮游动物来讲陆源有机质食物质量较差^[58]。摇蚊作为湖泊重要的底栖动物, 其 $\delta^{13}\text{C}$ 值通常反应底栖食物网有机质来源^[25], 受到浮游植物、底栖藻类和陆源输入等因素综合影响。太极湖钻孔中 *Daphnia* 休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化范围为-31.08~-26.00‰, 摇蚊头壳 $\delta^{13}\text{C}$ 值处于-29.09~-27.35‰之间, 整体在浮游植物和陆生 C3 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化范围内, 且摇蚊头壳 $\delta^{13}\text{C}$ 值和沉积物 $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ 值变化趋势显著正相关 (图 6g), 推测浮游植物和陆源有机质输入变化可能是影响 *Daphnia* 和摇蚊 $\delta^{13}\text{C}$ 值的主要因素。此外, 由于枝角类和摇蚊往往对不同食物资源进行选择吸收和利用^[15], 导致枝角类和摇蚊亚化石 $\delta^{13}\text{C}$ 值与沉积物有机质 $\delta^{13}\text{C}$ 值通常存在显著差异^[60], 这可能是太极湖 *Daphnia* 休眠卵和摇蚊头壳与沉积物有机质 $\delta^{13}\text{C}$ 值出现不同变化模式的重要原因。

Daphnia 休眠卵和摇蚊头壳 $\delta^{13}\text{C}$ 值相较于沉积物 $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ 值偏负幅度可达 2~5‰ (图 7), 表明浮游枝角类 *Daphnia* 和摇蚊 $\delta^{13}\text{C}$ 值还受到了 $\delta^{13}\text{C}$ 值偏负的碳源影响。研究表明, 甲烷氧化菌在食物网中可以被湖泊浮游或底栖动物利用, 成为浮游枝角类 (如 *Daphnia*) 或底栖动物 (如摇蚊) 重要的碳源^[24]。水生生物利用甲烷氧化菌会导致其 $\delta^{13}\text{C}$ 值明显偏负, 如 Schilder 等^[23]对欧洲 15 个湖泊研究发现甲烷氧化菌是 *Daphnia* 休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值偏负至-40‰以下的重要原因。太极湖 *Daphnia* 休眠卵和摇蚊壳体的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在浮游植物和陆生 C3 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化范围内, 虽相对沉积物 $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ 偏负, 但仍高于-32‰, 推测可能受到了水体甲烷氧化菌的影响, 但不是影响两者 $\delta^{13}\text{C}$ 值的主要因素, 表明在贫营养的高山浅水湖泊中甲烷氧化菌可能对枝角类和摇蚊食物资源贡献较小, 这与 Anas 等^[61]对加拿大 233 个湖泊枝角类和摇蚊食物来源的研究发现一致, 当枝角类和摇蚊亚化石 $\delta^{13}\text{C}$ 值高于-35‰时, 甲烷氧化菌通常不是枝角类和摇蚊吸收利用的主要碳源。

近 200 年来, 太极湖 *Daphnia* 休眠卵和摇蚊 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化趋势存在较明显差异 (图 4)。总体上, *Daphnia* 休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值自 1940s 以来出现显著富集的趋势 ($P<0.01$), 但摇蚊 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化不显著 (图 7), 表明食物网中浮游和底栖碳源对两者 $\delta^{13}\text{C}$ 信号具有差异性影响。*Daphnia* 休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值与 C/N 显著负相关 (图 6h), 说明 *Daphnia* 休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值主要受湖泊有机质来源和组成的影响。本研究团队对太极湖流域夏季不同有机质端元分析发现陆生植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为-29.63~-25.28‰, 平均值为-27.84‰, 浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为-27.62~-24.43‰, 平均值为-26.12 (未发表数据), 浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值较陆生植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值偏正。1860-1940s 期间, *Daphnia* 休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著偏负, 较低的沉积物叶绿素 a 和较高的 C/N 值指示湖泊内源初级生产力水平较低, 推测这一时期流域陆生植物碎屑可能是 *Daphnia* 主要食物来源。1940s 以来, 太极湖钻孔中沉积物叶绿素 a 上升和 C/N 比值下降表明内源有机质增加, *Daphnia* 休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈富集趋势, 由 $(-30.00\pm 1.02)\%$ 上升到 $(-27.40\pm 0.94)\%$, 说明 *Daphnia* 偏向于利用内源浮游植物等食物资源。此外, Cazzanelli 等^[62]在北极地区研究表明底栖藻类也是浅水贫营养湖泊中 *Daphnia* 的重要食物来源 (碳源), 太极湖底栖硅藻占比自 1940s 以来由约 60% 上升至接近 85%^[5], 因此推测底栖藻类在 *Daphnia* 的食物组成中占比可能增加也是导致 *Daphnia* 休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值自 1940s 以来偏正的重要原因之一。摇蚊头壳 $\delta^{13}\text{C}$ 值在 1990-2010s 期间偏负约 1‰ (图 4), *Daphnia* 休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值也呈偏负趋势, 重建 scPDSI 和监测的降水记录显示这一时期是研究区近 200 年来最湿润的时期, 且沉积物中值粒径和磁化率都有所上升 (图 3), 反映这个时期陆源有机质输入较之前有所上升, *Daphnia* 和摇蚊对陆生植物碎屑的利用可能会增加。在区域气候变化和大气沉降背景下, 高山湖泊太极湖 *Daphnia* 和摇蚊 $\delta^{13}\text{C}$ 值受物种习性、流域输入、藻类群落和藻类生物量等因素综合影响, 出现了较为明显的变化特征。

5 结论

沉积物多指标结果表明, 太极湖近 200 年来出现了明显的生态环境变化。在区域气候变暖和大气沉降

影响下, 太极湖营养盐 (TN 含量) 不断富集, 促进了湖泊初级生产力 (沉积物叶绿素 a) 上升, 进一步影响了湖泊有机质含量和来源。枝角类群落结构在 1970s 发生较明显变化, 优势种 *A.affinis* 相对丰度上升而兼浮游种 *C.sphaericus* 相对丰度下降, 同时枝角类生物量呈持续增加趋势。区域气候变暖和湖泊初级生产力 (沉积物叶绿素 a) 上升是影响枝角类群落结构和生物量变化的主要环境因子。枝角类和摇蚊亚化石稳定碳同位素结果显示, 流域输入和湖泊初级生产力水平变化影响了太极湖食物网碳源组成。受湖泊初级生产力上升和底栖硅藻占比持续增加的影响, *Daphnia* 休眠卵 $\delta^{13}\text{C}$ 值 1940s 以来出现了显著富集的趋势。而摇蚊头壳 $\delta^{13}\text{C}$ 值主要受陆源有机质输入影响, 在 1990-2010s 陆源输入增加时期出现较明显的偏负特征。

致谢: 本研究工作的野外采样和分析测试工作得到了云南省高原地理过程与环境变化重点实验室王露、邓素炎、尹以裕等同学及福建师范大学地理科学学院雷国梁副研究员的支持, 在此表示感谢。

6 参考文献

- [1] Catalan J, Pla-Rabés S, Wolfe AP *et al.* Global change revealed by palaeolimnological records from remote lakes: a review. *Journal of Paleolimnology*, 2013, **49**(3): 513-535. DOI: 10.1007/s10933-013-9681-2.
- [2] Pepin N, Bradley RS, Diaz HF *et al.* Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change*, 2015, **5**(5): 424-430. DOI: 10.1038/nclimate2563.
- [3] 王教元. 滇西北湖泊水文调控与生态环境响应的时空特征[学位论文]. 昆明: 云南师范大学, 2019.
- [4] Cantin A, Beisner BE, Gunn GM *et al.* Effects of thermocline deepening on lake plankton communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2011, **68**(2), 260-276. DOI: 10.1139/f10-138.
- [5] Kang WG, Chen GJ, Wang JY *et al.* Assessing the impact of long-term changes in climate and atmospheric deposition on a shallow alpine lake from southeast Tibet. *Science of the Total Environment*, 2019, **650**: 713-724. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.09.066.
- [6] Hu ZJ, Anderson NJ, Yang XD *et al.* Catchment-mediated atmospheric nitrogen deposition drives ecological change in two alpine lakes in SE Tibet. *Global Change Biology*, 2014, **20**(5): 1614-1628. DOI: 10.1111/gcb.12435.
- [7] Schuur EAG, McGuire AD, Schädel C *et al.* Climate change and the permafrost carbon feedback. *Nature*, 2015, **520**(7546): 171-179. DOI: 10.1038/nature14338.
- [8] Elser JJ, Andersen T, Baron JS *et al.* Shifts in lake N:P stoichiometry and nutrient limitation driven by atmospheric nitrogen deposition. *Science*, 2009, **326**(5954): 835-837. DOI: 10.1126/science.1176199.
- [9] Kong LY, Yang XD, Kattel G *et al.* The response of cladocerans to recent environmental forcing in an alpine lake on the SE Tibetan Plateau. *Hydrobiologia*, 2017, **784**(1): 171-185. DOI: 10.1007/s10750-016-2868-6.
- [10] Cole JJ, Carpenter SR, Kitchell J *et al.* Strong evidence for terrestrial support of zooplankton in small lakes based on stable isotopes of carbon, nitrogen, and hydrogen. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2011, **108**(5): 1975-1980. DOI: 10.1073/pnas.1012807108.
- [11] Post. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 2002, **83**(3), 703-718. DOI: 10.1890/0012-9658(2002)083[0703:usitet]2.0.co;2.
- [12] Cole JJ, Carpenter SR, Pace ML *et al.* Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon. *Ecology Letters*, 2006, **9**(5): 558-568. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00898.x.
- [13] Liu YY, Chen GJ, Meyer-Jacob C *et al.* Land-use and climate controls on aquatic carbon cycling and phototrophs in karst lakes of southwest China. *Science of The Total Environment*, 2021, **751**: 141738. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.141738.
- [14] Fry B. Stable isotope ecology. Springer Science & Business Media, New York, 2006.

- [15] van Hardenbroek, Chakraborty A, Davies KL *et al.* The stable isotope composition of organic and inorganic fossils in lake sediment records: Current understanding, challenges, and future directions. *Quaternary Science Reviews*, 2018, **196**:154-176. DOI: 10.1016/j.quascirev.2018.08.003.
- [16] Perga ME. Potential of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of cladoceran subfossil exoskeletons for paleo-ecological studies. *Journal of Paleolimnology*, 2010, **44**(2): 387-395. DOI: 10.1007/s10933-009-9340-9.
- [17] Schilder J, van Hardenbroek M, Bodelier P *et al.* Trophic state changes can affect the importance of methane-derived carbon in aquatic food webs. *Proceedings Of The Royal Society B-biological Sciences*, 2017, **284**(1857): 20170278. DOI: 10.1098/rspb.2017.0278.
- [18] Caut S, Angulo E, Courchamp F. Variation in discrimination factors ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology*, 2009, **46**(2): 443-453. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2009.01620.x.
- [19] Lampert W. The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Functional Ecology*, 1989, **3**(1): 21. DOI: 10.2307/2389671.
- [20] Francis TB, Schindler DE, Holtgrieve GW *et al.* Habitat structure determines resource use by zooplankton in temperate lakes. *Ecology Letters*, 2011, **14**(4): 364-372. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2011.01597.x.
- [21] Schilder J, van Roij L, Reichert GJ *et al.* Variability in $\delta^{13}\text{C}$ values between individual *Daphnia* ephippia: Implications for palaeo-studies. *Quaternary Science Reviews*, 2018, **189**: 127-133. DOI: 10.1016/j.quascirev.2018.04.007.
- [22] Rantala MV, Bruel R, Marchetto A *et al.* Heterogeneous responses of lake CO_2 to nutrients and warming in perialpine lakes imprinted in subfossil cladoceran $\delta^{13}\text{C}$ values. *Science of The Total Environment*, 2021, **782**: 146923. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.146923.
- [23] Schilder J, Tellenbach C, Möst M *et al.* The stable isotopic composition of *Daphnia* ephippia reflects changes in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values of food and water. *Biogeosciences*, 2015, **12**(12): 3819-3830. DOI: 10.5194/bg-12-3819-2015.
- [24] Wooller MJ, Pohlman JW, Gaglioti BV *et al.* Reconstruction of past methane availability in an Arctic Alaska wetland indicates climate influenced methane release during the past ~12,000 years. *Journal of Paleolimnology*, 2012, **48**(1): 27-42. DOI: 10.1007/s10933-012-9591-8.
- [25] van Hardenbroek M, Heiri O, Grey J *et al.* Fossil chironomid $\delta^{13}\text{C}$ as a proxy for past methanogenic contribution to benthic food webs in lakes?. *Journal of Paleolimnology*, 2010, **43**(2): 235-245. DOI: 10.1007/s10933-009-9328-5.
- [26] Cheng LJ, Kattel G, Xue B *et al.* Application of subfossil *Bosmina* and its $\delta^{13}\text{C}$ values in tracing the longterm food web dynamics of shallow eutrophic lakes: A case in Taihu Lake, southeast China. *Science of The Total Environment*, 2020, **730**: 138909. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.138909.
- [27] Kattel G, Gell P, Perga ME *et al.* Tracking a century of change in trophic structure and dynamics in a floodplain wetland: integrating palaeoecological and palaeoisotopic evidence. *Freshwater Biology*, 2015, **60**(4), 711–723. DOI: 10.1111/fwb.12521.
- [28] Xiao XY, Haberle SG, Shen J *et al.* Latest Pleistocene and Holocene vegetation and climate history inferred from an alpine lacustrine record, northwestern Yunnan Province, southwestern China. *Quaternary Science Reviews*, 2014, **86**: 35-48. DOI: 10.1016/j.quascirev.2013.12.023.
- [29] Appleby PG, Oldfield F. The calculation of lead-210 dates assuming a constant rate of supply of unsupported ^{210}Pb to the sediment. *Catena*, 1978, **5**(1): 1-8. DOI: 10.1016/S0341-8162(78)80002-2.
- [30] Szeroczyńska K, Sarmaja-korjonen K. Atlas of subfossil cladoceran from Central and Northern Europe. Friends of the Lower Vistula Society, Świecie (Poland), 2007.

- [31] Dearing JA, Elnor JK, Happey-Wood CM. Recent sediment flux and erosional processes in a Welsh upland lake-catchment based on magnetic susceptibility measurements. *Quaternary Research*, 1981, **16**(3): 356-372. DOI: 10.1016/0033-5894(81)90016-8.
- [32] Heiri O, Lotter AF, Lemcke G. Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: Reproducibility and comparability of results. *Journal of Paleolimnology*, 2001, **25**(1): 101-110. DOI: 10.1023/A: 1008119611481.
- [33] Konert M, Vandenberghe J. Comparison of laser grain size analysis with pipette and sieve analysis: a solution for the underestimation of the clay fraction. *Sedimentology*, 1997, **44**(3): 523-535. DOI: 10.1046/j.1365-3091.1997.d01-38.x.
- [34] Swain EB. Measurement and interpretation of sedimentary pigments. *Freshwater Biology*, 1985, **15**(1): 53-75. DOI: 10.1111/j.1365-2427.1985.tb00696.x.
- [35] 环境保护部. 土壤总磷的测定-碱熔钼锑抗分光光度法(HJ 632 - 2011). 2012.
- [36] Feng XP, Zhao C, D'Andrea WJ *et al.* Temperature fluctuations during the Common Era in subtropical southwestern China inferred from brGDGTs in a remote alpine lake. *Earth and Planetary Science Letters*, 2019, **510**(15): 26-36. DOI: 10.1016/j.epsl.2018.12.028.
- [37] Li J, Shi J, Zhang DD *et al.* Moisture increase in response to high-altitude warming evidenced by tree-rings on the southeastern Tibetan Plateau. *Climate Dynamics*, 2017, **48**(1): 649-660. DOI: 10.1007/s00382-016-3101-z.
- [38] Lin Q, Liu EF, Zhang EL *et al.* Temporal and spatial variations in sedimentary characteristics of Lake Lugu during the last hundred years and the influence factors analysis. *Journal of Lake Sciences*, 2007, **29**(1): 246-256. DOI: 10.18307/2017.0126. [林琪, 刘恩峰, 张恩楼等. 泸沽湖近代沉积环境时空变化特征及原因分析. 湖泊科学, 2017, **29**(1): 246-256.]
- [39] Freeman C, Evans CD, Monteith DT, *et al.* Export of organic carbon from peat soils. *Nature*, 2001, **412**(6849): 785-785. DOI: 10.1038/35090628.
- [40] 王丹丹. 滇西北地区湖泊枝角类群落对水文调控与气候环境波动的响应评价[学位论文]. 昆明: 云南师范大学, 2021.
- [41] Weyhenmeyer GA, Peter H, Willén E. Shifts in phytoplankton species richness and biomass along a latitudinal gradient—consequences for relationships between biodiversity and ecosystem functioning. *Freshwater Biology*, 2013, **58**(3): 612-623. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2012.02779.x.
- [42] Kopáček J, Hardekopf D, Majer V *et al.* Response of alpine lakes and soils to changes in acid deposition: the MAGIC model applied to the Tatra Mountain region, Slovakia-Poland. *Journal of Limnology*, 2004, **63**(1): 143. DOI: 10.4081/jlimnol.2004.143.
- [43] Wilhelm S, Adrian R. Impact of summer warming on the thermal characteristics of a polymictic lake and consequences for oxygen, nutrients and phytoplankton. *Freshwater Biology*, 2008, **53**(2): 226-237. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2007.01887.x.
- [44] Schindler DW, Kling H, Schmidt RV *et al.* Eutrophication of Lake 227 by Addition of Phosphate and Nitrate: the Second, Third, and Fourth Years of Enrichment, 1970, 1971, and 1972. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1973, **30**(10): 1415-1440. DOI:10.1139/f73-233.
- [45] Xu H, Paerl HW, Qin BQ *et al.* Nitrogen and phosphorus inputs control phytoplankton growth in eutrophic Lake Taihu, China. *Limnology and Oceanography*, 2010, **55**(1): 420-432. DOI: 10.4319/lo.2010.55.1.0420.
- [46] Li J, Chen GJ, Huang LP *et al.* Environmental changes and cladoceran community responses during the past 200 years in an alpine lake of Wodi Co, Northwest Yunnan. *Journal of Lake Sciences*, 2023, **35**(6): 2170-2184. DOI: 10.18307/2023.0652. [李静, 陈光杰, 黄林培等. 滇西北地区高山湖泊沃迪错近两百年来环境变化及枝角类群落响应. 湖泊科学, 2023, **35**(6): 2170-2184.]
- [47] Korhola A. Distribution patterns of Cladocera in subarctic Fennoscandian lakes and their potential in environmental reconstruction. *Ecography*, 1999, **22**(4): 357-373. DOI: 10.1111/j.1600-0587.1999.tb00573.x.
- [48] Kultti S, Nevalainen L, Luoto TP *et al.* Subfossil chydorid (Cladocera, Chydoridae) ephippia as paleoenvironmental proxies: evidence from boreal and subarctic lakes in Finland. *Hydrobiologia*, 2011, **676**(1): 23-37. DOI: 10.1007/s10750-011-0869-z.

- [49] Harmsworth RV. The developmental history of Blelham Tarn (England) as shown by animal microfossils, with special reference to the Cladocera. *Ecological Monographs*, 1968, **38**(3): 223-241. DOI: 10.2307/1942429.
- [50] Paul RJ, Lamkemeyer T, Maurer J *et al.* Thermal acclimation in the microcrustacean *Daphnia*: a survey of behavioural, physiological and biochemical mechanisms. *Journal of Thermal Biology*, 2004, **29**(7-8): 655-662. DOI: 10.1016/j.jtherbio.2004.08.035.
- [51] Li Y, Wang Q, Anderson NJ *et al.* Cladocera responses to climate changes and treeline shifts in an alpine lake-catchment since the Last Glacial Maximum.. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2021, **577**(1): 110547. DOI: 10.1016/j.palaeo.2021.110547.
- [52] Sterner RW, Hagemeyer DD, Smith WL *et al.* Phytoplankton nutrient limitation and food quality for *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, 1993, **38**(4): 857-871. DOI:10.4319/lo.1993.38.4.0857.
- [53] Machiwa JF. Stable carbon and nitrogen isotopic signatures of organic matter sources in near-shore areas of Lake Victoria, East Africa. *Journal of Great Lakes Research*, 2010, **36**(1): 1-8. DOI: 10.1016/j.jglr.2009.11.005.
- [54] France RL. Differentiation between littoral and pelagic lakes using stable carbon isotopes. *Limnology and Oceanography*, 1995, **40**(7): 1310-1313.
- [55] Stiver M. Climate versus changes in ^{13}C content of the organic component of lake sediments during the Late Quarternary. *Quaternary Research*, 1975, **5**(2): 251-261. DOI: 10.1016/0033-5894(75)90027-7.
- [56] France RL. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: Foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series*, 1995, **124**(1): 307-312. DOI: 10.3354/meps124307.
- [57] del Giorgio PA, France RL. Ecosystem-specific patterns in the relationship between zooplankton and POM or microplankton $\delta^{13}\text{C}$. *Limnology and Oceanography*, 1996, **41**(2), 359-365. DOI: 10.4319/lo.1996.41.2.0359.
- [58] Brett MT, Kainz MJ, Taipale SJ *et al.* Phytoplankton, not allochthonous carbon, sustains herbivorous zooplankton production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, **106**(50): 21197-21201. DOI: 10.1073/pnas.0904129106.
- [59] Grey J, Jones RI, Sleep D. Stable isotope analysis of the origins of zooplankton carbon in lakes of differing trophic state. *Oecologia*, 2000, **123**(2): 232-240. DOI: 10.1007/s004420051010.
- [60] Anas MUM, Simpson GL, Leavitt PR *et al.* Taxon-specific variation in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of subfossil invertebrate remains: Insights into historical trophodynamics in lake food-webs. *Ecological Indicators*, 2019, **102**: 834-847. DOI: 10.1016/j.ecolind.2019.03.026.
- [61] Anas MUM, Scott KA, Wissel B *et al.* Water chemistry, landscape, and spatial controls of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of zooplankton taxa in boreal lakes: One size does not fit all. *Freshwater Biology*, 2019, **64**(11): 2006-2025. DOI: 10.1111/fw.13389.
- [62] Cazzanelli M, Forsström L, Rautio M, *et al.* Benthic resources are the key to *Daphnia middendorffiana* survival in a high arctic pond. *Freshwater Biology*, 2012, **57**(3): 541-551. DOI:10.1111/j.1365-2427.2011.02722.x.