

## 云南云龙天池枝角类群落演替对 1950s 以来人类活动影响信号的识别<sup>\*</sup>

索旗<sup>1</sup>, 陈光杰<sup>1</sup>, 孔令阳<sup>1\*\*</sup>, 徐会明<sup>2</sup>, 李静<sup>1</sup>, 张涛<sup>1</sup>, 王露<sup>1</sup>, 周起<sup>1</sup>, 郑昕<sup>1</sup>

(1: 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)

(2: 云南省云龙天池国家级自然保护区管理局, 云龙 672700)

**摘要:** 从 1950s 开始, 云南地区部分湖泊受到了水文调控(如筑坝)和鱼类引入等流域开发活动的直接影响, 湖泊水环境与生态系统结构已出现明显改变。开展浮游动物群落的长期生态响应评价有助于认识气候波动和人为胁迫的影响模式。本文选取云龙天池进行了沉积物记录分析, 在重建过去 100 年环境变化历史的基础上开展了枝角类群落的多指标分析(物种组成、个体大小、生物量等), 进一步结合多变量分析识别了枝角类群落构建的关键驱动因子。结果显示, 云龙天池在过去 100 年间经历了明显的水位波动, 约 1962 年以前水位较低, 1950s 起的水文调控(筑坝)导致湖泊水位波动上升, 2006 年以来略有下降。枝角类群落随水位波动呈现由底栖种向浮游种占优转变的模式, 并在 2006 年以来底栖种略有增加。总体上, 低水位时期底栖枝角类占优, 高水位时期浮游枝角类占优。水体营养水平也对枝角类群落产生了较为显著的影响。在沉积物总氮和有机质通量上升时, 长额象鼻溞(*Bosmina longirostris*)相对丰度和枝角类浓度都明显上升。枝角类象鼻溞个体大小表明, 1969 年鱼类引入后象鼻溞的壳长、壳刺长度、触角长度显著减小, 反映了鱼类捕食压力上升的影响。本研究进一步揭示了水文调控和鱼类引入对湖泊环境和生物群落结构的驱动影响。其中, 1960s 以前云龙天池处于自然波动的状态, 湖泊环境和枝角类群落变化主要受气候(如降水、气温)的影响; 1960s 以来人类活动的影响强度已经掩盖了气候变化的信号, 成为影响湖泊生态演化轨迹的主要因素。为了开展有效的湖泊保护与生态治理, 有必要综合评估水文调控、鱼类引入等人类活动对湖泊生态健康的长期影响。

**关键词:** 水文调控; 鱼类引入; 枝角类; 高山湖泊; 云龙天池

## Cladoceran community succession and identification of anthropogenic signals since 1950s in Lake Tianchi in Yunlong County, northwest Yunnan<sup>\*</sup>

Suo Qi<sup>1</sup>, Chen Guangjie<sup>1</sup>, Kong Lingyang<sup>1\*\*</sup>, Xu Huiming<sup>2</sup>, Li Jing<sup>1</sup>, Zhang Tao<sup>1</sup>, Wang Lu<sup>1</sup>, Zhou Qi<sup>1</sup> & Zheng Xin<sup>1</sup>

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

(2: Administration Bureau for Yunlong Lake, Tianchi National Nature Reserve, Yunlong 672700, P.R.China)

**Abstract:** Since the 1950s, many lakes in Yunnan have been directly impacted by watershed development activities such as hydrological regulation (such as damming) and fish introduction, and thus lake environment and ecosystem structure have changed significantly. Investigation on the long-term response of zooplankton communities to limnological changes is vital for understanding the effects of climate change and anthropogenic stresses on lakes. In this study, Lake Tianchi from Yunlong County, northwest Yunnan, was selected for reconstructing environmental change history over the past 100 years, with a focus on the succession of the cladoceran community and the identification of its environmental drivers. The results showed that Lake Tianchi has experienced significant fluctuations in water level over the past 100 years, which was relatively low before about 1962, gradually rose during 1962–

\* 2021-11-16 收稿; 2022-01-22 收修改稿。

国家重点研发计划项目(2017YFA0605202)、国家自然科学基金项目(42171072, 41771239)和云南省院士工作站项目(202005AF150005)联合资助。

\*\* 通信作者; E-mail:konglingyang20504@163.com.

2006 due to hydrological regulation (damming), and slightly declined from about 2006 onward. The dominant taxa of cladoceran community shifted from littoral species to planktonic ones while benthic taxa slightly increased after 2006. In brief, benthic cladocerans were generally dominant during the low water-level period, while planktonic taxa predominated when water level rose. The percentage of *Bosmina longirostris* and the cladoceran concentration were both increased when the sedimentary TN and LOI<sub>550</sub> increased since the 1960s, suggesting that the influence of nutrients on the compositional change and production of cladocerans. After planktivorous fish was introduced in 1969, the carapace, carapace muco and antennule lengths of *Bosmina* were all significantly decreased, suggesting the influence of increasing predation pressure by zooplanktivorous fish. This study highlights the long-term impacts of hydrological regulation and fish introduction on the lake environment and biological community structure. Before the 1960s, the lake was generally in natural conditions, lake environment and cladoceran communities were mainly affected by climate (precipitation, temperature), while, after the 1960s, the influence of human activities has overridden the role of climate change and become the main factor in affecting the ecological structure of Lake Tiaochi. For lake protection and ecological remediation, it is necessary to comprehensively assess the impact of multiple human activities (i.e. hydrological regulation and fish introduction) on lake ecosystem health for generating appropriate restoration strategies.

**Keywords:** Hydrological regulation; fish introduction; Cladocera; mountain lake; Lake Tiaochi of Yunlong County

区域增温和水体富营养化的背景下,许多湖泊生态系统面临着不断增强的多重环境压力(如水文调控、鱼类养殖等)的胁迫<sup>[1-2]</sup>. 其中湖泊水文调控对水体环境的影响显著<sup>[3]</sup>,如湖泊筑坝导致的水位持续上升脱离了自然变化轨迹,且水位波动由人为控制为主. 湖泊沿岸带和浅水区是水生植物生长分布的主要区域,对湖泊初级生产力的贡献显著高于深水区<sup>[4]</sup>,还能为浮游动物、底栖动物提供栖息地和躲避捕食的避难所,从而间接地影响浮游动物群落结构和生物量<sup>[5]</sup>. 筑坝引起的水位上升一方面会导致沿岸带沉水植物因透光性下降而减少甚至消失<sup>[6]</sup>,引起湖泊有机质生产量减少及沿岸带栖息地丧失<sup>[7]</sup>,进而影响沿岸带浮游和底栖动物群落(如枝角类)<sup>[8]</sup>. 另一方面水文调控也会引起湖泊水动力变弱、水体置换周期延长,导致营养盐滞留在湖泊中引起营养水平上升和藻类生物量增多<sup>[9-10]</sup>.

外来鱼类的引入和鱼类养殖也会对湖泊生物群落结构产生显著的影响,如鱼类的捕食压力会引起浮游动物形态的明显变化,枝角类等个体通常会趋于变小,以减小被视觉捕食者所捕获的机率<sup>[11-12]</sup>. 不少研究通过对沉积物中枝角类亚化石的分析重建了鱼类捕食引起浮游动物个体形态变化的历史<sup>[13]</sup>. 如Jeppesen等对丹麦一个浅水湖泊枝角类水蚤(*Daphnia*)尾爪大小的研究发现,在鱼类引入后 *Daphnia* 尾爪出现明显减小趋势<sup>[14]</sup>;Kerfoot在美国华盛顿湖的研究也发现,当鱼类捕食压力增加时,浮游动物的个体逐渐小型化,而鱼类对底栖动物的捕食作用会进一步减弱无脊椎动物对枝角类的捕食压力<sup>[11]</sup>.

自1950s开始,云南众多湖泊出现建闸、筑坝等水文调控,成为影响水体环境的主要压力之一<sup>[9]</sup>. 如海西海在1950s以来经历不断增强的筑坝和扩容,导致水体营养水平上升,藻类群落结构出现同质化,沿岸带栖息地减少导致了枝角类群落出现由底栖种向浮游种占优的转变<sup>[15]</sup>. 此外,云南有许多湖泊在1970s开始引入外来鱼类和渔业养殖,如抚仙湖在1980s引入太湖新银鱼类,导致浮游动物数量因受下行效应影响而出现明显降低,枝角类为躲避鱼类捕食而出现个体显著减小的变化趋势<sup>[16]</sup>. 同样,在洱海、滇池的研究也发现随着鱼类的引入,枝角类个体显著减小<sup>[17-18]</sup>. 而且,随着人类活动干扰的不断增强,即使是偏远的、受人类活动影响较弱的云南高山湖泊也面临着不断增强的水文调控<sup>[15,19]</sup>和鱼类引入产生的胁迫. 这些高山湖泊往往具有面积小、本底营养水平低、生物群落结构相对单一、对外界干扰敏感性高等特征. 因此,此类湖泊如何响应不断增强的多重人为干扰,已成为近年来的湖泊研究热点<sup>[20-21]</sup>. 目前来说,对云南地区高山湖泊水文调控和鱼类引入的生态效应研究还相对缺乏,因此有必要进一步深入了解高山湖泊在多重环境压力下的生态响应模式与驱动过程,从而为湖泊保护和生态修复提供科学依据.

云龙天池位于云南省西北部的高山地区,该湖泊从1950年以来经历了多次的水库改造和筑坝建设,已从一个自然浅水湖泊转变为人为调控的深水水库. 云龙天池已有研究显示,过去100年波动上升的湖泊水位引起了硅藻群落的显著变化,随着湖泊水位的上升,硅藻群落中浮游种的优势地位不断升高<sup>[20]</sup>. 此外,云龙天池从1969年开始大规模引入鱼类,1993年再次引入140万粒银鱼卵<sup>[22]</sup>. 但目前还缺少有关云龙天池浮游动物等更高营养级生物(如枝角类)如何响应人为调控的水位波动和鱼类引入以及二者共同作用的研

究。因此,本研究对云龙天池沉积物记录开展了多指标分析,在重建该湖近一百年环境变化历史的基础上,重点分析了时间序列上枝角类群落结构、生物量和个体形态的变化特征。本研究的目的包括:(1)探讨云龙天池的水文调控(如筑坝)对浮游动物群落结构的长期影响;(2)评估鱼类引入是否通过捕食作用对枝角类个体形态产生了显著的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

云龙天池( $25^{\circ}52'N, 99^{\circ}16'E$ )位于云南省西北部大理白族自治州云龙天池国家级自然保护区内,是一个高山(海拔2558 m)构造断陷湖(图1)。水面面积 $1.28 km^2$ ,最大水深18.9 m,平均水深9 m<sup>[22]</sup>,蓄水量 $1089.7 \times 10^4 m^3$ <sup>[22]</sup>,水源补给来自地表水和地下水。流域面积 $11.25 km^2$ ,岩石主要为粉砂岩、砂页岩和现代松散堆积物,流域森林覆盖率高达91.9%。本地区高原季风气候显著,干湿季分明、日温差大、年较差小。年平均气温10.0℃,年降水量879.5 mm且主要集中在6—9月份(占比69.7%)(图2a)<sup>[22]</sup>。

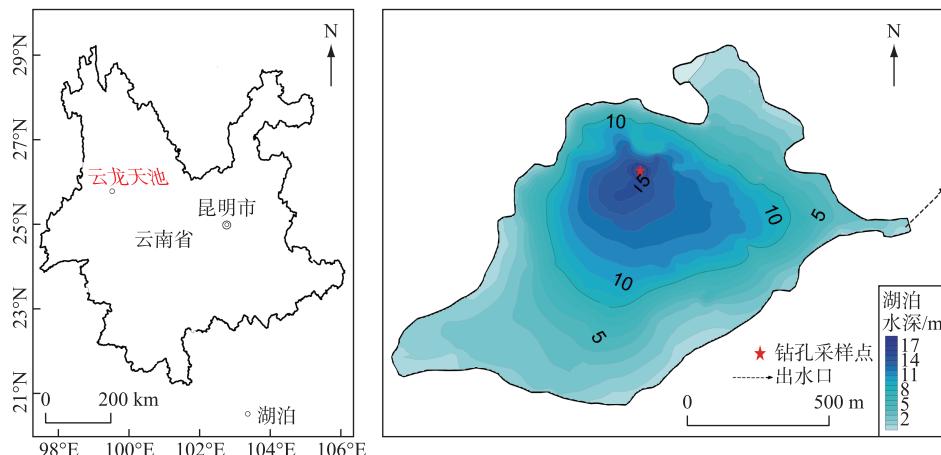


图1 云南云龙天池等深线图及采样点位

Fig.1 Bathymetry and sampling sites of Lake Tianchi in Yunlong County, Yunnan

云龙天池在1950年以前原为自然湖泊,1953年起逐渐进行筑坝和扩建,到1985年扩建成小型水库,库容达790万m<sup>3</sup>。1995年实施天池引水工程,2003—2008年进行库外引水工程,由原来的小型水库改扩建为中型水库,总库容1081.2万m<sup>3</sup>,成为周边地区灌溉、养殖和云龙县城居民的主要水源地<sup>[23]</sup>。云龙天池原生鱼类主要为鲫鱼、乌鳢、鲤鱼<sup>[23]</sup>。1969年起,先后有40多万尾草鱼、鳙鱼、鲤鱼、团头鲂等被投放到云龙天池<sup>[23]</sup>。1993年首次在天池水库投放140万粒银鱼卵和400万粒公鱼卵,1994年库区产鱼12 t<sup>[23]</sup>。近年来云龙天池水质呈较明显下降,2002—2004年期间的水质结果显示该湖处于贫营养状态(水质总体Ⅱ类)<sup>[22]</sup>,到2018—2021年调查期间已处于中营养水平(表1)。

表1 云龙天池的湖沼学基本特征

Tab.1 Summary of limnological characteristics and catchment information of Lake Tianchi in Yunlong County

湖泊面积/ km <sup>2</sup>	流域面积/ km <sup>2</sup>	透明度/ m	实测最大 水深/m	平均水深/ m	pH	TN/( μg/L)	TP/( μg/L)	Chl.a/( μg/L)
1.5	11.25	1.7	18.9	9	8.5	768.94	25.38	7.84

### 1.2 样品采集与分析

2018年7月利用HTH沉积物重力钻(瑞典Pylonex AB公司)在云龙天池湖心14.4 m深处(图1)采集

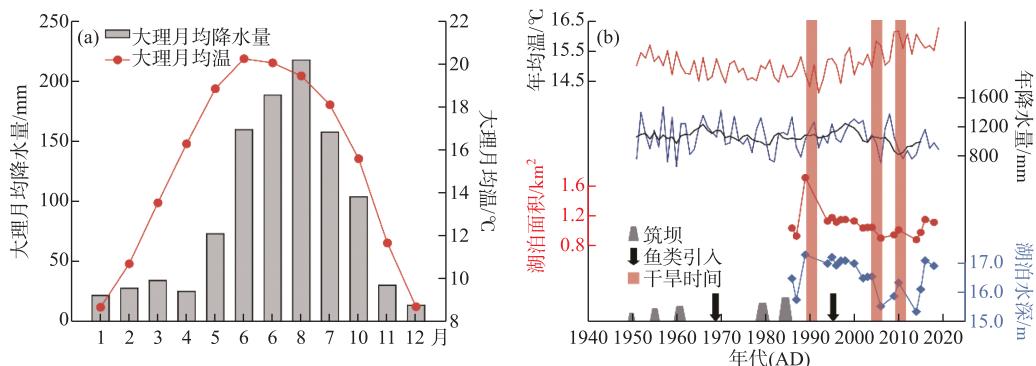


图2 大理月均温及月均降水量(1951—2019年)(a);大理年均温、年降水量(1950—2018年),遥感影像重建的湖泊面积和水深(1986—2018年),及文献记录的筑坝(梯形)、鱼类引入(黑色箭头)和干旱事件时间(b)

Fig.2 Diagram showing monthly average temperature and precipitation during 1951–2019 in Dali Station (a), and annual average temperature, annual precipitation in Dali Station (1950–2018), satellite image-inferred lake area and water depth during 1986–2018, documented events for damming (trapezoid), fish introduction (black arrow) and drought events (b)

长度为 50 cm 的沉积物柱状样品。现场对其顶部 5 cm 按 0.5 cm 间隔, 5 cm 以下按 1 cm 间隔进行分样, 共获得 55 个样品。现场用多参数水质仪 (YSI6600) 对湖泊水深、水体透明度、溶解氧 (DO) 浓度、pH 值电导率指标进行测量, 采集表层水样后低温保存带回实验室用于湖水总氮 (TN) 和总磷 (TP) 等水化学指标分析。

实验室内对沉积钻孔进行了<sup>210</sup>Pb 和<sup>137</sup>Cs 年代测试以及烧失量 (简称 LOI)、粒度、TN、δ<sup>15</sup>N 等理化与生物指标枝角类的测定和分析。所有实验均在云南省高原地理过程与环境变化重点实验室完成。

利用湖泊沉积物<sup>210</sup>Pb、<sup>137</sup>Cs 比活度和 CRS 模型方法<sup>[24]</sup>对沉积物进行年代序列的建立。最后应用<sup>137</sup>Cs 时标对 CRS 模型进行标定, 以建立整个沉积钻孔的年代序列。通过不同深度对应的年代计算出钻孔的平均沉积速率。沉积物烧失量的测定按照标准方法<sup>[25]</sup>测定; 沉积物粒度使用马尔文激光粒度仪 (MS-2000) 进行测量, 并按照 Udden Wentworth 标准<sup>[26]</sup>分黏土 (<4 μm)、粉砂 (4~64 μm) 和砂 (>64 μm) 3 个级别及中值粒径 4 个指标反映沉积物粒度分布特征; 沉积物氮元素及其稳定同位素分析主要通过元素分析仪 (FLASH 2000) 测定。

枝角类样品的处理与分析依据 Szeroczyńska 等<sup>[27]</sup>标准方法进行: 先称取 0.3 g 左右的干重样品, 再向样品中加入 100 mL 10% 的 KOH 溶液并在 60℃ 电热板上加热 1 h, 以去除有机质。样品清洗后, 用 38 μm 的滤网进行过滤, 然后收集滤网上的残留物进行染色制片, 然后在光学显微镜 (放大 200 倍) 下进行种类鉴定, 每个样品中的枝角类统计数均达 100 以上。统计时把所有枝角类残体 (头壳、壳瓣、后腹部、尾爪和卵鞍) 都进行统计, 选择数量最丰富的残体进行计数。枝角类化石的分类鉴定主要参考 Szeroczyńska 等<sup>[27]</sup>的分类标准。并随机测量浮游种象鼻溞 (*Bosmina*) 的触角长度、刺长和壳长, 每个指标测量的数量不小于 20 个。统计出的枝角类用相对丰度表达, 样品中某个种的个体数占枝角类总个数的百分比 (%), 即相对丰度。进一步结合沉积物样品的有机质 (OM) 干重和沉积速率, 计算出枝角类干重密度和沉积通量。

### 1.3 数据资料收集与整理

首先收集了大理气象站近 60 年的气象数据和昆明市 1900 年以来的气象器测数据。利用遥感数据提取云龙天池近 30 年的湖泊面积, 并重建了云龙天池近 30 年的湖泊水位变化。通过查阅统计年鉴、史志资料搜集云龙天池筑坝以及鱼类引入数据<sup>[23]</sup>。

### 1.4 数理统计分析

选取含量>1% 的枝角类属种进行群落地层图分析, 并使用限制性聚类分析 (CONISS) 识别枝角类群落

组合变化的显著时段。此外,选取至少在两个样品点中出现且大于1%的枝角类属种,对数据进行平方根转换后开展去趋势对应分析(DCA),结果显示其梯度长度为1.3个标准差单位(SD),因此选择主成分分析(PCA)来分析枝角类群落的动态变化特征。其中PCA分析用于分析枝角类群落结构(相对丰度数据)变化的主要趋势。为识别多重环境压力对群落组成的影响程度,将环境因子分组并进行方差分解分析。本文以沉积物TN、 $\text{LOI}_{550}$ 为指示水体营养水平的代用指标,沉积物粒度(黏土、粉砂、砂、中值粒径)为指示湖泊水位的代用指标,区域气候变化数据应用昆明近百年的年均温和年均降水量。沉积物地层图在Tilia(1.7.16)中完成,排序分析在CANOCO 4.5软件中运行。

## 2 结果

### 2.1 岩芯年代学

基于沉积物放射性核素 $^{210}\text{Pb}$ 、 $^{137}\text{Cs}$ 比活度和CRS模型,建立了云龙天池钻孔年代序列(图3)。其中 $^{210}\text{Pb}$ 比活度随深度的增加总体呈指数衰减的趋势, $^{137}\text{Cs}$ 比活度的峰值( $(37.1\pm 1.6)\text{Bq/kg}$ )出现在28.5 cm(图3a),对应于1963年左右北半球 $^{137}\text{Cs}$ 散落高峰,42 cm处 $^{137}\text{Cs}$ 的峰值可能是迁移、扩散作用导致的<sup>[28]</sup>。根据CRS深度—年代模型建立该钻孔的年代学序列,结果表明云龙天池50 cm深度的钻孔代表了1650—2018年期间的沉积序列。钻孔的沉积物干重累积速率由底部(45~49 cm)平均小于0.04 g/(cm·a)持续增加到表层(0~3 cm)的约0.09 g/(cm·a)(图3b)。

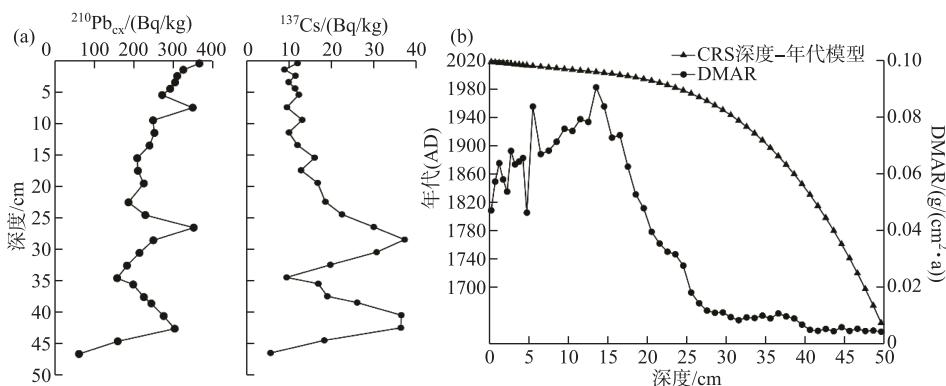


图3 云龙天池钻孔 $^{137}\text{Cs}$ 和 $^{210}\text{Pb}_{\text{ex}}$ 比活度变化(a)以及深度—年代(b)

Fig.3 The depth profile showing the  $^{137}\text{Cs}$  and  $^{210}\text{Pb}_{\text{ex}}$  activities (a), as well as the CRS age-depth model and sedimentation rate (b) for the sediment core in Lake Tianchi in Yunlong County

### 2.2 器测数据记录的区域气候与湖泊水位变化

1950s以来,区域气温从1960s略有下降,1990s以来明显增温,增温幅度约2.12°C(图2b),近70年来大理降水量多次出现明显的波动,在650.2~1456.4 mm之间变化。位于滇中地区的昆明站与滇西北地区的大理站器测数据表明,近70年来两个站点的年均温( $r=0.74, P<0.001$ )以及年均降水量( $r=0.44, P<0.001$ )显著相关。因此,本研究选用昆明市1900年以来气象监测的温度降水数据进行时间序列分析。根据遥感卫星图像解译提取的近30多年湖泊面积变化数据,云龙天池湖泊面积在近30多年来略有下降,期间湖泊面积出现几次明显的下降,与云南几次干旱事件相一致<sup>[29]</sup>。同时本研究还应用等深线数据建立了湖泊水位—面积曲线(图4),用于对遥感数据提取的湖泊面积开展湖泊水位的定量重建<sup>[30]</sup>。

### 2.3 湖泊水深重建和沿岸带生境的水深梯度变化模式

沿岸带通常有大型水生植物覆盖,是湖泊生态系统最复杂的区域,有着复杂的生境和多元化的营养结构,为湖泊的无脊椎动物和鱼类提供了相当重要的食物来源<sup>[31-32]</sup>。已有研究表明在云南西北典型湖泊(茈碧湖、洱海、海西海等),沉水植物主要分布在水深小于5 m的沿岸带<sup>[33]</sup>。野外调查期间,发现云龙天池沿岸带浅水区域有水生植物分布,优势种主要为沉水植物,如穗状狐尾藻(*Myriophyllum spicatum* L.)和浮叶植物如

荇菜(*Nymphoides peltatum*). 因此,本研究将水深5 m作为沿岸带和深水区划分的标准. 在ArcMap10.2平台利用高分辨率的等深线数据,计算出不同水深梯度下水深<5 m的水体面积及其占同时期湖泊面积的百分比<sup>[34]</sup>. 结果显示,水深在>5 m时,沿岸带的面积随水深上升开始锐减;当水深>15 m时,随着湖泊水深的增加和流域面积的扩大,沿岸带的面积有所增加(图4b).

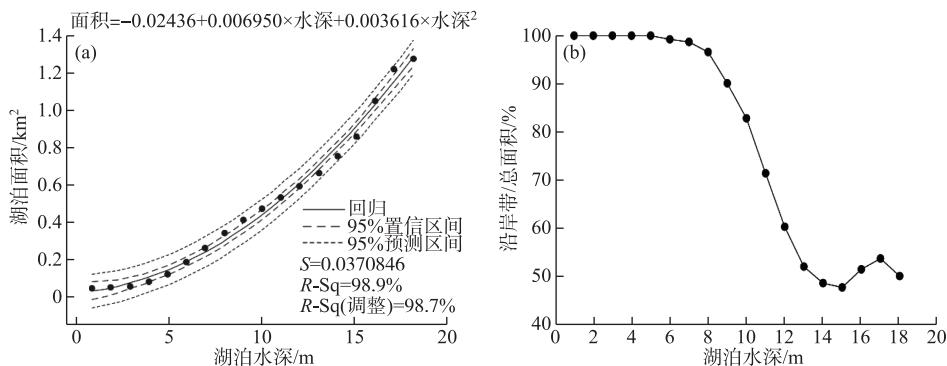


图4 云龙天池湖泊水深—面积的关系(a)以及湖泊水深—沿岸带面积占比(水深<5 m)的关系(b)

Fig.4 Scatter plots showing the water depth-surface area relationship (a)  
and the change of the littoral area percentage (depth <5 m) along  
the water depth gradient (b) in Lake Tianchi in Yunlong County

#### 2.4 沉积物主要环境指标的变化特征

云龙天池钻孔沉积物理化指标记录了水体与流域环境近100年来变化历史. 粒度结果(图5)显示,在整个钻孔中,黏土成分整体呈下降趋势而粉砂组分呈上升趋势,中值粒径呈先增大后减小的趋势. 1962年以前,沉积物粒度各组分保持稳定,黏土含量高、粉砂和砂含量低,中值粒径约为 $(6.3 \pm 1.5) \mu\text{m}$ . 1962—2006阶段,黏土、砂含量显著下降,中值粒径增大到 $(7.5 \pm 1.1) \mu\text{m}$ . 2006年至今,粒度各组分较稳定,中值粒径减小到 $(6.8 \pm 0.5) \mu\text{m}$ ,平均粒径整体比第1阶段大. 1962年以前,沉积物TN、LOI<sub>550</sub>和LOI<sub>950</sub>含量整体较高;1962—2006阶段,TN、LOI<sub>550</sub>和LOI<sub>950</sub>含量显著降低;2006年至今,TN、LOI<sub>550</sub>和LOI<sub>950</sub>含量有所上升.

#### 2.5 枝角类化石记录

钻孔沉积物中共鉴定枝角类12属19种,优势种是浮游种长刺型简弧象鼻溞(*Bosmina longispina*) (约 $46.6\% \pm 12.5\%$ ) 和长额象鼻溞(*Bosmina longirostris*) (约 $34.5\% \pm 14.5\%$ ). 底栖种相对丰度较低,主要包括点滴尖额溞/矩形尖额溞(*Alona guttata/rectangula*) (约 $7.8\% \pm 7.5\%$ )、中型尖额溞(*Alona intermedia*) (约 $1.6\% \pm 1.3\%$ )、粗刺大尾溞(*Leydigia leydigi*) (约 $0.7\% \pm 0.9\%$ )、无刺大尾溞(*Leydigia acanthocercoides*) (约 $0.2\% \pm 0.4\%$ ) 以及龟状笔纹溞(*Graptoleberis testudinaria*) (约 $0.3\% \pm 0.6\%$ ). 整个沉积物钻孔序列中,枝角类群落以*B. longispina* 和 *B. longirostris* 相对丰度波动上升,伴随着 *A. guttata/rectangula* 和 *A. intermedia* 相对丰度显著下降为主要特征. 1960s 以前主要以底栖种占优,1960s 后,枝角类群落以浮游种为绝对优势种,呈现“底栖—浮游”的演化模式. 依据属种相对丰度数据的聚类分析结果(图6),可划分为3个组合带:

组合带 I (约 1907—1962 AD),底栖种 *A. guttata/rectangula* (约 $19.0\% \pm 12.7\%$ ) 和圆形盘肠溞(*Chydorus sphaericus*) (约 $14.1\% \pm 6.0\%$ ) 占优势,浮游种相对丰度较低. 枝角类相对丰度的PCA1得分高,枝角类浓度低(平均19607个/g(OM)). 组合带 II (约 1962—2006 AD),浮游种 *B. longispina* (约 $42.6\% \pm 10.7\%$ ) 和 *B. longirostris* (约 $46.1\% \pm 12.3\%$ ) 相对丰度显著上升,底栖种(如 *A. guttata/rectangula*, *A. intermedia*) 和 *C. sphaericus* (约 $2.2\% \pm 1.3\%$ ) 相对丰度显著下降. 枝角类相对丰度的PCA1得分显著下降,枝角类浓度显著增加(平均55529个/g(OM)). 组合带 III (约 2006—2018 AD),*B. longirostris* 相对丰度有较明显下降(约 $29.2\% \pm 7.2\%$ ),而 *B. longispina* 相对丰度有所上升,底栖种 *A. guttata/rectangula* (约 $4.8\% \pm 1.3\%$ ) 和 *C. sphaericus* (约 $3.2\% \pm 1.0\%$ ) 相对丰度再次上升,其他底栖枝角类如 *A. intermedia*、*G. testudinaria* 和晶莹仙达溞(*Sida crystallina*) 相对丰度也有较明显上升. 该组合带底栖枝角类相对丰度和枝角类相对丰度PCA1得分上升,枝角

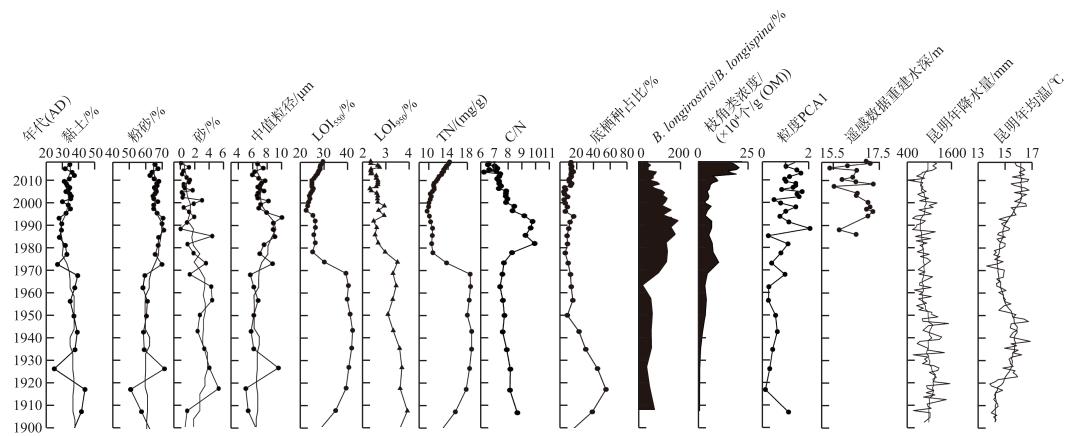


图5 近百年来沉积物理化多指标(粒度、烧失量、总氮含量、C/N比)和枝角类群落(底栖种占比、象鼻溞两个物种丰度比值、浓度)变化的地层图,以及与遥感数据重建水深和昆明降水、温度监测记录的对比

Fig.5 The stratigraphic profile showing sedimentary grain sizes, loss-on-ignition contents (LOI<sub>550</sub> and LOI<sub>950</sub>), total nitrogen (TN), C:N ratio, cladoceran community proxies (benthic taxa percentage, ratio between two *Bosmina* species and total abundance), as well as water depth inferred from remote sensing data and monitored precipitation and temperature data derived from Kunming Station since the last century

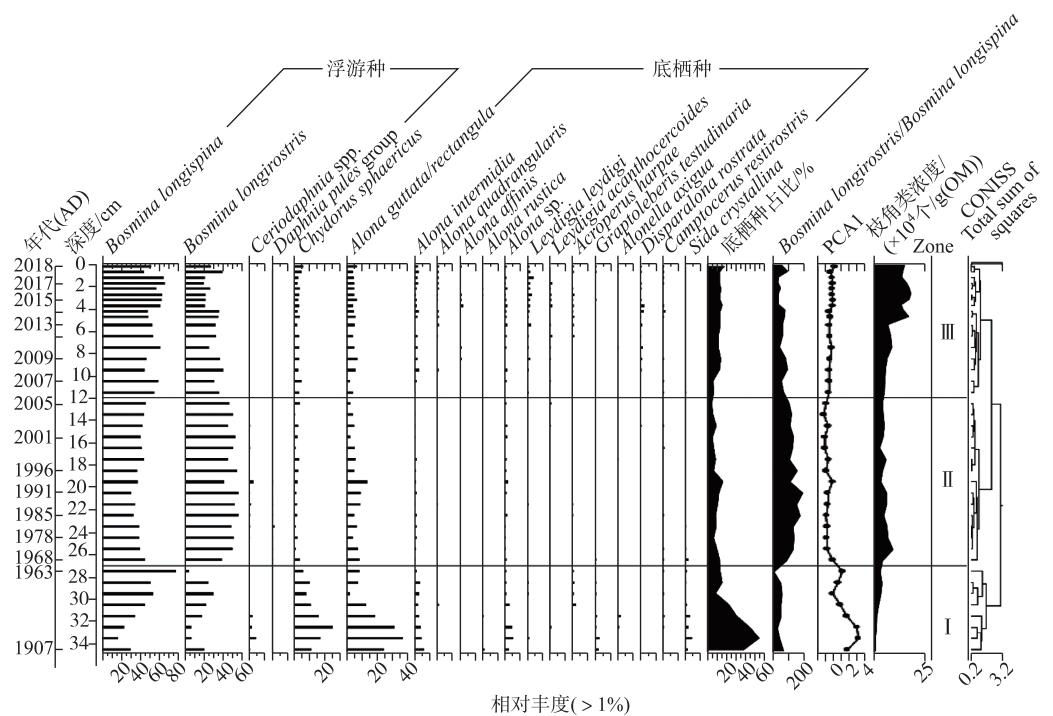


图6 云龙天池钻孔中主要枝角类属种(>1%)的群落组合、PCA1得分以及枝角类浓度变化

Fig.6 The stratigraphic profile showing cladoceran assemblage composition of dominant taxa (>1%), PCA1 scores and total concentration in Lake Tianchi in Yunlong County

类浓度达到峰值(平均 136645 个/g(OM)).

## 2.6 枝角类个体大小变化历史重建

近百年来,象鼻溞 *B. longispina* 和 *B. longirostris* 是云龙天池枝角类的优势种。两个浮游物种的触角长以及象鼻溞的壳长和壳刺长结果显示(图 7),自 1969 年鱼类引入以后,枝角类触角长、壳长以及壳刺长整体呈现较明显下降趋势。其中,*B. longispina* 的触角长从 1969 年以前的  $(103.6 \pm 12.6) \mu\text{m}$  减小到  $(79.8 \pm 16.4) \mu\text{m}$  ( $t$  检验,  $P < 0.001$ ),*B. longirostris* 的触角长从  $(69.6 \pm 7.9) \mu\text{m}$  减小到  $(57.6 \pm 10.9) \mu\text{m}$  ( $t$  检验,  $P < 0.001$ ),象鼻溞壳长也从  $(255.7 \pm 36.7) \mu\text{m}$  减小到  $(218.4 \pm 18.4) \mu\text{m}$  ( $t$  检验,  $P < 0.001$ ),指示了象鼻溞的个体显著减小;但象鼻溞的壳刺长没有出现显著变化。

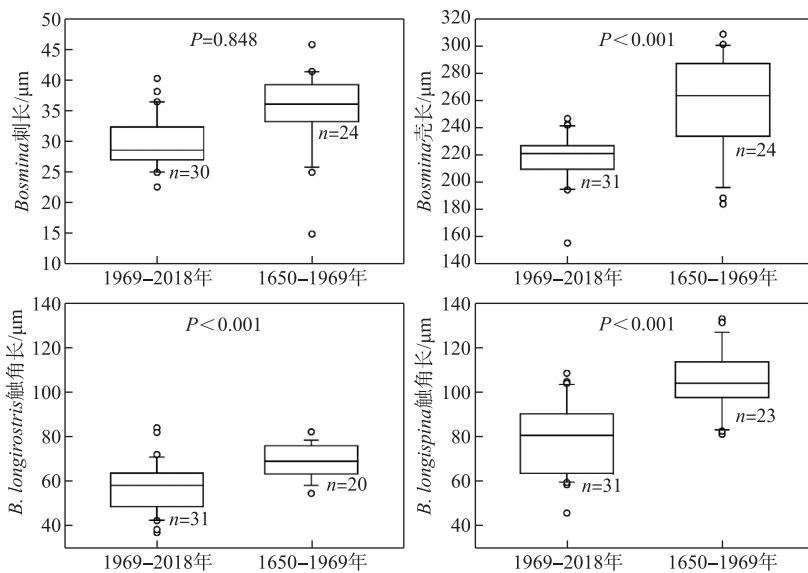


图 7 云龙天池 1969 年鱼类引入前后两个阶段上象鼻溞个体大小变化的箱线图及显著性检验结果

Fig.7 Box plots showing the body size changes of *Bosmina* during the two periods before and after fish introduction in 1969, as well as the  $t$ -test results for Lake Tianchi in Yunlong County

## 2.7 主要环境压力及驱动强度识别

PCA 结果(图 8)显示主轴 1 解释了枝角类群落变化的 45.9%, 主轴 2 解释了枝角类群落变化的 25.2%。零模型检验识别出具有统计学意义的有两个主轴显著。PCA 主轴 1 正半轴方向以 *A. guttata/rectangula*、*A. intermedia*、*G. testudinaria* 等底栖种为主,而负半轴方向以浮游种 *B. longispina* 和 *B. longirostris* 为主。PCA 主轴 2 负半轴方向主要是小个体、偏好富营养的 *B. longirostris*,而正半轴方向主要是大个体、喜好贫营养的 *B. longispina*。从枝角类的分布特征和生态习性来看,可以初步判断出 PCA 主轴 1 可能指示了与湖泊水深相关的环境梯度,PCA 主轴 2 可能指示了与枝角类个体大小或者湖泊营养水平相关的环境梯度。

由图 9 可以看出,大理年降水量与湖泊水深呈显著正相关( $r = 0.55, P < 0.01$ ),湖泊水深与中值粒径呈显著正相关( $r = 0.62, P < 0.05$ ),大理年降水量与底栖枝角类占比呈显著负相关( $r = -0.89, P < 0.001$ ),说明流域降水影响湖泊水深,进而对枝角类群落产生影响,同时水深的变化也显著影响湖泊的粒度。枝角类群落 PCA1 得分与中值粒径呈显著负相关( $r = -0.43, P < 0.01$ ),PCA2 得分与 TN 含量呈显著正相关( $r = 0.39, P < 0.05$ ),说明驱动云龙天池枝角类群落变化的主要环境因子包括湖泊水深和水体营养水平。

为了识别影响枝角类群落变化的主要环境梯度及其驱动强度,将主要环境因子分组进行了方差分析(图 10)。由图 9 可以看出,中值粒径与水深呈显著相关( $r = 0.62, P < 0.05$ ),可以用粒度指标指示湖泊水位变化,另外,用 TN 和 LOI<sub>550</sub> 反映水体营养水平,将昆明的气温和降水作为气候变化的代用指标。1962 年前后枝角类群落结构发生明显变化(图 6),指示湖泊水位变化的粒度指标也明显变化(图 5),可能是水文调控后湖

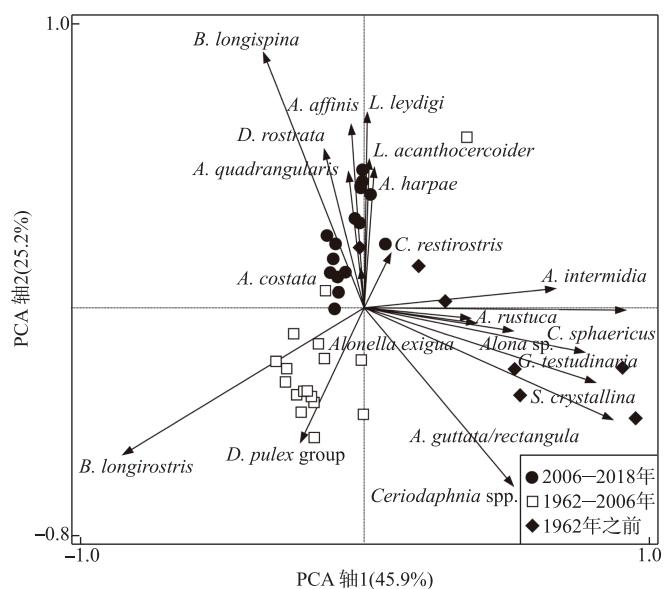


图8 云龙天池沉积物枝角类群落PCA双序图  
Fig.8 PCA biplot for dominant Cladocera taxa of Lake Tianchi in Yunlong County

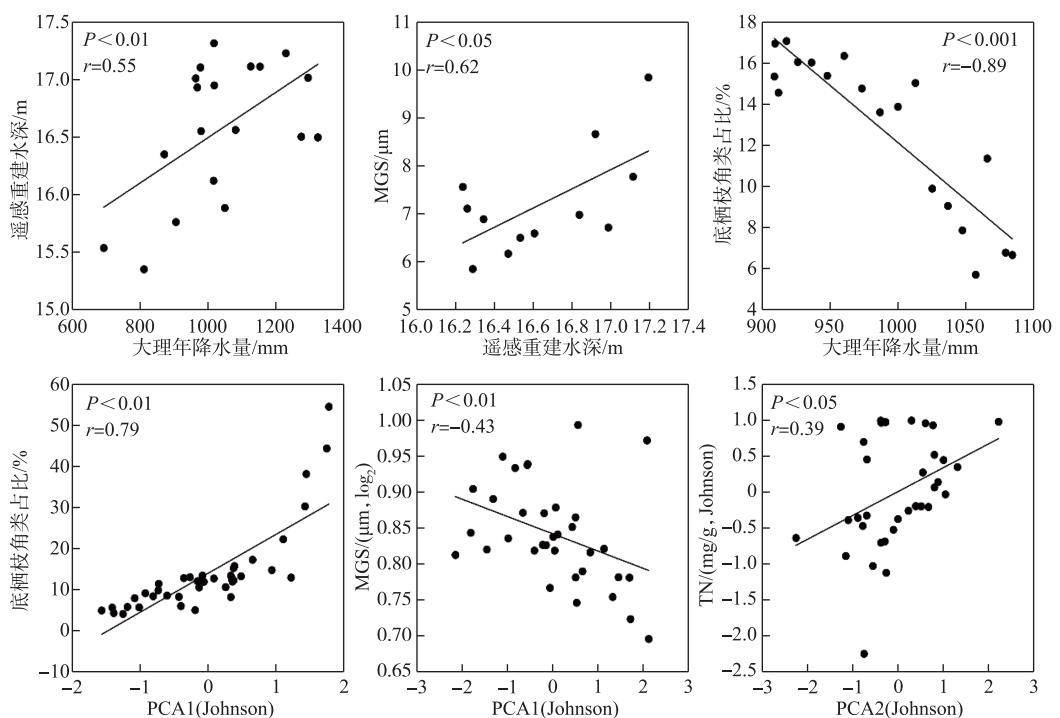


图9 重建水深、粒度、气候指标与枝角类群落指标(底栖枝角类占比和群落PCA得分)的相关分析  
Fig.9 Scatter plots showing the correlation analyses on the relationships between cladoceran community structure (benthic taxa percentage and cladoceran community PCA scores) and water depth, grain size and climate factors

泊水位发生明显变化导致的,因此我们将1900—2018年和1962—2018年期间的主要环境因子分组进行方差分析。结果显示,近百年来影响枝角类群落变化的环境梯度是营养水平、湖泊水深和气候变化,其中营养水平指标独立解释了枝角类组合的16.13%;粒度指示的湖泊水深梯度独立解释了枝角类组合的3.44%;气候变化指标独立解释了枝角类组合的0.48%。湖泊水深与营养水平指标的共同作用解释了枝角类组合变化的20.24%,粒度指示的湖泊水深、营养水平、气候变化三者共同作用解释了枝角类组合变化的5.27%(图10a)。1962年水文调控以来,营养水平指标对群落变化的驱动强度显著增加,独立解释了枝角类组合的21.54%,气候变化独立解释了枝角类组合的1.22%,粒度指示的湖泊水深和营养水平的相互作用解释了枝角类组合的17.11%,而气候变化与营养水平及湖泊水位的相互作用分别仅解释了枝角类群落变化的1.64%和1.35%(图10b)。

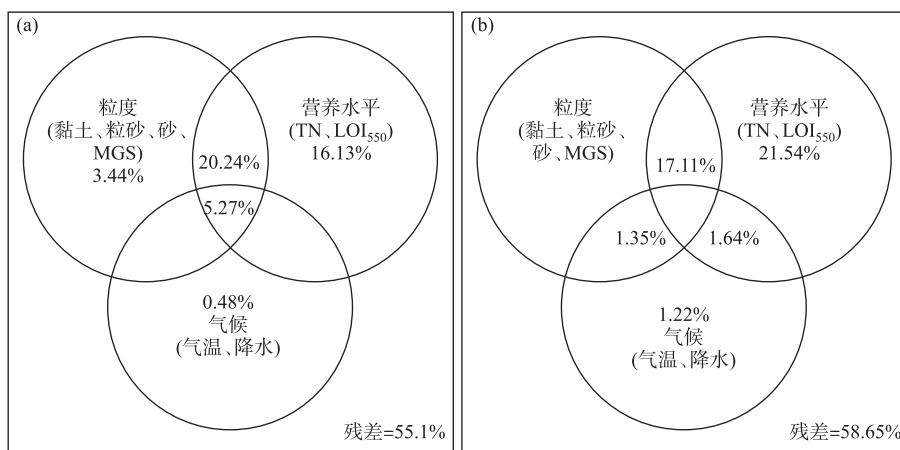


图10 方差分解结果显示1900—2018年(a)和1962—2018年(b)  
期间驱动枝角类变化的主要环境梯度及其驱动强度(方差解释百分比)

Fig.10 Variance partitioning results for the time windows of 1900–2018 AD (a) and 1962–2018 AD (b)  
showing the main environmental gradient and its driving intensity  
(variance explained, %) for Cladocera changes

### 3 讨论

沉积物多指标记录揭示了近100年云龙天池的湖泊环境变化历史。湖泊水位经历了自然时期的低水位、水文调控时期的上升和近期水位略有下降的过程,伴随着湖泊沿岸带生境以及湖泊有机质含量的明显变化,枝角类群落也发生了明显变化,底栖种和浮游种交替占优。此外,1969年鱼类引入以来枝角类(象鼻溞)个体的显著减小也指示了鱼类捕食的长期影响。

#### 3.1 云龙天池水位波动对湖泊环境的影响

沉积物粒度是反映水位波动、水动力变化的重要代用指标<sup>[35]</sup>。有研究表明,沉积物粒度与水深存在很强的相关性<sup>[36]</sup>,沉积物钻孔的粒度组分可以定量重建湖泊水位的变化<sup>[37]</sup>。如王教元等对滇西北地区海西海的研究发现,沉积物黏土组分与湖泊水深有较好的相关性,黏土含量较高时往往指示湖泊处于低水位<sup>[19]</sup>。云龙天池流域降水量与湖泊水深呈显著正相关( $r=0.55, P<0.01$ ),湖泊水深与沉积物中值粒径也呈显著正相关( $r=0.62, P<0.05$ ),云龙天池沉积物中值粒径的变化可以很好地反映湖泊水位的变化,与已有研究结论一致。如韩艳等对老君山天才湖的研究表明,人类活动较弱的高山湖泊中沉积物粒度粗细代表了区域降水的强弱,当湖区降水强度大、水动力较强时,湖内的细颗粒物质可能因较快的换水周期而流出,而粗粒物质因较重而迅速沉降下来<sup>[38]</sup>。1962年以前,云龙天池沉积物粒度各组分相对稳定,黏土含量高、粉砂和砂含量低,可能反映这一时期湖泊水位较低。1962—2006年阶段,黏土、砂含量显著下降,中值粒径先增大而后减

小,推测水文调控后云龙天池湖泊水位显著上升。研究表明,水文调控(筑坝)过程中,人类干扰往往导致湖泊水动力增强、沉积物粒径增大<sup>[39]</sup>,而筑坝完成后湖泊水位趋于稳定,水动力减弱,沉积物粒径会减小<sup>[10]</sup>。2006年至今,较明显下降的砂和中值粒径指示这一时期湖泊水位有所下降但整体处于较高水位,与遥感数据反映的湖泊面积与水位变化特征一致。

沉积物碳酸盐含量可有效地反映湖泊水位变化和流域环境的干湿变化,通常作为天然的雨量计应用于许多湖泊研究中<sup>[40]</sup>。已有研究表明,在浅水处由于温度较高,利于碳酸盐的沉积,碳酸盐含量的剧增,碎屑碳酸盐增加,往往指示湖水矿化度增大,湖泊水深变浅,湖区降水偏少<sup>[40]</sup>。1962年以前,云龙天池 LOI<sub>950</sub> 含量较高,可能由于该时期湖泊水位较低、区域温度相对较高,有利于碳酸盐矿化和沉淀,导致该阶段湖泊 LOI<sub>950</sub> 显著增加。在 1962—2006 阶段,由于湖泊水位不断上升,同时该时期区域温度有所下降,碳酸盐矿化度下降,加上水位上升产生的稀释效应,导致该阶段湖泊 LOI<sub>950</sub> 有所减少。2006 年至今,该时期湖泊水位有所下降,但整体保持较高水位,同期湖泊 LOI<sub>950</sub> 持续减少。

### 3.2 水位变化对湖泊沿岸带生境和营养水平的影响

湖泊中有机质主要由外源和内源组成,内源有机质主要包括湖泊内的浮游生物和大型水生植物,而外源有机质则主要包括陆源碎屑和土壤有机质<sup>[41]</sup>。朱广伟等对滇东南地区异龙湖的研究显示,天然湖泊沉积物中大部分有机质(大于 90%)来自内源沉积<sup>[42]</sup>。云龙天池流域内森林覆盖率较高,且 Jiang 等对云龙天池的孢粉分析结果显示,近千年未云龙天池流域植被没有明显变化<sup>[43]</sup>。近百年来,云龙天池 C/N 比值均低于 10(图 5),由此推测内源有机质的变化对湖泊有机质埋藏量和营养水平的影响更大。湖泊水深的变化显著影响湖泊沿岸带的范围和占全湖面积的比例<sup>[3]</sup>,进而影响湖泊的有机质埋藏量和营养水平<sup>[44]</sup>。

1962 年以前,云龙天池沉积物 TN 和 LOI<sub>550</sub> 含量较高。粒度分析结果指示这一时期云龙天池处于低水位,沿岸带范围的增加可以促进水生植物生长,引起湖泊总有机质含量的上升。1962—2006 年阶段,云龙天池 TN 和 LOI<sub>550</sub> 显著下降。该阶段流域温度增加,湖泊水位显著上升,湖泊发生分层,水体上下层更加稳定,导致有机质浓度显著下降。粒度分析结果指示这一时期云龙天池水位出现明显上升,在 1960s 水文调控后随着水深的不断增加并超过一定阈值(如水深 5 m 左右;图 4)后,沿岸带面积占全湖的比例下降,水生植物分布减少,进而导致 TN 和 LOI<sub>550</sub> 含量出现明显下降。此外,部分研究表明流域降水的变化可显著影响湖泊水位,进而影响粒度组分<sup>[37]</sup>。该阶段沉积通量显著上升,输入湖泊的颗粒物质显著增多,也导致有机质浓度相对下降。2006 年至今,TN 和 LOI<sub>550</sub> 含量再次上升,可能与这一时期云龙天池作为水源地,湖泊水位下降,沿岸带范围增加促进水生植物生长,从而引起湖泊有机质含量上升有关。

### 3.3 枝角类群落对环境变化的响应模式

近 100 年云龙天池枝角类群落呈现“底栖—浮游—底栖略有增长”的演化模式,指示了湖泊水位“低水位—水位上升—水位略有下降”的变化过程,这与粒度组成变化反映的水位变化过程一致。图 9 结果也显示 PCA1 与底栖枝角类占比呈显著正相关( $r=0.79, P<0.001$ ),PCA1 与中值粒径呈显著负相关( $r=-0.43, P<0.01$ ),说明云龙天池枝角类群落变化主要受湖泊水深变化的长期影响。另外,PCA2 与 TN 含量呈显著正相关( $r=0.39, P<0.05$ ),说明营养水平对云龙天池枝角类群落的变化也产生了一定影响。

1962 年以前,底栖枝角类 *A. guttata/rectangula* 和兼浮游种 *C. sphaericus* 所占比例远高于浮游枝角类。浮游枝角类主要集中在深水区,而底栖枝角类主要分布在浅水区<sup>[45]</sup>。*A. guttata/rectangula*、*A. intermedia* 等底栖种常分布在浅水区,受沿岸带栖息地变化影响明显<sup>[46]</sup>,这些枝角类通过刮食沉水植物或基质上的碎屑生活,如 *A. guttata/rectangula* 喜栖息在富含泥炭藓和泥质植被基质中<sup>[47]</sup>。*C. sphaericus* 则是一个广布种,在深水区和沿岸带浅水区都普遍存在<sup>[48]</sup>。由此推测 1962 年以前云龙天池较低的水位导致沿岸带浅水区面积比例较高,沿岸带水生植被发育较好,促进了底栖枝角类的生长分布。1962—2006 年阶段,浮游种象鼻溞相对丰度显著增加,底栖种和兼浮游种 *C. sphaericus* 相对丰度显著减少,指示了湖泊水位有较明显上升。象鼻溞是典型的浮游种,主要分布在深水区,一些研究显示 *B. longirostris* 在深水区也具有较高的相对丰度<sup>[49]</sup>。如 O'Brien 等对阿拉斯加北极 104 个湖泊研究表明,*B. longirostris* 通常在深水区具有较高的相对丰度<sup>[50]</sup>。但 Korhola 等对芬兰南部一小型湖泊的研究显示 *B. longispina* 可作为优势种出现在植被丰富的浅水区<sup>[51]</sup>。推测 1962—2006 年时期高水位引起深水层中的透光度降低,导致大型沉水植物覆盖度减少甚至丧失<sup>[52]</sup>,进而限

制了底栖种的生长分布。该时期, *B. longirostris/B. longispina* 比值显著上升, 相关分析结果显示 *B. longirostris/B. longispina* 比值与 TN 和 LOI<sub>550</sub> 含量的变化无显著相关性, 因此我们推测 *B. longirostris/B. longispina* 比值的上升可能主要不是由营养水平变化驱动的, 而是由于该时期湖泊水位上升, 沿岸带分布区减少, 为 *B. longispina* 提供的避难所减少, 鱼类捕食压力上升。2006 年以来, 浮游种 *B. longispina* 和底栖种如 *Alona affinis*、*L. acanthocercoides* 和 *D. rostrata* 的相对丰度略有上升, 而 *B. longirostris* 的相对丰度明显下降, 可能与 2004 年云龙天池作为水源地, 以及 2009—2013 年期间云南大旱导致的湖泊水位有所下降有关(图 2)。2000 年以来枝角类群落 PCA1 与底栖种占比呈显著正相关( $r=0.79, P<0.001$ ), 而大理年降水量与底栖种占比呈显著负相关( $r=0.89, P<0.001$ ), 说明流域降水量的变化显著影响湖泊水位的变化, 进而影响沿岸带的分布, 改变枝角类的群落。2006 年以来 *B. longispina* 的相对丰度明显增加, 但相关分析结果显示 *B. longispina* 以及 *B. longirostris* 相对丰度与 TN 和 LOI 含量无显著相关性, 我们推测 2006 年以来湖泊水位变化可能对 *B. longispina* 和 *B. longirostris* 的影响更大, 掩盖了营养水平变化的影响。即 2006 年以来, 随着云龙天池水位有所下降, 沿岸带分布区相应增加, 为 *B. longispina* 提供避难所, 进而使 *B. longispina* 的相对丰度上升, *B. longirostris/B. longispina* 有所下降。

方差分解结果(图 10)显示, 近百年来湖泊水深、营养水平和气候变化三者的协同作用对枝角类群落的构建影响较为明显。近百年来, 除了湖泊水位, 营养水平的变化独立解释了枝角类群落构建的 16.13% (图 10a)。云龙天池枝角类群落 PCA2 与 TN 含量呈显著正相关( $r=0.39, P<0.05$ ), 说明营养水平也显著影响了枝角类群落。氮、磷等营养盐的升高会促进藻类生长, 进而会影响枝角类的相对丰度<sup>[53]</sup>, 最终引起湖泊枝角类群落结构变化和生物量增加<sup>[54]</sup>。1960s 水文调控以来(图 10b), 营养水平变化独立解释的量显著增加。统计分析表明 *B. longirostris* 的相对丰度和 TN 通量呈显著正相关( $r=0.38, P<0.05$ )。虽然 1962—2006 年间 TN 含量下降, 但该时期云龙天池有机质通量显著上升。同时, 水文调控对营养盐的拦截以及水位上升、气候变暖也会对湖泊水体营养盐具有一定的滞留作用, 进而影响枝角类群落。另外, 深水湖泊的水位变化可能通过其他环境梯度对生物群落产生一定的驱动作用。水位上升以及气候变暖形成的热力分层使得湖泊营养水平上升, 导致喜好富营养水平的 *B. longirostris* 相对丰度显著增加。气候变化导致的持续升温会显著影响湖库水体的营养盐浓度和营养状况<sup>[55]</sup>。2006 年以来, TN 通量的降低和湖泊水位的下降可能共同引起 *B. longirostris* 丰度的明显下降。

近百年来枝角类浓度有较明显上升, 可能与营养物质不断累积有关。2006 年以前, 枝角类浓度与 TN 通量呈显著正相关( $r=0.49, P<0.05$ ), 2006 年以来湖泊沉积通量有较明显下降, 但沉积物 TN 和 LOI<sub>550</sub> 含量都有明显上升, 而且 2018 年以来的水质调查结果相比 2003 年也显示了湖泊营养盐指标的上升, 指示这一时期湖泊营养水平有较明显上升。图 5 结果显示, 2006 年以来湖泊的 C/N 明显下降, 指示内源生产增加, 藻类生物量上升, 推测营养水平的上升促进了初级生产者(硅藻)的增加, 进而导致枝角类生产量出现明显上升。

#### 3.4 枝角类个体大小对人类活动的响应模式

象鼻溞的触角和壳刺长度变化可以反映其个体大小的变化过程<sup>[56]</sup>。1969 年云龙天池引入鱼类后, 沉积物中象鼻溞个体出现显著减小, 推测可能是由于鱼类的捕食压力(下行效应)增大所致。大量研究表明鱼类的选择性捕食会造成象鼻溞个体减小<sup>[12,57]</sup>。如 Kerfoot 对华盛顿湖的研究发现, 当鱼类捕食增加时, 浮游动物个体会减小; 若鱼类捕食减弱, 大个体的浮游动物就会占优<sup>[11]</sup>。另外, 卢慧斌等对抚仙湖和滇池象鼻溞个体形态的研究也发现, 随着银鱼的引入, 象鼻溞生物量、壳长以及触角长度都显著减小<sup>[16]</sup>。Liu 等对抚仙湖的研究结果显示, 1980s 中期, 在“四大家鱼”引入后, *Bosmina* spp. 和 *B. longirostris* 的绝对丰度显著下降<sup>[58]</sup>; 滇池在 1950s 末—1980s 初引入银鱼后, 大型浮游枝角类 *Daphnia* 休眠卵的长度也显著变小<sup>[17]</sup>。另外, 湖泊水深变化还可以通过影响沿岸带生境, 从而间接影响浮游动物个体大小。沿岸带水生植物可为枝角类提供躲避鱼类和无脊椎动物捕食的避难所, 但随着湖泊水深的增加, 沿岸带生境减少, 水生植被覆盖度和生物量减少, 可能鱼类的捕食压力会逐渐增强<sup>[59]</sup>。在云龙天池引入鱼类的同时, 湖泊水位也在不断上升, 其叠加效应可能共同导致了两种象鼻溞的个体大小都出现明显下降。

此外, 无脊椎动物也会捕食小个体枝角类(如 *B. longirostris*), 在无脊椎动物的捕食压力下, *B. longirostris* 触角、壳刺会变长以躲避捕食。但无脊椎动物同时也会受到食浮游动物鱼类捕食的直接影响<sup>[57]</sup>, 如食浮游

动物鱼类对桡足类的捕食可以降低桡足类对象鼻溞的捕食压力,从而使象鼻溞个体出现明显的变大趋势<sup>[60]</sup>.由此推测,1969年云龙天池鱼类引入以来小个体 *B. longirostris* 的触角长度出现明显减小,也可能是食浮游动物鱼类对无脊椎动物的捕食增强导致无脊椎动物减少,进而减弱了无脊椎动物对小个体 *B. longirostris* 的捕食.可见,在湖泊水位不断上升的背景下,象鼻溞的个体形态容易受到下行效应(捕食)的影响,可以敏感地反映鱼类引入和湖泊水位调控对湖泊生物群落结构及个体形态的驱动作用和叠加效应.

## 4 结论

过去100年来云龙天池受水文调控影响经历了明显的水位波动.1962年以前水位较低,1950s起开始的筑坝导致了水位上升并总体维持高水位状态,而2006年至今湖泊水位有所下降.1960s以来,尤其是2000年以来,湖泊水库化导致云龙天池水动力总体减弱,营养水平出现了上升趋势.水位波动影响了沿岸带栖息地分布和水生植物生长,进而影响了湖泊营养水平,高水位时有机质和碳酸盐含量明显减少,低水位时出现相反变化趋势.枝角类群落变化受水位波动影响明显,呈现“底栖种—浮游种”的转变模式,低水位时以底栖种和兼浮游种 *C. sphaericus* 占优,而高水位时底栖种明显减少、浮游种占优.此外,营养水平也对枝角类群落结构变化产生较显著影响,沉积物有机质通量上升时, *B. longirostris* 相对丰度和枝角类浓度都明显上升.1969年鱼类引入后引起的下行效应和对底栖无脊椎动物的捕食,导致枝角类象鼻溞的个体大小(触角长度、壳刺长和壳长)均出现明显减小趋势.因此,气候变化背景下人类活动增强导致的水位波动和鱼类引入显著改变了云龙天池的水环境特征和枝角类群落的构建.

致谢:感谢云南云龙天池国家级自然保护区管护局提供的鱼类资料和在野外采样过程中给予的协助.

## 5 参考文献

- [ 1 ] Poff NL, Olden JD, Merritt DM et al. Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, **104**(14): 5732-5737. DOI: 10.1073/pnas.0609812104.
- [ 2 ] Döll P, Fiedler K, Zhang J. Global-scale analysis of river flow alterations due to water withdrawals and reservoirs. *Hydrology and Earth System Sciences*, 2009, **13**(12): 2413-2432. DOI: 10.5194/hess-13-2413-2009.
- [ 3 ] Hulme PE. Adapting to climate change: Is there scope for ecological management in the face of a global threat?. *Journal of Applied Ecology*, 2005, **42**(5): 784-794. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2005.01082.x.
- [ 4 ] Vadeboncoeur Y, Steinman AD. Periphyton function in lake ecosystems. *The Scientific World Journal*, 2002, **2**: 1449-1468. DOI: 10.1100/tsw.2002.294.
- [ 5 ] Barnett AJ, Finlay K, Beisner BE. Functional diversity of crustacean zooplankton communities: Towards a trait-based classification. *Freshwater Biology*, 2007, **52**(5): 796-813. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2007.01733.x.
- [ 6 ] Beklioglu M, Romo S, Kagalou I et al. State of the art in the functioning of shallow Mediterranean lakes: Workshop conclusions. *Hydrobiologia*, 2007, **584**(1): 317-326. DOI: 10.1007/s10750-007-0577-x.
- [ 7 ] Baumgärtner D, Mörtl M, Rothhaupt KO. Effects of water-depth and water-level fluctuations on the macroinvertebrate community structure in the littoral zone of Lake Constance. *Hydrobiologia*, 2008, **613**(1): 97-107. DOI: 10.1007/s10750-008-9475-0.
- [ 8 ] Richter BD, Braun DP, Mendelson MA et al. Threats to imperiled freshwater fauna. *Conservation Biology*, 1997, **11**(5): 1081-1093. DOI: 10.1046/j.1523-1739.1997.96236.x.
- [ 9 ] Wang JY. Spatio-temporal patterns of hydrological regulation and ecological responses of lakes in northwest Yunnan [ Dissertation]. Kunming: Yunnan Normal University, 2019. [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.]
- [ 10 ] Han QH, Chen XL, Chen GJ et al. Long-term succession of diatom community under hydro-climatic fluctuations in Taiping Reservoir, Yunnan Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, **32**(2): 661-671. DOI: 10.13287/j.1001-9332.202102.016. [韩桥华, 陈小林, 陈光杰等. 水文气候波动下云南太平水库硅藻群落演替的长期特征. 应用生态学报, 2021, **32**(2): 661-671.]
- [ 11 ] Kerfoot WC. Competition in cladoceran communities: The cost of evolving defenses against copepod predation. *Ecology*,

- 1977, **58**(2) : 303-313. DOI: 10.2307/1935605.
- [12] Kerfoot WC. Long-term replacement cycles in cladoceran communities: A history of predation. *Ecology*, 1981, **62**(1) : 216-233. DOI: 10.2307/1936683.
- [13] Korosi JB, Kurek J, Smol JP. A review on utilizing *Bosmina* size structure archived in lake sediments to infer historic shifts in predation regimes. *Journal of Plankton Research*, 2013, **35**(2) : 444-460. DOI: 10.1093/plankt/fbt007.
- [14] Jeppesen E, Søndergaard M, Jensen JP et al. Cascading trophic interactions from fish to bacteria and nutrients after reduced sewage loading: An 18-year study of a shallow hypertrophic lake. *Ecosystems*, 1998, **1**(3) : 250-267. DOI: 10.1007/s100219900020.
- [15] Wang DD, Kong LY, Wang JY et al. Spatiotemporal patterns of cladoceran community responses to water level variation in Haixi Lake, southwest China. *Inland Waters*, 2020, **10**(2) : 267-282. DOI: 10.1080/20442041.2019.1672483.
- [16] Lu HB, Chen GJ, Chen XL et al. The long-term effects of bottom-up and top-down forcing on zooplankton: An example from sedimentary bosminid records of Lake Dianchi and Lake Fuxian. *J Lake Sci*, 2015, **27**(1) : 67-75. DOI: 10.18307/2015.0109. [卢慧斌, 陈光杰, 陈小林等. 上行与下行效应对浮游动物的长期影响评价——以滇池与抚仙湖沉积物象鼻溞(*Bosmina*)为例. 湖泊科学, 2015, **27**(1) : 67-75.]
- [17] Liu GM, Liu ZW, Chen FZ et al. Response of the cladoceran community to eutrophication, fish introductions and degradation of the macrophyte vegetation in Lake Dianchi, a large, shallow plateau lake in southwestern China. *Limnology*, 2013, **14**(2) : 159-166. DOI: 10.1007/s10201-012-0391-7.
- [18] Liu GM, Liu ZW, Gu BH et al. How important are trophic state, macrophyte and fish population effects on cladoceran community? A study in Lake Erhai. *Hydrobiologia*, 2014, **736**(1) : 189-204. DOI: 10.1007/s10750-014-1906-5.
- [19] Wang JY, Chen GJ, Kang WG et al. Impoundment intensity determines temporal patterns of hydrological fluctuation, carbon cycling and algal succession in a dammed lake of Southwest China. *Water Research*, 2019, **148** : 162-175. DOI: 10.1016/j.watres.2018.10.032.
- [20] Zou YF, Yan Y, Zhang JY et al. The relationship between water depth and diatom biodiversity of Yunlong Lake, Yunnan Province. *Quaternary Sciences*, 2015, **35**(4) : 988-996. [邹亚菲, 严遥, 张校杨等. 云龙天池湖泊水深与硅藻生物多样性的关系. 第四纪研究, 2015, **35**(4) : 988-996.]
- [21] 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.
- [22] Li ZQ ed. County history of Dali Bai autonomous prefecture. Kunming: Yunnan people's Publishing House, 1992. [李仲铨. 大理白族自治州志. 昆明: 云南人民出版社, 1992.]
- [23] Yang ZH ed. County annals of Yunlong. Beijing: Agricultural Press, 1992. [杨宗汉. 云龙县志. 北京: 农业出版社, 1992.]
- [24] Chen SY, Wang SM, Chen YY et al. Vertical distribution and chronological implication of  $^{210}\text{Pb}$  and  $^{137}\text{Cs}$  in sediments of Dongping Lake, Shandong Province. *Quaternary Sciences*, 2009, **29**(5) : 981-987. DOI: 10.1016/S1874-8651(10)60080-4. [陈诗越, 王苏民, 陈影影等. 东平湖沉积物  $^{210}\text{Pb}$ 、 $^{137}\text{Cs}$  垂直分布及年代学意义. 第四纪研究, 2009, **29**(5) : 981-987.]
- [25] 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.
- [26] Wang XY, Wu L, Zhang GS et al. Characteristics and environmental significance of magnetic susceptibility and grain size of lake sediments since Holocene in Chaohu Lake, Anhui Province. *Scientia Geographica Sinica*, 2008, **28**(4) : 548-553. [王心源, 吴立, 张广胜等. 安徽巢湖全新世湖泊沉积物磁化率与粒度组合的变化特征及其环境意义. 地理科学, 2008, **28**(4) : 548-553.]
- [27] Szeroczyńska K, Sarmaja-Korjonen K eds. Atlas of subfossil Cladocera from central and northern Europe. Friends of the Lower Vistula Society, 2007.
- [28] Zhang XB, Long Y, Wen AB et al. Problems in  $^{137}\text{Cs}$  and  $^{210}\text{Pb}$  dating of lake sediments in China. *Quaternary Research*, 2012, **32**(3) : 430-440. [张信宝, 龙翼, 文安邦等. 中国湖泊沉积物  $^{137}\text{Cs}$  和  $^{210}\text{Pb}$  断代的一些问题. 第四纪研究, 2012, **32**(3) : 430-440.]

- [29] Fan XH, Shen CM, Ren BB *et al.* The temporal and spatial distribution of multiyear drought events in Yunnan during the last half-century. *Journal of Yunan Normal University: Natural Sciences Edition*, 2016, **36**(1): 71-78. DOI: 10.7699/j.ynnu.ns-2016-014. [范晓红, 沈才明, 任宾宾等. 近半个世纪云南持续数年干旱事件时空分布. 云南师范大学学报: 自然科学版, 2016, **36**(1): 71-78.]
- [30] Sichangi AW, Makokha GO. Monitoring water depth, surface area and volume changes in Lake Victoria: Integrating the bathymetry map and remote sensing data during 1993–2016. *Modeling Earth Systems and Environment*, 2017, **3**(2): 533-538. DOI: 10.1007/s40808-017-0311-2.
- [31] Kalff J, Gu BH, Liu ZW *et al* eds. Limnology: Inland aquatic ecosystems. Beijing: Higher Education Press, 2011. [Kalff J, 古滨河, 刘正文等. 湖沼学——内陆水生生态系统. 北京: 高等教育出版社, 2011.]
- [32] Xiang XF, Lan B, Yang JY *et al.* The characters of *Cladophora* community in the littoral zone of Lake Erhai. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2011, **35**(6): 1049-1055. DOI: 10.3724/SP.J.1035.2011.01049. [向贤芬, 兰波, 杨娇艳等. 洱海沿岸带刚毛藻群落的特性分析. 水生生物学报, 2011, **35**(6): 1049-1055.]
- [33] Chu ZS, Ye BB, Tian GP *et al.* Spatial distribution characteristics and estimation of submerged plant biomass in Lake Erhai. *Research of Environmental Sciences*, 2014, **27**(1): 1-5. [储昭升, 叶碧碧, 田桂平等. 洱海沉水植物空间分布及生物量估算. 环境科学研究, 2014, **27**(1): 1-5.]
- [34] Hellsten S, Riihimäki J. Effects of lake water level regulation on the dynamics of littoral vegetation in northern Finland. *Hydrobiologia*, 1996, **340**(1/2/3): 85-92. DOI: 10.1007/BF00012738.
- [35] Sun QL, Zhou J, Xiao JL. Grain-size characteristics of lake Daihai sediments and its paleoenvironment significance. *Marine Geology & Quaternary Geology*, 2001, **21**(1): 93-95. [孙千里, 周杰, 肖举乐. 岱海沉积物粒度特征及其古环境意义. 海洋地质与第四纪地质, 2001, **21**(1): 93-95.]
- [36] Punning JM, Terasmaa J, Vaasma T. The impact of lake-level fluctuations on the sediment composition. *Water, Air, & Soil Pollution: Focus*, 2006, **6**(5/6): 515-521. DOI: 10.1007/s11267-006-9035-4.
- [37] Xiao JL, Chang ZG, Si B *et al.* Partitioning of the grain-size components of Dali Lake core sediments: Evidence for lake-level changes during the Holocene. *Journal of Paleolimnology*, 2009, **42**(2): 249-260. DOI: 10.1007/s10933-008-9274-7.
- [38] Han Y, Xiao XY, Yang XD *et al.* The grain-size characteristics of Tiancai Lake in northwestern of Yunnan Province and paleo-precipitation history during the Holocene. *Quaternary Sciences*, 2011, **31**(6): 999-1010. [韩艳, 肖霞云, 羊向东等. 全新世以来滇西北地区天才湖粒度特征及古降水. 第四纪研究, 2011, **31**(6): 999-1010.]
- [39] Kang WG, Chen GJ, Wang JY *et al.* Identification of the long-term patterns of catchment development and diatom community changes in Xihu Lake, Dali, Yunnan, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, **28**(3): 1001-1012. DOI: 10.13287/j.1001-9332.201703.040. [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. 应用生态学报, 2017, **28**(3): 1001-1012.]
- [40] Cao JT, Xu AX, Wang SM *et al.* Carbonate content record of climate and environment changes from laustrine core in Daihai Lake, Inner Mongolia. *Transaction of Oceanology and Limnology*, 1999, (4): 21-26. [曹建廷, 徐爱霞, 王苏民等. 内蒙岱海湖岩芯碳酸盐含量变化与气候环境演化. 海洋湖沼通报, 1999, (4): 21-26.]
- [41] Meyers PA. Organic geochemical proxies of paleoceanographic, paleolimnologic, and paleoclimatic processes. *Organic Geochemistry*, 1997, **27**(5/6): 213-250. DOI: 10.1016/S0146-6380(97)00049-1.
- [42] Zhu GW, Chen YX. A review of geochemical behaviors and environmental effects of organic matter in sediments. *J Lake Sci*, 2001, **13**(3): 272-279. DOI: 10.18307/2001.0312. [朱广伟, 陈英旭. 沉积物中有机质的环境行为研究进展. 湖泊科学, 2001, **13**(3): 272-279.]
- [43] Jiang WY, Leroy SAG, Yang SL *et al.* Synchronous strengthening of the Indian and east Asian monsoons in response to global warming since the last deglaciation. *Geophysical Research Letters*, 2019, **46**(7): 3944-3952. DOI: 10.1029/2019GL082084.
- [44] Aroviita J, Hämäläinen H. The impact of water-level regulation on littoral macroinvertebrate assemblages in boreal lakes. *Hydrobiologia*, 2008, **613**(1): 45-56. DOI: 10.1007/s10750-008-9471-4.
- [45] Nevalainen L, Sarmaja-Korjonen K, Luoto TP. Sedimentary Cladocera as indicators of past water-level changes in shallow northern lakes. *Quaternary Research*, 2011, **75**(3): 430-437. DOI: 10.1016/j.yqres.2011.02.007.
- [46] Wang DD. Impacts of hydrological regulation and climate environment fluctuation on cladoceran communities in lakes of

- Northwest Yunnan [ Dissertation ]. Kunming: Yunnan Normal University, 2020. [ 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, 2020. ]
- [ 47 ] Duigan CA, Kovach WL. A study of the distribution and ecology of littoral freshwater chydorid (Crustacea, Cladocera) communities in Ireland using multivariate analyses. *Journal of Biogeography*, 1991, **18** ( 3 ): 267. DOI: 10.2307/2845397.
- [ 48 ] Duigan C, Birks HH. The late-glacial and early-Holocene palaeoecology of cladoceran microfossil assemblages at Kråkenes, western Norway, with a quantitative reconstruction of temperature changes. *Journal of Paleolimnology*, 2000, **23**: 67-76. DOI: 10.1023/A%3A1008004513301.
- [ 49 ] DeMott WR. Feeding selectivities and relative ingestion rates of *Daphnia* and *Bosmina*. *Limnology and Oceanography*, 1982, **27** ( 3 ): 518-527. DOI: 10.4319/lo.1982.27.3.0518.
- [ 50 ] O'Brien WJ, Barfield M, Bettez ND et al. Physical, chemical, and biotic effects on Arctic zooplankton communities and diversity. *Limnology and Oceanography*, 2004, **49** ( 4part2 ): 1250-1261. DOI: 10.4319/lo.2004.49.4\_part\_2.1250.
- [ 51 ] Korhola A. The early Holocene hydrosere in a small acid hill-top basin studied using crustacean sedimentary remains. *Journal of Paleolimnology*, 1992, **7** ( 1 ): 1-22. DOI: 10.1007/BF00197028.
- [ 52 ] Loiselle SA, Bracchini L, Cózar A et al. Extensive spatial analysis of the light environment in a subtropical shallow lake, Laguna Iberá, Argentina. *Hydrobiologia*, 2005, **534** ( 1/2/3 ): 181-191. DOI: 10.1007/s10750-004-1504-z.
- [ 53 ] Chen GJ, Dalton C, Taylor D. Cladocera as indicators of trophic state in Irish lakes. *Journal of Paleolimnology*, 2010, **44** ( 2 ): 465-481. DOI: 10.1007/s10933-010-9428-2.
- [ 54 ] Kong LY, Yang XD, Wang Q. Paleoecological change of cladoceran and the response to climatic environmental change from an alpine lake—Jiren Co. *J Lake Sci*, 2017, **29** ( 3 ): 730-739. DOI: 10.18307/2017.0323. [ 孔令阳, 羊向东, 王倩. 高山湖泊吉仁错枝角类古生态变化及其对气候环境的响应. 湖泊科学, 2017, **29** ( 3 ): 730-739. ]
- [ 55 ] 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.
- [ 56 ] Alexander ML, Hotchkiss SC. *Bosmina* remains in lake sediment as indicators of zooplankton community composition. *Journal of Paleolimnology*, 2010, **43** ( 1 ): 51-59. DOI: 10.1007/s10933-009-9312-0.
- [ 57 ] Kerfoot WC. Seasonal changes of *Bosmina* (Crustacea, Cladocera) in Frains Lake, Michigan: Laboratory observations of phenotypic changes induced by inorganic factors. *Freshwater Biology*, 1975, **5** ( 3 ): 227-243. DOI: 10.1111/j.1365-2427.1975.tb00136.x.
- [ 58 ] Liu GM, Liu ZW, Li YL et al. Effects of fish introduction and eutrophication on the cladoceran community in Lake Fuxian, a deep oligotrophic lake in southwest China. *Journal of Paleolimnology*, 2009, **42** ( 3 ): 427-435. DOI: 10.1007/s10933-008-9286-3.
- [ 59 ] Bernardi R, Giussani G, Manca M. Cladocera: predators and prey. *Hydrobiologia*, 1987, **145** ( 1 ): 225-243. DOI: 10.1007/BF02530284.
- [ 60 ] Kerfoot WC. Implications of copepod predation1. *Limnology and Oceanography*, 1977, **22** ( 2 ): 316-325. DOI: 10.4319/lo.1977.22.2.0316.