

抚仙湖温跃层低氧区时空演变特征及关键驱动过程

韩雪欣^{1,2}, 荀凡³, 赵成^{1,2}, 孔祥臻¹, 邢鹏^{1,**}

(1: 中国科学院南京地理与湖泊研究所湖泊与流域水安全全国重点实验室, 南京 211135)

(2: 中国科学院大学, 北京 100049)

(3: 湖北师范大学城市与环境学院, 黄石 435002)

摘要: 深水湖泊温跃层低氧区的形成对湖泊生态系统结构与功能的稳定性构成威胁。抚仙湖储存了全国约 50% 的 I 类淡水资源, 在我国水资源安全中具有重要战略地位。然而, 气候变暖背景下抚仙湖温跃层低氧区的时空演变规律及其关键驱动机制尚不明确。本研究基于 2021–2024 年高频监测数据和过程驱动的水动力-生态耦合模型 (GOTM-WET), 重建了 1945–2024 年抚仙湖温跃层低氧区的演变过程, 并结合情景模拟揭示了关键生物地球化学耗氧过程的调控机制。结果表明, 自 1980s 以来, 抚仙湖在分层期持续出现温跃层低氧区。与 1980 年相比, 低氧区溶解氧浓度以 0.20 ± 0.03 mg/L/10a 的速率下降, 其发生深度以 0.45 ± 0.21 m/10a 上移, 厚度以 1.07 ± 0.17 m/10a 增加, 在温跃层中所占体积比例以 6.44 ± 0.98 %/10a 上升, 年持续时间以 31.2 ± 5.1 d/10a 显著延长。这些变化与气候变暖导致的热分层增强 (如 Schmidt 稳定性增大、温跃层增厚和分层期延长) 显著相关。模型分析表明, 浮游植物呼吸和溶解性有机物 (DOM) 矿化是低氧区主要耗氧途径, 分别占总耗氧量的 34.6% 和 27.5%, 其次为颗粒有机物 (POM) 矿化 (19.7%) 和硝化作用 (16.7%), 沉积物耗氧 (SOD) 贡献最小 (1.5%)。情景模拟进一步显示, DOM 矿化与浮游植物呼吸是低氧区形成的关键驱动过程, 而 POM 矿化、硝化作用和 SOD 在调控低氧区的强度、持续时间和垂向分布方面也具有重要作用。本研究系统揭示了气候变暖背景下深水湖泊温跃层低氧区的形成受热分层过程 (物理) 与耗氧过程 (生物地球化学) 的协同驱动, 为深入理解深水湖泊生态系统对气候变化的响应及制定适应性管理策略提供了科学依据。

关键词: 温跃层低氧区; 抚仙湖; 热分层强度; 耗氧过程; 气候变暖; 水动力-生态模型

Spatiotemporal Evolution and Key Driving Processes of the Metalimnetic Hypoxia Zone in Lake Fuxian

Han Xuexin^{1,2}, Xun Fan³, Zhao Cheng^{1,2}, Kong Xiangzhen¹ & Xing Peng^{1,**}

(1: State Key Laboratory of Lake and Watershed Science for Water Security, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 211135, P.R. China)

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

(3: College of Urban and Environmental Sciences, Hubei Normal University, Huangshi 435002, P.R. China)

Abstract: The occurrence of metalimnetic hypoxia in deep lakes poses a significant threat to the structural and functional integrity of lake ecosystems. As a reservoir of nearly 50% of China's Class I freshwater resources, Lake Fuxian plays a critical role in national water security. However, the spatiotemporal evolution and key drivers of metalimnetic hypoxia in Lake Fuxian under ongoing climate warming remain inadequately understood. Based on high-frequency monitoring data from 2021 to 2024 and a process-based hydrodynamic-ecological model (GOTM-WET), this study reconstructed the evolution of

* 2025-08-04 收稿; 2025-11-13 收修改稿。

国家自然科学基金项目(U2102216, 92251304)联合资助。

** 通信作者: E-mail: pxing@niglas.ac.cn

metalimnetic hypoxia in Lake Fuxian spanning the period from 1945 to 2024. Scenario simulations were further conducted to elucidate the regulatory roles of key biogeochemical oxygen-consuming processes. Results reveal that metalimnetic hypoxia has occurred frequently during the stratified season since the 1980s. Relative to 1980, dissolved oxygen (DO) concentration in the hypoxic zone declined at a rate of 0.20 ± 0.03 mg/L/10a, while its depth shoaled by 0.45 ± 0.21 m/10a and its thickness increased by 1.07 ± 0.17 m/10a. The volumetric proportion of the hypoxic zone relative to the metalimnion rose by 6.44 ± 0.98 %/10a, and its annual duration extended by 31.20 ± 5.08 days/10a. These trends were significantly correlated with warming-induced intensification of thermal stratification, including increases in Schmidt stability, metalimnion thickness, and stratification duration. Model simulations indicated that phytoplankton respiration and dissolved organic matter (DOM) mineralization were the dominant oxygen-consuming processes, accounting for 34.6% and 27.5% of total oxygen consumption, respectively, followed by particulate organic matter (POM) mineralization (19.7%) and nitrification (16.7%), with sediment oxygen demand (SOD) contributing minimally (1.5%). Scenario analyses further identified DOM mineralization and phytoplankton respiration as the primary drivers of hypoxia initiation, whereas POM mineralization, nitrification, and SOD played important roles in regulating the concentration, persistence, and vertical distribution of metalimnetic hypoxia. In summary, this study demonstrates that metalimnetic hypoxia in Lake Fuxian under climate warming is synergistically controlled by physical (thermal stratification) and biogeochemical (oxygen consumption) processes, offering scientific support for understanding deep-lake ecosystem responses to climate change and informing management strategies.

Keywords: Metalimnetic hypoxia zone; Lake Fuxian; thermal stratification intensity; oxygen-consumption processes; climate warming; hydrodynamic-ecological model

溶解氧 (dissolved oxygen, DO) 是维系湖泊生态系统稳定与生物多样性的关键因子, 对水体的生物代谢、营养盐循环以及水质安全具有重要影响^[1-3]。在深水湖泊热分层形成期间, 水柱中 DO 浓度沿垂向产生明显梯度。近年来, 诸多研究在全球多类型深水湖泊中观测到温跃层低氧现象^[4-6]。温跃层低氧区在水柱中形成了“垂向隔层”, 不仅改变了营养盐的循环路径^[2], 还可能增强甲烷和二氧化碳等温室气体的产生与释放^[3]。与此同时, 温跃层中的低氧环境对好氧生物构成生境挤压, 限制了浮游动物^[7]和鱼类^[8]的垂向活动范围, 改变了捕食者与被捕食对象间的行为关系^[9], 在极端情况下甚至会引发鱼类死亡事件^[10], 进而威胁水体的生物多样性和生态稳定性。

鉴于温跃层低氧区对湖泊生态系统与水质安全可能带来的潜在风险, 深入解析其演变过程与关键调控机制对湖泊管理与气候适应策略具有现实指导意义。根据现有研究, 深水湖泊中温跃层低氧区的形成机制可归因于三大类过程的耦合^[11]。首先, 深水湖泊中长期而稳定的热分层所带来的物理屏障效应构成了其形成的前提条件。分层结构通过建立垂向混合受限的温跃层区间, 显著削弱了表层氧气的下传与底层氧的上涌, 使得局地耗氧过程可能超越氧气补给, 从而诱发 DO 的极小化^[12, 13]。其次, 原位的生物地球化学耗氧过程是驱动低氧形成的直接机制, 包括浮游生物的呼吸作用^[14, 15]以及有机质的微生物降解等^[6]。这些有机底物主要来源于表层初级生产所产生的沉降颗粒物^[16, 17]。同时, 深水湖泊温跃层中常见的叶绿素极大层 (deep chlorophyll maximum, DCM) 也是重要来源之一, 该层中的浮游植物在衰亡过程中可释放大量的可降解有机碳, 进而造成局部氧耗^[4, 18]。第三, 湖盆形态和复杂的水动力过程也可能通过潜流侵入或密度流输送, 进一步放大温跃层的低氧效应。例如, 暴雨或融雪径流事件可能导致富含有机物的支流水体以潜流形式横向侵入温跃层^[19, 20], 或上游底水区的还原性低氧水体沿等密度面被输送至温跃层^[5], 在封闭环境中诱发额外耗氧。当前, 关于温跃层低氧区的研究方法日趋多样, 从传统湖沼学观测^[10]到高频传感器布设^[6]、稳定同位素示踪^[21]以及基于生态-物理过程耦合的数值模拟^[5]等, 显著拓展了对温跃层低氧区形成机制与生态效应的认知。

抚仙湖是我国最大的淡水深水湖泊, 具有重大战略意义。近年来, 在气候变暖背景下, 抚仙湖水体呈现出显著的脱氧趋势^[22], 使得探究其温跃层低氧区的演变特征与形成机制成为一项亟待解决的科学问题。本研究结合抚仙湖中高频监测数据与过程驱动的水动力-生态模型 (GOTM-WET), 旨在实现以

下两个研究目标：（1）重建并分析气候变暖背景下抚仙湖温跃层低氧区的长期演变规律，基于 1945-2024 年模拟结果，探讨其平均浓度、深度、厚度、体积比例及持续时间等关键指标的历史变化趋势，并阐释其与热分层演变的物理关联；（2）解析关键生物地球化学耗氧过程，包括溶解（DOM）和颗粒（POM）有机物的矿化、硝化作用、沉积物耗氧以及浮游植物呼吸作用等对抚仙湖温跃层低氧区的调控机制。本研究不仅拓展了对深水湖泊脱氧过程的理解，也为湖泊生态健康评估和流域管理策略提供了重要的科学支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区域与数据采集

抚仙湖位于我国西南的云南省境内，属珠江水系的源头地区，湖泊面积约 212 km²，海拔约 1788.5 m，平均水深 95 m，最深处超过 155 m^[23]。作为我国蓄水量最大的淡水湖泊，抚仙湖静态水资源量约为 206 亿 m³，水质常年维持在国家地表水 I 类标准，淡水资源量约占全国总量的 10%，并贡献了全国约一半的稀缺 I 类地表水^[24]，是具有重大战略意义的国家资源。湖泊共有约 20 条入湖河流，主要分布在北部盆地，海口河为唯一的出水口。基于水量平衡推算，其理论水停留时间为 167 年。然而，近年因水位下降和持续干旱，出入湖河流常年处于断流状态。抚仙湖为典型的暖单循环湖，3-12 月处于稳定热分层状态，冬季发生混合。表层年均水温约 18 °C，底层等温层水温保持在约 14 °C，夏季分层期湖体表层与底层的温差可达 10 °C 以上^[25]。由于湖水热容量大、气候条件温和，抚仙湖全年无结冰期。总体而言，抚仙湖兼具深水湖泊的典型物理特征和高原湖泊的气候属性，为研究湖泊热力分层结构与 DO 动态提供了理想场所。

本研究在抚仙湖北部湖区设置固定式监测平台（102°56'9"E，24°31'29"N，海拔 1721 m，水深 67 m，图 1），布设多参数传感器（蛙视传感科技，苏州），对水温、DO 和叶绿素 a（Chl-a）浓度进行高频监测，各传感器的精度误差分别为 0.3 °C，0.3 mg/L 和 0.01 µg/L。水温监测自 2021 年 3 月至 2023 年 3 月开展，传感器按 2 m 间距设置于 0-58 m 水深范围内。DO 传感器布设于 0.5 m、5 m、10 m、16 m、23 m、30 m、47 m 和 67 m 深度处，记录自 2023 年 3 月至 2024 年 3 月的高频数据。Chl-a 传感器布设于 10 m 和 23 m 深度，监测时间为 2023 年 10 月至 2024 年 12 月。传感器以 1 分钟间隔采样，所有高频采样数据以周为单位应用四分位距法（IQR）剔除异常值，并用线性插值修复短时缺测（≤30 分钟的数据缺口）。清洗后的数据降采样至 2h 分辨率，并依据湖泊合理生态范围（水温 0–35 °C、DO 0–20 mg/L、Chl-a 0–150 µg/L）进行二次筛选。该流程在去除仪器误差的同时，有效保留了水体的自然变异性，为后续分析提供了可靠的数据集。

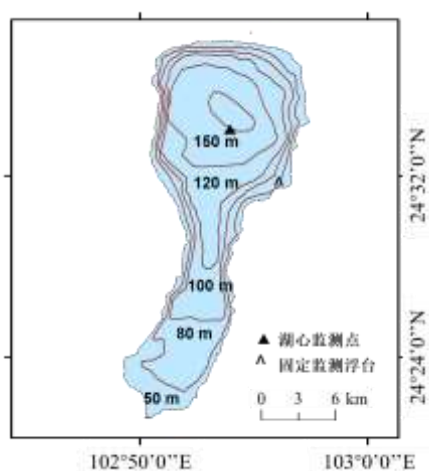


图 1 抚仙湖固定式监测浮台和湖心监测点位置图

Fig.1 The location of the fixed monitoring buoy and central monitoring point in Lake Fuxian

自 2022 年 11 月至 2024 年 4 月，于浮台处每 10 天开展一次水样采集，取样深度为 0-50 m 每 5 m 一层，50 m 以下每 10 m 一层，共计 12 层。水样用于实验室分析，总氮（TN）、总磷（TP）经碱性过氧硫酸钾消解后，使用紫外-可见分光光度计（UV2700，岛津，日本）进行光度测定。硝态氮（NO₃-N）、铵态氮（NH₄⁺-N）、磷酸盐（PO₄³⁻-P）和 Chl-a 浓度使用微孔板读数仪（Synergy 2，Bio Tek，美国）测定，方法详见相关研究^[26, 27]。此外，2017 年 1 月至 2022 年 1 月，在北部湖心位置（深度约 150 m，见图 1）开展了长期监测，覆盖混合期、分层初期、分层稳定期和分层末期等关键水文阶段。监测期间，通过 YSI 6600 型水质探头测定水体剖面的水温和 DO 浓度。

驱动模型的气象数据主要来源于 ECMWF 的 ERA5 再分析数据^[28]（1940 年 7 月-2024 年 12 月），时间分辨率为 1 小时，空间分辨率为 0.25°。气象数据指标包括气温、径向风速、纬向风速、降水、气压、太阳短波辐射和相对湿度。为提高数据准确性，使用国家气象信息中心提供的澄江气象站的逐日实测气象数据（1958-2021 年）对 ERA5 数据进行月均尺度的偏差校正，风速和降水使用乘法系数法，气温、气压和相对湿度采用加法偏差法。

由于抚仙湖水位波动较小（1953-2021 年间湖面海拔高程为 1721.95 ± 1.50 m）^[29]，模型设定水深恒定为 150 m。氮、磷的历史输入量及每年入流径流数据均来源于相关文献^[30, 31]。1962-2020 年的实测径流数据与经修正的 ERA5 年降水量呈显著线性回归关系（R² = 0.46，Pearson's R = 0.68）。据此重建了 1940-1961 年及 2021-2024 年的缺失入流径流数据。最后，采用降水比例分配法将年度入流数据降尺度至每小时分辨率，形成完整的时间输入序列。

1.2 模型校准与验证

本研究采用一维水动力-生态模型 GOTM-WET（通用海洋湍流模型与水生态系统工具耦合模型）模拟抚仙湖生态系统动态。水动力模型 GOTM 基于湍流闭合方程，计算水柱中动量、热量及溶解和悬浮物质的垂直通量^[32]。水生态模型 WET 模拟生物地球化学-生态相互作用^[33]，并通过水生生物地球化学模型框架（FABM）与 GOTM 耦合，实现物理过程与生物地球化学过程的双向反馈。模型中涉及的 DO 关键过程包括大气复氧、浮游植物光合作用和呼吸作用、DOM 和 POM 的矿化、硝化作用以及沉积物耗氧（SOD）^[34]。模型可输出这些过程的逐日动态特征，以及水温、DO、Chl-a、氮和磷等要素的日均剖面，为揭示气候变化对湖泊生态系统的影响提供过程层面的洞见。

模型分为校准和验证两个阶段。校准是对模型关键参数的调整，采用以下数据：2021 年 3 月至 2023 年 3 月高频监测探头采集的水温数据、2023 年 3 月至 2024 年 3 月的 DO 高频监测数据，以及 2022 年 11 月至 2023 年 11 月通过化学分析获得的氮（TN、NO₃⁻-N、NH₄⁺-N）、磷（TP、PO₄³⁻-P）和 Chl-a 浓度数据。模型验证基于以下数据：2017 年 1 月至 2022 年 1 月湖心处水温和 DO 的监测数据，2023 年 11 月至 2024 年 4 月浮台处 Chl-a（化学分析与高频监测）及同期氮、磷化学分析数据。湖心点位于抚仙湖的最大水深处，能够反映典型热分层和深层 DO 动态。浮台点位采样频率高，能够反映季节变化特征。结合两点位数据的验证增强了模型在物理与水质模拟中的空间代表性与稳健性。

模型在校准时设置 5 年预热期（2016-2021 年），以稳定系统状态。模型参数优化采用由 Bolding 和 Bruggeman Aps 开发的自动校准程序——并行敏感性分析与校准工具 Parsac v1.0，对选定的参数子集进行全局自动优化。校准过程采用“自下而上”的方式，分为五个连续步骤：1）水温与湍流、2）DO、3）氮、4）磷、5）浮游植物^[34]。各步骤均进行多轮自动校准，逐步缩小参数范围。参与校准的参数涵盖水动力（如热通量缩放因子、风速缩放因子、最小湍流动能）、物质扩散（如无机物和有机物的沉降速率）、有机物矿化速率（如水体与沉积物中 POM 和 DOM 的分解常数、温度系数）、营养盐循环（如硝化/反硝化速率、磷吸附参数）以及浮游植物生长参数（如最大生长率、营养盐吸收能力、沉降速率）等关键过程。

模型性能评价采用皮尔森相关系数（R）、平均相对误差（MRE）、决定系数（R²）和均方根误差（RMSE）等指标。依据 Kong 等^[35]提出的分级方法，利用相关系数 R 和 MRE 对模型性能进行分级评价，最终模型效果分为四个等级：一般（Fair）、尚可（Satisfactory）、良好（Good）和优秀（Excellent）。该分级基于对 100 多个生态模型的分位评估结果：Fair: <20%，Satisfactory: 20-50%，

Good: 50-80%, Excellent: 80-100%^[35], 按照 R 或 MRE 中较低等级的评价标准确定模型表现等级。

1.3 模型历史重建与情景模拟

1.3.1 模型历史重建

模型以校正后的 ERA5 气象数据为驱动, 对抚仙湖 1940-2024 年的水温和 DO 进行历史重建模拟。采用模型的默认初始场, 并通过设置 5 年预热期 (1940-1944 年), 使模型状态从初始条件充分调整至动态平衡, 从而消除初始值的影响。实际分析时间段为 1945-2024 年, 用于系统评估过去 80 年湖泊热分层和温跃层低氧区的长期变化特征。为验证追算结果的可靠性, 浮游植物的长期计算结果通过 1990-2011 年的历史 Chl-a 观测数据进行验证。

1.3.2 模型情景模拟

为揭示生物地球化学耗氧过程在温跃层低氧区形成中的驱动作用, 本文基于 GOTM-WET 模型构建并运行了多组过程剥离的情景模拟。模拟通过分别屏蔽模型中不同的生物地球化学耗氧过程, 定量评估其对温跃层低氧区形成的影响。具体设置如下: 1) DOM 矿化作用: 将水柱中 DOM 的矿化速率常数设为 0, 以屏蔽该过程的耗氧作用; 2) POM 矿化作用: 将水柱中 POM 的矿化速率常数设为 0; 3) 硝化作用: 将水柱中的硝化反应速率常数设为 0, 屏蔽该过程的氧消耗; 4) 沉积物耗氧 (SOD) 过程: 同时将沉积物中的 DOM 矿化、POM 矿化和硝化作用的速率常数均设为 0, 以整体屏蔽沉积物对氧的消耗; 5) 浮游植物呼吸作用: 将所有藻类功能类群的基础呼吸速率设置为 0。每个情景均在保持驱动数据和其它参数不变的前提下进行独立模拟, 并与完整模拟结果 (对照组) 进行对比, 分析特定过程对抚仙湖温跃层低氧区的调控作用, 为理解温跃层氧耗动力学提供过程机制层面的支撑。

1.4 温跃层低氧阈值的确定

本研究采用百分位法确定温跃层的低氧阈值。基于 1945-2024 年模型模拟结果, 计算温跃层 DO 日均值的累积频率分布, 选取第 10 百分位 (P10) 对应的 DO 浓度——3.80 mg/L, 作为判定温跃层低氧事件的阈值。从生态学角度看, 3.80 mg/L 的 DO 浓度已接近多数水生动物 (如鱼类和大型无脊椎动物) 生理胁迫阈值。研究表明, 当 DO 浓度低于 4.0 mg/L 时, 多种鱼类开始表现出摄食率下降、生长迟缓甚至迁移回避等行为反应, 而贝类、底栖生物等群落也会出现结构变化和生物量下降^[36]。因此, 该阈值不仅具有统计代表性, 也具备明确的生态意义。在此基础上, 本研究将温跃层中 DO 浓度低于 3.80 mg/L 的水体定义为温跃层低氧区, 并进一步提取和量化以下特征指标: (1) 低氧区平均 DO 浓度, 即低于阈值部分温跃层水体的体积加权平均 DO 浓度; (2) 低氧区厚度, 指低氧区在垂向剖面上的厚度范围; (3) 低氧区深度, 指低氧区中心位置相对于水面的深度; (4) 低氧区体积比例, 即低氧区体积占温跃层总水体体积的百分比; (5) 低氧事件持续时间, 指全年温跃层低氧区连续存在的天数。

1.5 统计分析方法

统计分析均在 R 软件 (版本 4.3.1) 中完成。热分层参数, 包括温跃层上、下边界深度, Schmidt 稳定性, 分层起止日期及持续时间, 均通过“rLakeAnalyzer”程序包进行计算^[37]。为降低单一阈值偏差, 采用 0.03、0.04 和 0.05 kg/m³ 三个密度梯度判定热分层, 热分层参数取三者计算结果的平均值。抚仙湖气象驱动因子与水柱中水温、DO 浓度, 以及温跃层低氧区特征参数 (浓度、厚度、所在深度、体积比例及持续时间) 的长期变化趋势通过广义加性模型 (GAM) 进行拟合和展示, 其变化速率则基于线性回归模型的斜率进行估算, 显著性水平设定为 $\alpha = 0.05$ 。对于不同模拟情景与对照组之间的差异, 采用 Tukey 事后检验评估其显著性。在耗氧过程定量解析方面, 首先计算所有生物地球化学耗氧过程的总耗氧速率, 进而通过单个过程耗氧速率与总速率的比值, 量化各过程对总体耗氧的相对贡献。

2 结果

2.1 抚仙湖水动力-生态模型性能评估

经系统校准后, 该模型能够准确模拟抚仙湖的关键水质参数。根据 Kong 等^[35]的模型评价标准, 水温和溶解氧 (DO) 在校准期与验证期的模拟效果均达到或优于“良好”水平 (表 1)。叶绿素 a (Chl-a)、总氮 (TN)、总磷 (TP)、硝酸盐氮 (NO₃⁻-N)、氨氮 (NH₄⁺-N) 与磷酸盐磷 (PO₄³⁻-P) 的模拟结

果，在至少一个阶段达到“尚可”及以上水平。具体而言，模型成功再现了水柱温度的幅度与季节变化，校准与验证期均呈现高相关性 ($R > 0.97$) 和低平均相对误差 ($MRE < 3\%$)。同时，模型对水温垂向分布也表现出良好的再现能力 (图 2 和表 2)，准确捕捉了热分层期间温跃层的位置与温度变化特征。对于 DO，模型在校准与验证期均较好地模拟了其浓度变化幅度与季节动态 ($R > 0.73$, $MRE < 7\%$)，并准确再现了垂直分布特征 (图 2 和表 2)，包括温跃层内低氧区的出现深度与强度。此外，长期追算结果表明模型具有良好的稳定性，成功重现了 1990–2011 年间 Chl-a 的变化趋势 ($R = 0.61$)。

表 1 抚仙湖水动力-生态模型模拟结果评估

Tab.1 Evaluation of the GOTM-WET simulation results for Lake Fuxian

参数	相关系数 (R)		相对误差 (MRE)		最终评级	
	校准	验证	校准	验证	校准	验证
	水温	0.98	0.97	-0.16%	2.98%	优秀
DO	0.73	0.83	4.06%	-6.51%	良好	良好
Chl-a	0.81	0.38	-46.76%	-36.28%	尚可	尚可
TN	0.36	0.41	43.55%	32.96%	尚可	尚可
NO ₃ ⁻ -N	0.39	0.59	39.68%	21.31%	一般	尚可
NH ₄ ⁺ -N	0.33	0.35	35.29%	74.22%	尚可	尚可
TP	0.34	0.53	21.38%	13.11%	良好	良好
PO ₄ ³⁻ -P	0.60	0.42	26.6%	37.38%	良好	尚可

表 2 抚仙湖垂向水温和 DO 浓度的模型模拟效果评估

Tab.2 Evaluation of the simulation results of GOTM-WET for the depth profile of water temperature and DO

日期	水温				DO			
	R	MRE	R ²	RMSE	R	MRE	R ²	RMSE
2017/01/04	0.89	5%	0.80	0.80	0.58	17%	0.33	1.49
2017/04/20	0.90	2%	0.82	0.33	0.85	26%	0.72	1.75
2018/04/18	0.98	2%	0.97	0.30	0.61	126%	0.37	1.3
2018/07/13	0.99	2%	0.99	0.41	0.71	1%	0.51	1.21
2018/10/27	0.99	3%	0.99	0.49	0.7	8%	0.49	1.4
2018/12/13	0.99	4%	0.99	0.63	0.86	14%	0.74	1.14
2019/04/10	0.99	2%	0.98	0.43	0.87	5%	0.76	1.47
2019/07/18	0.99	3%	0.98	1.02	0.82	2%	0.67	1.26
2019/10/19	0.97	3%	0.94	0.47	0.84	16%	0.7	1.33
2019/12/17	0.97	5%	0.94	0.86	0.92	11%	0.85	1.05
2020/04/10	0.92	3%	0.85	0.50	0.87	18%	0.76	1.7
2020/07/22	0.98	4%	0.96	0.94	0.97	19%	0.93	1.33
2020/10/26	0.94	5%	0.88	2.00	0.84	19%	0.71	1.47
2021/01/24	0.77	2%	0.59	0.35	0.98	16%	0.96	1.82
2021/04/27	0.91	4%	0.84	1.00	0.65	17%	0.42	2.42
2021/07/18	0.99	2%	0.99	0.64	0.42	4%	0.17	2.12
2021/10/21	0.99	2%	0.99	0.48	0.67	19%	0.45	1.54
2021/12/16	0.96	3%	0.91	0.46	0.85	22%	0.73	1.42
2022/01/17	0.70	2%	0.49	0.31	0.62	16%	0.39	1.42

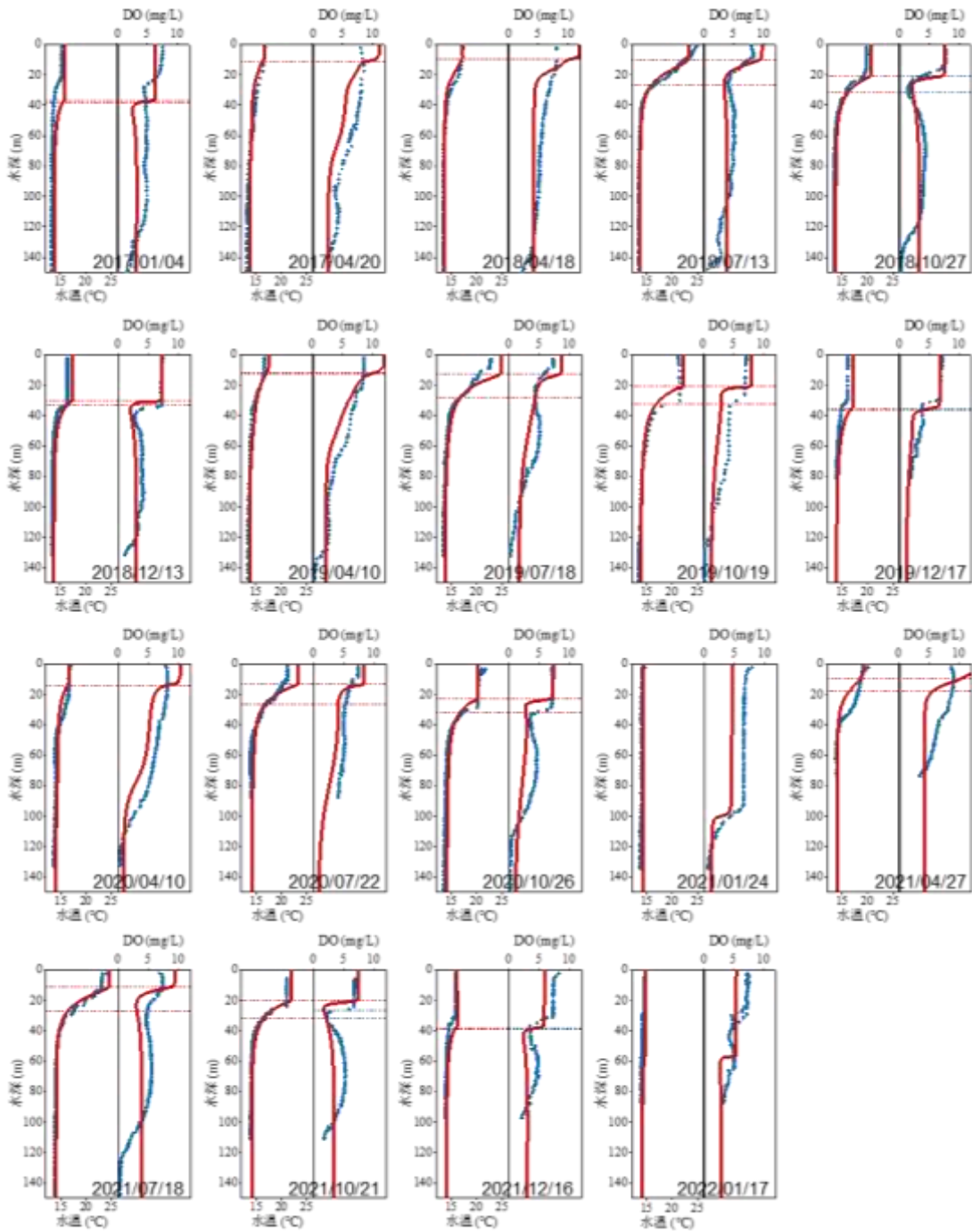


图 2 2017-2022 年湖心点水温 and 溶解氧 (DO) 观测值 (蓝点) 与模拟结果 (红线) 的对比。红色虚线表示温跃层的上下边界, 蓝色虚线表示温跃层低氧区的上下边界。

Fig. 2 Comparison between observation values (blue points) and simulation results (red lines) of water temperature and DO concentrations from 2017 to 2022 at the central monitoring point. The red and blue dashed lines represent the upper and lower boundaries of the metalimnion and the metalimnetic hypoxia zone, respectively.

2.2 抚仙湖温跃层低氧区的季节性变化特征

温跃层低氧区在热分层作用下呈现出显著的季节性变化。根据 2023 年 3 月至 2024 年 3 月的高频监测数据 (图 3), 低氧区开始出现于 7 月 6 日, 并持续至 12 月 2 日, 整个过程历时 150d。相比之下, 热分层始于 3 月 19 日, 持续至 2024 年 1 月 25 日, 显示低氧区的出现滞后于热分层的建立, 而其结束时间早于热分层的消亡。这一时序关系表明, 温跃层低氧区的形成依赖于一定时期的热分层结构稳定性和水体内部耗氧过程的积累。在浓度特征方面, 低氧区平均 DO 浓度为 2.07 mg/L, 显著低于水柱中其

他水层，反映出该水层较强的耗氧特征。在垂向分布上，低氧区主要分布于 20-35 m 深度区间，对应于温跃层中部至下部的位。随着热分层的季节性增强，低氧区的厚度与体积也逐渐扩大，在 9 月中旬达到最大值。总体来看，温跃层低氧区的形成与维持过程明显受控于湖泊的热结构特征与垂向稳定性。

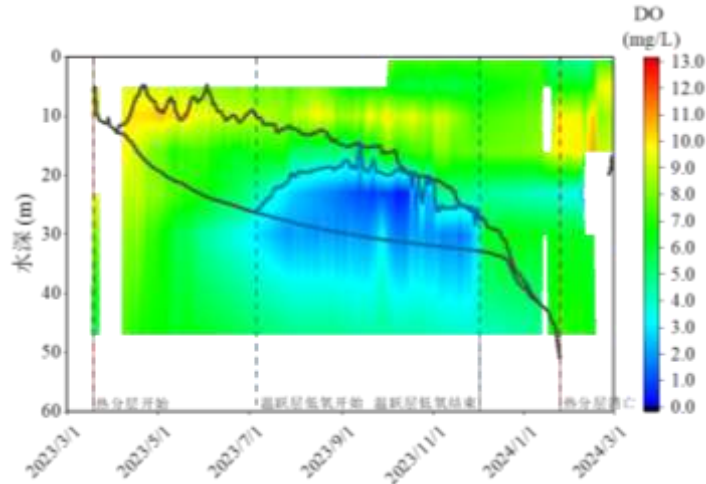


图3 抚仙湖 DO 分布观测结果。黑色实线表示温跃层的上、下边界,蓝色实线表示温跃层低氧区的上、下边界

Fig. 3 Observed DO profile in Lake Fuxian. The black lines indicate the upper and lower boundaries of the metalimnion, and the blue lines represent the upper and lower boundaries of the metalimnetic hypoxia zone.

2.3 气候变暖背景下抚仙湖温跃层低氧区的长期演变趋势

1945 至 2024 年的气象数据表明，抚仙湖区域呈现持续变暖的趋势，平均升温速率为 $0.25\text{ }^{\circ}\text{C}/10\text{a}$ (图 4a)。自 1990 年以来，这一速率加快至每十年 $0.32\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。1960 年至 2010 年期间，风速显著下降，特别是在 1995 年至 2002 年期间，风速从 2.4 m/s 降至 1.3 m/s (图 4b)。这些气候变化很可能对水柱中的水温和 DO 动态产生影响。

模型重建了 1945-2024 年抚仙湖水温和 DO 的历史演变。模拟结果显示，随着气候变暖，过去 80 年间抚仙湖水体显著升温，整水柱升温速率为 $0.23\text{ }^{\circ}\text{C}/10\text{a}$ (图 4c)，表水层增温最快 ($0.25\text{ }^{\circ}\text{C}/10\text{a}$)，其次是温跃层 ($0.22\text{ }^{\circ}\text{C}/10\text{a}$) 和深水层 ($0.21\text{ }^{\circ}\text{C}/10\text{a}$)。DO 浓度呈现出显著下降趋势，整水柱脱氧速率为每十年 0.23 mg/L (图 4d)，温跃层 ($0.26\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}\cdot10\text{a}^{-1}$) 和深水层 ($0.27\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}\cdot10\text{a}^{-1}$) 的脱氧速率显著高于表水层 ($0.08\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}\cdot10\text{a}^{-1}$)。

过去 80 年间，随着气候变暖，温跃层低氧现象正在持续加剧。自 20 世纪 80 年代以来，受气候变暖加速的影响，温跃层低氧区开始高频出现，并逐步演化为典型且持续的低氧现象。1990 年前后低氧区浓度出现了剧烈下降，并于 2010 年前后降至历史最低水平—— 2.7 mg/L ，近年来仍维持在 3.0 mg/L 左右 (图 4e)，表明温跃层低氧区内处于严重氧亏胁迫状态。与此同时，低氧持续时间显著延长 ($p < 0.001$, 图 4f)，延长速率为 $31.2 \pm 5.1\text{ d}/10\text{a}$ ，意味着过去 40 余年间温跃层中低氧持续时间累计延长近 150 天。低氧区深度呈现明显的上移趋势 ($p < 0.001$, 图 4h)，平均上移速度为 $0.45 \pm 0.21\text{ m}/10\text{a}$ ，反映出低氧水层逐渐向浅层扩展，潜在威胁表层水域的生态过程。低氧区厚度以 $1.07 \pm 0.17\text{ m}/10\text{a}$ 的速率增加 (图 4i)，低氧区体积与温跃层水柱总体积的比例也从约 40% 上升至 70% (图 4g)，反映出低氧区在垂向上的扩张趋势，对水生生物的生存环境及生态系统稳定性造成潜在威胁。

2.4 热分层对温跃层低氧区的影响

随着气候变暖，抚仙湖的热分层现象逐渐加剧，表现为分层稳定性增加、分层持续时间延长、温跃层增厚并上移。湖泊水体垂向混合能力的减弱，进而可能影响温跃层中 DO 的输送与分布格局。基于 1945-2024 年的模拟数据，统计分析了温跃层低氧区特征与热分层特征之间的相关关系 (图 5)。结果显示，低氧区平均 DO 浓度与温跃层厚度及分层持续时间呈显著负相关 ($p < 0.05$)，表明较厚的温跃层结构和延长的热分层周期限制了温跃层中氧气的垂向补给。低氧区平均深度与温跃层的平均深度呈显著正相关 ($p < 0.05$)，表明低氧区的垂向位置受控于水体热力结构的变化，其形成与演化过程对温跃层深度高度敏感。此外，低氧区的厚度及其体积比例均与温跃层厚度呈显著正相关 ($p < 0.05$)，表明在分层增

强的背景下，温跃层低氧区不仅更容易形成，且其空间范围逐渐扩展。温跃层低氧持续时间亦与温跃层厚度显著正相关 ($p < 0.05$)，进一步说明分层结构的强化有助于延长低氧条件的维持时间。这些结果共同揭示了热分层特征对温跃层低氧强度及时空范围具有关键调控作用，为理解气候变暖背景下湖泊温跃层脱氧现象的物理驱动机制提供了实证支持。

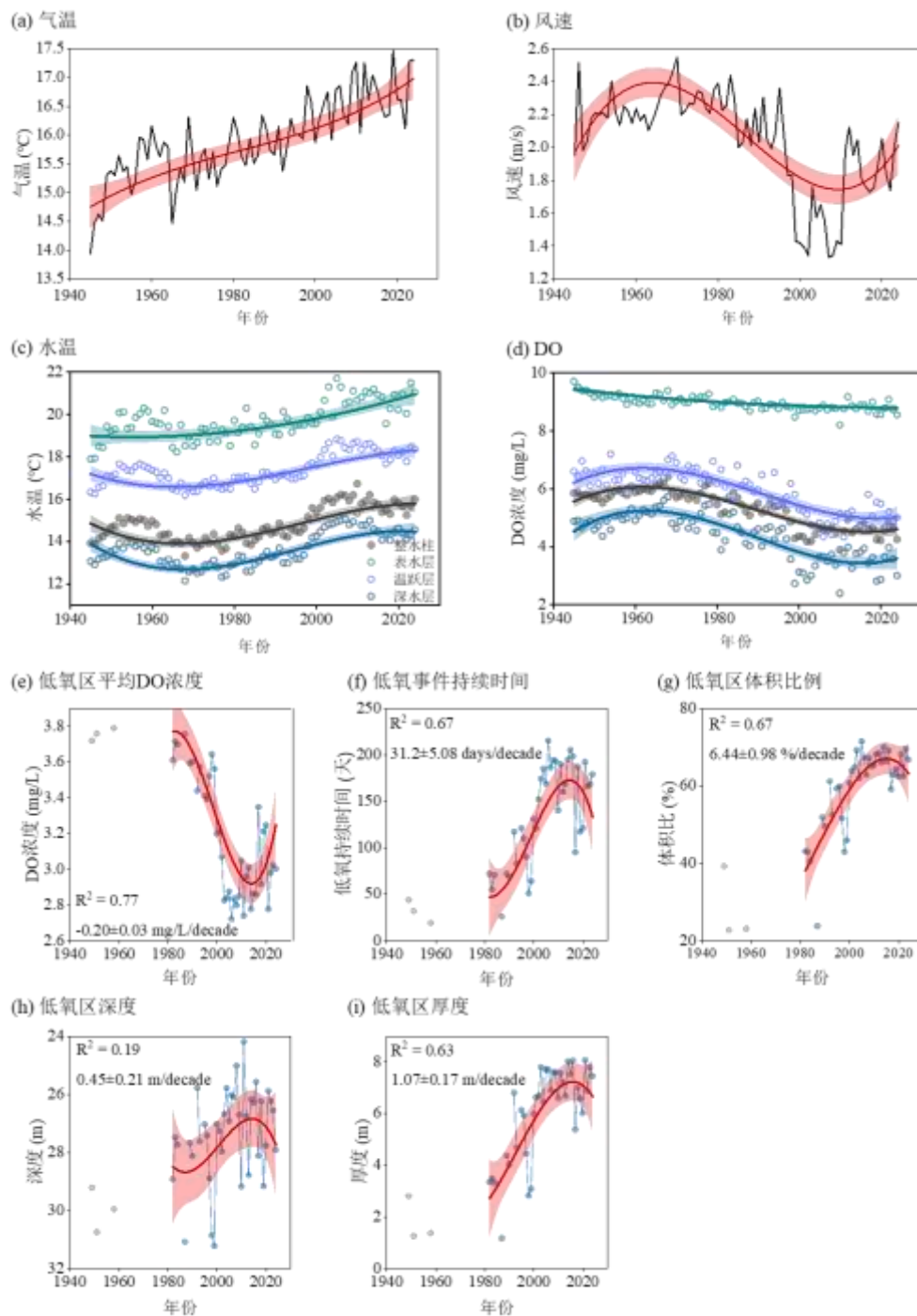


图4 1945–2024年抚仙湖气象驱动因子及水柱中水温、溶解氧(DO)与温跃层低氧区特征的长期演变趋势。(a) 气温, (b) 风速, (c) 水温, (d) 溶解氧(DO), (e) 温跃层低氧区平均DO浓度, (f) 低氧持续时间, (g) 低氧区体积占温跃层总体积的比例, (h) 低氧区深度, (i) 低氧区厚度。趋势线采用广义加性模型(GAM)拟合, 图中 R^2 值为拟合优度。

Fig. 4 Long-term trends of water temperature and dissolved oxygen (DO) in the water column, along with characteristics of metalimnetic hypoxia zone in Lake Fuxian, 1945-2024. (a) Air temperature, (b) Wind speed, (c) Water temperature, (d) Dissolved oxygen (DO), (e) Mean DO concentration in the metalimnetic hypoxia zone, (f) Duration of the hypoxia, (g) Volume proportion of the hypoxia zone relative to the total metalimnion, (h) Depth of the hypoxia zone, (i) Thickness of the hypoxia zone. Trend lines were fitted using Generalized Additive Models (GAM), with R^2 indicating the goodness of fit.

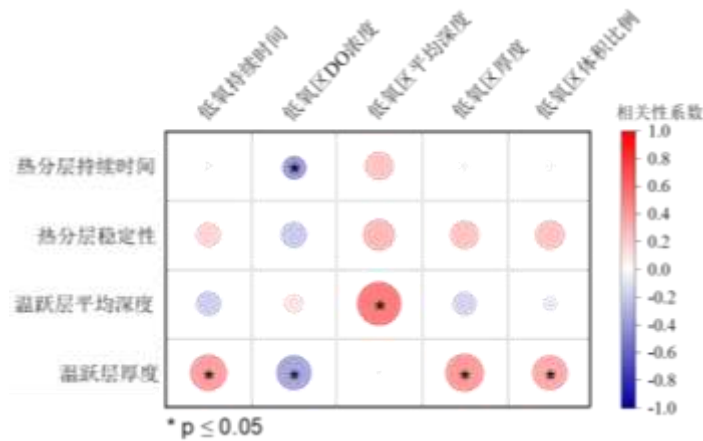


图5 抚仙湖水柱中温跃层低氧区的持续时间、DO浓度、平均深度、厚度及体积比例与热分层特征之间的相关性分析。

Fig. 5 Correlations between metalimnetic hypoxia zone characteristics, including duration, DO concentration, mean depth, thickness, and volume proportion, and thermal stratification in the water column of Lake Fuxian.

2.5 生物地球化学过程对温跃层低氧区的驱动机制

2.5.1 抚仙湖产氧-耗氧过程的季节变化特征

模拟结果显示，抚仙湖水体中的生物地球化学产氧与耗氧过程的速率在垂向空间上存在显著差异，并呈现出明显的季节变化特征。净产氧速率在表层 0-5 m 水层维持为正值（图 6a），表明该水层主要受大气复氧和浮游植物光合作用的影响，产氧过程占主导地位。相较之下，在热分层期的温跃层和深水层中，净产氧速率持续为负值，显示出耗氧过程主导这些水层的氧收支。值得注意的是，温跃层中的净耗氧速率高于表水层和深水层，最大净耗氧速率出现在分层初期（4 月）的温跃层上缘。

进一步分析各类产、耗氧过程在水柱中的垂向分布，发现 DOM 矿化、POM 矿化和浮游植物呼吸作用主要集中在表层水体（图 6d、6e 和 6h），硝化作用主要发生于温跃层（图 6f），而沉积物耗氧（SOD）则在近底层水体最为显著（图 6g）。浮游植物的光合产氧过程主要集中于 10 米以内的真光层^[38]（图 6i）。从季节变化来看，呼吸作用的速率在春季（3-4 月）浮游植物生长最旺盛时期达到峰值，随着浮游植物逐渐凋亡并沉降，有机物输入增加，DOM 和 POM 矿化速率在 7-9 月显著升高。硝化作用在 4-9 月期间保持较高水平，这一时期 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的供应主要来源于浮游植物衰亡及有机物分解，为硝化反应提供了充足的底物。

2.5.2 抚仙湖温跃层低氧区中各耗氧过程的相对贡献

进一步分析温跃层及其低氧区域中各类耗氧过程对总耗氧的相对贡献，发现在整个温跃层中浮游植物呼吸作用是主要耗氧路径，占总耗氧的 62.7%；其次为 DOM 矿化（17.3%）、POM 矿化（9.8%）和硝化作用（9.3%）；沉积物耗氧（SOD）贡献最小，仅为 0.9%（图 6b）。而在低氧区域，耗氧过程的相对贡献发生变化，浮游植物呼吸作用的贡献率大幅下降，DOM 矿化上升为主导过程之一，两者的耗氧贡献率分别为 34.6%和 27.5%（图 6c）。此外，POM 矿化和硝化作用的耗氧贡献也显著提升，分别达到 19.7%和 16.7%。

2.5.3 生物地球化学耗氧过程对温跃层低氧区的影响

基于 1945-2024 年的情景模拟结果，本研究系统评估了不同生物地球化学耗氧过程对温跃层低氧区的调控作用。结果显示，关闭 DOM 矿化和浮游植物呼吸作用对温跃层中 DO 浓度影响最显著，分别使 DO 浓度升高 4.02 mg/L 和 2.38 mg/L（图 7a）。值得注意的是，关闭 DOM 矿化和浮游植物呼吸作用使温跃层中的低氧现象完全消失，进一步突显了这两个过程在温跃层低氧区形成中的核心驱动作用。关闭 POM 矿化、硝化作用及沉积物耗氧（SOD）过程虽未完全抑制低氧区的形成，但均在不同程度上缓解了温跃层中的低氧程度。从低氧出现频率来看，在对照组中，自 1980 年代起温跃层低氧现象开始高频出现（图 4），而在关闭 POM 矿化、硝化作用和沉积物耗氧（SOD）的情景中，低氧区的高频出现延迟至 2000 年前后。

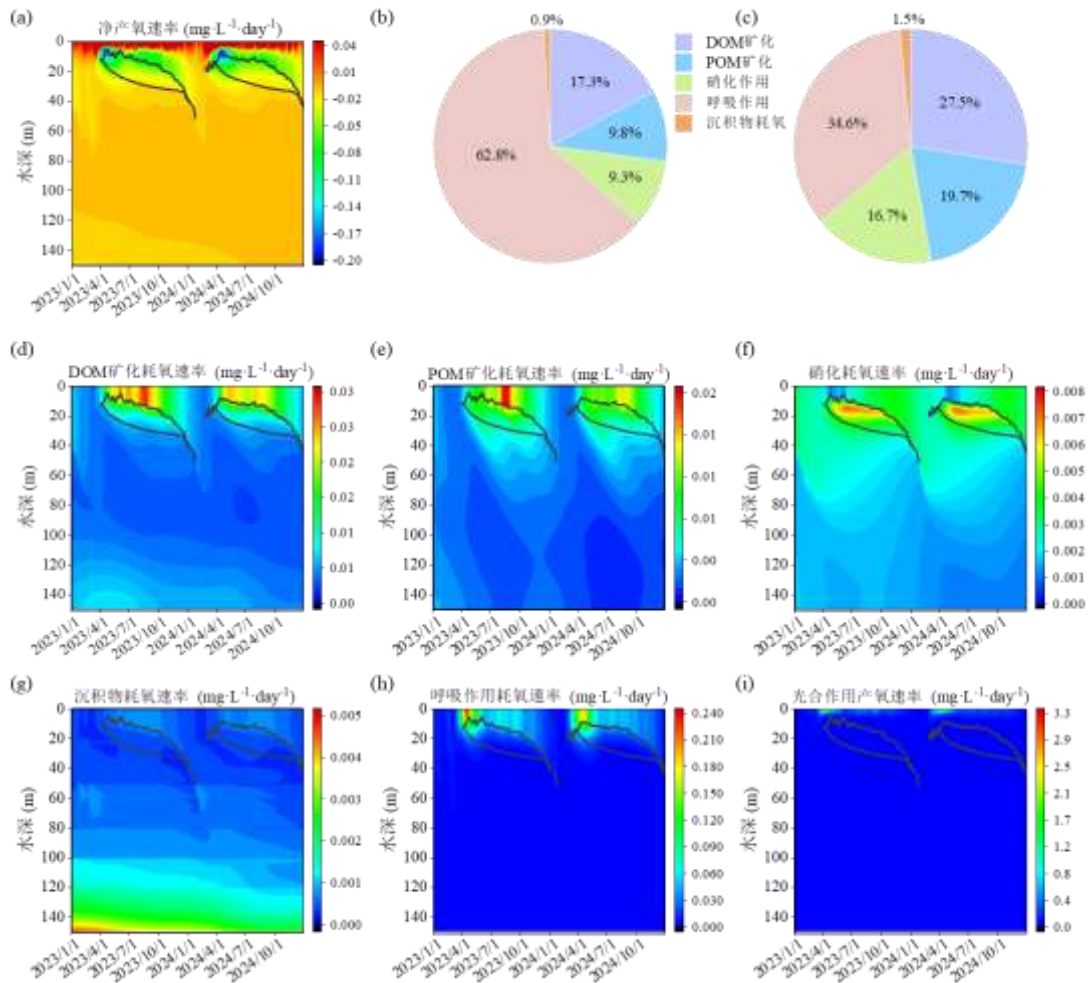


图 6 抚仙湖水柱中各产氧与耗氧过程的季节性变化。(a) 净产氧速率, (b) 温跃层中各耗氧过程对总耗氧的相对贡献百分比, (c) 温跃层低氧区中各耗氧过程对总耗氧的相对贡献百分比, (d) 溶解有机物 (DOM) 矿化耗氧速率, (e) 颗粒有机物 (POM) 矿化耗氧速率, (f) 硝化作用耗氧速率, (g) 沉积物耗氧 (SOD) 速率, (h) 呼吸作用耗氧速率, (i) 浮游植物光合作用产氧速率。黑色实线表示温跃层的上下边界

Fig. 6 Seasonal variation of oxygen production and consumption processes in the water column of Lake Fuxian. (a) Net oxygen production rate, (b) Relative contribution of each oxygen consumption process to total oxygen consumption in the metalimnion, (c) Relative contribution of each oxygen consumption process to total oxygen consumption in the metalimnetic hypoxia zone. Oxygen consumption rate from (d) dissolved organic matter (DOM) mineralization, (e) particulate organic matter (POM) mineralization, (f) nitrification, (g) sediment demand (SOD), (h) phytoplankton respiration and (i) Oxygen production rate from phytoplankton photosynthesis. The black lines indicate the upper and lower boundaries of the metalimnion.

考虑到除浮游植物呼吸作用和 DOM 矿化外, 其他耗氧过程对抚仙湖温跃层低氧现象的影响在 2000 年以后更为稳定, 研究进一步基于 2000-2024 年间的模拟数据开展分析。当关闭 POM 矿化、硝化作用和沉积物耗氧 (SOD) 时, 模拟结果显示, 低氧区的 DO 浓度分别提升了 24%, 17% 和 20% ($p < 0.001$, 图 7b), 表明这些过程在低氧区内消耗氧气, 是温跃层低氧的重要推动因素。从低氧持续时间来看, 关闭 POM 矿化 ($p < 0.01$)、硝化作用 ($p < 0.05$) 和沉积物耗氧 (SOD) ($p < 0.01$) 均使低氧持续期显著缩短, 分别减少了 61、62 和 47 天 (图 7c), 说明这些过程对维持温跃层氧亏状态具有重要贡献。在低氧区深度方面, 关闭 POM 矿化 ($p < 0.01$) 和沉积物耗氧 (SOD) ($p < 0.001$) 均导致低氧区位置向更深层下移, 而硝化作用对低氧区深度的影响并不显著 ($p > 0.05$, 图 7d)。此外, 温跃层低氧区的厚度和其体积比例在三个情景下均显著增加 ($p > 0.01$), 影响程度依次为硝化作用>沉积物耗氧

(SOD) > POM 矿化 (图 7e、7f)。综上所述, DOM 矿化和浮游植物呼吸作用是驱动抚仙湖温跃层低氧区形成的主导机制, 而 POM 矿化、硝化作用与沉积物耗氧 (SOD) 过程则在调控低氧强度、持续性和空间范围方面起到重要作用。其中, POM 矿化对低氧区浓度和持续时间的调控更为显著, 沉积物耗氧和硝化作用则在调节低氧区空间范围上作用更强。

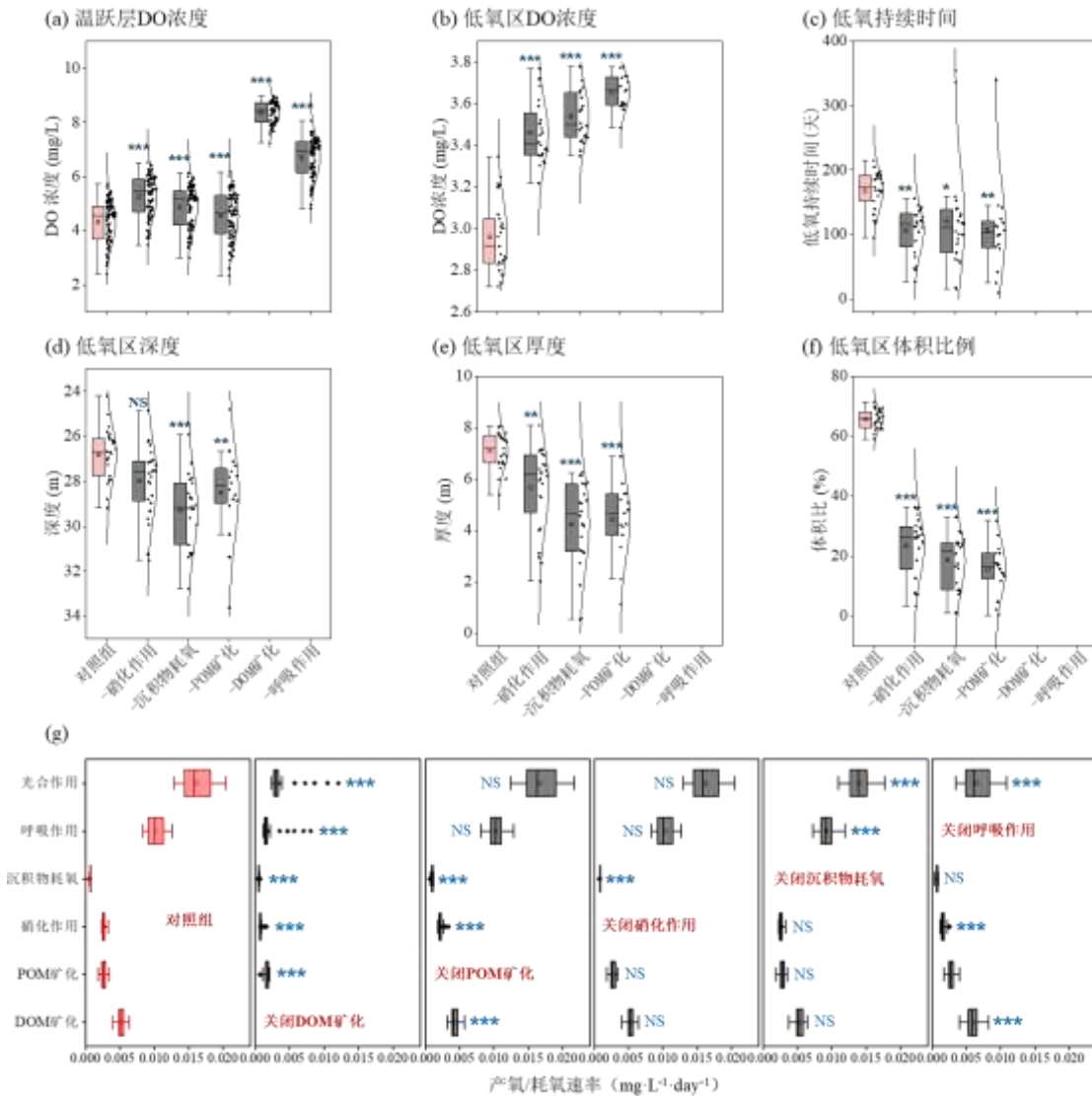


图 7 生物地球化学耗氧过程对抚仙湖温跃层低氧区的影响。(a)对温跃层中 DO 浓度的影响, (b)对温跃层低氧区平均 DO 浓度的影响, (c)对低氧持续时间的影响, (d)对低氧区所在深度的影响, (e)对低氧区厚度的影响, (f)对低氧区体积占温跃层水柱总体积比例的影响, (g)关闭各耗氧过程后, 其他过程的耦合反馈效应。负号 (-) 表示关闭该过程。箱线图旁符号表示与对照组 (红色) 相比的显著性差异: *** 表示 $p < 0.001$, ** 表示 $p < 0.01$, * 表示 $p < 0.05$, NS 表示差异不显著

Fig. 7 Effects of biogeochemical oxygen-consuming processes on the metalimnetic hypoxia zone in Lake Fuxian. (a) Impact on DO concentration in the metalimnion, (b) mean DO concentration in the metalimnetic hypoxia zone, (c) hypoxia duration, (d) depth of the hypoxia zone, (e) thickness of the hypoxia zone, (f) volume proportion of the hypoxia zone relative to the total metalimnetic water volume, and (g) coupled feedback effects on other processes after closing individual oxygen-consuming processes. The minus sign (-) indicates the close of the respective process. Symbols beside the box plots indicate significant differences compared to the control group (in red): *** for $p < 0.001$, ** for $p < 0.01$, * for $p < 0.05$, and NS for no significant difference.

进一步分析不同耗氧过程之间的耦合反馈效应, 发现当关闭单一耗氧过程时, 系统中其他耗氧过程及产氧过程的速率也会发生响应性变化 (图 7g)。关闭 DOM 矿化过程不仅直接减少了有机碳分解导致的氧气消耗, 同时也导致系统整体代谢强度下降, 使浮游植物光合作用和其他耗氧过程的速率均显著降

低。相较之下，关闭 POM 矿化和硝化作用对其他过程的影响相对较小。沉积物耗氧过程的关闭抑制了浮游植物的光合产氧速率（降低 14%）和呼吸耗氧速率（降低 10%）。关闭浮游植物呼吸作用使硝化作用和光合产氧速率显著降低，分别降低了 38%和 60%，但使 DOM 矿化速率升高（14%）。

3 讨论

3.1 抚仙湖温跃层低氧区的生物地球化学耗氧驱动机制分析

基于水动力-生态模型的模拟结果表明，抚仙湖温跃层低氧区主要受水体内部过程控制，属于“浮游区驱动”（pelagic-driven）现象。在低氧区内，浮游植物呼吸（34.8%）与 DOM 矿化（27.5%）不仅构成主导耗氧路径，同时对低氧现象的出现起决定作用，表明这两个过程是驱动抚仙湖温跃层低氧发生的核心机制。POM 矿化（19.7%）和硝化作用（16.7%）也是低氧区重要的耗氧过程。相比之下，沉积物耗氧过程仅贡献 1.5%，对低氧区特征的调控作用也有限。这一结果与潘家口水库等以沉积物耗氧过程为主导的低氧系统形成鲜明对比^[5]。抚仙湖为典型的寡营养深水湖泊，初级生产力水平较低，有机碳供给和沉降通量有限。同时，湖盆深峻、底面积与体积之比较小，导致沉积层在整个湖体氧收支中贡献较低。对比之下，潘家口水库为中营养型系统，初级生产力较高，颗粒有机物沉降通量大，底层再悬浮与横向物质输送过程也显著增强了底泥与水体的相互作用，因此表现出以沉积物耗氧驱动为主的氧亏特征。由此可见，湖泊营养状态与形态特征塑造了湖泊脱氧的差异化过程机制。

湖库系统中有机质以 POM 和 DOM 两种形态存在。本研究发现，抚仙湖温跃层中驱动耗氧的有机底物主要来源于表层初级生产，其中 DOM 矿化是低氧区形成的主要驱动过程，而 POM 矿化的贡献相对较弱。模型模拟结果显示，抚仙湖中 DOM 矿化过程的关闭不仅直接削弱了水体中氧气的消耗，还抑制了浮游植物的生产及其衍生产物的耗氧效应，展现了 DOM 矿化对湖泊生态系统氧循环的双重作用机制——一方面直接消耗氧气，另一方面过程中释放大量生物可利用性营养物质，如 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ ，促进浮游植物的生长与代谢，从而间接加剧水体中下层耗氧。与之形成鲜明对比的是，Rappbode 水库中的温跃层低氧区主要受控于 *Planktothrix* 形成的深层叶绿素最大值区，该区域 POM 的局部矿化过程是主要的有机物耗氧机制^[4]。这一差异表明，温跃层中主导的耗氧路径受控于湖库的初级生产特征与有机物组成结构，具有显著的系统依赖性。

此外，硝化作用活跃区与温跃层深度高度一致，低氧区域中硝化耗氧贡献率较高（16.7%），进一步证实温跃层不仅是氧消耗的关键带，同时也是氮素转化过程的集中区域。这一耦合关系说明，温跃层区域可能同时承担着氧循环与氮循环活跃的双重功能，在湖泊生源要素循环中具有重要地位。

3.2 气候变暖驱动抚仙湖温跃层低氧现象的演变机制

在全球变暖背景下，湖泊脱氧已成为普遍且持续加剧的现象。然而，现有研究多聚焦于表层或深层水体的氧动态^[39, 40]，对温跃层这一关键过渡带的关注仍相对不足。本研究基于长达 80 年的模型历史重建结果发现，在气候变暖的持续影响下，抚仙湖中的温跃层低氧现象呈现出不断恶化的长期趋势，表现为平均浓度更低、位置更浅、厚度和体积更大、持续时间更长（图 4）。这些特征与对应的热分层特征呈现出高度的统计相关性（图 5），而热分层变化正是气候变暖驱动的直接物理响应。值得注意的是，尽管过去 80 年间温跃层低氧总体呈加剧趋势，但 2010 年后随着区域增温速率短期波动减缓，抚仙湖水温出现阶段性下降，从而导致温跃层低氧区的部分特征，如低氧区厚度和平均 DO 浓度，呈现缓和甚至好转的趋势。这一现象进一步揭示了温跃层氧气动态对气候年际波动的高度敏感性。

本研究系统整合了物理和生物驱动因素，揭示气候变暖通过增强和延长热分层，在温跃层中形成了一个更为稳定且持久的反应空间。这一物理环境的改变，为生物地球化学耗氧过程提供了更加充足的作用时间，使其在一个与大气复氧日益隔离的环境中持续消耗氧气。正是这种物理-生物过程的协同作用，驱动了温跃层氧环境的持续恶化。值得强调的是，这一机制揭示了，即便在内在耗氧速率未显著增强的情况下，气候变暖仍可通过改变物理边界条件，放大湖泊的缺氧风险，这与 Jane 等^[41]在全球尺度的观测结果相一致。本研究深化了对深水湖泊抚仙湖中温跃层低氧形成机制的理解，为气候变化背景下深水湖泊氧环境演变的预测与管理提供了科学依据。

4 结论

本研究基于抚仙湖高频观测和过程模型模拟，系统分析了深水湖泊温跃层低氧区在气候变暖背景下的演变特征及其关键驱动机制，主要结论如下：

1. 气候变暖驱动抚仙湖温跃层低氧现象的持续加剧。历史重建（1945–2024 年）结果显示，抚仙湖温跃层低氧区正向更大空间、更长持续时间尺度拓展，DO 浓度也呈下降趋势。该趋势主要源于气候变暖诱发的热分层增强与生物地球化学耗氧过程的协同作用，共同放大了温跃层水体中的氧亏风险。

2. 抚仙湖内源生物地球化学耗氧过程对温跃层低氧区具有重要的调控作用，其中 DOM 矿化与浮游植物呼吸作用为核心耗氧路径，决定了低氧现象的发生与否。POM 矿化、硝化作用与沉积物耗氧（SOD）过程则在调控低氧区 DO 浓度、持续性和空间范围方面发挥重要作用。

5 参考文献

- [1] Beman JM and Carolan MT. Deoxygenation alters bacterial diversity and community composition in the ocean's largest oxygen minimum zone. *Nature Communications*, 2013, **4**: 1-11. DOI: 10.1038/ncomms3705.
- [2] North RP, North RL, Livingstone DM et al. Long-term changes in hypoxia and soluble reactive phosphorus in the hypolimnion of a large temperate lake: consequences of a climate regime shift. *Global Change Biology*, 2014, **20**(3): 811-823. DOI: 10.1111/gcb.12371.
- [3] McClure RP, Hamre KD, Niederlehner BR et al. Metalimnetic oxygen minima alter the vertical profiles of carbon dioxide and methane in a managed freshwater reservoir. *Science of the Total Environment*, 2018, **636**: 610-620. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.04.255.
- [4] Wentzky VC, Frassl MA, Rinke K et al. Metalimnetic oxygen minimum and the presence of *Planktothrix rubescens* in a low-nutrient drinking water reservoir. *Water Research*, 2019, **148**: 208-218. DOI: 10.1016/j.watres.2018.10.047.
- [5] Du YL, Liu XB, Hu MM et al. Resolving spatially complex interactions between hydrodynamics and biogeochemical processing in a large reservoir with metalimnetic oxygen deficits. *Journal of Hydrology*, 2024, **644**. DOI: 10.1016/j.jhydrol.2024.132060.
- [6] McDonald CP, Saeed MN, Robertson DM et al. Temperature explains the formation of a metalimnetic oxygen minimum in a deep mesotrophic lake. *Inland Waters*, 2022, **12**(3): 331-340. DOI: 10.1080/20442041.2022.2029318.
- [7] Horppila J, Malinen T, Nurminen L et al. A metalimnetic oxygen minimum indirectly contributing to the low biomass of cladocerans in Lake Hiidenvesi-a diurnal study on the refuge effect. *Hydrobiologia*, 2000, **436**(1-3): 81-90. DOI: 10.1023/a:1026594006856.
- [8] Rice JA, Thompson JS, Sykes JA et al. The role of metalimnetic hypoxia in striped bass summer kills: consequences and management implications. In: Bulak JS, Coutant CC, Rice JA eds. *Biology and Management of Inland Striped Bass and Hybrid Striped Bass*. Nashville, TN: Proceedings of the Symposium on Striper 2009: Inland Striped Bass and Hybrid Striped Bass Management/139th Annual Meeting of the American-Fisheries-Society, 2013, **80**:121-145.
- [9] Liljendahl-Nurminen A, Horppila J and Lampert W. Physiological and visual refuges in a metalimnion: an experimental study of effects of clay turbidity and an oxygen minimum on fish predation. *Freshwater Biology*, 2008, **53**(5): 945-951. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2008.01952.x.
- [10] Xia W, Zhang M, Zhou M et al. Spatio-temporal dynamics of dissolved oxygen and its influencing factors in Lake Xiannv Jiangxi, China. *J Lake Sci*, 2023, **35**(3): 874-885. DOI: 10.18307/2023.0330.[夏威夷, 张萌, 周懋等. 大型深水湖库溶解氧时空变化及驱动因素:以江西仙女湖为例. *湖泊科学*, 2023, **35**(3), 874-885.]
- [11] Wen G, Wang S, Cao RH et al. A review of the formation causes, ecological risks and water quality response of metalimnetic oxygen minimum in lakes and reservoirs. *Journal of Lake Sciences*, 2022, **34**(3): 711-726. DOI: 10.18307/2022.0301.[文刚, 王硕, 曹瑞华等. 湖库温跃层溶解氧最小值的形成原因、衍生的生态风险及控制研究进展. *湖泊科学*, 2022, **34**(3), 711-726.]
- [12] Kreling J, Bravidor J, Engelhardt C et al. The importance of physical transport and oxygen consumption for the development

- of a metalimnetic oxygen minimum in a lake. *Limnology and Oceanography*, 2017, **62**(1): 348-363. DOI: 10.1002/lno.10430.
- [13] Zhang YL, Wu ZX, Liu ML et al. Dissolved oxygen stratification and response to thermal structure and long-term climate change in a large and deep subtropical reservoir (Lake Qiandaohu, China). *Water Research*, 2015, **75**: 249-258. DOI: 10.1016/j.watres.2015.02.052.
- [14] Shapiro J. The cause of a metalimnetic minimum of dissolved oxygen. *Limnology and Oceanography*, 1960, **5**(2): 216-227. DOI: 10.4319/lno.1960.5.2.0216.
- [15] Schram MD and Marzolf GR. Metalimnetic oxygen depletion-organic-carbon flux and crustacean zooplankton distribution in a quarry embayment. *Transactions of the American Microscopical Society*, 1994, **113**(2): 105-116. DOI: 10.2307/3226639.
- [16] Stauffer RE. Nutrient internal cycling and the trophic regulation of Green Lake, Wisconsin. *Limnology and Oceanography*, 1985, **30**(2): 347-363. DOI: 10.4319/lno.1985.30.2.0347.
- [17] Mitchell SF and Burns CW. Oxygen-consumption in the epilimnia and hypolimnia of 2 eutrophic, warm-monomictic lakes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 1979, **13**(3): 427-441. DOI: 10.1080/00288330.1979.9515820.
- [18] Joehnk KD and Umlauf L. Modelling the metalimnetic oxygen minimum in a medium sized alpine lake. *Ecological Modelling*, 2001, **136**(1): 67-80. DOI: 10.1016/s0304-3800(00)00381-1.
- [19] Nix J. Contribution of hypolimnetic water on metalimnetic dissolved-oxygen minima in a reservoir. *Water Resources Research*, 1981, **17**(2): 329-332. DOI: 10.1029/WR017i002p00329.
- [20] Hudson JJ and Vandergucht DM. Spatial and temporal patterns in physical properties and dissolved oxygen in Lake Diefenbaker, a large reservoir on the Canadian Prairies. *Journal of Great Lakes Research*, 2015, **41**: 22-33. DOI: 10.1016/j.jglr.2015.06.007.
- [21] Dordoni M, Seewald M, Rinke K et al. Novel evaluations of sources and sinks of dissolved oxygen via stable isotopes in lentic water bodies. *Science of the Total Environment*, 2022, **838**. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2022.156541.
- [22] Zhang YD, Fu H, Chen HH et al. Climate-driven intensification of hypolimnetic deoxygenation in Lake Fuxian, a monomictic lake in south-western China, since the 1990s. *Ecological Indicators*, 2023, **154**. DOI: 10.1016/j.ecolind.2023.110567.
- [23] Hu CH and Tao YQ. Spatial-temporal occurrence and sources of organochlorine pesticides in the sediments of the largest deep lake (Lake Fuxian) in China. *Environmental Science and Pollution Research*, 2023, **30**(11): 31157-31170. DOI: 10.1007/s11356-022-24394-7.
- [24] Wang HM and Mohd NS. Driving factors and management strategies for water quality improvement in Fuxian Lake, China: A case study on ecological restoration and sustainable management of plateau lakes. *Ecological Indicators*, 2025, **174**: 1-14. DOI: 10.1016/j.ecolind.2025.113440.
- [25] Zhang XJ, Niu Y, Wu YL et al. Stratification characteristics of dissolved oxygen and its driving factors in a typical plateau deep lake. *Research of Environmental Sciences*, 2024, **37**(5): 1006-1014. DOI: 10.13198/j.issn.1001-6929.2024.01.19. [张秀锦, 牛远, 吴亚丽等. 高原深水湖泊抚仙湖溶解氧分层特征及驱动因素. *环境科学研究*, 2024, **37**(5): 1006-1014.]
- [26] Han XT, Xun F, Zhu XL et al. Mechanism of organic phosphorus transformation and its impact on the primary production in a deep oligotrophic plateau lake during stratification. *Water Research*, 2024, **254**: 1-11. DOI: 10.1016/j.watres.2024.121420.
- [27] Xun F, Feng MH, Zhao C et al. Epilimnetic oligotrophication increases contribution of oxic methane production to atmospheric methane flux from stratified lakes. *Water Research*, 2025, **268**: 1-12. DOI: 10.1016/j.watres.2024.122602.
- [28] Hersbach H, Bell B, Berrisford P et al. The ERA5 global reanalysis. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 2020, **146**(730): 1999-2049. DOI: 10.1002/qj.3803.
- [29] Yang WC, Zhu WX and Gu GH. Variation characteristics and driving factors of water level in Fuxian Lake from 1953 to 2021. *Pearl River*, 2023, **44**(4): 10-18. DOI: 10.3969/j.issn.1001-9235.2023.04.002. [杨文春, 朱文祥, 谷桂华. 1953-2021年抚仙湖水位变化特征及驱动因素分析. *人民珠江*, 2023, **44**(4): 10-18.]
- [30] Gao W, Chen Y, Xu M et al. Trend and driving factors of water quality change in Lake Fuxian (1980-2011). *Journal of Lake Sciences*, 2013, **25**(5): 635-642. DOI: 10.18307/2013.0503. [高伟, 陈岩, 徐敏等. 抚仙湖水质变化 (1980-2011年) 趋势与驱动力分析. *湖泊科学*, 2013, **25**(5): 635-642.]

- [31] Deng X, Si Y, Yang PH et al. Water level variation characteristics and influencing factors of Lake Fuxian. *Yangtze River*, 2023, **54**(10): 44-51. DOI: 10.16232/j.cnki.1001-4179.2023.10.007.[邓欣, 司源, 杨坪宏等. 抚仙湖水位变化特征及影响因素研究. *人民长江*, 2023, **54**(10): 44-51.]
- [32] Burchard H, Bolding K and Villarreal MR. GOTM, a general ocean turbulence model. Theory, implementation and test cases. European Commission, Space Applications Institute, 1999.
- [33] Schmedler-Meyer NA, Andersen TK, Hu FRS et al. Water Ecosystems Tool (WET) 1.0-a new generation of flexible aquatic ecosystem model. *Geoscientific Model Development*, 2022, **15**(9): 3861-3878. DOI: 10.5194/gmd-15-3861-2022.
- [34] Andersen TK, Nielsen A, Jeppesen E et al. Simulating shifting ecological states in a restored, shallow lake with multiple single-model ensembles: Lake Arreskov, Denmark. *Environmental Modelling & Software*, 2022, **156**. DOI: 10.1016/j.envsoft.2022.105501.
- [35] Kong XZ, Determann M, Andersen TK et al. Synergistic effects of warming and internal nutrient loading interfere with the long-term stability of lake restoration and induce sudden re-eutrophication. *Environmental Science & Technology*, 2023, **57**(9): 4003-4013. DOI: 10.1021/acs.est.2c07181.
- [36] Agency USEP. A review of some of the effects of reduced dissolved oxygen on the fish and invertebrate resources of Ward Cove, Alaska. Washington, DC: U.S., 1991.
- [37] Winslow LA, Read JS, Hansen GJ et al. rLakeAnalyzer: Lake Physics Tools (Version 1.11.4.1). R package, 2016. <https://github.com/FLARE-forecast/rLakeAnalyzer>.
- [38] Zhou QC, Zhang YL, Li KD et al. Seasonal and spatial distributions of euphotic zone and long-term variations in water transparency in a clear oligotrophic Lake Fuxian, China. *Journal of Environmental Sciences*, 2018, **72**: 185-197. DOI: 10.1016/j.jes.2018.01.005.
- [39] Jane SF, Hansen GJA, Kraemer BM et al. Widespread deoxygenation of temperate lakes. *Nature*, 2021, **594**(7861): 66-70. DOI: 10.1038/s41586-021-03550-y.
- [40] Jansen J, Simpson GL, Weyhenmeyer GA et al. Climate-driven deoxygenation of northern lakes. *Nature Climate Change*, 2024, **14**(8): 1-11. DOI: 10.1038/s41558-024-02058-3.
- [41] Jane SF, Mincer JL, Lau MP et al. Longer duration of seasonal stratification contributes to widespread increases in lake hypoxia and anoxia. *Global Change Biology*, 2023, **29**: 1009-1023. DOI: 10.1111/gcb.16525.