

青藏高原东南缘高山湖泊藻类响应气候变化和大气沉降的长期特征*

朱 云, 陈光杰**, 孔令阳, 李 静, 陈小林, 李 平, 马 欠, 周 起, 黄林培, 任 雁

(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: 高山湖泊远离人类活动直接影响, 通常具有面积小、寡营养、食物网单一等特点, 对气候变化和营养输入具有较高的敏感性。我国青藏高原东南缘地区氮沉降通量较高, 增温幅度显著, 已有研究显示该地区可能受湖泊类型、流域特征等影响存在差异性的湖泊响应模式。本研究选择该区域位于树线以下、具有不同水深的 3 个小型湖泊(盖公错纳、沃迪错、碧洁天池)开展沉积物调查和对比研究, 通过钻孔样品测年、理化特征和藻类(硅藻群落、藻类色素)等多指标分析, 结合区域气候定量重建和氮沉降等数据收集, 评价了过去 300 年来藻类演替模式的异同特征及湖泊水深的调节作用。结果显示, 3 个湖泊中硅藻的优势物种与群落组成差异明显。深水型湖泊盖公错纳(最大水深 39.4 m)的硅藻群落以浮游种为主(占比达 82%), 优势种为眼斑小环藻(*Pantocsekiella ocellata*)、科曼小环藻(*Pantocsekiella comensis*); 深水型湖泊沃迪错(最大水深 20.7 m)的硅藻群落中浮游种和底栖种约各占 50%, 优势种为眼斑小环藻(*Pantocsekiella ocellata*)、连结脆杆藻(*Staurosira construens*); 浅水湖泊碧洁天池(最大水深 1.7 m)的硅藻群落以底栖种为主(约 99%), 优势种为极细微曲壳藻(*Achnanthis minutissimum*)、小头桥弯藻(*Encyonopsis microcephala*)。近 300 年来, 2 个深水型湖泊(盖公错纳和沃迪错)中硅藻群落变化没有显著的阶段性特征, 但初级生产力呈持续上升的趋势; 而浅水湖泊(碧洁天池)的硅藻群落出现了明显转变, 自 1968 年开始极细微曲壳藻相对丰度上升且成为优势种, 而其沉积物色素浓度呈总体下降趋势。进一步分析发现, 驱动 3 个湖泊硅藻群落变化的环境因子存在差异, 盖公错纳主要受到水文波动影响, 沃迪错和碧洁天池主要与总氮(TN)有关; 与深水湖泊相比, TN 对浅水湖泊硅藻群落的驱动作用有所增强。湖泊初级生产力的驱动因子上, 盖公错纳中水文和气温变化的影响明显, 沃迪错主要受到 TN 和气温控制, 而碧洁天池中水文波动和 TN 的影响显著。由此可见, 位于树线下的高山湖泊藻类演替特征与水深等湖泊类型显著相关, 出现了区域增温、大气沉降等相同背景下藻类响应模式的湖泊差异。

关键词: 青藏高原; 高山湖泊; 气候变化; 大气沉降; 沉积物; 藻类色素; 硅藻

Long-term patterns of algal changes in response to climate change and atmospheric deposition in alpine lakes along the southeastern margin of Tibetan Plateau*

Zhu Yun, Chen Guangjie**, Kong Lingyang, Li Jing, Chen Xiaolin, Li Ping, Ma Qian, Zhou Qi, Huang Lingpei & Ren Yan

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

Abstract: Alpine lakes are often located remotely without the direct impacts of human activities, and usually characterized by small size, low nutrient level, and simple trophic structure, and thus being highly sensitive to climate change and nutrient inputs. Along the southeastern margin of Qinghai-Tibet Plateau, there exists a high flux in nitrogen deposition and a significant increase in temperature. Previous studies had shown that there might exist regional heterogeneity in lake responses in this area that can be linked with lake types and landscape features. In this study, three small-sized lakes (Gaigong Cuona, Wodi Co and Bigu Tianchi) with

* 2022-12-08 收稿; 2023-03-22 收修改稿。

国家自然科学基金项目(42171072)、云南省重点研发计划(202203AC100002-02)、云南省 John P. Smol 院士工作站(202005AF150005)和异龙湖高原浅水湖泊云南省野外科学观测研究站(202305AM070002)联合资助。

** 通信作者; E-mail: guangjiechen@gmail.com。

different water depths, all of which are slightly alkaline and located below the tree line, were selected for sediment surveys and comparative analyses. Multi-proxy analyses, including sample dating, physio-chemical and algal indicators (e.g., diatom assemblage and algal pigments), were carried out in combination with data collation on quantitative reconstruction of regional climate and nitrogen deposition, aiming to evaluate the degree of concordance in algal changes over the last three centuries and the mediating effect of lake depth among lakes. The results showed that there were significant differences in the dominant diatom species and composition of diatom community across lakes. The diatom community was dominated by plankton species (~82%) in Gaigong Cuona (maximum depth = 39.4 m), including *Pantocsekiella ocellata* and *P. comensis*. In Wodi Co (maximum depth = 20.7 m), planktonic and benthic taxa accounted for about 50% of the community, respectively, and the dominant species were *Pantocsekiella ocellata* and *Staurosira construens*. In contrast, benthic diatoms (~99%) was highly dominant in the shallowest lake of Bigu Tianchi (maximum depth = 1.7 m), including *Achnanthyidium minutissimum* and *Encyonopsis microcephala*. In both deep-water lakes (Gaigong Cuona and Wodi Co), the diatom composition showed no significant shift but the primary production (i.e., pigments) displayed a continuous increase over the past 300 years. Meanwhile, the diatom community in the shallow lake (Bigu Tianchi) showed obvious changes while the pigment concentration showed a general trend of declining. Specifically, the relative abundance of *Achnanthyidium minutissimum* increased and became the dominant species since ~1968. It was further shown that environmental factors may differ strongly in driving diatom assemblages across lakes. The diatom community was mainly affected by hydrological fluctuations in Gaigong Cuona, but was mainly related to total nitrogen (TN) in both Wodi Co and Bigu Tianchi. Along the depth gradient, TN had a stronger effect on diatom community in shallower lakes. Regarding the driving factors of lake primary production, the hydrological and temperature changes were significant in Gaigong Cuona, TN and temperature factors were obvious in Wodi Co, and the hydrological and TN fluctuations were important in Bigu Tianchi. In conclusion, the algae succession in alpine lakes was found to be significantly linked with lake typology such as water depth, and there may exist a higher degree of sensitivity in algal changes in shallow-water lakes in response to regional warming and atmospheric deposition in Southeast Tibet Plateau.

Keywords: Tibetan Plateau; alpine lakes; climate change; atmospheric deposition; sediment; algal pigment; diatoms

气候变化和持续增强的人类活动已成为影响湖泊环境变化的重要驱动因子^[1-2],而在未受到人类活动直接影响的高纬度、高海拔地区,越来越多的证据表明高山湖泊出现了明显的生态系统变化^[3-4]。监测记录显示,高山地区的增温效应较其他地区更为显著^[5],如阿尔卑斯山地区自1980年以来增温幅度可以达到全球的2~4倍^[6]。同时,化石燃料燃烧、化肥施用等产生的污染物质已通过大气环流输送到高海拔地区^[7-8],成为影响高山湖泊环境与生态系统健康的重要环境压力^[9]。高山湖泊是高山生态系统的重要组成部分,一般具有较低的生物生长速率、独特的物种生态位和单一的营养结构,其生态系统对气候变化和营养输入的响应十分敏感^[4,10]。大量研究表明,气候变化和大气污染沉降首先会改变高山湖泊水体的理化特征,进而对藻类等生物生长和群落结构产生直接影响^[11-12]。其中,增温会直接造成湖泊水温升高、热力分层时间延长、水位波动增强等^[13]。Rühland等研究表明,增温导致深水湖泊热力分层加强后有利于湖中小型藻类(如小环藻)占优^[14]。持续的增温还会导致高山湖面冰封时间减少、光照条件改善,均有利于浮游藻类的繁殖^[15]。同时大气氮沉降过程持续输送了氮素等营养盐,在贫营养水平的高山湖泊中会显著促进藻类的生长,甚至会改变水体营养盐的配置并从氮限制转变为磷限制^[16]。而在酸中和能力弱的高山湖泊中,大气氮沉降还会造成水体酸化并导致湖泊生物量减少、生物多样性下降^[17-18]。

在区域增温和大气沉降的背景下,流域特征、地质背景、湖盆形态等类型不同的高山湖泊中表现出了差异的生态响应模式^[19-20]。位于树线以上的湖泊通常具有流域侵蚀作用强、水体溶解有机碳(DOC)浓度低等特点,而较低的DOC难以有效地阻挡紫外线辐射并保护水生生物^[21],因此位于树线以上的高山湖泊生物群落的变化要可能比树线以下的高山湖泊更为显著^[20]。当大气活性氮沉降到地面后,具有面积小、植被覆盖低、土壤层发育薄特点的流域可以在较短的时间内达到氮饱和,随后流域多余的活性氮会直接输入湖泊,在此类流域中的高山湖往往对大气氮沉降的响应更为敏感^[9]。而在环境特征相似的流域中,小型湖泊水体的混合作用较强^[22]、生物多样性低^[23],会对气温变化和营养盐输入做出快速响应^[19],呈现出比大型湖泊更为敏感的响应模式^[22,24]。青藏高原东南缘地区是我国增温幅度最显著的地区之一^[25],区域内分布着大量的小型高山湖泊且多为冰川遗迹湖。监测结果显示,南亚和东南亚等地区的大气污染物质可通过印度夏季风输送到我国西南地区,青藏高原东南缘地区的平均氮(N)沉降速率约为40 kg/(hm²·a),是我国陆地N沉降

速率的 2 倍左右^[9,26]。已有研究表明,该地区的大气沉降等过程已对高山湖泊的环境特征和藻类演替产生了重要影响^[17,23]。同时已有研究将高山湖泊在藻类响应模式上存在的区域异质性主要归咎于流域特征差异,而对于湖泊类型在其中的影响作用研究仍较少^[9,20,23]。

基于以上分析,本研究选择青藏高原东南缘地区位于树线以下、具有不同水深的 3 个小型弱碱性湖泊为研究对象,通过钻孔测年、理化特征与藻类等多指标的时间序列分析,首先重建过去 300 年来 3 个高山湖泊的环境变化与藻类响应历史。进一步结合区域气候定量重建和氮沉降等数据,对比分析在气候变化和大气沉降背景下高山湖泊藻类响应的模式异同,以期获得该地区湖泊藻类变化的同步性特征及水深等湖泊类型的调节作用,可为全球变化持续的情景下预测高山湖泊生态系统变化的未来趋势提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于青藏高原东南缘地区,盖公错纳、沃迪错、碧沽天池 3 个高山湖泊均分布在云南省迪庆藏族自治州香格里拉县。其中,盖公错纳海拔 4214 m,距离香格里拉市约 40 km,沃迪错海拔 3842 m,距离香格里拉市约 52 km,碧沽天池海拔 3840 m、距离香格里拉市约 25 km (图 1a)。3 个高山湖泊都位于树线以下(目前林线高度约 4300 m),盖公错纳和沃迪错流域土地类型以裸地为主,碧沽天池流域土地类型以森林为主(表 1)。盖公错纳最大水深约为 39.4 m,水体呈弱碱性($\text{pH}=8.03$),透明度为 1.1 m 且营养水平低,采样时水生植物分布极少(覆盖度 $<1\%$);流域面积为 5.61 km^2 ,湖泊面积为 0.14 km^2 (流域和湖泊面积之比约为 40.1)。盖公错纳缺乏入湖河流,出水口位于湖盆东部,湖泊水位高时有出流,为开放型湖泊。沃迪错最大水深约为 20.7 m,水体清澈,透明度达 10.1 m,水体呈弱碱性($\text{pH}=8.12$),采样时水生植物分布极少(覆盖度 $<1\%$);流域面积为 3 个湖泊中最大,达 36.04 km^2 ,湖泊面积为 0.17 km^2 (流域和湖泊面积之比约为 212)。沃迪错湖盆西侧分布有 2 条入湖河流,两个湖区之间相连通有湖水交换,有 1 条出湖河流分布于湖盆东侧,为开放型湖泊。碧沽天池最大水深约为 1.7 m,清澈见底,水体呈弱碱性($\text{pH}=7.94$),营养水平低,湖中有少量水生植物分布;流域面积为 6.41 km^2 ,湖泊面积为 0.16 km^2 (流域和湖泊面积之比约为 40.1)。湖泊无河流输

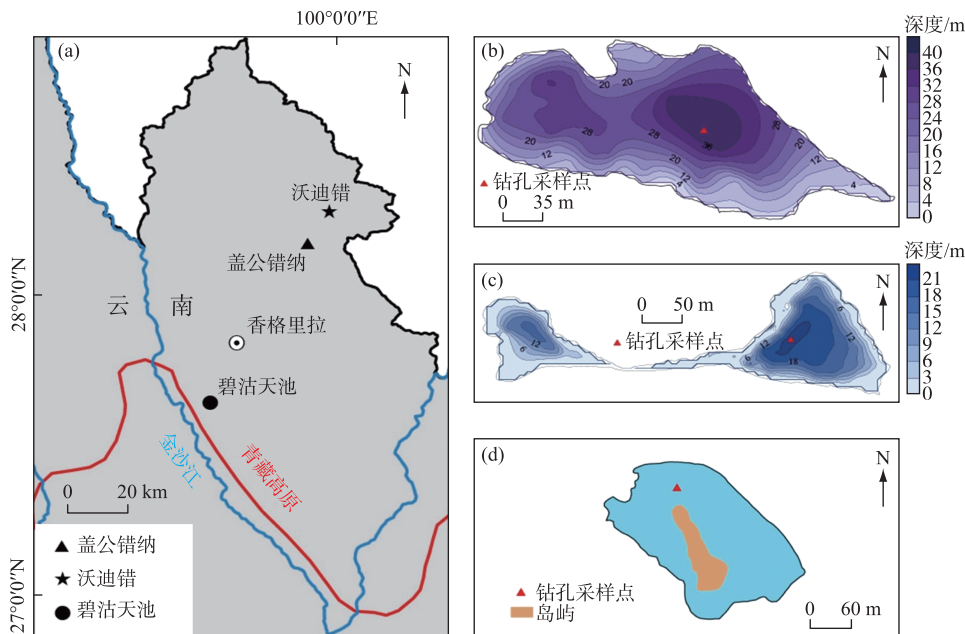


图 1 湖泊地理位置(a),盖公错纳(b)、沃迪错(c)和碧沽天池(d)等深图及采样点位置
Fig.1 Maps showing lake location (a), bathymetry and sampling sites of Gaigong Cuona (b), Wodi Co (c) and Bigu Tianchi (d)

入且无出水口,为封闭型湖泊。

表 1 盖公错纳、沃迪错和碧洁天池基本环境特征

Tab.1 Key environmental characteristics of Gaigong Cuona, Wodi Co and Bigu Tianchi

环境参数	盖公错纳	沃迪错	碧洁天池	环境参数	盖公错纳	沃迪错	碧洁天池
海拔/m a.s.l.	4214	3842	3840	灌木/%	5.8	1.3	3.7
最大水深/m	39.4	20.7	1.7	裸地/%	73.4	68.1	0
湖泊面积/km ²	0.14	0.17	0.16	透明度/m	1.1	10.1	1.7
流域面积/km ²	5.61	36.04	6.41	pH	8.03	8.12	7.94
流域/湖泊面积比	40.1	212	40.1	TN/(mg/L)	0.17	1.15	0.39
流域平均坡度	20.38	25.18	13.38	TP/(mg/L)	0.01	0.01	0.01
森林/%	11.3	15.8	65.9	叶绿素 a/(μg/L)	1	—	2.5
草地/%	6.5	12.6	26.8				

3 个湖泊所在区域主要受西南季风和南支西风的影响。冬半年(11—4 月),受南支西风急流的影响,气候偏冷干;夏半年(5—10 月)受西南季风的控制,降水充沛,气候温暖湿润。香格里拉市气象站点(海拔 3450 m;数据来源于国家气候中心 <http://ncc.cma.gov.cn/cn/>)近 62 年来的温度和降水气象数据显示,6—9 月温度最高,12—2 月温度低于 0℃;年降水量为 596.3 mm,主要集中在 6—9 月,占全年降水量的 77% (图 2a)。

1.2 样品采集

2019 年 8 月利用 Hon-Kajak 沉积物重力钻在盖公错纳湖心 39.4 m 深处(图 1b),采集长度为 112 cm 的沉积物柱状样品。现场对其顶部 10 cm 按 0.5 cm 间隔,10 cm 以下按 1 cm 间隔进行分样,盖公错纳钻孔共获得 122 个样品。2019 年 8 月利用 Hon-Kajak 沉积物重力钻在沃迪错最深处(图 1c),采集长度为 41 cm 的沉积物柱状样品。2018 年 7 月利用 Hon-Kajak 沉积物重力钻在碧洁天池最深处(图 1d),采集长度为 100 cm 的沉积物柱状样品。现场对钻孔顶部 5 cm 按 0.5 cm 间隔,5 cm 以下按 1 cm 间隔进行分样,沃迪错钻孔共获得 46 个样品,碧洁天池钻孔共获得 105 个样品,将 3 个湖泊样品分别装进自封袋中低温密封避光保存。本文根据年代模型结果,重点分析了盖公错纳钻孔上部 18 cm 长度、沃迪错钻孔上部 41 cm 长度、碧洁天池钻孔上部 47 cm 长度的样品。湖泊钻孔采样时,均在现场使用多参数水质监测仪 YSI 对湖泊水温、pH、溶解氧(DO)浓度和电导率等进行测量,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。

1.3 实验室分析

实验室内对沉积钻孔进行了²¹⁰Pb 和¹³⁷Cs 年代测试,使用美国 Canberra 公司生产的高纯锗探测器测定放射性核素²¹⁰Pb 和¹³⁷Cs 比活度,应用 CRS 模型(the constant rate of supply model)建立了沉积物样品年代序列^[27-28]。分析的沉积物物理化和藻类代用指标包括粒度组成、TN 含量、氮同位素(δ¹⁵N)、藻类色素、硅藻等。

称取 0.3~0.5 g 沉积物干样,经前处理去除碳酸盐和有机质后,使用马尔文激光粒度仪(MS-2000)测量沉积物粒度,本研究主要使用粒度数据中的中值粒径。沉积物 TN 含量及 δ¹⁵N 的测定使用 FLASH HT Plus 元素分析仪及流动质谱仪(MAT-253)完成,精度分别为±1.0%和<0.1‰。沉积物色素含量测定参考 Swain 的方法^[29]: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测定 666 nm 波长的吸光值,即为叶绿素的特征吸收峰。在样品比色皿中加入 2 滴稀硝酸,酸化 2 min,在同一波长处测量吸光值,即为自然叶绿素的吸光值。使用参考文献中提供的公式计算叶绿素(CD)含量和自然叶绿素(NC)含量。CD 含量可以用来指示湖泊的初级生产力变化^[29],而 NC 含量是指未分解的叶绿素,它指示了沉积物中的色素保存程度^[30]。

沉积物硅藻样品的分析参照标准方法进行处理^[31]。主要步骤包括:称取 0.3 g 的沉积物干样于烧杯中,

加入 10% 的盐酸去除碳酸盐,反应一段时间后加入 30% 的双氧水并在 80℃ 的水浴锅中加热 4 h 去除有机质,处理好的样品倒入离心管用离心机在 1200 r/min 的速度下离心 4 min,吸去上清液加入蒸馏水继续离心 4 次至样品呈中性,离心好的样品用 Naphrax® 树脂制片。硅藻属种的鉴定在徕卡显微镜 (Leica DM2500) 1000 倍油镜下完成,鉴定方法参考的是 Krammer 和 Lange-Bertalot^[32] 的分类系统,每个样品计数不少于 400 个。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。

1.4 气象监测和气候重建数据收集

研究区近 62 年来的温度和降水变化数据取自香格里拉市 (海拔 3450 m) 气象监测站 (来源于国家气候中心 <http://ncc.cma.gov.cn/cn/>)。因不能满足探讨的时间尺度需求,因此采用了 Duan 和 Zhang^[33] 用青藏高原东南缘树轮重建的夏季温度,选取 1700—2011 年的数据作为本研究的历史气温变化数据 (图 2b)。同时采用了 Li 等^[34] 利用青藏高原东南缘树轮重建的 scPDSI (self-calibrating palmer drought severity index), scPDSI 指数反映的是区域降水变化,选取 1700—2013 年的数据作为本研究的历史降水变化数据 (图 2c)。区域大气氮沉降背景数据采用喜马拉雅山冰芯记录提取的硝酸盐 (NO_3^-) 浓度变化数据^[35] 和格陵兰冰芯的硝酸盐 (NO_3^-) 浓度和 $\delta^{15}\text{N}(\text{NO}_3^-)$ 的数据^[36]。

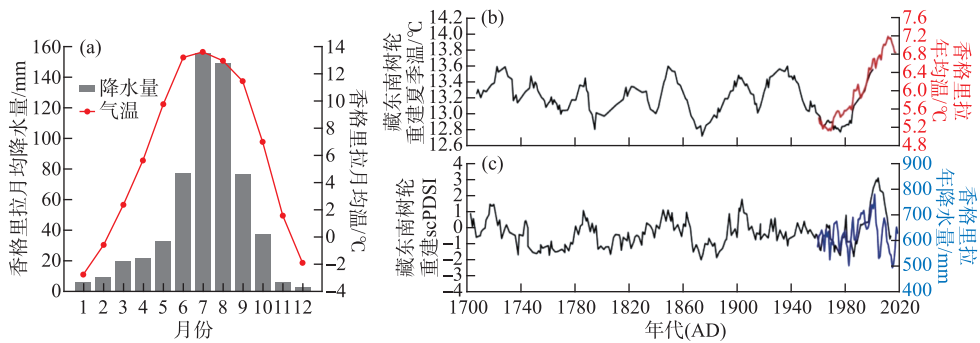


图 2 香格里拉县 1958—2019 年月均温度及降水量变化的长期特征 (a), 藏东南树轮重建夏季温 (1700—2011 年)^[33] 和香格里拉监测年均温 (1958—2019 年) (b), 藏东南树轮重建 scPDSI (1700—2013 年)^[34] 和香格里拉监测年降水量 (1958—2019 年) (c)

Fig.2 Long-term variations of monthly mean temperature and precipitation in Shangri-La County during 1958–2019 (a), summer temperature derived from tree-ring reconstruction in Southeast Tibet (1700–2011)^[33] and annual average temperature monitored in Shangri-La (1958–2019) (b), scPDSI derived from tree-ring reconstruction in Southeast Tibet (1700–2013)^[34] and annual precipitation monitored in Shangri-La (1958–2019) (c)

1.5 数据分析

首先应用限制性聚类分析 (CONISS) 方法对硅藻地层图进行聚类分析^[37], 并使用 Broken-stick 模型识别硅藻群落结构显著变化的阶段。应用去趋势对应分析 (DCA) 确定硅藻群落变化梯度的最大长度 (SD), 3 个湖泊 DCA 主轴 1 长度都小于 2, 故选用主成分分析 (PCA) 的方法识别硅藻群落变化的主要特征, 使用 Broken-stick 模型对主成分分析的主轴进行选取。应用冗余分析 (RDA) 的方法识别驱动硅藻群落变化的主要环境梯度, 分析前对环境数据进行标准化处理, 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 20 的环境因子并生成 RDA 排序图。进一步开展方差分解分析用于 3 个高山湖泊的驱动因子及其强度比较, 方差分解分析中将驱动群落变化的关键因子分为 3 类环境梯度, 其中粒度、重建降水等代用指标指示水文变化, 沉积物 TN 反映氮沉降等作用下营养盐的影响, 温度重建指标指示气温梯度。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硅藻群落的相对驱动强度。本研究中, 聚类分析、PCA、RDA、方差分解等在 R 4.1.0 中完成, 沉积物地层图在 C2 1.7.2 中完成。

2 结果

2.1 岩芯年代序列

根据沉积钻孔 ^{210}Pb 、 ^{137}Cs 比活度和CRS模型建立了3个高山湖泊的钻孔年代序列(图3)。盖公错纳沉积钻孔中 ^{210}Pb 的比活度从表层到底部总体呈下降趋势, ^{137}Cs 比活度峰值出现在10.5 cm位置。根据CRS深度-年代模型建立盖公错纳钻孔的年代学序列,结果表明17.5 cm深度的钻孔代表了过去约293 a;沉积速率出现从钻孔底部向上先增加而在深度3.75 cm以上部分开始下降的长期特征,平均沉积速率为0.15 cm/a。沃迪错沉积钻孔中 ^{210}Pb 的比活度从表层到底部总体呈减少趋势, ^{137}Cs 比活度峰值出现在11.5 cm深度的位置。根据CRS深度-年代模型建立了沃迪错钻孔的年代学序列,结果表明40.5 cm深度的钻孔覆盖了过去约277 a的沉积序列;沉积速率呈现持续增加的趋势,平均沉积速率为0.18 cm/a。碧洁天池沉积钻孔中 ^{210}Pb 的比活度从表层到底部总体呈减少趋势, ^{137}Cs 比活度在13.5 cm深度的位置达到峰值。根据CRS深度-年代模型建立了该钻孔的年代学序列,结果表明46.5 cm深度的钻孔覆盖了过去约321 a的沉积序列;沉积速率呈现先缓慢增加后快速增加的趋势,平均沉积速率为0.22 cm/a。

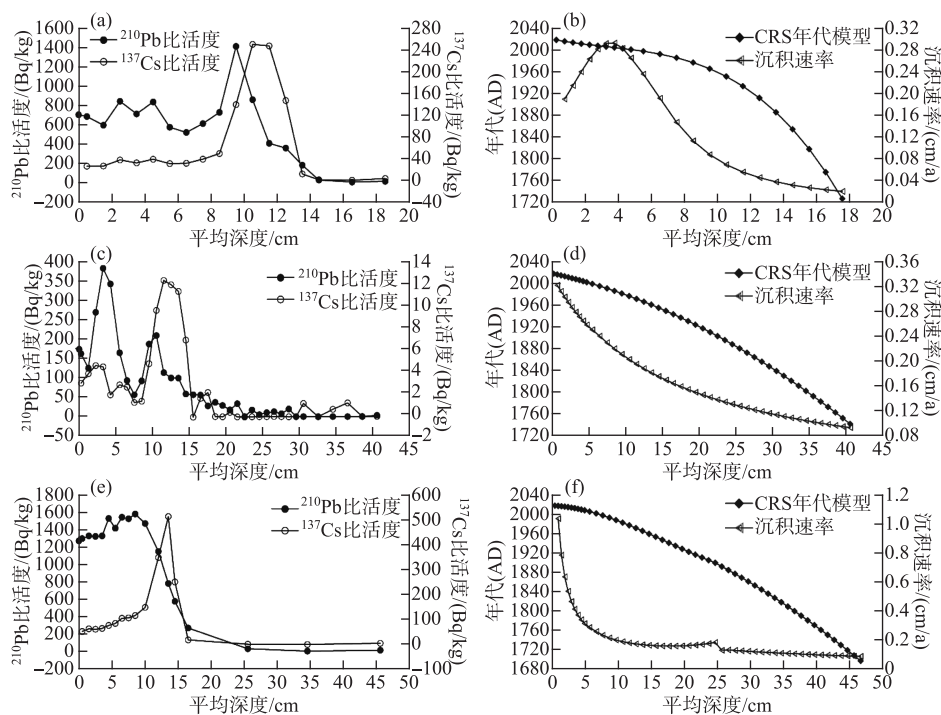


图3 盖公错纳(a,b)、沃迪错(c,d)、碧洁天池(e,f)钻孔 ^{210}Pb 和 ^{137}Cs 比活度、CRS年代模型和沉积速率

Fig.3 Depth profiles showing specific activities of ^{210}Pb and ^{137}Cs , CRS age model and sedimentation rate for sediment cores of Gaigong Cuona (a,b), Wodi Co (c,d) and Bigu Tianchi (e,f), respectively

2.2 3个湖泊沉积物主要理化指标与藻类色素变化特征

近300年来,3个高山湖泊沉积物主要理化指标与藻类色素等记录均存在较为明显的变化(图4)。盖公错纳沉积物主要理化指标与藻类色素的结果显示(图4a),盖公错纳沉积钻中值粒径变化范围为6.3~10.4 μm ,在2005年之前中值粒径呈现缓慢减小的趋势,自2005年后中值粒径出现快速减小。沉积物TN含量在5.0~9.7 mg/g(均值 $\pm$ 标准差为 (7.3 ± 1.0) mg/g),TN含量变化具有明显的阶段性特征,1953年之前TN含量变化较小,基本保持在7.6 mg/g左右,1953—1988年TN含量上升,呈高浓度,1989—2019年TN含量下降,呈低浓度。盖公错纳沉积钻叶绿素浓度在0.17~0.83 $\mu\text{g/g org}$ ((0.37 ± 0.17) $\mu\text{g/g org}$),叶绿素含量总体呈

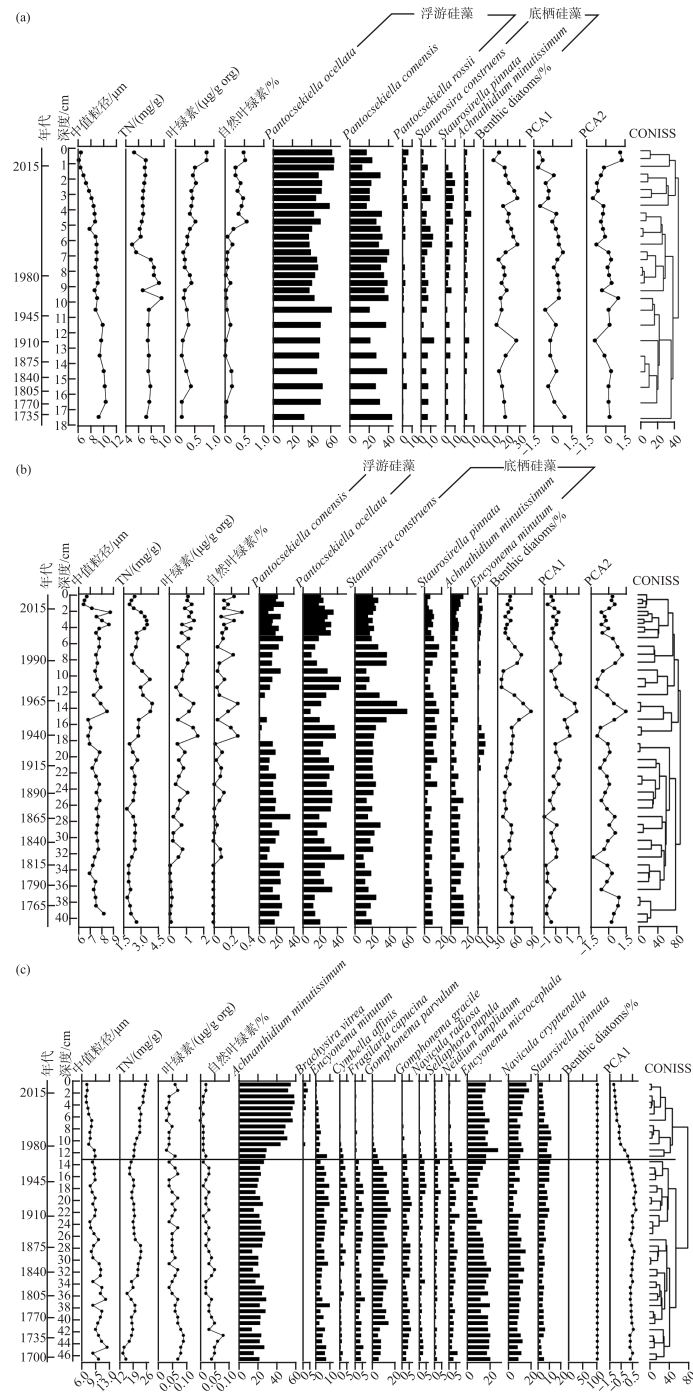


图 4 盖公错纳(a)、沃迪错(b)和碧洁天池(c)钻孔理化指标、藻类色素、优势硅藻属种(相对丰度>5%)组合、硅藻群落 PCA 样品得分的地层变化图及聚类分析结果

Fig.4 Stratigraphic profiles showing long-term variations in key physico-chemical proxies, algal pigments, dominant diatoms (species with relative abundance >5%), diatom PCA scores with clustering analysis results for Gaigong Cuona (a), Wodi Co (b) and Bigu Tianchi (c), respectively

上升趋势,显著上升期出现于 1991 年后。自然叶绿素表现为从钻孔底部到表层逐渐增加的趋势。

沃迪错沉积物主要理化指标与藻类色素的结果显示(图 4b),沃迪错沉积钻中值粒径变化范围为 6.5~8.8 μm ,近 300 年来中值粒径呈现波动变化,没有明显的阶段性特征。沉积物 TN 含量为 1.8~4.0 mg/g ((2.7 $\pm$ 0.5) mg/g),近 300 年来 TN 含量总体呈上升趋势,在 1956—1983 年期间,TN 含量出现快速上升形成一个高浓度阶段。沃迪错沉积钻叶绿素含量为 0.11~1.71 $\mu\text{g/g org}$ ((0.76 $\pm$ 0.44) $\mu\text{g/g org}$),叶绿素含量总体呈上升趋势,在 1938—1962 年期间,叶绿素含量出现快速上升。沃迪错沉积钻自然叶绿素呈现从钻孔底部到表层逐渐增加的趋势。

碧洁天池沉积物主要理化指标与藻类色素的结果显示(图 4c),碧洁天池沉积钻中值粒径变化范围为 7.2~12.6 μm ,近 300 年来中值粒径呈持续减少的趋势。沉积物 TN 含量在 13.8~25.6 mg/g ((20.0 $\pm$ 2.7) mg/g),TN 含量呈现先增加后减少最后增加的趋势,1968 年后碧洁天池 TN 含量开始快速上升。碧洁天池沉积钻叶绿素浓度在 0.03~0.09 $\mu\text{g/g org}$ ((0.06 $\pm$ 0.02) $\mu\text{g/g org}$),叶绿素浓度总体呈下降趋势。碧洁天池沉积钻自然叶绿素呈现从钻孔底部到表层逐渐减少的趋势。

2.3 3 个湖泊的硅藻群落组合及其变化特征

沉积物记录显示,3 个高山湖泊中硅藻群落的优势物种及其变化特征存在明显差异(图 4)。水深达 39.4 m 的盖公错纳硅藻群落以浮游种为主(占比达 82%),水深达 20.7 m 的沃迪错硅藻群落浮游种和底栖种各占约 50%,水深达 1.7 m 的碧洁天池硅藻群落则以底栖种为主,占比几乎达 99%。聚类分析(CONISS 方法)结果显示,近 300 年来盖公错纳和沃迪错硅藻群落变化无明显阶段性特征,而碧洁天池自 1968 年后硅藻群落结构发生明显转变,硅藻种极细微曲壳藻(*Achnantheidium minutissimum*)相对丰度上升成为最大优势种,硅藻种微小异极藻(*Gomphonema parvulum*)和小肉丝藻(*Encyonema minutum*)相对丰度出现下降。盖公错纳钻孔中共鉴定出硅藻 21 个属,95 个种;优势种为眼斑小环藻(*Pantocsekiella ocellata*)、科曼小环藻(*Pantocsekiella comensis*);近 300 年来底栖硅藻比呈现波动变化。沃迪错钻孔中共鉴定出硅藻 23 个属,118 个种;优势种为眼斑小环藻(*Pantocsekiella ocellata*)、科曼小环藻(*Pantocsekiella comensis*)、连结脆杆藻(*Staurorsira construens*);底栖硅藻比在 1951—1968 年和 1987—1996 年 2 个时期出现上升。碧洁天池钻孔中共鉴定出硅藻 16 个属,78 个种;优势种为极细微曲壳藻(*Achnantheidium minutissimum*)、小头桥弯藻(*Encyonopsis microcephala*)等;近 300 年来湖泊一直以底栖硅藻为主。

硅藻群落数据的主成分分析(PCA)和零模型检验结果表明,盖公错纳和沃迪错硅藻群落数据共识别出 2 个 PCA 主轴显著,碧洁天池硅藻群落数据识别出 1 个 PCA 主轴显著。相关分析结果显示(图 5),盖公错纳硅藻 PCA1 得分变化与中值粒径变化显著正相关($r=0.56$, $P<0.01$),沃迪错硅藻 PCA1 得分变化与 TN 变化显著正相关($r=0.52$, $P<0.001$)。碧洁天池硅藻 PCA1 得分变化与 TN 变化显著负相关($r=-0.38$, $P<0.01$),与中值粒径变化显著正相关($r=0.30$, $P<0.05$),与气温变化显著负相关($r=-0.38$, $P<0.05$)。

2.4 主要环境压力及驱动强度识别

为了识别影响藻类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方差分析(图 6)。其中粒度组成、降水定量重建数据指示了湖泊水动力、降水等水文过程,沉积物 TN 浓度反映营养水平的影响,温度定量重建指标指示了气温梯度。方差分解的结果显示(图 6),驱动 3 个湖泊硅藻群落变化的环境因子和驱动强度存在差异,且碧洁天池硅藻群落的方差分析解释量最高。其中,TN 的独立作用对沃迪错(6.5%)的影响强度均高于碧洁天池(4.8%)和盖公错纳(3.9%),水文波动的独立影响主要出现在碧洁天池(4.5%)和盖公错纳(3.5%),气温的独立作用仅在碧洁天池(4.8%)中较为明显,而 TN、水文、气温 3 类因子的相互作用在碧洁天池(4.1%)和盖公错纳(2.7%)中较强。初级生产力的长期变化上,盖公错纳中气温的独立驱动作用较强(8.9%)且与水文因子的相互作用最明显(28.1%);TN 的独立作用在沃迪错中最为显著(25.2%),且与气温呈显著的相互作用(17.5%);在浅水型的碧洁天池中 TN 和水文因子均产生了较强的独立影响(11.9%和 7.6%)及相互作用(19.3%),且 TN、水文、气温 3 类因子的相互作用在碧洁天池中最为显著(5.5%)。

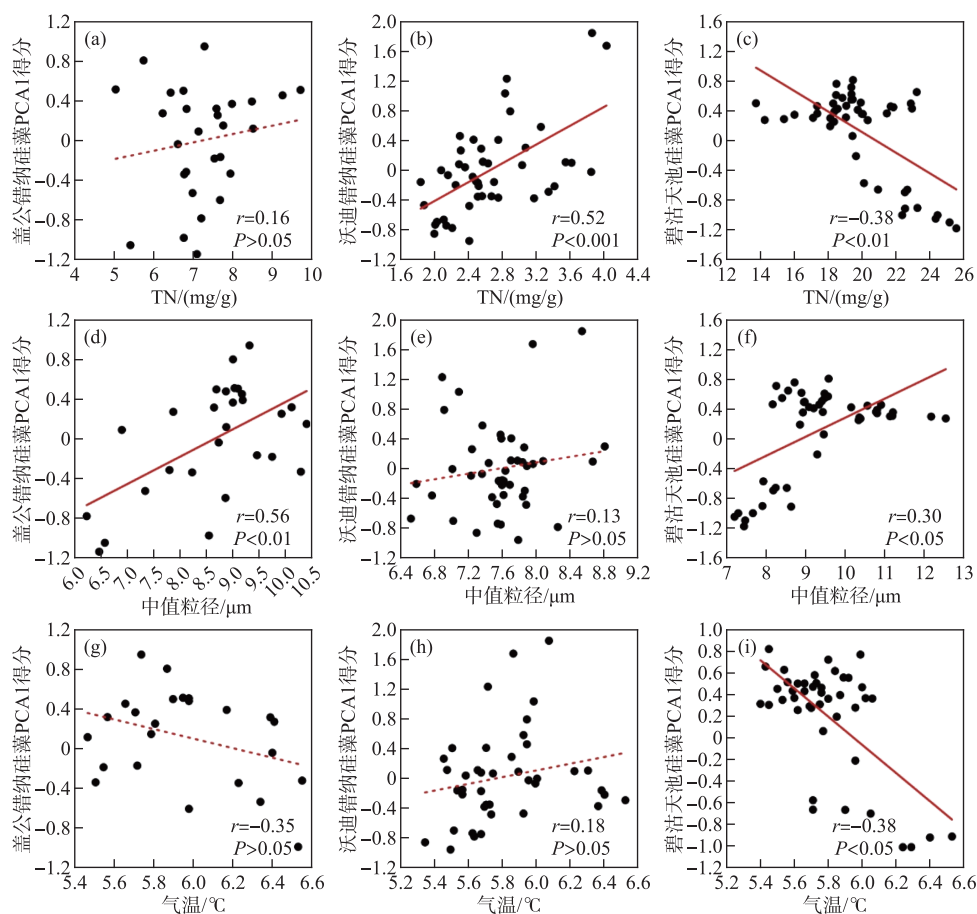


图5 盖公错纳(a,d,g)、沃迪错(b,e,h)、碧沽天池(c,f,i)硅藻 PCA1 得分与 3 个主要环境梯度的相关关系散点图

Fig.5 Scatter plots showing the relationship between diatom PCA1 scores and major environmental gradients in Gaigong Cuona (a,d,g), Wodi Co (b,e,h) and Bigu Tianchi (c,f,i), respectively

3 讨论

3.1 3 个湖泊硅藻组合特征及驱动因素的对比分析

在不同水深梯度下,3 个高山湖泊的硅藻群落组合存在明显差异。碧沽天池水深为 1.7 m 左右,硅藻群落以底栖种为主,其中硅藻种 *A. minutissimum* 是该湖最大的优势种。硅藻种 *A. minutissimum* 是常见的广布种,在 3 个高山湖中都有出现,它能耐受较宽的环境梯度且对于水温波动和营养水平变化都有很高的适应性^[38-39]。盖公错纳硅藻群落以浮游种为主(占比达 82%),且小型 *Pantocsekiella* 为优势种属。当气温上升、湖泊热力分层加强时,小型 *Pantocsekiella* 通常更具物种竞争优势^[14]。同时水中光照条件也是影响小型 *Pantocsekiella* 生长的一个重要因素,透明度上升和湖面冰封时缩短都可能导致小型 *Pantocsekiella* 丰度上升^[15]。盖公错纳水深为 39.4 m 左右,是 3 个高山湖泊中最深且热力分层最为稳定的水体,为小型 *Pantocsekiella* 生长提供了适宜的水动力和生境条件。沃迪错中底栖硅藻和浮游硅藻约各占一半,底栖硅藻优势种主要为 *S. construens* 和 *Staurosirella pinnata*,2 个硅藻种生态习性相似,它们都能耐受较宽的环境梯度,在不同的水温梯度和营养梯度下都能很好的生存^[15,40],所以在高山湖泊中较为常见^[15,23]。在同为深水型湖泊的盖公错纳和沃迪错中,优势硅藻种属相似但在硅藻群落的组合上存在一定差异。硅藻种 *S. construens* 和 *Stau-*

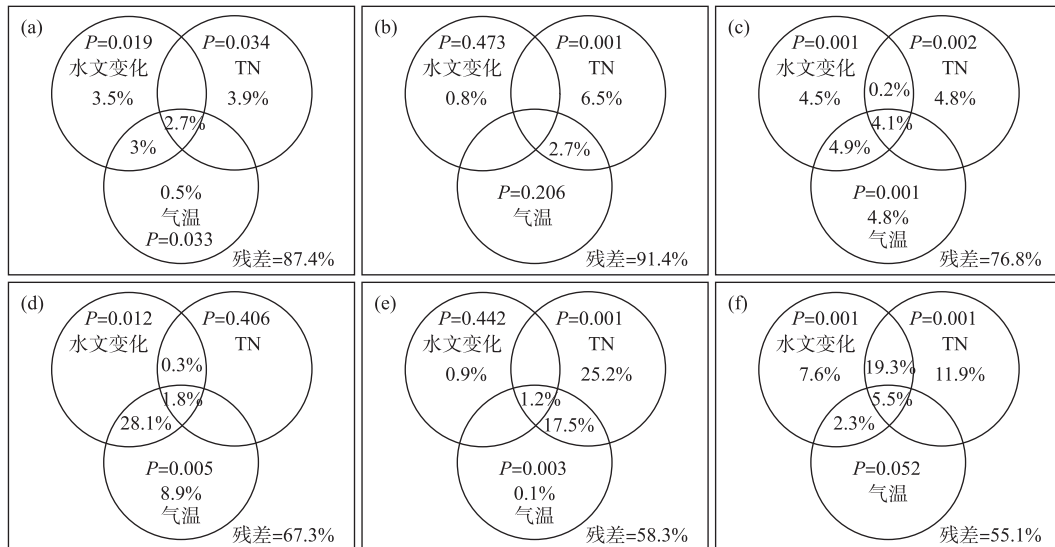


图6 过去300年来盖公错纳(a,d)、沃迪错(b,e)和碧沽天池(c,f)中主要环境梯度驱动硅藻群落(a,b,c)和叶绿素浓度(d,e,f)的方差分解结果

Fig.6 Variation partitioning results showing the proportion of three key environmental gradients in explaining the temporal variance of diatom assemblages (a,b,c) and chlorophyll pigments (d,e,f) for the past 300 years in Gaigong Cuona (a,d), Wodi Co (b,e) and Bigu Tianchi (c,f), respectively

rosirella pinnata 都是体型比较小的底栖硅藻,这类硅藻在水流扰动下常可以悬浮在水体中^[41],所以在深水湖泊盖公错纳和沃迪错中2个硅藻种都属于优势硅藻。但在沃迪错中硅藻种 *S. construens* 和 *Staurosirella pinnata* 的占比要高于盖公错纳,沃迪错水深为20.7 m左右、沿岸带面积大于盖公错纳,同时沃迪错湖水透明度较高(10.1 m),这为底栖硅藻生长提供了良好的条件。

深水与浅水湖泊的对比分析发现,硅藻群落的长期演替呈现了不同的阶段性特征。如在2个深水湖泊中硅藻群落近300年来无明显的阶段性变化特征,而碧沽天池自1968年后出现了显著的群落结构转变。方差分解结果显示(图6),驱动3个高山湖泊硅藻群落变化的环境因子存在较大差异。盖公错纳的硅藻群落变化主要受到水文变化和TN的影响,气温主要通过与其他环境因子的共同作用驱动了硅藻群落变化。盖公错纳硅藻以浮游的小型 *Pantocsekiella* 占多,小型 *Pantocsekiella* 的生长主要受到热力分层、光照、营养盐的共同限制^[14-15,42]。水动力变化会影响湖泊热力分层的稳定性,气温上升则会加强湖泊热力分层的厚度和持续时间^[13],水文和气温因子可能主要通过湖泊热力分层的变化来影响盖公错纳的硅藻群落构建。20世纪以来,青藏高原东南缘地区的气温加速上升^[33],加强了该区域深水湖泊的热力分层,有利于小型 *Pantocsekiella* 属硅藻继续占优,这可能是2个深水型湖泊中硅藻群落结构未发生明显转变的部分原因。此外,*Pantocsekiella* 属种组合变化还可能与营养盐物质的增多有关。湖泊添加实验表明,小型 *Pantocsekiella* 只有在N充足的情况下才能响应湖泊热平衡的变化^[42]。沃迪错硅藻 PCA1 得分与TN变化呈显著正相关($r=0.52$, $P<0.001$),表明了TN对物种组成的驱动作用。硅藻种 *S. construens* 和 *P. comensis* 是沃迪错的2个优势种,其中 *S. construens* 作为广布种可以在营养水平较高的水体中生存^[38],而 *P. comensis* 是在水体营养水平较低的情况下常见的贫营养种^[43]。1956—1968年期间随着TN含量上升,同期沃迪错的硅藻种 *S. construens* 相对丰度出现上升、*P. comensis* 相对丰度出现下降,反映了硅藻群落对营养盐变化的快速响应。同时,硅藻种 *S. construens* 可能还受到气温波动的直接影响。已有研究发现,气温下降导致的湖面冰封时间延长时,耐低光的 *S. construens* 会更具生存优势^[15,44]。因此1956—1968年的降温时段(图2b)可能延长了沃迪错的湖面冰封时间,从而促进了硅藻种 *S. construens* 相对丰度上升。而在浅水湖泊碧沽天池,硅藻群落变化同时受

到水文变化、TN、气温三者的共同影响,分析发现硅藻群落 PCA1 得分变化与 TN 变化呈显著负相关($r = -0.38$, $P < 0.01$)。硅藻种 *A. minutissimum* 作为碧洁天池的优势种,通常能耐受较宽的环境梯度,尤其对水温 and 营养水平变化有较强的适应性^[38-39]。因此,1968 年开始研究区的温度上升(图 2b)和水体营养盐的升高(图 4c)可能均促进了硅藻种 *A. minutissimum* 相对丰度上升。同时硅藻种 *A. minutissimum* 喜好附着生长在水生植物上^[45],区域增温等作用直接促进了水生植物的生长和分布,从而有利于 *A. minutissimum* 等底栖物种的增加。

3.2.3 个湖泊初级生产力变化特征及驱动因素的对比分析

青藏高原东南缘地区的结果显示,不同水深的高山湖泊初级生产力变化特征存在差异,且浅水湖泊中沉积物色素可能更容易受到降解作用的影响。沉积物叶绿素指标可以用来恢复湖泊初级生产力的变化历史^[29],盖公错纳和沃迪错钻孔叶绿素浓度总体呈上升趋势(图 4a 和图 4b),可能反映了湖泊初级生产力的上升。近 300 年来碧洁天池钻孔叶绿素浓度则总体呈现持续下降的趋势(图 4c),可能反映了沉积物色素在浅水湖泊中受降解作用的影响较强。大量研究表明,藻类色素的保存和分解程度会受到光照、温度、氧气等环境条件的直接影响^[30,46-47]。在热力分层较为稳定的深水湖泊中,沉积物-水界面通常会形成一个低光、低温、缺氧的底部环境,从而有利于色素保存且不易分解^[46]。自然叶绿素可以用来反映沉积物中叶绿素的降解程度^[30],在浅水湖泊碧洁天池中自然叶绿素数值较低且呈下降的趋势,反映了沉积物叶绿素降解作用的持续增强。因此在浅水湖泊中,沉积物-水界面通常出现高光照、溶解氧水平高且水温波动较大的底部环境,均不利于沉积物色素的保存^[47-48]。

方差分析结果表明(图 6),驱动 3 个湖泊初级生产力变化的环境因子也存在较大差异。如影响盖公错纳生产力长期变化的环境因子主要为气温和水文条件,而沃迪错的藻类生产力变化与 TN 和气温有关。本研究中的高山湖泊都具有较长的冰封期,气温上升可以提高水温和延长生长季^[49],促进湖泊藻类生长和初级生产力上升。水文变化会影响深水湖泊的热力分层状况,进而影响湖泊藻类的生长。稳定的热力分层有利于表层漂浮藻类获得充足的光照^[49],同时热力分层增强还会减弱上下层水体的营养交换^[13,49]。而在浅水型的碧洁天池中水温波动更为快速、沉积物-水界面溶解氧水平更高,因此沉积物色素受到降解作用影响更为明显。方差分解结果可能更多反映的是影响色素降解的环境因素,如气温上升会提高水温、缩短湖泊冰封期并增加光照时长,进而加速色素降解,水文波动频繁会影响湖泊的混合状态和溶解氧水平而对色素降解造成更大影响^[46]。

3.3 青藏高原东南缘地区高山湖泊藻类响应大气沉降和气候变化的模式差异

在气候变化持续的背景下,青藏高原东南缘地区高山湖泊的营养水平波动与区域大气沉降过程显著相关。现代监测记录表明,青藏高原地区存在着明显的大气沉降过程与持续增强的长期特征^[50]。研究结果的对比分析发现(图 7),3 个高山湖泊的沉积物 $\delta^{15}\text{N}$ 信号自工业革命以来均出现偏负变化的总体趋势,且与该地区太极湖等高山湖泊的 $\delta^{15}\text{N}$ 和 Hg 浓度指标记录的氮沉降过程和大气传输模式^[17]基本一致。同时上述沉积物记录的大气沉降过程也与格陵兰^[36]、喜马拉雅山^[35]等地区冰芯记录的大气沉降模式具有较好的同步性(图 7),表明了大气沉降作用是 3 个高山湖泊氮素持续输入的重要来源^[8-9]。该研究区域的已有研究表明,高山湖泊氮素输入和营养水平变化主要受到大气氮沉降作用的长期影响^[9,17]。而盖公错纳和沃迪错钻孔 $\delta^{15}\text{N}$ 信号在后期的偏正趋势,可能是受到内源湖泊藻类增加等的影响^[17]。初步结果表明,盖公错纳现生浮游植物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值大致在 3.9‰~5.0‰。同时除少部分大气活性氮直接沉降到湖泊水体外,绝大部分大气活性氮首先沉降到流域地表,然后通过地表径流等过程最终汇入湖泊。因此,高山湖泊沉积物的 $\delta^{15}\text{N}$ 信号会同时受到大气沉降、流域地表和湖泊生物地球化学等多个过程的综合影响^[23]。

在低纬高原地区,高山湖泊藻类对环境变化的响应模式呈现出了与水深等湖泊形态显著相关的变化特征。本研究结果表明,3 个高山湖泊中氮营养盐输入对硅藻群落的驱动作用总体强于气温的影响。对比分析发现,近 300 年来深水湖泊中硅藻群落变化无明显阶段性特征,而浅水湖泊中硅藻群落结构自 1968 年后发生明显转变。同时,驱动硅藻群落变化的环境因子在 3 个湖泊之间存在一定差异。如随着湖泊水深的下降,TN 等营养因子对硅藻群落的驱动作用逐渐增强,且 3 个湖泊中浅水湖泊碧洁天池硅藻群落对环境变化的响应最敏感。在湖泊面积相近的背景下,水深更浅意味着湖容更小,对气温的缓冲作用和营养盐输入的

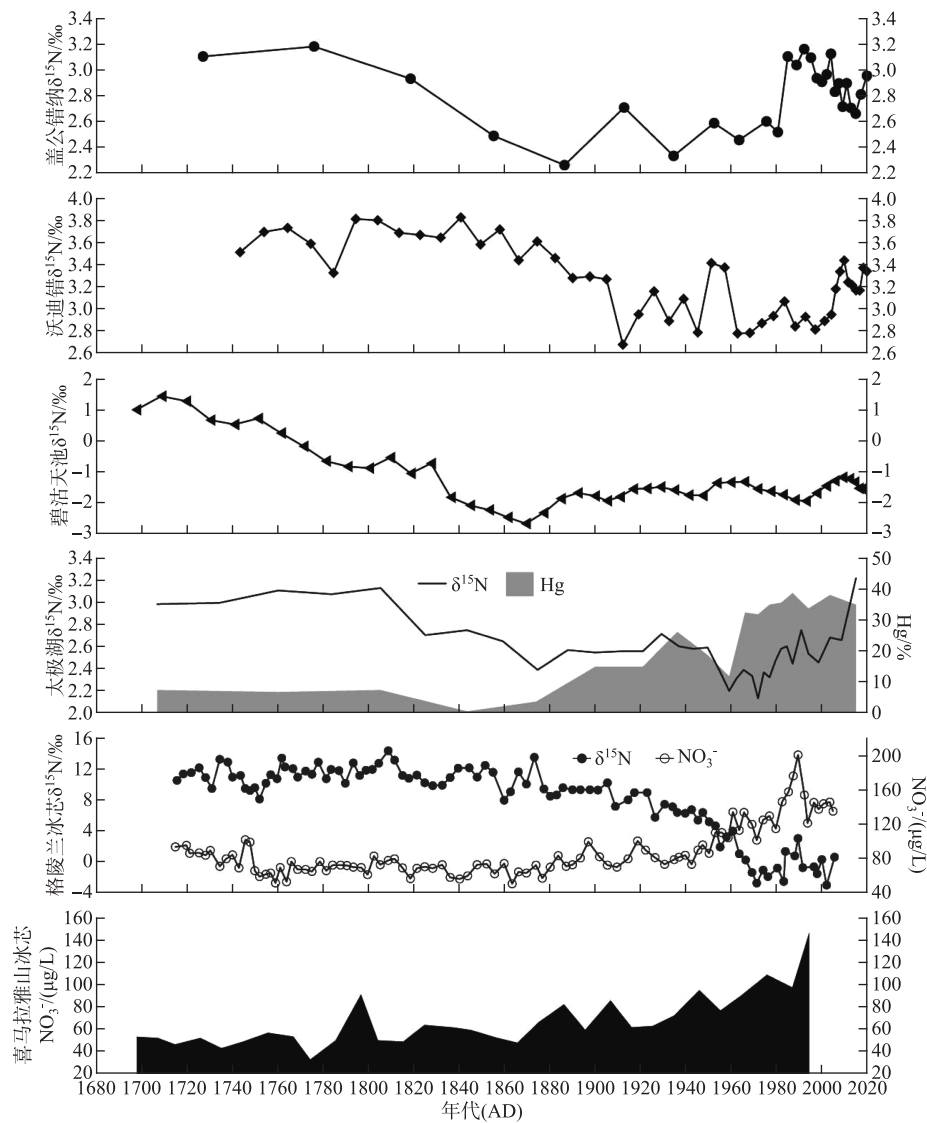


图 7 盖公错纳、沃迪错和碧洁天池钻孔 $\delta^{15}\text{N}$ 记录(本研究)、太极湖钻孔 $\delta^{15}\text{N}$ 和 Hg 含量变化^[17]、格陵兰冰芯 $\delta^{15}\text{N}$ 和硝酸盐浓度^[36] 和喜马拉雅山冰芯硝酸盐浓度^[35] 变化的对比分析

Fig.7 Comparative profiles showing temporal changes of sediment $\delta^{15}\text{N}$ in Gaigong Cuona, Wodi Co and Bigu Tianchi (this study), sediment $\delta^{15}\text{N}$ and Hg in Taiji Lake^[17], ice-core $\delta^{15}\text{N}$ and nitrate concentrations in Greenland^[36] and ice-core nitrate concentrations in Himalayan^[35]

稀释作用更弱,藻类对环境变化的响应可能更为敏感^[19,22],指示了硅藻群落转变的环境阈值可能与水深等湖泊类型相关。初级生产力变化也表现出和硅藻群落类似的湖泊差异性。深水湖泊盖公错纳和沃迪错初级生产力总体呈上升趋势,而碧洁天池由于水深较浅其沉积物色素受到降解作用的影响更强,出现了叶绿素浓度下降的长期趋势。此外,水深较浅的沃迪错初级生产力开始上升的时间(约 1938 年)要早于水深较深的盖公错纳(1991 年左右),且驱动盖公错纳和沃迪错初级生产力变化的环境因子也存在差异。如 2 个湖泊初级生产力的变化都受到气温和水文波动的影响,但在水深更浅的沃迪错 TN 对初级生产力的驱动作用变得更强;沃迪错在 3 个湖泊中具有最大的流域和湖泊面积之比,可能出现了较强的流域 TN 输入负荷和较

高的水体营养水平(表1)。因此,湖泊类型与流域特征可能对高山湖泊的藻类演替特征产生了较强的调节作用,从而导致了生态系统响应模式在湖泊间呈现出显著差异。

4 结论

在区域增温和大气沉降作用显著的青藏高原东南缘地区,高山湖泊的藻类响应模式出现了与湖泊和流域特征相关的异质性特征。近300年来,2个深水湖泊(盖公错纳和沃迪错)硅藻群落变化无明显阶段性特征,而浅水湖泊碧洁天池硅藻群落结构自1968年后发生明显转变。进一步分析发现,盖公错纳中硅藻群落变化主要受到水文波动影响,而沃迪错和碧洁天池中硅藻群落变化主要受到TN影响,且TN对浅水湖泊硅藻群落的驱动作用更为显著。同时,盖公错纳和沃迪错初级生产力总体呈上升趋势,且沃迪错初级生产力开始上升的时间要早于盖公错纳;而浅水湖泊碧洁天池叶绿素浓度总体呈持续下降趋势,可能反映了区域增温下增强的藻类色素降解作用。驱动初级生产力变化的环境因子也呈现明显的湖泊差异,其中盖公错纳受水文和气温影响、沃迪错与TN和气温有关,而碧洁天池与水文波动和TN相关。由此可见,高山湖泊藻类对区域环境变化的响应特征和环境阈值可能与水深梯度、流域面积等明显相关,而浅水湖泊的藻类指标对区域增温和大气沉降作用可能具有更高的敏感性。

5 参考文献

- [1] 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.
- [2] Grant L, Vanderkelen I, Gudmundsson L *et al.* Attribution of global lake systems change to anthropogenic forcing. *Nature Geoscience*, 2021, **14**(11): 849-854. DOI: 10.1038/s41561-021-00833-x.
- [3] Smol JP, Douglas MS. From controversy to consensus: Making the case for recent climate change in the Arctic using lake sediments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2007, **5**(9): 466-474. DOI: 10.1890/060162.
- [4] Moser KA, Baron JS, Brahney J *et al.* Mountain Lakes: Eyes on global environmental change. *Global and Planetary Change*, 2019, **178**: 77-95. DOI: 10.1016/j.gloplacha.2019.04.001.
- [5] 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.
- [6] Beniston M, Diaz HF, Bradley RS. Climatic change at high elevation sites: An overview. *Climatic Change*, 1997, **36**(3): 233-251. DOI: 10.1007/978-94-015-8905-5_1.
- [7] Galloway JN, Cowling EB. Reactive nitrogen and the world: 200 years of change. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 2002, **31**(2): 64-71. DOI: 10.1579/0044-7447-31.2.64.
- [8] Holtgrieve GW, Schindler DE, Hobbs WO *et al.* A coherent signature of anthropogenic nitrogen deposition to remote watersheds of the Northern Hemisphere. *Science*, 2011, **334**(6062): 1545-1548. DOI: 10.1126/science.1212267.
- [9] 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.
- [10] Oleksy IA, Baron JS, Leavitt PR *et al.* Nutrients and warming interact to force mountain lakes into unprecedented ecological states. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2020, **287**(1930): 20200304. DOI: 10.1098/rspb.2020.0304.
- [11] 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.
- [12] Hood EW, Williams MW, Caine N. Landscape controls on organic and inorganic nitrogen leaching across an alpine/subalpine ecotone, green lakes valley, Colorado front range. *Ecosystems*, 2003, **6**(1): 31-45. DOI: 10.1007/s10021-002-0175-8.
- [13] Zhang YL. Effect of climate warming on lake thermal and dissolved oxygen stratifications: A review. *Advances in Water Science*, 2015, **26**(1): 130-139. [张运林. 气候变暖对湖泊热力及溶解氧分层影响研究进展. 水科学进展, 2015, **26**(1): 130-139.]
- [14] Rühland KM, Paterson AM, Smol JP. Lake diatom responses to warming: Reviewing the evidence. *Journal of Paleolimnology*, 2015, **54**(1): 1-35. DOI: 10.1007/s10933-015-9837-3.
- [15] Lotter AF, Bigler C. Do diatoms in the Swiss Alps reflect the length of ice-cover? *Aquatic Sciences*, 2000, **62**(2): 125-141. DOI: 10.1007/s000270050002.
- [16] 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.
- [17] Kang W, Chen G, Wang J *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.
- [18] Williams MW, Bales RC, Brown AD *et al.* Fluxes and transformations of nitrogen in a high-elevation catchment, Sierra Nevada. *Biogeochemistry*, 1995, **28**(1): 1-31. DOI: 10.1007/BF02178059.
- [19] Hu ZJ, Yang XD, Anderson NJ *et al.* The landscape-atmosphere continuum determines ecological change in alpine lakes of SE Tibet. *Ecosystems*, 2018, **21**(5): 839-851. DOI: 10.1007/s10021-017-0187-z.
- [20] Kong LY, Yang XD, Wang Q *et al.* Environmental change and biological response during the past 200 years from two alpine lakes below and above modern treeline in Southwest China. *Quaternary Sciences*, 2018, **38**(4): 926-938. DOI:10.11928/j.issn.1001-7410.2018.04.11. [孔令阳, 羊向东, 王倩等. 我国西南地区树线高山湖泊过去 200 年环境变化及生物群落响应研究. 第四纪研究, 2018, **38**(4): 926-938.]
- [21] Leavitt PR, Vinebrooke RD, Donald DB *et al.* Past ultraviolet radiation environments in lakes derived from fossil pigments. *Nature*, 1997, **388**(6641): 457-459. DOI: 10.1038/41296.
- [22] Chen GJ, Selbie DT, Griffiths K *et al.* Proximity to ice fields and lake depth as modulators of paleoclimate records: A regional study from southwest Yukon, Canada. *Journal of Paleolimnology*, 2014, **52**(3): 185-200. DOI: 10.1007/s10933-014-9787-1.
- [23] 胡竹君. 青藏高原东南缘高山湖泊生态变化与驱动机制[学位论文]. 南京: 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 2013.
- [24] Sun XS, Zhang C, Chai YF *et al.* High-altitude Lake sediments in response to abrupt climatic events during the last deglaciation in Southwestern China. *Quaternary Sciences*, 2019, **39**(4): 975-984. DOI:10.11928/j.issn.1001-7410.2019.04.16. [孙晓双, 张灿, 柴轶凡等. 云南高海拔湖泊对末次冰消期气候突变的响应. 第四纪研究, 2019, **39**(4): 975-984.]
- [25] Qin J, Yang K, Liang SL *et al.* The altitudinal dependence of recent rapid warming over the Tibetan Plateau. *Climatic Change*, 2009, **97**(1/2): 321-327. DOI: 10.1007/s10584-009-9733-9.
- [26] Liu XJ, Zhang Y, Han WX *et al.* Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 2013, **494**(7438): 459-462. DOI: 10.1038/nature11917.
- [27] 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.
- [28] Appleby PG. Chronostratigraphic techniques in recent sediments. In: Last WM, Smol JP eds. Tracking environmental change using lake sediments. Developments in paleoenvironmental research. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2005: 171-203. DOI: 10.1007/0-306-47669-x_9.
- [29] Swain EB. Measurement and interpretation of sedimentary pigments. *Freshwater Biology*, 1985, **15**(1): 53-75. DOI: 10.1111/j.1365-2427.1985.tb00696.x.
- [30] Shen HY, Li SJ, Shu WX. Pigments in the lake sediments: Environmental indicator. *Marine Geology & Quaternary Geology*, 2007, **27**(3): 37-42. [申慧彦, 李世杰, 舒卫先. 湖泊沉积物中色素的研究及其环境指示意义. 海洋地质与第四纪地质, 2007, **27**(3): 37-42.]
- [31] Battarbee RW, Jones VJ, Flower RJ *et al.* Diatom. In: Smol JP, Birks HJB, Last WM eds. Terrestrial, Algal and Siliceous Indicators. Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2001.
- [32] Krammer K, Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. In: Ettl H, Gerloff J, Heynig H eds. Freshwater flora from Central Europe. Stuttgart: Fischer-Verlag, 1986-1991.
- [33] Duan JP, Zhang QB. A 449 year warm season temperature reconstruction in the southeastern Tibetan Plateau and its relation to solar activity. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2014, **119**(20): 11578-11592. DOI: 10.1002/2014jd022422.
- [34] Li JB, Shi JF, 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.
- [35] Thompson LG, Yao T, Mosley-Thompson E *et al.* A high-resolution millennial record of the south Asian monsoon from Himalayan ice cores. *Science*, 2000, **289**(5486): 1916-1919. DOI: 10.1126/science.289.5486.1916.
- [36] Hastings MG, Jarvis JC, Steig EJ. Anthropogenic impacts on nitrogen isotopes of ice-core nitrate. *Science*, 2009, **324**(5932): 1288. DOI: 10.1126/science.1170510.
- [37] Grimm EC. CONISS: A FORTRAN 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares. *Computers & Geosciences*, 1987, **13**(1): 13-35. DOI:10.1016/0098-3004(87)90022-7.
- [38] Van Dam H, Mertens A, Sinkeldam J. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from The Netherlands. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 1994, **28**(1): 117-133. DOI: 10.1007/BF02334251.
- [39] Dong XH, Yang XD, Wang R. Diatom indicative species of eutrophication of the lakes in the middle and lower reach regions of Yangtze River. *China Environmental Science*, 2006, (5): 570-574. DOI:10.3321/j.issn:1000-6923.2006.05.014. [董旭辉, 羊向东, 王荣. 长江中下游地区湖泊富营养化的硅藻指示性属种. 中国环境科学, 2006, (5): 570-574.]
- [40] Birks HH, Whiteside MC, Stark DM *et al.* Recent paleolimnology of three lakes in northwestern Minnesota. *Quaternary Research*, 1976, **6**(2): 249-272. DOI: 10.1016/0033-5894(76)90053-3.

- [41] Griffiths HI, Reed JM, Leng MJ *et al.* The recent palaeoecology and conservation status of Balkan Lake Dojran. *Biological Conservation*, 2002, **104**(1): 35-49. DOI: 10.1016/S0006-3207(01)00152-5.
- [42] Saros JE, Stone JR, Pederson GT *et al.* Climate-induced changes in lake ecosystem structure inferred from coupled neo- and paleoecological approaches. *Ecology*, 2012, **93**(10): 2155-2164. DOI: 10.1890/11-2218.1.
- [43] Reavie ED, Kireta AR. Centric, araphid and eunotoid diatoms of the coastal Laurentian Great Lakes: Sampling, taxonomic descriptions and environmental characteristics. Stuttgart: J. Cramer in der Gebr. Borntraeger Verlagsbuchhandlung, 2015.
- [44] Wang L, Jiang WY, Jiang DB *et al.* Prolonged heavy snowfall during the younger Dryas. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2018, **123**(24): 13748-13762. DOI: 10.1029/2018JD029271.
- [45] Luo H, Li J, Zou YF *et al.* Rapid response of diatom biodiversity to millennial-scale abrupt change of climate: A case study of the last glacial record of the Yunlong Lake, Yunnan Province. *Earth Science Frontiers*, 2020, **27**(6): 289-299. DOI: 10.13745/j.esf.sf.2020.6.22. [罗海, 李杰, 邹亚菲等. 硅藻生物多样性对千年尺度气候突变的快速响应: 以云南云龙天池湖泊末次冰消期记录为例. 地学前缘, 2020, **27**(6): 289-299.]
- [46] Liang J, Hou JZ, Li D *et al.* Review on investigating changes in lake ecosystems using sedimentary pigments. *Quaternary Sciences*, 2016, **36**(3): 630-645. DOI: 10.11928/j.issn.1001-7410.2016.03.13. [梁洁, 侯居峙, 李栋等. 沉积色素定量重建湖泊系统变化研究进展. 第四纪研究, 2016, **36**(3): 630-645.]
- [47] Cuddington K, Leavitt PR. An individual-based model of pigment flux in lakes: Implications for organic biogeochemistry and paleoecology. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1999, **56**(10): 1964-1977. DOI: 10.1139/f99-108.
- [48] Leavitt PR. A review of factors that regulate carotenoid and chlorophyll deposition and fossil pigment abundance. *Journal of Paleolimnology*, 1993, **9**(2): 109-127. DOI: 10.1007/BF00677513.
- [49] Deng JM, Qin BQ. A review on studies of effects of climate change on phytoplankton in freshwater systems. *J Lake Sci*, 2015, **27**(1): 1-10. DOI: 10.18307/2015.0101. [邓建明, 秦伯强. 全球变暖对淡水湖泊浮游植物影响研究进展. 湖泊科学, 2015, **27**(1): 1-10.]
- [50] Wang W, Liu XJ. Research progress on nitrogen deposition and grassland ecosystem response in Qinghai-Tibet Plateau. *Journal of China Agricultural University*, 2018, **23**(5): 151-158. DOI: 10.11841/j.issn.1007-4333.2018.05.18. [王伟, 刘学军. 青藏高原氮沉降研究现状及草地生态系统响应研究进展. 中国农业大学学报, 2018, **23**(5): 151-158.]