

浮游植物碳、氮稳定同位素研究进展综述

朱俊宇*

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, 云南 昆明

收稿日期: 2026年2月2日; 录用日期: 2026年3月4日; 发布日期: 2026年3月12日

摘要

浮游植物是湖泊生态系统中重要的初级生产者, 其碳、氮稳定同位素特征($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$)能够综合反映碳氮来源、同化过程及环境变化对生态系统的影响, 是解析湖泊物质循环与生态过程的重要手段。现有研究已从环境因子变化和藻类生理特征等方面探讨了浮游植物碳、氮稳定同位素分馏的影响机制, 但对浮游植物群落结构差异在同位素变化中的作用认识仍相对不足。本文围绕浮游植物群落组成变化对 $\delta^{13}\text{C}$ 与 $\delta^{15}\text{N}$ 的影响机制, 综合梳理并比较了国内外室内实验与野外观测研究成果, 从光照、水温、溶解无机碳(DIC)、营养盐类型及藻类群落结构等方面系统总结了影响浮游植物稳定同位素特征的关键因素。重点讨论群落结构变动如何通过调节碳氮利用路径及分馏过程, 驱动同位素信号的时空差异及其对环境变化的响应。该综述有助于深化对浮游植物稳定同位素生态指示意义的认识, 并为湖泊碳、氮生物地球化学过程的研究提供新的整合视角。

关键词

浮游植物, 碳稳定同位素, 氮稳定同位素, 湖泊生态系统

A Review of Research Progress on Carbon and Nitrogen Stable Isotopes in Phytoplankton

Junyu Zhu*

Yunnan Key Laboratory of Plateau Geographical Processes and Environmental Changes, Faculty of Geography, Yunnan Normal University, Kunming Yunnan

Received: February 2, 2026; accepted: March 4, 2026; published: March 12, 2026

Abstract

Phytoplankton are key primary producers in lake ecosystems. Their carbon and nitrogen stable

*通讯作者。

isotope signatures ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) integrate information on carbon and nitrogen sources, assimilation processes, and environmental influences, and thus serve as effective indicators for elucidating biogeochemical cycling and ecological processes in lakes. Existing studies have explored the mechanisms controlling carbon and nitrogen isotope fractionation in phytoplankton from the perspectives of environmental drivers and algal physiological traits; however, the role of phytoplankton community structure in shaping stable isotope variability remains insufficiently understood. Focusing on the influence of community composition changes on phytoplankton $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, this review synthesizes and compares evidence from laboratory experiments and field observations worldwide. Key factors regulating phytoplankton stable isotope signatures—including light availability, water temperature, dissolved inorganic carbon (DIC), nutrient forms, and phytoplankton community composition—are systematically summarized. Particular emphasis is placed on how shifts in community structure modulate carbon and nitrogen utilization pathways and isotopic fractionation processes, thereby driving the spatiotemporal variability of isotope signals and their responses to environmental change. This review advances the understanding of the ecological indicative significance of phytoplankton stable isotopes and provides an integrated perspective for future research on carbon and nitrogen biogeochemical processes in lake ecosystems.

Keywords

Phytoplankton, Carbon Stable Isotopes, Nitrogen Stable Isotopes, Lake Ecosystems

Copyright © 2026 by author(s) and Hans Publishers Inc.

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

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



Open Access

1. 浮游植物概述

浮游植物是湖泊生态系统中承担初级生产功能的关键生物类群，在水体能量传递与物质循环过程中发挥着基础性作用。通过光合作用，浮游植物将无机碳固定为有机物，构建了水生食物网的物质与能量来源，为浮游动物及其他异养生物提供持续的能量输入。其生长和代谢活动不仅决定了湖泊初级生产力的水平[1]，还可通过调节溶解氧状况、影响营养盐循环与再生过程等途径，对湖泊生态系统的结构与功能产生重要影响[2][3]。此外，浮游植物群落结构对水环境变化具有响应迅速、敏感性高的特征，因而常被视为指示水体环境质量与生态健康状况的重要生物学指标[4]。

2. 浮游植物的分类

浮游植物类群多样，其分类方式可根据研究尺度和研究目的加以区分。按照细胞尺度大小，浮游植物通常划分为超微型、微型、小型和大型浮游植物等类型[2]；而在湖泊生态系统研究中，门级分类因其兼顾生态功能与群落结构特征，常被用于浮游植物群落组成与动态变化分析。胡鸿钧和魏印心(2006)基于形态学和生理学特征，将浮游植物划分为 11 个门类，其中蓝藻门、绿藻门、硅藻门、甲藻门、裸藻门、隐藻门和金藻门在淡水湖泊中分布广泛，具有较强的生态代表性[5]。因此，相关研究通常以上述七个门类作为分析单元，对湖泊浮游植物群落结构及其生态响应特征进行探讨。

不同浮游植物门类在系统发育背景、生理特性及生态功能方面存在显著差异。蓝藻作为原核光合生物，对环境变化具有较强适应能力，在适宜条件下易形成高密度水华，其暴发与衰亡过程可能对水体生态系统结构与功能产生不利影响，且部分种类可产生藻毒素，对水生生物及人类健康构成潜在风险[3][6]-[8]。绿藻和硅藻广泛分布于淡水生态系统中，是湖泊初级生产的重要组成部分，其中硅藻因其硅质壳体

特征及对环境变化的敏感响应,常被用作水环境变化与生态演替的指示类群[9]-[11]。

甲藻、裸藻、隐藻和金藻在淡水湖泊中通常具有较为明确的生态位偏好。甲藻多见于水体透明度较高、热分层结构稳定的湖泊环境,部分种类可形成水华并产生毒素,对生态系统稳定性产生影响[12][13];裸藻和隐藻在低光照或受扰动环境中具有一定竞争优势,且部分裸藻类群对污染胁迫表现出较强耐受性[14]-[17];金藻则多生长于低温、清水和低营养条件下,常被用于指示水体生态状况和环境变化特征[18]。上述不同门类在湖泊生态系统中共同构成了功能多样、响应敏感的浮游植物群落体系。

3. 浮游植物群落结构特征及其生态意义

浮游植物作为水体中的主要光合自养类群,其物种组成、丰度及生物量的时空变化受多种环境因子的共同调控,其中水温、营养盐和光照条件被认为是最为关键的驱动因素。

水温通过影响细胞酶活性和代谢过程,进而调节浮游植物的生长速率和光合效率,是决定群落季节演替的重要环境因子[19]-[21]。在其耐受范围内,多数浮游植物生长速率随水温升高而增加,但不同类群对温度的生态响应存在显著差异[22]-[25]。已有研究表明,蓝藻和绿藻通常偏好较高水温,其生物量峰值多出现在夏季或高温时期,而硅藻则更适应低温环境,在冬春季节更易形成优势类群[26]-[30]。在全球气候变暖背景下,淡水浮游植物群落呈现出向小型化及蓝藻占优方向演变的趋势,这一变化被认为与蓝藻在高温和富营养条件下的竞争优势密切相关[31][32]。

营养盐条件是制约浮游植物生长和群落结构的重要因子,其中氮(N)和磷(P)作为关键大量营养元素,通过其供给水平及相对比例共同影响浮游植物的生长与群落组成[28][33]。在淡水生态系统中,磷常被视为主要限制因子,而氮磷比的变化可进一步调节浮游植物生物量及不同类群的竞争关系[34]-[37]。浮游植物对氮、磷的需求受水体营养状态制约,在低营养水平条件下氮往往成为限制因素,而在营养盐相对充足时,磷的限制作用更为突出[38]。此外,不同类群对营养元素的利用能力存在差异,例如硅藻对硅酸盐的依赖,使其在特定营养条件下更易形成优势,从而推动群落结构发生调整[39]-[41]。近年来,氮、磷营养盐的持续输入加剧了湖泊富营养化过程,藻类异常增殖及水华频发已成为全球关注的生态问题[42]。

光照条件直接决定浮游植物光合作用的能量获取过程,其强度、持续时间及水体光环境的垂向分布对浮游植物生长和空间分布具有重要影响[20][23]。不同浮游植物类群在光饱和点及耐受范围方面存在差异,光照条件与其最适光照需求之间的匹配程度,往往决定了群落中不同类群的竞争优势[24]。此外,部分浮游植物可通过调节自身浮力或垂向迁移行为,主动适应水体光环境的变化,从而增强其生态适应能力[33]。

除上述因素外,水动力条件及水体 pH 亦可通过多种途径影响浮游植物群落结构。水动力过程不仅改变水体混合状态和热分层结构,还可通过扰动底泥、调节透明度和营养盐释放,对浮游植物生长产生综合影响[43]-[45]。水体 pH 通过影响无机碳形态及其可利用性,进一步调节浮游植物的生理过程和群落组成,已有研究表明,相对偏碱性的环境条件更有利于浮游植物生长,并可能促进蓝藻类群的优势形成[46][47]。

4. 浮游植物同位素及影响因子

4.1. 碳、氮稳定同位素的应用

稳定同位素技术因具备良好的示踪性、溯源能力及过程指示意义,在生态学研究中得到广泛应用,已成为解析生态系统结构与功能的重要研究手段。其中,碳、氮稳定同位素($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$)在湖泊生态系统研究中应用最为普遍[48]。在生态系统运行过程中,物质的迁移、转化与能量传递同时受物理、化学及生物过程的共同调控,不同质量同位素在相关过程中表现出选择性分配特征,使得不同物质组分在稳定同位素组成上呈现出可识别的系统性差异。基于这一特性,稳定同位素可用于有效示踪湖泊生态系统中关键

过程的变化特征。

在湖泊生态研究中, $\delta^{13}\text{C}$ 主要反映无机碳来源及初级生产过程的变化特征, 常被用于解析水体食物网结构及能量传递路径[49] [50]; $\delta^{15}\text{N}$ 则广泛应用于氮源识别与营养级结构研究, 可作为区分农业径流、生活污水及工业废水等不同氮输入来源的重要指标, 同时也是划分食物链营养级的重要依据[51]-[53]。

4.2. 浮游植物碳、氮稳定同位素

浮游植物是湖泊生态系统中碳、氮等元素由无机形态进入生物过程及食物网结构的关键环节, 其稳定同位素组成在一定程度上综合反映了湖泊碳氮循环的生态特征[18] [54]。其中, 浮游植物碳稳定同位素($\delta^{13}\text{C}$)主要表征其对不同无机碳源的利用方式及初级生产过程的变化, 可用于指示水体碳源可利用性及初级生产状态[54]; 浮游植物氮稳定同位素($\delta^{15}\text{N}$)则对氮源结构及外源氮输入变化高度敏感, 常被用于区分不同氮源对浮游植物营养供给的相对贡献, 并反映氮输入变化对湖泊生态过程的影响[55] [56]。

浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 的形成既取决于其同化的碳、氮来源特征, 也受同化过程中稳定同位素分馏效应的共同控制。就碳同位素而言, 浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 主要受无机碳酸系统化学平衡分馏与生物动力学分馏的双重影响。不同无机碳形态具有差异化的 $\delta^{13}\text{C}$ 特征, 其中 HCO_3^- 相较于 $\text{CO}_2(\text{aq})$ 通常富集 ^{13}C , 藻类对不同碳源的利用偏好将直接影响其有机碳同位素组成[57]。在生物动力学层面, 关键羧化酶 Ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) 在羧化过程中对 $^{12}\text{CO}_2$ 具有选择性, 从而使有机碳相对于无机碳源产生稳定同位素分馏[58]。

在天然湖泊中, 溶解态 CO_2 常处于相对受限状态, 许多浮游植物通过碳浓缩机制(carbon concentrating mechanism, CCM)增强无机碳获取能力[59]。如图 1 所示, 胞外碳酸酐酶可促进 HCO_3^- 与 CO_2 之间的转化, 从而提高细胞表面 CO_2 供给, 但该过程本身并不引起明显的同位素分馏; 而 HCO_3^- 的主动转运及胞内碳酸酐酶作用可提高 Rubisco 羧化底物浓度, 降低其同位素选择性, 并叠加 HCO_3^- 相对富 ^{13}C 的特征, 最终导致浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 升高[60]-[62]。因此, 浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 常被视为反映碳源利用策略、CCM 活性及碳限制状态的重要间接指标。因此, 如图 2 所示, 其中蓝藻和绿藻的 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化范围较大, 而金藻和硅藻同位素信号相对稳定[63]。

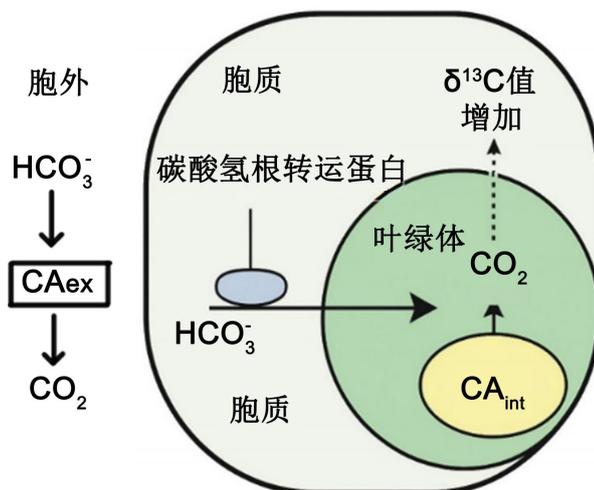


Figure 1. Schematic diagram of the carbon concentrating mechanism (CCM)

图 1. 碳浓缩机制(CCM)示意图

相比之下, 浮游植物 $\delta^{15}\text{N}$ 主要受氮源同位素组成及氮吸收过程中的动力学分馏共同控制。不同氮源

具有显著差异的 $\delta^{15}\text{N}$ 特征,其中污水和农业径流通常富含 ^{15}N ,而大气沉降、生物固氮及底泥再生的 NH_4^+ 其 $\delta^{15}\text{N}$ 相对偏低,使浮游植物 $\delta^{15}\text{N}$ 在不同环境条件下呈现明显差异[55] [64]。在氮吸收过程中,浮游植物普遍偏好轻同位素 ^{14}N ,当氮源充足时分馏效应较强, $\delta^{15}\text{N}$ 值相对偏低;而在氮受限条件下,分馏效应减弱, $\delta^{15}\text{N}$ 随之升高[65]。此外,不同藻类在氮源利用方式上的差异亦可在群落尺度上进一步放大 $\delta^{15}\text{N}$ 的变化幅度,例如硅藻通常偏好硝酸盐,而蓝藻更易利用 NH_4^+ 或通过固氮直接获取 N_2 ,从而在不同类群之间形成显著的 $\delta^{15}\text{N}$ 差异[66]。

基于浮游植物碳、氮稳定同位素分馏的生物动力学机制,不同藻类在碳源与氮源利用策略及同位素分馏特征方面存在显著差异,理论上浮游植物群落组成变化应对其稳定同位素特征产生重要影响。然而,现有研究多集中于环境因子对浮游植物稳定同位素的调控作用,对群落组成变化及其与环境因子交互作用所引起的同位素分馏差异关注相对不足,群落结构对浮游植物稳定同位素变化贡献程度的系统量化仍有待深入,尤其是在不同湖泊类型之间的对比研究尚显不足。

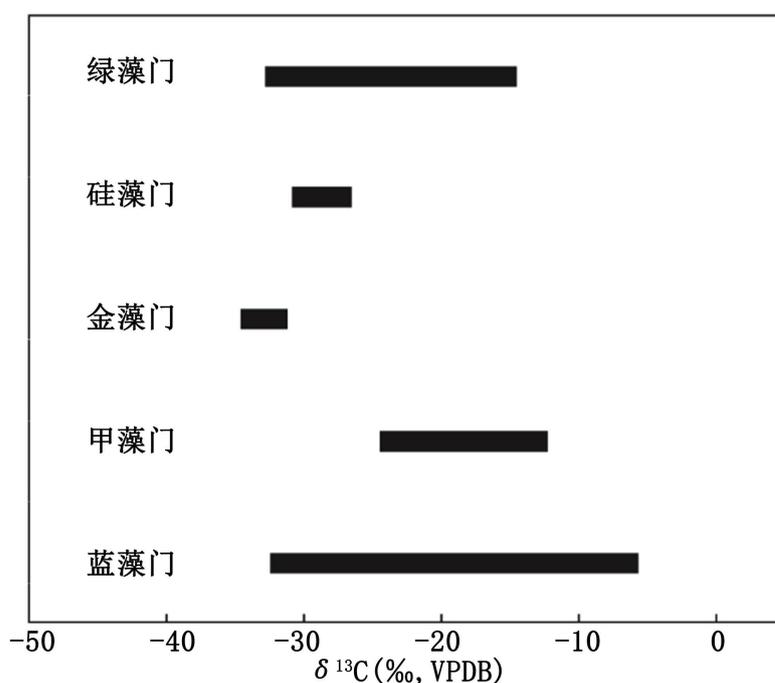


Figure 2. The range of $\delta^{13}\text{C}$ (‰) variations of various freshwater phytoplankton [63]

图 2. 淡水各类浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ (‰) 的变化范围[63]

4.3. 浮游植物碳氮稳定同位素的影响因子

大量室内培养实验及野外观测研究表明,浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的变化并非由单一因素控制,而是碳源可利用性、光照条件、生长速率、细胞尺度、营养盐限制、水动力环境及群落组成等多种因素综合作用的结果。其中,溶解无机碳(DIC)的供给强度及其组成结构被普遍认为是驱动浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 变化的关键因素之一。当水体中 CO_2 浓度降低或 pH 升高时, HCO_3^- 在无机碳体系中的相对比例增加,浮游植物对 HCO_3^- 的利用程度随之增强,通常会导致其 $\delta^{13}\text{C}$ 值升高[67] [68]。来自中国贵州地区的野外研究亦显示,在溶解态 CO_2 供给受限的湖泊环境中,浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 往往呈现出持续升高的变化趋势[69] [70]。

除外部碳源供给条件外,浮游植物个体尺度与生理特征亦通过影响扩散过程和生物动力学分馏强度,对 $\delta^{13}\text{C}$ 产生重要调控作用。细胞尺度是影响碳扩散限制程度的重要因素。较大细胞具有相对较低的比表

面积, 其细胞表面积与体积比下降, 导致 CO_2 跨膜扩散效率降低。在扩散受限条件下, 细胞内 CO_2 浓度更易被快速消耗, 从而减弱 Rubisco 对 $^{12}\text{CO}_2$ 的选择性分馏效应, 使有机碳 $\delta^{13}\text{C}$ 相对升高。相反, 小型细胞由于扩散路径短、表面积相对较大, 更易维持较高的胞内 CO_2 浓度, 分馏效应相对更充分, 通常表现出更低的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。然而, 当小型浮游植物在高生长速率条件下快速消耗胞内 CO_2 时, 其内部碳供需失衡亦可能削弱分馏幅度, 从而提高 $\delta^{13}\text{C}$ 值[58] [61]。

光照条件同样通过调节浮游植物的碳需求及同位素分馏过程, 对 $\delta^{13}\text{C}$ 产生重要影响。增强光照强度或延长光周期通常会提高浮游植物对无机碳的消耗速率, 从而减弱碳同位素分馏效应, 使 $\delta^{13}\text{C}$ 相对升高[67]。此外, 已有研究指出, 生长速率通过调节细胞对碳源的即时需求强度, 直接影响同位素分馏程度。在快速生长阶段, 浮游植物对 CO_2 的同化速率显著提高, 胞内 CO_2 浓度迅速下降, Rubisco 可利用底物趋于受限状态。此时, 由于可供选择的 $^{12}\text{CO}_2$ 比例减少, 酶促反应对轻同位素的选择性降低, 从而减弱动力学分馏效应, 使 $\delta^{13}\text{C}$ 值升高。相反, 在低生长速率或碳源充足条件下, 胞内 CO_2 供应充裕, Rubisco 能够充分发挥其同位素选择性, 分馏效应增强, $\delta^{13}\text{C}$ 相对偏低[58] [61]。营养盐限制亦可通过调节浮游植物的生理代谢过程间接影响 $\delta^{13}\text{C}$, 但不同类群对营养限制的响应方向存在明显差异。实验结果表明, 在磷限制条件下, 浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 通常升高, 而氮限制对 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响则因类群差异而表现出不同响应模式[71] [72]。同时, 水动力条件通过改变碳源扩散环境及供给效率, 对浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 产生调节作用: 在湍流较强或碳源供给充足的环境中, $\delta^{13}\text{C}$ 往往偏低; 而在扩散受限条件下, 则易表现出相对富集的特征[73]。

相较于碳同位素, 浮游植物氮稳定同位素($\delta^{15}\text{N}$)更侧重于反映氮源结构、营养状态及氮循环过程的生态特征, 其时空变化主要受氮源类型、氮素供给强度、再生氮过程以及群落组成等因素的共同调控。不同类型氮源通常具有相对稳定的 $\delta^{15}\text{N}$ 特征值, 其中污水和农业径流往往富集 ^{15}N , 使浮游植物 $\delta^{15}\text{N}$ 表现为偏高水平; 而大气沉降及生物固氮过程所提供的氮源其 $\delta^{15}\text{N}$ 值接近 0‰, 可导致浮游植物 $\delta^{15}\text{N}$ 显著降低[55] [74]。此外, $\delta^{15}\text{N}$ 对无机氮供给强度呈现出明显的浓度依赖特征, 在氮源充足条件下通常较低, 而随着氮素逐渐被消耗, $\delta^{15}\text{N}$ 则趋于升高[65]。

底泥再生与有机质再矿化过程所释放的低 $\delta^{15}\text{N}$ 值 NH_4^+ 在生长季被浮游植物大量吸收利用, 可引起群落 $\delta^{15}\text{N}$ 的季节性降低; 而当水体中可利用氮源逐渐转向以 NO_3^- 为主时, 浮游植物 $\delta^{15}\text{N}$ 往往重新升高[75]。此外, 不同浮游植物类群在氮形态利用偏好方面的差异, 也可在群落尺度上显著影响 $\delta^{15}\text{N}$ 特征。例如, 以硝酸盐为主要氮源的硅藻群落其 $\delta^{15}\text{N}$ 相对较高, 而主要利用 NH_4^+ 或通过生物固氮获取氮素的蓝藻及部分绿藻群落, 其 $\delta^{15}\text{N}$ 值通常偏低[66]。

总体而言, 浮游植物碳、氮稳定同位素的变化由碳源与氮源供给特征、营养盐限制程度、生长速率、水动力条件及群落结构等多重因素共同决定。其中, $\delta^{13}\text{C}$ 主要受碳资源可利用性及初级生产过程的调控, 而 $\delta^{15}\text{N}$ 则对氮来源结构、再生过程及氮限制状态表现出更高的敏感性。

5. 云南高原湖泊浮游植物碳氮稳定同位素研究

云南高原湖泊作为典型的高原-季风耦合生态系统, 其浮游植物碳、氮稳定同位素特征及其对环境变化的响应规律近年来逐渐成为研究关注的重点。已有研究基于不同营养水平、湖泊类型和人类活动强度, 对区域尺度上浮游植物稳定同位素的空间与时间变化特征开展了系统探讨。

梁红等(2018)以云南东部营养状态差异显著的 10 个高原湖泊为研究对象, 对浮游植物及其他水生生物的碳、氮稳定同位素组成进行了比较分析, 结果表明浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的空间差异主要受水温、水深以及无机碳来源结构的共同调控, 而 $\delta^{15}\text{N}$ 与水体 TN 和 TP 浓度呈显著正相关关系, 反映其对营养盐输入强度及氮来源变化具有较高敏感性[76]。

在季节尺度上, 陈子栋等(2021)对抚仙湖、阳宗海、长桥海和大屯海等典型湖泊的浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 和

$\delta^{15}\text{N}$ 变化特征进行了对比研究,发现不同湖泊类型对环境驱动因子的响应存在明显差异:大型深水湖泊中浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的季节变化主要受水温变化和无机碳来源调控,而小型浅水湖泊则更易受到降水过程及其引发的流域物质输入影响;与此同时, $\delta^{15}\text{N}$ 的季节变化清晰反映了雨季农业面源污染与旱季城市点源污染交替主导的氮输入格局[77]。

针对单一湖泊尺度的研究亦揭示了人类活动与水文过程对浮游植物稳定同位素的重要影响。以滇池为研究对象,陈蓉等(2022)发现浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 在旱季相对偏低、雨季升高,而 $\delta^{15}\text{N}$ 在雨季显著降低,研究认为水温变化、降水过程及人类活动驱动的氮源结构调整是控制其同位素季节变化的关键因素[76]。王旭等(2023)在异龙湖的研究进一步表明,调水补水工程及农业施肥方式变化能够显著影响浮游植物碳、氮稳定同位素组成,其中 $\delta^{13}\text{C}$ 对水量变化及碳限制状态表现出高度敏感性,而 $\delta^{15}\text{N}$ 则有效指示了农业面源污染与生活污水等外源氮输入的变化特征[78]。

在更大尺度的综合分析中, Li 等(2025)基于云南九大高原湖泊的长期观测数据,系统评估了气候变暖与人类活动协同作用下浮游植物碳、氮稳定同位素的响应特征,结果表明浮游植物 $\delta^{13}\text{C}$ 主要受温度变化及无机碳来源结构驱动,而 $\delta^{15}\text{N}$ 对流域城镇化进程及氮输入来源变化具有高度敏感性[79]。

6. 未来展望

综上所述,尽管已有研究从不同尺度揭示了云南高原湖泊浮游植物碳、氮稳定同位素的时空变化特征及其环境驱动机制[75][80][81],但相关认识仍存在一定局限性。一方面,现有研究多集中于水温、营养盐等环境因子对浮游植物稳定同位素的直接调控作用[77][82][83],而对浮游植物群落组成差异在同位素变化中的作用关注不足;另一方面,稳定同位素方法虽已广泛应用于湖泊初级生产及碳、氮循环研究[84],但其在群落结构变化背景下的解释力仍有待进一步提升。

浮游植物作为湖泊食物网中主要的碳源和氮源,其群落结构变化可能通过调节无机碳和氮的吸收路径及分馏过程,对碳、氮稳定同位素组成产生综合影响[37][56][85]-[88]。未来研究可进一步提出如下科学假设:浮游植物群落结构变化通过改变碳、氮同化路径及分馏强度,在群落尺度上系统性调节 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 信号,并在不同湖泊类型中呈现可预测的响应模式。围绕该假设,有必要构建“群落组成-资源利用策略-同位素分馏表达”的整合分析框架。在技术路径上,可结合化合物特异稳定同位素分析(compound-specific isotope analysis, CSIA)对关键生物标志物(如脂肪酸、氨基酸)进行同位素测定,以区分不同藻类类群对整体同位素信号的贡献;同时引入分子生物学方法(如功能基因或关键酶编码基因分析)解析不同类群碳、氮同化机制差异,从而提升群落尺度同位素解释的精度。此外,可通过同位素混合模型与多元统计分析方法耦合群落结构数据,实现对类群贡献率的定量估算。同时,应关注现有研究方法中的技术瓶颈。例如,野外采样中浮游植物难以实现高纯度分离,碎屑有机质及微型浮游生物混入可能干扰同位素测定精度;不同类群混合样品的群落内分馏差异亦可能掩盖真实生态信号。因此,有必要在样品分离纯化、粒径分级及实验室培养验证等方面进一步优化技术流程,并结合室内控制实验与野外长期观测数据,提高对群落结构与稳定同位素耦合机制的解析能力。

因此,未来研究有必要在区域尺度上进一步整合浮游植物群落结构、稳定同位素特征与环境因子信息,从群落组成变化的角度深化对浮游植物碳、氮稳定同位素生态指示意义的认识,以弥补现有研究在群落结构层面解释不足的问题。

参考文献

- [1] Andersen, I.M., Taylor, J.M., Graeber, D., Kelly, P.T., Hoke, A.K., Robbins, C.J., *et al.* (2025) Redfield Revisited: Insights into Freshwater Seston Carbon: Nitrogen: Phosphorus Stoichiometry. *Limnology and Oceanography*, **70**, S14-S26. <https://doi.org/10.1002/lno.70133>

- [2] Reynolds, C.S. (2006) *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press.
- [3] Huisman, J., Codd, G.A., Paerl, H.W., Ibelings, B.W., Verspagen, J.M.H. and Visser, P.M. (2018) Cyanobacterial Blooms. *Nature Reviews Microbiology*, **16**, 471-483. <https://doi.org/10.1038/s41579-018-0040-1>
- [4] O'Farrell, I., de Tezanos Pinto, P. and Izaguirre, I. (2007) Phytoplankton Morphological Response to the Underwater Light Conditions in a Vegetated Wetland. *Hydrobiologia*, **578**, 65-77. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0434-3>
- [5] 胡鸿钧, 魏印心. 中国淡水藻类: 系统、分类及生态[M]. 北京: 科学出版社, 2006.
- [6] Ho, J.C., Michalak, A.M. and Pahlevan, N. (2019) Widespread Global Increase in Intense Lake Phytoplankton Blooms since the 1980s. *Nature*, **574**, 667-670. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1648-7>
- [7] Jöhnk, K.D., Huisman, J., Sharples, J., Sommeijer, B., Visser, P.M. and Stroom, J.M. (2007) Summer Heatwaves Promote Blooms of Harmful Cyanobacteria. *Global Change Biology*, **14**, 495-512. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01510.x>
- [8] Thomas, D.N. and Dieckmann, G.S. (2002) Antarctic Sea Ice—A Habitat for Extremophiles. *Science*, **295**, 641-644. <https://doi.org/10.1126/science.1063391>
- [9] Karsten, U. and Holzinger, A. (2014) Green Algae in Alpine Biological Soil Crust Communities: Acclimation Strategies against Ultraviolet Radiation and Dehydration. *Biodiversity and Conservation*, **23**, 1845-1858. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0653-2>
- [10] Pan, Y., Stevenson, R.J., Hill, B.H., Herlihy, A.T. and Collins, G.B. (1996) Using Diatoms as Indicators of Ecological Conditions in Lotic Systems: A Regional Assessment. *Journal of the North American Benthological Society*, **15**, 481-495. <https://doi.org/10.2307/1467800>
- [11] Reed, J.M. (2011) J. P. Smol and E. F. Stoermer (eds): *The Diatoms: Applications for the Environmental and Earth Sciences*: 2nd Edition, Cambridge University Press, 2010, 686 pp, Hardback £130.00, ISBN: 9780521509961. *Journal of Paleolimnology*, **46**, 167-169. <https://doi.org/10.1007/s10933-011-9525-x>
- [12] Jeong, H.J., Kim, S.K., Kim, J.S., Kim, S.T., Yoo, Y.D. and Yoon, J.Y. (2001) Growth and Grazing Rates of the Heterotrophic Dinoflagellate *Polykrikos kofoidii* on Red-Tide and Toxic Dinoflagellates. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, **48**, 298-308. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2001.tb00318.x>
- [13] Anderson, D.M., Cembella, A.D. and Hallegraeff, G.M. (2012) Progress in Understanding Harmful Algal Blooms: Paradigm Shifts and New Technologies for Research, Monitoring, and Management. *Annual Review of Marine Science*, **4**, 143-176. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120308-081121>
- [14] Khatiwada, B., Hasan, M.T., Sun, A., Kamath, K.S., Mirzaei, M., Sunna, A., *et al.* (2020) Proteomic Response of *Euglena gracilis* to Heavy Metal Exposure—Identification of Key Proteins Involved in Heavy Metal Tolerance and Accumulation. *Algal Research*, **45**, 101764. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2019.101764>
- [15] Hinga, K.R., Arthur, M.A., Pilson, M.E.Q. and Whitaker, D. (1994) Carbon Isotope Fractionation by Marine Phytoplankton in Culture: The Effects of CO₂ Concentration, pH, Temperature, and Species. *Global Biogeochemical Cycles*, **8**, 91-102. <https://doi.org/10.1029/93gb03393>
- [16] Greenwold, M.J., Cunningham, B.R., Lachenmyer, E.M., Pullman, J.M., Richardson, T.L. and Dudycha, J.L. (2019) Diversification of Light Capture Ability Was Accompanied by the Evolution of Phycobiliproteins in Cryptophyte Algae. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **286**, Article ID: 20190655. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0655>
- [17] Flynn, K.J. and Mitra, A. (2009) Building the “Perfect Beast”: Modelling Mixotrophic Plankton. *Journal of Plankton Research*, **31**, 965-992. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp044>
- [18] Stoecker, D.K. (1998) Conceptual Models of Mixotrophy in Planktonic Protists and Some Ecological and Evolutionary Implications. *European Journal of Protistology*, **34**, 281-290. [https://doi.org/10.1016/s0932-4739\(98\)80055-2](https://doi.org/10.1016/s0932-4739(98)80055-2)
- [19] McCarthy, J.J., Taylor, W.R. and Taft, J.L. (1977) Nitrogenous Nutrition of the Plankton in the Chesapeake Bay. 1. Nutrient Availability and Phytoplankton Preferences. *Limnology and Oceanography*, **22**, 996-1011. <https://doi.org/10.4319/lo.1977.22.6.0996>
- [20] Edwards, K.F., Thomas, M.K., Klausmeier, C.A. and Litchman, E. (2016) Phytoplankton Growth and the Interaction of Light and Temperature: A Synthesis at the Species and Community Level. *Limnology and Oceanography*, **61**, 1232-1244. <https://doi.org/10.1002/lno.10282>
- [21] Abdullah Al, M., Chen, H., Yan, X., Ren, K., Xue, Y., Shimeta, J., *et al.* (2024) Relic DNA Confounds the Results of DNA-Based Study on Microeukaryotic Succession in Aquatic Biofilms. *Ecological Indicators*, **158**, Article ID: 111350. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.111350>
- [22] 苏洁琼, 王烜, 杨志峰. 考虑气候因子变化的湖泊富营养化模型研究进展[J]. 应用生态学报, 2012, 23(11): 3197-3206.
- [23] Butterwick, C., Heaney, S.I. and Talling, J.F. (2004) Diversity in the Influence of Temperature on the Growth Rates of

- Freshwater Algae, and Its Ecological Relevance. *Freshwater Biology*, **50**, 291-300. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01317.x>
- [24] Staehr, P.A. and Sand-Jensen, K. (2005) Seasonal Changes in Temperature and Nutrient Control of Photosynthesis, Respiration and Growth of Natural Phytoplankton Communities. *Freshwater Biology*, **51**, 249-262. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01490.x>
- [25] Liu, X., Deng, Y., Chen, S., Wang, J., Zhang, Y., Li, M., *et al.* (2025) Identifying Key Taxa for Algal Blooms in a Large Aquatic Ecosystem through Machine Learning. *Environmental Science & Technology*, **59**, 20499-20511. <https://doi.org/10.1021/acs.est.5c08910>
- [26] 季雨来, 吴召仕, 张京, 等. 太湖流域平原农业区典型圩塘浮游植物群落特征及其影响因子[J]. 湖泊科学, 2024, 36(5): 1380-1392.
- [27] Bhatti, M., Singh, A., McBean, E., Vijayakumar, S., Fitzgerald, A., Siwierski, J., *et al.* (2024) Climate Change Impacts on Water Temperatures in Urban Lakes: Implications for the Growth of Blue Green Algae in Fairy Lake. *Water*, **16**, Article 587. <https://doi.org/10.3390/w16040587>
- [28] Paerl, H.W. and Huisman, J. (2008) Blooms Like It Hot. *Science*, **320**, 57-58. <https://doi.org/10.1126/science.1155398>
- [29] 顾太波, 肖晶, 韩丽彬, 等. 贵州高原水库浮游生物群落稳定性及其环境驱动因子辨识[J]. 环境科学, 2024, 45(7): 3983-3994.
- [30] Chen, M., Fan, M., Liu, R., Wang, X., Yuan, X. and Zhu, H. (2015) The Dynamics of Temperature and Light on the Growth of Phytoplankton. *Journal of Theoretical Biology*, **385**, 8-19. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.07.039>
- [31] 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[J]. 湖泊科学, 2015, 27(1): 1-10.
- [32] Zohary, T., Flaim, G. and Sommer, U. (2020) Temperature and the Size of Freshwater Phytoplankton. *Hydrobiologia*, **848**, 143-155. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04246-6>
- [33] Abell, J.M., Özkundakci, D. and Hamilton, D.P. (2010) Nitrogen and Phosphorus Limitation of Phytoplankton Growth in New Zealand Lakes: Implications for Eutrophication Control. *Ecosystems*, **13**, 966-977. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9367-9>
- [34] Carpenter, S.R. (2008) Phosphorus Control Is Critical to Mitigating Eutrophication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 11039-11040. <https://doi.org/10.1073/pnas.0806112105>
- [35] Schindler, D.W., Hecky, R.E., Findlay, D.L., Stainton, M.P., Parker, B.R., Paterson, M.J., *et al.* (2008) Eutrophication of Lakes Cannot Be Controlled by Reducing Nitrogen Input: Results of a 37-Year Whole-Ecosystem Experiment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 11254-11258. <https://doi.org/10.1073/pnas.0805108105>
- [36] Raven, J.A. and Beardall, J. (2014) CO₂ Concentrating Mechanisms and Environmental Change. *Aquatic Botany*, **118**, 24-37. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2014.05.008>
- [37] Winder, M. and Sommer, U. (2012) Phytoplankton Response to a Changing Climate. *Hydrobiologia*, **698**, 5-16. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1149-2>
- [38] Elliott, J.A., Jones, I.D. and Thackeray, S.J. (2006) Testing the Sensitivity of Phytoplankton Communities to Changes in Water Temperature and Nutrient Load, in a Temperate Lake. *Hydrobiologia*, **559**, 401-411. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1233-y>
- [39] 黄伟, 朱旭宇, 曾江宁, 等. 氮磷比对东海浮游植物群落生长影响的微宇宙实验[J]. 环境科学, 2012, 33(6): 1832-1838.
- [40] Tilman, D., Kiesling, R., Sterner, R., Kilham, S.S. and Johnson Frederick A., (1986) Green, Bluegreen and Diatom Algae: Taxonomic Differences in Competitive Ability for Phosphorus, Silicon and Nitrogen. *Archiv für Hydrobiologie*, **106**, 473-485. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/106/1986/473>
- [41] Bidigare, R.R., Fluegge, A., Freeman, K.H., Hanson, K.L., Hayes, J.M., Hollander, D., *et al.* (1997) Consistent Fractionation of ¹³C in Nature and in the Laboratory: Growth-Rate Effects in Some Haptophyte Algae. *Global Biogeochemical Cycles*, **11**, 279-292. <https://doi.org/10.1029/96gb03939>
- [42] Dolman, A.M., Rucker, J., Pick, F.R., Fastner, J., Rohrlack, T., Mischke, U., *et al.* (2012) Cyanobacteria and Cyanotoxins: The Influence of Nitrogen versus Phosphorus. *PLOS ONE*, **7**, e38757. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038757>
- [43] Chen, C., Zhao, L., Zhu, C., Wang, J., Jiang, J. and Yang, S. (2013) Response of Diatom Community in Lugu Lake (Yunnan-Guizhou Plateau, China) to Climate Change over the Past Century. *Journal of Paleolimnology*, **51**, 357-373. <https://doi.org/10.1007/s10933-013-9760-4>
- [44] Gu, B. and Schelske, L. (1996) Temporal and Spatial Variations in Phytoplankton Carbon Isotopes in a Polymictic Subtropical Lake. *Journal of Plankton Research*, **18**, 2081-2092. <https://doi.org/10.1093/plankt/18.11.2081>
- [45] 江成. 水体扰动对藻类生长机制与 QCS 水库富营养化控制的影响研究[D]: [博士学位论文]. 上海: 上海交通大学, 2014.
- [46] 刘春光, 金相灿, 孙凌, 等. pH 值对淡水藻类生长和种类变化的影响[J]. 农业环境科学学报, 2005(2): 294-298.

- [47] Jakobsen, H.H., Blanda, E., Staehr, P.A., Højgård, J.K., Rayner, T.A., Pedersen, M.F., *et al.* (2015) Development of Phytoplankton Communities: Implications of Nutrient Injections on Phytoplankton Composition, Ph and Ecosystem Production. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **473**, 81-89. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.08.011>
- [48] 林光辉. 稳定同位素生态学[EB/OL]. <https://xuanshu.hep.com.cn/front/book/findBookDetails?bookId=59cc7f70ba9eb884cf817304>, 2026-01-08.
- [49] Zhang, M., Shi, X., Yang, Z., Yu, Y., Shi, L. and Qin, B. (2018) Long-term Dynamics and Drivers of Phytoplankton Biomass in Eutrophic Lake Taihu. *Science of The Total Environment*, **645**, 876-886. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.07.220>
- [50] Lammers, J.M., Reichart, G.J. and Middelburg, J.J. (2017) Seasonal Variability in Phytoplankton Stable Carbon Isotope Ratios and Bacterial Carbon Sources in a Shallow Dutch Lake. *Limnology and Oceanography*, **62**, 2773-2787. <https://doi.org/10.1002/lno.10605>
- [51] Zhao, B., Hu, Y., Yu, H., Chen, S., Xing, T., Guo, S., *et al.* (2023) A Method for Researching the Eutrophication and N/P Loads of Plateau Lakes: Lugu Lake as a Case. *Science of the Total Environment*, **876**, Article ID: 162747. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.162747>
- [52] 邓素炎. 云南高原湖泊沉积物有机碳、氮来源示踪及其差异性分析[D]: [硕士学位论文]. 昆明: 云南师范大学, 2025.
- [53] 刘园园, 陈光杰, 王露, 等. 流域土地利用对泸沽湖生态环境的影响[J]. 生态学杂志, 2025, 44(1): 206-215.
- [54] Relitti, F., Ogrinc, N., Giani, M., Cerino, F., Smoldaka Tankovic, M.S., Baricevic, A., *et al.* (2020) Stable Carbon Isotopes of Phytoplankton as a Tool to Monitor Anthropogenic CO₂ Submarine Leakages. *Water*, **12**, Article 3573. <https://doi.org/10.3390/w12123573>
- [55] Schmidt, C.M., Kraus, T.E.C., Young, M.B. and Kendall, C. (2018) Use of Flow Cytometry and Stable Isotope Analysis to Determine Phytoplankton Uptake of Wastewater Derived Ammonium in a Nutrient-Rich River. *Biogeosciences*, **15**, 353-367. <https://doi.org/10.5194/bg-15-353-2018>
- [56] Caroni, R., Free, G., Visconti, A. and Manca, M. (2012) Phytoplankton Functional Traits and Seston Stable Isotopes Signature: A Functional-Based Approach in a Deep, Subalpine Lake, Lake Maggiore (N. Italy). *Journal of Limnology*, **71**, e8. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2012.e8>
- [57] Mook, W.G., Bommerson, J.C. and Staverman, W.H. (1974) Carbon Isotope Fractionation between Dissolved Bicarbonate and Gaseous Carbon Dioxide. *Earth and Planetary Science Letters*, **22**, 169-176. [https://doi.org/10.1016/0012-821x\(74\)90078-8](https://doi.org/10.1016/0012-821x(74)90078-8)
- [58] Laws, E.A., Popp, N., Bidigare, J.R.R., *et al.* (1995) Dependence of Phytoplankton Carbon Isotopic Composition on Growth Rate and (CO₂)_{aq}: Theoretical Considerations and Experimental Results. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **59**, 1131-1138.
- [59] Giordano, M., Beardall, J. and Raven, J.A. (2005) CO₂ Concentrating Mechanisms in Algae: Mechanisms, Environmental Modulation, and Evolution. *Annual Review of Plant Biology*, **56**, 99-131. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144052>
- [60] Tortell, P.D. (2000) Evolutionary and Ecological Perspectives on Carbon Acquisition in Phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, **45**, 744-750. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0744>
- [61] Raven, J.A., Johnston, A.M., Kübler, J.E., Korb, R., McInroy, S.G., Handley, L.L., *et al.* (2002) Mechanistic Interpretation of Carbon Isotope Discrimination by Marine Macroalgae and Seagrasses. *Australian Journal of Plant Physiology*, **29**, 355-378. <https://doi.org/10.1071/pp01201>
- [62] Raven, J.A., Beardall, J. and Sánchez-Baracaldo, P. (2017) The Possible Evolution and Future of CO₂-Concentrating Mechanisms. *Journal of Experimental Botany*, **68**, 3701-3716. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx110>
- [63] 韩琼, 王宝利. 浮游植物稳定碳同位素分馏机制及环境应用[J]. 生态学杂志, 2017, 36(5): 1436-1443.
- [64] Poniewozik, M. and Lenard, T. (2022) Phytoplankton Composition and Ecological Status of Lakes with Cyanobacteria Dominance. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, **19**, Article 3832. <https://doi.org/10.3390/ijerph19073832>
- [65] Needoba, J., Waser, N., Harrison, P. and Calvert, S. (2003) Nitrogen Isotope Fractionation in 12 Species of Marine Phytoplankton during Growth on Nitrate. *Marine Ecology Progress Series*, **255**, 81-91. <https://doi.org/10.3354/meps255081>
- [66] Gu, B., Chapman, A.D. and Schelske, C.L. (2006) Factors Controlling Seasonal Variations in Stable Isotope Composition of Particulate Organic Matter in a Softwater Eutrophic Lake. *Limnology and Oceanography*, **51**, 2837-2848. <https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.6.2837>
- [67] Thompson, P.A. and Calvert, S.E. (1994) Carbon-isotope Fractionation by a Marine Diatom: The Influence of Irradiance,

- Daylength, Ph, and Nitrogen Source. *Limnology and Oceanography*, **39**, 1835-1844. <https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.8.1835>
- [68] Popp, B.N., Laws, E.A., Bidigare, R.R., Dore, J.E., Hanson, K.L. and Wakeham, S.G. (1998) Effect of Phytoplankton Cell Geometry on Carbon Isotopic Fractionation. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **62**, 69-77. [https://doi.org/10.1016/s0016-7037\(97\)00333-5](https://doi.org/10.1016/s0016-7037(97)00333-5)
- [69] Wang, B., Liu, C., Peng, X. and Wang, F. (2013) Mechanisms Controlling the Carbon Stable Isotope Composition of Phytoplankton in Karst Reservoirs. *Journal of Limnology*, **72**, 127-139. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2013.e11>
- [70] Xiao, J., Wang, B., Qiu, X., Yang, M. and Liu, C. (2021) Interaction between Carbon Cycling and Phytoplankton Community Succession in Hydropower Reservoirs: Evidence from Stable Carbon Isotope Analysis. *Science of The Total Environment*, **774**, Article ID: 145141. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145141>
- [71] Gervais, F. and Riebesell, U. (2001) Effect of Phosphorus Limitation on Elemental Composition and Stable Carbon Isotope Fractionation in a Marine Diatom Growing under Different CO₂ Concentrations. *Limnology and Oceanography*, **46**, 497-504. <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.3.0497>
- [72] Brutemark, A., Lindehoff, E., Granéli, E. and Granéli, W. (2009) Carbon Isotope Signature Variability among Cultured Microalgae: Influence of Species, Nutrients and Growth. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **372**, 98-105. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.02.013>
- [73] France, R. (1995) Carbon-13 Enrichment in Benthic Compared to Planktonic Algae: Foodweb Implications. *Marine Ecology Progress Series*, **124**, 307-312. <https://doi.org/10.3354/meps124307>
- [74] Hopkinson, B.M., Dupont, C.L. and Matsuda, Y. (2016) The Physiology and Genetics of CO₂ Concentrating Mechanisms in Model Diatoms. *Current Opinion in Plant Biology*, **31**, 51-57. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.03.013>
- [75] Yang, Y., Chen, H., Abdullah Al, M., Ndayishimiye, J.C., Yang, J.R., Isabwe, A., et al. (2022) Urbanization Reduces Resource Use Efficiency of Phytoplankton Community by Altering the Environment and Decreasing Biodiversity. *Journal of Environmental Sciences*, **112**, 140-151. <https://doi.org/10.1016/j.jes.2021.05.001>
- [76] 陈蓉, 王明果, 黄林培, 等. 滇池浮游植物碳氮同位素时空分布特征及其影响因子分析[J]. 中国环境科学, 2022, 42(2): 843-853.
- [77] 陈子栋, 黄林培, 陈丽, 等. 云南 4 个湖泊浮游生物碳、氮稳定同位素的季节变化及其影响因子[J]. 湖泊科学, 2021, 33(3): 761-773.
- [78] 王旭, 郭雯, 王明果, 等. 人类活动影响下异龙湖浮游植物碳氮稳定同位素变化特征[J]. 中国环境科学, 2023, 43(6): 3087-3099.
- [79] Li, C., Chen, Z., Huang, L., Wen, W., Guo, W., Kong, L., et al. (2026) Carbon-Nitrogen Coupling in Plateau Lake Ecosystems: Dual-Isotope Fingerprints of Climate Warming and Anthropogenic Intensification. *Water Research*, **289**, Article ID: 124793. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2025.124793>
- [80] 于洋, 张民, 钱善勤, 等. 云贵高原湖泊水质现状及演变[J]. 湖泊科学, 2010, 22(6): 820-828.
- [81] Grinnell, J. (1917) The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, **34**, 427-433. <https://doi.org/10.2307/4072271>
- [82] Fry, B. and Wainright, S.C. (1991) ¹³C/¹²C Fractionation by Marine Diatoms. *Limnology and Oceanography*, **36**, 336-340.
- [83] Lai, C., Liu, Z., Yu, Q., Sun, H., Xia, F., He, X., et al. (2024) Control of Carbon Dioxide Exchange Fluxes by Rainfall and Biological Carbon Pump in Karst River-Lake Systems. *Science of the Total Environment*, **937**, Article ID: 173486. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.173486>
- [84] Burkhardt, S., Zondervan, I. and Riebesell, U. (1999) Effect of CO₂ Concentration on C:N:P Ratio in Marine Phytoplankton: A Species Comparison. *Limnology and Oceanography*, **44**, 683-690. <https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.3.0683>
- [85] Howarth, R., Chan, F., Conley, D.J., Garnier, J., Doney, S.C., Marino, R., et al. (2011) Coupled Biogeochemical Cycles: Eutrophication and Hypoxia in Temperate Estuaries and Coastal Marine Ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **9**, 18-26. <https://doi.org/10.1890/100008>
- [86] Bade, D.L., Pace, M.L., Cole, J.J. and Carpenter, S.R. (2006) Can Algal Photosynthetic Inorganic Carbon Isotope Fractionation Be Predicted in Lakes Using Existing Models? *Aquatic Sciences*, **68**, 142-153. <https://doi.org/10.1007/s00027-006-0818-5>
- [87] 刘晓曦, 陈丽, 蒋伊能, 等. 抚仙湖浮游植物群落时空变化特征及其与环境因子的关系[J]. 湖泊科学, 2020, 32(3): 793-803.
- [88] 张涛. 云南高原湖泊浮游植物空间分布特征及脆杆藻对砷胁迫的响应模式[D]: [硕士学位论文]. 昆明: 云南师范大学, 2018.