

DOI: 10.20103/j.stxb.202501180160

费颖莹, 钟海璐, 杨 暘, 孔令阳, 李 凯, 廖梦娜. 小冰期以来洱海地区植被演变过程与特征. 生态学报, 2025, 45(17): - .

Fei Y Y, Zhong H L, Yang Y, Kong L Y, Li K, Liao M N. Trajectory and characteristics of vegetation change in Erhai area since the Little Ice Age. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(17): - .

小冰期以来洱海地区植被演变过程与特征

费颖莹¹, 钟海璐¹, 杨 暘¹, 孔令阳², 李 凯¹, 廖梦娜^{1,*}

¹ 浙江师范大学 生命科学学院, 金华 321004

² 云南师范大学 地理学部, 昆明 650050

摘要: 植被稳定性和生物多样性对维系生态系统平衡及人类可持续发展具有重要意义。现代植被及植物多样性分布格局是长期气候变化和人类活动共同作用的结果, 从长期视角审视植被及植物多样性变化过程与特征是正确评估未来植被演变趋势的重要基础。鉴于此, 本研究通过对云南洱海 56 cm 沉积物岩芯的孢粉和沉积物古 DNA (*sedaDNA*) 分析, 重建了洱海地区过去 400 多年的植被组成和植物多样性变化历史。结果表明, 孢粉和 *sedaDNA* 识别出的植物类群在数量和种类上均具有较大差异, 其中 *sedaDNA* 检出的植物类群更为丰富且总体具有更好的分类学精度。孢粉记录显示, 尽管经历了显著的气候变化和人类活动干扰, 洱海区域植被却维持着相对稳定的状态, 体现出较强的生态韧性。气候变化主要影响窄生态幅植物 (如铁杉), 而人类活动 (如砍伐、农业发展) 则对松属、桉木属及禾本科植物的分布产生较大影响。*sedaDNA* 记录主要反映湖周或流域内植被变化, 揭示了稻属、荞麦属、高粱属等经济作物的长期演变趋势, 且这些变化主要受人类活动驱动。此外, 孢粉和 *sedaDNA* 均显示过去 400 多年植物多样性发生了显著变化, 尽管两者在变化趋势上存在差异, 但均表明人类活动是主要影响因素。本研究认为, 孢粉和 *sedaDNA* 记录在揭示植被历史变化方面具有互补性, 能够更全面地评估植被动态及其驱动机制。此外, 洱海地区植物多样性对人类活动响应敏感, 因此未来植被保护需重点关注植物多样性的变化。

关键词: 孢粉; 沉积物古 DNA; 植被演变; 植物多样性; 洱海

Trajectory and characteristics of vegetation change in Erhai area since the Little Ice Age

FEI Yingying¹, ZHONG Hailu¹, YANG Yang¹, KONG Lingyang², LI Kai¹, LIAO Mengna^{1,*}

¹ College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

² Department of Geography, Yunnan Normal University, Kunming 650050, China

Abstract: Vegetation stability and biodiversity play a crucial role in maintaining the balance of the terrestrial ecosystem and the sustainable development of human beings. Since the distribution of modern vegetation and plant diversity is the result of long-term climate change and human activities, a long-term perspective on the trajectory and characteristics of changes in vegetation and plant diversity is an important basis for correctly predicting vegetation changes in the near future. In this study, we reconstructed the history of vegetation composition and plant diversity changes in the Erhai area over the past 400 years by analyzing pollen and sedimentary ancient DNA (*sedaDNA*) records from a 56-cm-long sediment core EH22s. The results showed that the numbers and types of plant taxa identified from pollen data (88 taxa) were very different from those identified from *sedaDNA* (204 taxa). In general, *sedaDNA* detected more plant taxa, and meanwhile, the detected taxa have better taxonomic resolution. However, of the more than 200 plant taxa identified from *sedaDNA*, only 38 plant taxa appear in pollen assemblages. This implies that the spatial scale of the vegetation reflected by pollen and *sedaDNA* is

基金项目: 云南师范大学高原湖泊重点实验室开放基金 (PGPEC2306); 国家自然科学基金 (42177433)

收稿日期: 2025-01-18; **网络出版日期:** 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mnliao@zjnu.edu.cn

different, i.e. pollen reflects a regional scale while *sedaDNA* reflects a smaller scale like around the lake or within the catchment. The pollen records from the present study showed that the regional vegetation in the Erhai area had kept relatively stable despite significant climate change and human disturbances over the past 400 years, reflecting a strong ecological resilience in the regional vegetation. Climate change primarily affected plants with narrow ecological niche (e.g. *Tsuga*). Human activities exerted an obvious influence on the plants of *Pinus*, *Alnus*, and *Poaceae* by disafforesting natural forests and cultivating cash crops, which resulted in the expansion of secondary and economic forests and farmlands. *sedaDNA* record is able to reflect the vegetation conditions around the lake and can reflect trends in economic crops such as *Oryza*, *Fagopyrum*, *Sorghum* and *Oryza sativa*. Moreover, the vegetation changes around the lake or within the catchment revealed by *sedaDNA* were mainly influenced by human activities. In contrast to the relatively stable vegetation composition, both pollen and *sedaDNA* showed significant changes in plant diversity over the past 400 years, although their trends were not consistent. Besides, changes in plant diversity, both at the regional scale and around the lake, were mainly influenced by the mode and intensity of human activities. Based on the results, we suggest that pollen and *sedaDNA* record can complement each other in revealing changes in vegetation composition and plant diversity during the historical period, thus providing a more comprehensive assessment of past vegetation dynamics and an understanding of the potential mechanisms. In addition, considering that the plant diversity in the Erhai area is more sensitive to human activities, the vegetation conservation strategies in this region need to pay special attention to the changes in plant diversity.

Key Words: pollen; sedimentary ancient DNA; vegetation change; plant diversity; Erhai Lake

植被是地球生态系统的重要组成部分,植物群落组成及结构特征对维系陆地生态系统稳定与平衡以及人类生存和发展均具有重要意义^[1]。全球气候变化和日益增强的人类活动已经并将持续改变现代植被格局以及物种分布,造成不同尺度上的生物多样性改变甚至丧失,并构成现代生物多样性的潜在威胁^[2]。现代植被组成及植物多样性分布格局是长期气候变化和人类活动干扰叠加的产物,尤其是在低海拔人类活动集中的区域,植被组成和植物多样性受到强烈的人为干扰,其变化轨迹在局地可能已经由土地利用方式和强度所主导^[3]。因此,从长期视角重新审视植被及植物多样性的变化历史,并考虑人类活动对植被组成及植物多样性的干扰过程,是理解现代植被分布和植物多样性历史变化轨迹和未来变化趋势的内在需求。

中国是北半球生物多样性最为丰富的国家,其中云南地区因其特殊的地理位置和复杂多样的自然环境,孕育了多样的生态系统,使其成为全球生物多样性研究的热点区域之一^[4]。洱海位于中国云南省大理市的苍山东麓,是苍山洱海国家级自然保护区的重要组成部分,高原淡水湖泊湿地生态系统和苍山的高山垂直植被生态景观是重点保护对象。值得注意的是,洱海流域人类活动历史可以追溯到早—中全新世^[5],金属冶炼活动^[6]和农业发展^[7]造成了流域内植被分布的变化^[8]。近期的研究表明,早在 2000 年前人类活动对洱海湖泊碳埋藏的贡献已经超过了气候变化^[9],长期的人类活动早已是洱海流域和湖泊生态系统长期变化不可忽视的因素之一。过去 500 年间,滇西北地区的气候经历了小冰期和现代气候变暖的阶段^[10],人类活动的强度也呈现阶段性增加^[11]。洱海地区在明清时期主要以农耕经济为主,水稻、玉米等作物的种植促进了当地人口的增长^[12];20 世纪中叶以来,洱海地区经历了快速的城市化与工业化过程,使得洱海流域生态系统遭到了破坏。基于近几十年的观测记录,人类活动和气候波动对洱海地区植被变化的重要性已取得共识。然而,在数百年尺度上,植被及植物多样性对人类活动及气候变化的稳定性或敏感性如何目前尚不明晰。

孢粉分析是研究过去植被变化的重要手段之一^[13],不仅可以揭示不同时空尺度的植被变化过程,也可以作为局地植被多样性的可靠代用指标^[14,15]。但孢粉分析在揭示植被变化的细节方面存在一定不足,尤其是无法准确区分自然和人为因素对局地植被变化的贡献。近年来,基于沉积物古 DNA (sedimentary ancient DNA, 简称 *sedaDNA*) 开展的古植被研究逐渐成为研究过去植被变化的主要手段之一,尤其是其可以将部分结果鉴定至种水平,提高了过去植物多样性研究的准确性^[16,17]。*sedaDNA* 在研究植物群落演化^[18]和物种多样

性变化^[17,19]、揭示生态系统详细变化过程及植被对气候变化和人类活动的响应^[20,21]等方面已经有了较多的应用。*sedaDNA*正在成为一个成熟的古植被代用指标,但*sedaDNA*本身也存在一定不足,如古DNA降解和迁移、活体生物DNA干扰等^[22]。总体而言,*sedaDNA*主要反映的是局地的植被组成或植物多样性的信息^[23],而孢粉能够记录区域尺度的植被信号,将两者相结合可以有效提升古植被重建的准确性,更加全面地揭示植被和植物多样性变化过程。

由此,本研究以洱海钻孔沉积物为研究对象,结合孢粉分析和*sedaDNA*技术,尝试揭示洱海地区小冰期以来的植被演变历史以及植物多样性变化过程,并探讨气候变化和人类活动对其的可能影响,以期对洱海地区现代植物多样性保护提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

洱海地处云贵高原(100°06′—100°18′E, 25°36′—25°58′N, 1974 m),系高原构造断陷湖,湖长42.58 km,平均宽度5.8 km,水域面积249 km²,最大水深20.7 m,平均水深10.17 m,为云南第二大高原湖泊^[24]。受亚热带高原季风气候影响,洱海地区年平均气温约15℃,年平均降水量约1056 mm^[25]。洱海湖周的地带性植被为中亚热带常绿阔叶林,主要包括壳斗科、山茶科和樟科植物,同时云南松林也广泛分布于海拔2500 m以下;在海拔2400—3300 m区间,植被类型逐渐转变为落叶阔叶混交林和阔叶针叶混交林,优势植物类群为栎属、松属、杉木、杜松和桉木等;山地暗针叶林主要分布在海拔3200—4000 m,以冷杉和云杉为优势类群,兼有部分高山硬叶栎林镶嵌分布;在海拔4000 m以上,植被逐渐转变为以杜鹃花为主的高山灌丛^[24]。洱海地区的人类活动历史已逾上千年^[8],且大理古城建于洱海西侧,长期的人类活动导致洱海周边低地的自然植被完全被破坏,取而代之的是大面积的农业和建筑用地。自1981年洱海被划为云南省级自然保护区、1994年设立苍山洱海国家级自然保护区、以及2014年大理苍山世界地质公园被联合国教科文组织批准为世界地质公园,洱海流域内自然植被的保护得到了更多的重视,自然植被在局部地区得以恢复。

1.2 样品采集及分样

2022年6月,使用重力采样器在洱海中心水深20 m处采集了一根长56 cm的沉积物岩芯EH22s,将其密

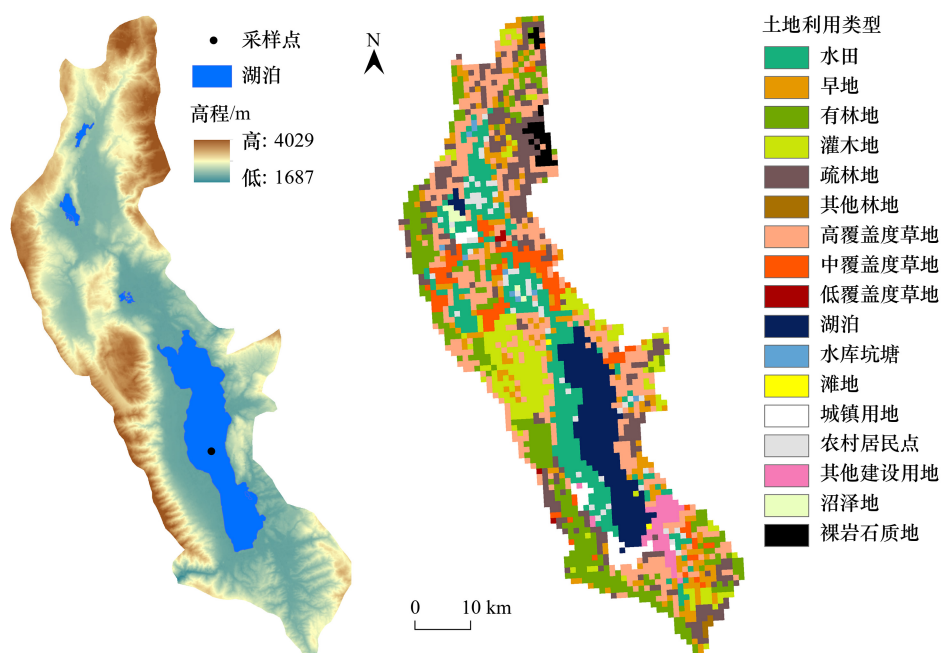


图1 采样点地理位置及洱海流域植被类型分布^[26]

Fig.1 Geographic location of the coring site and the vegetation map of the Erhai catchment

封遮光保存后运回实验室,保存于 4℃ 岩芯库中。在实验室内使用岩芯切割机将其对半剖开,将一半岩芯立即密封后转运至洁净的分样室,用于 *sedaDNA* 样品的分样,另一半则用于沉积物元素及孢粉分析测试。无菌分样室首先采用 DNA 清除剂对墙面、桌面等暴露位置进行清洁处理,随后使用 UV 灯连续照射 24 h。分样过程中采用一次性防护设备,包括无菌防护服、一次性无菌手套、一次性无菌刀片和无菌样品杯等,分样过程中接触每一个样品的手套均为一次性使用,同时采用 DNA 清除剂和灭菌后的去离子水进行环境清洁。以 1—1.5 cm 间隔进行取样,每个样品约为 1—1.5 cm,首先采用一次性无菌刀片刮除表面沉积物,随后立即使用干净的无菌刀片取出中间的沉积物转移至无菌样品杯中,记录样品编号和深度信息,共取得 *sedaDNA* 样品 18 件。使用 Avaatech 岩芯扫描仪对岩芯进行 X 射线荧光(XRF)地球化学成分的连续测量后密封置于岩芯库中。XRF 扫描在云南师范大学云南省高原地理过程与环境变化重点实验室完成。最后在常规实验室对剩余岩芯进行 1 cm 间隔的分样,共获得连续的沉积物样品 56 件,用于孢粉分析。

1.3 年代学模型构建

本研究通过将 EH22s 与已发表的 EH07 岩芯^[27]进行元素比对获得等位深度,进而推测年代与深度关系。由于 EH07 岩芯沉积物中的 Zn 含量表现为更为明显的阶段性变化特征,因此本研究采用 Zn 含量进行等位深度的推测。对比结果显示,EH22s 岩芯的金属 Zn 含量峰值在 9 cm、13 cm、17 cm、24 cm、31 cm、36 cm、42 cm 的深度与 EH07 岩芯的 2 cm、5 cm、10.5 cm、16 cm、22 cm、27 cm、34 cm 深度存在很好的一致性(图 2)。由此,本研究首先采用 R 语言程序包“*serac*”^[28]重新计算了 EH07 钻孔的年代,获得上述等位深度的 CRS 模式年代和误差。随后采用 R 语言程序包“*rbacon*”^[29]将上述等位深度年代结果与采样年份作为输入,使用贝叶斯模型构建 EH22s 的年代—深度模型。模型运行结果显示,EH22s 底部沉积年代 1263—1728 A.D.,中值年代为 1572 A.D.,沉积速率表现出明显的变化(图 2)。相近钻孔 EHC1 的¹⁴C 年代学测试结果显示,58 cm 沉积物的日历年龄为 1539—1635 A.D.^[30],与推测的 EH22s 钻孔底部沉积物年代结果具有可比性,因此可认为本研究建立的年代深度关系是可信的。

1.4 实验室分析

1.4.1 孢粉处理和鉴定

采用重液浮选法对 56 件沉积物样品进行预处理,包括盐酸(10%)及氢氧化钾(10%)水浴处理(90℃, 10min)、重液浮选(ZnBr₂溶液,比重约为 2.2g/cm³)和醋解(体积比为 9:1 的乙酸酐:硫酸混合液,80℃,3min)等过程。每个花粉样品加入 1 片石松孢子试剂($n=20848$)用于计算花粉浓度。利用蔡司 Scope A1 显微镜,在 43 倍或 60 倍物镜下进行鉴定,每个样品花粉鉴定数量均达到 500 粒以上。

1.4.2 *sedaDNA* 实验

沉积物 DNA 提取、PCR 扩增、PCR 产物的纯化等操作均在中科院昆明动物所环境 DNA 实验室完成,高通量测序则在北京诺禾致源公司进行。首先,使用德国 Qiagen 公司的土壤试剂盒(DNeasy® PowerMax® Soil Kit)对沉积物进行 DNA 提取,每个 DNA 提取批次包括 9 个沉积物样本(每个样本 5—10 g)和 1 个空白提取对照。其次,采用通用植物引物 g-h 对叶绿体 *trnL*(UAA)内含子的 P6 环区进行 PCR 扩增^[31],反应体系包含 1.25U HiFi 聚合酶(Invitrogen),10×缓冲液,2mM 的 MgSO₄ (1M=mol/L),0.25mM 的 dNTPs,0.8mg 的 BSA (VWR, Germany),0.2 mM 定制引物(前后各 1μL,带 tag 标签)以及 3 μL 的 DNA 模板,总体积为 25 μL,每次扩增均添加 PCR 阴性对照。PCR 扩增程序为 94℃ 预变性 5 min,之后反应管以 94、50℃ 和 68℃ 分别退火 30 s,进行 40 个循环,最终 72℃ 延伸 10min,所有样品(包括空白提取对照和 PCR 阴性对照)都进行了三次独立的 PCR 扩增。使用 PCR 纯化试剂盒(MinElute® PCR Purification Kit)对 PCR 产物进行纯化,对样品进行混合后送至北京诺禾致源公司进行第二代 Illumina 测序。

1.5 数据分析

1.5.1 生物信息学分析

测序数据使用 OBITools 进行处理^[32]。数据筛选主要包括以下程序:(1) *illuminapairedend*: 比对正向和反

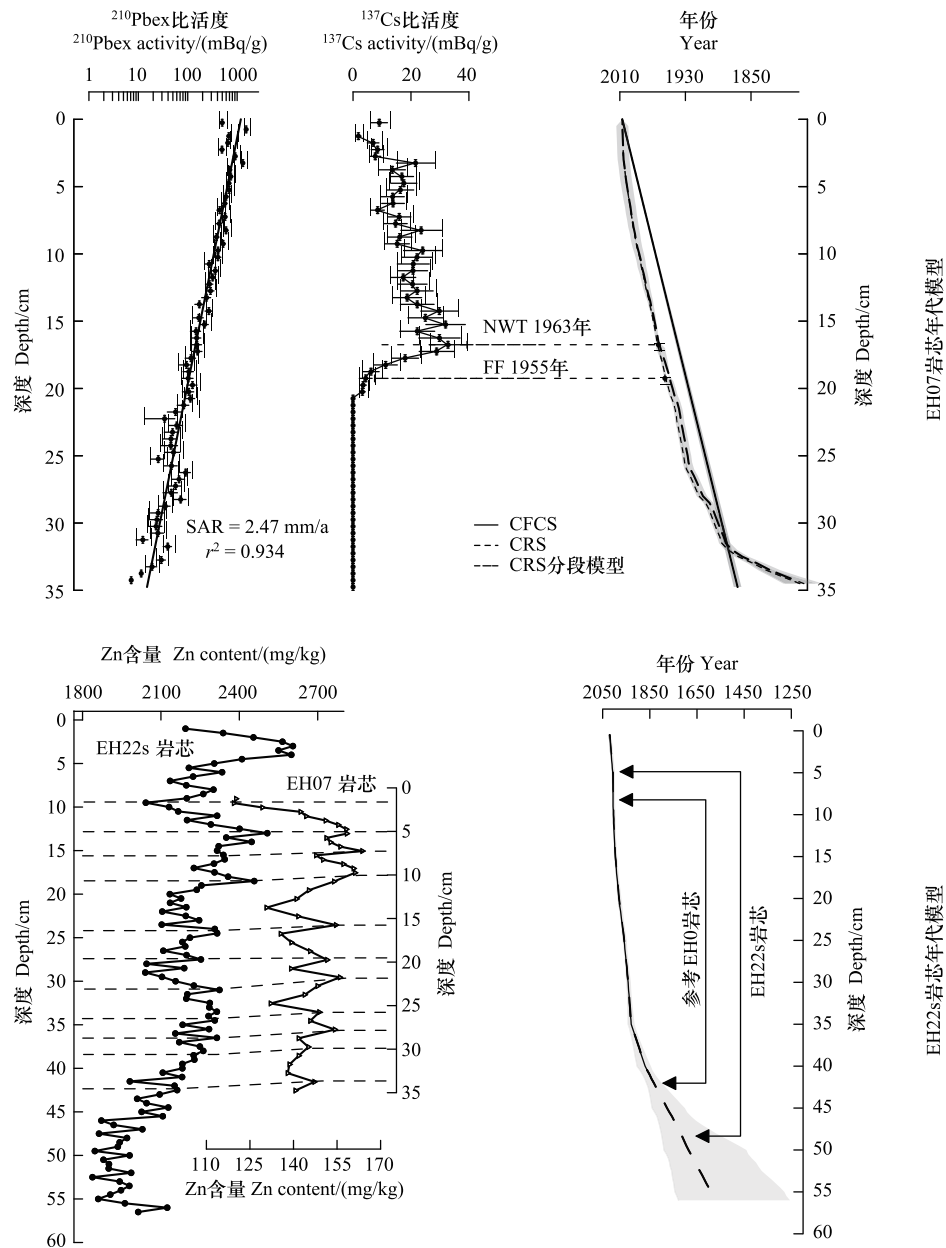


图2 EH07岩芯的 $^{210}\text{Pb}_{\text{ex}}$ 、 ^{137}Cs 比活度随深度的变化曲线及年代-深度模型,及EH22s和EH07岩芯Zn元素的等效深度对比图,和EH22s钻孔的年代-深度模型

Fig.2 Variation curves of $^{210}\text{Pb}_{\text{ex}}$, ^{137}Cs activity and age-depth model for core EH07, and comparing the equivalent depths of elemental Zn between cores EH22s and EH07, and Age-depth model for core EH22s

SAR:沉积速率;NWT:核武器试验高峰;FF:首次沉降;CFCS:恒定通量恒定沉积模型;CRS:恒定供给速率模型

向测序序列以得到二者的共有序列;(2)ngsfilter:根据不同的标签组合区分出不同的PCR产物;(3)obigrep:去除长度小于10bp和序列读数小于10的序列;(4)obiuniq:合并相同的序列;(5)obiclean:去除PCR或测序过程中产生的错误序列;(6)ecotag:将序列与相关的物种进行匹配。然后,利用“obigrep”程序按分类学级别过滤ecoPCR输出,并用“obiuniq”程序去除冗余序列。最后,使用“obicontvert”程序将ecoPCR转换为ecoPCR数据库,使其可用于“ecotag”程序。物种鉴定的参比数据库来自于EMBL基因库,仅保留与参比基因库物种匹配度为100%的序列用于后续分析。在空白提取对照和阴性对照组中没有检测到序列,表明实验操作不存在污染。最终数据集包括539个植物DNA序列,对序列进行进一步筛查和合并,以《中国植物志》(<http://www.iplant.cn/>)为参比进行校验,排除非本地种等假阳性结果后共得到204个植物类群进行后续数据分析,

并记录每个分类群的 PCR 阳性数量,计算读数百分比。PCR 阳性检出数量表示为在 PCR 扩增过程中,成功检测到目标 DNA 片段的次数,可用于反映目标生物类群存在的可信度。分类群读数百分比表示为检测到的所有 DNA 序列中某一特定分类群(如物种、属或科)所占的比例。

1.5.2 统计分析

本研究基于陆生花粉类群计算花粉百分比含量。对花粉百分比及 *sedaDNA* 中陆生植物类群的百分比读数数据进行约束聚类分析(Constrained Cluster Analysis, 简称 CONISS)。花粉及 *sedaDNA* 图谱绘制及 CONISS 聚类分析使用 Tilia 软件完成^[33]。采用主成分分析(Principal Component Analysis, 简称 PCA)分别对陆生花粉和 *sedaDNA* 检测出的陆生植物类群进行降维处理以获得主要变化过程。此外,本研究对 *sedaDNA* 检测出的陆生植物类群和陆生花粉数据进行 Hill 指数(N_0 、 N_1 和 N_2)及均匀度指数的计算,以探究洱海流域过去 400 多年陆生植物多样性的时间动态变化。其中, N_0 代表丰富度, N_1 代表常见种有效数量, N_2 代表优势种有效数量。PCA 和 Hill 指数的计算分别采用 R 语言程序包“vegan”和“iNEXT”^[34]完成。进行 Hill 指数计算时对数据进行稀疏化处理以消除由于孢粉鉴定颗粒数或 DNA 序列读数不同造成的估计误差。稀疏化样本大小设定为所有样品孢粉鉴定颗粒或序列读数的平均值(孢粉数据:550,序列读数:1125)。均匀度以丰富与极丰富类群的比值表示: $(N_2-1)/(N_1-1)$ ^[15]。

2 结果

2.1 孢粉组成变化

56 个花粉样品共鉴定出 88 个植物科属,包含 35 科 53 属,其中木本植物花粉类群 53 个,陆生草本植物类群 34 个,湿生草本植物类群 1 个。木本植物花粉占绝对优势,平均百分含量超过 80%,主要包括松属(*Pinus*)、落叶栎(deciduous *Quercus*)、常绿栎(evergreen *Quercus*)、胡桃属(*Juglans*)、铁杉属(*Tsuga*)、桦木属(*Betula*)、鹅耳枥属(*Carpinus*)、桤木属(*Alnus*)、锥属(*Castanopsis*)和栗属(*Castanea*)等。草本植物花粉以禾本科(Poaceae)和蒿属(*Artemisia*)为主,湿生草本植物主要是毛茛科(Ranunculaceae)和莎草科(Cyperaceae)。根据 CONISS 聚类分析结果,孢粉组合自上而下可划分为 2 个组合带(图 3):

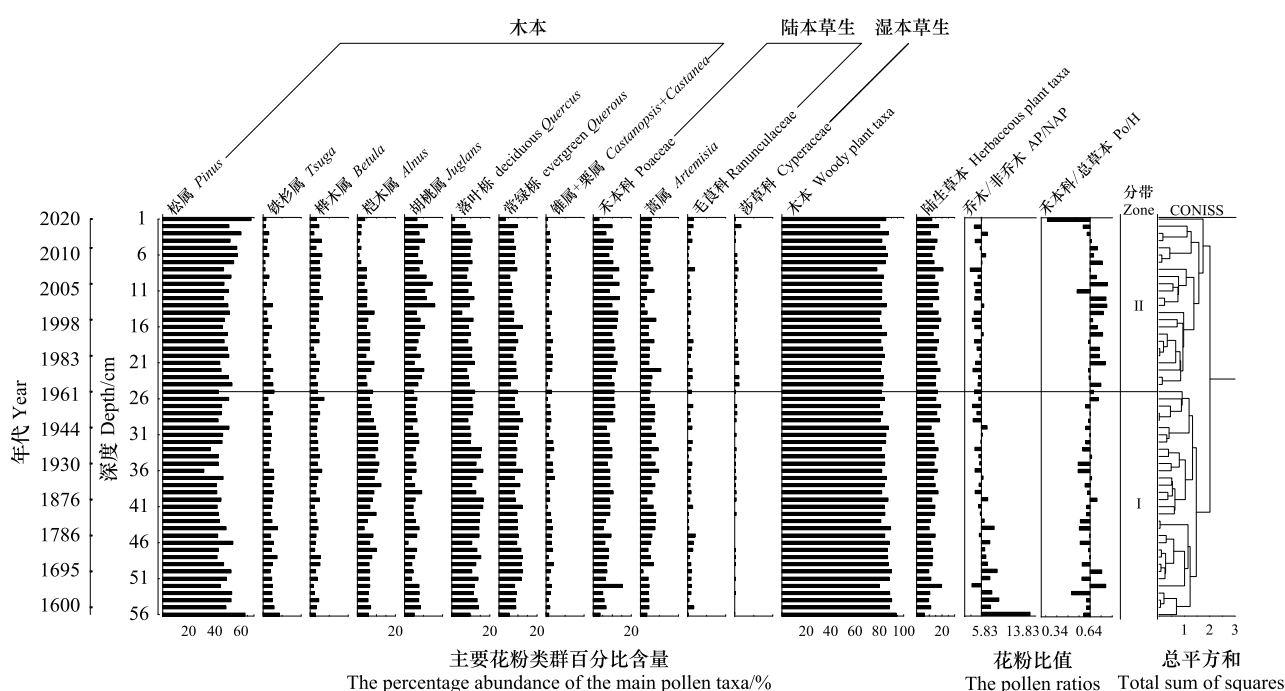


图 3 EH22s 钻孔主要花粉类群百分比含量及花粉比值

Fig.3 Diagram of the percentage abundance of the main pollen taxa and the pollen ratios for core EH22s

AP/NAP: 乔木花粉与非乔木花粉百分含量比值; Po/H: 禾本科花粉与草本花粉百分含量比值

I 带(1582—1960 年),松属植物花粉总体呈下降趋势,从 1572 年的 63.17%下降至 1960 年的 42.71%。落叶栎、常绿栎和胡桃属花粉的百分含量呈现一定波动,但无明显变化趋势。桉木属花粉在 1900—1945 年出现短期增加趋势,随后逐渐下降。草本植物花粉中,禾本科和蒿属的含量均呈现增加趋势;

II 带(1960—2020 年),松属花粉百分比含量明显升高,并于 2020 年达到整个时期的最大值(67.83%)。铁杉属和桉木属植物花粉在此阶段呈现持续降低趋势,而胡桃属花粉较前一阶段有所增加。禾本科植物花粉较前一阶段进一步增加,但 2000 年后开始呈现降低趋势,蒿属植物花粉较前一阶段为低。

乔木与非乔木花粉百分含量比值(ratio of arboreal taxa to non-arboreal taxa,简称 AP/NAP)在 1650 年之前表现为快速下降趋势,1650—1950 年仍持续下降但明显变缓,1950—1980 年保持相对稳定的状态,而 1980 年至今稍有上升。禾本科与所有草本花粉类群百分含量比值(ratio of Poaceae to herbaceous taxa,简称 Po/H)在两个时期表现为较为明显的阶段性变化,即 1930—1980 年期间的总体上升趋势以及 2005 年至今的快速下降阶段。(图 3)。

2.2 sedaDNA 组成变化

sedaDNA 样品共鉴定出 204 个特异植物类群,分属 42 科 106 属 56 种,包括 104 个木本植物类群,79 个陆生草本植物类群,17 个水生/湿生草本植物类群和 4 个蕨类植物类群。木本植物 sedaDNA 主要包括杨柳科(Salicaceae)、壳斗科(Fagaceae)、五加科(Araliaceae)、桑科(Moraceae)、蔷薇科(Rosaceae)、桉木属(*Alnus*)、醉鱼草属(*Buddleja*)、漆树科(Anacardiaceae)、冬青属(*Ilex*)、紫葳科(Bignoniaceae)、杜鹃花属(*Rhododendron*)等;陆生草本植物含量较高的有车前属(*Plantago*)、菊科(Asteraceae)、紫草科(Boraginaceae)、毒芹(*Cicuta virosa*)、苍耳(*Xanthium strumarium*)、玄参科(Scrophulariaceae)、狗面花属(*Mimulus*)等;水生植物主要包括金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*)、眼子菜属(*Potamogeton*)、尖叶眼子菜(*P. oxyphyllus*)和篦齿眼子菜(*P. pectinatus*)。根据 CONISS 聚类分析结果,sedaDNA 中陆生植物类群组合可划分为 3 个组合带(图 4):

I 带(1601—1863 年),木本植物中,冬青属、蔷薇科、紫葳科、杜鹃花属植物的读数百分比增加趋势明显,杨柳科植物有小幅度的增加。五加科和壳斗科植物读数百分比大幅下降,但检出率较稳定。桑科植物的含量和检出率也较稳定。草本植物中,车前属和紫草科植物读数百分比和检出率增加趋势明显,菊科植物的读数百分比明显下降;

II a 带(1901—1972 年),木本植物中,杨柳科、壳斗科、醉鱼草属和忍冬属植物百分比总体呈上升趋势,且检出率均较高。冬青属和紫葳科植物百分比总体呈下降趋势。草本植物中,毒芹、玄参科植物读数百分比均明显增加,车前属植物百分比下降,菊科和狗面花属植物百分比比较稳定且比上一阶段高;

II b 带(1983—2018 年),木本植物中,杨柳科植物读数百分比呈现先降后升的变化过程,总体比前两个阶段高。冬青属植物在 1994 年开始被检测出,随呈现先升后降的过程。五加科和壳斗科植物读数百分比总体呈现下降趋势。蔷薇科植物百分比含量较稳定,但较上一阶段明显增加。各草本植物的读数百分比均波动明显,车前属较上一阶段稍有增加,而紫草科略有下降。

经济作物的读数百分比变化明显,总体呈现先上升后下降的趋势(图 5)。1723 年之前,葡萄科(Vitaceae)的占比较多,其次是李属(*Prunus*)和花椒属(*Zanthoxylum*)植物。1805—1940 年,检出的经济作物主要包括豆科(Fabaceae)、柿属(*Diospyros*)、李属、葡萄科等植物。1947 年之后,桑属(*Morus*)的含量明显增加,并且出现了杨梅属(*Morella*)、山茶科(Theaceae)。1983 年蔷薇属(*Rosa*)植物的读数百分比迅速增加,而稻属(*Oryza*)和桑属植物在 1994 年的读数百分比达到最大值。

经济作物的 PCR 阳性数的总体变化趋势与读数百分比的相似,但峰值出现的年代有所不同(图 5)。1601—1901 年,PCR 阳性数较高的包括蔷薇属、葡萄科、豆科、李属、花椒属等植物。1931—1994 年经济作物的检出种类增加,并在 1994 年检出次数达到峰值,且蔷薇属的检出次数在此期间有所增加。2000 年至今,经济作物检出次数总体较上一阶段有所减少。

2.3 植物多样性变化

基于陆生植物孢粉类群计算的多样性结果显示,在 1582—1900 年间,N0、N1、N2 及均匀度均呈上升趋势



<http://www.ecologica.cn>

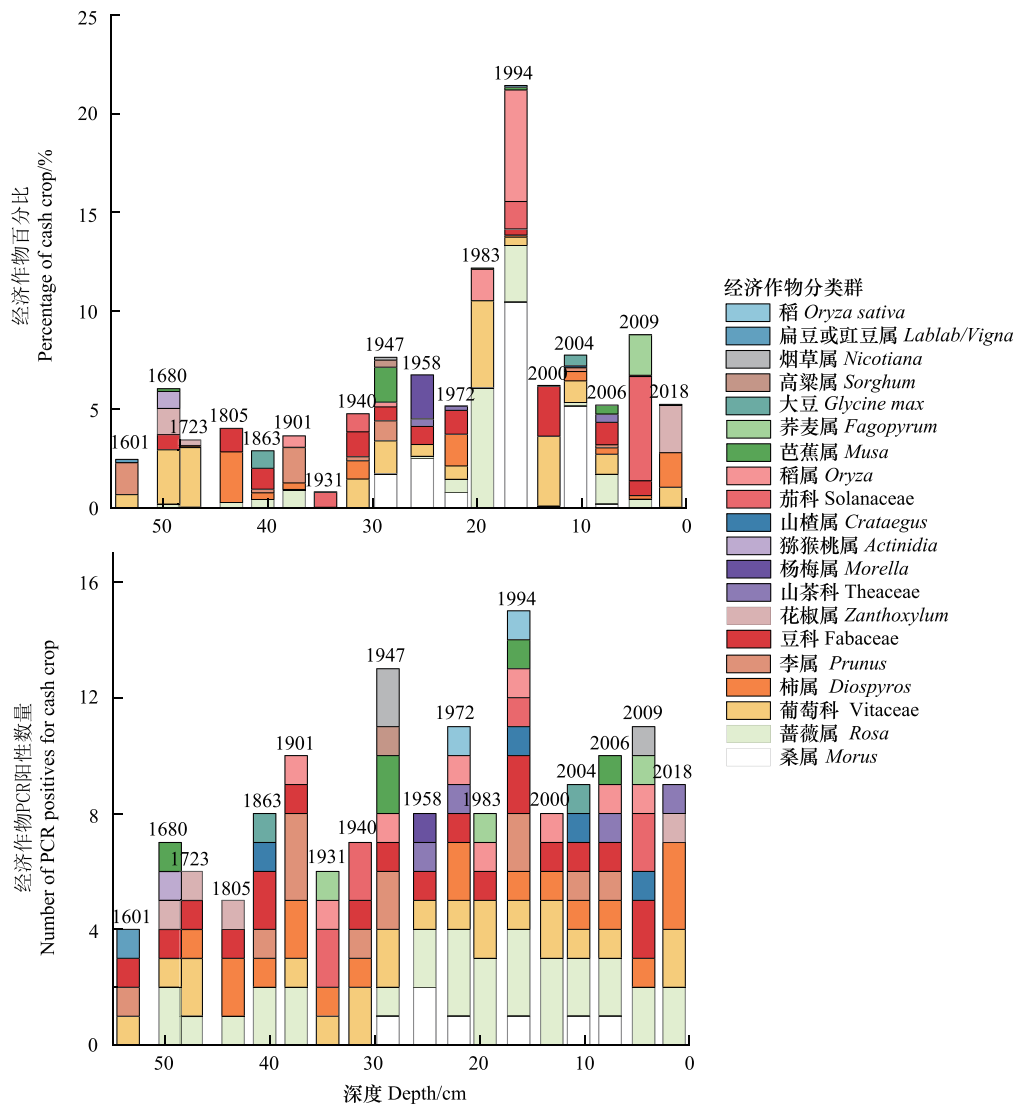


图5 EH22s 钻孔 *sedaDNA* 揭示的主要经济作物类群读数百分比与 PCR 阳性数量

Fig.5 The percentage of reads and number of PCR positives for cash crop revealed by *sedaDNA* in core EH22s

数据标签为每个样品对应的沉积年代

往往作为人类活动指示种被应用于从地层花粉记录中区分人类活动信号,苍耳是常见的田间杂草,禾本科则多与种植活动有关^[40]。同时,孢粉组合中铁杉属植物比例达7%(图3),这与铁杉属分布于洱海西侧苍山中山地带一致,而 *sedaDNA* 结果中并未检出铁杉属植物信号,这进一步说明了两者的来源范围存在差异。因此,本研究认为洱海孢粉记录主要反映区域植被组成,包括但不限于洱海湖周植被、苍山植被垂直分布信息以及区域尺度植被组成信号,而 *sedaDNA* 则主要记录了湖周低地或流域内的植物组成信息。

EH22s 钻孔中孢粉和 *sedaDNA* 对于植物多样性的代表性同样存在差异。孢粉因其产量大、保存完好、现代过程研究详尽等优势,在第四纪植被演变研究中具有特殊的地位,也常被用作研究过去植物多样性的变化^[15,35,41,42]。洱海钻孔中,孢粉揭示的植物类群数量为88个,主要优势植物类群能够反映区域主要植物群落类型。针对孢粉与现代植被关系研究表明,孢粉多样性可以作为植物多样性的有效指示,尤其是孢粉丰富度和均匀度与现代植被间存在较好的对应关系^[14,15]。因此,本文认为洱海孢粉多样性代表了区域植被组成多样性。本研究结果显示,EH22s 钻孔 *sedaDNA* 共检出204个植物类群,远高于孢粉鉴定出的分类群数量,说明了 *sedaDNA* 揭示的物种信息更丰富、鉴定分辨率更高,在研究过去植物多样性中具有较大的潜力^[16,18]。洱海

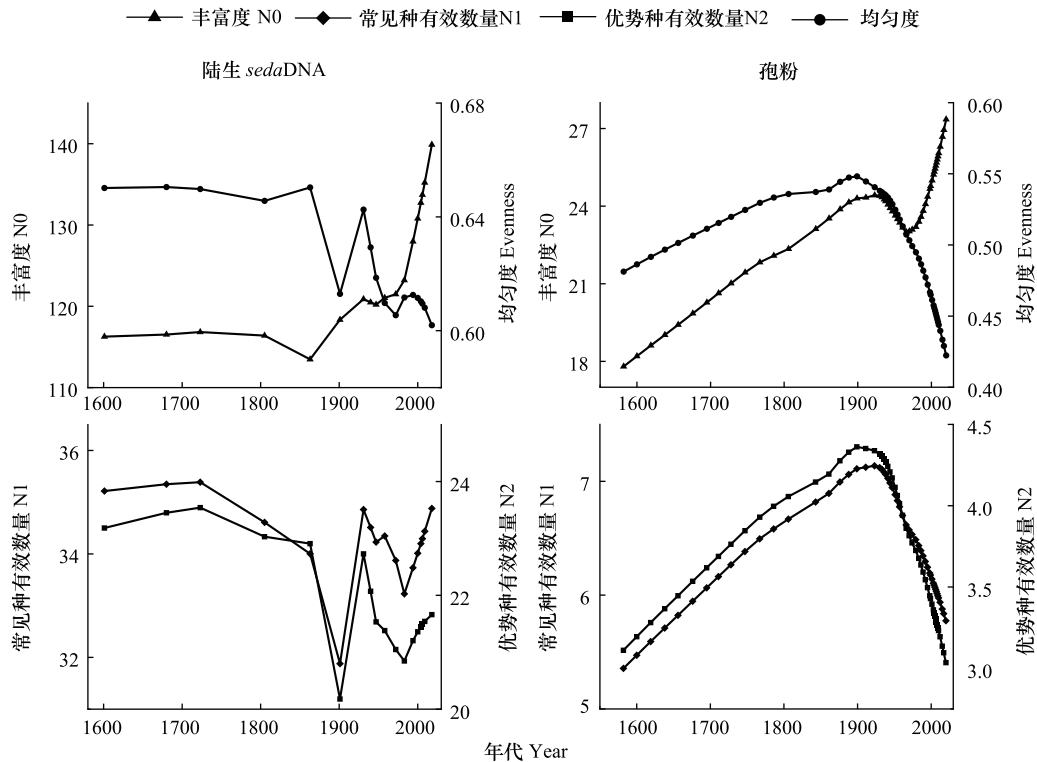


图6 EH22s 钻孔陆生花粉和 *sedaDNA* 的植物类群多样性

Fig.6 Taxonomic diversity of terrestrial pollen and *sedaDNA* assemblages in core EH22s

N0: 丰富度 Richness; N1: 常见种有效数量 Effective quantity of common species; N2: 优势种有效数量 Effective quantity of dominant species

沉积物 *sedaDNA* 信号中共记录了 183 个陆生植物序列,并且陆生植物序列中以壳斗科、蔷薇科以及陆生草本植物为主,反映了湖周低地的植物组成信息。但是,*sedaDNA* 同样存在不足之处^[22]。例如,*sedaDNA* 揭示的植物信号为局地尺度,无法反映更大范围内的植物多样性,*sedaDNA* 的产率和传播过程影响因素较为复杂,导致其揭示的多样性与实际植物多样性间存在一定的偏离^[38]。EH22s 钻孔中 *sedaDNA* 中仅有 38 个植物类群与鉴定的孢粉类群相重叠,进一步说明了 *sedaDNA* 无法反映区域尺度植物多样性的状态。据此,孢粉分析虽然存在分辨率不高的问题,但是孢粉多样性对于区域植被的代表性更好,可以揭示由于人类活动等导致的大范围的区域植被格局变化,相对而言,*sedaDNA* 结果主要反映湖泊周边的植物多样性变化。因此,洱海沉积物孢粉多样性和 *sedaDNA* 揭示的植物多样性互为补充,可以较全面地揭示洱海地区古植被组成和植物多样性演变历史。

3.2 过去 400 年洱海地区植被组成演变过程

EH22s 钻孔孢粉记录揭示了洱海地区植被在过去 400 余年间较为稳定的状态,但仍存在一定的波动(图 3)。针叶植物类群中,松属植物花粉含量在 1900 年前逐渐降低而后呈现逐渐增加的趋势,而铁杉属植物花粉则呈现出总体减少趋势。在洱海钻孔中,松属花粉和常绿阔叶类植物花粉如常绿栎、栲属和栎属等的比例较高,这与地带性植被基带一致,即洱海地区 1900—2500 m 主要是以常绿阔叶林和云南松林为主。但松属植物花粉往往具有很强的传播扩散能力,使其存在明显的垂向迁移散布^[43]。根据滇西北山地表土花粉研究^[43—45],松属花粉含量的高低不能作为判断当时植被类型是否为松林的标准,但洱海孢粉记录中高比例的松属花粉至少指示了松林在流域内的存在,并且松属花粉含量的变化可能反映了区域内松林分布面积的变化,即区域内松属植物类群在 1900 年前后的分布面积由降低转为扩张。铁杉属植物喜温凉潮湿环境,在云南地区常分布于亚热带山地湿性温带常绿阔叶林之上,多与针、阔叶树混交,海拔范围为 2400—3400 m^[24,26]。

EH22s 钻孔中铁杉属花粉自—1960 年以来的长期下降趋势反映了铁杉林分布面积的减少或分布海拔的升高,可能与该时段气温显著上升、夏季风减弱导致的干旱有关(图 7)。

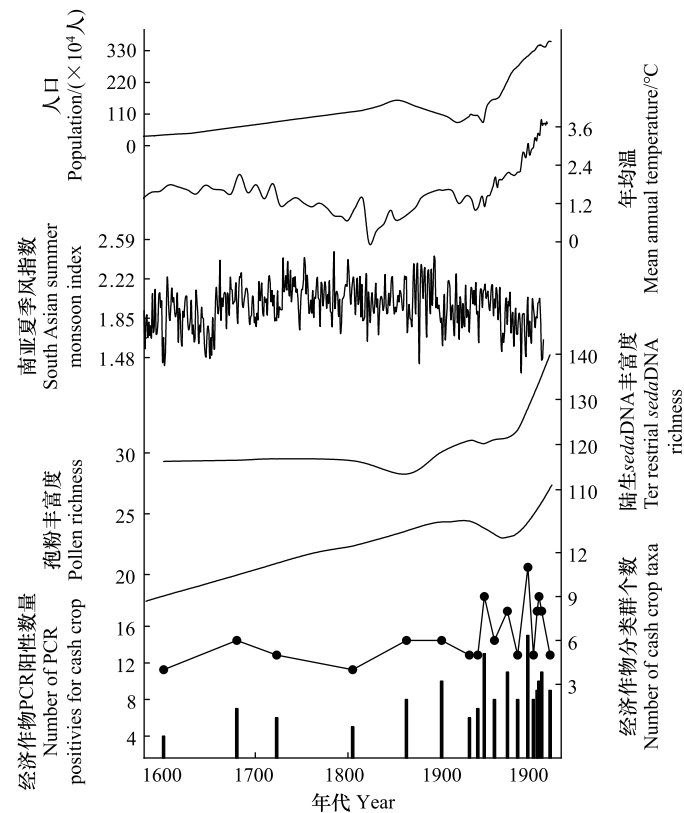


图 7 EH22s 钻孔沉积物孢粉和 *sedaDNA* 记录与地区人口及气候指标对比:洱海地区人口^[46—52],基于云南天才湖沉积物甘油二烷基甘油四醚重建的年均温^[10],基于树轮重建的南亚季风指数^[53],基于 *sedaDNA* 的陆生植物丰富度,基于孢粉的陆生植物丰富度,经济作物分类群个数,经济作物 PCR 阳性数量

Fig.7 Comparisons of pollen and *sedaDNA* records from core EH22s with regional population and climatic variables: population of the Erhai region^[46—52], mean annual temperature based on the reconstruction of sedimentary glycerol dialkylglycerol tetraether from Genius Lake, Yunnan^[10], South Asian monsoon index reconstructed from tree rings^[53], terrestrial plant richness estimated from *sedaDNA* record, terrestrial plant richness estimated from pollen record, number of cash crop taxa identified from *sedaDNA* record, the number of PCR positives for cash crop from *sedaDNA* record

与此同时,孢粉和 *sedaDNA* 记录还显示了过去 400 多年人类活动对洱海地区植被的影响。在亚热带地区受到人类干扰后的森林中,松属和桉木属植物常作为先锋属种以及次生林代表成分出现^[54]。1850—1950 年间,中国社会先后经历了晚清动荡时期、民国动乱时期、抗日战争和内战阶段,该时期西南地区依然以粗放型种植业为主,战争资源和粮食需求必然引起森林砍伐等活动。AP/NAP 在该时段表现为总体逐渐下降的趋势,反映了该时期人类活动造成的森林破坏。此外,桉木属植物花粉在 1950 年以前呈增加趋势,尤其是 1850—1950 年间达到剖面最高值(图 3),该阶段桉木属植物的 *sedaDNA* 读数百分比也呈现上升趋势(图 4),指示了洱海地区原生植被遭到破坏后次生植被的形成。华山松和云南松是苍山洱海的优质木材,是当地重要的采伐对象。松属花粉百分含量相对下降(图 3),指示了该时期对松木的砍伐增强。壳斗科植物多为亚热带阔叶林自然的优势植物,胡桃属植物则是典型的经济类落叶乔木,在西南地区有长期的种植栽培历史,其果、皮、茎等组织均具有重要的生产生活价值。1950—1990 年间,胡桃属花粉增加而壳斗科植物的 *sedaDNA* 读数百分比下降(图 3、图 4),说明了区域经济林面积显著扩张而自然植被成分减少。该阶段蔷薇属、山茶科、桑属、葡萄科、柿属、李属、杨梅属等经济作物植物的 *sedaDNA* 检出次数总体呈上升趋势(图 5),与区域经济政

策,如大理州扶持花卉、茶叶产业等^[55,56]相符。此外,该时期 Po/H 呈现上升趋势(图 3),并且 *sedaDNA* 中稻属的比例出现峰值,指示了新中国成立后人口的增长以及农业的发展。1990 年后尤其是 2005 年以来,桉木属植物花粉含量降低,应与大理州苍山洱海保护区的设立及建设有关,区域植被保护成效开始凸显。2000 年以来,随着流域耕地面积减少以及区域实施“退耕还林”等生态保护计划的实施,以及大理市经济结构不断调整,洱海地区生态保护和恢复成效开始显现,自然植被开始缓慢恢复,表现为草本植物含量减少而木本植物含量增加,以及 Po/H 和 *sedaDNA* 中经济作物检出次数的下降(图 3、图 4)。

总体而言,孢粉记录揭示了过去 400 多年洱海地区植被的演变过程受到气候变化和人类活动的共同影响,并且两者的影响均在 1960 年之后更为显著,而 *sedaDNA* 记录的湖周或流域内植被演变主要受人类活动的影响。洱海地区社会经济在过去几十年得到快速发展,发展初期对自然资源具有强烈的依赖性。尽管如此,区域植被却表现为较好的稳定性(图 3),这似乎与通常的认知有所出入。已有研究基于洱海沉积物孢粉记录揭示了该地区农业的广泛发展可追溯至距今约 2000 年^[8]。农业扩张时期引发了持续增强的地表侵蚀,直到距今约 800 年前形成了一个“稳定”的侵蚀景观状态,并且景观韧性在距今 200—300 年达到了最大值^[57]。由此推测,随着新的生态—社会系统相互作用关系的建立,洱海区域植被很可能在数百年前已经进入到了与早期农业发展时期截然不同的新的“稳定”状态并持续至今。在新的“稳定”状态下,植被相较于转变期具有更强的生态韧性,即表现出更稳定的植被组成动态变化。近 20 年来,对洱海周围植被的保护已见成效,但于此同时,全球气候变化对植物的影响仍持续增强,特别是近年来极端气候频发,因此洱海地区相对稳定的植被状态仍可能被打破。

3.3 植物多样性变化对长期环境变化及人类干扰的响应

气候变化对植物丰富度、分布格局、种间关系、物候、光合作用等会产生深刻影响,并可通过影响植物的定植和竞争关系对植物多样性产生影响。滇西北气候重建结果显示,在过去 400 年间,西南地区气候变化主要趋势是小冰期的寒冷气候和 19 世纪中叶以来的升温过程^[10],同时西南季风强度略微增加^[53](图 7)。然而,洱海区域或湖周植物多样性均未显示与气候变化有明显的一致性 or 同步性(图 6),这与西南地区其他钻孔记录的小冰期孢粉丰富度降低并不一致^[35]。虽然在现代变暖过程中植被和植物多样性均表现出了较大变幅,但这可能主要由人类活动干扰增强所致。

过去 400 余年间先后经历了清朝、民国和新中国不同的社会阶段,西南地区人口数量和生产生活方式均发生了明显变化^[5,6,8]。人类活动干扰,包括木材砍伐、毁林开荒、选择性培育等行为,均可能会引起原始植被的破坏以及次生和农业植被景观的形成,从而增加区域植物多样性^[58–60]。因此,本研究认为 EH22s 钻孔孢粉记录反映的区域植物多样性总体持续上升与持续增强的人类活动有密切关系。然而,*sedaDNA* 揭示了 1600—1850 A.D. 期间洱海湖周或流域内植物多样性十分稳定(图 6),原因可能在于孢粉和 *sedaDNA* 反映的空间尺度不同。洱海周围早在距今约 4000 年就已经成为人口中心^[61],湖周斑块化景观可能早已形成并且在 1600—1850 A.D. 期间没有出现景观多样性的显著变化,因此从 *sedaDNA* 记录中反映出较为稳定的植物丰富度和均匀度。在近代,中国经历了前所未有的社会动荡和生产方式变革,云南地区人口出现了明显的波动^[62,63],造成了区域及湖周植物多样性的剧烈波动(图 6)。1950 年以来,洱海地区社会稳定、人口激增^[47],农业和多种经济产业得到了较快发展,区域和湖周植物丰富度均快速增加,于此同时,区域和湖周的植物均匀度均呈现总体下降的趋势(图 6)。*sedaDNA* 记录中经济作物的检出率和数量在 1950 年以来明显高于前一阶段,指示了洱海周围经济作物种植面积扩张。与丰富度总体升高的变化趋势相反,均匀度自 1950 年以来表现为总体下降的趋势,这一现象涉及两种可能机制:一是增加的植物类群的优势度保持较低水平,从而造成植物类群间优势度的分化更明显;二是由于经济作物的大面积种植显著增加了这些植物类群的优势度,导致均匀度的下降。由此可见,尽管植被组成在过去 400 多年表现为相对稳定的状态,但植物多样性出现了显著变化。因此,对洱海地区植被的保护需特别关注植物多样性的变化。

4 结论

本研究通过对洱海 56 cm 长钻孔 EH22s 进行沉积物孢粉和 *sedaDNA* 分析,重建了过去 400 年洱海流域及湖周/流域内植被组成和植物多样性变化过程。孢粉记录反映的区域植被自小冰期以来维持相对稳定的状态,但气候变化和人类活动对植被组成产生了一定的影响,主要体现在铁杉、松、桉木以及禾本科植物的变化。*sedaDNA* 指示的湖周或流域内植被变化受人类活动的强烈影响,总体以自然植被成分减少、人为干扰植被成分增加为特征。与相对稳定的植被组成不同,孢粉和 *sedaDNA* 反映出过去 400 多年间区域及湖周/流域内明显的植物多样性变化,并且其变化过程与人类活动的方式和强度密切相关。然而,孢粉与 *sedaDNA* 指示的多样性变化过程差异明显,其主要原因在于所反映的空间尺度不同。基于本研究的结果本文认为,洱海沉积物孢粉和 *sedaDNA* 记录在揭示历史时期植被组成和植物多样性方面可以相互补充,进而更全面地评估过去植被的动态变化并理解其变化机制。相较于植被组成,洱海地区人类活动和气候变化对植物多样性的影响更为明显,因此对该地区的植被保护需特别关注植物多样性的变化。

参考文献 (References):

- [1] Hong P B, Schmid B, De Laender F, Eisenhauer N, Zhang X W, Chen H Z, Craven D, De Boeck H J, Hautier Y, Petchey O L, Reich P B, Steudel B, Striabel M, Thakur M P, Wang S P. Biodiversity promotes ecosystem functioning despite environmental change. *Ecology Letters*, 2022, 25(2): 555-569.
- [2] Mahecha M D, Bastos A, Bohn F J, Eisenhauer N, Feilhauer H, Hickler T, Kalesse-Los H, Migliavacca M, Otto F E L, Peng J, Sippel S, Tegen I, Weigelt A, Wendisch M, Wirth C, Al-Halbouni D, Deneke H, Doktor D, Dunker S, Duveiller G, Ehrlich A, Foth A, García-García A, Guerra C A, Guimarães-Steinicke C, Hartmann H, Henning S, Herrmann H, Hu P, Ji C, Kattenborn T, Kolleck N, Kretschmer M, Kühn I, Luttkus M L, Maahn M, Mönks M, Mora K, Pöhlker M, Reichstein M, Rüger N, Sánchez-Parra B, Schäfer M, Stratmann F, Tesche M, Wehner B, Wieneke S, Winkler A J, Wolf S, Zaehle S, Zscheischler J, Quaas J. Biodiversity and climate extremes: known interactions and research gaps. *Earth's Future*, 2024, 12(6): e2023EF003963.
- [3] Zheng Z, Ma T, Roberts P, Li Z, Yue Y F, Peng H H, Huang K Y, Han Z Y, Wan Q C, Zhang Y Z, Zhang X, Zheng Y W, Satio Y. Anthropogenic impacts on Late Holocene land-cover change and floristic biodiversity loss in tropical southeastern Asia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, 118(40): e2022210118.
- [4] Pereira H M, Martins I S, Rosa I M D, Kim H, Leadley P, Popp A, van Vuuren D P, Hurtt G, Quoss L, Armeth A, Baisero D, Bakkenes M, Chaplin-Kramer R, Chini L, Di Marco M, Ferrier S, Fujimori S, Guerra C A, Harfoot M, Harwood T D, Hasegawa T, Haverd V, Havlik P, Hellweg S, Hilbers J P, Hill S L L, Hirata A, Hoskins A J, Humpenöder F, Janse J H, Jetz W, Johnson J A, Krause A, Leclère D, Matsui T, Meijer J R, Merow C, Obersteiner M, Ohashi H, De Palma A, Poulter B, Purvis A, Quesada B, Rondinini C, Schipper A M, Settele J, Sharp R, Stehfest E, Strassburg B B N, Takahashi K, Talluto L, Thuiller W, Titeux N, Visconti P, Ware C, Wolf F, Alkemade R. Global trends and scenarios for terrestrial biodiversity and ecosystem services from 1900 to 2050. *Science*, 2024, 384(6694): 458-465.
- [5] Elvin M. The impact of clearance and irrigation on the environment in the Lake Erhai catchment from the ninth to the nineteenth century. *East Asian History*, 2002(23): 1-60.
- [6] Hillman A L, Abbott M B, Yu J Q, Bain D J, Chiou-Peng T. Environmental legacy of copper metallurgy and Mongol silver smelting recorded in Yunnan Lake sediments. *Environmental Science & Technology*, 2015, 49(6): 3349-3357.
- [7] Dal Martello R. The origins of multi-cropping agriculture in southwestern China: archaeobotanical insights from third to first millennium B.C. Yunnan. *Asian Archaeology*, 2022, 6(1): 65-85.
- [8] Shen J, Jones R T, Yang X D, Dearing J A, Wang S M. The Holocene vegetation history of Lake Erhai, Yunnan province southwestern China: the role of climate and human forcings. *The Holocene*, 2006, 16(2): 265-276.
- [9] Lin D R, Zhang E L, Liu E F, Sun W W, Wang R, Meng X Q, Ni Z Y, Wang Y, You Y. Human impacts overwhelmed climate as the dominant factor controlling lacustrine organic matter accumulation in Erhai Lake 2000 years ago, Southwest China. *Science of The Total Environment*, 2024, 946: 174182.
- [10] Feng X P, Zhao C, D'Andrea W J, Hou J Z, Yang X D, Xiao X Y, Shen J, Duan Y W, Chen F H. Evidence for a relatively warm mid-to late Holocene on the southeastern Tibetan Plateau. *Geophysical Research Letters*, 2022, 49(15): e2022GL098740.
- [11] 高小雪, 韩瑞辰, 范虎童, 王永波, 赵艳, 沈吉, 刘兴起, 汪勇. 云南北海湿地沉积物记录的未来 2050 年气候演化及对区域人类文明的影响. *地理科学*, 2024, 44(1): 1-10.

- 影响. 沉积学报, 2020, 38(5): 1016-1025.
- [12] 梁亚群. 明清时期洱海地区的农业发展与村落社会管理——以村落规约为中心. 农业考古, 2018(6): 98-106.
- [13] Birks H J B, Berglund B E. One hundred years of Quaternary pollen analysis 1916—2016. *Vegetation History and Archaeobotany*, 2018, 27(2): 271-309.
- [14] Liao M N, Jin Y L, Li K, Liu L N, Wang N N, Ni J, Cao X Y. Modern pollen-plant diversity relationship in open landscapes of Tibetan Plateau. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2024, 641: 112131.
- [15] Felde V A, Peglar S M, Bjune A E, Grytnes J A, Birks H J B. Modern pollen-plant richness and diversity relationships exist along a vegetational gradient in southern Norway. *The Holocene*, 2016, 26(2): 163-175.
- [16] Alsos I G, Boussange V, Rijal D P, Beaulieu M, Brown A G, Herzschuh U, Svenning J C, Pellissier L. Using ancient sedimentary DNA to forecast ecosystem trajectories under climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2024, 379(1902): 20230017.
- [17] Capo E, Giguet-Covex C, Rouillard A, Nota K, Heintzman P D, Vuillemin A, Ariztegui D, Arnaud F, Belle S, Bertilsson S, Bigler C, Bindler R, Brown A G, Clarke C L, Crump S E, Debroas D, Englund G, Ficetola G F, Garner R E, Gauthier J, Gregory-Eaves I, Heinecke L, Herzschuh U, Ibrahim A, Kisand V, Kjær K H, Lammers Y, Littlefair J, Messenger E, Monchamp M E, Olajos F, Orsi W, Pedersen M W, Rijal D P, Rydberg J, Spanbauer T, Stoof-Leichsenring K R, Taberlet P, Talas L, Thomas C, Walsh D A, Wang Y C, Willerslev E, van Woerkom A, Zimmermann H H, Coolen M J L, Epp L S, Domaizon I, Alsos I G, Parducci L. Lake sedimentary DNA research on past terrestrial and aquatic biodiversity: overview and recommendations. *Quaternary*, 2021, 4(1): 6.
- [18] Parducci L, Bennett K D, Ficetola G F, Alsos I G, Suyama Y, Wood J R, Pedersen M W. Ancient plant DNA in lake sediments. *New Phytologist*, 2017, 214(3): 924-942.
- [19] Clarke C L, Edwards M E, Brown A G, Gielly L, Lammers Y, Heintzman P D, Ancin-Murguzur F J, Bräthen K A, Goslar T, Alsos I G. Holocene floristic diversity and richness in northeast Norway revealed by sedimentary ancient DNA (sedaDNA) and pollen. *Boreas*, 2019, 48(2): 299-316.
- [20] Giguet-Covex C, Pansu J, Arnaud F, Rey P J, Griggo C, Gielly L, Domaizon I, Coissac E, David F, Choler P, Poulenard J, Taberlet P. Long livestock farming history and human landscape shaping revealed by lake sediment DNA. *Nature Communications*, 2014, 5: 3211.
- [21] Pansu J, Giguet-Covex C, Ficetola G F, Gielly L, Boyer F, Zinger L, Arnaud F, Poulenard J, Taberlet P, Choler P. Reconstructing long-term human impacts on plant communities: an ecological approach based on lake sediment DNA. *Molecular Ecology*, 2015, 24(7): 1485-1498.
- [22] Birks H J B, Birks H H. How have studies of ancient DNA from sediments contributed to the reconstruction of Quaternary floras? *New Phytologist*, 2015, 209(2): 499-506.
- [23] Alsos I G, Lammers Y, Yoccoz N G, Jørgensen T, Sjögren P, Gielly L, Edwards M E. Plant DNA metabarcoding of lake sediments: How does it represent the contemporary vegetation. *PLoS One*, 2018, 13(4): e0195403.
- [24] 《云南植被》编写组. 云南植被. 北京: 科学出版社, 1987.
- [25] 王苏民, 窦鸿身. 中国湖泊志. 北京: 科学出版社, 1998.
- [26] 张新时. 1: 1000000 中国植被图集. 北京: 地质出版社, 2007.
- [27] Li K, Liu E F, Zhang E L, Li Y L, Shen J, Liu X Q. Historical variations of atmospheric trace metal pollution in Southwest China: Reconstruction from a 150-year lacustrine sediment record in the Erhai Lake. *Journal of Geochemical Exploration*, 2017, 172: 62-70.
- [28] Bruel R, Sabatier P. Serac: an R package for Shortlived RADionuclide chronology of recent sediment cores. *Journal of Environmental Radioactivity*, 2020, 225: 106449.
- [29] Blaauw M, Christen J A. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Analysis*, 2011, 6(3): 457-474.
- [30] 贾宝岩, 肖霞云, 迟长婷. 云南洱海炭屑记录揭示的近千年来古火演化历史. *第四纪研究*, 2024, 44(1): 158-173.
- [31] Taberlet P, Coissac E, Pompanon F, Gielly L, Miquel C, Valentini A, Vermat T, Corthier G, Brochmann C, Willerslev E. Power and limitations of the chloroplast trnL (UAA) intron for plant DNA barcoding. *Nucleic Acids Research*, 2007, 35(3): e14.
- [32] Boyer F, Mercier C, Bonin A, Le Bras Y, Taberlet P, Coissac E. Obitools: a unix-inspired software package for DNA metabarcoding. *Molecular Ecology Resources*, 2016, 16(1): 176-182.
- [33] Grimm E C. Tilia Software (Version 2.0.4). 1991. <http://www.tilia.com/>
- [34] Hsieh T C, Ma K H, Chao A. iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. R Package Version 3.0.0., 2020. http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/
- [35] Li K, Liao M N, Ni J, Liu X Q, Wang Y B. Treeline composition and biodiversity change on the southeastern Tibetan Plateau during the past millennium, inferred from a high-resolution alpine pollen record. *Quaternary Science Reviews*, 2019, 206: 44-55.

- [36] Rijal D P, Heintzman P D, Lammers Y, Yoccoz N G, Lorberau K E, Pitelkova I, Goslar T, Murguzur F J A, Salonen J S, Helmens K F, Bakke J, Edwards M E, Alm T, Bräthen K A, Brown A G, Alsos I G. Sedimentary ancient DNA shows terrestrial plant richness continuously increased over the Holocene in northern Fennoscandia. *Science Advances*, 2021, 7(31): eabf9557.
- [37] van Vugt L, Garcés-Pastor S, Gobet E, Brechbühl S, Knetge A, Lammers Y, Stengele K, Alsos I G, Tinner W, Schwörer C. Pollen, macrofossils and sedaDNA reveal climate and land use impacts on Holocene mountain vegetation of the Lepontine Alps, Italy. *Quaternary Science Reviews*, 2022, 296: 107749.
- [38] 吴铠, 李凯, 贾伟瀚, 廖梦娜, 倪健. 湖泊沉积植物古 DNA 的现代过程. *植物生态学报*, 2022, 46(7): 735-752.
- [39] Xu Q H, Cao X Y, Tian F, Zhang S R, Li Y C, Li M Y, Li J, Liu Y L, Liang J. Relative pollen productivities of typical steppe species in northern China and their potential in past vegetation reconstruction. *Science China Earth Sciences*, 2014, 57(6): 1254-1266.
- [40] 李宜垠, 崔海亭, 周力平. 人类活动的孢粉指示体. *科学通报*, 2008, 53(9): 991-1002.
- [41] Birks H J B, Felde V A, Bjune A E, Grytnes J A, Seppä H, Giesecke T. Does pollen-assemblage richness reflect floristic richness? A review of recent developments and future challenges. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2016, 228: 1-25.
- [42] Liu Y, Xiao L, Cheng Z J, Liu X Q, Dai J Q, Zhao X S, Chen J, Li M T, Chen Z Y, Sun Q L. Anthropogenic impacts on vegetation and biodiversity of the Lower Yangtze region during the mid-Holocene. *Quaternary Science Reviews*, 2023, 299: 107881.
- [43] Xiao X Y, Shen J, Wang S M. Spatial variation of modern pollen from surface lake sediments in Yunnan and southwestern Sichuan Province, China. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2011, 165(3/4): 224-234.
- [44] 肖霞云, 童松梅, 沈吉, 王苏民, 羊向东, 童国榜. 云南省玉龙雪山表土花粉垂直散布与植被关系研究. *第四纪研究*, 2009, 29(1): 80-88.
- [45] 李永飞, 贺杰, 李春海, 许斌, 谢贤健. 云南丽江老君山表土花粉与植被关系的研究. *微体古生物学报*, 2018, 35(1): 51-64.
- [46] 马诚. 古往今来大理人口知多少. *大理文化*, 2011, (8): 96-99.
- [47] 大理白族自治州地方志编纂委员会. 大理白族自治州志-卷一. 昆明: 云南人民出版社, 1998.
- [48] 大理统计年鉴编纂委员会. 大理统计年鉴—2016. 云南: 大理白族自治州统计局, 2016.
- [49] 大理统计年鉴编纂委员会. 大理统计年鉴—2017. 云南: 大理白族自治州统计局, 2017.
- [50] 大理统计年鉴编纂委员会. 大理统计年鉴—2018. 云南: 大理白族自治州统计局, 2018.
- [51] 大理统计年鉴编纂委员会. 大理统计年鉴—2019. 云南: 大理白族自治州统计局, 2019.
- [52] 大理统计年鉴编纂委员会. 大理统计年鉴—2020. 云南: 大理白族自治州统计局, 2020.
- [53] Shi F, Li J P, Wilson R J S. A tree-ring reconstruction of the South Asian summer monsoon index over the past millennium. *Scientific Reports*, 2014, 4: 6739.
- [54] Huang K Y, Zheng Z, Liao W B, Cao L L, Zheng Y W, Zhang H, Zhu G Q, Zhang Z, Cheddadi R. Reconstructing late Holocene vegetation and fire histories in monsoonal region of southeastern China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2014, 393: 102-110.
- [55] 李跃兴. 大理花卉产业蓬勃发展. *中国花卉园艺*, 2016(3): 14-18.
- [56] 陈青, 张茂云, 段杰株, 黄树增. 大理特色花卉产业“十一五”发展成效显著. *云南科技管理*, 2011, 24(3): 92-93.
- [57] Dearing J A, Jones R T, Shen J, Yang X, Boyle J F, Foster G C, Crook D S, Elvin M J D. Using multiple archives to understand past and present climate-human-environment interactions: the lake Erhai catchment, Yunnan Province, China. *Journal of Paleolimnology*, 2008, 40(1): 3-31.
- [58] Cheng Z J, Weng C Y, Steinke S, Mohtadi M. Anthropogenic modification of vegetated landscapes in Southern China from 6, 000 years ago. *Nature Geoscience*, 2018, 11(12): 939-943.
- [59] Pavlik B M, Louderback L A, Vernon K B, Yaworsky P M, Wilson C, Clifford A, Coddling B F. Plant species richness at archaeological sites suggests ecological legacy of Indigenous subsistence on the Colorado Plateau. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, 118(21): e2025047118.
- [60] Wang H Y, Jin Y L, Li K, Liao M N, Liu Y, Ma C M, Ye W, Zhang Y, Luo Y K, Ni J. Holocene Neolithic human activity shaped ecosystem functions through the altering of vegetation traits in Zhejiang, Eastern China. *Quaternary Science Reviews*, 2024, 335: 108762.
- [61] 阚勇. 云南宾川白羊村遗址. *考古学报*, 1981(3): 349-368, 417-422.
- [62] 吴晓亮, 丁琼. 明清洱海区域人口研究. *思想战线*, 2014, 40(4): 1-12.
- [63] 吴晓亮. 洱海区域古代城市体系研究(公元前3世纪—公元19世纪末) [D]. 云南: 云南大学, 2002.