青藏高原中部兹格塘错沉积物中厌氧光合细菌叶绿素的发现及意义

李华勇^{1,2}, 张虎才^{1*}, 常凤琴^{1†}, 郑茜^{3‡}, 张文翔¹, 雷国良⁴, 类延斌⁵,
蒲阳⁶, 季峻峰⁷

1. 云南师范大学旅游与地理科学学院, 高原湖泊生态与全球变化重点实验室, 高原地理过程与环境云南省重点实验室, 昆明 650500;
2. 安阳师范学院资源环境与旅游学院, 安阳 455000;
3. 华中师范大学城市与环境科学学院, 武汉 430079;
4. 福建师范大学福建省湿润亚热带山地生态重点实验室省部共建国家重点实验室培育基地, 福州 350007;
5. 中国科学院青藏高原研究所青藏高原环境变化与地表过程重点实验室, 北京 100085;
6. 南京信息工程大学遥感学院, 南京 210044;
7. 南京大学地球科学系, 南京大学表生地球化学研究所, 南京 210093

* 通讯作者, E-mail: zhanghc@niglas.ac.cn

† 通讯作者, E-mail: fqchang@niglas.ac.cn

‡ 同等贡献, E-mail: zhengqian329@gmail.com

收稿日期: 2017-04-21; 接受日期: 2017-08-28; 网络版发表日期: 2017-11-02

中国科学院碳专项项目(编号: XDA05080402)、国家自然科学基金项目(批准号: 41361008)、云南省领军人才项目(编号: 2015HA024)和云南省高端人才引进项目(编号: 2010CI111)资助

摘要 位于青藏高原中部的兹格塘错是中国为数不多的典型半混合型湖泊之一, 其稳定的分层特征使水生生态系统中出现若干相对独立的微生物群落. 兹格塘错表层沉积物中发现的细菌脱镁叶绿素*a*(bacteriopheophytin *a*, Bph-*a*)证实了厌氧光合细菌(anoxigenic phototrophic bacteria, APB)群落的存在. 研究指出, 该细菌群落主要集中分布在永滞层顶部至化跃层底部的狭窄范围内, 形成APB薄层, 是细菌叶绿素*a* (bacteriochlorophyll *a*, Bchl-*a*)的主要生产区域. 厌氧光合细菌死亡后在湖底经变质作用, Bchl-*a*脱镁(Mg^{2+})形成Bph-*a*. APB总生产力高低主要受光照度控制, 因此, 沉积物中Bph-*a*高值对应化跃层变浅的暖期, 低值对应冷期, 而零值则表示湖泊半混合状态消失, 水体完全混合, 对应极端寒冷的气候或湖泊水位大幅降低的时期. 利用沉积物中Bph-*a*含量变化, 可以重建兹格塘错湖泊分层及区域气候变化历史. 在湖泊现代过程、重建气温-湖泊分层-APB生产力-沉积物Bph-*a*含量变化四者关系充分研究的基础上, 具有定量重建古气温的潜力.

关键词 兹格塘错, 青藏高原, 半混合型湖泊, 温跃层, 化跃层, 溶解氧, 厌氧光合细菌

中文引用格式: 李华勇, 张虎才, 常凤琴, 郑茜, 张文翔, 雷国良, 类延斌, 蒲阳, 季峻峰. 2018. 青藏高原中部兹格塘错沉积物中厌氧光合细菌叶绿素的发现及意义. 中国科学: 地球科学, 48: 51–61, doi: 10.1360/N072017-00135

英文引用格式: Li H Y, Zhang H C, Chang F Q, Zheng Q, Zhang W X, Lei G L, Lei Y B, Pu Y, Ji J F. 2018. Discovery of bacteriopheophytin-*a* in lacustrine deposits from Lake Zigetang on the central Tibetan Plateau and its paleoenvironmental significance. Science China Earth Sciences, 60: 2171–2180, doi: 10.1007/s11430-017-9107-9

1 引言

青藏高原是中国湖泊最集中的地区之一(关志华等, 1984; 马荣华等, 2011; 张国庆等, 2014), 其中不少湖泊因尚未受到人类活动影响或干扰较小, 对气候变化响应敏感, 并具有发育良好的年纹层, 成为重建过去气候环境变化的理想载体(李万春, 2001; Chu等, 2011). 青藏高原湖泊对气候变化敏感(张淑萍等, 2012; Lei等, 2013; Song等, 2013; Zhang等, 2011), 是研究现代和过去气候变化的理想区域, 众多地学工作者利用湖泊沉积物中的物理、化学、生物指标, 重建青藏高原不同区域气候演化序列(Immerzeel等, 2010; Kramer等, 2010; 雷国良等, 2011; An等, 2012; Bird等, 2014; 王玉娇等, 2014; Zhu等, 2015; 王欢业等, 2016; 陈钰等, 2016; Li等, 2016). 利用气候代用指标, 尤其是湖泊自生型指标(水生微生物、自生碳酸盐、内源有机质等)准确、定量重建古气候的前提, 必然是对湖泊现代水文、生物地球化学过程有充分的理解(O'sullivan, 1983; 李万春, 2001; 李万春等, 2001; 类延斌, 2009; 王明达等, 2014).

青藏高原咸水湖泊中盐度是导致其中一部分湖泊形成半对流(半混合)湖泊的主要因素(李万春等, 2001; 王明达等, 2014), 因为湖泊分层现象会显著影响湖水溶解氧及营养物质的含量和分布, 进而影响水生生物的分布(Wetzel, 2001; Kalff, 2002; Boehrer和Schultze, 2009), 因此被认为是生物群落结构及生态系统生产力的决定性影响因素之一(MacIntyre等, 1999; Wetzel, 2001; Kalff, 2002; Lewis, 2011). 在充分理解气候变化-湖泊分层-水生生态系统生产力相互关系基础上, 利用沉积物中生物化学指标反演生态系统生产力, 进而重建湖泊分层历史和气候变化成为一种可行的途径(Damsté等, 1993; Ji等, 2009).

青藏高原中部兹格塘错是中国目前为止发现的为数不多的半混合型湖泊之一(李万春等, 2001; 雷国良等, 2011), 化跃层和永滞层的存在为厌氧光合细菌(anoxigenic phototrophic bacteria, APB)生存提供了理想场所(Repeta等, 1989; Hall和Northcote, 1990; Overmann等, 1991; Repeta, 1993; Camacho和Vicente, 1998; Bosshard等, 2000). 本文通过分析兹格塘错湖泊分层季节变化特征及影响因素, 探讨湖泊分层与气候

之间的对应关系. 同时, 在兹格塘错沉积物中发现细菌脱镁叶绿素*a*(bacteriopheophytin *a*, Bph-*a*), 也证实了厌氧光合细菌群落的存在, 分析APB分布特征及生产力影响因子, 并进一步建立细菌生产量与气候之间的关系, 为古气候重建提供依据.

2 研究区概况

兹格塘错地处青藏高原中部(32°00'~32°09'N, 90°44'~90°57'E, 4568m a.s.l.), 唐古拉山南坡东巧盆地内, 位于班公湖-东巧-怒江深大断裂带上断陷湖群的东端(关志华等, 1984), 是高原内部典型封闭湖泊, 四周有十余条长度不等的河流汇入湖盆(图1), 流量一般小于 $1\text{m}^3\text{s}^{-1}$ (李万春, 2001). 兹格塘错湖泊面积 211.5km^2 , 流域面积 3430km^2 (类延斌等, 2009), 1999年实测得最大水深38.9m, 平均水深14m(李万春, 2001). 兹格塘错是碱性咸水湖泊, 夏季表层湖水盐度为 41g L^{-1} , pH值10左右, 水温 10°C , 溶解氧约 5mg L^{-1} . 李万春等(2001)首次发现兹格塘错为典型半混合型湖泊, 并认为地形的屏障作用是促成湖泊分层的最主要因素.

兹格塘错流域具有典型的高原气候. 据安多站(32.21°N, 91.06°E, 4800m)器测气象数据, 该区1980~2010年30年均温为 -2.4°C , 7月平均温度 8.1°C , 一年分为明显的暖湿和冷干两季, 平均降水量为465mm, 其中5~10月份降水占90%以上(数据来源: 中国气象科学数据共享服务网, <http://cdc.cma.gov.cn/home.do>). 11月至次年4月为湖泊结冰期, 气候干燥, 降水稀少. 兹格塘错入流河流主要受大气降水和泉水补给, 流域内没有现代冰川发育的地貌证据(类延斌等, 2009), 水分的损失主要来自湖面蒸发, 年平均蒸发量800~1100mm(李万春, 2001), 水量平衡条件简单. 湖区植被以高山草原为主, 物种较为单一(吴征镒, 1980).

3 数据采集与实验方法

3.1 水文参数数据的采集

本文所用兹格塘错水文数据主要来自两方面: 本课题组曾多次对兹格塘错进行考察, 并利用美国产YSI和温度计实测了2006年8月、2007年2月、2009年8月

图 1 兹格塘错位置、流域以及等深线图

左下图为青藏高原轮廓图,红色方框表示兹格塘错在青藏高原的位置.红色实线表示兹格塘错流域范围,黑色虚线为次一级流域范围,沿黑色实线WE作湖盆剖面图,在图5中显示

湖泊水温、溶解氧、电导率等水文数据(类延斌, 2009; 类延斌等, 2009, 2010); 1999年7月湖泊水文数据采用李万春等实测值(李万春, 2001; 李万春等, 2001). 这两部分数据成为本文讨论兹格塘错分层特征及季节性

变化的基础.

3.2 表层沉积物采集与实验方法

2006年和2010年分别钻取沉积物岩芯ZGT1

(32°03'54"N, 90°50'6"E, 水深25m)和ZGT2(32°56'06"N, 90°49'24"E, 水深38.9m), 取顶部1cm左右可流动态物质作为表层沉积物, 在无尘条件下自然风干. 把研磨好的粉末状样品放在干净的玻璃薄片上, 加蒸馏水使粉末呈泥浆状, 然后将其均匀涂抹在玻璃薄片上, 在自然状态下干燥(<40℃)(Ji等, 2005), 然后进行漫反射光谱(diffuse reflectance spectra, DRS)测试. 这项实验在南京大学表生地球化学研究所完成, 所用仪器为美国Perkin-Elmer公司生产的Lambda 900型分光光度计, 测试范围是250~2500nm, 测试间距为2nm, 扫描速度300nm min⁻¹. 样品的漫反射强度是样品的反射率与标准白板(Spectralon)反射率的比值.

研究证明, APB死亡后其光合膜内Bchl-*a*会发生脱镁(Mg²⁺)变质作用, 部分转变为更为稳定的Bph-*a*等衍生物(Oelze, 1985; Leavitt等, 1989). 通过连续移动的方法测量漫反射光谱800~900nm处吸收深度, 该处吸收弯与Bchl-*a*吸收光谱相似, 目前已知的其他细菌类和非细菌类叶绿素吸收光谱均不位于该波长范围内, 因此可判定该吸收弯为Bchl-*a*脱镁作用后形成的Bph-*a*吸收所致(Coolen和Overmann, 1998). 通过测量该吸收深度, 便可测定Bph-*a*相对含量, 进而可推测APB总生产量高低(图2)(Ji等, 2009).

4 兹格塘错半混合湖泊基本特征

4.1 兹格塘错水文参数及变化

4.1.1 温度

受地表温度影响, 7~8月份兹格塘错上层水温为14℃左右, 在风力和热传递作用下(Kling, 1988), 上层水体混合较充分, 温跃层出现在20m左右, 厚度4~8m不等, 其下温度从14℃左右迅速下降, 至下层水温仅为3℃左右(图3a). 2月份上下层水温发生倒转, 上层水温略低于0℃(-0.6℃), 而下层水温约为4℃, 温跃层变深(22~30m), 气温垂直梯度变小(图3d).

4.1.2 溶解氧

7~8月份表层水溶解氧为4~5mg L⁻¹, 向下含量逐渐降低, 氧跃层同样出现在20m上下, 22m以下为缺氧环境(图3b). 2月份上层水溶解氧含量为9mg L⁻¹, 约为7月份两倍, 反映温度是控制兹格塘错上层水体溶解氧含量的主要因素(陈镇东等, 1995). 22~30m溶解氧

图2 兹格塘错沉积物漫反射光谱图

A线为不含细菌脱镁叶绿素(Bph-*a*)的沉积物漫反射光谱, B线为含有Bph-*a*的沉积物漫反射光谱, 800~900nm波段为细菌脱镁叶绿素*a*的吸收波段

逐渐降为0, 30m以下为无氧状态(图3d).

4.1.3 盐度和密度

7~8月份上层水体(0~8m)盐度和密度基本不变或略有减小, 在8~22m随深度向下逐渐增大, 22m以下趋于稳定(图3c). 2月份表层湖水结冰, 水体中离子析出, 使湖水盐度和密度均略微升高, 而夏季降水增大, 具有稀释湖水盐度的作用(李万春, 2001), 水体电导率显示出跃变层下移, 出现在22~30m(图3e).

4.1.4 温跃层和化跃层季节变化特征

水文参数特征显示(图3), 无论7月份还是2月份, 兹格塘错水体均分为明显三层: 混合层, 溶解氧含量较高, 盐度和密度较小, 各水文参数变化不大, 表明水体混合较充分; 化跃层, 水文参数发生急剧变化, 溶解氧降为0, 盐度和密度均逐渐增大; 永滞层, 温度为3℃左右, 溶解氧为0, 密度和盐度高于上层, 垂向和季节性变化很小. 与夏季分层特征相比, 冬季兹格塘错分层特征主要有三点不同: (1) 混合层厚度变大, (2) 化跃层和温跃层下移, (3) 滞水层深度变大, 厚度变小.

由7月份到次年2月份的过程中, 随着气温降低, 兹格塘错上层水体热量逐渐散失, 水温降低并在11~12月与永滞层等温(3℃左右), 最终在冬半年出现温度倒转现象: 上部混合层水温略低于0℃, 而下部永滞层水温仍然保持在3~4℃. 但这并不代表上下水体发生了混合甚至翻转, 原因在于永滞层水体终年保持在3℃左右的高盐度高密度状态, 受密度差的阻尼作用, 短暂的温度倒转不能使下层较暖高盐度高密度水体翻转到上层, 因而仍然保持无氧状态. 温跃层和化跃层

图3 兹格塘错不同月份温度、溶解氧、盐度、密度和电导率随深度变化

深度随地表温度降低而变深, 温跃层之上为混合层, 水体混合较为充分, 之下为滞水层, 终年保持在 3°C 左右, 密度、盐度、电导率都较大, 溶解氧为0. 温跃层和化跃层作为上下水体之间的跃层, 各参数变化较快, 起到了阻碍水体完全混合的作用, 致使兹格塘错成为中国为数不多的半混合型湖泊之一。

4.2 半混合型湖泊的形成与变化

兹格塘错湖盆存在多级陡坎, 形成深槽状构造, 是永滞层发育的理想场所(李万春等, 2001)。这种特殊地形的屏障作用阻碍了水体的垂向交换, 最终在下层形成 3°C 左右的高盐度、高密度、零溶解氧水团(图3)。同时, 青藏高原中部独特的气候条件、湖泊水深、盐度也是维持兹格塘错半混合状态的重要因素。受大气温度影响, 夏半年兹格塘错上层水体温度可接近 15°C , 与下层冷水团形成明显温差, 促成了热力分层, 地表淡水汇入又起到稀释上层水体的作用, 致使上下层密度差增大, 使得湖泊分层更加稳定(Jellison等, 1998; 李万春等, 2001)。冬半年虽然湖泊上下水温发生倒转, 但密度差仍然存在(图3e), 甚至有所增大, 高密度滞水层

并没有与上层水体发生明显交换, 而且温度倒转持续时间不长(约4个月), 并不满足水体混合的时间, 且温差($<5^{\circ}\text{C}$)仅为夏季一半左右, 垂向温度梯度较小, 不足以改变滞水层动力状态。另外, 观测数据显示当前气候状况下兹格塘错夏季温跃层出现在20m左右, 冬季则出现在22~30m(图3d), 因此水深($>30\text{m}$)是兹格塘错全年维持半混合状态的前提条件。

兹格塘错形成稳定分层后, 温度成为影响分层强弱的控制因素(Melack, 1978; Kling, 1988): 大气温度越高, 上层湖水与滞水层温度梯度越大, 温跃层越浅; 反之, 温跃层越深。在湖泊水深不变的前提下, 冷期时, 夏季温度较低, 上层与下层水温差较小, 温跃层变深, 永滞层空间被压缩; 冬半年变长, 上下层水温倒转持续时间相应更长, 从而为水体混合创造了更为有利的条件, 加之冷期时降水可能大幅减少, 湖泊水位降低, 从而不利于湖泊形成稳定分层, 因此冷期时(如YD冷期等)兹格塘错可能在冬半年甚至全年是完全混合的。暖期时则恰好相反, 上下层水温差变大, 分层加强, 温跃层变浅, 滞水层厚度增大。降水增多的湿润时期, 大量地表淡水注入湖盆, 使上下水体密度差增大, 有助于

分层加强(Jellison等, 1998; 李万春等, 2001; Ji等, 2005).

5 兹格塘错沉积物中的厌氧光合细菌叶绿素

5.1 Bph-a的发现及意义

ZGT1和ZGT2表层沉积物中均发现细菌脱镁叶绿素a(Bph-a), 值分别为2.2、3.6(表1), 尽管APB和需氧不产氧光合细菌(aerobic anoxygenic phototrophic bacteria, AAPB)都可产生细菌叶绿素a(Bchl-a)(Yurkov和Beatty, 1998; Koblížek等, 2003), 但AAPB光合膜内同时含有大量胡萝卜素(为AAPB产生Bchl-a的8倍之多), 其吸收光集中在蓝绿光段(420~550nm), 而兹格塘错样品DRS测试结果显示仅在800~900nm存在明显吸收弯, 在420~550nm处光谱未被明显吸收减弱(图2), 从而表明兹格塘错中存在APB群落, 并且是Bph-a的唯一生产源. 光合细菌分为三大生理菌群: 紫色细菌、绿色细菌和蓝细菌, 其中紫色细菌和绿色细菌是厌氧不产氧光和细菌, 蓝细菌进行产氧光合作用, 光合色素均为Bchl-a(Prescott等, 2002). 研究指出, 厌氧光合细菌广泛分布于海洋和湖泊生态系统中(Yurkova等, 2002), 尤其是具有稳定化跃层的湖泊中, 下层无氧环境一旦形成, APB即可迅速繁殖(Repeta等, 1989; Overmann等, 1991), 集中于化跃层下部至永滞层顶部的狭窄范围内, 形成APB薄层(图4a). 群落规模主要受光强度、还原硫浓度以及捕食作用的影响(Oelze和Arnheim, 1983), 细菌活性则主要由渗透到APB层的光照度控制(Montesinos和Van Gernerden, 1986)(图4e).

沉积物中Bph-a含量反映水体中APB生产量高低(Ji等, 2009), 因此最直接的意义便是重建湖泊厌氧初级生产力的变化历史(Repeta, 1993). 其次, 根据钻孔中细菌脱镁叶绿素含量变化, 还可以重建水体形成演化历史(Hodgson等, 1998): 含量0值对应湖泊低水位, 缺乏形成温度和化学分层的深度条件; 低含量表示湖泊处于弱分层时期, 无氧层深度较大, 到达APB层的光

照强度变弱, 初级厌氧生产力降低; 高含量指示湖泊分层强烈, 温跃层和化跃层上移, APB层光照度增大, 总生产量较高. 再次, 目前研究表明厌氧光合细菌的繁殖和生产力主要受光照强度影响(Montesinos和Van Gernerden, 1986), 而水体中光照度随深度呈指数递减(Bowling等, 1986; Repeta, 1993), 从而化跃层越浅, APB生产量越高(图4d), 因此, 建立气候-化跃层深度-APB总生产力-Bph-a含量四者之间的关系, 便可利用沉积物中Bph-a含量重建流域气候变化历史(Ji等, 2009).

5.2 APB生产量的指示意义

5.2.1 厌氧光合细菌生产量

沉积物中Bph-a含量可直观反映湖泊厌氧初级生产力, 即APB总生产量大小, 而总生产量取决于细菌群落规模和活性(生产力)两方面因素. 光照太强或太弱都不利于细菌的生长和分裂, 长时间处于不利光强条件下, 光合细菌会失去活性而死亡(Van Gernerden, 1980). 但湖泊中厌氧光合细菌一般分布在水体中下层光强很弱的环境中, 光强度远未达到APB所能承受的上限(Pfenning, 1989), 细菌活性(生长和繁殖能力)随深度增加(光照度减弱)呈指数下降(图4e)(Gorlenko等, 1983; Montesinos和Van Gernerden, 1986). 厌氧光和细菌处于无氧的还原环境中, 水体中H₂S浓度较高, 虽然部分浮游动物可以短暂下潜到该层水体中捕食细菌(Sorokin, 1970), 但总体而言, APB面临的捕食压力较小, 损失也很微弱(Van Gernerden等, 1985). 因此, APB群落规模主要由到达有氧-无氧界面的光照强度控制(Gorlenko等, 1983).

在细菌活性影响因素方面, 已有证据表明, 半混合型湖泊中, 低还原硫条件并不影响光合作用, 光强成为细菌光合作用的首要限制因子(Van Gernerden等, 1985), 两者的定量关系可描述为

$$\text{Log(生产力)} = 0.84\text{Log(光照度)} + 1.95, \quad (1)$$

式中, 光照度随深度增加呈指数递减(图4d), 据Mon-

表1 1996~2006年和2000~2010年沉积物中Bph-a含量以及夏季平均气候状况^{a)}

年份	Bph-a	夏季均温(°C)	夏季平均降水(mm)	夏季平均日照时数(h)
1996~2006	2.2	7.5	315.2	634.3
2000~2010	3.6	7.7	348.1	637.7

a) 兹格塘错表层沉积物平均沉积速率约为10mm a⁻¹

图4 兹格塘错水体中溶解氧、光照度、厌氧光合细菌群落分布特征、生产力以及总生产量变化模式图

(a) APB分布特征(Gorlenko等, 1983); (b) 溶解氧随深度变化特征(2009年8月, 类延斌, 2009); (c) APB总生产量(细菌数量×生产力)的垂向分布特征; (d) 光照度随深度呈指数递减(Bowling等, 1986); (e) 细菌生产力与光照度的关系(Montesinos和Van Gernerden, 1986), 灰色阴影表示厌氧光合细菌集中分布的区域

tesinos和Van Gernerden (1986). 因此, 不论群落规模还是生产力, 都主要受光照强度控制, 细菌主要集中在有氧-无氧界面处(图4a和b), 是细菌叶绿素的主要生产区域(图4c)(Gorlenko等, 1983). 按照暖季化跃层深度为22m计算, ZGT2点缺氧层厚度(APB理论生存厚度, 17m)比ZGT1点(3m)高出5倍之多, 但Bph-*a*含量仅多出63.6%(表1). 因此, 光照度是影响厌氧光合细菌群落规模、生产速率及总生产量的最主要因素.

5.2.2 APB层光照度

太阳辐射使地表升温①(图5中①, 下同), 表层水温随近地表温度升高②, 上下层水温梯度差增大③, 阻碍了混合过程④, 温跃层变浅⑤(MacIntyre和Melack,

1988), 滞水层范围扩大, APB分布的最上界上移⑥, 溶解氧含量也会影响APB分布⑦, 一般而言, 氧跃层深度与温跃层一致. 大气中云量和降水不但可以削弱到达地面的太阳辐射量⑧, 降低光能强度, 缩短光照时间⑩⑫(Straskraba, 1980), 使地表温度降低, 同时降水量增加还能引起流域内地表径流增大⑪, 携带进湖盆的碎屑颗粒增多, 浊度加大⑬, 透明度降低⑭(Walmsley等, 1980). 另外, 浮游生物量也能对水体透明度产生影响⑮(Vincent等, 1998), 但在兹格塘错这类贫营养湖中该因素作用很小. 水体透明度降低一方面增加水体上下温度梯度⑯(Jones, 1992), 另一方面降低光能在水体中的渗透能力⑰(Walmsley等, 1980). 化跃层深度⑱以及光能在大气和水体中的衰减程度⑳共同决定了APB

图5 兹格塘错厌氧光合细菌生产力影响因素简图

据Parkin和Brock(1980), 有修改

层光照度, 进而影响厌氧光合细菌的群落规模和生产水平^⑨。Montesinos和Van Gernerden(1986)通过对低硫湖泊细菌生产力状况研究认为, 还原硫生产率高低^⑧并不直接影响细菌光合作用。

上述分析可归纳为: 暖期温跃层和化跃层变浅, APB层上移, 光照度增大; 冷期湖水温度梯度变小, 化跃层下移, APB层光照度减弱; 多雨的湿润时期, 光照时间变短, 同时太阳辐射在大气和水体中的损失增大, 到达APB层的光照度减弱; 干燥时期, 日照时间长, 水体透明度高, 渗透到光合细菌层的光照度提高。

5.3 沉积物中Bph-a的水文及气候指示意义

兹格塘错沉积物中Bph-a的发现与化跃层的存在一致、形成相互印证, 因此, 可以利用Bph-a在沉积物中的变化重建湖泊水文及气候变化历史。如果Bph-a在沉积物中消失, 表明湖泊全年完全混合, 不存在无氧环境, 这可能由两方面的原因造成: 内因, 湖泊水位降低, 失去形成稳定分层的深度条件。目前气候条件下(年均温-2.4℃, 7月均温8.1℃, 年降水450mm), 兹格塘错维持全年分层所需要的水深至少为30m, 如果水深小于30m, 则只在暖季形成分层, 冷季混合, 若水深不足20m, 则可能全年完全混合。外因, 寒冷气候条件下, 暖季气温降低, 湖水分层变弱, 冷季变长, 水温上

下倒转持续时间加长, 从而导致水体混合。实际上, 内因和外因并不是相互独立的, 从空间上看, 气候影响湖泊分层状况和分层深度, 低纬地区湖泊全年分层状况明显, 中纬地区一般为季节性分层, 高纬地区则通常全年混合(Demers和Kalf, 1993)。而湖泊深度决定了气候在湖泊分层中的表现, 一般而言浅水湖泊(<2m)无论在何种气候条件下, 都很难形成稳定分层(Kling, 1988), 而深水湖泊, 虽然处于高纬度地区, 仍然存在分层现象(Geller, 1992)。从时间上看, 气候影响湖泊流域水量平衡, 湖泊水深是对气候状况的反馈(类延斌, 2009; Hudson和Quade, 2013)。高温气候使湖泊分层加强, 但同样也可以加剧流域蒸发, 湖泊水位降低, 失去形成分层的水深条件。

在明晰了沉积物Bph-a含量-水体APB群落生产力-有氧与缺氧界面处光照强度-气候状况四者关系的基础上, 便可直接根据沉积物中Bph-a的含量, 重建流域气候演化历史(Ji等, 2009)。暖干气候条件下, 有利于湖泊分层加强, APB层变浅, 从而到达该层的光能较强(Montesinos和Van Gernerden, 1986), 加之干燥环境下, 光能在大气和水体中损失的比例也会明显减少(Straskraba, 1980), 两方面因素共同促成APB层光能较强, 细菌总生产力较高。寒冷气候条件下, 湖泊分层弱化, APB层变深, 光照度呈指数减弱, 生产力降低。根

据寒冷程度由弱到强,可能分别出现全年分层(但变弱)、暖季短暂弱分层、冷季混合,全年完全混合三种状态,任何一种状态下APB生产量都会明显减少.湿润气候对APB生产量的影响是双向的,一方面,降水增多可引起咸水湖出现分层(Jellison等, 1998),进而促成APB爆发.另一方面,降水和地表径流增加可降低APB层光照度,使细菌生产力降低(图5)(Straskraba, 1980; Walmsley等, 1980).因此在判别干湿状况对APB生产量影响时,需结合湖泊演化阶段及温度条件加以分析.

6 结论

兹格塘错特有的湖盆形态、位于高原中部的地理位置和高原气候特征,以及足够的水深和盐度条件,是其演化成为半混合型湖泊的主要因素.冷季与暖季相比,兹格塘错水体上下层水温梯度差变小,温跃层和化跃层明显下移,不但可引起湖泊物理过程和化学过程发生改变,也会导致厌氧光合细菌群落密度及生产力随之变化.沉积物中Bph-*a*的发现间接证实了厌氧光合细菌的存在,该类细菌集中分布在有氧-无氧界面处,其生产力高低主要受光照强度控制.高值对应气温较高,温跃层和化跃层较浅的暖期,低值对应跃变层下移的冷期.对湖泊现代过程进行充分研究、建立气温与Bph-*a*含量之间的定量关系的前提下,细菌脱镁叶绿素*a*可成为定量重建古温度的理想指标.

致谢 云南师范大学高原湖泊生态与全球变化重点实验室蔡燕凤参与了样品测定,李世杰研究员、牛洁、张淑萍、陶玉强等参加了早期野外工作,三位审稿专家对本论文提出宝贵的修改意见,在此一并致谢.

参考文献

- 陈钰,刘兴起,何利,叶莉,陈惠芬,李凯. 2016. 青藏高原北部可可西里库赛湖年纹层微区分析及形成机理. *地质学报*, 90: 1006–1015
- 陈镇东,万政康,王冰洁. 1995. 湖泊中溶解氧极大值之成因. *湖泊科学*, 7: 57–64
- 关志华,陈传友,区裕雄,范云崎,张有实,陈志明,鲍世恒,俎玉亭,何希吾,章铭陶. 1984. 西藏河流与湖泊. 北京: 科学出版社. 115, 203–205
- 李万春. 2001. 青藏高原湖泊现代过程研究——以兹格塘错为例. 博士学位论文. 南京: 中国科学院南京地理与湖泊研究所. 1–60
- 李万春,李世杰,尹宇,季江,濮培民. 2001. 青藏高原腹地半混合型

- 湖泊的发现及其意义. *中国科学D辑: 地球科学*, 31: 269–272
- 雷国良,张虎才,常凤琴,朱芸,李春海,谢昕,类延斌,张文翔,蒲阳. 2011. 湖泊沉积物XRF元素连续扫描与常规ICP-OES分析结果的对比及校正. *湖泊科学*, 23: 287–294
- 类延斌. 2009. 青藏高原中部兹格塘错现代过程研究及过去800年来湖泊演化. 博士学位论文. 南京: 中国科学院南京地理与湖泊研究所. 1–50
- 类延斌,张虎才,李世杰,杨伦庆,姚书春,李春海,雷国良,张文翔. 2010. 1950年以来青藏高原兹格塘错碳酸盐稳定碳同位素变化及其原因. *湖泊科学*, 22: 143–150
- 类延斌,张虎才,王甦,李世杰,樊红芳,雷国良,杨伦庆. 2009. 青藏高原中部兹格塘错1970年来的湖面变化及原因初探. *冰川冻土*, 31: 48–54
- 马荣华,杨桂山,段洪涛,姜加虎,王苏民,冯学智,李爱农,孔繁翔,薛滨,吴敬禄,李世杰. 2011. 中国湖泊的数量、面积与空间分布. *中国科学: 地球科学*, 41: 394–401
- 张淑萍,张虎才,陈光杰,常凤琴,蔡艳凤,郑茜. 2012. 青藏高原西部昂拉仁错流域1973–2010年气候、冰川变化与湖泊响应. *冰川冻土*, 34: 267–276
- 王欢业,董海良,张传伦,蒋宏忱,刘卫国. 2016. 青藏高原东北部青海湖距今12ka以来的四醚指标BIT记录: 对古环境重建的启示. *中国科学: 地球科学*, 46: 156–166
- 王明达,侯居峙,类延斌. 2014. 青藏高原不同类型湖泊温度季节性变化及其分类. *科学通报*, 31: 3095–3103
- 王玉娇,金章东,周玲,李福春,张飞,陈留美,邱新宁,祁如贵. 2014. 青海湖裸鲤(湟鱼)鱼骨产出层位及其耳石微化学对明朝青海湖水位指示. *中国科学: 地球科学*, 44: 1833–1843
- 吴征镒. 1980. 中国植被. 北京: 科学出版社. 1382
- 张国庆,姚檀栋, Xie H J, 张克祥,朱夫静. 2014. 青藏高原湖泊状态与丰度. *科学通报*, 59: 2643
- An Z S, Colman S M, Zhou W J, Li X Q, Brown E T, Jull A J T, Cai Y J, Huang Y S, Lu X F, Chang H, Song Y G, Sun Y B, Xu H, Liu W G, Jin Z D, Liu X D, Cheng P, Liu Y, Ai L, Li X Z, Liu X J, Yan L B, Shi Z G, Wang X L, Wu F, Qiang X K, Dong J B, Lu F Y, Xu X W. 2012. Interplay between the westerlies and Asian monsoon recorded in Lake Qinghai sediments since 32 ka. *Sci Rep*, 2: 619
- Bird B W, Polisar P J, Lei Y B, Thompson L G, Yao T D, Finney B P, Bain D J, Pompeani D P, Steinman B A. 2014. A Tibetan lake sediment record of Holocene Indian summer monsoon variability. *Earth Planet Sci Lett*, 399: 92–102
- Boehrer B, Schultze M. 2009. Density stratification and stability. In: Likens G, ed. *Encyclopedia of Inland Waters*. Oxford: Academic Press/Elsevier. 583–593
- Bosshard P P, Santini Y, Grütter D, Stettler R, Bachofen R. 2000. Bacterial diversity and community composition in the chemocline of the meromictic alpine Lake Cadagno as revealed by 16S rDNA analysis.

- Fems Microbiol Ecol*, 31: 173–182
- Bowling L C, Steane M S, Tyler P A. 1986. The spectral distribution and attenuation of underwater irradiance in Tasmanian inland waters. *Freshwater Biol*, 16: 313–335
- Camacho A, Vicente E. 1998. Carbon photoassimilation by sharply stratified phototrophic communities at the chemocline of Lake Arcas (Spain). *Fems Microbiol Ecol*, 25: 11–12
- Chu G Q, Sun Q, Yang K, Li A G, Yu X H, Xu T, Yan F, Wang H, Liu M M, Wang X H, Xie M M, Lin Y, Liu Q. 2011. Evidence for decreasing South Asian summer monsoon in the past 160 years from varved sediment in Lake Xinluhai, Tibetan Plateau. *J Geophys Res*, 116: D02116
- Coolen M J, Overmann J. 1998. Analysis of subfossil molecular remains of purple sulfur bacteria in a lake sediment. *Appl Environ Microbiol*, 64: 4513–4521
- Damsté J S, Wakeham S G, Kohnen M E, Hayes J M, Leeuw J W. 1993. A 6000-year sedimentary molecular record of chemocline excursions in the Black Sea. *Nature*, 362: 827
- Demers E, Kalff J. 1993. A simple model for predicting the date of spring stratification in temperate and subtropical lakes. *Limnol Oceanogr*, 38: 1077–1081
- Geller W. 1992. The temperature stratification and related characteristics of Chilean lakes in midsummer. *Aquatic Sci*, 54: 37–57
- Gorlenko V M, Dubinina G A, Kuznetsov S I. 1983. The ecology of aquatic micro-organisms. In: E. t. Verlagsbuchhandlung, ed. Die binnengewässer: Einzeldarstellungen aus der limnologie und ihren nachbargebieten. vol 28. *Quart Rev Biol*
- Hall K J, Northcote T G. 1990. Production and decomposition processes in a saline meromictic lake. *Hydrobiologia*, 197: 115–128
- Hodgson D A, Wright S W, Tyler P A, Davies N. 1998. Analysis of fossil pigments from algae and bacteria in meromictic Lake Fidler, Tasmania, and its application to lake management. *J Paleolimnol*, 19: 1–22
- Hudson A M, Quade J. 2013. Long-term east-west asymmetry in monsoon rainfall on the Tibetan Plateau. *Geology*, 41: 351–354
- Immerzeel W W, van Beek L P H, Bierkens M F P. 2010. Climate change will affect the Asian water towers. *Science*, 328: 1382–1385
- Jellison R, Romero J, Melack J M. 1998. The onset of meromixis during restoration of Mono Lake, California: Unintended consequences of reducing water diversions. *Limnol Oceanogr*, 43: 706–711
- Ji J F, Shen J, Balsam W, Chen J, Liu L W, Liu X Q. 2005. Asian monsoon oscillations in the northeastern Qinghai-Tibet Plateau since the late glacial as interpreted from visible reflectance of Qinghai Lake sediments. *Earth Planet Sci Lett*, 233: 61–70
- Ji J F, Balsam W, Shen J, Wang M, Wang H T, Chen J. 2009. Centennial blooming of anoxygenic phototrophic bacteria in Qinghai Lake linked to solar and monsoon activities during the last 18000 years. *Quat Sci Rev*, 28: 1304–1308
- Jones R I. 1992. The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains. *Hydrobiologia*, 229: 73–91
- Kalff J. 2002. *Limnology: Inland Water Ecosystems*. New Jersey: Prentice Hall
- Kling G W. 1988. Comparative transparency, depth of mixing, and stability of stratification in lakes of Cameroon, West Africa. *Limnol Oceanogr*, 33: 27–40
- Koblížek M, Běja O, Bidigare R R, Christensen S, Benitez-Nelson B, Vetriani C, Kolber M K, Falkowski P G, Kolber Z S. 2003. Isolation and characterization of *Erythrobacter* sp. strains from the upper ocean. *Arch Microbiol*, 180: 327–338
- Kramer A, Herzschuh U, Mischke S, Zhang C. 2010. Late glacial vegetation and climate oscillations on the southeastern Tibetan Plateau inferred from the Lake Naleng pollen profile. *Quat Res*, 73: 324–335
- Leavitt P R, Carpenter S R, Kitchell J F. 1989. Whole-lake experiments: The annual record of fossil pigments and zooplankton. *Limnol Oceanogr*, 34: 700–717
- Lei Y B, Yao T D, Bird B W, Yang K, Zhai J Q, Sheng Y W. 2013. Coherent lake growth on the central Tibetan Plateau since the 1970s: Characterization and attribution. *J Hydrol*, 483: 61–67
- Lewis J W M. 2011. Global primary production of lakes: 19th Baldi Memorial Lecture. *IW*, 1: 1–28
- Li K, Liu X Q, Herzschuh U, Wang Y B. 2016. Rapid climate fluctuations over the past millennium: Evidence from a lacustrine record of Basomtso Lake, southeastern Tibetan Plateau. *Sci Rep*, 6: 24806
- MacIntyre S, Melack J M. 1988. Frequency and depth of vertical mixing in an Amazon Floodplain Lake (L. Calado, Brazil). *Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie Verhandlungen IVTLAP*, 23: 80–85
- MacIntyre S, Flynn K M, Jellison R, Romero J R. 1999. Boundary mixing and nutrient fluxes in Mono Lake, California. *Limnol Oceanogr*, 44: 512–529
- Melack J M. 1978. Morphometric, physical and chemical features of the volcanic crater lakes of western Uganda. *Arch Hydrobiol*, 84: 430–453
- Montesinos E, Van Gernerden H. 1986. The Distribution and Metabolism of Planktonic Phototrophic Bacteria. In: Megusar F, Gantar M, eds. *Perspectives in Microbial Ecology*. Ljubljana: Slovene Soc. 349–359
- O'Sullivan P E. 1983. Annually-laminated lake sediments and the study of Quaternary environmental changes—A review. *Quat Sci Rev*, 1: 245–313
- Overmann J, Beatty J T, Hall K J, Pfennig N, Northcote T G. 1991. Characterization of a dense, purple sulfur bacterial layer in a meromictic salt lake. *Limnol Oceanogr*, 36: 846–859

- Oelze J. 1985. 9 Analysis of bacteriochlorophylls. *Methods Microbiol*, 18: 257–284
- Oelze J, Arnheim K. 1983. Control of bacteriochlorophyll formation by oxygen and light in *Rhodospseudomonas sphaeroides*. *Fems Microbiol Lett*, 19: 197–199
- Parkin T B, Brock T D. 1980. Photosynthetic bacterial production in lakes: The effects of light intensity1. *Limnol Oceanogr*, 25: 711–718
- Pfenning N. 1989. Ecology of phototrophic purple and green sulfur bacteria. *Autotrophs Bacter*, 97–116
- Prescott L M, Harley J P, Klein D A. 2002. *Microbiology*. 5th ed. New York: High Education Press. 468–469
- Repeta D J. 1993. A high resolution historical record of Holocene anoxygenic primary production in the Black Sea. *Geochim Cosmochim Acta*, 57: 4337–4342
- Repeta D J, Simpson D J, Jorgensen B B, Jannasch H W. 1989. Evidence for anoxygenic photosynthesis from the distribution of bacteriochlorophylls in the Black Sea. *Nature*, 342: 69–72
- Song C Q, Huang B, Ke L H. 2013. Modeling and analysis of lake water storage changes on the Tibetan Plateau using multi-mission satellite data. *Remote Sens Environ*, 135: 25–35
- Sorokin Y I. 1970. Interrelation between Sulfur and Carbon Turnover in Meromictic Lakes. *Arch Hydrobiol*, 66: 391–446
- Straskraba M. 1980. The effects of physical variables on freshwater production: Analyses based on models. In: le Cren E D, Lowe-McConnell R H, eds. *The Functioning of Freshwater Ecosystems*. Cambridge: University Press Cambridge. 13–84
- Van Gernerden H. 1980. Survival of *Chromatium vinosum* at low light intensities. *Arch Microbiol*, 125: 115–121
- Van Gernerden H, Montesinos E, Mas J, Guerrero R. 1985. Diel cycle of metabolism of phototrophic purple sulfur bacteria in Lake Ciso (Spain). *Limnol Oceanogr*, 30: 932–943
- Vincent W F, Rae R, Laurion I, Howard-Williams C, Priscu J C. 1998. Transparency of Antarctic ice-covered lakes to solar UV radiation. *Limnol Oceanogr*, 43: 618–624
- Walsmsley R D, Butty M, van der Piepen H, Grobler D. 1980. Light penetration and the interrelationships between optical parameters in a turbid subtropical impoundment. *Hydrobiologia*, 70: 145–157
- Wetzel R G. 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems*. 3rd ed. San Diego: Academic Press
- Yurkova N, Rathgeber C, Swiderski J, Stackebrandt E, Beatty J T, Hall K J, Yurkov V. 2002. Diversity, distribution and physiology of the aerobic phototrophic bacteria in the mixolimnion of a meromictic lake. *Fems Microbiol Ecol*, 40: 191–204
- Yurkov V V, Beatty J T. 1998. Aerobic anoxygenic phototrophic bacteria. *Microbiol Molec Biol Rev*, 62: 695–724
- Zhang G Q, Xie H J, Kang S C, Yi D H, Ackley S F. 2011. Monitoring lake level changes on the Tibetan Plateau using ICESat altimetry data (2003–2009). *Remote Sens Environ*, 115: 1733–1742
- Zhu L P, Lü X M, Wang J B, Peng P, Kasper T, Daut G, Habertzettl T, Frenzel P, Li Q, Yang R, Schwalb A, Mäusbacher R. 2015. Climate change on the Tibetan Plateau in response to shifting atmospheric circulation since the LGM. *Sci Rep*, 5: 13318