

微生物驱动下的碳转换过程与湖泊生态系统结构和过程密切相关, 湖泊清水稳定态到浊水稳定态的剧变对湖泊中有机碳的形成、循环过程及其微生物驱动机制产生影响, 并导致湖泊在全球碳平衡体系中的源/汇功能发生重大变化。

吴庆龙

草藻型稳态转换对湖泊微生物结构及其 碳循环功能的影响

吴庆龙* 邢鹏 李化炳 曾巾

(中国科学院南京地理与湖泊研究所 江苏 南京 210008)

摘 要: 湖泊是地球表层系统中水、土、气等各个圈层相互作用的联结点, 对区域物质如碳等元素循环具有重要影响。微生物是湖泊等水生态系统中的重要组成部分, 是湖泊等生态系统中碳等元素物质循环的主要驱动者, 是深入了解湖泊碳循环过程的关键。受人类活动等影响, 湖泊生态系统, 尤其是浅水湖泊生态系统往往表现出以高等水生植物(草型)为主要初级生产者的清水稳定态和以浮游藻类(藻型)为主要初级生产者的浊水稳定态, 而随着湖泊营养负荷和湖泊环境条件的变化, 这两个不同的稳定态之间可以发生转换或者剧变, 这种剧变不仅影响湖泊生态系统中的微生物结构, 而且对湖泊中有机碳的形成、循环过程及其微生物驱动机制产生重大影响。本文重点就湖泊生态系统中有机碳的转换与微生物关系以及草藻型稳定态的转换对微生物结构及其碳循环功能的影响等进行综述, 进一步分析其中的关键科学问题, 以期深入了解湖泊生态系统中碳等元素循环的微生物驱动过程与机制提供帮助。

关键词: 湖泊, 草藻型稳态转换, 微生物, 碳循环

基金项目: 国家自然科学基金项目(No. 31225004, U1202231)

*通讯作者: Tel: 86-25-86882107; 信箱: qlwu@niglas.ac.cn

收稿日期: 2012-11-08; 接受日期: 2012-11-20

Impacts of regime shift between phytoplankton and macrophyte on the microbial community structure and its carbon cycling in lakes

WU Qing-Long^{*} XING Peng LI Hua-Bing ZENG Jin

(*Nanjing Institute of Geography & Limnology, Chinese Academy of Sciences,
Nanjing, Jiangsu 210008, China*)

Abstract: Lake is one of the major ecosystems on the earth. Lake ecosystems play an important role in the nutrient cycling in the regional as well as in the global scale due its connection with different interfaces and its functioning as a junction in the catchment. Microbes are key biological components of the lake ecosystems and are the major forces driving the cycling of nutrients including the carbon. Lake ecosystems particularly in shallow lakes always possess two alternative stable states, a turbid state dominated by phytoplankton and a clear state dominated by submersed macrophyte. Such a change of alternative states is always related to the loading of nutrients including phosphorus and nitrogen as a result of human activities and global change. The shift of alternative states has strong impacts on the ecosystem structure and its function. In this review, we focused on responses of microbial community structure under the regime shift between clear state and turbid state, and subsequently the change of microbial carbon cycling driven by the microbes in lakes. Based on these analyses, we further point out the major research priorities in this direction in the future. We hope such a review will be helpful for a better understanding on the carbon cycling and its mechanisms driven by microbes in lakes.

Keywords: Lake, Regime shift between clear and turbid states, Microbes, Carbon cycling

湖泊是地球表层系统的一类重要生态系统, 尽管面积比较小, 但是它汇集了流域尺度上的各类物质, 经过各种反应后再和其他系统发生联系, 因此对区域乃至全球尺度上的碳等物质循环具有重要影响, 而微生物则是驱动湖泊中碳循环的关键。受人类活动等影响, 湖泊生态系统发生着强烈的变化, 特别浅水湖泊会出现以藻类为主要初级生产者的浊水稳定态和以沉水植物为主要初级生产者的清水稳定态, 本文重点就湖泊生态系统中草藻型稳定态的转换对微生物结构及其碳循环功能等进行综述, 进一步探索其中的关

键科学问题, 以期深入了解湖泊生态系统中碳等元素循环的微生物驱动过程与机制提供帮助。

1 湖泊碳循环是全球碳循环重要组成部分, 对全球变化具有重要影响

湖泊是地球表层系统中各个圈层相互作用的联结点, 是陆地水圈的重要组成部分, 在流域尺度上的各类物质最终汇集在湖泊中, 并发生各类物理、化学和生物学作用, 这些作用或者过程不仅对湖泊自身的环境具有显著作用, 而且对区域的环境生态产生重要影响。

碳是湖泊等生态系统最重要的生源要素之一, 湖泊中碳的赋存形态主要包括: 溶解性无机碳, 也就是通常所说的碳酸盐系统(CO_2 , CO_3^{2-} , HCO_3^- , H_2CO_3)、溶解态有机碳、生物死亡残体颗粒碳及生物体有机碳等, 而以生物残体和生物体等为主要形式的颗粒有机碳和溶解态的有机碳是湖泊有机物的主要组成部分, 是湖泊生态系统物质和能量储存的主要形式。碳元素的循环和代谢过程驱动着湖泊生态系统的基本过程, 可以说碳素循环是湖泊生态系统物质循环和能量流动的主要载体^[1-2]。尽管与海洋相比, 内陆水体, 特别是湖泊面积相对较小, 然而由于湖泊接纳了来自流域的各类有机物质, 因此湖泊对流域内的人类活动引起的碳素流失具有很强的汇集作用; 湖泊流域内的氮磷等营养元素流失到湖泊中, 可以促进湖泊的初级生产力, 固定大气中的二氧化碳; 大量的内源或者外源型有机物在湖泊中经历了分解、埋藏、循环和输出等过程, 进而影响区域的碳循环过程。有报道指出, 全球湖沼系统固定的有机碳相当于海洋固定的有机碳的 50% 左右^[2]。最新的研究结果显示, 湖泊生态系统中, 厌氧条件下有机碳的矿化作用对整个湖泊有机碳无机化的贡献率为 20%–60%, 其中生成甲烷的矿化作用占厌氧有机碳矿化作用的 30%–80%, 而全球湖沼系统中甲烷的排放量被低估了近 35%^[3-4]。很明显, 湖泊通过系统内部的生态过程及其与流域的相互作用, 呈现出极其活跃的碳源和碳汇等功能, 是全球碳循环的重要组成部分。因此, 碳循环不仅影响湖泊的生态过程 and 环境保护, 而且对全球变化具有重要影响。

2 微生物是湖泊生态系统主要组成部分, 是湖泊碳循环的主要驱动者

微生物是湖泊等水生态系统中的重要组成部分, 是湖泊等生态系统中碳等元素物质循环的主

要驱动者, 湖泊中有机碳的转化主要依靠细菌等微生物来驱动。但是由于研究方法和手段的缺乏, 湖泊中的微生物长期以来被作为一个“黑箱”来看待。例如, 直到 21 世纪初, 科学家才基本认定淡水湖泊中的浮游细菌等微生物有其独特的区系和组成^[5], 相对于对湖泊浮游细菌的认识, 对湖泊沉积物表层栖息的细菌等原核微生物的了解就更少^[6], 且由于绝大多数的细菌等微生物不能够分离和纯培养, 因此对湖泊微生物结构与功能的认识是一个空白, 相关的生态学理论几乎没有。近 10 年来, 随着现代分子生物学等技术的发展, 湖泊微生物生态学也得到了较快发展, 研究工作正逐步由描述性的结构分析转变为假说驱动下的实验和调查研究, 宏基因组学技术、稳定同位素探针技术等新技术的发展和应用为进一步深入研究湖泊浮游细菌等微生物对湖泊中有机碳的形成和转化提供可能。

2.1 湖泊中溶解性有机碳的来源及其特征

湖泊等水体生态系统中, 细菌等微生物对溶解性有机碳(Dissolved organic carbon, DOC)的分解和利用具有关键作用^[7-8]。异养细菌将 DOC 转化为颗粒有机物(即细菌自身生物量), 当其被微型食植动物(主要是原生动物中的鞭毛虫和纤毛虫)摄食后, 再通过桡足类等浮游动物进入传统食物链。根据湖泊 DOC 的来源可以分为内源和外源两种类型。初级生产者, 例如藻类和水生植物, 是湖泊内源 DOC 的主要贡献者, 而外部输入的溶解性或者颗粒态的有机碳则代表了外部的碳源。细菌对于主要 DOC 源, 例如内源与外源反应的差异, 通常根据生态系统类型的不同具有一定的普遍性。通常情况下, 环境中的 DOC 不论其来源如何, 化学组成都非常丰富。在不区分内源和外源的情况下, DOC 库通常可以按照分子量的不同或者按照微生物的生物可利用性划分为不同的类群。对于分子量大小的区分是为了便于操

作^[9], 与其生物可利用性不存在必然的联系^[10]。另一方面, 单独考虑生物可利用性的时候, 也可能并不关注 DOC 分子结构的复杂程度。而且, 即便是对某些细菌具有可利用价值的 DOC, 可能对其他的细菌没有任何价值^[11]。为了同时考虑到 DOC 的生物可利用性和分子结构的复杂性, 人们又试图将 DOC 区分为不稳定的(Labile)和顽固(Recalcitrant)的 DOC^[12]。通常情况下, 不稳定的 DOC 结构相对简单, 容易被细菌利用, 而顽固的 DOC 包括比较复杂的化学结构, 具有比较低的生物可利用性^[12]。但是, 这种宽泛的定义方法存在问题, 它忽略了各个类别内部的异质性。例如尽管化学性质存在明显的差异, 但全部的碳水化合物和蛋白质都被归为不稳定的化合物。因此, 除了比较细菌对于比较宽泛的类群的响应, 如不稳定和顽固外, 还需要考虑更为细小的差别, 细菌可能对 DOC 化学组成的差异产生不同的响应。

即便是只考虑一种形式的 DOC 输入(内源或者外源), 存在或者缺少一种主要的 DOC 源都可能影响细菌的反应, 就像在湖泊生态系统中藻类水华过程中观察到的情况。这种情况下, 主要的 DOC 源是来自形成水华的藻类光合作用释放的物质, 是含碳物质的混合, 如碳水化合物、氨基酸、蛋白质、有机酸以及维生素^[13]。这些物质中的大部分是不稳定的 DOC, 可以造成细菌群落在利用这些物质的时候产生竞争。因此, 某些细菌聚集在藻类上, 这样有助于优先利用这些不稳定的碳源, 从而导致颗粒附着细菌与浮游细菌的分化^[14-15]。对于光合作用释放物质较容易获得导致两种细菌类群在功能上也出现分化^[16-18]。

此外, 由于湖泊外源和内源 DOC 物质组成以及对于湖泊总 DOC 的贡献随时间变化, 无疑将导致细菌的响应也存在季节性的变化^[19-20]。同

时, 细菌对于 DOC 的利用主要基于生理需求, 但也受到环境因子, 如温度、溶解氧和营养盐浓度的影响^[21-24]。上述因素使得野外条件下对于 DOC 与细菌相互作用的判断更加困难。可见, 在研究 DOC 输入与细菌群落响应关系的时候, 还需要综合考虑多种环境因子的作用。

2.2 有机碳的来源与湖泊细菌群落之间具有密切的关系

许多研究报道了异养细菌生产(Bacterial production, BP)与颗粒浮游植物生产(Particulate phytoplankton production, PPP)之间的正相关关系, 指示浮游植物产生的物质可以成为细菌生长所利用的主要物质。此后, 很多研究中也同步测定了水体的 PPP 和 BP。Fouilland 和 Mostajir (2010)等^[25]通过对这些数据的统计分析, 发现在所有的水体系统, 即便是 PPP 最低的水体, BP 都有可能大大超过 PPP。多个研究发现在淡水生态系统中 BP 与 PPP 之间显著的共变化, 可能是由于在一个封闭的体系中, 细菌对于脉冲的营养输入存在普遍的反应, 从而导致相似的生产率和时间上的同步性。但是事实上, 在淡水系统中通过碳同位素示踪实验显示浮游植物分泌物对于 BP 的直接贡献只有 32%。因此其他碳源对于细菌的生长可能作用不容忽视。

陆地来源的碳可能成为生产力不高的湖泊生态系统中消费者生物质的主要组成部分。但是, 陆源碳对于湖泊次级生产的支撑作用机制并不清楚。Berggren 等(2010)^[26]通过构建模型的方法, 对一个面积为 7 km² 的北方湖泊开展研究, 结果显示陆源输出的溶解性不稳定的低分子量(Low molecular weight carbon, LMWC) 物质对于细菌、原生动物和后生动物的支撑作用分别为 80%、54%和 23%。细菌利用 LMWC 与利用初级生产的量纲类似, 对于细菌的捕食作用, 有效的将

LMWC 的碳传递到较高的营养级。

2.3 亟待进一步利用新技术和方法了解湖泊碳循环的微生物驱动机制

不同有机碳的类型不仅与细菌等微生物之间具有复杂的关系,而且在有机碳的转化过程中,往往有多个步骤和过程,不同的过程中不同的微生物会参与其中,复杂的微生物群落之间往往存在一定程度的协同作用来完成一些有机质的分解,然而这个过程及其调控的环境机制目前研究得很少。近几年来稳定同位素探针技术等新方法的应用使得这些复杂过程得以初步揭示^[27]。细菌等在将有机颗粒(碎屑)分解转化为溶解性有机碳,并进一步矿化为营养盐供浮游植物利用的同时,又可吸收 DOC 合成自身成分,所形成的细胞颗粒通过鞭毛虫等的摄食进入上一营养级。在湖泊等水生生态系统中,异养细菌与微型异养鞭毛虫、纤毛虫等可以组成微食物环(Microbial loop),微食物环被认为是二十多年来水生态学的重大发现^[28]之一。在蓝藻水华占优势的湖泊生态系统中,蓝藻水华携带的巨大物质和能量往往较少经过经典的食物链向上一个营养级传递,大量的物质和能量可能经由异养细菌和微食物环来传递,但是目前并不清楚这其中有多少是在微食物环内循环、有多少是经过牧食被最终传递到经典食物网中去,传递的途径和效率及其环境调控机制几乎一无所知,亟待利用同位素示踪和宏基因组学等新技术揭示其中的微生物生态学过程与机制。

3 湖泊草藻型稳态转化强烈影响湖泊中微生物结构及其碳循环过程

湖泊生态系统,尤其是浅水湖泊生态系统往往表现出以高等水生植物(以下简称草型)为主要初级生产者的清水稳定态和以浮游藻类(以下简称为藻型)为主要初级生产者的浊水稳定态,而

随着湖泊营养负荷(水平)和湖泊环境条件的变化,这两个不同的稳定态之间可以发生转换或者剧变^[29]。一般认为当营养水平上升到一定程度或者阈值时,生态系统就可能发生剧变,浮游藻类急剧生长,高等水生植物逐渐或者迅速消失,生态系统从清水态转变成浊水态^[30]。这种生态系统的剧变或者局变不仅影响湖泊生态系统的结构,而且对湖泊中有机碳的形成及其循环过程产生重大影响。

3.1 不同稳定态的浅水湖泊生态系统中有机碳的组成明显不同

在浊水态的生态系统中,湖泊的初级生产者主要是浮游藻类,特别是在富营养化的湖泊中,高温季节蓝藻的生物量占浮游藻类生物量的90%以上,其中又以微囊藻为主要的优势种类^[31-33],是浊水态湖泊生态系统中颗粒有机碳的主要组成部分。而在清水稳定态的生态系统中,湖泊的初级生产者则主要是高等水生植物,是生物性颗粒有机碳的主体。在不同稳定态的水体中溶解有机碳也主要分别来源于这些颗粒有机质的进一步分解。此外,不同稳定态的生态系统中,其来自于陆地的有机碳的量、组成以及进入到湖泊以后的微生物响应等过程将会有较大的区别。

3.2 浮游藻类和水生高等植物的分解转化速率、过程、中间产物可能不同

浮游藻类和大型水生维管束植物在其有机质的结构与组成方面有显著不同,它们在湖泊生态系统中的进一步分解过程可能不尽一致,例如大型水生维管束植物的纤维组织结构往往使得它们的分解速率相对较慢,太湖常见的高等水生植物一年的分解量只有其生物量的20%左右^[34];在从植物残体转化成溶解有机碳的过程中往往需要碎食者、真菌等更多地生物等参与其中;转化形成溶解有机碳的组成中往往会有相当部分不宜被微生物分解利用的组分,例如腐殖酸等^[1],

而浮游藻类在自然水体中则可以较快地转化成溶解有机碳,其中的大部分是易生物降解的,并进一步被微生物等利用形成二氧化碳或者甲烷等终端产物^[2],有些溶解有机碳也可以被浮游藻类等直接利用,从而重新参与湖泊水体中的物质与能量循环。总体上,以浮游藻类形式固定的有机碳的循环速率较快,根据高光等在太湖的研究发现,夏季水温在 30 °C–35 °C 情况下,以微囊藻水华为核心组成的有机集聚体的矿化过程只有 10 h 左右。这种结构和组成上的差异往往导致它们在湖泊生态系统中的分解过程、中间产物、循环的速率等上面发生显著变化,并产生不同的生态学效应。

3.3 在不同稳定态的浅水湖泊生态系统中有有机碳的矿化途径和最终产物有较大变化

在浅水湖泊中,随着富营养化的加剧,当浮游藻类异常增殖形成水华,水体中生物性颗粒有机碳含量显著增加,活动性的生物碳库储量增大,但是甲烷矿化却有可能成为藻源性有机碳矿化的主要途径。湖泊环境中有机物的厌氧分解是甲烷产生的物质基础,而湖泊环境中溶氧条件是决定有机物分解途径和产物生成的主导因素。频繁暴发的藻类水华,极易造成局部湖区出现缺氧甚至厌氧条件。首先,藻类水华的遮蔽作用极易造成水-沉积物界面形成缺氧的分解环境。浅水湖泊的水-沉积物界面被认为是有机碳汇集场所,而且研究显示水-沉积物界面的呼吸作用一般占到湖泊总呼吸量的 50% 以上^[35]。然而,该界面处的分解强度取决于有机物含量、含氧量、温度和电子供体种类等条件。因此,水华覆盖的区域,水-沉积物界面的呼吸分解作用增强。其次,藻类水华暴发后在水面堆积,也将导致覆盖层下方水柱中溶氧迅速耗尽,出现水体缺氧的环境条件^[36–39]。再次,水华容易被湖滨岸带的挺水植物丛捕获,而且很难再被释放出来,可能更加剧了

岸带浅水区甲烷的释放量^[40]。藻类水华形成后,在上浮、漂移和堆积过程中,不仅容易造成湖体局部区域的缺氧(环境条件),而且由于藻类富含有机质(物质基础),更进一步增加了甲烷释放的风险。水华暴发后,藻源性有机碳在多位点的厌氧分解,将极大的增加湖泊原有温室气体甲烷的释放量^[40]。

而在以高等水生植物为主的浅水湖泊生态系统中,以水生植物为载体的有机碳最终可能以沉积输出为主,二氧化碳矿化过程为辅,直接的甲烷矿化的比例则可能很低。根据李文朝等在滇池、星云湖和太湖的研究,高等水生植物通过有机质分解和微生物矿化的生物量较低,大量的水生植物如果不通过人工收割作为湖区池塘养殖的饲料,绝大部分将沉积在湖底^[34],最终作为泥炭等埋藏在湖底。但是这些埋藏的有机质如何在微生物的作用下进一步的发生转化则不得而知。最近, Bastviken 等通过观测发现,在一定的条件下这些埋藏的物质还是有可能进一步转化成甲烷等温室气体释放到大气中^[4]。

3.4 在不同稳定态的浅水湖泊生态系统中参与有机质分解的微生物群落(浮游细菌和底栖细菌)组成可能不尽相同

众所周知微生物是参与有机物质分解的主要生物类群,异养细菌是湖泊生态系统中的主要分解者,主要包括浮游和附生细菌等,有研究表明随着蓝藻水华的发展,浮游和附生细菌的数量和结构发生着剧烈的变化,显示它们与蓝藻水华之间具有密切的关系^[41–43]。大存量的蓝藻水华生物量为异养细菌的生长提供了丰富有机碳源,前期研究显示蓝藻水华群体作为载体也可能有助于许多病原微生物的滋生,而在微囊藻占优势的湖泊中放线菌门的浮游细菌往往具有数量上的优势^[37]。在以水生高等植物为主体的湖泊生态系统中其浮游细菌等微生物的结构与浮游藻类等占

优势的湖泊(湖区)显著不同^[44], 在高等水生植物为主的湖泊中, 属于 Beta 变形菌门的细菌占有优势^[45], 不同类型的水生高等植物其伴生的细菌群落结构也有所不同^[46], 这种结构上的差异表明在不同稳定态的浅水湖泊生态系统中参与有机质分解的浮游细菌群落组成不同。Xing 等在研究微囊藻生物物质于厌氧状态下的转化过程时发现了大量的新的未知梭菌类群参与其中^[36], 显示针对不同来源的有机物质, 其分解参与的细菌等组成可能会有较大变化。

湖泊稳态型(草型与藻型)的转化也可能使湖泊底栖细菌发生变化。底栖细菌是影响沉积物中活性化学反应的主要因素之一^[47]。沉积物中多种固体矿物的溶解与形成均与底栖细菌的代谢有关。底栖细菌是水体沉积物中最大的异养生产力^[48], 底栖细菌生长所需碳源要远远大于沉积物中所含的有机碳, 浮游藻类及大型植物也成为底栖细菌碳源的重要部分, 其数量和质量是影响底栖群落结构和代谢的重要因素之一^[49], Van Duyl 和 Kop (1994)^[50]曾经提出温度和碳源是底栖细菌群落变化的最重要的因素。湖泊草型和藻型之间的稳态转换极有可能导致沉降到沉积物表面的有机颗粒数量与质量的变化, 并可能引起底栖群落结构和代谢功能的改变。

Jones 等(2003)^[51]通过同位素示踪, 直接证明了底栖细菌可利用大型沉水植物的碳源进行代谢。草型湖区中, 藻类碳源相对较少, 死亡的根、茎、叶以及根分泌物构成了底栖细菌的碳源^[52]。一般认为在沉水植物占优势的水域, 底栖微生物过程与沉水植物生产力相偶联。Boschker 等(1999)^[53]的研究表明, 沉水植物碳源对底栖细菌的影响取决于藻类碳源的数量: 在藻类沉降速度快的地方, 藻类碳源成为细菌的主要碳源, 底栖细菌与沉水植物相关性较小; 而沉水植物优势区域, 底栖细菌与沉水植物有很高相关性。有研究

表明, 在浮游藻类占优势的湖泊, 藻类碎屑大量迅速的沉积成为底栖系统的主要有机物(碳)来源, 蓝藻碳源的输入能即时激活底栖细菌的活性, 提高其异养生产力^[54]。Franco 等(2007)^[55]的研究进一步证明, 浮游藻类碳源的堆积不仅仅造成其细菌生物量的变化, 还将带来细菌种群结构的变化。不同的细菌群落对不同类型的有机碳来源的利用效率和机制可能会有所不同。

3.5 在不同稳定态的浅水湖泊生态系统中湖泊环境条件发生重大变化, 一些环境因素的变化会对有机质的循环过程产生重大影响

随着湖泊富营养化的加剧, 在以浮游藻类占优势的浊水型系统中, 湖泊中的溶解氧会发生剧烈的变化, 尽管光照条件下的藻类光合可以保持水体中有较高的溶解氧含量, 但是在夜间强烈呼吸作用会导致近沉积物水域的缺氧区^[56]; 在大型浅水湖泊中, 在风场和流场的作用下藻类或者藻类水华往往可以在局部区域堆集, 在这些富含藻类有机质的区域往往水体的呼吸作用大于光合作用, 水体特别容易形成缺氧^[36]; 而在水生高等植物占优势的湖泊系统中, 水体中或者表层沉积物中的溶解氧浓度较高, 很少出现缺氧的环境条件。众所周知, 氧的胁迫是影响微生物的功能基因表达的重要因素之一, 水体中氧的剧烈变化, 势必对参与有机质分解的微生物的功能产生重要影响, 这进而会影响相应的微生物地球化学过程。

不同稳定态系统中的另外一个可能影响微生物碳循环过程的因子是水体中的 pH 变化, 在以浮游藻类占优势的浊水型系统中, 水体中的 pH 呈现强烈的变化, 其变化的幅度一般在 7-11 之间, 在缺氧的藻类堆集分解区域 pH 甚至可以降到 6.5 左右^[36], 而在草型为主的清水型系统中, pH 变化幅度较小, 总体上在 8-9 之间, pH 的强烈变化也容易对微生物产生胁迫, 影响微生物功能

基因表达, 因此有可能对有机物分解和转化过程产生重要影响。

在不同稳定态的浅水湖泊生态系统中水下光照强度和光谱的组成具有显著差别^[57], 在富营养化湖泊中藻类尤其是蓝藻的急剧生长往往导致水华的形成, 水体透明度显著下降, 水下的光照强度很低; 而在高等水生植物为主的清水态系统中, 水体透明度较高, 在浅水湖泊中, 多数光可以透射到水底层。光是促进水体中有机碳特别是溶解有机碳的转化的重要因素, 许多溶解有机碳首先经由光催化降解, 再进一步被微生物分解转化^[2], 其中的紫外光影响较为强烈, 不同稳定态的浅水湖泊生态系统中水下光场的变化极有可能是影响湖泊中有机碳分解转化的另外一个重要因素。而在高原或者高纬度地区具有较高的紫外辐射强度, 因此水下光场的变化对有机碳的分解和微生物利用的影响在高原和高纬度湖泊将更加深远^[57]。

4 新技术的应用将有助于进一步揭示湖泊中复杂的微生物结构及其在复杂有机碳转换过程中的作用及其机制

藻/草源性有机碳的分解和转化是有多种微生物参与的有机碳转化的复杂反应过程, 需要引入先进的研究手段。传统的基于原核微生物 16S rRNA 基因的分子指纹图谱如 PCR-DGGE, PCR-TRFLP 和克隆与测序分析只能获得微生物群落动态变化和种类组成的信息, 无法得到分解过程中关键微生物功能群信息^[58]。稳定同位素探针技术, 是利用稳定同位素示踪复杂环境中的微生物核酸 DNA/RNA, 可以实现在分子水平上鉴定生态系统重要过程的微生物驱动者^[59-61]。将稳定同位素核酸探针技术与目前已有的分子指纹图谱技术相结合, 可以为深入研究湖泊微生物生

物多样性、生理生化过程及机理提供有力的技术保障。而且, 通过被同位素标记化合物的分析, 还可以开展代谢过程物质化学计量研究, 估算藻/草源性有机碳转化成温室气体的效率和释放通量^[62-64]。将稳定同位素核酸探针技术和高通量的测序技术相结合, 可以较好地揭示在藻/草源性有机碳的分解和转化的不同阶段有哪些微生物参与, 也可以了解这些微生物之间的营养关系^[61]。

5 研究展望

湖泊草/藻稳态转化将影响湖泊中微生物碳循环, 并产生显著的湖泊生态环境效应, 首先是不同来源(藻源和高等水生植物源)有机质的分解产物和速率及参与的微生物群落结构不同; 其次是环境条件的变化会影响有机质分解过程及其与关键微生物群落的偶联关系; 最后是湖泊生态系统向草型向藻型的稳态转换会最终导致湖泊的碳汇功能减弱。但是, 在不同稳定态系统转换过程中, 这些有机质的分解过程、中间产物、产生的途径、参与的微生物群落结构及其营养关系以及相应的环境调控机理尚不清楚, 迫切需要进一步了解: (1) 湖泊稳态转换下不同来源(草/藻来源)有机质降解过程中产物、分解速率和循环过程; (2) 湖泊稳态转换下不同来源(草/藻来源)有机质降解过程中关键微生物群落结构及其与有机质降解偶联关系; (3) 湖泊稳态转换下环境因子变化对关键微生物群落结构和功能的影响; (4) 微生物碳在微食物环与经典食物网之间的传递途径、效率和机制; (5) 湖泊的稳态转换是否导致湖泊的碳汇功能发生变化。总体上, 围绕湖泊稳态转化情况下的有机碳来源(草/藻来源)以及湖泊环境因子的变化对有机碳分解、循环过程和相应的微生物学机制的影响, 开展深入的比较研究, 揭示湖泊稳态转化导致的湖泊微生物碳循环过程的变化及其机制, 深入了解湖泊生态系统中

碳等元素循环的微生物驱动过程与机制, 进而加深了解湖泊稳态转换的生态环境效应。

参考文献

- [1] Wetzel RG. Limnology-Lake and River Ecosystems[M]. 3rd ed. California: Academic, 2001.
- [2] Tranvik LJ, Downing JA, Cotner JB, et al. Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate[J]. Limnology and Oceanography, 2009, 54(6_part_2): 2298–2314.
- [3] Bastviken D, Cole JJ, Pace, ML, et al. Fates of methane from different lake habitats: connecting whole lake budgets and CH₄ emissions[J]. Journal of Geophysical Research, 2008, 113: G02024.
- [4] Bastviken D, Tranvik LJ, Downing JA, et al. Freshwater methane emissions offset the continental carbon sink[J]. Science, 2011, 331(6013): 50.
- [5] Zwart G, Crump BC, Kamst-van Agterveld MP, et al. Typical freshwater bacteria: an analysis of available 16S rRNA gene sequences from plankton of lakes and rivers[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2002, 28(2): 141–155.
- [6] Schwarz JI, Eckert W, Conrad R. Community structure of *Archaea* and *Bacteria* in a profundal lake sediment Lake Kinneret (Israel)[J]. Systematic and Applied Microbiology, 2007, 30(3): 239–254.
- [7] Tranvik LJ. Bacterioplankton growth on fractions of dissolved organic carbon of different molecular weights from humic and clear waters[J]. Applied and Environmental Microbiology, 1990, 56(6): 1672–1677.
- [8] Findlay S. Stream microbial ecology[J]. Journal of the North American Benthological Society, 2010, 29(1): 170–181.
- [9] Amon RMW, Benner R. Bacterial utilization of different size classes of dissolved organic matter[J]. Limnology and Oceanography, 1996, 41(1): 41–51.
- [10] Leff LG, Meyer JL. Biological availability of dissolved organic carbon along the Ogeechee River[J]. Limnology and Oceanography, 1991, 36(2): 315–323.
- [11] Cottrell MT, Kirchman DL. Natural assemblages of marine proteobacteria and members of the *Cytophaga-Flavobacter* cluster consuming low- and high-molecular-weight dissolved organic matter[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2000, 66(4): 1692–1697.
- [12] Søndergaard M, Middelboe M. A cross-system analysis of labile dissolved organic carbon[J]. Marine Ecology Progress Series, 1995, 118: 283–294.
- [13] Myklestad S. Dissolved organic carbon from phytoplankton[J]. Marine Chemistry, 2000, 5: 111–148.
- [14] Passow U, De La Rocha CL, Arnosti C, et al. Microbial dynamics in autotrophic and heterotrophic seawater mesocosms. I. Effect of phytoplankton on the microbial loop[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2007, 49(2): 109–121.
- [15] Rink B, Seeberger S, Martens T, et al. Effects of phytoplankton bloom in a coastal ecosystem on the composition of bacterial communities[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2007, 48(1): 47–60.
- [16] Crump BC, Baross JA, Simenstad CA. Dominance of particle-attached bacteria in the Columbia River estuary, USA[J]. Aquatic Microbial Ecology, 1998, 14(1): 7–18.
- [17] Riemann L, Steward GF, Azam F. Dynamics of bacterial community composition and activity during a mesocosm diatom bloom[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2000, 66(2): 578–587.
- [18] Luef B, Aspörsberger F, Hein T, et al. Impact of hydrology on free-living and particle-associated microorganisms in a river floodplain system (Danube, Austria)[J]. Freshwater Biology, 2007, 52(6): 1043–1057.
- [19] Lennon JT, Pfaff LE. Source and supply of terrestrial organic matter affects aquatic microbial metabolism[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2005, 39(2): 107–119.
- [20] Besemer K, Moeseneder MM, Arrieta JM, et al. Complexity of bacterial communities in a river-floodplain system (Danube, Austria)[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2005, 71(2): 609–620.
- [21] De Wever A, Muylaert K, Van der Gucht K, et al. Bacterial community composition in Lake Tanganyika: vertical and horizontal

- heterogeneity[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2005, 71(9): 5029–5037.
- [22] Apple JK, Del Giorgio PA, Kemp WM. Temperature regulation of bacterial production, respiration, and growth efficiency in a temperate salt-marsh estuary[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2006, 43(3): 243–254.
- [23] Kan JJ, Wang K, Chen F. Temporal variation and detection limit of an estuarine bacterioplankton community analyzed by denaturing gradient gel electrophoresis (DGGE)[J]. Aquatic Microbial Ecology, 2006, 42(1): 7–18.
- [24] Rubin MA, Leff LG. Nutrients and other abiotic factors affecting bacterial communities in an Ohio River (USA)[J]. Microbial Ecology, 2007, 54(2): 374–383.
- [25] Fouilland E, Mostajir B. Revisited phytoplanktonic carbon dependency of heterotrophic bacteria in freshwaters, transitional, coastal and oceanic waters[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2010, 73(3): 419–429.
- [26] Berggren M, Ström L, Laudon H, et al. Lake secondary production fueled by rapid transfer of low molecular weight organic carbon from terrestrial sources to aquatic consumers[J]. Ecology Letters, 2010, 13(7): 870–880.
- [27] Lu YH, Conrad R. *In situ* stable isotope probing of methanogenic archaea in the rice rhizosphere[J]. Science, 2005, 309(5737): 1088–1090.
- [28] Azam F, Fenchel T, Field JG, et al. The ecological role of water-column microbes in the Sea[J]. Marine Ecology Progress Series, 1983, 10: 257–263.
- [29] Scheffer M. Alternative equilibria in shallow lakes[J]. Trends in Ecology and Evolution, 1993, 8(8): 275–279.
- [30] Scheffer M, Carpenter S, Foley J, et al. Catastrophic shifts in ecosystems[J]. Nature, 2001, 413(6856): 591–596.
- [31] Chen Y, Qin B, Teubner K, et al. Long-term dynamics of phytoplankton assemblages: *Microcystis*-domination in Lake Taihu, a large shallow lake in China[J]. Journal of Plankton Research, 2003, 25(4): 445–453.
- [32] Dokulil MT, Teubner K. Cyanobacterial dominance in lakes[J]. Hydrobiologia, 2000, 438(1/3): 1–12.
- [33] Paerl HW, Huisman J. Blooms like it hot[J]. Science, 2008, 320(5872): 57–58.
- [34] 李文朝, 陈开宁, 吴庆龙, 等. 东太湖水生植物生物质腐烂分解试验[J]. 湖泊科学, 2001, 13(4): 331–336.
- [35] Richey JE, Wissmar RC, Devol AH, et al. Carbon flow in four lake ecosystems: a structural approach[J]. Science. 1978, 202(4373): 1183–1186.
- [36] Xing P, Guo L, Tian W, et al. Novel *Clostridium* populations involved in the anaerobic degradation of *Microcystis* blooms[J]. The ISME Journal, 2011, 5(5): 792–800.
- [37] Li HB, Xing P, Chen MJ, et al. Short-term bacterial community composition dynamics in response to accumulation and breakdown of *Microcystis* blooms[J]. Water Research, 2011, 45(4): 1702–1710.
- [38] Li HB, Xing P, Wu QL. Characterization of the bacterial community composition in a hypoxic zone induced by *Microcystis* blooms in Lake Taihu, China[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2012, 79(3): 773–784.
- [39] Li HB, Xing P, Wu QL. The high resilience of the bacterioplankton community in the face of a catastrophic disturbance by a heavy *Microcystis* bloom[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2012, 82(1): 192–201.
- [40] Wang HJ, Lu JW, Wang WD, et al. Methane fluxes from the littoral zone of hypereutrophic Taihu Lake, China[J]. Journal of Geophysical Research, 2006, 111: D17109.
- [41] Worm J, Søndergaard M. Dynamics of heterotrophic bacteria attached to *Microcystis* spp. (Cyanobacteria)[J]. Aquatic Microbial Ecology, 1998, 14(1): 19–28.
- [42] Wu QL, Chen YW, Xu KD, et al. Intra-habitat heterogeneity of microbial food web structure under the regime of eutrophication and sediment resuspension in the large subtropical shallow Lake Taihu, China[J]. Hydrobiologia, 2007, 581(1): 241–254.
- [43] 邢鹏, 孔繁翔, 曹焕生, 等. 太湖浮游细菌与春末浮游藻类群落结构演替的相关分析[J]. 生态学报, 2007, 27(5): 1696–1702.
- [44] Wu QL, Zwart G, Wu JF, et al. Submersed macrophytes play a key role in structuring

- bacterioplankton community composition in the large, shallow, subtropical Taihu Lake, China[J]. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(11): 2765–2774.
- [45] 边园琦, 邢鹏, 李化炳, 等. 贫营养湖泊花神湖和紫霞湖浮游细菌群落结构分析[J]. *生态科学*, 2010, 29(2): 109–115.
- [46] Zeng J, Bian YQ, Xing P, et al. Macrophyte species drive the variation of bacterioplankton community composition in a shallow freshwater lake[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78(1): 177–184.
- [47] Nealson KH. Sediment bacteria: who's there, what are they doing, and what's new?[J]. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 1997, 25: 403–434.
- [48] Kemp F P. Bacterivory by benthic ciliates: significance as a carbon source and impact on sediment bacteria[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1988, 49(10): 163–169.
- [49] Boschker HTS, Kromkamp JC, Middelburg JJ. Biomarker and Carbon Isotopic Constraints on Bacterial and Algal Community Structure and Functioning in a turbid, tidal estuary[J]. *Limnology and Oceanography*, 2005, 50(1): 70–80.
- [50] van Duyl FC, Kop AJ. Bacterial production in North Sea sediments: clues to seasonal and spatial variations[J]. *Marine Biology*, 1994, 120(2): 323–337.
- [51] Jones WB, Cifuentes LA, Kadly JE. Stable carbon isotope evidence for coupling between sedimentary bacteria and seagrasses in a sub-tropical lagoon[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 255: 15–25.
- [52] Kaldy JE, Eldridge PM, Cifuentes LA, et al. Utilization of DOC from seagrass rhizomes by sediment bacteria: ^{13}C -tracer experiments and modeling[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, 317: 41–45.
- [53] Boschker HTS, de Brouwer JFC, Cappenberg TE. The contribution of macrophyte-derived organic matter to microbial biomass in salt-marsh sediments: stable carbon isotope analysis of microbial biomarkers[J]. *Limnology and Oceanography*, 1999, 44(2): 309–319.
- [54] Graf G, Barnes M, Ansell AD, et al. Benthic-pelagic coupling-a benthic view[J]. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 1992, 30: 149–190.
- [55] Franco MA, Mesell MDE, Diallo MD, et al. Effect of phytoplankton bloom deposition on benthic bacterial communities in two contrasting sediments in the southern North Sea[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2007, 49(3): 233–241.
- [56] 高光. 国家重点基础研究973计划课题. 蓝藻水华暴发对湖泊生源要素循环的影响及其生态环境效应结题报告[R], 2012年11月.
- [57] Zhang YL, Qin BQ. Variations in spectral slope in Lake Taihu, a large subtropical shallow lake in China[J]. *Journal of Great Lakes Research*, 2007, 33(2): 483–496.
- [58] 贺纪正, 张丽梅, 沈菊培, 等. 宏基因组学 (Metagenomics) 的研究现状和发展趋势[J]. *环境科学学报*, 2008, 28(2): 209–218.
- [59] Lu YH, Lueders T, Friedrich MW, et al. Detecting active methanogenic populations on rice roots using stable isotope probing[J]. *Environmental Microbiology*, 2005, 7(3): 326–336.
- [60] Lu YH, Rosencrantz D, Liesack W, et al. Structure and activity of bacterial community inhabiting rice roots and the rhizosphere[J]. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(8): 1351–1360.
- [61] Xia WW, Zhang CX, Zeng XW, et al. Autotrophic growth of nitrifying community in an agricultural soil[J]. *The ISME Journal*, 2011, 5(7): 1226–1236.
- [62] Conrad R, Chan OC, Claus P, et al. Characterization of methanogenic Archaea and stable isotope fractionation during methane production in the profundal sediment of an oligotrophic lake (Lake Stechlin, Germany)[J]. *Limnology and Oceanography*, 2007, 52(4): 1393–1406.
- [63] Conrad R, Claus P, Casper P. Characterization of stable isotope fractionation during methane production in the sediment of a eutrophic lake, Lake Dagow, Germany[J]. *Limnology and Oceanography*, 2009, 54(2): 457–471.
- [64] Conrad R, Claus P, Casper P. Stable isotope fractionation during the methanogenic degradation of organic matter in the sediment of an acidic bog lake, Lake Grosse Fuchskuhle[J]. *Limnology and Oceanography*, 2010, 55(5): 1932–1942.