J. Lake Sci.(湖泊科学), 2027, 39(1):000-000
DOI 10.18307/2027.0111
©2027 *by Journal of Lake Sciences*

青藏高原湖泊热力结构和盐度分层对浮游植物生物量垂直分布的影响*

易文斌[1,2]，拉珠[1,2,3]，罗伟[1,2]，甘红敏[1,2]，欧美香[1,2]，刘一德[1,2]，巴桑[1,2,3]
（1:西藏大学青藏高原生物多样性与生态环境保护教育部重点实验室，拉萨 850000）
（2:西藏大学生态环境学院，拉萨 850000）
（3:西藏大学麦地卡自治区级湿地生态系统定位观测研究站 那曲 852000）

摘 要：青藏高原湖泊受气候变化影响极大，其快速变暖导致的湖泊扩张与盐度下降，正改变着湖泊内部的物理环境，进而影响其生态过程。然而，目前对高原湖泊浮游植物生物量垂向分布在热力分层期与混合期的差异特征认识仍不充分。本研究利用2024—2025 年高原 10 个大型湖泊在热力分层期和混合期的综合观测数据，结合历史高分辨率、连续的湖水温度廓线，分析了浮游植物生物量（以叶绿素 a 为表征）在热力分层期与混合期的特征差异，探讨了热力稳定性与盐度梯度驱动的密度屏障对叶绿素 a 时空位移的调控机制。结果表明：湖泊热力结构变化主导叶绿素 a 垂向分异，并且大部分湖泊热力混合期的叶绿素 a 浓度显著低于热力分层期。在热力分层期，巴木错、色林错和扎日南木错湖泊叶绿素 a 垂向呈现典型的深层叶绿素最大值（Deep Chlorophyll Maximum, DCM）现象（巴木错叶绿素 a 峰值浓度在 2024 年和 2025 年分别为 6.15 μg/L 和 4.10 μg/L；2024 年扎日南木错叶绿素 a 峰值浓度为 7.10 μg/L；2024 年色林错叶绿素 a 峰值浓度为 3.97 μg/L），即表层浓度较低，随深度增加在温跃层形成显著突出峰并达到最大值，之后在深水层逐渐降低；而不是所有大湖都遵循该规律，例如佩枯错和当惹雍错虽然存在热力分层现象，但是其中的叶绿素 a 浓度垂向分布上不存在显著差异。而在热力混合期，湖泊中叶绿素 a 浓度垂向分布均处于均匀分布状态，而且整体叶绿素 a 浓度均处于较低水平（2025 年扎日南木错混合期叶绿素 a 浓度最大值为 2.61μg/L，色林错混合期叶绿素 a 浓度最大值为 2.40μg/L）。此外，达则错下层（20 m 以下）的高盐度水体形成了稳定的盐度跃层，致使湖泊常年维持密度分层状态。这一独特的物理结构使其叶绿素 a 垂向分布模式显著异于其他仅受热力分层控制的湖泊。本研究结果表明，热力结构变化控制着高原湖泊叶绿素 a 的垂向分布模式，而达则错稳定的盐度分层则可形成常年有效的物理屏障，主导其独特的垂向分布格局，因此湖泊热力分层和高盐度共同决定高原湖泊浮游植物生物量垂直分布特征。
关键词：青藏高原，湖泊热力结构，盐度，叶绿素 a。

Effects of thermal structure and salinity stratification on the vertical distribution of phytoplankton biomass in Qinghai-Tibet Plateau lakes

Yi Wenbin[1,2], La Zhu[1,2,3]**, Luo Wei[1,2], Gan Hongmin[1,2], Ou Meixiang[1,2], Liu Yide[1,2] & Ba Sang[1,2,3]
(1: Key Laboratory of Biodiversity and Ecological Conservation on the Qinghai-Tibet Plateau, Ministry of Education, Tibet University, Lhasa 850000, P.R.China)
(2: School of Ecology and Environment, Tibet University, Lhasa 850000, P.R. China)
(3: Metika Autonomous Prefecture-level Wetland Ecosystem Positioning Observation and Research Station, Tibet University, Nagqu

* 2026-03-30 收稿；2026-04-29 收修改稿；2026-05-08 录用。
国家自然科学基金项目（42271149）、西藏自治区自然科学基金重点项目（XZ202201ZR0046G）、2025 年度中央支持地方高校改革发展专项资金项目(XMK25-000842)、西藏自治区高层次青年人才项目和西藏大学生态环境学院研究生“生态学创新创业”项目（2025-CX-S020）联合资助。
** 通信作者；E-mail：lazhu@utibet.edu.cn。

852000, P.R.China)

Abstract: Lakes on the Qinghai-Tibet Plateau are significantly affected by climate change. Rapid warming-induced lake expansion and salinity decline are altering the physical environment within lakes, which in turn affects their ecological processes. However, the differences in the vertical distribution of phytoplankton biomass between the thermal stratification period and the mixing period in plateau lakes remain incompletely understood. Based on comprehensive observational data from 10 large plateau lakes during the thermal stratification and mixing periods from 2024 to 2025, combined with historical high-resolution and continuous lake water temperature profiles, this study analyzed the differences in phytoplankton biomass (represented by chlorophyll a) between the two periods and discussed the regulatory mechanisms of thermal stability and density barriers driven by salinity gradients on the spatiotemporal variation of chlorophyll a. The results showed that changes in the lake thermal structure dominated the vertical differentiation of chlorophyll a, and the chlorophyll a concentration in most lakes during the thermal mixing period was significantly lower than that during the thermal stratification period. During the thermal stratification period, chlorophyll a in Bamu Co, Selin Co, and Zhari Namco exhibited a typical deep chlorophyll maximum (DCM) phenomenon in the vertical direction (the peak chlorophyll-a concentration in Bamu Co were 6.15 μg/L and 4.10 μg/L in 2024 and 2025, respectively; the peak chlorophyll a concentration in Zhari Namco was 7.10 μg/L in 2024; the peak chlorophyll a concentration in Selin Co was 3.97 μg/L in 2024). Specifically, the surface concentration was low, a significant peak formed in the thermocline with increasing depth and reached the maximum value, and then gradually decreased in the deep water layer. Not all lakes followed this pattern; for example, although Peiku Co and Tangra Yumco exhibited thermal stratification, there was no significant difference in the vertical distribution of chlorophyll a concentration. During the thermal mixing period, the vertical distribution of chlorophyll a concentration in the lakes was uniformly distributed, and the overall chlorophyll a concentration was at a low level (the maximum chlorophyll a concentration in Zhari Namco during the mixing period in 2025 was 2.61 μg/L, and that in Selin Co was 2.40 μg/L). In addition, the high-salinity water in the lower layer (below 20 m) of Dagze Co formed a stable salinity thermocline, resulting in the lake maintaining a state of density stratification throughout the year. This unique physical structure makes the vertical distribution pattern of chlorophyll a significantly different from that of other lakes controlled solely by thermal stratification. The results of this study indicate that changes in the thermal structure control the vertical distribution pattern of chlorophyll a in plateau lakes, while the stable salinity stratification in Dagze Co can form a perennial effective physical barrier and dominate its unique vertical distribution pattern. Therefore, the vertical distribution characteristics of phytoplankton biomass in plateau lakes are determined by lake thermal stratification and high salinity.

Keywords: Tibetan Plateau; lake thermal structure; salinity; chlorophyll-a.

青藏高原被称为地球第三极，平均海拔超过 4000m，因其上存在着数千个湖泊，为亚洲多个主要河流的发源地，还被称为“亚洲水塔”[1]。近年来，青藏高原的变暖速度是全球平均速度的两倍[2]。因气候变暖的原因，青藏高原上的湖泊水量和温度都受到了较大的影响，青藏高原大于 1km^2 的湖泊总面积在 1976 年至 1995 年间相对稳定，其面积约为 4 万 km^2，但在 1995 年后，湖泊面积迅速增加，到 2022 年青藏高原上大于 1km^2 的湖泊总面积已大于 5 万 km^2[3] 。在预测的未来不同情景下，青藏高原湖泊面积均仍呈现增加趋势[5]。气候变暖不仅会导致青藏高原湖泊面积扩张和水位的上涨，还会对湖泊内部的热力结构和混合模式产生影响[7]，物理环境的改变会对其中的生物存在较大的影响，尤其是对环境因子变化特别敏感浮游植物[8]。

湖泊热力分层是指湖泊水体因温度差异而形成的垂直分层现象，这种分层结构通常包括三个主要层次：混合层、温跃层和滞水层[9]。夏季，太阳辐射的不均匀加热使表层水温升高，风力驱动使上层几米至几十米水体混合均匀，形成温度均一的混合层（epilimnion）；其下方为温度迅速变化的温跃层（thermocline）；底层则为均匀的冷水区域，称为滞水层（hypolimnion）。根据热力分层特征，湖泊可分为双季对流混合湖、完全对流湖和不完全对流湖等类型[10]。对于青藏高原湖泊而言，其热力分层过程具有鲜明的高原特色：冬季冰盖的形成与消融主导着独特的冰下逆分层-春季混合过程；近年来气候变暖导致的热力分层期延长、冰期缩短等物候变化尤为显著；约占 80%的咸水湖使得盐度成为影响密度分层不可忽视的因子。青藏高原

上的大部分湖泊（如纳木错、色林错和扎日南木错等）经历冬季结冰，属于双季对流混合湖泊[11]。双季对流混合湖存在明显的季节特征，即湖泊通常在每年 6 月至 10 月期间形成明显的热力分层，而 11 月到结冰之前则整体处于完全混合状态，而在冬季结冰期湖泊内存在微弱的逆分层现象即下层水体的温度高于上层水体[10]。青藏高原上湖泊热力分层存在显著的季节差异主要受到区域气候因子的调控，春末夏初随着气温回升和太阳辐射增强使得湖泊表面开始增温，同时风速下降，使得湖泊进入湖泊热力分层期并加强热力分层稳定性；进入秋季后气温逐渐下降，风速增加，使得湖泊混合层深度增加直至整个湖泊处于完全混合，进入混合期；在冬季时由于部分湖泊表面出现冰盖，湖泊内部水体呈现上冷下热的微弱逆分层。近年来，受气候变化的影响，北半球大部分湖泊从冬季连续的冰盖期变为间歇性冰盖期，而青藏高原北部湖泊冬季冰盖期延长，南部湖泊冬季冰盖持续时间减少甚至消失[16]，这些变化对高原湖泊生态系统产生显著影响。

此外，青藏高原上的湖泊 80%以上是咸水湖，而盐度已被广泛认为是影响湖泊浮游生物群落的最重要的环境因素之一[18]。但是随着气候变暖导致的湖泊扩张，使得青藏高原上湖泊盐度普遍下降，例如，色林错、扎日南木错、当惹雍错和纳木错等湖泊在 1970 年到 2010 年湖泊盐度分别从 18.86、12.39、18.49、1.17g/L 下降到 7.81、9.4、7.81、0.91g/L[23] 本研究涉及的 10 个湖泊根据水文与热力特征可分为以下几类：按盐度分类，大多数为咸水湖，仅羊卓雍错和纳木错盐度较低，羊卓雍错为淡水湖，而纳木错为微咸湖（盐度约 0.91 g/L）；其余色林错、扎日南木错和当惹雍错等湖泊近年来因湖泊扩张盐度显著下降（2010 年分别为 7.81、9.4、7.81 g/L，较 1970 年代降幅超过 50%）但仍为微咸湖[23]。按热力类型分类，纳木错、色林错、扎日南木错、班公湖、巴木错、当惹雍错、佩枯错、拉昂错、空母错和羊卓雍错均为典型的双季对流混合湖；达则错因下层（20 m 以下）水体存在显著盐度梯度，形成常年稳定的密度跃层，属于半对流混合型湖泊。这一多样化的湖泊类型组合，为对比不同分层机制下浮游植物生物量分布差异提供了理想的研究平台。已有研究表明，随着青藏高原湖泊的扩张以及盐度的下降，高原北部的湖泊内藻类生物量自 2000 年之后已显著增加[19]。

尽管已有研究证实青藏高原湖泊扩张及盐度下降可促进湖泊整体藻类生物量增长，但以下两个关键问题仍缺乏系统认知。其一，在以热力分层为主导物理过程的高原湖泊中，叶绿素 a 浓度在不同热力结构下的垂向分布模式及其浓度差异尚不清楚。研究表明，稳定的热力分层结构通过调控真光层深度与营养盐垂向输送等过程，深刻影响叶绿素 a 的垂向分布格局，但这一机制在青藏高原湖泊中是否普遍适用、存在哪些例外，仍有待系统验证。其二，热力分层与盐度分层的相对作用尚未厘清。青藏高原约 80%的湖泊为咸水湖，高盐度可能通过改变水体密度结构，使分层形式复杂化。例如，达则错因存在显著的垂向盐度梯度而被归类为半对流型湖泊，其常年稳定的盐度跃层可能形成与典型热力分层湖截然不同的物理环境。在此类特殊物理背景下，盐度分层是否可取代热力分层成为控制浮游植物垂向分布的首要因子？目前尚缺乏针对不同分层物理背景下叶绿素 a 垂向格局的系统比较与机制解析。为此，本文旨在研究青藏高原湖泊叶绿素 a 的垂向分布特征，在厘清热力分层主导的普遍模式基础上，进一步辨析由盐度驱动的特殊分层案例，揭示不同热力状态下高原湖泊浮游植物的垂向分布格局及其主控因子。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况与采样点设置

研究区域位于中国西部的青藏高原，重点关注该地区的主要大型湖泊：纳木错、色林错、当惹雍错、羊卓雍错、佩枯错、班公湖、扎日南木错、拉昂错、达则错和巴木错（图 1）。这些湖泊位于青藏高原的核心地带，海拔在 4,000 米以上，夏季有明显的热力分层出现，大部分湖泊冬季结冰，具有显著的地理和生态重要性，是研究高原湖泊生态环境的重要对象。本研究于 2024 年 9-10 月和 2025 年 9-11 月期间开展野外采样考察，本研究共在 10 个湖泊各设置 1 个采样点，采集剖面多参数水质仪数据以及 3 到 5 个深度的水样，具体采样点位见（图 1）。

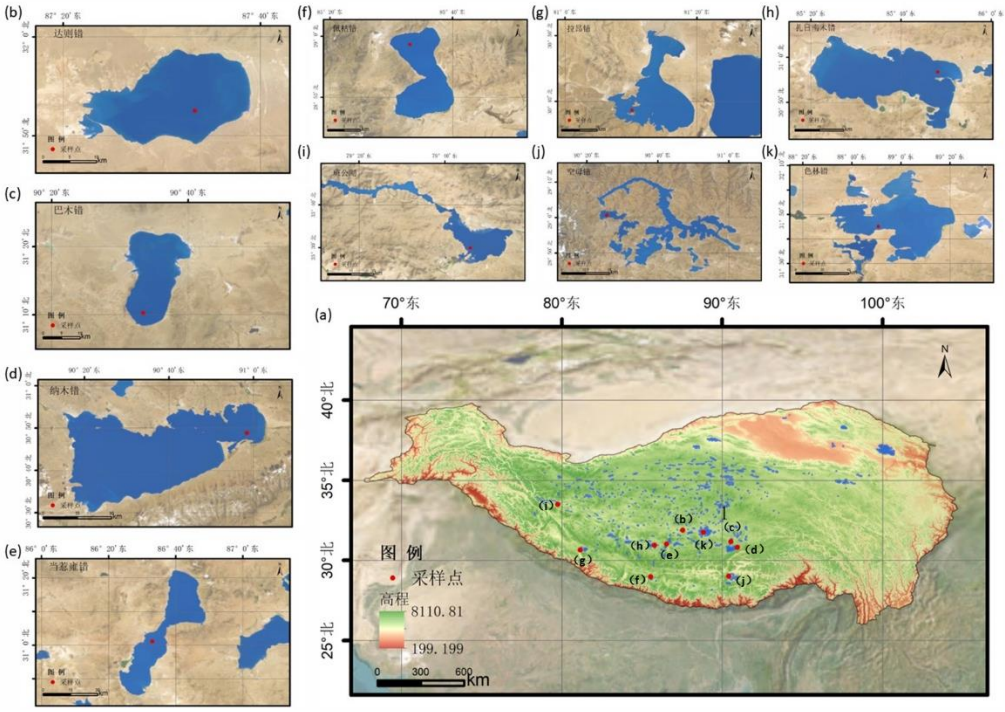

图 1 青藏高原湖泊采样点位分布，图中红点为采样位置（a）总图（b）达则错（c）巴木错（d）纳木错（e）当惹雍错（f）佩枯错（g）拉昂错（h）扎日南木错（i）班公湖（j）空母错（k）色林错

Fig.1 The distribution of sampling points in the Qinghai-Tibet Plateau lakes. The red points in the map are the sampling positions (a) General map (b) Dagze Co (c) Bamu Co (d) Nam Co (e) Tangra Yumco (f) Peiku Co (g) Langa Co (h) Zhari Namco (i) Bangong Lake (j) Kongmu Co (k) Selin Co.

1.2 样品采集与测定

为减少湖岸带的影响并保证采样代表性，所有采样点均设置于远离湖岸 2 km 以上的开阔水域。水样采集依据《水质湖泊和水库采样技术指导》（GB/T 14581）相关规定开展；2024 年 9-10 月期间，现场使用卡盖式深水采样器采集羊卓雍错、佩枯错、拉昂错、扎日南木错、当惹雍错、达则错、色林错、纳木错和巴木错九个湖泊 3 到 5 个深度的水样，采样深度根据湖泊最大深度而定，总计 70 个深度点位，210 份水样；同时使用多参数水质分析仪（EXO2 YSI）选择布放模式每 0.25s 测量一次，匀速投放至湖泊底部并收回测定叶绿素 a、水温、盐度（Sal）和溶解氧（DO）等参数。2025 年 9-11 月期间，现场使用卡盖式深水采样器采集羊卓雍错、佩枯错、拉昂错、扎日南木错、当惹雍错、达则错、色林错和巴木错八个湖泊 3 到 5 个深度的水样；同时使用多参数水质分析仪（EXO2 YSI）布放模式每 0.25 s 或 0.5 s 测量一次，匀速投放至湖泊底部并收回测定相同参数。水样采集主要用于实验室水体叶绿素 a 浓度测定：在研究湖泊的不同深度采集，每个深度采集三组水样做平行对照；采集后于 24h 内使用 0.7 μm 玻璃纤维滤膜过滤并冷冻保存，在 14 天内回到实验室进行叶绿素 a 浓度检测。水体叶绿素 a 浓度测定根据《水质叶绿素 a 的测定分光光度法》（HJ 897-2017）。叶绿素 a 浓度是浮游植生物量的常用表征指标，但不能直接等同于初级生产力。在深层的弱光环境中，浮游植物可通过增加细胞内的叶绿素 a 含量进行光适应，即“每单位生物量对应的叶绿素 a”升高，以保障自身的生存。

本研究中，使用班公湖[12]、纳木错[11]、色林错、扎日南木错和达则错[12]长时间序列连续监测湖泊水温数据（表 1），对湖泊热力状态的季节变化作出判断。扎日南木错、达则错、色林错和班公湖各层水温采用 HOBO 水温探头（V2/U22-001）记录，探头测温范围为-10~50℃，精度为±0.2℃。纳木错使用 VEMCO 水温记录仪(Minilog-II-T)记录各层水温数据。

表 1 湖泊概况与湖温廓线观测

Tab.1 Lake overview and water temperature profile observation

湖泊	坐标	面积（km^2）	观测时间	观测深度（m）	传感器
纳木错	33°42′N 90°39′E	2020	2011.10.30- 2014.7.1；	3,6,16,21,26, 31,36,56,66,83;	VEMCO 水温记录仪 (Minilog-II-T)
班公湖	33°12′N 79°12′E	627	2012.7.30- 2013.8.20；	5,6,7,8,9,10,11,13,15,17,19,21,23,26,29,32,35;	HOBO 水温记录仪（U22-001）
达则错	31°54′N 87°32′E	245	2012.8.18- 2014.6.25；	4,5,6,7,8,9,10,11,13,15,17,19,21,23, 26,29,32,35;	HOBO 水温记录仪（U22-001）
色林错	31°43′N 88°58′E	2389	22023.8.2- 2024.6.6； 2024.6.7- 2025.6.24	（1） 0,1,2,4,7,10,15,20,25,30,35,40； （2）1,2,4,7,10,15,20,25,30,35；	HOBO 水温记录仪（U22-001）
扎日南木错	30°56′N 85°48′E	1023	（1）2016.8.3- 2017.9.5； （2）2021.5.17- 2021.11.24； （3）2025.6.22- 2025.11.7	（1） 0.7,1.5,5.5,9.5,13.5,17.5,21.5,25.5,29.5,33.5,37.5,41.5,45.5,49.5,53.5； （2）1,2,4,9,14,19,24；（3） 0.2,0.5,1,6,11,16,21,26,31	HOBO 水温记录仪（U22-001）

1.3 数据处理

1.3.1 *叶绿素 a 数据校正* 按照国家环境保护标准（HJ 897-2017）测量的叶绿素 a 浓度精准度最高，而使用多参数水质仪现场测量的叶绿素 a 浓度存在误差,会受到水体状况以及浮游植物种类组成的影响出现异常值[24]。因此，使用相同深度多参数水质分析仪（EXO2 YSI）测定的叶绿素 a 浓度与实验室用分光光度计测得的水样叶绿素 a 浓度建立校准方程，而后使用该方程校准多参数水质分析仪（EXO2 YSI）测定的垂直剖面叶绿素 a 浓度数据，以获得高分辨率垂向连续叶绿素 a 浓度数据，进一步分析其垂向分布特征及其季节变化。结果证明, 实验测得叶绿素 a 浓度数据与 YSI-EXO2 多参数水质仪测得的数据表现出良好的一致性（R^2=0.8，p<0.001）：

$$Chl(\text{实验}) = 1.32 + 1.03 * Chl(EXO2\ YSI) \quad (1)$$

式中：Chl（实验）为分光光度计测得的叶绿素 a 浓度，Chl（EXO2 YSI）表示多参数水质分析仪（EXO2 YSI）测得的叶绿素 a 浓度。

2.3.2 *整体平均参数计算* 多参数水质分析仪（EXO2 YSI）测定的各参数垂向剖面数据不是等深度间隔的数据；故各参数的整体平均数据使用加权平均的方法计算，公式如下：

$$YSI(\text{均值}) = \frac{\sum_{i=1}^{n} YSI_i \cdot \Delta z_i}{\sum_{i=1}^{n} \Delta z_i} \quad (4)$$

式中：YSI（均值）表示通过深度加权平均计算出的各参数整体平均，YSI_i 表示第 i 层深度对应参数的数，$\triangle z_i$ 表示第 i 层深度对应的厚度，n 表示总层。

2.4 数据分析

使用 R 语言进行数据处理与可视化分析。分析严格遵循从数据质控、参数计算到统计检验的流程，具体方法如下：为系统刻画青藏高原湖泊的热力分层结构及其动态，对高频垂向监测湖泊温度数据进行预处理后，利用 filled.contour 函数绘制长时间序列的水温热力图。热力分层的关键参—混合层深度，采用“温差阈值法”进行判定。该方法定义：从湖表向下，水温比表层水温低 0.5℃的深度为混合层底部，即温跃层起始深度[25]。

为揭示湖泊叶绿素 a 浓度的垂向结构特征，本研究对叶绿素 a 浓度、水体温度及盐度进行垂直分布可

视化分析。利用 ggplot2 包分别绘制叶绿素 a、温度和盐度的垂直剖面图,使用 gridExtr 包将两幅剖面图并列组合，生成综合展示图，以便于对比不同参数垂向模式的变化关系。探究环境因子对叶绿素 a 浓度的直接影响，使用不同热力状态下的环境因子平均值数据，采用线性回归进行分析。针对每个环境因子（温度、pH、溶解氧和总溶解固体）分别建立以叶绿素 a 为因变量的回归模型。此方法避免了小样本情况下多元回归可能产生的多重共线性与过拟合问题。回归模型的拟合优度由决定系数（R^2）评估，相关性的统计学显著性通过检验回归斜率的 p 值进行判断（显著性水平 $p = 0.05$）。为进一步排除环境因子间的潜在混杂效应，检验环境因子对叶绿素 a 的独立影响，本研究在单因素回归基础上补充了偏相关分析。以叶绿素 a 为因变量，水温、总溶解固体（TDS）、溶解氧（DO）和 pH 为自变量，计算环境因子与叶绿素 a 的偏相关系数。偏相关分析的显著性水平设定为 $p = 0.05$。湖泊温度数据前序处理使用 Shapiro-Wilk 检验评估数据正态性。相关性分析采用 Spearman 相关分析。所有统计分析均在 R 语言环境中完成，并使用 ggplot2 包进行结果可视化。

2 结果与分析

2.1 湖泊热力结构时空动态

基于长时间序列的湖水温度连续监测数据，本研究中的湖泊可划分为两种热力结构类型：班公湖、纳木错、扎日南木错和色林错为双季对流混合型湖泊，而达则错属于半对流混合型湖泊（图 2）。

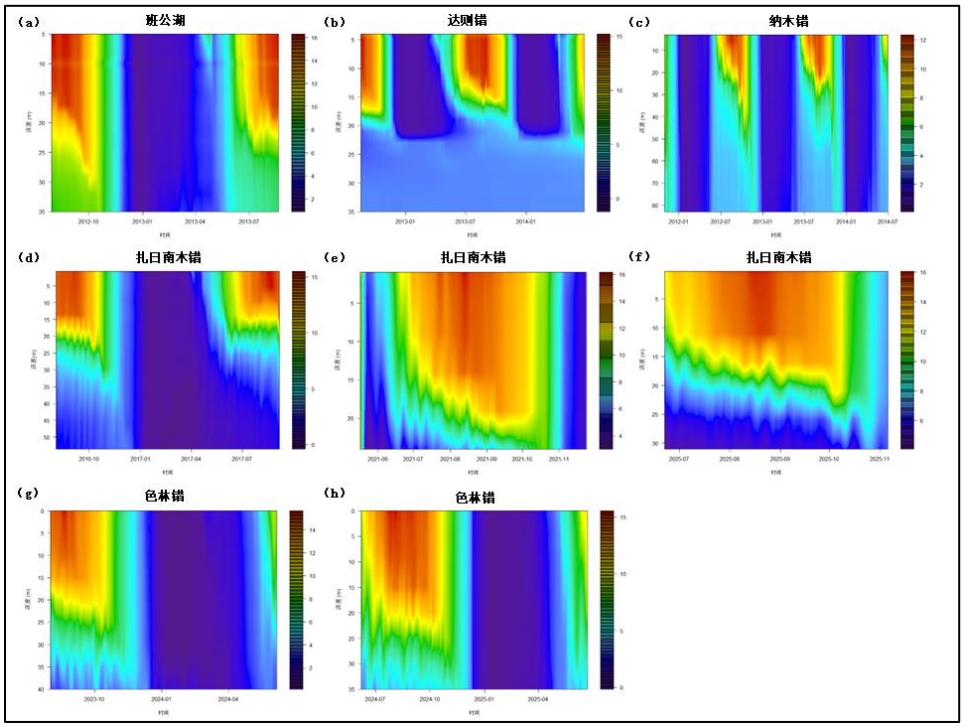

图 2 青藏高原大型湖泊水温廓线季节变化

Fig.2 Seasonal variations in water temperature profiles of large lakes on the Tibetan Plateau

双季对流混合型湖泊的热力结构呈现高度一致的季节性循环节：（1）夏季分层期（6-10 月），强烈的太阳辐射加热导致水体垂向温差增大，形成稳定的热力分层；（2）秋季混合期（11 月至结冰前），气温与太阳辐射下降，伴随风速增大，上层水体冷却下沉，引发全湖垂直对流，水温趋于均一；（3）冬季逆分层期（结冰期），湖冰覆盖阻隔风能输入，水体垂向交换停滞，形成表层水温低于深层的微弱逆温结构；（4）春季混合期（消融后），湖冰融化后大风引起的湍流再次驱动全湖水体充分混合，直至进入下一个夏季分层期。以纳木错为例，其 2011-2014 年间的连续观测清晰地展示了上述完整的年循环过程（图 2c）。班公

湖、色林错和扎日南木错的观测时段虽各有长短，但均呈现出与此一致的季节变化规律（图 2d, e, f, g, h）。

与上述湖泊不同，达则错的热力结构呈现独特的双层模式（图 2b）。其上层水体（0-20 m）的热力动态与双季对流湖基本一致，表现出完整的季节循环。然而，其下层水体（20 m 以下）的水温全年维持在约 3℃的恒定状态，无明显季节波动。这种上下层之间全年存在的显著温差，使得达则错在夏季以外的其他季节，水柱内依然保持着稳定的垂向密度梯度，未能实现全湖范围的完全对流混合，属于典型的半对流混合型湖泊。

为验证多参数水质仪（EXO2 YSI）测定的湖水温度廓线判断湖泊热力状态的可靠性，将多参数水质仪（EXO2 YSI）测定水温数据与同期的长期固定监测的湖温链数据进行对比分析。首先，对两组数据进行 Shapiro-Wilk 正态性检验，结果显示长时间序列连续监测不同深度的温度数据（$p<0.001$）与多参数水质仪（EXO2 YSI）水体温度数据（$p<0.001$）均不符合正态分布。因此，采用斯皮尔曼相关性分析（Spearman's rank correlation）评估两组数据。

统计分析表明，多参数水质仪（EXO2 YSI）测定水体温度廓线与同期的长期固定监测的湖温链数据之间存在极强的正相关关系（$r=0.964$，$p<0.001$）。为进一步展示二者的一致性，以色林错与扎日南木错为例，绘制了多参数水质仪（EXO2 YSI）测定值与长期固定监测的湖温链监测水体温度数据的对比图（图 3）。图中显示，在湖水采样时期，多参数水质仪（EXO2 YSI）测定水体温度廓线与长期固定的不同深度温度计显示的垂向湖水温度变化趋势高度同步。综合统计分析与可视化结果，多参数水质仪（EXO2 YSI）测定水体温度数据能够准确反映水温的动态变化，与长时间序列连续监测水体温度数据在判断湖泊热力状态具有高度一致性，表明多参数水质仪（EXO2 YSI）测定的温度廓线可用于判别湖泊热力状态。

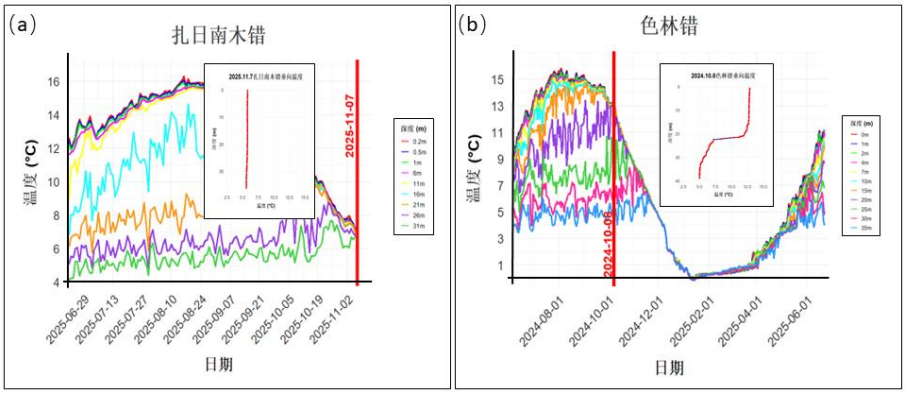

图 3 扎日南木错（a）与色林错（b）水体温度比较

Fig. 3 Comparison of water temperature between Zhari Nam Co (a) and Selin Co (b)

2.2 不同热力状况下叶绿素 a 的垂向分布特征

湖泊热力状态显著影响叶绿素 a 的垂向分布格局。综合 2024-2025 年采样期间 10 个湖泊的垂向剖面数据，可以识别出热力分层期三种典型的垂向分布模式，而在热力混合期则呈现出一致的均匀分布特征。

巴木错、色林错和扎日南木错在热力分层期呈现典型的 DCM 现象，即叶绿素 a 浓度在混合层内处于较低水平，随深度增加在温跃层内形成突出峰值，进入滞水层后逐渐降低（图 4a-d）。其中，巴木错叶绿素 a 最大值位于 29.2-32.0 m 深度，峰值浓度在 2024 年和 2025 年分别为 6.15 μg/L 和 4.10 μg/L（图 4a,b）；扎日南木错 DCM 位于约 35.3 m 深度，峰值浓度为 7.10 μg/L（图 4c）；色林错 DCM 位于约 24.5 m 深度，峰值浓度为 3.97 μg/L（图 4d）。

当惹雍错和佩枯错在采样期间虽存在热力分层，但叶绿素 a 浓度垂向变化平缓，未形成显著 DCM（图 4e-g）。佩枯错 2024 年 9 月各水层叶绿素 a 浓度介于 0.4-0.7 μg/L，最大值（0.7 μg/L）出现在近底层 37 m 处（图 4e）；2025 年 10 月浓度范围为 1.3-1.6 μg/L（图 4f）。当惹雍错 2024 年叶绿素 a 浓度整体在 0.4-0.8 μg/L 之间，最大值（0.80 μg/L）出现在约 28.8 m 深度，未形成明显峰值（图 4g）。

达则错在热力分层期呈现独特的垂向分布格局，叶绿素 a 高值集中于盐跃层（约 20 m）上方的混合层

内（图 4h,i）。2024 年 10 月，叶绿素 a 浓度在 0-20 m 水层维持在 0.9-1.2 μg/L 的较高水平，在约 5 m 深度达到最大值 1.2 μg/L，20 m 以深随深度增加逐渐下降（图 4h）。2025 年同期，分布格局一致但浓度整体升高（1.6-2.9 μg/L），最大值（2.92 μg/L）出现在 10 m 深度处，20 m 以下呈下降趋势（图 4i）。

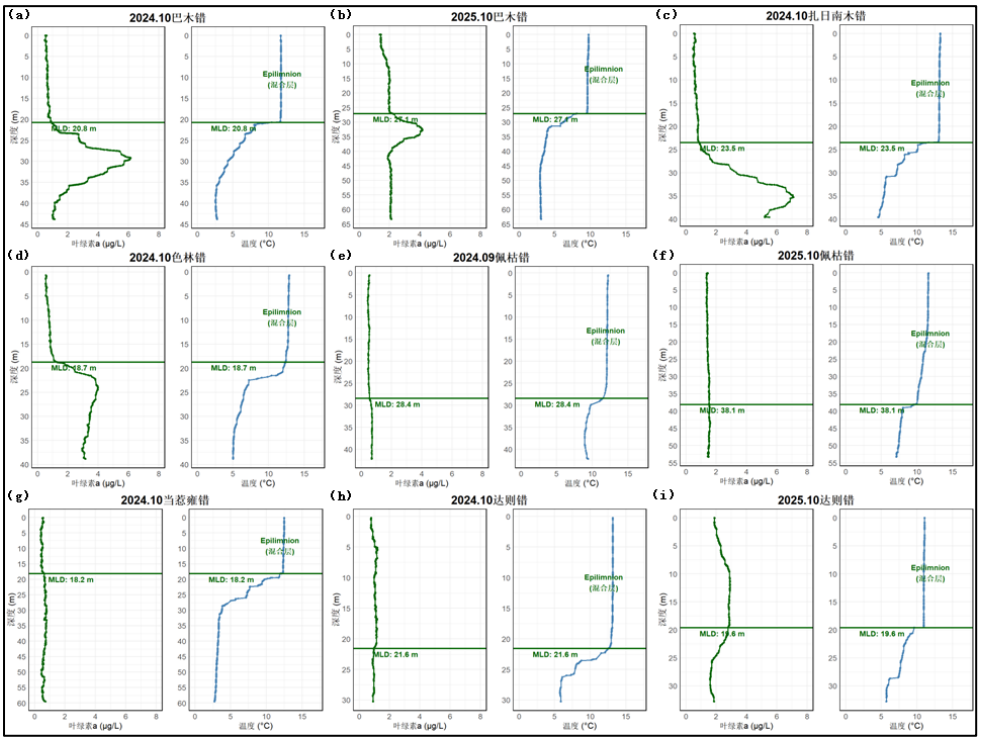

图 4 青藏高原湖泊热力分层期叶绿素 a 和水温垂向分布图（图中 MLD 为混合层深度）

Fig.4 Vertical distribution of chlorophyll-a and water temperature in lakes on the Tibetan Plateau during the thermal stratification period (MLD is the depth of mixed layer in the figure)

进入热力混合期后，湖泊叶绿素 a 垂向分布趋于均匀。拉昂错、纳木错和班公湖各水层叶绿素 a 浓度基本一致，垂向梯度极小（图 5a,b,c,e,h）。羊卓雍错、色林错及扎日南木错呈现随深度缓慢上升的趋势，但未形成显著峰值（图 5d,f,g）。例如，扎日南木错叶绿素 a 浓度从表层的 1.46μg/L 缓慢增加至底层的 2.61μg/L，色林错从表层 1.3 μg/L 缓慢增至底层 2.4 μg/L。整体而言，混合期各湖泊叶绿素 a 浓度不存在显著的垂向分布差异，并且各个湖泊内整体叶绿素 a 浓度都处于较低水平，显著低于热力分层阶段。

对于热力分层期不同水层的进一步量化分析表明，除上述特例湖泊达则错外，大部分湖泊混合层的平均叶绿素 a 浓度显著低于深水层（温跃层-滞水层）（图 6）。这一结果证实，青藏高原大型湖泊在稳定的分层条件下，温跃层及下层水体是浮游植物生物量累积与维持的关键区域，而混合层内可能由于营养盐消耗、强光抑制及浮游植物在温跃层的沉积等因素，其藻类生物量维持在较低水平，这与海洋中的结论是一致的[26]。

除了湖泊热力结构变化对叶绿素 a 浓度分布特征的影响外，本文还分析不同环境因子对叶绿素 a 浓度的影响。采用线性相关分析对各环境参数与叶绿素 a 浓度的关系进行初步检验，并通过散点图拟合线性回归线进行可视化呈现。在热力分层状态下，对混合层内环境因子与叶绿素 a 浓度的关系进行线性相关分析（图 7）。结果显示，混合层内水温与叶绿素 a 浓度呈显著负相关（R^2=0.465，p=0.043）。这表明在分层稳定的湖泊中，较高的混合层水温会增强层结稳定性，限制下层营养盐向上输送，进而降低混合层内浮游植物生物量，导致混合层内叶绿素 a 浓度降低。而对于混合层内的 pH、溶解氧及总溶解性固体，分析结果表明它们与叶绿素 a 浓度未呈现显著相关（p>0.05）。这表明在高原湖泊混合层中，pH、溶解氧及总溶解性固体对叶绿素 a 浓度变化的影响较弱，并非驱动叶绿素 a 浓度变化的主要环境因素。

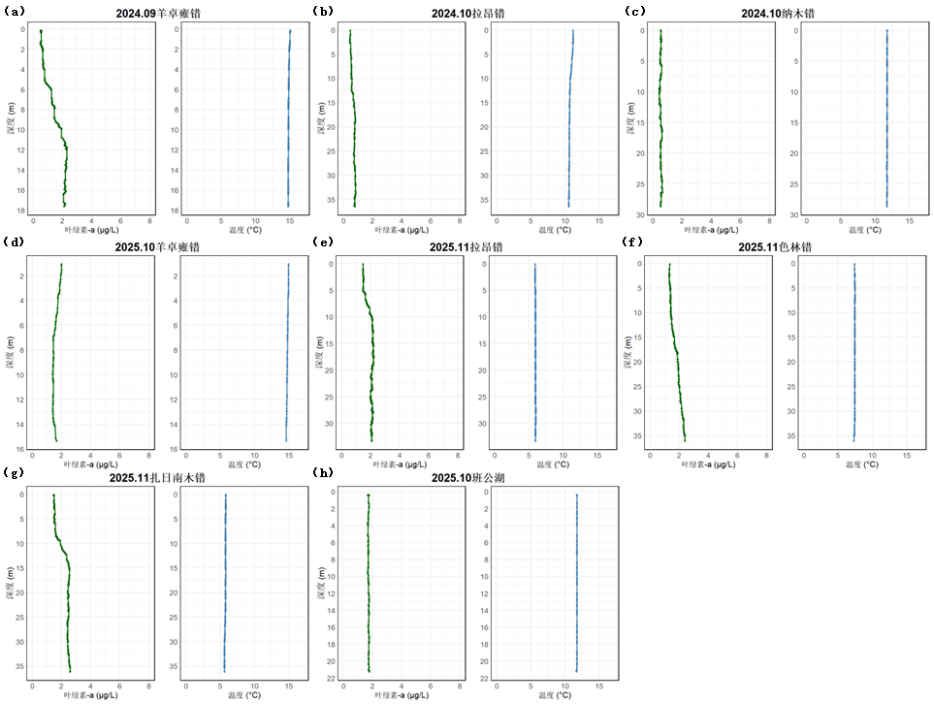

图 5 青藏高原湖泊热力混合期叶绿素 a 和水温垂直分布图

Fig.5 Vertical distribution of chlorophyll-a and water temperature in lakes on the Tibetan Plateau during thermal mixing period

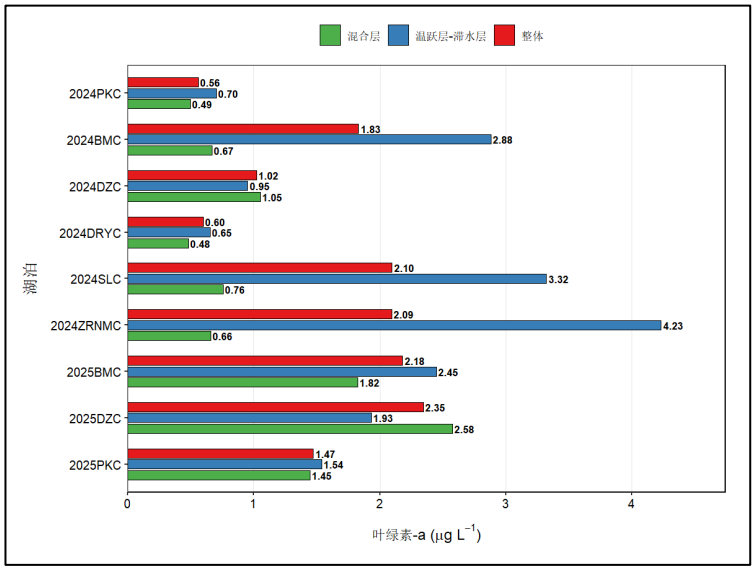

图 6 青藏高原湖泊热力分层状态下，混合层、温跃层-滞水层及整体平均叶绿素 a 浓度柱状图

Fig. 6 Bar chart of chlorophyll-a concentrations averaged over the mixed layer, metalimnion-hypolimnion, and the whole water column in lakes on the Tibetan Plateau during thermal stratification

温跃层-滞水层内各环境因子与叶绿素 a 浓度的关系进行线性相关分析。从分析结果来看，温度、盐度、溶解氧和总溶解固体等环境因子与叶绿素 a 浓度均无显著相关（p>0.05）（图 8）。

为进一步分析水温、总溶解固体（TDS）、溶解氧（DO）和 pH 的影响，以叶绿素 a 为因变量，水温、TDS、DO、pH 为自变量，对热力分层期混合层内环境因子进行偏相关分析（表 2）。结果表明：在控制其

余三个变量的条件下，水温与叶绿素 a 仍呈显著负相关（偏相关系数 r = –0.897, p = 0.0155），而 TDS（r = 0.697, p = 0.1235）、DO（r = –0.735, p = 0.0960）和 pH（r = –0.686, p = 0.1321）的偏相关系数均未达到显著水平。这一结果证实，水温与叶绿素 a 的负相关关系独立于 TDS、DO 和 pH 的变化，即水温升高使得浮游植物生物量的下降并非由这些环境因子间接导致。

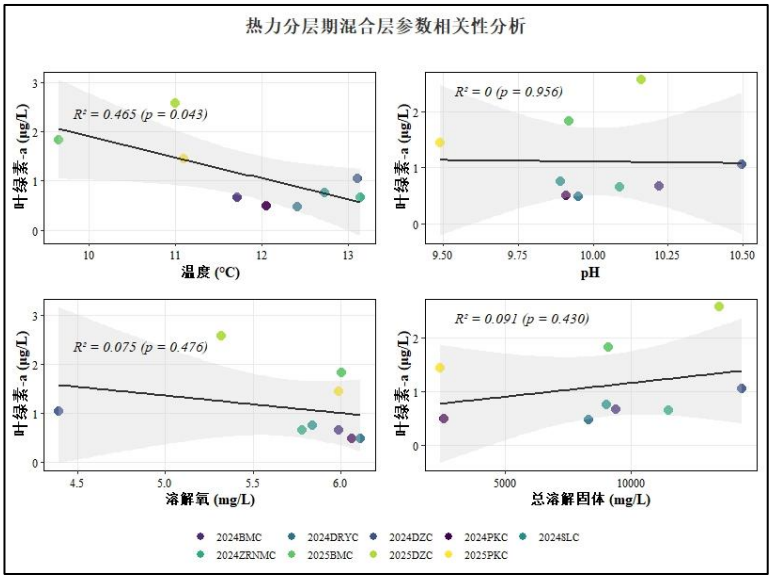

图 7 热力分层期混合层内叶绿素 a 与环境因子的相关性（图中黑色实线为线性回归拟合线，灰色阴影区域为回归线的 95%置信区间，R^2为决定系数，p 为回归斜率的显著性检验值。）

Fig.7 Correlation between chlorophyll-a and environmental factors in the mixed layer during the thermal stratification period (The black solid line in the figure is a linear regression fitting line, the gray shadow area is the 95 % confidence interval of the regression line, R2 is the determination coefficient, and p is the significance test value of the regression slope.)

表 2 混合层内叶绿素 a 与环境因子的偏相关分析

Tab.2 Partial correlation analysis of chlorophyll a and environmental factors in mixed layer

变量	偏相关系数	p 值	显著性
水温	-0.897	0.0155	*
TDS	0.697	0.1235	ns
DO	-0.735	0.0960	ns
pH	-0.686	0.1321	ns

注：* p < 0.05；ns: 不显著。偏相关系数为控制其余三个自变量后的纯净相关系数。

在热力混合期温度、盐度、溶解氧和总溶解固体等环境因子与叶绿素 a 均无显著相关（图 9）。这可能是由于混合期水体垂直交换充分，环境因子垂向差异小，导致其对浮游植物分布的调控作用减弱。在混合期，水体的热力结构相对均一，营养盐在整个水柱中得到了较好的混合和分布，浮游植物的生长不再像分层期时受特定水层环境因子的强烈影响。

2.3 盐度驱动的热力分层对湖泊叶绿素 a 垂向分布的影响

除了温度差异造成湖泊热力分层，盐度梯度存在加强水体分层，并深刻影响叶绿素 a 的垂向分布格局。通过研究发现，达则错是体现这一机制的典型实例。王明达等（2014）的研究明确指出，达则错存在显著的盐度分层：其上覆水体盐度约为 14-16 g/L，而在 25 米水深以下，盐度逐渐升高并可达 21-22 g/L[12]。这种显著的垂向盐度梯度是形成稳定热力分层的主要因素，也使达则错被归类为典型的半对流型湖泊。本研究使用多参数水质仪（EXO2 YSI）测量结果也呈现不同深度盐度的差异，但是差异大小没有上述文章陈

述的显著，上层水体盐度为 12.4（psu），而下层水体盐度为 13.2（psu）左右。

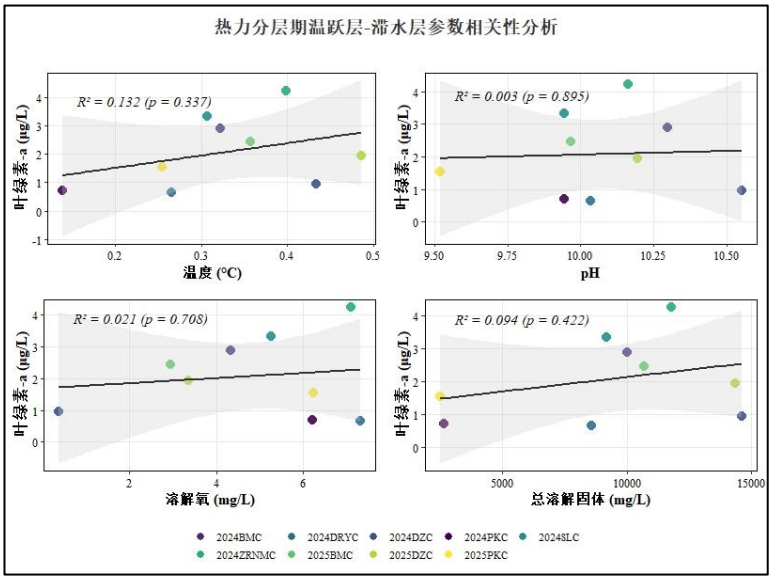

图 8 热力分层期温跃层-滞水层内叶绿素 a 与环境因子的相关性（图中黑色实线为线性回归拟合线，灰色阴影区域为回归线的 95%置信区间，R²为决定系数，p 为回归斜率的显著性检验值。）

Fig. 8 Correlation between chlorophyll-a and environmental factors in the metalimnion-hypolimnion during the thermal stratification period (The black solid line in the figure is a linear regression fitting line, the gray shadow area is the 95 % confidence interval of the regression line, R2 is the determination coefficient, and p is the significance test value of the regression slope.)

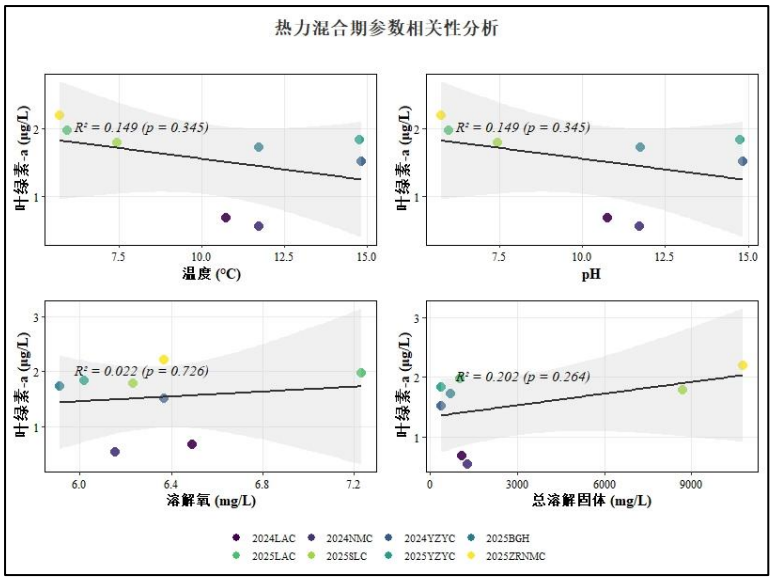

图 9 热力混合期叶绿素 a 与环境因子的相关性（图中黑色实线为线性回归拟合线，灰色阴影区域为回归线的 95%置信区间，R²为决定系数，p 为回归斜率的显著性检验值。）

Fig.9 Correlation between chlorophyll-a and environmental factors during the thermal mixing period (The black solid line in the figure is a linear regression fitting line, the gray shadow area is the 95 % confidence interval of the regression line, R2 is the determination coefficient, and p is the significance test value of the regression slope.)

基于上述背景，本研究的垂向剖面进一步印证并细化了这一特征。数据显示，达则错在水深约 20 米处存在明显的盐度跃层。值得关注的是，与典型热力分层湖泊不同，达则错的叶绿素 a 垂直分布呈现独特模式：其在混合层内（约 0-20 m）浓度较高，从表层起逐渐增加，至约 10 米深度达到最大值，并维持在最大值附近直至 20 米左右的盐度跃层；随后，随着盐度跃层出现、盐度显著升高，叶绿素 a 浓度呈现明显下降趋势（图 10）。这清晰地表明，稳定的盐度分层所形成的物理阻隔，抑制了下层水体与真光层的交换，从而影响了浮游植物的分布。

作为对比，巴木错也存在热力分层，但其水体盐度在热力分层显著出现的区域内垂向分布均匀，热力结构主要由温度梯度决定。因此，其叶绿素 a 最大值出现在水温、光照条件更为适宜的温跃，呈现经典的深层叶绿素最大值（DCM）特征，而非在盐度界面之上出现平台状分布后再衰减。

综上，达则错的实际情况表明，由盐度驱动的稳定密度分层，会通过物理阻隔作用限制上下层水体的能量与物质交换。这很可能导致下层营养盐无法上涌至混合层内，同时也影响了浮游植物（叶绿素 a）自身的沉降与空间分布，最终形成了与巴木错等热力分层湖泊截然不同的叶绿素 a 垂向分布的季节特征。这凸显了在高盐且盐度垂向差异显著的湖泊中，盐度对浮游植物垂向分布具有调控作用。

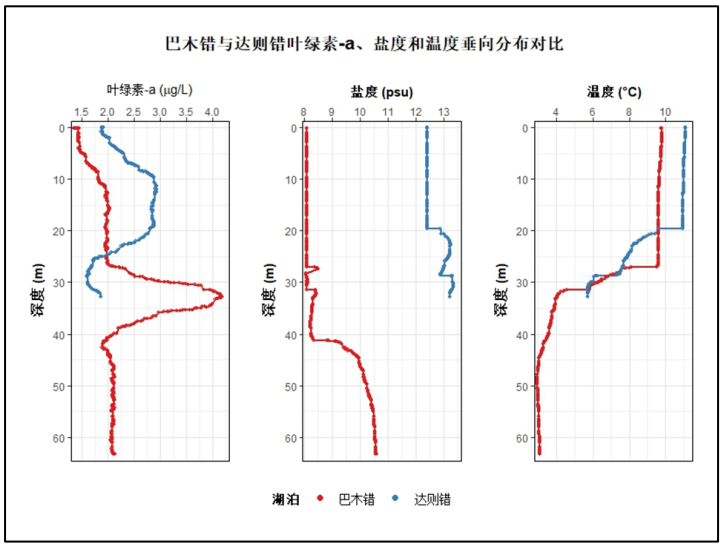

图 10 2025 年热力分层期巴木错与达则错叶绿素 a、盐度及温度垂向分布对比

Fig.10 Comparison of the vertical distribution of chlorophyll a, salinity and temperature in the thermal stratification period of Bam Co and Daze Co in 2025

3 讨论

3.1 热力结构调控叶绿素 a 垂向分布的机制及特殊案例分析

本研究在多个青藏高原大型湖泊中观测到，热力分层期叶绿素 a 垂向分布呈现显著的深层叶绿素最大值现象，而在混合期则趋于均匀。这一总体规律与经典湖泊学理论及前人研究结果一致[11]，但其形成机制在不同湖泊中表现出差异性，尤其是部分湖泊未出现 DCM 的例外情况值得深入探讨。

本研究中巴木错、色林错和扎日南木错的 DCM 均位于温跃层内（图 4a-d），这与"物理屏障-光适应-营养权衡"的综合机制相符[26]。Scofield A E 等（2020）在北美五大湖的研究结果表明深层叶绿素最大值的峰值出现在太阳辐射衰减至 2%的深度附近与温跃层深度高度重合[34]。这一结果同样表明，在稳定分层条件下，温跃层内密度梯度大，垂向混合弱，一方面限制了深层营养盐向表层的输送，导致混合层营养盐逐渐匮乏，为应对混合层内营养匮乏，迫使浮游植物向下迁移以获得养分[35]；另一方面又为浮游植物提供了一个可同时获取上层光照和下层营养盐的最优界面。浮游植物在此处聚集，并通过增加细胞内叶绿素 a 含量以适应较弱光照，从而形成显著的叶绿素 a 峰值[39]。

值得注意的是，当惹雍错和佩枯错虽然存在热力分层现象，但叶绿素 a 的垂向变化很平缓，没有形成明显的 DCM。这与前面几个湖泊的情况不一致。导致该现象的原因可以从以下几个角度进行解释。

第一，湖泊整体可能处于营养盐匮乏的状态。DCM 的形成需要温跃层具备足够的营养盐以支持浮游植物的生长积累[41]。当惹雍错和佩枯错两湖的叶绿素 a 浓度整体处于极低水平：2024 年当惹雍错为 0.4-0.8μg/L，最大值约 0.80μg/L 出现在 28.8m 深度；2024 年 9 月佩枯错为 0.4-0.7μg/L，呈缓慢垂向增加趋势，最大值约 0.7μg/L 出现在近底层 37m 处；2025 年 10 月佩枯错虽略有上升为 1.3-1.6μg/L 之间，但是叶绿素 a 浓度整体还是很低，最大值 1.6μg/L 出现在 43.6m 附近。这些数据说明，两湖水体整体可能处于贫营养状态。DCM 的形成需要上层水体营养贫瘠+下层水体富含营养物质的垂直营养盐梯度。当整个水柱营养盐均处于极低水平时，即使存在热力分层，浮游植物也难以在温跃层形成有效的生物量积累。

第二，可能是由于采样时间处于分层末期热力分成强度显著下降，DCM 现象被湖泊的混合效应瓦解。本研究的采样时段（2024 年 9-10 月、2025 年 9-11 月）对应热力分层的后期至末期，佩枯错已开始向混合阶段过渡。佩枯错两次采样期间均处于热力分层末期，上层水体与下层水体的温差异已不显著，温跃层强度明显减弱，其作为物理屏障的功能也开始下降，导致原本存在的 DCM 结构遭到破坏。抚仙湖的相关研究也表明，在分层消亡期，浮游植物群落结构会发生明显变化，进而可能影响叶绿素 a 的垂向分布格局[42]。群落结构的快速演替也可能是本研究未能监测到 DCM 的原因之一。

3.2 不同类型湖泊浮游植物对热力结构变化的响应差异

本研究所涵盖的湖泊可明确划分为两种热力类型：以纳木错、色林错、扎日南木错为代表的典型双季对流混合型湖泊，以及以达则错为代表的盐度主导型半对流混合湖泊泊。不同热力类型的湖泊在热力结构上的本质差异，导致了浮游植物垂向分布格局的显著不同。双季对流混合湖泊具有完整的垂向混合节律，夏季形成稳定的热力分层。在这一时期，色林错、扎日南木错、巴木错的叶绿素 a 垂向分布均呈现典型的 DCM 特征，峰值浓度出现在温跃层深度。DCM 的形成是浮游植物在光能与营养盐梯度之间寻求平衡的结果。半对流混合湖泊达则错则因为深层水体存在的高盐度，导致湖泊存在长久的盐度分层，呈现上层热力结构循环、底层永久分层的特殊热力结构。下层水体的高盐度将浮游植物限制在上层水体，叶绿素 a 浓度在 5-10m 达到最大值后随深度增加持续降低。分布格局主要受盐度分层的影响。

双季对流混合湖泊与半对流混合湖泊的对比进一步表明，湖泊的垂向混合模式直接决定了浮游植物的可利用生境范围。在双季对流混合湖中，浮游植物可随季节性的热力结构变化在整个水柱内重新分布；而在半对流混合湖中，永久性盐度跃层将浮游植物限制于上层水体，深层潜在的营养资源难以被有效利用。这一差异具有多重生态学意义。首先，初级生产力的空间格局发生根本性改变，生态系统对外部营养盐输入的敏感性显著增强。以达则错为例，初级生产被局限在上层水体，意味着外部营养盐输入的波动将直接反映于总初级生产力的变化，而深层水体中积累的营养盐则处于生态学上的“隔离”状态，无法被初级生产者利用。其次，盐度跃层作为物理屏障，不仅控制浮游植物的垂向分布，还可能影响更高营养级的生物群落结构。Degermendzhy 等（2010）对西伯利亚半对流混合型湖泊 Shira 和 Shunet 的研究表明，盐度分层可导致浮游植物、浮游动物乃至底栖动物均呈现非均匀的垂向分布，不同物种被限制在特定水层中，营养级相互作用的空间格局因此发生改变[43]。此外，半对流混合湖的深层水体存在形成永久性缺氧的风险。由于盐度跃层阻碍垂向混合，下层水体无法通过大气复氧获得溶解氧补充，若深层有机物矿化耗氧持续进行，溶解氧将逐渐耗尽，形成永久性缺氧层。达则错下层水体中浮游植物生物量显著下降，正是该水层环境不适宜其生存的体现。

3.3 未来青藏高原湖泊热力结构变化对叶绿素 a 的潜在影响

当前气候变化背景下，青藏高原气温上升速度为全球平均速度的两倍，风速处于持续降低的状态，这将会对湖泊的混合状态产生较大影响[44]。前人模拟研究表明，青藏高原的大型湖泊在 2086-2100 年间将经历大量冬季湖水温度上升、湖冰厚度减小以及夏季热分层更早建立的过程，分层阶段的混合层温度预计显著升高。在极端的 SSP5‐8.5 情景下，高原大湖冬季湖水温度比当前增加近 6℃，很多湖泊在冬季不再结冰，不再形成历史上的逆分层，而是一直处于混合状态，直到第二年热分层开始，湖泊的混合状态发生了改变[45]。除此之外，青藏高原北部多数湖泊因冰川融水的输入等原因也均有不同程度的扩张[5]。同时，冰

川融水径流输入将会提供氮和磷的养分供应，湖泊水量的增加会在一定程度上缓解湖泊对浮游植物的盐度限制[46]。据此推测，未来一段时期内青藏高原湖泊内部整体生物量将会处于持续增加的趋势。湖泊内部浮游植物生物量的垂直分布动态短期内不会发生显著变化；在湖泊混合期间，浮游植物生物量垂直方向上不存在较大差异，进入分层期间后混合层内浮游植物由于上层营养物质逐渐匮乏以及光驯化的缘故而向下转移，而后又重新进入混合期时，整体浮游植物生物量开始回升。对于当前存在 DCM 的湖泊，随着热力分层期延长和强度增加，其 DCM 现象可能更趋稳定和显著，但若未来风速持续下降，极端稳定的分层反而可能加剧表层营养盐限制，导致整体生物量下降。对于达则错这类盐度分层湖，未来大量冰川融水输入导致的盐度下降可能会逐渐削弱其永久性盐跃层，使其分层模式向典型的双季对流混合型湖泊转变，其独特的叶绿素 a 垂向格局亦可能随之消失，演变为季节性的 DCM 模式。

3.4 研究不足与展望

本研究基于青藏高原 10 个典型湖泊的野外调查与长期水温监测数据，揭示了热力结构与盐度对浮游植物生物量垂向分布的调控作用，但以下不足需在未来工作中加以完善。

第一，本研究在每个湖泊仅设置一个采样点，虽均位于远离湖岸的湖心开阔区，可有效代表该湖泊在对应季节的整体垂向结构特征，但无法捕捉由湖盆形态、局地水文过程等因素导致的小尺度空间异质性。未来研究应考虑增设多点位或断面采样，以揭示 DCM 现象的湖内空间变异及其控制因素。

第二，本研究通过多参数水质仪获取了高分辨率的温度、盐度、溶解氧等物理化学剖面，并利用实验室测定的叶绿素 a 浓度校准了多参数水质仪叶绿素 a 数据，但缺乏以下同步观测数据：（1）营养盐剖面（氮、磷等营养盐浓度），限制了对 DCM 形成机制中“营养盐限制”假说的直接验证；（2）光合有效辐射剖面，限制了对“光-养权衡”中光驱动力度的定量评估；（3）浮游植物群落结构（种类组成与功能群），限制了对叶绿素 a 浓度差异的深入解释。后续研究将补充这些关键数据的采样。

第三，本研究 2024-2025 年仅在 9-11 月期间开展采样，虽覆盖了热力分层末期与混合期两个关键窗口，但无法捕捉分层建立期、稳定期及消亡期的完整动态过程。DCM 的形成、维持与衰退是一个连续的时间过程，单次或两次的快照式观测难以完整刻画其季节演变。未来应开展高频逐月甚至逐周采样，或布放高分辨率垂向监测链，以获取浮游植物生物量的完整季节动态。

4 结论

本研究基于青藏高原 10 个典型湖泊的长时间序列水温观测及 2024—2025 年的野外调查，分析了浮游植物生物量垂向分布对热力结构与盐度梯度的响应。主要结论如下：

（1）青藏高原大型湖泊在不同热力状况下浮游植物生物量垂向分布可归纳为三种情况：热力分层状态下的 DCM 现象、热力分层状态下湖泊处于贫营养或分层末期时浮游植物生物量的垂向分布呈现垂向均匀分布，以及盐度分层导致的叶绿素 a 在上层水体浓度较高的情况。热力混合期呈现垂向均匀分布的情况。

（2）达则错 20 m 以下的高盐度水体形成了永久性盐度跃层，使其叶绿素 a 浓度垂向分布显著异于典型热力分层湖泊，表明盐度分层可成为控制浮游植物生物量垂向分异的环境因子。这一发现为理解半对流湖的生态过程提供了重要范本。

（3）偏相关分析和线性回归分析证实，混合层水温与叶绿素 a 浓度呈显著负相关（$r = -0.897$, $p = 0.0155$），而 TDS、DO 和 pH 的效应均不显著。结合混合期垂向均匀分布的现象，说明热力结构改变显著影响浮游植物生物量的垂向分布格局。

5 参考文献

[1] Zhang G,Yao T,Xie H et al. Lakes' state and abundance across the Tibetan Plateau. Chinese Science Bulletin, 2014. 59(24): p. 3010-3021. DOI:10.1007/s11434-014-0258-x.

[2] Kuang X, Jiao J J. Review on climate change on the Tibetan Plateau during the last half century. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 2016, 121(8): 3979-4007. DOI:10.1002/2015JD024728.

[3] Lei Y, Yang K, Wang B, et al. Response of inland lake dynamics over the Tibetan Plateau to climate change. Climatic Change, 2014,

125(2): 281-290. DOI:10.1007/s10584-014-1175-3.

[4] Zhang G, Yao T, Shum C K, et al. Lake volume and groundwater storage variations in Tibetan Plateau's endorheic basin. Geophysical Research Letters, 2017, 44(11): 5550-5560. DOI:10.1002/2017GL073773.

[5] Xu F, Zhang G, Woolway R I, et al. Widespread societal and ecological impacts from projected Tibetan Plateau lake expansion. Nature Geoscience, 2024, 17(6): 516-523. DOI:10.1038/s41561-024-01446-w

[6] Yang K, Lu H, Yue S, et al. Quantifying recent precipitation change and predicting lake expansion in the Inner Tibetan Plateau. Climatic Change, 2018, 147(1): 149-163. DOI:10.1007/s10584-017-2127-5

[7] Woolway R I, Merchant C J. Worldwide alteration of lake mixing regimes in response to climate change. Nature Geoscience, 2019, 12(4): 271-276. DOI:10.1038/s41561-019-0322-x.

[8] Lin Q, Xu L, Hou J, et al. Responses of trophic structure and zooplankton community to salinity and temperature in Tibetan lakes: Implication for the effect of climate warming. Water Research, 2017, 124: 618-629. DOI:10.1016/j.watres.2017.07.078.

[9] Monismith S G, MacIntyre S. The surface mixed layer in lakes and reservoirs. Biogeochemistry of inland waters, 2009: 636-650. DOI:10.1016/B978-012370626-3.00078-8.

[10] Lewis Jr W M. A revised classification of lakes based on mixing. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1983, 40(10): 1779-1787. DOI:10.1139/f83-207.

[11] Wang J, Huang L, Ju J, et al. Spatial and temporal variations in water temperature in a high-altitude deep dimictic mountain lake (Nam Co), central Tibetan Plateau. Journal of Great Lakes Research, 2019, 45(2): 212-223. DOI:10.1016/j.jglr.2018.12.005.

[12] Wang M, Hou J, Lei Y. Classification of Tibetan lakes based on variations in seasonal lake water temperature. Chinese Science Bulletin, 2014, 59(34): 4847-4855. DOI:10.1007/s11434-014-0588-8.

[13] Su R, Xie Z, Ma W, et al. Summer lake destratification phenomenon: A peculiar deep lake on the Tibetan Plateau. Frontiers in Earth Science, 2022, 10: 839151. DOI:10.3389/feart.2022.839151.

[14] Wang B, Ma Y, Wang Y, et al. Analysis of lake stratification and mixing and its influencing factors over high elevation large and small lakes on the Tibetan Plateau. Water, 2023, 15(11): 2094. DOI:10.3390/w15112094.

[15] Yang K, Hou J, Wang J, et al. A new finding on the prevalence of rapid water warming during lake ice melting on the Tibetan Plateau. Science Bulletin, 2021, 66(23): 2358-2361. DOI:10.1016/j.scib.2021.07.022.

[16] Cai Y, Ke C Q, Li X, et al. Variations of lake ice phenology on the Tibetan Plateau from 2001 to 2017 based on MODIS data. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 2019, 124(2): 825-843. DOI:10.1029/2018JD028993.

[17] He J, Liu J, Rühland K M, et al. Responses of lake diatoms to rapid 21st century warming on the southeastern Tibetan Plateau. Anthropocene, 2022, 39: 100345. DOI:10.1016/j.ancene.2022.100345.

[18] Sun X, Tan E, Wang B, et al. Salinity change induces distinct climate feedbacks of nitrogen removal in saline lakes. Water Research, 2023, 245: 120668. DOI:10.1016/j.watres.2023.120668.

[19] Du C, Zhang K, Lin Q, et al. Glacier meltwater input and salinity decline promote algal growth in a Tibetan Saline Lake. Freshwater Biology, 2025, 70(3): e70010. DOI:10.1111/fwb.70010.

[20] Benlloch S, López‐López A, Casamayor E O, et al. Prokaryotic genetic diversity throughout the salinity gradient of a coastal solar saltern. Environmental Microbiology, 2002, 4(6): 349-360. DOI:10.1046/j.1462-2920.2002.00306.x.

[21] Wu Q L, Zwart G, Schauer M, et al. Bacterioplankton community composition along a salinity gradient of sixteen high-mountain lakes located on the Tibetan Plateau, China. Applied and Environmental Microbiology, 2006, 72(8): 5478-5485. DOI:10.1128/AEM.00767-06.

[22] Casamayor E O, Triadó-Margarit X, Castañeda C. Microbial biodiversity in saline shallow lakes of the Monegros Desert, Spain. FEMS microbiology ecology, 2013, 85(3): 503-518. DOI:10.1111/1574-6941.12139

[23] Song C, Luo S, Liu K, et al. Widespread declines in water salinity of the endorheic Tibetan Plateau lakes. Environmental Research Communications, 2022, 4(9): 091002. DOI:10.1088/2515-7620/ac9351.

[24] Richardson E T , Kraus T E C , Sturgeon C L ,et al. Identifying conditions associated with outliers produced by three different chlorophyll fluorometers: A comparison of instrumentation and development of correction formulae.Limnology & Oceanography,

Methods, 2025, 23(9). DOI:10.1002/lom3.10705.

[25] Kara A B , Rochford P A , Hurlburt H E . An optimal definition for ocean mixed layer depth.Journal of Geophysical Research: Oceans, 2000, 105(C7). DOI:10.1029/2000JC900072.

[26] Behrenfeld M J, O'Malley R T, Siegel D A, et al. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. Nature, 2006, 444(7120): 752-755. DOI:10.1038/nature05317

[27] Coumou D, Rahmstorf S. A decade of weather extremes. Nature climate change, 2012, 2(7): 491-496. DOI:10.1038/NCLIMATE1452.

[28] Woolway R I, Merchant C J, Van Den Hoek J, et al. Northern Hemisphere atmospheric stilling accelerates lake thermal responses to a warming world. Geophysical Research Letters, 2019, 46(21): 11983-11992. DOI:10.1029/2019GL082752.

[29] Perkins-Kirkpatrick S E, Lewis S C. Increasing trends in regional heatwaves. Nature communications, 2020, 11(1): 3357. DOI:10.1038/s41467-020-16970-7.

[30] Deng K, Azorin-Molina C, Minola L, et al. Global near-surface wind speed changes over the last decades revealed by reanalyses and CMIP6 model simulations. Journal of Climate, 2021, 34(6): 2219-2234. DOI:10.1175/JCLI-D-20-0310.1.

[31] Woolway R I, Sharma S, Weyhenmeyer G A, et al. Phenological shifts in lake stratification under climate change. Nature communications, 2021, 12(1): 2318. DOI:10.1038/s41467-021-22657-4.

[32] Diehl S. Phytoplankton, light, and nutrients in a gradient of mixing depths: theory. Ecology, 2002, 83(2): 386-398. DOI:10.2307/2680022.

[33] Karpowicz, M., and Ejsmont-Karabin, J. Effect of metalimnetic gradient on phytoplankton and zooplankton (Rotifera, Crustacea) communities in different trophic conditions. Environmental Monitoring and Assessment, 2017, 189(8): 367. DOI:10.1007/s10661-017-6055-7.

[34] Scofield A E, Watkins J M, Osantowski E, et al. Deep chlorophyll maxima across a trophic state gradient: A case study in the Laurentian Great Lakes. Limnology and Oceanography, 2020, 65(10): 2460-2484. DOI:10.1002/lno.11464.

[35] Heaney S I, Eppley R W. Light, temperature and nitrogen as interacting factors affecting diel vertical migrations of dinoflagellates in culture. Journal of Plankton Research, 1981, 3(2): 331-344. DOI:10.1093/plankt/3.2.331.

[36] Ralston D K, McGillicuddy Jr D J, Townsend D W. Asynchronous vertical migration and bimodal distribution of motile phytoplankton. Journal of Plankton Research, 2007, 29(9): 803-821. DOI:10.1093/plankt/fbm061.

[37] Baek S H, Shimode S, Shin K, et al. Growth of dinoflagellates, Ceratium furca and Ceratium fusus in Sagami Bay, Japan: The role of vertical migration and cell division. Harmful algae, 2009, 8(6): 843-856. DOI:10.1016/j.hal.2009.04.001.

[38] Ryan J P, McManus M A, Sullivan J M. Interacting physical, chemical and biological forcing of phytoplankton thin-layer variability in Monterey Bay, California. Continental Shelf Research, 2010, 30(1): 7-16. DOI:10.1016/j.csr.2009.10.017.

[39] Fennel K, Boss E. Subsurface maxima of phytoplankton and chlorophyll: Steady‐state solutions from a simple model. Limnology and Oceanography, 2003, 48(4): 1521-1534. DOI:10.4319/lo.2003.48.4.1521.

[40] White B, Matsumoto K. Causal mechanisms of the deep chlorophyll maximum in Lake Superior: A numerical modeling investigation. Journal of Great Lakes Research, 2012, 38(3): 504-513. DOI:10.1016/j.jglr.2012.05.001.

[41] Karpowicz M, Pasztaleniec A, Grabowska M, et al. Deep chlorophyll maximum in temperate lakes with different trophic conditions–a rare or common phenomenon?. Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems, 2024 (425): 1. DOI:10.1051/kmae/2023024.

[42] Xianlong Z H, Yilun L, Yu Y, et al. Response of phytoplankton community structure to the vertical mixing process in Lake Fuxian. Lake Sci, 2025, 37(1): 36-49. DOI:10.18307/2025.0111 .[朱先龙,雷逸伦,杨予等.抚仙湖浮游植物群落结构对水体垂直混合过程的响应.湖泊科学,2025,37(1):36-49.]

[43] Degermendzhy A G, Zadereev E S, Rogozin D Y, et al. Vertical stratification of physical, chemical and biological components in two saline lakes Shira and Shunet (South Siberia, Russia). Aquatic Ecology, 2010, 44(3): 619-632. DOI:10.1007/s10452-010-9336-6.

[44] You Q, Fraedrich K, Min J, et al. Observed surface wind speed in the Tibetan Plateau since 1980 and its physical causes. International Journal of Climatology, 2014, 34(6): 1873-1882. DOI:10.1002/joc.3807.

[45] Wu Y, Huang A, Li X, et al. Thermal response of large seasonally ice‐covered lakes over Tibetan Plateau to climate change. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 2024, 129(8): e2023JD039935. DOI:10.1029/2023JD039935.

[46] Yue L, Kong W, Ji M, et al. Community response of microbial primary producers to salinity is primarily driven by nutrients in lakes. Science of the Total Environment, 2019, 696: 134001.

[47] Li Z, Gao Y, Wang S, et al. Phytoplankton community response to nutrients along lake salinity and altitude gradients on the Qinghai-Tibet Plateau. Ecological indicators, 2021, 128: 107848. DOI:10.1016/j.ecolind.2021.107848.