

GDGTs在古环境重建中的气候指示意义

宋兴超

云南师范大学地理学部, 云南 昆明

收稿日期: 2026年4月20日; 录用日期: 2026年5月26日; 发布日期: 2026年7月30日

摘 要

甘油二烷基甘油四醚脂类(GDGTs)是古菌和细菌细胞膜的重要组成部分, 其分子组成会随环境温度、pH等因素的变化而发生适应性调整, 因而成为古环境重建的重要生物标志物。基于类异戊二烯GDGTs (isoGDGTs)的TEX86指标已广泛应用于海水和湖泊表层温度重建; 基于支链GDGTs (brGDGTs)的环化指数(CBT)和甲基化指数(MBT)可有效反映环境pH和大气温度变化; 近年来发展的羟基化GDGTs (OH-GDGTs)则展现出在低温环境和底层水温重建中的独特优势。陆源输入指数BIT可用于区分GDGTs的海源与陆源贡献。目前, 基于GDGTs的研究已在全球海洋、湖泊、土壤等环境中广泛开展, GDGTs已成为古温度、古水文、古环境重建的重要工具。本文系统梳理了GDGTs的化学结构、生物来源、主要环境指标及其气候指示意义, 总结了不同指标在实际应用中的优势与局限, 并对未来研究方向进行了展望。

关键词

GDGTs, 指标, 古环境重建, 指示意义

Climate Indicative Significance of GDGTs in Paleoenvironment Reconstruction

Xingchao Song

Faculty of Geography, Yunnan Normal University, Kunming Yunnan

Received: April 20, 2026; accepted: May 26, 2026; published: July 30, 2026

Abstract

Glycerol dialkyl glycerol tetraether lipids (GDGTs) are important components of archaea and bacterial cell membranes. Their molecular composition adapts to changes in environmental temperature, pH, and other factors, thus becoming important biomarkers for paleoenvironment reconstruction. The TEX86 index based on isoprene-like GDGTs (isoGDGTs) has been widely used in the reconstruction of seawater and lake surface temperatures; the cyclization index (CBT) and methylation

index (MBT) based on branched GDGTs (brGDGTs) can effectively reflect changes in environmental pH and atmospheric temperature; and the hydroxylated GDGTs (OH-GDGTs) developed in recent years have shown unique advantages in the reconstruction of low-temperature environments and bottom water temperatures. The terrestrial input index (BIT) can be used to distinguish between marine and terrestrial contributions of GDGTs. Currently, research based on paleotemperature and paleohydrology (GDGTs) has been widely conducted in global marine, lake, and soil environments, and GDGTs have become important tools for paleotemperature, paleohydrological, and paleoenvironmental reconstruction. This paper systematically reviews the chemical structure, biological origin, main environmental indicators, and climate indicative significance of GDGTs, summarizes the advantages and limitations of different indicators in practical applications, and provides an outlook on future research directions.

Keywords

GDGTs, Indicators, Paleoenvironmental Reconstruction, Indicative Significance

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

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

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



Open Access

1. 引言

甘油二烷基甘油四醚脂类(GDGTs)来源于微生物的细胞膜古菌,在自然环境中分布广泛,从海陆沉积载体中获取 GDGTs 材料比较容易,利用该指标反演古环境的研究越来越成熟。近年来,随着科技技术的不断发展, GDGTs 的分离精度越来越高,重建指标的估测精度也随之上升。GDGTs 最开始认为是在极端高温环境下的细菌产生的细胞膜的组成部分,但是随着研究的进展发现 GDGTs 在广泛的环境沉积物中存在。GDGTs 最早的研究出现于类异戊二烯 TEX₈₆ 指标建立海表温度[1]。随着 GDGTs 在海洋研究的进展, GDGTs 的运用迁移到湖泊中。类异戊二烯(isoGDGTs)的结构由两条碳链组成和四个醚键,碳链上有环戊烷和甲基分布[2],其来源于多种古菌。IsoGDGTs 包含多种化合物,常见的为依次含有 0~3 个环戊烷的 isoGDGT-0、isoGDGT-1、isoGDGT-2、isoGDGT-3,以及有 4 个环戊烷和 1 个环己烷的泉古菌醇(Crenarchaeol, cren)及其异构体(Crenarchaeol', cren'),通常认为 cren 是奇古菌的生物标志化合物。BrGDGTs 的分子结构稳定包含两条 28 个碳原子生物烷基链,两条链通过醚键连接,形成一个闭合的环装的分子,链上存在 4~6 个甲基和 0~2 个五元环,目前其生物来源尚不能精确识别[2]。OH-GDGTs 相较于 isoGDGTs 额外携带了一个到两个羟基组分,依据 OH-GDGTs 所携带环戊烷(括号内的数字)的数量,OH-GDGTs 可分为携带一个羟基组分的 OH-GDGT-0 (0 个)、OH-GDGT-1 (1 个)和 OH-GDGT-2 (2 个),携带两个羟基组分的 2OH-GDGT-0 [3]。GDGTs 研究的研究重点在于分析 GDGTs 分布与环境因子之间的关系,温度、水深、pH、水体的含氧量、盐度都是影响 GDGTs 分布的环境因子[3]。GDGTs 的化学结构会根据环境温度和 pH 等环境因子发生改变,以此来适应环境变化。基于此在海温重建,湖泊沼泽的研究中成为了重要的工具。本文主要在于分析有关 GDGTs 的 TEX₈₆、CBT、MBT、BIT 等指标的指示意义。基于 GDGTs 的指标的研究工作在全球范围案例众多,最多的是利用 TEX₈₆ 指标建立海洋表面温度且效果最为明显。GDGTs 最开始认为是极端环境下细菌的合成的细胞膜组成物质,但是随着研究的进行,在海洋,湖泊沉积物和土壤中都存在[4]。因此 GDGTs 在环境重建工作中变成了重要的指标。使用高效液相色谱(HPLC)-质谱(MS)技术,通过检测 GDGTs 的产生环境和地球化学重要性的能力,对 GDGTs 的环境产生和环境指示有了解[5]。基于 GDGTs 在环境中大量存在,且其结构的变化指示环境变化,例如土

壤有机质(OM)输入, 海水温度以及土壤 pH 值和平均空气温度[6]。利用 OH-GDGTs 重建海表温度(SST)的研究也在不断的开展中, 在各大洋的应用均证实其重建 SST 的结果要优于 isoGDGTs 重建的结果, 而且在相对较长的时间段研究中效果很好。GDGTs 的指标现在越来越多地用于古气候学、古海洋学和古环境学[7]。

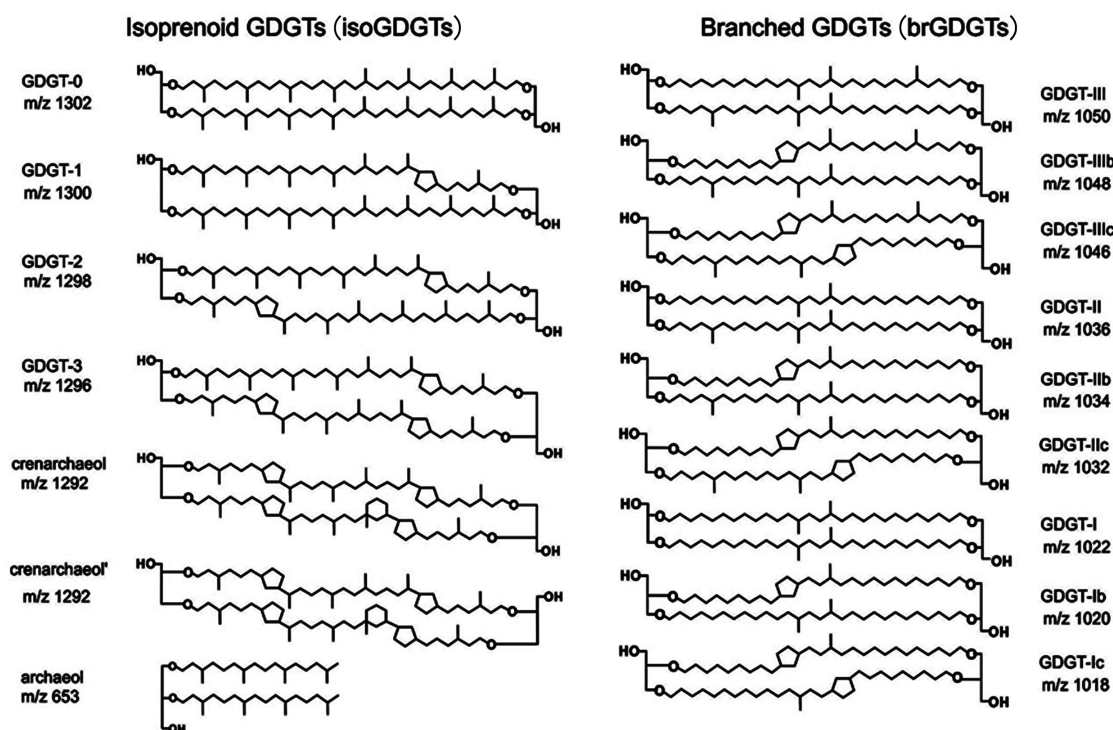


Figure 1. Molecular structures of glycerol dialkyl glycerol tetraethers [4]

图 1. GDGTs 结构图[4]

2. GDGTs

2.1. isoGDGTs

类异戊二烯的生物来源开始认为是海洋嗜热古菌产生, 但是在后来的研究中发现湖泊环境中也有发现。类异戊二烯是古菌细胞膜的组成部分, 作为微生物细胞膜酯的核心类脂(Core Lipids), GDGTs 与头基(Head Groups)如磷酸、己糖等组成一个完整的极性类脂(Intact Polar Lipids), 头基的稳定性不足, 在细胞死亡后就会水解, 核心类脂则相对稳定, 保留在海洋湖泊等各类沉积载体中, 核心脂类保存在沉积物中为古环境研究提供了证据。为适应环境变化古菌会调整期细胞膜核心脂的化学结构, GDGTs 的五元环会随着温度的升高数量上升, 温度越高五元环的数量就随之上升[7][8]。以此来保证细胞在不同环境中的生理活性。TEX86 指标就是基于这个原理建立的关于海洋表层温度的标准。TEX86 也运用到湖泊环境中, 但是由于湖泊和海洋的环境存在差异, 运用的效果不一。海洋非嗜热泉古菌和超嗜热古菌都能合成一种简称为类异戊二烯 GDGTs 的四醚膜类脂物, 但是彼此之间存在差异[9]。非嗜热泉古菌合成的四醚膜类脂物包括含有 0 到 3 个 5 员环的 GDGTs0、GDGTs1、GDGTs2、GDGTs3 (结构式见插图 1)、泉古菌醇 crenarchaeol (GDGT4; 除了含有 4 个 5 员环之外还含有 1 个 6 员环)以及泉古菌醇 crenarchaeol 的重构异构体。产生类异戊二烯的古菌对环境温度, PH 等因素变化反应敏锐[10]。基于此建立了 TEX86 指标, 在重建海表温度方面应用广泛[11]。

2.2. brGDGTs

支链 GDGTs 是 GDGTs 类群的另外一个种类, 它的发现早于类异戊二烯, 最早发现是存在于沉积柱中, 但是后续在土壤中也发现广泛存在。后续的研究发现沉积物中的支链可能来源于陆地河流携带的, 支链 GDGTs 的占比可以作为衡量陆源输入的指标。支链 GDGTs 在一定程度上代表了陆源信号[11][12]。支链 GDGTs。

在结构上和类异戊二烯 GDGTs 不同, 它们的碳骨架不是类异戊二烯结构, 而是具有数目不等的甲基支链, 甲基的数目在 2 到 6 个之间, 环戊烷结构的数目(0~2 个), 而且没有环己烷结构(见图 1)。基于此大概把支链 GDGTs 分为了 7 种, 第一个大类是不含环戊烷的, 分别含有 4、5、6 个甲基[13]。第二个大类是含有一个环戊烷, 甲基数目分别是 4 个和 3 个。第三个大类是含有两个环戊烷甲基数目分别为 2 个和 3 个。对支链 GDGTs 化学分子立体结构说明, 支链 GDGTs 和类异戊二烯 GDGTs 存在同一立体构型。基于支链 GDGTs 的指标有环化指数 CBT、甲基化指数 MBT [14]。

2.3. OH-GDGTs

OH-GDGTs (hydroxylated isoprenoid glycerol dialkyl glycerol tetraethers)羟基化甘油二烷基四醚脂类是近年来发展的一类新型生物标志物, 其在海洋和陆地环境中均具备重建环境的潜力, 使常规的 isoGDGTs 的烷基链上多了一个或者多个官能团的衍生物, 根据羟基的数量和位置, OH-GDGTs 可进一步分为 OH-GDGT-0、OH-GDGT-1、OH-GDGT-2 等不同化合物。OH-GDGTs 的主要生物来源是奇古菌门和氨氧化古菌, 这类微生物在全球海洋和湖泊水体中广泛分布。与常规 isoGDGTs 类似, OH-GDGTs 具有极高的化学稳定性, 能够在沉积物中长期保存数百万年, 因而成为研究过去气候变化的理想载体。具体而言, 随着水温升高, 古菌倾向于合成含有更多环戊烷环的 OH-GDGTs, 以维持细胞膜的流动性和稳定性。这一机制使得 OH-GDGTs 的分子组成与生长环境温度之间建立起定量关系, 温度越高, 含 2 个环戊烷的 OH-GDGT-2 的相对丰度越高; 温度越低, 无环的 OH-GDGT-0 占比越大。RI-OH 是目前应用最广的 OH-GDGTs 温度指标, 该指标基于 OH-GDGTs 的环化程度(即环戊烷数量)与温度之间的正相关关系, 数值随温度升高而增大。%OH-GDGTs 表示 OH-GDGTs 占 OH-GDGTs 与常规 isoGDGTs 总和的比例, 该指标被认为可以反映古菌群落结构变化, 有研究显示其与溶解氧和湖水深度相关。OH-GDGTs 作为一类新型古菌脂类古温度计, 凭借其来源单一、陆源干扰小、底层水温记录能力、寒冷环境优势等特点, 已成为传统 GDGTs 温度计的重要补充。近年来, 从海洋到湖泊的多尺度研究已确认其作为可靠古温度计的潜力。

3. GDGTs 指标

GDGTs 具有随环境变化改变自身化学结构的特性, 基于此给古环境研究带来了许多可能性, 能够找到一些规律来反演过去的环境变化, 揭示环境变化的规律, 对于研究过去地球环境和预测未来气候变化的趋势都具有很重要的意义。

3.1. TEX₈₆ 温标

TEX₈₆ 温标(公式(1))是基于海洋泉古菌对于环境温度具有高度敏感响应, 其细胞膜的结构类异戊二烯的环戊烷的数量会随着温度的上升而增加, 以此来增加细胞膜的粘性来适应更高的温度。具体表现为环戊烷的个数和温度之间存在函数关系[15]。该指标最早发现于海洋环境, TEX₈₆ 用于重建海表温度。湖泊环境具有沉积速率高而且分辨率高, 区域代表性良好的特点。基于此 TEX₈₆ 指标也被运用到湖泊环境中, 虽然关于 TEX₈₆ 指标是否符合湖泊环境还存在争议, 因为湖泊环境存在的不确定因素较多, 包括

河流输入, 流域的土壤输入, 湖泊内源自生, 因此湖泊 GDGTs 来源是研究的关键之一。湖泊的自身化学性质和物理性质 pH, 营养物质, 水深等都是影响 GDGTs 分布的环境因子[16]。

$$\text{TEX}_{86} = \frac{(\text{GDGT}-2 + \text{GDGT}-3 + \text{cren}')}{\text{GDGT}-1 + \text{GDGT}-2 + \text{GDGT}-3 + \text{cren}'} \quad (1)$$

3.2. CBT/MBT 环化指数甲基化指数

在支链 GDGTs 碳链上有甲基支链和五元环连接, 甲基个数和五元环的个数受到环境因子的控制, 包括温度、酸碱度。对全球分布的>130 种天然土壤中分支 GDGT 分布的广泛调查表明, 与年平均气温(MAT)和土壤 pH 值存在显著相关性[17]。其中, 支链 GDGTs 支链上的甲基数量与温度和土壤 pH 呈负相关, 而环戊烷部分的数量与土壤 pH 呈负相关。环化指数和甲基化指数表示环化程度和甲基化程度是支链 GDGTs 的环境指标, 支链 GDGTs 改变甲基化程度的方式调节细胞膜的流动性以适应温度的变化。温度越高, 甲基个数越少。随着科学技术的发展, 分离了五甲基和六甲基, 六甲基 GDGTs 更加受到 pH 的控制, 再甲基化指数中去除六甲基后重建的数据更加准确。支链 GDGTs 的甲基的个数和大气平均温度(MAAT)呈现正比关系, 环化指数和 pH 呈现负相关性, 支链 GDGTs 自发现以来一直都是有机地球化学研究热点。基于此构建了甲基化指数(MBT)公式(2)和环化指数(CBT)公式(3) [18]。甲基指数指示平均温度, 环化度指示了 PH 值, 这两个指数是基于土壤的 GDGT 来建立的, 湖泊沉积物中分大量支链提供了是否可以将这两个指标用于湖泊环境中, 在把校正公式运用到湖泊时, 奏效不同, 有的适用, 有的成果不理想。在使用这两个指标时需要考虑区域之间的差异性, 而且支链 GDGTs 的生物来源尚不清楚, 所以在采用该指标进行研究时, 需要考虑地区之间差异和生物来源研究不能一概而论。由此在区域环境上开展了许多校准方程, 校准的方式一般采用线性回归, 包括五甲基校准, 支链 GDGTs 分布与器测温度之间的回归, 以此来提高温度的重建, 支链 GDGTs 的发现使得温度重建的使用范围。

$$\text{MBT} = \frac{[\text{GDGT}-\text{I}] + [\text{GDGT}-\text{Ib}] + [\text{GDGT}-\text{Ic}]}{\sum \text{所有支链GDGTs}} \quad (2)$$

$$\text{CBT} = -\log_{10} \left(\frac{((\text{GDGT}-\text{Ib}) + (\text{GDGT}-\text{IIb}))}{((\text{GDGT}-\text{I}) + (\text{GDGT}-\text{II}))} \right) \quad (3)$$

3.3. BIT

分辨陆源和内源是 GDGTs 重建指标的关键因素, 因为不同的沉积物中化合物的分布存在很大的差异, 一般陆地源的 GDGTs 为支链 GDGTs, 而海洋环境的 GDGTs 多为古菌产生的类异戊二烯为主, 以此在做分析时需要分辨 GDGTs 的来源才能保证研究结构的准确性。比如边缘海的钻孔沉积柱, 需要分辨到底是内源还是河流入海口所带来的 GDGTs。BIT 值就是基于分辨海源还是陆源的指标之一。BIT 值公式 4 范围为 0 到 1, 如果 BIT 值越靠近 1 说明该处沉积物中陆源贡献越大, 反之则是海源贡献大, 但该指标的使用也不能一概而论, 一般在近海和湖泊环境的研究中应用比较多[19]。例如, 基于 $\delta^{13}\text{C}_{\text{TOC}}$ 、C/N 比和 BIT 指标的三端元模型, 分辨了陆源和海源的有机质和 GDGTs 来源, 然后将陆源有机质分成土壤和植物来源 2 部分, 对土壤有机质进行了定量研究。最初发现土壤和泥炭样品接近 1, 开放海洋沉积物接近 0, 沿海海洋和湖泊沉积物变化[20]。沙尘中未检测到支链 GDGTs, 刚果河扇状沉积物中支链 GDGTs 值升高, 表明支链 GDGTs 主要由河流输送。已有研究表明, 随着河扇中与海岸距离的增加, 河流悬浮颗粒物的指数较高(通常为>0.8), 海洋悬浮颗粒物的指数降低[20]。

$$\text{BIT} = \frac{([\text{GDGT}-\text{I}] + [\text{GDGT}-\text{II}] + [\text{GDGT}-\text{III}])}{([\text{GDGT}-\text{I}] + [\text{GDGT}-\text{II}] + [\text{GDGT}-\text{III}] + [\text{cren}])} \quad (4)$$

3.4. RI-OH

RI-OH (Ring Index of Hydroxylated GDGTs), 即羟基化 GDGTs 环化指数, 是目前应用最广泛的 OH-GDGTs 温度指标。随着环境温度升高, 古菌会倾向于合成含有更多环戊烷环的膜脂, 以维持细胞膜的流动性和稳定性: 高温环境: OH-GDGT-2 的相对丰度增加 RI-OH 值升高, 低温环境: OH-GDGT-0 的相对丰度增加 RI-OH 值降低。这一机制使得 RI-OH 值与生长环境温度之间建立起稳定的定量关系。基于 RI-OH 与温度之间的良好相关性, 其被用于海洋湖泊等环境的温度重建。

4. 结语

GDGTs 已成为有机地球化学及其他领域的重要生物标志物。尽管已发表的研究中有很很大一部分来自相对较少的实验室, 越来越多的 GDGTs 出版物和大量文献表明, 使用 HPLC-MS 的 GDGTs 分析正在成为有机地球化学实验室的成熟工具。鉴于本文所讨论的 GDGTs 的来源和指标潜力仍存在许多悬而未决的问题, 但是随着以前未培养的 GDGTs 源生物的培养物的出现, 将有机会缩小影响 GDGTs 分布和这些生物标志物脂质特异性的因素。GDGTs 在很多方面展现出来运用潜力, 比如古海洋学, 古湖泊沼泽学, 古气候学。以 TEX₈₆ 指标重建了海洋湖泊等环境的长时间尺度的温度以及地质时期的高温时间段。BIT 指标是判别 GDGTs 来源的指标之一, 结合 BIT 指标进行重建工作, SST 的应用范围使得从海洋迁移到近海成为可能。支链 GDGTs 的 MBT、CBT 指标提供了从海洋反映陆地气温演变的渠道, 近海沉积物成为陆地气候的反馈。虽然目前仍然存在一些需要解决的问题, 但已经取得的研究结果是积极乐观的。

参考文献

- [1] 姚鹏, 于志刚, 赵美训. GDGT 在全球气候变化研究中的应用进展[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2011, 41(5): 71-78.
- [2] Weijers, J.W.H., Schouten, S., van den Donker, J.C., Hopmans, E.C. and Sinninghe Damsté, J.S. (2007) Environmental Controls on Bacterial Tetraether Membrane Lipid Distribution in Soils. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **71**, 703-713. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2006.10.003>
- [3] Liu, X., Lipp, J.S., Simpson, J.H., Lin, Y., Summons, R.E. and Hinrichs, K. (2012) Mono- and Dihydroxyl Glycerol Dibiphytanyl Glycerol Tetraethers in Marine Sediments: Identification of Both Core and Intact Polar Lipid Forms. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **89**, 102-115. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2012.04.053>
- [4] 陈雨霏, 陈华慧, 曾芝瑞. 古菌和细菌四醚膜脂 GDGTs 的生物合成机制及其生物地球化学意义[J]. 微生物学报, 2022, 62(12): 4700-4712.
- [5] 张晓林, 沙金庚, 刘静. 四醚膜类脂物的古温标——TEX₈₆ [J]. 古生物学报, 2008, 47(4): 498-505.
- [6] Huguet, C., Hopmans, E.C., Febo-Ayala, W., Thompson, D.H., Sinninghe Damsté, J.S. and Schouten, S. (2006) An Improved Method to Determine the Absolute Abundance of Glycerol Dibiphytanyl Glycerol Tetraether Lipids. *Organic Geochemistry*, **37**, 1036-1041. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2006.05.008>
- [7] 李婧婧, 杨欢, 郑峰峰, 等. 湖泊水体微生物四醚膜脂化合物研究进展[J]. 湖泊科学, 2021, 33(5): 1334-1349.
- [8] 李婧婧, 谢树成. 微生物四醚膜脂化合物在湖泊环境中的研究进展[J]. 矿物岩石地球化学通报, 2015, 34(2): 277-284, 309.
- [9] 李婧婧, 郑峰峰, 徐敏, 等. 长江中下游湖泊 GDGTs 分布及其环境意义[J]. 地球科学, 2023, 48(11): 4335-4348.
- [10] 谢树成, 殷鸿福, 刘邓, 邱轩. 再谈古生物学向地球生物学的发展: 服务领域的拓展与创新[J]. 地球科学, 2018, 43(11): 3823-3836.
- [11] 郑峰峰, 张传伦, 陈雨霏, 等. 支链四醚膜脂在中国土壤中的分布: 对 MBT/CBT 指标作为古环境指标可靠性的评估[J]. 中国科学: 地球科学, 2016, 46(6): 782-798, 1-3.
- [12] 葛黄敏, 张传伦. 中国边缘海环境中 GDGT 的研究进展[J]. 中国科学: 地球科学, 2016, 46(4): 473-488.
- [13] 曹鹏, 沈菊培, 贺纪正. 古菌细胞膜脂在古菌群落组成及其对环境响应研究中的应用[J]. 应用生态学报, 2012, 23(9): 2609-2616.

-
- [14] 田少华, 肖国桥, 杨欢. GDGTs 在黄土古环境重建中的研究进展[J]. 地球科学进展, 2020, 35(5): 465-477.
- [15] 谢树成, 黄咸雨, 杨欢, 等. 示踪全球环境变化的微生物代用指标[J]. 第四纪研究, 2013, 33(1): 1-19.
- [16] 谢树成, 杨欢, 等. 地质微生物响应地质环境变化的若干问题——兼论环境代用指的应用[J]. 地质论评, 2018, 64(1): 183-189.
- [17] Inglis, G.N., Bhattacharya, T., Hemingway, J.D., Hollingsworth, E.H., Feakins, S.J. and Tierney, J.E. (2022) Biomarker Approaches for Reconstructing Terrestrial Environmental Change. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **50**, 369-394. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-032320-095943>
- [18] Damsté, J.S.S., Ossebaer, J., Abbas, B., Schouten, S. and Verschuren, D. (2009) Fluxes and Distribution of Tetraether Lipids in an Equatorial African Lake: Constraints on the Application of the TEX₈₆ Palaeothermometer and BIT Index in Lacustrine Settings. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **73**, 4232-4249. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2009.04.022>
- [19] Bechtel, A., Smittenberg, R.H., Bernasconi, S.M. and Schubert, C.J. (2010) Distribution of Branched and Isoprenoid Tetraether Lipids in an Oligotrophic and a Eutrophic Swiss Lake: Insights into Sources and GDGT-Based Proxies. *Organic Geochemistry*, **41**, 822-832. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2010.04.022>
- [20] Beman, J.M., Sachdeva, R. and Fuhrman, J.A. (2010) Population Ecology of Nitrifying *Archaea* and *Bacteria* in the Southern California Bight. *Environmental Microbiology*, **12**, 1282-1292. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2010.02172.x>