

浅水湖泊内源磷负荷季节变化的生物驱动机制*

谢 平**

(中国科学院水生生物研究所淡水生态与生物技术国家重点实验室东湖湖泊生态系统试验站, 武汉 430072)

摘要 由于磷是重要的生源要素, 过量的磷促进浮游植物(包括有毒蓝藻)的生长而使水质恶化, 水-泥界面的磷交换机制受到广泛关注. 一般认为沉积物的磷释放模式在浅水湖泊和深水湖泊之间有很大的差异. 在探讨沉积物中磷释放机制时, 人们一直最关注的要素为铁和氧及其相关的环境因子(如扰动、分解), 但是浅水湖泊中磷含量变化的大部分结果仍然无法解释. 通过对欧洲温带浅水湖泊和亚热带气候的长江中下游浅水湖泊中有关沉积物磷释放模式的野外和实验研究结果的分析, 认为在浅水湖泊内源磷负荷季节变动模式的驱动因子中, pH 可能比溶氧更为重要, 即浮游藻类的光合作用增强时导致水体 pH 值的上升, 这又可改变沉积物表面的 pH, 从而促进沉积物中磷(特别是铁磷)的释放; 并基于藻类水华对沉积物中磷的泵吸作用, 首次提出了浅水湖泊中内源磷负荷的季节波动与营养水平密切相关主要是由于藻类光合作用驱动的新的观点. 此外, 浅水湖泊中藻类水华对沉积物磷的选择性泵吸作用, 一方面圆满地解释了为何在超富营养的武汉东湖通过非经典的生物操纵于 20 世纪 80 年代中期消除了东湖的蓝藻水华后水柱中总磷和活性磷含量均显著下降, 另一方面也解释了为何在许多欧洲湖泊的群落季节演替过程中出现的春季浮游植物较少的清水期或通过经典的生物操纵降低浮游植物的现存量均可显著地降低湖水中的磷含量. 相对于深水湖泊来说, 浅水湖泊生态系统结构的改变引发的浮游植物的兴衰, 能对水-泥界面磷的交换能产生更显著的影响. 也就是说, 生物的生命活动同样可以驱动沉积物中营养盐的释放, 而且在浮游植物丰富的富营养化浅水湖泊中, 这种静态释放作用更为明显.

关键词 浅水湖泊 内源磷负荷 藻类水华

20 世纪, 国际上关于深水湖泊的湖沼学研究远多于浅水湖泊. 深水湖泊因在夏季分层(stratification)大大地阻止了表水层(epilimnion)与较冷的深水层

(hypolimnion)及底层沉积物之间的联系, 此外, 由于大型水生植物仅限于在相对较窄的边缘区域分布, 其对系统的影响也相对较小; 而在浅水湖泊中, 水混

2005-03-16 收稿, 2005-06-04 收修改稿

* 中国科学院知识创新工程重大项目(编号: KZCX1-SW-12)及国家杰出青年自然科学基金项目(批准号: 30225011)共同资助

** E-mail: xieping@ihb.ac.cn

SCIENCE IN CHINA Ser. D Earth Sciences

界面的相互作用强烈,大型水生植物能对生态系统产生重要影响,因此浅水湖泊与深水湖泊在许多方面存在很大差异^[1]。

磷在湖沼学研究中受到的关注可能比其它任何元素都要多。沉积物和上覆水之间的磷交换是自然水体磷循环的重要组成部分,这一过程既受物理化学因素也受生物因素的调控。由于磷是重要的生源要素,过量的磷促进浮游植物的生长,甚至导致有毒蓝藻水华的爆发,因此沉积物中磷的含量及向水柱中的移动引起广泛的关注^[2]。

水柱中磷的季节变化在浅水湖泊和分层的深水湖泊中差异巨大。在分层的深水湖泊,夏季磷由于颗粒物的沉降不断地从表水层向深水层转移,而在深水层矿化的磷只有等到秋季的混合期(*autumn turnover*)才能回到表水层。而在浅水湖泊的趋势却正好相反,即夏季沉积物的磷释放增加而使水柱中的磷含量增加,这被认为主要是由于浅水湖泊沉积物-水的更紧密的接触而使沉积的磷快速返回水中以及夏季沉积物表层的温度相对较高而增加了磷的矿化速率^[1, 3]。

一般认为沉积物的磷释放模式在浅水湖泊和深水湖泊之间有很大的差异:在形成温跃层的分层湖泊,夏季由于形成厌氧的(*anoxic*)深水层而促进与氧化还原电位有关的铁磷的磷释放过程,从而增加内源负荷^[4, 5],而在一年四季整个水柱氧化条件都很好的浅水湖泊,因表层沉积物形成很好的氧化层(*oxidized layer*)而阻止沉积物磷的释放^[6]。但最近的许多研究表明,即使上覆水是有氧的,沉积物也能释放磷^[7, 8],浅水湖泊的磷释放能占到整个磷负荷的相当比例,有时甚至超过外源负荷^[6, 9, 10]。在富营养化湖泊中,被沉积物吸附的磷之后又能释放到水体中,正是由于这种内源负荷的存在,致使在控制富营养化的工程实践中,人们发现即使切断外源负荷后在相当长的时期水柱中的磷不能得到有效降低,导致水质得不到有效改善^[1, 11-14],而沉积物的氮的缓冲效应较不明显^[15]。譬如,Jeppesen 等^[16]通过对丹麦的 27 个浅水湖泊的研究发现,虽然这些湖泊的外源磷负荷得到了大幅削减,但即使经过了 4~16 年,水体中的磷浓度也未达到期望的水平。

长期以来,人们认为铁磷在沉积物的磷释放过程中起着非常重要的作用,即在还原环境中,铁磷将被释放,因此,在探讨沉积物中磷释放机制时人们一直最关注的要素为铁和氧及其相关的环境因子(如扰动、分解),虽然偶有关关注其它的环境因子如 pH ^[17],然而,虽然人们发现了一些湖水中磷浓度与外源负荷和沉积物特性的经验关系,但是浅水湖泊中磷含量变化的大部分结果仍然无法解释^[1]。20 世纪末,丹麦的科学家对该国 265 个浅水湖泊的研究发现,湖水中总磷含量的季节变化随湖水中总磷水平的提高而加大,夏季的含量可为冬季的数倍^[3, 6, 10],但是他们并没有对这一现象作出合理的解释。这显然无法用浅水湖泊夏季沉积物表层相对较高的温度(增加矿化速率)和溶氧的变化来解释。

另一方面,欧洲的科学家发现,在欧洲的一些浅水湖泊,通过经典的生物操纵降低了浮游植物的现存量,湖水中的总磷含量也显著地下降了^[10]。Hasson 等^[18]推测这可能是通过沉积物表面光照条件的改善而有利于附着藻类的生长和氧气的产生,从而增加沉积物对磷的化学吸收和生物摄取。

显然,欧洲的湖沼学家并未注意浮游藻类对水泥界面磷交换的可能影响,但湖泊营养水平变化最直接的影响就是浮游藻类的丰度,可以推想,相对于深水湖泊来说,浅水湖泊的单位水容积具有较大的沉积物表面积(这意味着水-泥界面的磷交换对水柱中磷浓度变动的的影响更大),而且沉积物与植物光合作用层有更密切的联系(这意味着植物的光合作用可能对水-泥界面的磷交换产生影响)。

近年,中国的湖沼学家通过对长江中游的武汉东湖过去半个世纪中磷(水柱和底泥)和浮游藻类长期变化的资料的分析发现,磷的内源负荷与藻类水华消长密切相关^[19]。其后,他们在实验湖沼学研究发现蓝藻水华爆发导致沉积物磷的大量释放,并提出藻类光合作用加强导致 pH 上升从而对沉积物磷进行选择性的泵吸作用的假说^[20, 21]。最近又通过对长江中下游的 33 个湖泊的比较湖沼学研究发现,营养水平越高, N/P 比越低,而且夏季的 N/P 比比春秋显著下降^[22],这与在丹麦 265 个浅水湖泊的发现十分类似^[3, 6, 10]。

本篇论文通过对欧洲温带浅水湖泊和亚热带气候的长江中下游浅水湖泊中有关沉积物磷释放模式的野外和实验研究结果的分析, 基于藻类水华对沉积物中磷的泵吸作用, 首次提出了浅水湖泊中内源磷负荷的季节波动与营养水平密切相关主要是由于藻类光合作用驱动的新观点。

1 欧洲浅水湖泊 TP 的季节变动规律

在欧洲的一些国家(如瑞典、丹麦), 绝大部分湖泊为浅水湖泊, 由于日益深刻的富营养化问题, 20世纪后期, 积累了大量关于浅水湖泊营养盐动态方面的基础研究资料^[1]。

丹麦科学家^[3, 6, 10]研究了 265 个丹麦温带湖泊的湖水中总磷(TP)含量相对于冬季值的季节变化(图 1), 他们分析的湖泊主要是富营养型(一半湖泊夏季平均 TP 含量为 $0.15\sim 0.58\text{ mg P}\cdot\text{l}^{-1}$)、浅水型(一半湖泊的平均水深为 $1.2\sim 3.2\text{ m}$)、及相对较小(一半湖泊的面积为 $17\sim 137\text{ ha}$): 所研究的湖泊在过去的 10~15 年间至少每年采样 10 次, 每个湖泊代表一个点, 均为表层水样。他们发现磷含量的季节变化与湖泊的营养水

平高度相关: 当湖泊的总磷含量低于 $0.05\text{ mg P}\cdot\text{l}^{-1}$ 时, TP 的季节变动较低, 夏季与冬季的差异不大, 但是在较富营养的湖泊中(特别是当湖泊的总磷含量高于 $0.1\text{ mg P}\cdot\text{l}^{-1}$ 时), 夏季的 TP 含量一般比冬季高出 2~3 倍。也就是说, 在浅水的温带湖水中夏季总磷浓度升高的现象越是在富营养湖泊中越是明显, 这虽然有时被归结为夏季来自污水的磷的输入的增加, 但在大多数情况下则是沉积物内源磷负荷增加的结果^[6]。

Sondergaard 等^[10]对 16 个丹麦湖泊的沉积物中磷的滞留(P-retention)进行了为期 8 年的研究, 将这些湖泊根据湖水中夏季的平均总磷浓度划分为 3 个类型。所研究的湖泊相对较小、浑浊、富营养化、水的滞留时间短。为了建立逐月的质量收支(monthly mass balances), 对每个湖泊的主要入水口(main inlets), 充分考虑污水排放的季节变化, 每年采样 18~26 次, 而对较次要的入水口, 根据它们对总负荷的相对贡献, 采样次数要少一些。出水口(outlets)的样品夏季每月采集 2 次, 冬季每月采集 1 次(每年 19 次)。所研究的湖泊营养盐负荷的历史各异, 但大部分湖泊在近 10~15 年都进行了负荷的削减。他们的结果表明, 沉

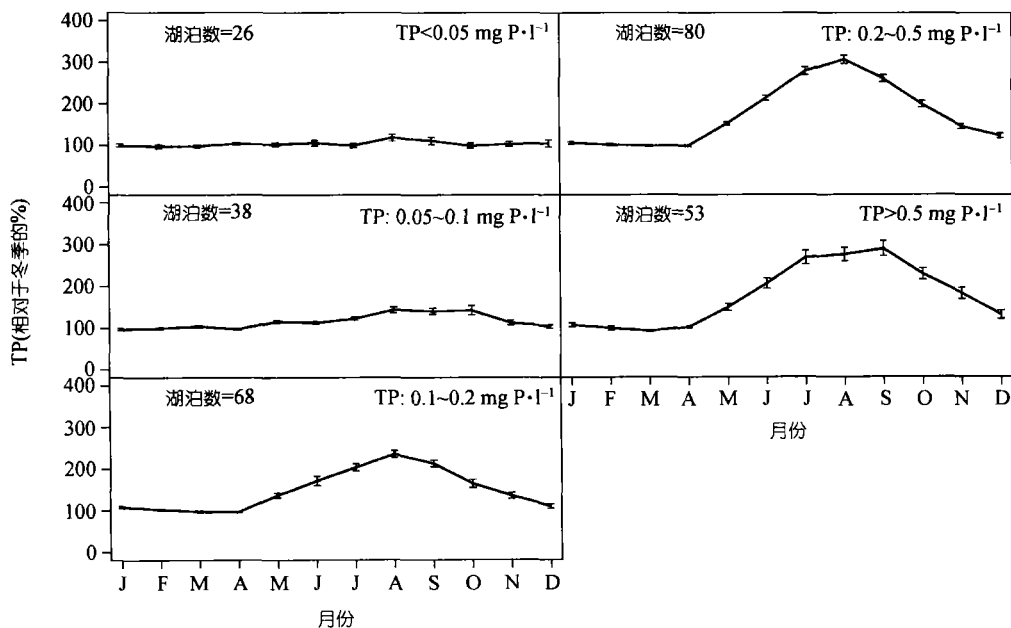


图 1 丹麦 265 个不同总磷水平湖泊中总磷浓度(相对于冬季 1~3 月值的百分数)的季节变化
根据夏季的平均总磷含量划分成若干种类型^[6]

积物中磷滞留的季节变化在不同营养水平湖泊中有很大的差异: 当湖水中的总磷含量 $<0.1 \text{ mg P} \cdot \text{l}^{-1}$ 时, 沉积物中磷的平均滞留率除 7~8 月外均为正值, 当湖水中的总磷含量 $>0.1 \text{ mg P} \cdot \text{l}^{-1}$ 时, 磷的滞留率在 4~9 月均为负值, 以 5 月和 7 月负值最大(高达外源负荷的 50%~65%), 而在 6 月的负滞留率值一般较小(特别是在 $0.1\sim 0.2 \text{ mg P} \cdot \text{l}^{-1}$ 的湖泊). 他们认为, 5 月份在大多数富营养湖泊中出现的很大的负滞留率值暗示着春天不断增加的生物活动开始诱导着冬天滞留在沉积物中磷的释放.

Sondergaard 等^[6]综合各种文献列举了对沉积物滞留磷能力的季节变化及其与营养水平关系的几种可能解释, 包括(i)随着温度升高, 有机物质的矿化与无机磷释放速率的增加, (ii)富营养湖泊中光合作用导致 pH 升高增加铁磷的释放速率, (iii)与浮游植物生产力的季节变化有关的有机质沉积速率的增加(这在较高温度条件下将降低表层沉积物对磷的滞留能力), (iv)夏季, 随着有机质负荷的增加以及矿化过程的加强, 氧和硝酸盐在沉积物中的渗透深度降低, 在富含铁磷的湖泊, 温度的升高减少沉积物表层氧化层(oxidized surface layer)的厚度, 从而可能会促进氧化还原敏感的(redox-sensitive)释放作用.

Sondergaard 等^[6]认为, 如图 2 所示的初夏沉积物磷滞留能力的下降可能与春末高浮游动物生物量的出现以及其对浮游植物的牧食而带来的清水期(clearwater phase)有关, 这可能包含有几种机制: 有机质沉淀的下降减少了溶氧的消耗从而增加了氧化还原条件, 光照条件的改善增加了底栖的初级生产力从而增加了磷的摄取和沉积物表面的氧化条件. 他们认为, 在生物操纵实验中经常观察到的食浮游生物鱼类的减少使叶绿素 a 减少及透明度增加从而导致湖水中磷含量的下降的现象支持上述观点. 但是这仍然无法满意地解释清水期过后的夏季为何沉积物磷释放大量增加以及为何夏季磷内源负荷与营养水平密切相关.

2 生物操纵对浅水湖泊内源磷负荷的影响

2.1 非经典生物操纵对内源磷负荷的影响

Xie 和 Xie^[19]通过对武汉东湖进行的磷和浮游植物的长期(1950s~1990s)生态学资料的分析, 首次报道了富营养型浅水湖泊湖水中的磷的内源负荷与藻类水华消长密切相关的现象.

武汉东湖为长江中游的中型浅水湖泊(面积为 27.9 m^2 , 平均水深 2.2 m). 总磷含量总的趋势是在 20

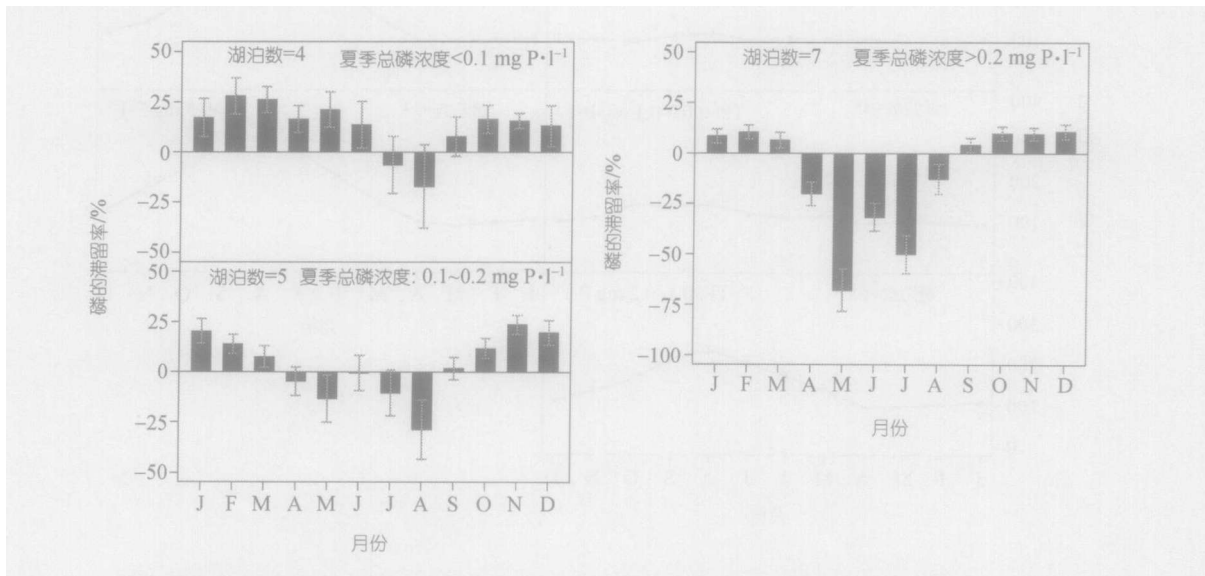


图 2 16 个丹麦湖泊(根据 8 年的夏季平均总磷含量划分成 3 种类型)沉积物中磷滞留的季节变化^[10]

世纪 50 年代较低, 20 世纪 70 年代中期有一个快速增加过程(与生活污水的大量输入及草鱼大量放养导致的水生高等植物的大量衰退有关), 20 世纪 80 年代中期总磷含量达最高, 之后总磷含量迅速下降(图 3、

图 4)。20 世纪 70 年代中期开始东湖蓝藻水华大量爆发, 然而从 1985 年突然从湖水中消失^[23, 24], 东湖蓝藻水华的消失主要归因于滤食性鱼类(鲢、鳙)养殖产量的不断上升^[24, 25]。很显然, 蓝藻水华爆发期间, 浮

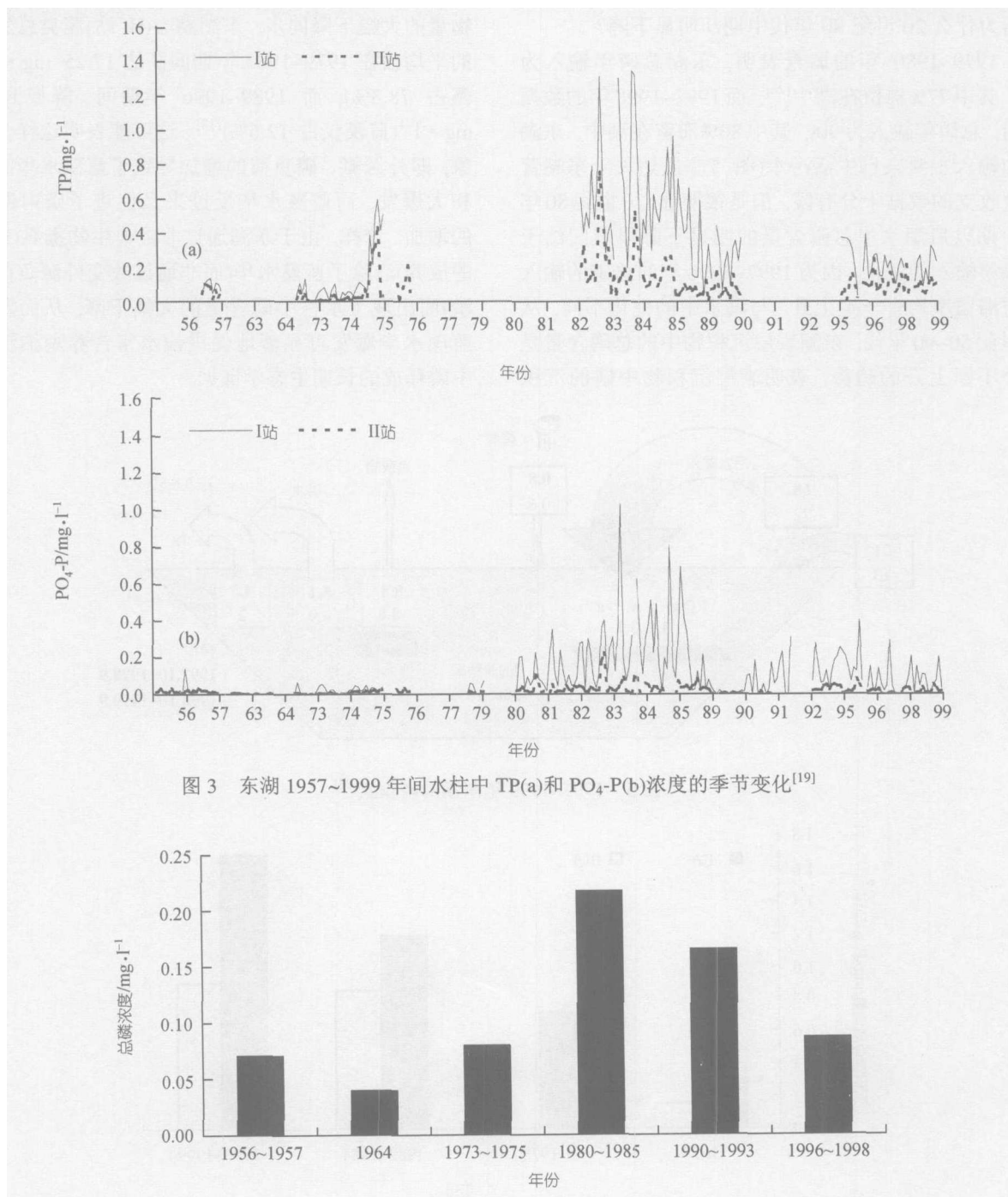


图 3 东湖 1957~1999 年间水柱中 TP(a)和 PO₄-P(b)浓度的季节变化^[19]

图 4 东湖湖水中总磷年平均含量的长期变化^[27]

游植物和浮游动物的生物量均很高, 湖水中 TP 和 $PO_4\text{-P}$ 含量也很高, 而水华消失后, TP 和 $PO_4\text{-P}$ 含量均显著降低. 东湖湖水中 TP 含量在 50~80 年代中期不断上升可以归结为沿湖生活污水的大量排放^[26], 然而为什么 20 世纪 80 年代中期却明显下降?

1979~1980 年的调查表明, 东湖总磷年输入为 88t, 其中 77% 滞留在湖中^[26], 而 1997~1998 年的数据表明, 总磷年输入为 90t, 其中 80% 滞留在湖中, 东湖磷的输入主要来自生活污水(图 5). 虽然关于东湖营养收支的数据十分有限, 但是很明显, 20 世纪 80 年代中期以后湖水中总磷含量的明显下降很难归结于总磷年输入的变化, 因为 1997~1998 年的总磷的输入量与滞留率均有一定上升. 与湖水中的变化不同, 从 20 世纪 50~90 年代, 东湖表层沉积物中的总磷含量是一个不断上升的趋势, 表明表层沉积物中磷的沉积

速率在不断增加(图 6).

很显然, 20 世纪 80 年代中期以来在外源磷负荷并未发生显著变化的情况下, 水柱中磷含量出现了显著下降, 而这一现象与蓝藻水华的消失及藻类生物量的大幅下降同步: 东湖湖心(II 站)藻类总生物量的平均值在 1979~1983 年期间高达 $17.25 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ (蓝藻占 78.3%), 而 1989~1996 年期间, 降低到 $4.28 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ (蓝藻仅占 12.6%)^[19]. 这可能表明这样一种现象, 即外源氮、磷负荷的增加导致了蓝藻水华的出现和大爆发, 而蓝藻水华反过来又促进了磷内源负荷的增加. 这样, 由于东湖通过非经典生物操纵(鲢、鳙的放养)清除了蓝藻水华(而非通过改变外源负荷或清淤)而出现了水柱中磷含量的大幅下降, 从而发现了蓝藻水华爆发可显著地促进浅水富营养湖泊沉积物中磷释放的长期生态学证据.

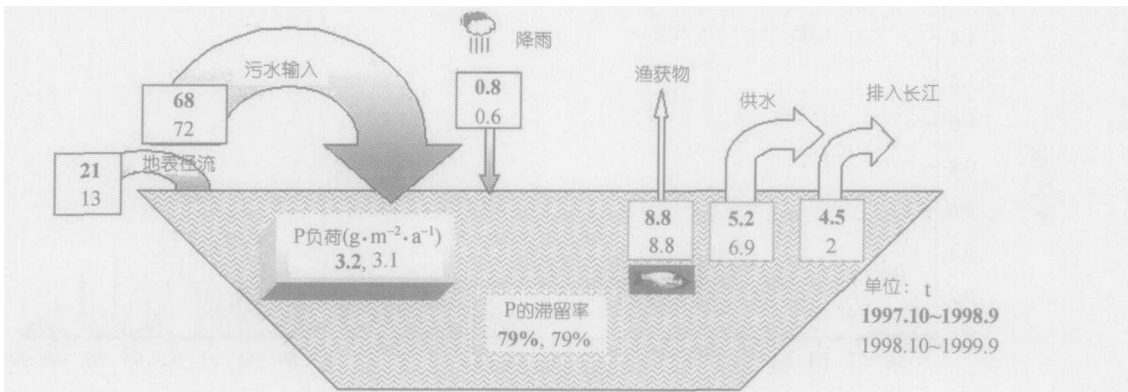


图 5 1997~1999 年东湖的磷收支^[28]

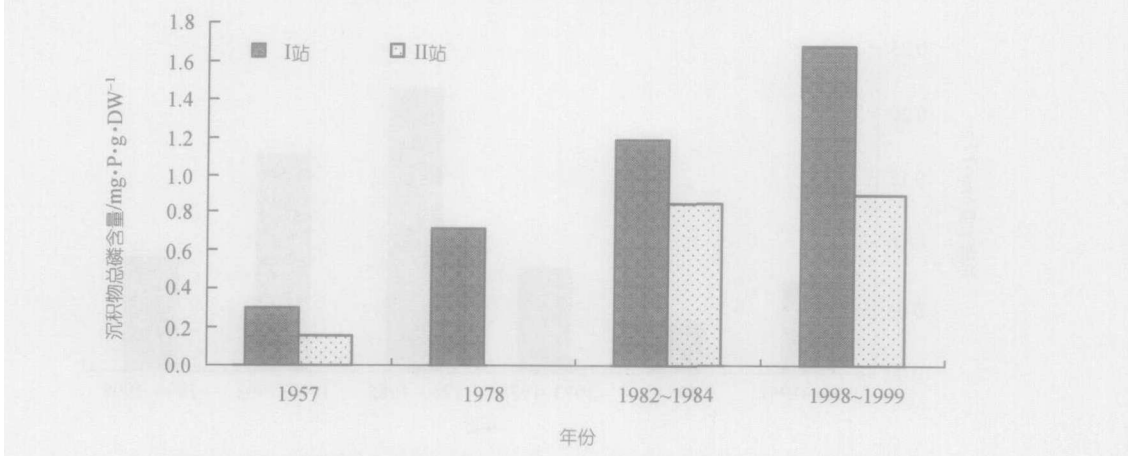


图 6 东湖 1957~1999 年间表层(0~10 cm)沉积物中 TP 浓度的变化^[19]

2.2 经典生物操纵对内源磷负荷的影响

在欧洲的一些浅水湖泊, 人们注意到通过经典的生物操纵降低浮游植物的现存量引起湖水中总磷含量的显著降低. 譬如, 据 Sondergaard 等^[10]报道, 丹麦的 Engelsholm 湖为一富营养型湖泊, 该湖泊于 1992 年 4 月至 1994 年 9 月间进行了生物操纵: 移去了鲤科鱼类(主要是占渔产量 85% 的欧鳊 *Abramis brama*、以及一些拟鲤 *Rutilus rutilus*), 总共移去了总现存量的 66%. 生物操纵前的条件指 1989~1993 年, 生物操纵后的条件指 1994~1999 年, 研究期间的外源负荷保持不变. 结果表明, 鲤科鱼类的减少不仅带来了生物群落结构的巨大变化(*Daphnia* 的密度和体积显著增加, 叶绿素含量显著下降), 也使生物操纵前后水质发生了明显变化: 透明度从 0.7 m 增加到 2.0 m, 夏季的平均 TP 浓度从 0.15 mg P · l⁻¹ 下降到 0.07 mg P · l⁻¹ (但冬天的 TP 浓度未受影响). 生物操纵前后沉积物的磷滞留率也发生了显著改变: 负的磷滞

留率从 6 个月(4~9 月)减少到 4 个月(5~8 月), 最小平均滞留率从 -6 mg P · m⁻² · d⁻¹ (7 月)降低到仅为 -2 mg P · m⁻² · d⁻¹ (6 月和 8 月), 而冬天的总磷平均滞留率未发生明显变化(图 7). 但是人们并未关注为何降低浮游植物的现存量可显著地降低湖水中的磷含量.

Hasson 等^[18]认为, 经典生物操纵对水柱中磷含量的降低也许是通过沉积物表面光照条件的改善而有利于附着藻类的生长和氧气的产生, 从而增加沉积物对磷的化学吸收和生物摄取. 但这仅仅是推测, 还缺乏相关的实验证据.

经典生物操纵的主要对象基本都是针对敞水区的鱼类对浮游动物的捕食问题, 但有研究表明底栖动物食性鱼类(如 *Abramis brama*)对沉积物的再悬浮及磷的释放有重要影响^[29-32], 因此, 减少生物扰动(鱼类在沉积物表面的摄食)可能会减少沉积物中磷向水柱中的释放^[18]. 有报道指出, 鱼类引起的沉积物磷释放对水质的影响有时甚至超过通过减少食浮游动物鱼类控制藻类的下行效应(Top-down effect)^[33, 34].

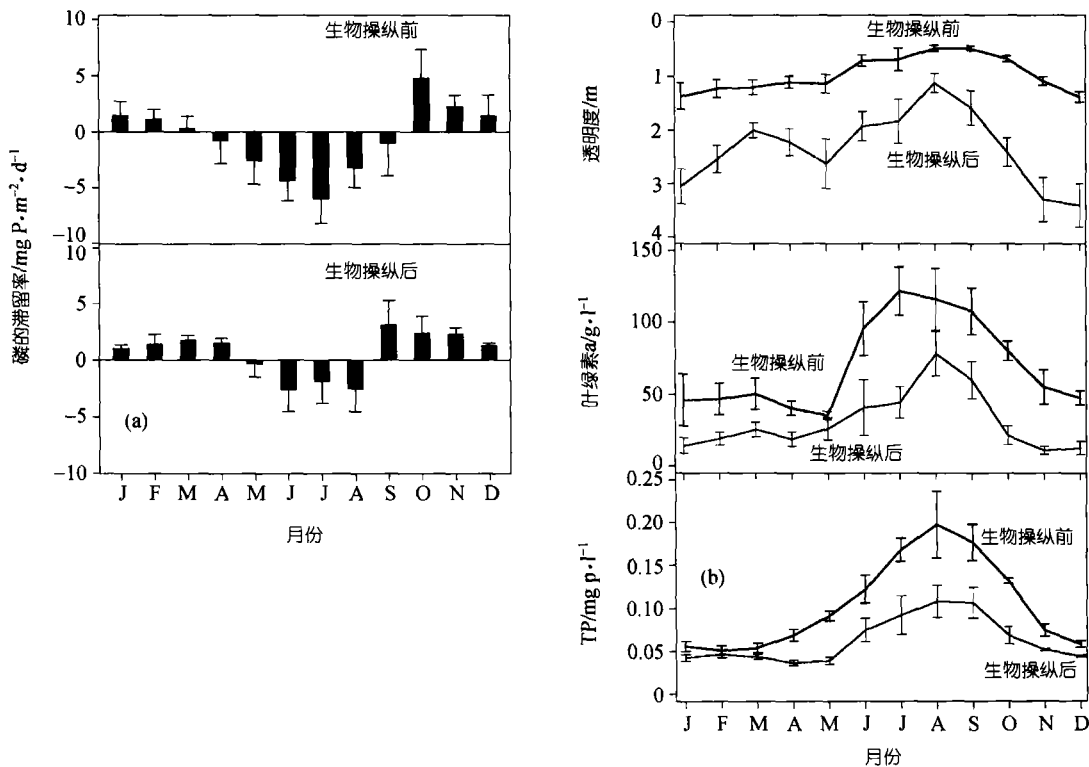


图 7 丹麦 Engelsholm 湖生物操纵前后水质参数的变化
(a)TP(±SE)的平均月滞留, (b)平均透明度、叶绿素 a 和总磷(TP)^[10]

3 蓝藻水华对沉积物中 P 的选择性泵吸作用

蓝藻水华的爆发被认为是湖泊富营养化的重要表征,因此蓝藻水华的爆发机制在过去的半个世纪一直是淡水生态学研究的热點^[35]。但是,从上个世纪的研究报道中,从未见到过有关藻类水华对沉积物-水界面营养盐交换影响的实验研究。Xie 等^[20]于 2000 年夏季在武汉东湖进行了 N, P 添加对蓝藻水华爆发影响的围隔实验,却意外地观察到沉积物中 N, P 对蓝藻水华的不同响应,从而发现了蓝藻水华对沉积物磷的选择性泵吸作用。

在 2000 年的实验中,一共设置了 8 个由不透水的聚丙烯织布构成的封底围隔,均注入围隔旁边的东湖湖水(湖水为超富营养化水平),其中在 6 个围隔(E1-E6)中添加了约 5 cm 厚的底泥(采自围隔边),另 2 个围隔(E7-E8)中未加底泥。并在 E1-E2 中加入磷、E3-E4 中加入氮,而 E5-E8 未添加任何营养盐。另外,在围隔外湖水中也设置了 2 个采样点(L1 和 L2)。大约从 8 月中旬开始,各围隔中微囊藻生物量均大量增加(图 8)并开始出现蓝藻水华,在有底泥的围隔(E1-E6)中,蓝藻水华的出现与水柱中 TP 和 $PO_4\text{-P}$ 的上升同步,而在没有底泥的 E7-E8 中,尽管也有蓝藻水华出现,水柱中 TP 和 $PO_4\text{-P}$ 含量却相当稳定(图 9、图 10)。同时,随着水柱中蓝藻水华的出现,所有围隔中的 pH 值均有明显的上升趋势,而 DO 却没有明显的变化规律。上述结果表明,蓝藻水华的爆发诱导了底泥中磷的大量释放,可能通过藻类光合作用的增强导致 pH 升高。而在围隔外的湖水中,藻类生物量很低,TP 和 $PO_4\text{-P}$ 的变化呈现较稳定的波动趋势。

蓝藻水华的爆发对氮的影响如何?在上述实验中,尽管蓝藻水华大量发生,TN 含量却保持相对稳定(除加氮的 E3-E4 氮含量逐步下降外),而所有围隔中的硝态氮含量均有显著下降。因此,蓝藻水华的爆发有选择性地诱导了沉积物中磷(而不是氮)的大量释放,从而导致了水体中 N/P 比的显著降低。这一发现,导致了对于解释蓝藻水华的 N/P 比学说的挑战。

在关于蓝藻水华爆发的几种主要控制因子中,最流行但争议也最大的可能是所谓的 N/P 比理论。加拿大科学家 Smith 通过对世界范围内 17 个湖泊的研

究数据的分析后发现,水华蓝藻容易在 N/P 比小于 29 的湖泊中占优势,这一结论导致了后来的“N/P 比法则”的提出,即 N/P 质量比超过 29 将会减少藻类生物量中蓝藻的比例,这一研究结果发表在著名的学术刊物 Science 上^[36]。30 年来,围绕这一学说的争议不断,有的支持^[37-40],但有的反对,如有研究者已经意识到,即使观察到这种响应,也可能是由于磷含量上升的结果而不一定是由于 N/P 比的下降引起的^[41, 42],Paerl 等^[35]认为,N/P 比理论不太适用解释富营养水体中的蓝藻水华爆发机制,因为这样的水体氮、磷负荷很大,氮、磷的输入可能超过浮游植物的同化能力。但关于这一学说的正确与否一直缺乏令人信服的证据。Takamura 等^[37]报道,在日本的霞浦湖,蓝藻水华爆发期间,湖水中的 TN/TP 比基本都小于 10,而蓝藻水华消失后却超过 20,他们认为这是由于氮的输入的变化所致。武汉东湖的长期生态学研究^[19]和实验湖沼学研究^[20, 21]表明,在富营养湖泊中,蓝藻水华的爆发(可能主要是由于 pH 值的上升)选择性地诱导沉积物中磷的大量释放,从而导致水体中 N/P 比的显著降低。

Xie 等^[21]于 2001 年夏季在东湖进行了围隔实验。一共设置了由不透水的聚丙烯织布构成的 8 个封底的围隔,在 E1-E2, E5-E6 中注入富营养的湖水,而在 E3-E4, E7-E8 中注入 10%的湖水和 90%的自来水,再在 E1-E4 中加入营养水平较高的底泥(约 5 cm 厚),在 E5-E8 中加入营养水平较低底泥(约 5 cm 厚)。当围隔的水柱中 N, P 水平高(E1-E4)或较高(E5-E6)时,无论初始的 N/P 比小于或大于 29,均发生了微囊藻水华:在水柱中 N 的水平较高而磷的浓度很低的围隔(E7-E8)始终没有出现蓝藻水华。经过 2 个半月的实验, E1-E4 的沉积物中的总磷含量从 $4.01 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 下降到 $2.30\sim 2.61 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,而 E5-E8 的沉积物中的总磷含量变化不大(初始含量为 $0.77 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,结束时为 $0.75\sim 0.83 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)。很显然,富含磷的沉积物释放大量的磷到水柱中,而这一过程被爆发的蓝藻水华大大促进(蓝藻水华有选择性地从沉积物中泵吸磷),从而导致 N/P 比的降低。因此, N/P 比的降低不是蓝藻水华爆发的原因而是结果。值得注意的是,在注入富含磷的湖水而沉积物中的磷含量较低围隔(E5-E6)中,

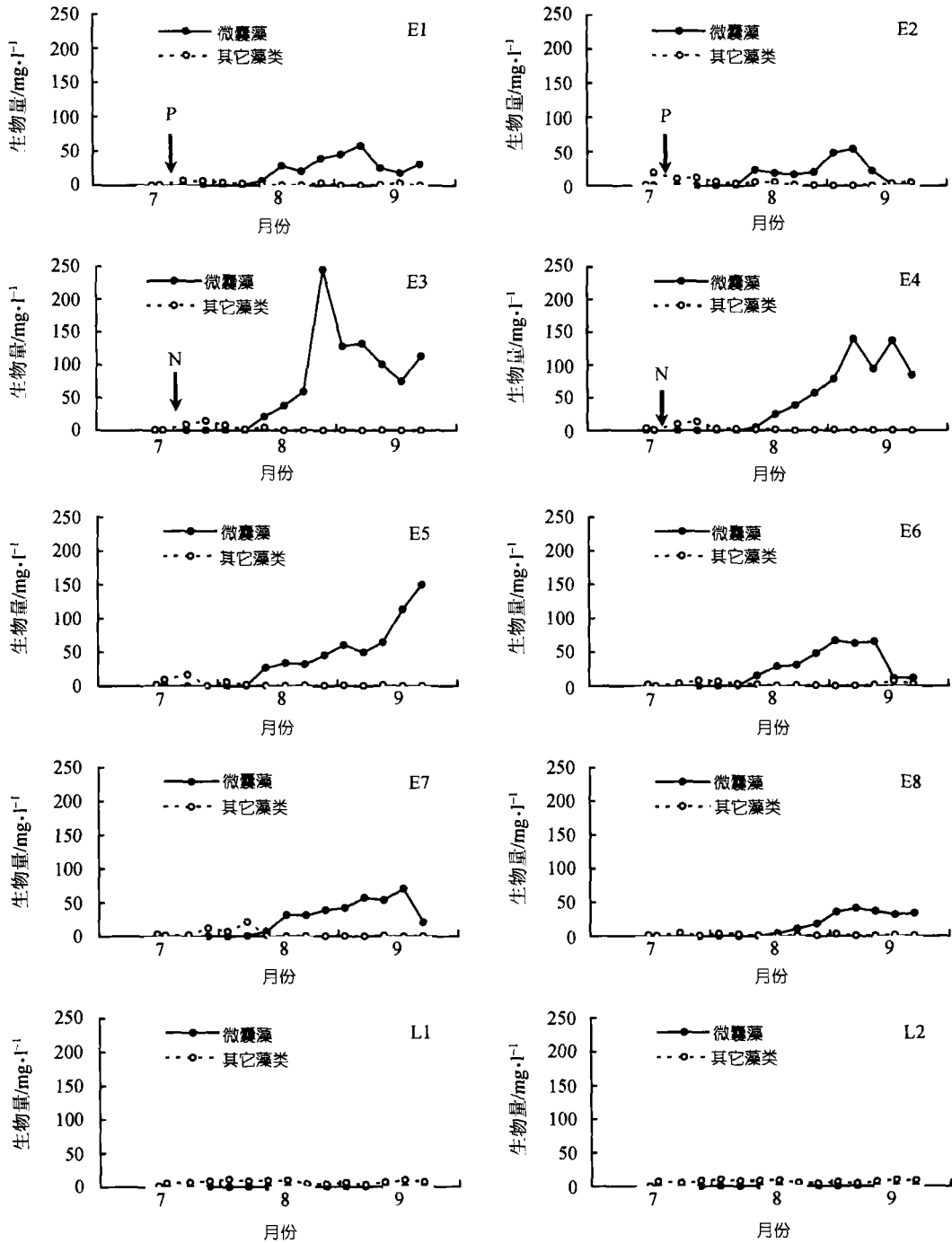


图 8 东湖围隔和湖水中浮游植物生物量(湿重)的变化^[20]

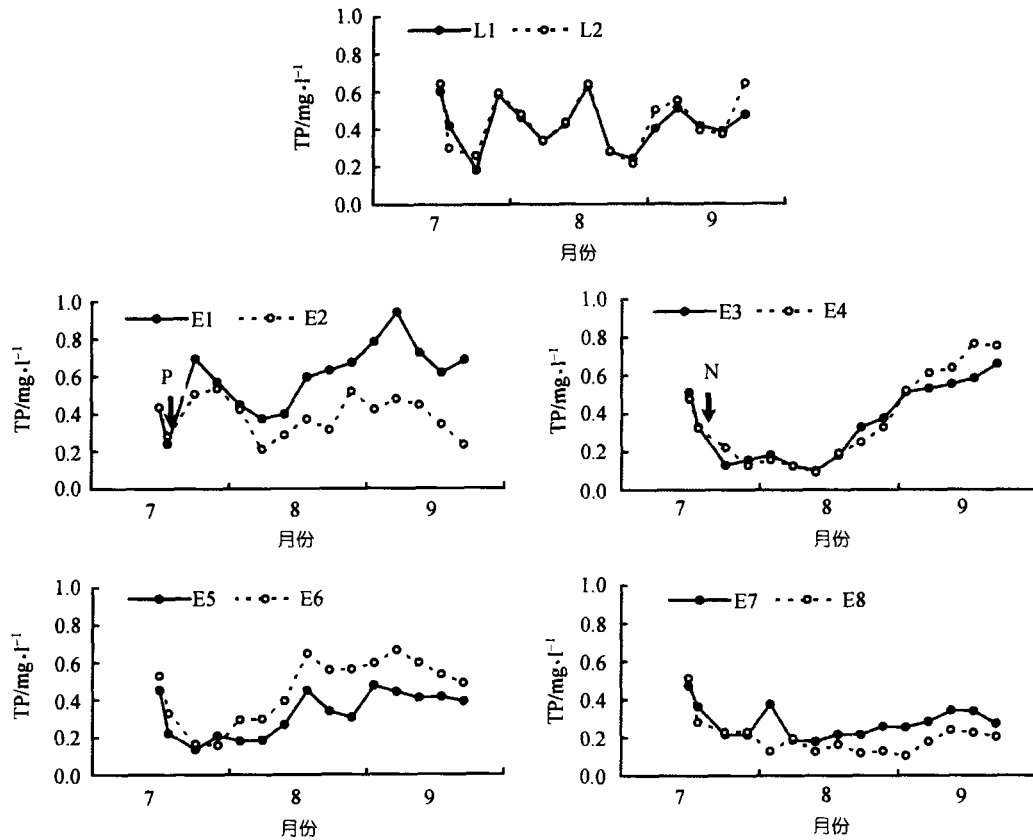


图 9 东湖围隔和湖水中 TP 浓度变化^[20]

即使水柱中有蓝藻水华的出现, 沉积物的磷也没有明显的释放(因而水柱中的总磷含量保持相对稳定)。

4 内源磷负荷季节变动模式及生物调控机制

从欧洲和长江中下游地区的浅水湖泊的研究^[3,10,19,22]可以得出如下浅水湖泊内源磷负荷季节变动模式: (i) 浅水湖泊水柱中的磷含量具有季节波动特征, 波动幅度与营养水平正相关, 即当湖水中的磷浓度处于较低水平时, 水柱中磷含量的季节变化不大, 当湖水中的磷水平逐渐升高时, 季节变化加剧, 在超富营养水体, 夏季总磷平均含量能高出冬季的数倍; (ii) 沉积物中的磷释放(内源磷负荷)也有季节变化的特征, 同样受湖泊营养水平的强烈影响: 当湖泊的营养水平较低时, 除夏季的部分月份外, 沉积物主要是以吸附为主, 而随着湖泊营养水平的升高, 沉积物的

吸附能力不断降低, 温暖季节的释放作用愈加强烈: (iii) 在外源输入一定的情况下, 生物群落结构的变化也能显著地改变磷的内源负荷: 通过经典和非经典生物操纵减少浮游藻类现存量可显著地降低磷的内源负荷, 或在生物群落季节演替过程中出现的春季浮游植物较少的清水期内源负荷明显降低。

在浅水湖泊内源磷负荷季节变动模式的驱动因子中, pH 可能比溶氧更为重要, 即浮游藻类的光合作用增强时导致水体 pH 值的上升, 这又可改变沉积物表面的 pH, 从而促进沉积物中磷(特别是铁磷)的释放^[20]。在武汉东湖进行的实验湖沼学研究结果^[20]支持这一结论: 夏季蓝藻水华的爆发引起的光合作用增加导致水体 pH 值的上升, 并从沉积物中选择性地泵吸出大量的磷(而不是氮), 并且这种泵吸作用也受到沉积物中磷含量的显著影响, 即当沉积物中磷含量较低时, 泵吸作用不明显, 而当沉积物中磷含量较

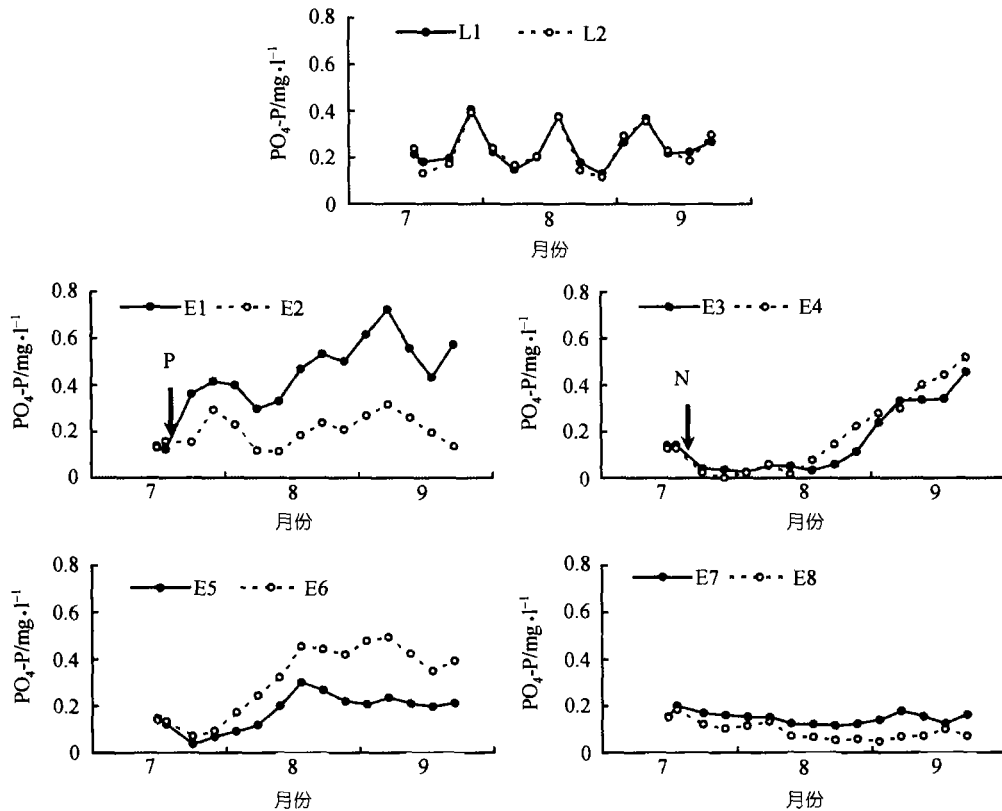


图 10 东湖围隔和湖水中 $\text{PO}_4\text{-P}$ 浓度的变化^[20]

高时, 泵吸作用极为显著(这与丹麦 265 个湖泊中发现的夏季磷的内源释放随营养水平升高而上升的现象十分类似)。这种藻类水华对沉积物磷的选择性泵吸作用的发现不仅否定了国际上流行的用于解释富营养湖泊中蓝藻水华爆发的氮磷比理论, 而且揭示了浅水湖泊内源磷负荷季节变动模式的调控机制, 即与营养水平密切相关的浮游藻类的光合作用是浅水湖泊内源磷负荷季节性波动的重要调控因子。

此外, 浅水湖泊中藻类水华对沉积物磷的选择性泵吸作用, 一方面圆满地解释了为何在超富营养的武汉东湖通过非经典的生物操纵(滤食性鲢、鳙的大量放养)于 20 世纪 80 年代中期消除了东湖的蓝藻水华后水柱中总磷和活性磷含量均显著下降^[19, 24], 另一方面也解释了为何在许多欧洲湖泊的群落季节演替过程中出现的春季浮游植物较少的水期或通过经典的生物操纵降低浮游植物的现存量均可显著

地降低湖水中的磷含量^[10]。

综上所述, 可以得出如下结论: (i)藻类水华对沉积物磷(而不是氮)的选择性泵吸作用是影响浅水湖泊沉积物-水界面磷交换的重要因子; (ii)浅水湖泊中内源磷负荷的季节波动与营养水平密切相关主要是由于藻类光合作用驱动的结果; (iii)相对于深水湖泊来说, 浅水湖泊生态系统结构的改变引发的浮游植物的兴衰, 对沉积物-水界面磷的交换同样能产生影响甚至更显著。需要指出的是: (i)本文所涉及的对象均为较小型的浅水湖泊, 所揭示的属于静态或准静态界面内源释放规律, 对于像太湖和巢湖这样的大型浅水湖泊, 情况可能要复杂得多^[43, 44], 但是本文所阐明的浅水湖泊内源磷负荷季节变化的生物驱动机制, 将为认识大型浅水湖泊的内源释放机理提供有益的参考, (ii)对于从沉积物中选择性地泵吸 P 的机理过程有待进一步深入, 即在现象上存在藻类光合作用选

择性地泵吸 P 的结果(N 不明显), 而为何在碱性条件下沉积物 P 优先释放、以及在这一过程中, 铁的地化行为、酶和微生物等的作用机制都还需要深入研究。

参 考 文 献

- 1 Scheffer M. Ecology of Shallow Lakes. Chapman & Hall, 1998. 357
- 2 Wetzel R G. Limnology-Lake and River Ecosystems (Third edition). San Diego-San Francisco-New York-Boston-London-Sydney-Tokyo: Academic Press, 2001
- 3 Jeppesen E, Jensen J P, Sondergaard M, et al. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia*, 1997, 342/343: 151~164
- 4 Bostrom B, Jansson M, Forsberg C. Phosphorus release from lake sediments. *Arch Hydrobiol*, 1982, 18: 5~59
- 5 Nurnberg G K. Prediction of phosphorus release rates from total and reductant-soluble phosphorus in anoxic lake sediments. *Can J Fisheries Aquat Sci*, 1988, 45: 453~462
- 6 Sondergaard M, Jensen J P, Jeppesen E. Retention and internal loading of phosphorus in shallow, eutrophic lakes. *Sci World J*, 2001, 1:427~442
- 7 Jensen H S, Andersen F Ø. Importance of temperature, nitrate, and pH for phosphate release from aerobic sediments of four shallow, eutrophic lakes. *Limnol Oceanogr*, 1992, 37: 577~589
- 8 Lee G F, Sonzogni W C, Spear R D. Significance of oxic vs anoxic conditions for Lake Mendota sediment phosphorus release. In: Golterman H L, Ed. *Interactions between Sediments and Freshwater*, Dr. W. Junk B V, The Hague, 1977. 294~306
- 9 Boers P C M, van Raaphorst W, van der Molen T D. Phosphorus retention in sediments. *Water Sci Technol*, 1998, 37: 31~39
- 10 Sondergaard M, Jensen J P, Jeppesen E. Internal phosphorus loading in shallow Danish lakes. *Hydrobiologia*, 1999, 408/409: 145~152
- 11 Marsden M W. Lake restoration by reducing external phosphorus loading: the influence of sediment phosphorus release. *Freshwater Biol*, 1989, 21: 139~162
- 12 Van der Molen D T, Boers P C N. Influences of internal loading on phosphorus concentration in shallow lakes before and after reduction of the external loading. *Hydrobiologia*, 1994, 275/276: 379~389
- 13 Graneli W. Internal phosphorus loading in Lake Ringsjon. *Hydrobiologia*, 1999, 404: 19~26
- 14 Scharf W. Restoration of the highly eutrophic lingese reservoir. *Hydrobiologia*, 1999, 416: 85~96
- 15 Jensen J P, Kristensen P, Jeppesen E. Relationships between N loading and in-lake N concentrations in shallow Danish lakes. *Ver Internat Ver Theore Ang Limnol*, 1991, 24: 201~204
- 16 Jeppesen E, Kristensen P, Jensen J P, et al. Recovery resilience following a reduction in external phosphorus loading of shallow eutrophic Danish lakes: duration, regulating factors and methods for overcoming resilience. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia*, 1991, 48: 127~148
- 17 Lijklema L. The role of iron in the exchange of phosphate between water and sediments. In: Golterman H L (ed.): *Interactions between sediments and freshwater*. Junk Publ, 1977. 313~317
- 18 Hansson L A, Annadotter H, Bergman E, et al. Biomanipulation as an application of food-chain theory: constraints, synthesis, and recommendations for temperate lakes. *Ecosystems*, 1998, 1: 558~574
- 19 Xie L, Xie P. Long-term (1956-1999) changes of phosphorus in a shallow, subtropical Chinese lake with emphasis on the role of inner ecological process. *Water Res*, 2002, 36:343~349
- 20 Xie L Q, Xie P, Tang H J. Enhancement of dissolved phosphorus release from sediment to lake water by *Microcystis* blooms – an enclosure experiment in a hyper-eutrophic, subtropical Chinese lake. *Environ Pollut*, 2003, 122: 391~399
- 21 Xie L Q, Xie P, Li S X, et al. The low TN:TP ratio, a cause or a result of *Microcystis* blooms? *Water Res*, 2003, 37:2973~2080
- 22 吴世凯, 谢平, 王松波, 等. 长江中下游地区浅水湖泊群中无机氮和 TN/TP 变化的模式及生物调控机制. *中国科学, D 辑*, 2005, 35(增刊 II): 111~120
- 23 饶钦止, 章宗涉. 武汉东湖浮游植物的演变(1956~1975 年)和富营养化问题. *水生生物学报*, 1980, 7: 1~17
- 24 Xie P, Liu J K. Practical success of biomanipulation using filter-feeding fish to control cyanobacteria blooms – a synthesis of decades of research and application in a subtropical hypereutrophic lake. *Sci World J*, 2001, 1:337~356
- 25 谢平. 鲢、鳙与藻类水华控制. 北京: 科学出版社, 2003. 134
- 26 张水元, 刘衢霞, 黄耀桐. 武汉东湖营养物质的主要来源. *海洋与湖沼*, 1984, 15: 203~213
- 27 谢丽强, 谢平, 唐汇娟. 武汉东湖不同湖区底泥总磷含量及变化的研究. *水生生物学报*, 2001, 25: 305~310
- 28 Tang H J, Xie P. Budgets and dynamics of nitrogen and phosphorus in a shallow, hypereutrophic lake in China. *J Freshwater Ecol*, 2000, 15: 505~514
- 29 Meijer M L, Raat A J P, Doef R W. Restoration by biomanipulation of Lake Bleiswijkse Zoom the Netherlands first results. *Hydrobiol Bull*, 1989, 23: 49~58
- 30 Havens K E. Fish-induced sediment resuspension – effects on phytoplankton biomass and community structure in a shallow hypereutrophic lake. *J Plankton Res*. 1991, 13: 1163~1176
- 31 Sondergaard M, Kristensen P, Jeppesen E. Phosphorus release from resuspended sediment in the shallow and wind-exposed Lake Arreso, Denmark. *Hydrobiologia*, 1992, 228: 91~99
- 32 Breukelaar A W, Lammens E H R R, Klein Breteler J G P. Effects of benthivorous bream (*Abramis brama*) and carp (*Cyprinus carpio*) on sediment resuspension and concentration of nutrients and chlorophyll-a. *Freshwater Biol*, 1994, 32: 113~121
- 33 Havens K E. Responses to experimental fish manipulations in a

- shallow, hypereutrophic lake—the relative importance of benthic nutrient recycling and trophic cascade. *Hydrobiologia*, 1993, 254: 73~80
- 34 Horppila J, Peltonen H, Malinen T, et al. Top-down or bottom-up effects by fish: issues of concern in biomanipulation of lakes. *Restor Ecol*, 1998, 6: 20~28
- 35 Paerl H W, Fulto R S, Moisander P H, et al. Harmful freshwater algal blooms, with an emphasis on cyanobacteria. *Sci World J*, 2001, 1:76~113
- 36 Smith V H. Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. *Science*, 1983, 221: 669~671
- 37 Takamura N, Otsuki A, Aizaki M, et al. Phytoplankton species shift accompanied by transition from nitrogen dependence to phosphorus dependence of primary production in lake Kasumigaura, Japan. *Arch Hydrobiol*, 1992, 124: 129~148
- 38 Zohary T, Arcangela M, Pais-Madeira C M, et al. Interannual phytoplankton dynamics of hypertrophic Africa lake. *Arch Hydrobiol*, 1992, 136: 105~126
- 39 Aleya L, Desmolles F, Michard M, et al. The deterministic factors of the *Microcystis aeruginosa* blooms over a biyearly survey in the hypereutrophic reservoir of Villerest (Roanne, France). *Arch Hydrobiol (suppl)*, 1994, 4: 489~515
- 40 Fujimoto N, Sudo R, Sugiura N, et al. Nutrient-limited growth of *Microcystis aeruginosa* and *Phormidium tenue* and competition under various N: P supply ratios and temperatures. *Limnol Oceanogr*, 1997, 42: 250~256
- 41 Trimbee A M, Prepas E E. Evaluation of total phosphorus as a predictor of the relative biomass of blue-green algae with emphasis on Alberta lakes. *Can J Fisher Aquat Sci*, 1987, 44: 1337~1342
- 42 Sheffer M, Rinaldi S, Gagnani A, et al. On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes. *Ecology*, 1997, 78: 272~282
- 43 Qin BQ, Hu WP, Gao G, et al. The dynamics of resuspension and conceptual mode of nutrient release from sediments in large shallow Lake Taihu, China. *Chin Sci Bullet*, 2004, 49: 54~64
- 44 张敏, 谢平, 徐军, 等. 大型浅水湖泊——巢湖内源磷负荷的时空变化特征及形成机制. *中国科学, D 辑*, 2005, 35(增刊 II): 63~72