第十一章　沉积物界面微环境中营养物的生物转化过程

在湖泊生态系统中，沉积物和水相各自具有独特的结构与功能，介于其间的微观界面则具有复杂的环境。这一界面在营养物质的迁移转化过程中具有关键作用，尤其是沉积物与间隙水中的物理生物化学过程，可直接影响湖泊上覆水的营养元素的形态和浓度，进而改变湖泊富营养化程度。沉积物-水界面生活着大量的底栖动物与微生物，它们通过对营养物质的吸收代谢和生物扰动作用影响其迁移转化，另一方面，环境条件（如富营养化程度）亦将改变界面生物的种类和数量。具体而言，底栖动物可通过对碎屑和微生物的摄取与吸收进行营养的生物转化并随之将转化后的营养物质和碎屑排泄出去进行再度转化；此外，底栖动物的生物扰动可直接影响间隙水中营养的迁移与交换，同时间接改变微生物的数量与群落结构。而微生物对营养的生物转化作用则较为复杂，主要包括以下几个方面；首先，微生物中的功能细菌可直接参与营养的转化，这类细菌包括解磷细菌、硝化细菌、反硝化细菌、氨化细菌与介导其它营养循环的细菌等。它们在沉积物-水界面的营养转化过程中发挥主要作用；其次，微生物的分解作用将从根本上改变沉积物-水界面的氧气还原状态，进而间接影响不同营养元素的转化途径及其交互作用方式，如二价铁与三价铁的转换、磷的吸附与解吸附、硝化与反硝化、硫化与反硫化以及甲烷生成等；再次，微生物胞外酶可有效分解大分子物质并据此产生生物可利用的营养形态，沉积物-水界面微生物活性较高，故其胞外酶活性与稳定性亦高，这些胞外酶对营养的转化作用更多地依赖于当时的环境条件，如在水华暴发前，很多湖泊该界面的胞外酶活性异常增值，这可能对水华的暴发起到重要的促进作用。简言之 ，沉积物-水界面丰富多样的生物及其代谢活动与复杂多变地环境因素共同驱动营养元素的生物地球化学循环，从而产生显著地生态效应。

第一节 微生物及其胞外酶在沉积物界面过程中的作用

一、酶促水解

水体与沉积物中的碱性磷酸酶能催化有机磷分解释放正磷酸盐,是形成生物可利用性磷的重要补充途径（Hernandez et al. 2000）,故与富营养化之间具有必然的联系（Matavulj et al. 1984）。溶解态磷酸酶因其具有的高比例以及催化能力的持续性（Connors et al. 1996）,故可有效地促进磷循环（Barik et al. 2001）。磷酸酶的合成、分泌与稳定性可反应水体磷营养的水平（Li et al. 1998），但湖泊溶解态磷酸酶与内源磷负荷以及富营养化的关系研究尚未得到足够的重视。由于沉积物的氧化还原电位的改变，微生物能调节沉积物－水界面磷交换的非生物过程（Davelaar 1993），

此外,其群落结构在沉积物磷的吸收与释放过程中具有直接而重要的作用（Nadia et al. 2004）,微生物结构的变化将导致磷释放潜力的减少（Mitchell and Baldwin 1998）。微生物亦可降解有机磷、吸收多聚态磷、耗氧并通过氧化还原电位的降低促使铁结合态磷的释放等（Buffle and De 1984）。因此,研究湖泊底层溶解态磷酸酶的活性和稳定性、微生物种群特征以及磷的形态将有助于了解湖泊内源营养基础,同时可辨别磷酸酶与相关微生物种群对于内源磷负荷的贡献。

溶解态磷酸酶(DAP)在湖泊磷的循环过程中具有关键作用,但其行为多变。在富含腐殖质的德国 Skjervatjern 和 Mekkojarvi 湖中,DAP 占 60％~80％（Munster et al. 1992）,而浊度较高的澳大利亚河流中,DAP 的活性极低（Boon 1993）。此外,DAP 与磷的关系亦十分复杂。在寡营养的德国 Herrensee 湖中,DAP 水解半数以上的有机磷（Hantke et al. 1996）,而同样处于缺磷状态的美国 Lawrence 湖中 DAP 的相对活性极低（Wetzel 1981）,德国的 Schohsee 湖中磷酸酶的相对比例却与磷无关（Rai and Jacobsen 1993）。在美国俄克拉荷马州的湖群中,DAP 活性所占比例因湖的特征而异（Francko 1983）。湖泊中的浮游动物能主动释放 DAP,借以改善周围磷的可用程度,促进供捕食的浮游生物的生长（Jansson 1976）。细菌亦可分泌磷酸酶,这样可使受磷胁迫的藻类能够大量繁殖，故细菌可摄取藻类的胞外产物作为碳源（Chrost and Overbeck 1987）。简言之,湖泊胞外磷酸酶的形态具有丰富的多样性。这种多样性足以体现浮游生物对于环境的适应,它不仅包含起源、催化效率、时空参量与环境因子等多重信息,而且折射出许多错综复杂的生态关系。另外,在酶的抑制剂方面,阳离子型表面活性剂能刺激土豆酸性磷酸酶的活性,而阴离子型表面活性剂具有抑制效应,中性表面活性剂则能提高酶的最大反应速度却不影响米氏常数。在“非常规介质”中,以最大反应速度 V_{max} 和米氏常数 K_m 共同表征的磷酸酶活性明显增强,其原因在于具三维立体结构的酶蛋白发生轻微的内向折叠（Lalitha and Mulimani 1997）。若将“非常规介质”方法引入淡水生态学研究,即在经过微孔滤膜且富含溶解酶的湖水中直接加入不同比例的有机溶剂与表面活性剂,则可望借这种反相胶团体系充分显示 DAP 的活性与稳定性。

反相胶团溶液是一种透明的热力学稳定的体系,其结构包括微水域(水池)、周围的表面活性剂以及通过疏水键与后者相互作用的大量有机溶剂（姚传义等 1999）。因结构上的类似,胶团可作为生物膜的模型（Martinek et al. 1986）,进入“水池”的酶活性稳定,且能避免微生物干扰。

（一） 富营养化湖泊磷酸酶活性及其稳定性

富营养化湖泊胞外磷酸酶活性相对较高且稳定，这种现象在营养状态不同的湖泊和同一湖泊营养状态不同的湖区间均有体现。龙阳湖与莲花湖均位于武汉汉阳区。自 20 世纪 70 年代起，大量工业废水和生活污水直接排入龙阳湖，其水产养殖密度亦高,水质较差,污染较为严重，面积亦逐渐人为缩小到原来的 2/3；莲花湖为一小型景观湖泊,湖区种植大量沉水植物,水质得到较大的改善。上述两湖的基本数据见表 11-1。

表 11-1 莲花湖与龙阳湖水质的基本数据(2004.4.16 采集莲花湖;2004.5.10 采集龙阳湖)

采样点	面积/km^2	水深/cm	透明度/cm	温度/℃	pH	叶绿素 *a* /μg·L^{-1}	SRP /mg·L^{-1}	APA (nmol·L^{-1}·min^{-1})		
								大颗粒（>3.0 μm）	小颗粒 (0.45~3.0 μm)	溶解态 (<0.45 μm)
莲花湖	0.076	100	42	21.5	7.78	10.23	0.038	12.1	0.3	24.2
龙阳湖	1.800	140	31	25.0	8.02	24.41	0.418	19.8	6.2	35.5

五里湖为太湖的一个湖湾,东西长 6km,南北长 0.3~1.5km,面积约 6km^2,平均水深 1.60m，湖区相对封闭,水体流动慢,换水周期长,自净能力差。由于接受大量的生活污水和工业废水,水体污染及其严重,2003 年 11 月～2004 年 2 月五里湖底泥已大部分进行了表层约 30cm 厚度的疏浚(范成新，张路等，2009)。下文述及太湖的 6 个采样点,其中 A(31°32’4.6’’N 120°13’22.6’’E)、C(31°32’1.7’’N 120°13’18.7’’E)、F(31°31’58.1’’N 120°13’23.0’’E)、E 点位于太湖五里湖区,A 与 F 点于 2004 年 1 月之前疏浚,C 点于 2004 年 1 月疏浚,E 点位于岸边,未疏浚。B、D(31°31’32.3’’N 120°12’37.6’’E)两点位于太湖,未行疏浚,其中 B 点在梅梁湾附近。

2004 年 1 月,未疏浚点沉积物均在不同深度表现出明显较高的不同形态磷的含量且具较低的氧化还原电位,如尚未疏浚 C 点的值为-102mV,而已疏浚 A 点的相应值则为 79mV。9 月,B 点发生微囊藻水华,其间隙水中 SRP 浓度极低,与同样未疏浚的 D 点相比,B 点表层沉积物不同形态磷的含量明显较低,其数值与已疏浚的 A 点与 C 点的水平相近。此外,沉积物较强的呼吸作用与较少的好气性细菌数量均说明该点所处的厌氧状态。因此,内源磷的厌氧释放可能是促发微囊藻水华的重要原因（图 11-、图 11-2、表 11-2）。

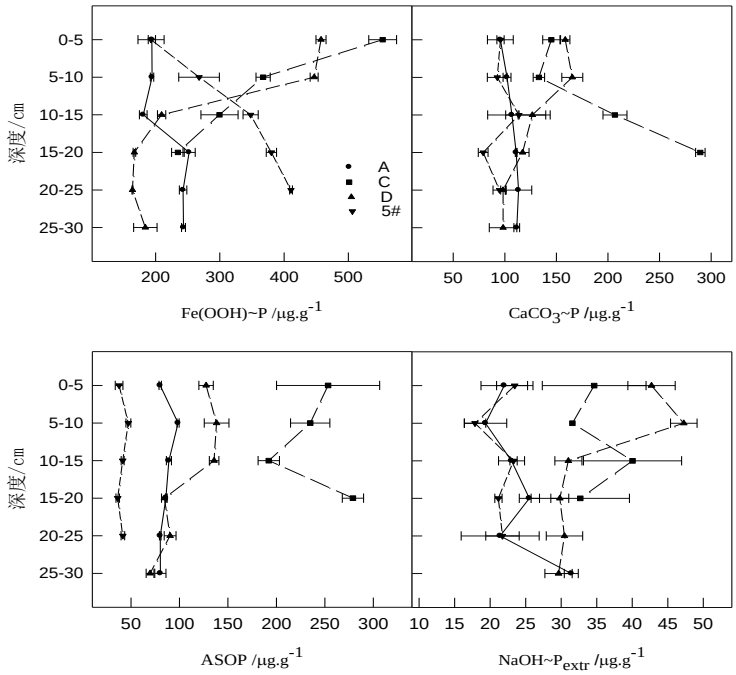


图 11-1　太湖各采样点不同深度沉积物不同形态磷的含量(2004 年 1 月)

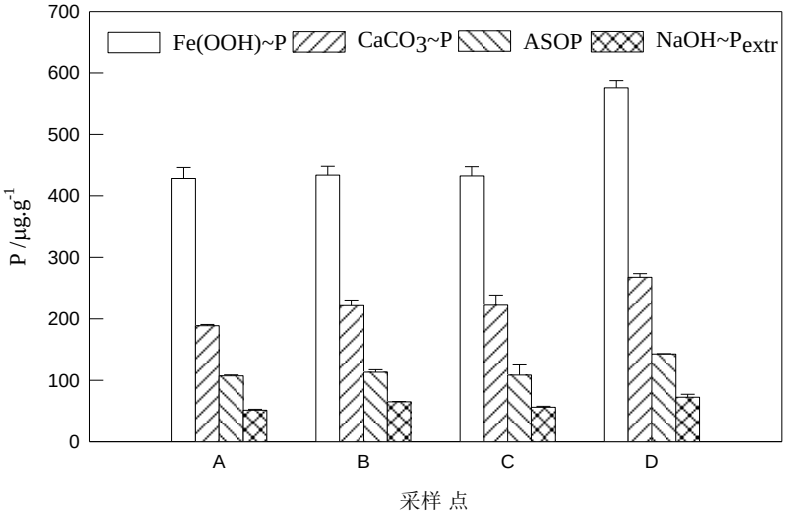


图 11-2　太湖各采样点表层沉积物不同形态磷的含量(2004 年 9 月)

表 11-2　各采样点水体 SRP（mg Ł$^{-1}$）和叶绿素 a 含量（g Ł$^{-1}$）

	A		B		C		D	
SRP /mg Ł$^{-1}$	上覆水	间隙水	上覆水	间隙水	上覆水	间隙水	上覆水	间隙水
	0.018	0.019	0.040	0.022	0.024	0.017	0.022	0.126
叶绿素 *a* /g Ł$^{-1}$	表层水	上覆水	表层水	上覆水	表层水	上覆水	表层水	上覆水
	—	0.056	32.55	12.68	—	1.67	11.72	13.02

—未检测出

水体磷酸酶活性能反映磷营养的状态以及富营养化的程度。富营养化的湖泊（Jones 1972）与海湾（Taga and Kobori 1978）中磷酸酶的活性较高。相反,当水生植物存在时,湖水碱性磷酸酶活性与磷浓度均低（Kalinowska 1997; Zhou et al. 2000）。B 点不同形态 APA 一般处于最高水平,间隙水中溶解态 APA 尤为突出。D 点间隙水中,溶解态磷酸酶在胶团中的活性与稳定性以及 SRP 浓度均明显较高。因此,水体磷酸酶与富营养化之间具有密切联系,这种联系可在其它湖泊中得到进一步体现（图 11-3、图 11-4）。

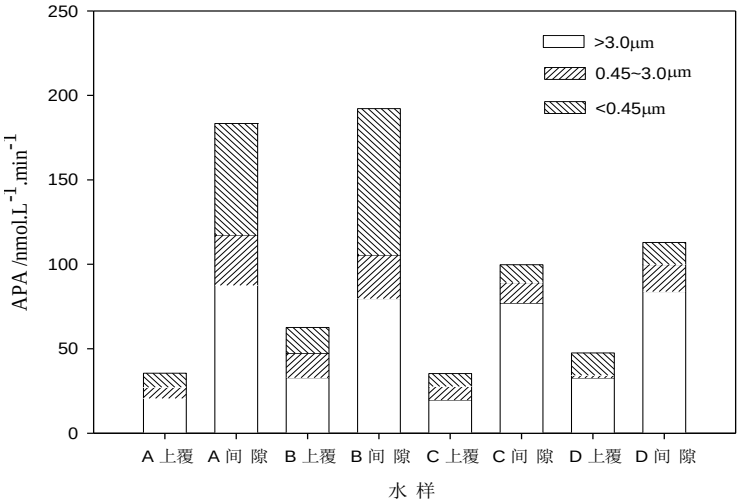


图 11-3 太湖各采样点上覆水与间隙水中不同大小颗粒表现的 APA(2004 年 9 月)

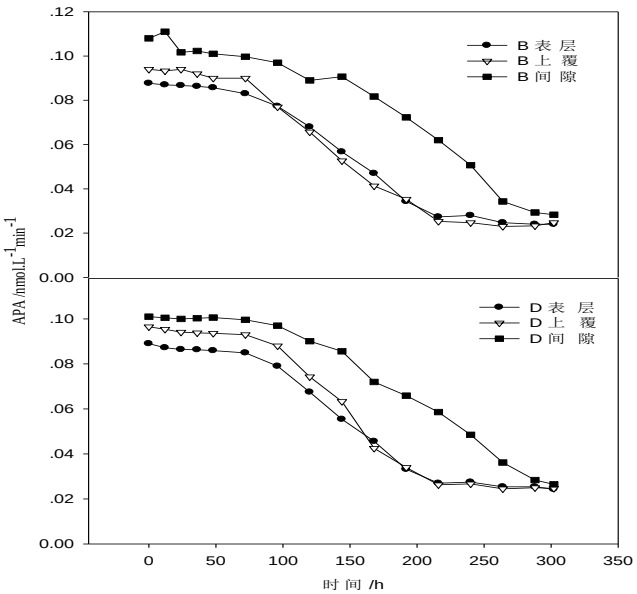


图 11-4 太湖 B 和 D 点表层水、上覆水与间隙水溶解态磷酸酶在胶团中的活性与时间的关系(W_0:14; pH:8.5; T:37℃) (2004 年 9 月)

龙阳湖 SRP 浓度、不同形态 APA 与叶绿素 *a* 浓度均明显高于莲花湖的相应值(表 11-2),即富

营养化湖泊不仅显示明显较高的不同形态的 APA,其溶解态磷酸酶在胶团中亦有明显较高的活性与稳定性(图 11-5)。

W_0的改变可以调节胶团内水的微环境,从而影响酶的活性与稳定性(Barbaric and Luisi 1981)。W_0 越小,酶的稳定性越高（Luisi et al. 1990）,龙阳湖溶解态磷酸酶在胶团中具有这种特征。W_0 低则水域甚微,表面活性剂链将通过重排使反相胶团内腔扩大至能包裹水中蛋白(酶)的程度,酶的结果因此而稳定。例如,W_0 为 2.7 时,胶团内腔的半径为 8Å,而角质酶约为 21.6 Å 大小的球体,经胶团重组而被紧裹之后,其二级与三级结构得以维持,结构的刚性导致活性的稳定（Carvalho et al. 1999）。因此,低 W_0 伴随高稳定性的现象与酶分子的大小有关。然而,莲花湖溶解态磷酸酶的稳定性在低 W_0 条件下却降低。这种对于 W_0 的不同应答方式暗示两个湖泊溶解态磷酸酶分子大小的差异（图 11-5）。

在实验设置的三种温度中,仅高温(50℃)致使胶团中溶解态磷酸酶活性在较短时间内完全丧失,两个湖泊均表现这种趋势。多酚氧化酶活性在约 70℃时降至最低点,其原因在于高温导致胶团组分的物理性状的改变以及表面活性剂分子的重排（Rojo et al. 2001）。这种变化影响胶团中酶的构象与活性(Frutos et al. 2000a)。具体地说,高温时蛋白质进一步展开,许多维持原始结构的弱键在溶解过程中不再稳定(Frutos et al. 2000b)。在相同温度下,莲花湖与龙阳湖溶解态磷酸酶在胶团中的稳定性明显不同,这种对应于相同温度的不同活性暗示两个湖泊溶解态磷酸酶构象的差异（图 11-5）。

磷酸酶在胶团中的稳定性一般不受 pH 的影响(Meir 1996)。龙阳湖或莲花湖溶解态磷酸酶活性在反相胶团中的持续时间亦均不受 pH 的影响(图(c))。胶团形成时 pH 的变化将影响酶分子中的可解离基团,而解离状态又将极大地影响酶与底物和产物的反应(Petersen et al. 1998)。例如,pH 会作用于能引起构象变化的可解离基团来激活磷脂酶(Jones and Lazarchic 2000)。此外,pH 的变化依赖于蛋白质的氨基残基（Cristina and Joaquim 2000）。因此,胶团酶活性随 pH 的变化与可解离基团有关。在相同的 pH 条件下,不同湖泊溶解态磷酸酶在胶团中的活性与稳定性明显不同(图(c)),这一结果暗示两个湖泊溶解态磷酸酶在某些重要基团上的差异（图 11-5）。

总之,富营养化湖泊(龙阳湖)或湖区底层(太湖 D 点间隙水)溶解态磷酸酶的活性与稳定性明显较高。受 W_0、温度及 pH 影响的稳定性的变化反映出酶分子大小、构象与活性基团等方面的特征,故不同营养水体溶解态磷酸酶可能互为同工酶。溪流中存在依赖 pH 的磷酸酶同工酶（Scholz and Marxsen 1996）。海洋中不同来源的胞外酶能以不同的速率分解结构不同的多糖,这意味着不同生境的微生物可能产生底物亲和力各异却具相同功能的胞外酶（Arnosti 2000）。上述结果从胶团酶学的角度为湖泊溶解态磷酸酶同工酶的存在提供了进一步的证据。概言之,高且稳定的磷酸酶同工酶亦能通过对内源磷负荷的贡献促进湖泊富营养化过程。

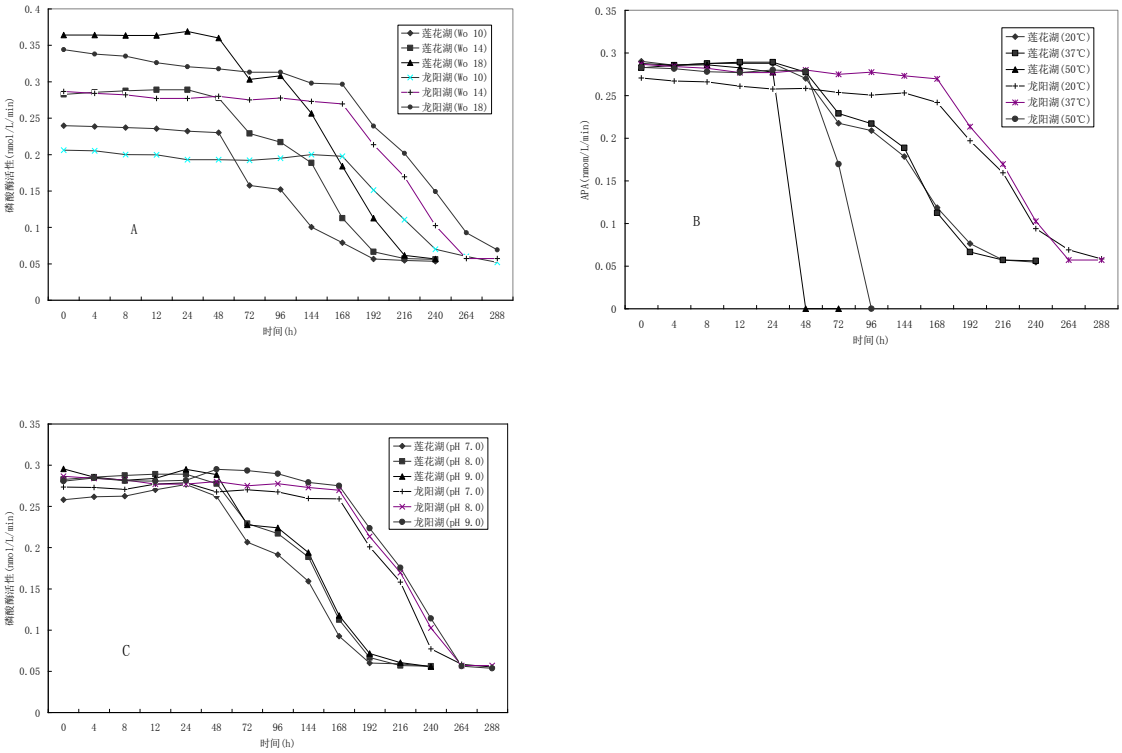


图 11-5 不同条件下莲花湖与龙阳湖中溶解态磷酸酶在胶团中的活性与时间的关系

(a):W_0 条件; (b):温度条件; (c):pH 条件

氨肽酶是一种蛋白酶，属于肽链端解酶，可使氨基酸从多肽链的氨基末端顺序逐个地游离出来。β-葡糖苷酶，又名纤维二糖酶，催化末端非还原性 β 葡萄糖残基水解，释放 β 葡萄糖的酶。是纤维素酶的组成之一，经纤维素酶另外两个组分 C 1 酶和 Cx 酶降解成的纤维二糖被纤维二糖酶进一步水解成葡萄糖。脂酶，是一种催化脂类的酯键水解反应的水溶性酶。因此，脂酶是酯酶下的一个亚类。脂酶存在于基本上所有的生物体中，它在对脂类（如甘油三酸酯、脂肪、油等）的消化、运输和剪切中发挥着关键作用。

Liu 等 (2006)比较了太湖沉积物疏浚前后多种水解酶活性的变化。脂酶和芳基硫酸酯酶在疏浚前后无明显差异，其它酶活性在疏浚后明显低于疏浚前的酶活性。疏浚对水解酶活性影响很大，主要是因为湖泊沉积物微生物群落改变导致的。胞外酶活性与氧化还原电位、PH、TP 不相关，但与 TOC 和 TN 显著相关（除三个与多糖相关的酶外）。

在 2006 年冬季和 2007 年夏季对利古里亚的一个旅游港口进行调查，主要是为了研究有机质通过胞外酶的流动率。海水中有机质周转时间与其他寡中营养沿海地区相似，无机盐浓度和叶绿素 a 浓度均较低，溶氧亦较高。相反，沉积物中呈现高有机质负荷，已居于富营养化水平。海水和沉积物中氨肽酶活性和葡糖苷酶活性均在夏季较高，这与夏季相应地蛋白质和多糖含量增加有关。有机质的生物循环通过酶活性得到加强，尤其是夏季。尽管多糖可能很难降解，它们的周转也很快，主要是糖分解酶的活性增加。这些表明有机质的清除和循环效率很高，从而

减缓了富营养化过程（Misic and Harriague 2009）。

Choi 等 (2009)研究了湿地植物对酶活性的影响。湿地植物既是合成酶的微生物的碳源，也是通过改变根季水化学的酶活性调节者。结果表明，湿地植物沉积物呈现较高的葡糖苷酶、芳基硫酸酯酶及磷酸酶活性，并在 15 cm 深度的沉积物中全年都能检测到，但在没有植物覆盖的沉积物表面 0-3 cm 酶活性很低。

Sakami 和 Yokoyama (2005)研究发现网箱养殖的高有机质投入增加了氨肽酶和葡糖苷酶活性。在夏季，网箱养殖区的有机质沉降速率为对照区的三倍。残饵及鱼粪提高了网箱养殖区的沉积速率。但在高有机质输入的夏季沉积物表面的氨肽酶/葡糖苷酶比值很低。可见残饵及粪便等有机质对葡糖苷酶活性的促进作用更大。在养殖区域沉积物氨释放率或累积量很高，尤其是在夏季，据报道高溶解无机态氮浓度能抑制氨肽酶活性（Chrost 1991）。此外，模拟实验表明，富集有机质，如淀粉、纤维素、葡萄糖、白蛋白和甘氨酸等能促进葡糖苷酶活性，但对氨肽酶没影响，甚至对氨肽酶有抑制作用（Boetius and Lochte 1996; Mallet and Debroas 2001）。Koster 等（1997）报道在浮游植物丰富的环境沉积物氨肽酶/葡糖苷酶的比值很低，结果表明浮游植物沉降的新鲜有机质更能促进葡糖苷酶活性。

Manini 等 (2004)研究河口营养盐对沿海沉积物微生物影响时发现，河水带来的丰富营养物质使细菌生产力提高 50%，葡糖苷酶和氨肽酶活性亦明显增加，从而提高有机质循环。结果表明，河水的无机氮供应足以诱导大量底层细菌丰度。然而，细菌生产力和酶活性与有机磷供应及低有机 N:P 显著正相关。

（二） 疏浚与未疏浚区细菌数量和沉积物呼吸强度的比较

如表 11-3 所示,与其它采样点相比,D 点各层各类细菌均多,B 点表层水中的各类细菌数量亦明显较高,而沉积物中好气性细菌数量明显较低(以至不可检测),且呼吸作用明显较强。各采样点有机磷与无机磷细菌均富集于沉积物(B 点无机磷细菌除外)。 B 点沉积物处于厌氧状态。缺氧致使某些好气性微生物自溶或迁移,细胞的自溶加速磷的释放(Montigny and Prairie 1993)。因此,内源厌氧磷的释放与微生物种群变化有关。此外,在各个采样点中,B 点表层水有机磷细菌和无机磷细菌数量明显较多,而沉积物中的相应数量则极少,故表层细菌可能大量迁自底层,表层水华产生的大量有机碳可能诱导细菌的迁移,细菌的运动性与颗粒有机质含量正相关(Grossart et al. 2001)。 磷细菌与微囊藻之间可能存在某种互利关系,细菌分解产生无机磷供藻类摄取,而繁盛的藻类释放大量溶解有机质作为细菌生长的碳源。即使藻类与细菌互相竞争无机磷,上述互利关系仍然存在(Yasuaki and Hisao 2001)。因此,伴随内源磷释放的磷循环细菌的迁移当为内源磷负荷的实质内容之一。

表 11-3 太湖各采样点水柱与沉积物中细菌数量以及沉积物呼吸强度 (2004.09)

采样点	好气性细菌	有机磷细菌	无机磷细菌	呼吸强度

		(10^3 菌落/mL；10^3 菌落/g)	(菌落/mL；菌落/g)	(菌落/mL；菌落/g)	(mLCO_2/g.h)
A	表层水	31	90	—	
	上覆水	1.7	215	—	
	沉积物	1.9	30000	1500	2.46
B	表层水	122	400	280	
	上覆水	5.4	9	—	
	沉积物	—	1800	—	5.85
C	表层水	3.1	—	—	
	上覆水	2.7	230	—	
	沉积物	440	20500	1900	2.55
D	表层水	2.8	385	410	
	上覆水	144	1100	600	
	沉积物	1620	27000	2900	4.80

—未检测出

太湖未疏浚湖区表现出明显的富营养化特征,其沉积物磷负荷丰富,且具厌氧释放潜力。不同湖区或湖泊磷酸酶活性与富营养化程度密切相关,溶解态磷酸酶活性在胶团中的行为反映其分子大小、构象与活性基团方面的特征。高且稳定的溶解态磷酸酶以及好气性细菌、无机磷与有机磷细菌等微生物种群的变动促进高内源负荷的形成与扩散,上述理化与生物因素共同支持藻类的繁殖(包括微囊藻水华)。

二、氧化还原过程

氧化还原酶在土壤有机质降解与腐殖质形成过程中具有重要作用，而其在湖泊沉积物中的的作用涉及较少。脱氢酶、多酚氧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶是沉积物中常见的氧化还原酶。

脱氢酶普遍存在于活体微生物细胞之内。它是电子传递体系中催化有机质脱氢作用的第一个酶，故在有机质的分解过程中具有关键作用。黄代中等（2009）研究发现，湖泊沉积物脱氢酶活性(DHA)与有机质含量显著正相关（图 11-6）。作为催化有机质分解的关键酶(Pascual and Garcia 2000)，脱氢酶的生态学意义主要体现在两个方面。首先，它能基本反映沉积物微生物的数量与活性。德国 Bostalsee 水库夏季沉积物氧化还原电位通常较低，这种厌氧状态源于异养细菌对高含量有机碳的分解，而细菌数量与脱氢酶活性表现出相同的变化趋势(Zaiss 1981)。巴西 **N**itero´i 港沉积物重金属含量明显高于自然背景值，且达中度至极度污染水平，但脱氢酶活性未受抑制，据此可以推测，相关重金属基本不具备生物可利用性(Neto et al. 2005)。换言之，DHA

可基本表征微生物的活性。与贫瘠土壤相比，森林土壤有机质含量明显较高，且与脱氢酶活性正相关，即使微生物生物量极低，脱氢酶活性仍可作为反映森林土壤与贫瘠土壤有机质含量与微生物活性差异的敏感指标(Vance and Entry 2000)；其次，DHA 的变化可反映有机质的状态。它是指示有机堆肥成熟与稳定性的最佳参数之一(Vance and Entry 2000; Sanchez et al. 2008)。

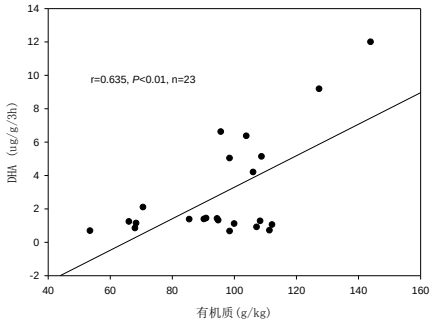


图 11-6 东湖沉积物有机质含量与脱氢酶活性的关系

多酚氧化酶参加腐殖质组分芳香族化合物的转化，利用空气中的 O_2 酶促酚类氧化成醌类，而后与氨基酸和肽缩合，形成最初的胡敏酸分子。根据酶底物不同，分为酪氨酸酶（单酚）、儿茶酚氧化酶（双酚）和漆酶三类亚型。酪氨酸酶的活性区域为双核铜联结结构（SanchezFerrer et al. 1995）。漆酶是一种含铜的多酚氧化酶，属蓝色多铜氧化酶类(blue oxidase enzyme)，能氧化酚类和芳香类化合物，同时伴随 4 个电子的转移，将分子氧还原成水(Duran et al. 1997; Xu et al. 1996)。

过氧化物酶为血红素蛋白，能利用过氧化氢和其他有机过氧化物中的氧，氧化有机物质（酚、胺、某些杂环化合物）。根据底物与酶提取来源不同分为辣根过氧化物酶（HRP）、木质素过氧化物酶(LiP)和锰-过氧化物酶（Mn-P）三种亚型。HRP 能催化一元酚、二元酚、苯胺等相关芳香化合物，与其他亚型相比，HRP 具有更为广阔的 pH 和温度范围（Nelson et al. 2000;Karam et al. 1997）。LiP 能矿化各类难降解的芳香化合物，氧化多聚芳香环和酚类化合物，其主要来源为真菌的担子菌属，例如 *Phanerochaete chrysosporum*,少部分来自于放线菌（Johjima et al. 1989; Gelpke et al. 1999; Rodriguez et al. 1997）。Mn-P 能氧化若干单一芳香酚类和芳香染料，但其催化过程需要二价锰和缓冲液的参与（Nelson et al. 2000）。以上两种酶在腐殖质的形成中具有重要作用，并且多酚氧化酶和过氧化物酶还均具有催化有机质中难降解成分——木质素降解的功能(Mclaren et al. 1967－1971; Waldrop et al. 2004)。垃圾渗滤液灌溉后的土壤多酚氧化酶和过氧化物酶活性增高(姜必亮等 2001)；玉米秸杆、稻草与厩肥施入水田后，土壤多酚氧化酶和过氧化物酶活性显著升高（吴景贵等 1997）。

过氧化氢酶（CAT）能催化分解土壤中累积的过氧化氢，生成产物氧气和水。Goldberg 和 Hochman（1989）按照不同理化特性将 CAT 划分为典型性(typical)、非典型性（atypical）和 CAT-过氧化物酶（catalase-peroxidases，CAT-POD），通常认为这也是一种符合进化关系的划分。按催

化中心结构差异可分为两类：（1）含铁卟啉结构 CAT，又称铁卟啉酶，典型性 CAT 和 CAT-POD 属于此类；（2）含锰离子代替铁的卟啉结构，又称为锰过氧化氢酶(Mn-Cat)，非典型性 CAT 属于此类。

（一） 不同湖泊沉积物氧化还原酶活性的比较

表层沉积物多酚氧化酶的分布如图 11-7 所示。方差分析及多重比较的结果表明：月湖、墨水湖、龙阳湖和太湖的多酚氧化酶活性明显高于梁子湖、后官湖和牛山湖的相应值（P＜0.01）；月湖、龙阳湖与太湖多酚氧化酶活性的差异极显著(P＜0.01)，而墨水湖与太湖的相应差异显著(P＜0.05)。三角湖和鲁湖多酚氧化酶活性的变化明显(变异系数较大)。三角湖的多酚氧化酶活性低于上述四湖,但明显高于后官湖和牛山湖(P＜0.05);鲁湖的多酚氧化酶活性明显低于月湖(P＜0.01)以及龙阳湖和墨水湖(P＜0.05)的相应值。月湖、墨水湖、龙阳湖三湖以及鲁湖、梁子湖、后官湖和牛山湖四湖之间多酚氧化酶活性的差异均不显著。

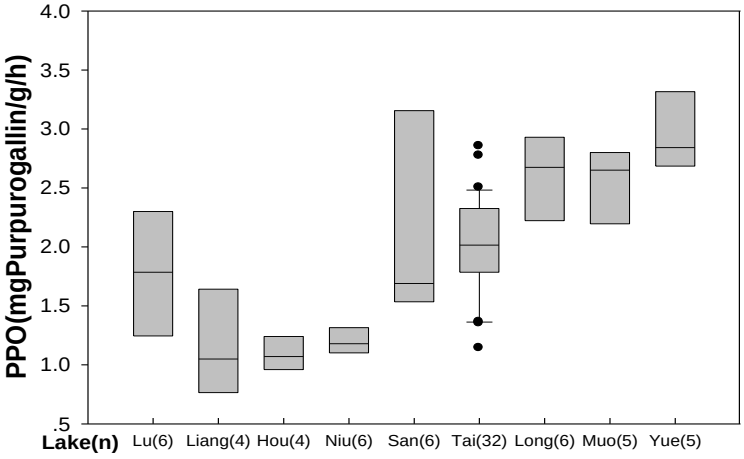


图 11-7 湖泊沉积物多酚氧化酶活性的水平分布

表层沉积物过氧化物酶的分布如图 11-8 所示。方差分析及多重比较的结果表明，月湖、墨水湖、龙阳湖三湖的过氧化物酶活性明显高于鲁湖、梁子湖、后官湖、牛山湖和太湖等五湖的相应值(P＜0.01)，后五湖中太湖过氧化物酶活性明显高于后官湖(P＜0.01)以及鲁湖的相应值(P＜0.05)。 三角湖内沉积物过氧化物酶活性的变化明显,其平均值明显高于太湖、后官湖和鲁湖的相应值(P＜0.05)。月湖、墨水湖、龙阳湖、三角湖四湖之间以及鲁湖、梁子湖、后官湖和牛山湖四湖之间过氧化物酶活性的差异均不明显。

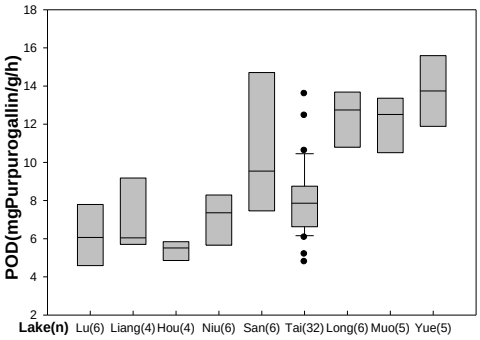


图 11-8 湖泊沉积物过氧化物酶活性的水平分布

表层沉积物过氧化氢酶的分布如图 11-9 所示。大莲花湖的酶活性最高，太湖、小莲花湖、龙阳湖、月湖与鲁湖的酶活性依次递减。

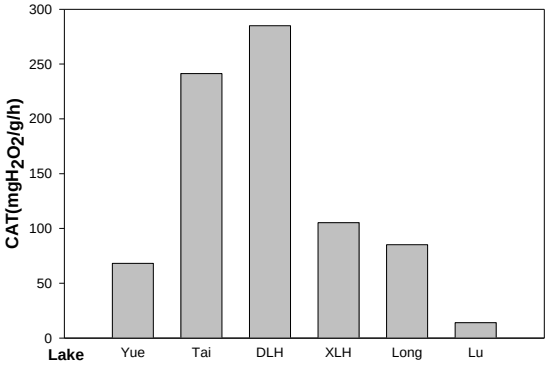
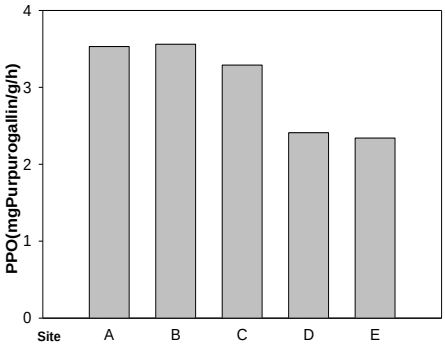


图 11-9 湖泊沉积物过氧化氢酶的水平分布

（二）同一湖泊不同区域沉积物氧化还原酶活性的比较

月湖 A 点位于排污口附近，B 点处沿岸带。A、B 两点的多酚氧化酶和过氧化物酶活性明显高于敞水带 D、E 两点的相应值；而 B 点的过氧化氢酶活性最高，A 点较 D、E 沉积物过氧化氢酶无明显差异（图 11-10）。



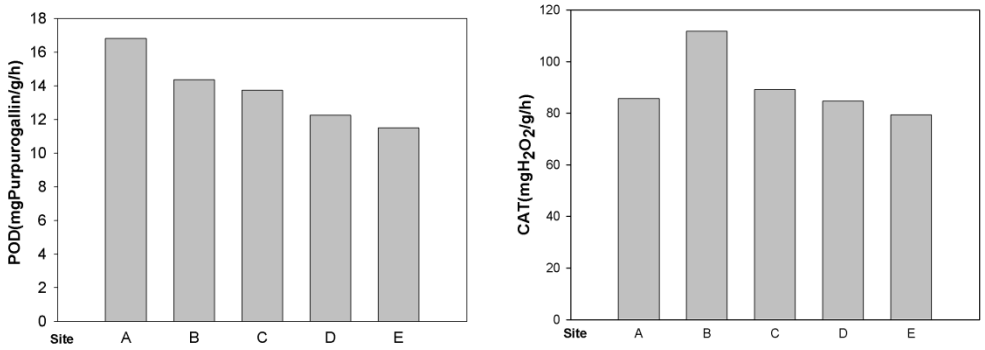


图 11-10 月湖表层沉积物氧化还原酶活性的分布

太湖未疏浚点（B 点）沉积物多酚氧化酶和过氧化氢酶活性明显高于疏浚点（A 点）的相应值(P＜0.01)，过氧化物酶活性亦相对略高，但未达到显著水平（图 11-11）。

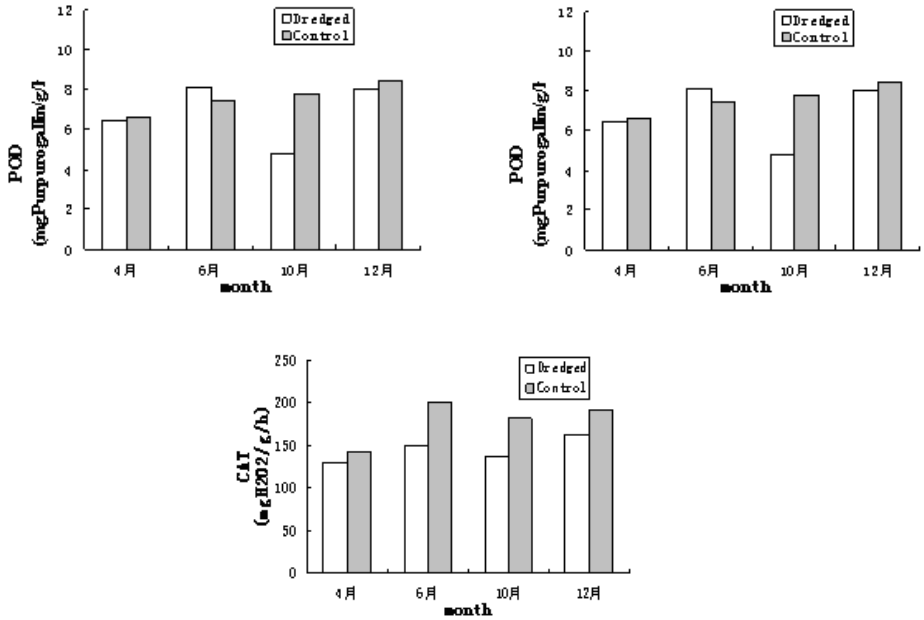


图 11-11 太湖沉积物疏浚点与未疏浚点表层沉积物氧化还原酶活性的比较

位于市区的富营养湖泊沉积物多酚氧化酶与过氧化物酶活性明显高于市郊湖泊的相应值。这种异质性与有机质的分布有关，相同实验湖泊沉积物有机质的含量表现出基本相同的分布（陈芳等 2005）；而杨树人工林表层土壤多酚氧化酶和过氧化物酶活性与有机质含量随连作代数的增加俱减（刘福德等 2005）；在有机质沉积极少发生的冬季,以色列 Kinneret 湖沉积物中芳基硫酸酯酶与碱性磷酸酶活性均低（Hadas et al. 1997）。多酚氧化酶以及过氧化物酶活性可用于土壤有机质状况的判断（郑洪元等 1982）。

酶活性与有机质的密切关系亦可见诸二者在同一湖内的分布，主要区别为沉积物有机质的来源（内源和外源）不同。前者包括水中各种生物（如水生植物）的残体，后者系外部输入的溶解与颗粒态有机质等。首先，月湖排污口与沿岸带沉积物酶的活性明显较高。与农村河流相

比，城市河流中总有机碳与总有机氮以及总有机碳与总有机磷的比率均高，且大部分颗粒态营养物质沉积在河流入湖处（Ebise et al. 1991）。Benamou 和 Richou（1989）发现法国海湾的城市污水排放口附近样点显示较高的酯酶和磷酸酶活性。覆盖城市垃圾与污泥的土壤中，脱氢酶和过氧化氢酶活性明显高于对照值(Hernandez et al. 1998)。东湖养殖罗非鱼(*Oreochromis niloticus*)的网箱下沉积物中有机质和碱性磷酸酶活性均明显增高(张敏等 2002)；其次，月湖富含水生植物残体的沉积物酶活性明显高于对照值；再次，太湖未疏浚点沉积物多酚氧化酶和过氧化物酶活性明显高于疏浚点的相应值。实验证明，太湖未疏浚点表层沉积物磷酸酶活性亦明显较高（夏卓英等 2006），而疏浚后太湖五里湖沉积物有机质的降幅达 33%(沈亦龙等 2005)。

沉积物酶活性的垂直变化趋势亦能反映它与有机质之间的联系。月湖多酚氧化酶活性随沉积物的深度递减(图 11-12)，有机质含量亦有相同的变化趋势(陈芳等 2005)。长白山不同林区多酚氧化酶（耿玉清等 1999）随土壤深度递减；松嫩羊草草甸 0-10cm 土层多酚氧化酶活性高于 10-20cm 土层的相应值（朱丽等 2002）。总之，来自外源与内源的高含量的有机质常伴随较高的多酚氧化酶与过氧化物酶活性。多酚氧化酶和过氧化物酶均具催化木质素降解的功能（Mclaren et al. 1967-1971;Waldrop et al. 2004），有机质中木质素与易降解部分(如多肽、纤维素等)矿化所产生的酚类均可作为酶的底物(哈兹耶夫 1980；Stephanie et al. 1998)。黑龙江大豆种植土壤中高含量的酚酸（对羟基苯甲酸与香草酸之和）能诱导多酚氧化酶活性的升高(张淑香等 2000)；底物（ß-甘油磷酸）的加入可强烈促进盐湖沉积物酸性磷酸酶的合成（Muntean 1997）；湖泊沉积物中酶与有机质的密切联系初步揭示了天然状态下酶的诱导机制。

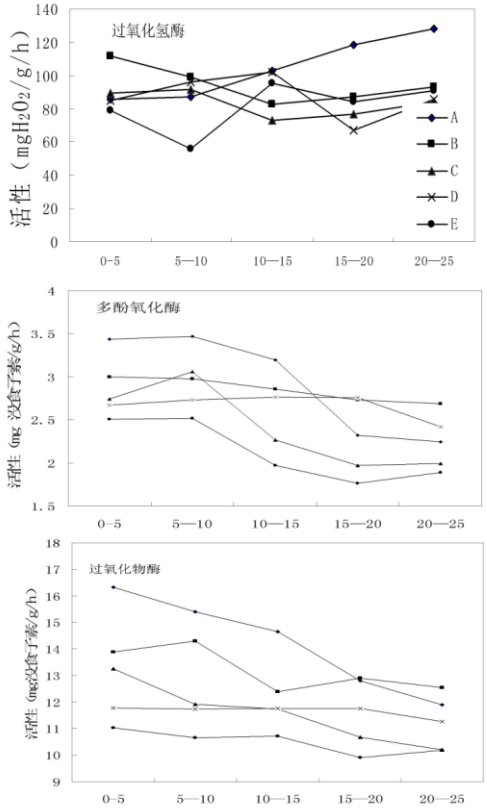


图 11-12 月湖沉积物三种氧化还原酶的垂直分布

过氧化氢酶是生物呼吸过程中各种有机物生物化学氧化反应而形成的，其作用在于分解累积在环境中对生物体有害的过氧化氢，其活性可反映土壤氧化还原的能力，且与有机质转化速度密切相关。因此沉积物过氧化氢酶与有机质的空间分布密切相关：有机质含量较高的大莲花湖和太湖表现出较高的过氧化氢酶活性，而有机质含量较低的鲁湖，酶的活性则较低；沿岸带和未疏浚区酶的活性亦高于同湖浮游带和未疏浚区相应值。与多酚氧化酶和过氧化物酶活性不同，过氧化氢酶活性并未表现出与沉积物有机质含量的密切联系，微生物活性、沉积物酸碱性

以及污水排放等对其活性均有影响。月湖 A 点位于排污口附近，龙阳湖曾接受工业废水，有毒物质抑制了微生物活性，从而抑制了过氧化氢酶活性，因此，月湖和龙阳湖沉积物有机质含量虽高，但过氧化氢酶活性却相对较低；月湖 A 点有机质含量较高，但过氧化氢酶活性较低，且随沉积物深度递增。而有毒污染物对多酚氧化酶和过氧化物酶的影响相对较小，其原因可能在于这两种酶能共同催化污染物与有机质和腐殖质的结合，并生成稳定的化合物(Jean et al. 1992)。（郭亚新等 2008）

三、细菌的磷溶解

水环境中微生物对磷转化的研究报道甚少(李勤生等，1988；Wu et al. 2005)，主要是集中在对土壤中相关微生物的研究（冯月红等 2003）。水体中磷的循环与再生依赖细菌等微生物对颗粒态、溶解态有机质的分解。微生物与有机质之间有着密切的代谢耦联，这种耦联作用可通过微食物网(Microbialfood web)作用将有机碎屑中的物质及能量转移到更高的营养级中(Alldredge and Dilling 2000)。这不仅会影响水体营养盐的循环、矿化速率和再生通量，甚至改变水体营养盐的生物地球化学循环方式和途径。

沉积物中的解磷细菌，是一类功能菌，可使沉积物中不能被浮游植物利用的磷化物转变成可被利用的可溶性磷化物。其中的解有机磷细菌的作用是分解有机磷化物如核酸、磷脂等，他们分泌胞外碱性磷酸酶水解核酸和磷脂等典型的有机磷化合物的 P-S，P-N，P-O 键断裂，从而矿化出可溶性的正磷酸盐，供浮游植物利用（周纯 2010）。另一类解无机磷细菌，主要作用是在代谢过程中分泌有机酸（如乳酸、羟基乙酸、草酸、延胡索酸、琥珀酸、2-葡萄糖酮酸和柠檬酸等），通过质子酸化、络合溶解等作用促进磷释放；此外，解无机磷细菌的呼吸作用释放二氧化碳，降低 pH 值，溶解无机磷化物，如磷酸钙、磷灰石等。因此，对于解磷细菌的研究可以深入了解沉积物磷释放过程中微生物的作用。

Taft 等 (1975)用同位素研究，假设了 4 种形态的磷循环模型，DOP 表示溶解态有机磷，PP 表示颗粒态磷，DIP 表示溶解态无机磷，Poly P 表示缩合性磷酸盐，K_1、K_2、K_3、K_4、K_5 和 K_6 表示以上几种磷吸收和释放的速度系数。DIP 转化为 PP 的反应过程表示生物有机体对溶解性无机磷吸收的过程。PP 转化为 DOP 的过程表示死亡的有机体释放有机磷。这一过程可能是细菌的侵袭和细胞液的渗出造成的。DOP 转化为 PP 的过程表示细菌、浮游植物和某些原生动物(Protozoans)对溶解有机磷化合物的吸收。PP 转化为 DIP 的过程较复杂，可能是几个过程同时发生的结果。被细菌分解掉的有机磷化合物转化为无机磷细菌和浮游植物能将 DIP 直接释放到水中，这实际上是一个置换过程，在此过程中，它们可能被活细胞连续地吸收或释放；在死亡的有机体中，不稳定的有机磷化合物可能进行自动磷酸化(Autodephos phorization)。Poly P 转化为 PP 的过程表示浮游生物对 Poly P 的直接吸收或水解后被吸收（图 11-13）（周纯 2010）。

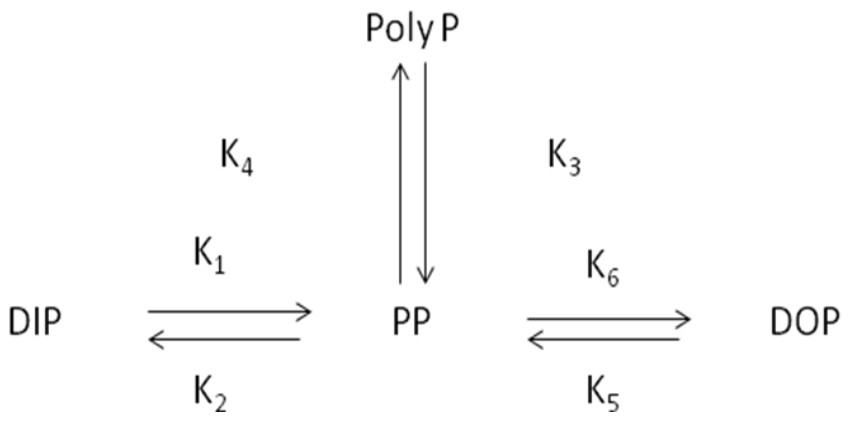


图11-13　四种形态磷循环模型

四、微生物呼吸

微生物最大的价值在于其分解功能，能分解生物圈内存在的动物、植物和微生物残体等复杂有机物质,并最后将其转化为最简单的无机物,再供初级生产者利用。具体到沉积物的降解转化而言包括矿化和腐殖化两个过程。氧化还原条件是控制沉积物有机质矿化的主要因素。沉积物中电子受体的使用顺序一般为：MnO_2>O_2>NO_3^-> $Fe(OH)_3$>SO_4^{2-}>HCO_3^-。图 11-14 为地球碳循环图, 有氧条件下微生物参与介导了两条途径，一条为在微生物作用下多聚糖直接被氧化为 CO_2；另一条为纤维素和半纤维素的降解产物蛋白质、大分子糖与木质素降解产物芳香化合物缩合为腐殖质分子,后者经过长远的年代和复杂的地质环境条件形成泥炭退出地球碳循环。两条途径都是在微生物的介导下完成的。无氧条件下，有机质分解可分为由不同微生物群落起主导作用的三个阶段：第一阶段，微生物对多聚糖(包括容易降解的纤维素和半纤维素以及难以降解的木质素)进行水解，分别形成脂肪酸和糖类或芳香族化合物等发酵水解中间体；第二阶段，水解产物被醋酸菌作用而产生醋酸和 H_2；第三阶段，醋酸等有机碳在 NO_3^-、SO_4^{2-}、HCO_3^-等电子受体和相应细菌作用下彻底矿化成 CO_2 或 CH_4（Hatakka et al. 2000）。周启星等(1999)研究了不同供氧条件西湖沉积物有机质降解情况，结果表明西湖湖水现有供氧水平条件(5.0－8.6mg /L)下降解速率最为缓慢，升高氧气(8.6→12.0→16.0mg/L)或降低氧气(8.6→0mg/L) 水平均能提高矿化速率，前者是由于增强好氧微生物活性而增大 CO_2 释放，后者因为提高了厌氧微生物活性而增大 CH_4 释放。

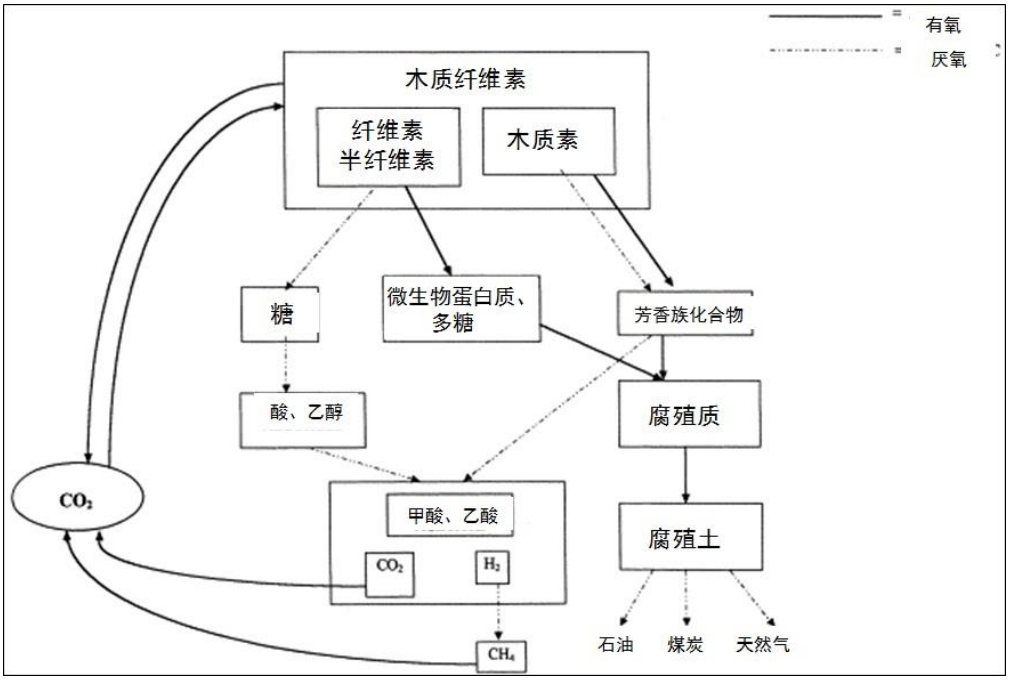


图 11-14　地球的碳循环

(引自 Brown1985 and Colberg 1988).

第二节 底栖动物非物理行为对沉积物氮磷释放过程的影响

一、分泌与排泄

沉积物水界面的营养交换是湖泊营养循环的重要环节（Caraco 1991）。内源营养可通过不同的机制释放，例如氧化还原作用、底栖动物的生物扰动等，大量研究表明底栖生物的分泌作用在内源营养释放过程中具有至关重要的作用（Jennifer 2002）。

太湖不同湖区的底栖动物分区异常明显，水华严重区域水丝蚓的密度生物量较大，或以软体动物以河蚬为主，或以软体动物以环棱螺为主；大面积水草区底栖动物物种多样性较高，主要以软体动物为主，但是总的密度并不是很高，湖心区主要以多毛类(小头虫属、沙蚕属)为主，河蚬均有分布，但其生物量较小。

不同种类的底栖动物对营养释放速率的影响差异明显，由于软体动物的带壳湿重较大，单位生物量所对应的营养释放量相对较低，但因其总生物量较大故营养释放总量不可低估。在四种太湖典型的底栖动物中，霍甫水丝蚓 SRP 的释放速率最高，其次是长足摇蚊，再次是沙蚕属，小头虫属 SRP 的释放速率最低。长足摇蚊铵态氮的释放速率最大，其次是沙蚕属，再次为水丝

蚓属，小头虫属的氨氮释放速率亦最低；硝态氮释放速率情况从高到低依次是霍甫水丝蚓、长足摇蚊、沙蚕属、小头虫属。

不同采样点营养释放通量的比较结果表明，底栖动物自身的营养释放对内源营养的再生具有重要作用（图 11-15 至 11-17）。

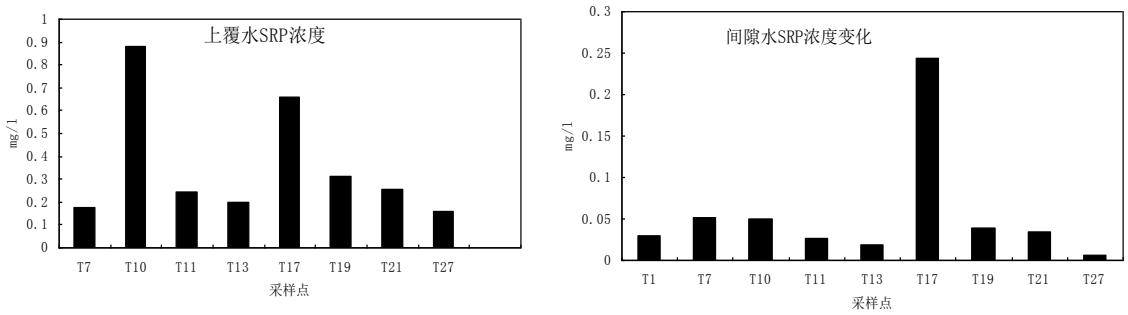


图 11-15 太湖上覆水和间隙水 SRP 浓度的空间分布图

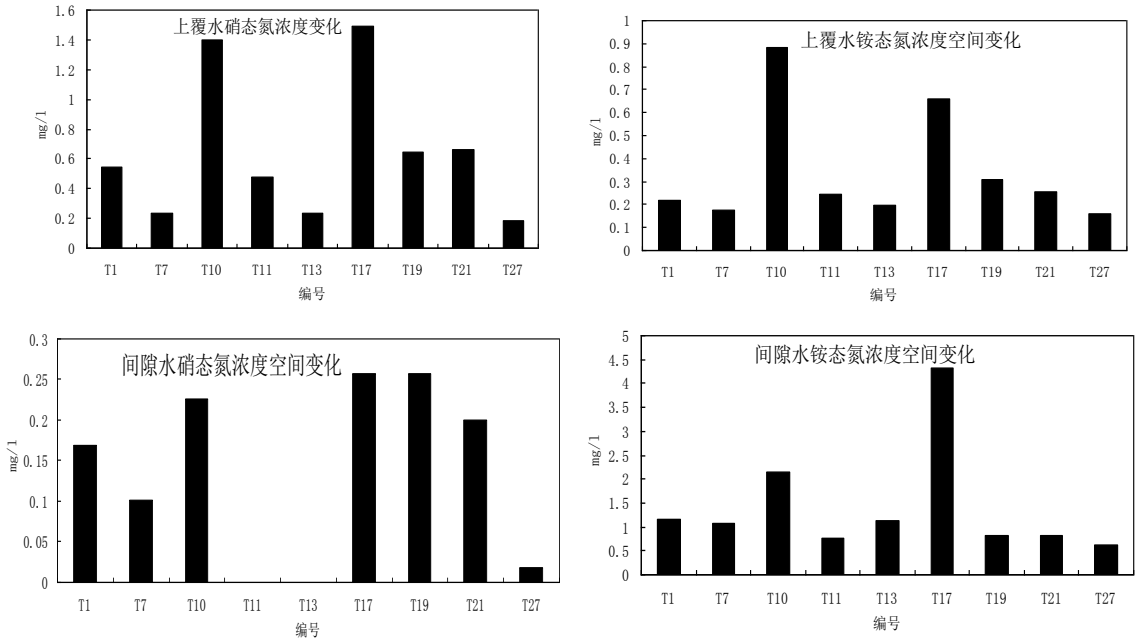
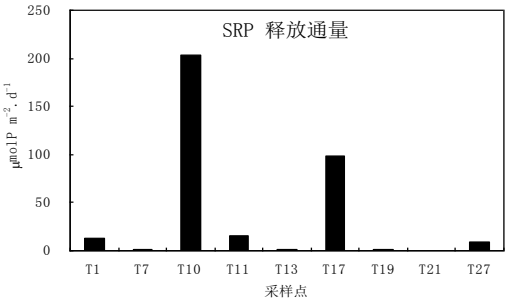


图 11-16 太湖上覆水和间隙水铵态氮、硝态氮空间变化分布



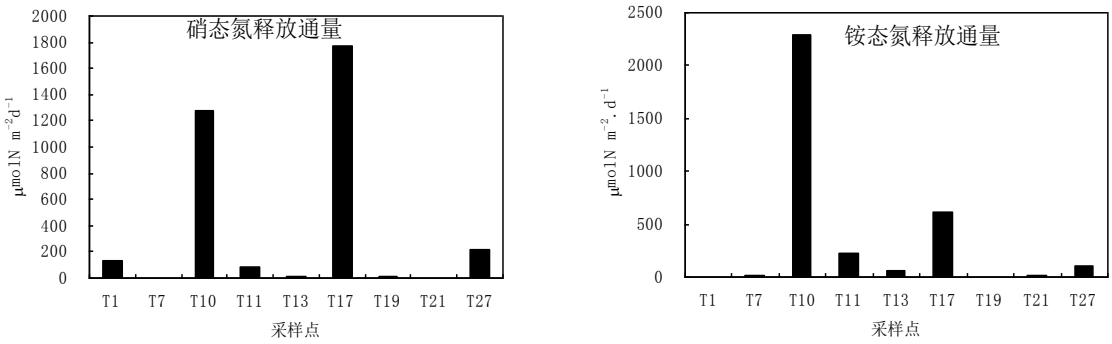


图 11-17 太湖优势种底栖动物分泌排泄 SRP、铵态氮、硝态氮的释放通量

二、呼吸作用

在沉积物-水界面，底栖生物的呼吸将消耗大量溶解氧，导致底层缺氧，进而释放出还原产物，并生出可溶性氮磷供初级生产者利用 (Bartoli 2001)，这其中，发生在界面的营养盐释放是其比较显著的环境响应。。

1、河蚬的呼吸作用对内源营养释放影响。首先，沉积物耗氧量（SOD）、总二氧化碳（TCO_2）、铵态氮与溶解反应性磷（SRP）释放通量变化趋势基本一致，且峰值均同时于培养后的第 13 天出现，据此可以推断铵态氮与 SRP 主要是通过呼吸作用释放；其次，对照组与加藻组以及河蚬组与同时添加藻与河蚬组的比较结果表明：有机质是氮和磷释放的来源，其介入促进了河蚬对于营养释放的驱动作用；再次，“对照组与河蚬组”以及“加藻组与同时添加河蚬和藻组”的比较结果表明：河蚬对藻等浮游植物的利用率更高，而对底泥本地碎屑利用率较低，且对无机态氮和磷释放的促进作用更加明显；最后，河蚬促进有机质分解释放出大量铵态氮，并在代谢过程中通过进水管吸入溶解氧含量高的水，促进硝化作用的发生；硝化作用产生的硝态氮为反硝化作用提供底物。另一方面，河蚬在代谢过程中大量耗氧，故为反硝化作用提供了有利条件。因此，河蚬通过生理代谢活动促进了硝化作用与反硝化作用之间的耦合（图 11-18）。

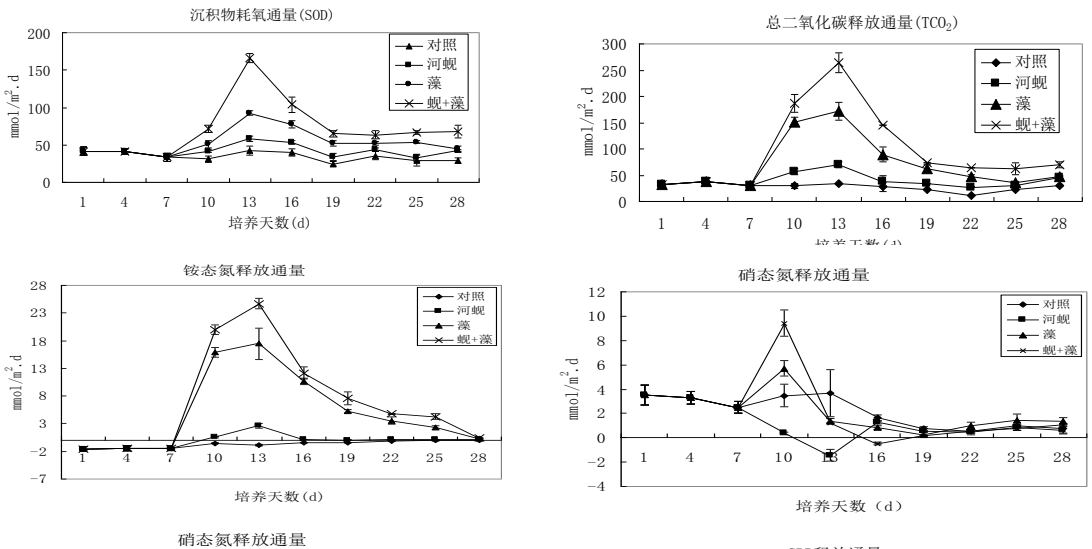


图 11-18 河蚬、有机质对沉积物耗氧速率和二氧化碳释放速率及营养释放（N、 P）的影响

2、**摇蚊幼虫扰动对湖泊沉积物营养释放的影响**（引自 Jiang et al. 2010）

底栖动物在沉积物中的潜穴、爬行、觅食、筑巢、避敌等行为改变了泥水界面的理化环境，如：上覆水浊度、沉积物颗粒大小、孔隙度、氧化还原条件等，特别是摇蚊幼虫常具筑巢穴的生态习性（Hansen 1998），幼虫在沉积物中的爬行通道和巢穴管道大大增加了沉积物的通透性，促进沉积物的复氧作用，降低上覆水的溶氧量（Pelegri 1996; Matisoff 1985），改变了泥水界面的氧化还原条件。如图 11-19 所示，羽摇蚊处理组沉积物的耗氧速率较高（55.0±4.6 mmol $m^{-2}d^{-1}$），长足摇蚊处理组，耗氧速率较低（29.0±1.3 mmol $m^{-2}d^{-1}$）。2 种摇蚊幼虫处理组沉积物的耗氧速率均明显高于对照值（$p<0.05$）。

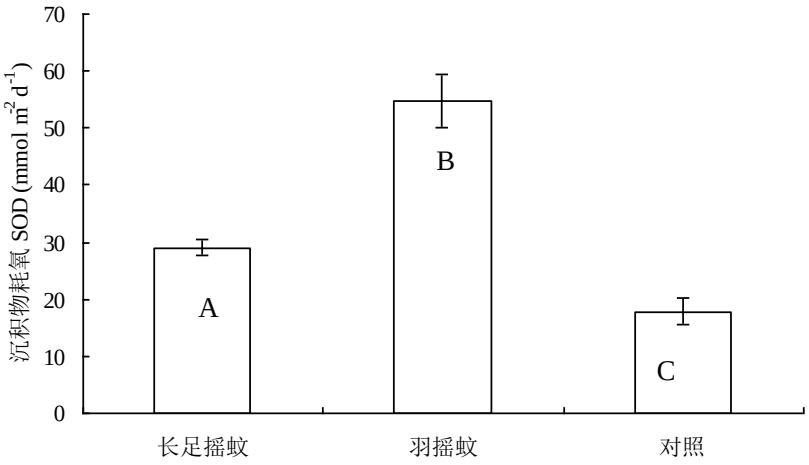


图 11-19 生物扰动对沉积物耗氧速率的影响。字母不同表示差异显著（$p<0.05$）

这一结果表明：不同种类因生态习性的差异，对沉积物的复氧作用存在显著差异。据实验观察：长足摇蚊主要在沉积物表层 2cm 左右深处活动，无筑巢现象，其爬行通道和扰动深度限

于浅表层，因此，沉积物的复氧作用较弱。羽摇蚊，生活于沉积物中 5-20cm 深处，以有机碎屑为食，具筑巢习性，潜穴爬行活动较为活跃，本实验中，沉积物表层至底层 5－10cm 深处均可见明显的爬行痕迹和穴管通道，其潜穴爬行活动大大增加了沉积物的通透性，耗氧速率显著高于对照组（图 11-19）。据相关资料分析，幼虫自身的呼吸耗氧速率约为 10 mmol O_2 $m^{-2}d^{-1}$，仅占沉积物耗氧速率的 18％左右（Graneli 1979），由此可推测，幼虫的生物扰动促进了沉积物中其它微生物的代谢和化学耗氧作用。因此，2 种摇蚊幼虫通过不同的生物扰动方式，在不同程度上促进了沉积物的耗氧代谢，同时，通过改变泥水界面的氧化还原条件，影响沉积物界面的生物地球化学循环过程。

羽摇蚊对界面氮、磷交换的生物扰动效应具有阶段性，前期（4-10 天）的扰动极大地促进了沉积物氨态氮与正磷酸盐向上覆水的释放，释放速率分别为 20.86±0.82 mg NH_4^+-N m^{-2} $d^{-1}$and 3.66±0.12 mg o-P m^{-2} d^{-1}，均为对照组的 2.7 倍，差异达显著水平（$p<0.05$）。与对照组相比，羽摇蚊处理组上覆水硝态氮和亚硝态氮的浓度随时间大幅度降低，交换速率分别为 4.25±1.52 mg NO_3^--N m^{-2} d^{-1} and 3.05±0.15 mg NO_2^--N m^{-2} d^{-1}，差异达显著水平（$p<0.05$）。 这一期间，羽摇蚊处理组溶解态无机氮（NO_3^- + NO_2^- +NH_4^+）和磷（SRP）的释放量分别为 176.75±4.31 mg/m^2 和 18.85±1.85 mg/m^2， 分别是对照组的 1.5 倍 和 1.8 倍， 差异达显著水平($p<0.05$)。释放的无机氮以氨态氮释放为主，占 79%。后期（10-22 天），羽摇蚊处理组上覆水中各形态氮与磷含量与前期呈相反的变化趋势，即氨态氮和正磷酸盐浓度随时间大幅度降低趋势，交换速率分别为 11.09±1.05 mg NH_4^+-N m^{-2} d^{-1} 和 1.39±0.3 mg o-P m^{-2} d^{-1}，分别为对照组的 5.2 倍和 4 倍，差异达显著水平（$p<0.05$）。而硝态氮和亚硝态氮浓度随时间呈上升趋势，释放速率分别为 2.61±0.43 mg NO_3^--N m^{-2} d^{-1} 和 2.87±0.44 mg NO_2^--N m^{-2} d^{-1}，与对照差异显著（$p<0.05$）。这一期间，羽摇蚊处理组溶解态无机氮（NO_3^- + NO_2^- +NH_4^+）的释放量为 163.32±10.21 mg/m^2，为对照组的 1.6 倍，差异达显著水平（$p<0.05$），氨态氮和硝态氮释放量相当，分别占 51% 和 42%。正磷酸盐的释放量降低至 8.7±0.15 mg/m^2，显著低于对照组（$p<0.05$）。此外，羽摇蚊的生物扰动促进了颗粒态氮与磷的释放，释放量分别为 48.27±8.26 mg/m^2 和 6.12±0.81mg/m^2， 分别是对照组的 9.9 倍和 2.4 倍， 差异达显著水平($p<0.05$)（图 11-20、表 11-4、表 11-5）。

羽摇蚊的筑穴等行为对沉积物界面氮、磷循环的生物效应具阶段性，培养前期（4-10 天），幼虫的扰动增强了铵和正磷酸盐的大量释放，其主要原因可能是羽摇蚊的潜穴爬行等活动显著促进了沉积物的耗氧代谢（图 11-19），产生的有机质剧烈矿化作用，导致铵和正磷酸盐呈脉冲式释放。另据相关报道（Pelegri 1996; Matisoff 1985; Lewandowski and Hupfer 2005）推测，磷酸盐的释放还可能与沉积物中铁磷的解吸附有关，试验采用的沉积物中铁结合态磷是磷的主要存在形态（53%），沉积物的剧烈耗氧降低了氧化还原电位，从而促进铁结合态磷的解吸附与释放。此外，幼虫的生理代谢亦加速了沉积物中营养盐的迁移转化和释放。

矿化和形态转换均为氮循环的主要过程，其中影响氮形态转换的 2 个重要微生物过程包括硝化作用和反硝化作用（Mayer 1995; Svenson 1998）。在通气良好的条件下，铵(或氨)被硝化细

菌作用而氧化成硝酸盐的过程叫做硝化作用。硝酸根在缺氧条件下被反硝化细菌作用而还原成一氧化二氮或氮气的反应叫做反硝化作用。在培养前期，伴随沉积物中大量 NH_4^+向水体的释放，NO_3^-的吸收通量显著升高，以上覆水 NO_2^-含量降低为据，可作推测，幼虫的引灌作用促进上覆水电子受体，如：O_2，硝酸盐向底泥厌氧层的迁移扩散，以及硝化作用-反硝化作用的耦合，是上覆水 NO_3^-含量显著降低的主要因素，已有研究表明，底栖动物的扰动和引灌作用可促进 NO_3^-的迁移转化和反硝化作用（Stief 2002; Pelegri 1996）。

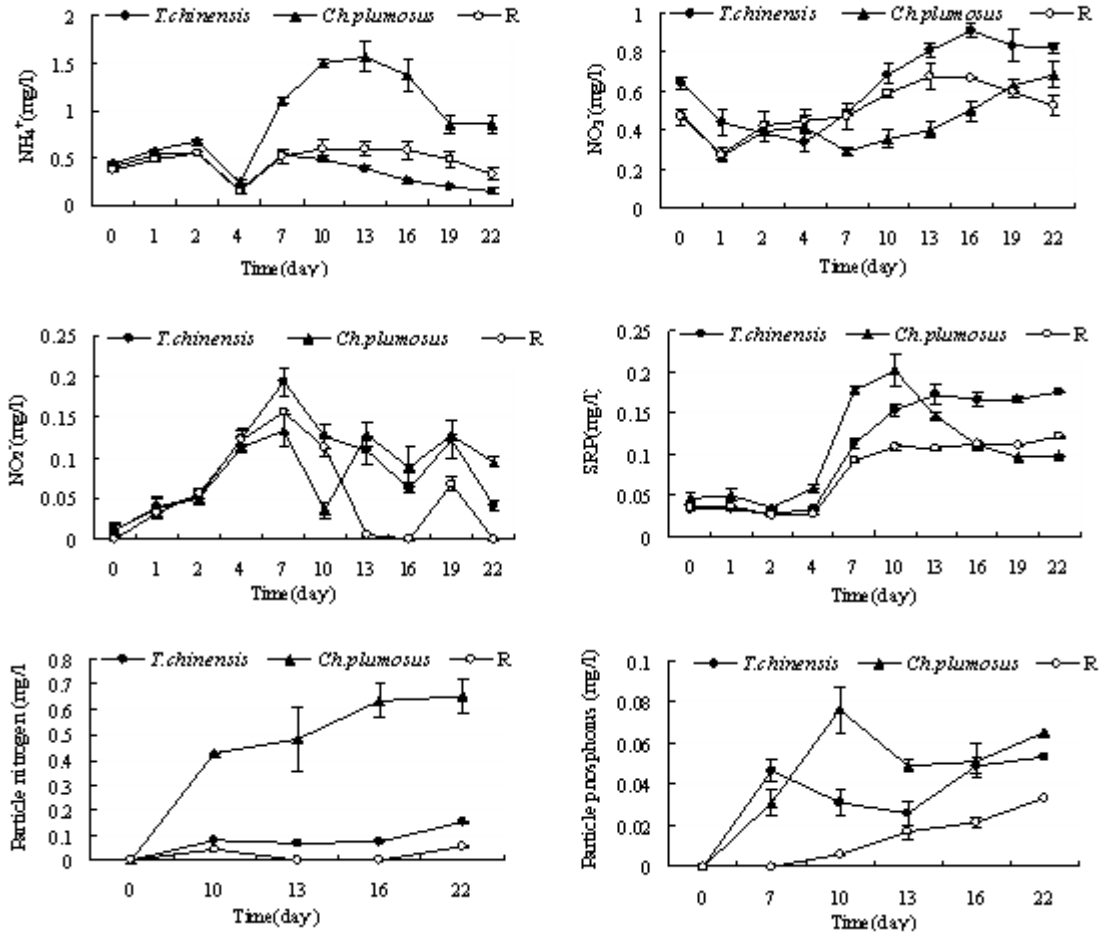


图 11-20 生物扰动引起的营养释放量随时间的变化趋势

与前期相比，培养后期（10-22 天），上覆水中各营养盐含量呈相反的变化趋势（图 11-20），即 NH_4^+，PO_4^-含量显著降低，NO_3^-，NO_2^-含量显著升高，究其原因在于：一方面，后期，由于幼虫接近羽化期（15％的摇蚊幼虫开始羽化），随着幼虫生命活动的减弱，沉积物的矿化分解作用亦减弱，营养盐（NH_4^+，PO_4^-）的释放强度明显减弱。另一方面由于幼虫的扰动作用，沉积物颗粒的再悬浮和水柱中营养盐的累积，增强了上覆水中微生物的代谢活动，特别是水柱中高浓度的 NH_4^+促进了硝化细菌的硝化作用（以上覆水 NO_2^-的累积为证），即 NH_4^+向 NO_3^-的转换，是上覆水 NH_4^+含量降低，NO_3^-含量升高的重要因素。有研究表明，底栖动物生活的巢穴和爬行的管道等构造具较强的硝化作用潜力，原因在于这些构造中有充足的 NH_4^+和 O_2 来源（Mayer

1995）。总之，羽摇蚊的扰动作用不仅显著促进了溶解态无机氮的释放，而且促进了氮形态的转换，改变了水柱中氮形态的组成。PO_4^-释放量的显著降低，可能与底泥的吸附以及幼虫的同化转移等作用有关(Gallepp 1979; Matisoff 1985)。Lewandowski 和 Hupfer （2005）、Andersen 和 Jensen （1991）等的研究结果亦表明羽摇蚊的生物引灌作用增加了沉积物的通透性和复氧作用，从而促进了沉积物中铁磷的吸附。因此，对于底质富含铁结合态磷的富营养化湖泊而言，摇蚊幼虫的扰动及其对沉积物的复氧作用，可促进沉积物铁结合态磷的吸附，抑制磷的释放，减缓富营养化进程，因而具有重要的生态学意义。

长足摇蚊对沉积物-水界面氮、磷交换的影响：与羽摇蚊不同，长足摇蚊处理组上覆水氮与磷浓度随时间变化的趋势与对照组基本一致，仅在第 10 天至第 16 天对底泥氮与磷的释放产生显著影响。其间，上覆水氨态氮浓度随时间呈降低趋势，交换速率为 3.75±0.27mg NH_4^+-N m^{-2} d^{-1}，为对照值的 10 倍，差异达显著水平（$p<0.05$）。而硝态氮与 SRP 的浓度随时间上升，释放速率分别为 3.58±0.46 mg NO_3^--N m^{-2} d^{-1} and 0.91±0.07 mg o-P m^{-2} d^{-1}，分别是对照组的 2.6 和 6 倍，差异达显著水平（$p<0.05$）。试验结束时，长足摇蚊处理组溶解态无机氮（NO_3^- + NO_2^- +NH_4^+）的释放量为 94.6±6.0 mg/m^2，与对照组差异不显著（$p>0.05$），且以硝态氮的释放为主，占无机氮的 82%。溶解态无机磷的释放量为 15.58±0.22 mg/m^2，是对照组的 1.4 倍，差异达显著水平（$p<0.05$）。此外，长足摇蚊的生物扰动促进了颗粒态氮、磷的释放，释放量分别为 13.31±0.59 mg/m^2 和 4.7±0.35 mg/m^2，分别是对照组的 2.7 倍和 1.9 倍，差异达显著水平($p<0.05$)（表 11-4、表 11-5）。

表 11-4　不同培养阶段生物扰动对溶解态无机氮、磷交换速率（mg · m^{-2} · d^{-1}）的影响

	Day4-10		Day10-22		Day10-16	
	Ch.plumosus	对照	*Ch.plumosus*	对照	*T.chinensis*	对照
NH_4^+-N	20.86±0.82 a	7.72±1.82 b	-11.09±1.05 a	-2.12±0.13 b	-3.75±0.27 a	-0.36±0.10 b
NO_3^--N	-4.25±1.52 a	3.66±1.32 b	2.61±0.43 a	-1.26±0.16 b	3.58±0.46 a	1.39±0.36 b
NO_2^--N	-3.05±0.15 a	-1.40±0.29 b	2.87±0.44 b	-3.32±0.56 a	-1.36±0.16 b	-3.32±0.56 a
SRP	3.66±0.12 a	1.34±0.06 b	-1.39±0.30 a	0.32±0.03 b	0.91±0.07 a	0.15±0.03 b

表 11-5　第 10 天和 22 天生物扰动对氮与磷释放量的影响

	Day10		Day22		
	Ch.plumosus	对照	*Ch.plumosus*	*T.chinensis*	对照
NH_4^+-N	140.05±3.71a	56.44±12.82 b	79.72±12.66 a	13.73±2.62 c	30.98±6.56 b
NO_3^--N	33.31±6.22 b	55.65±2.20 a	64.58±5.99 ab	77.23±2.52 a	49.66±5.16 bc
NO_2^--N	3.65±1.26 b	12.22±3.81 a	8.83±0.63 a	3.65±0.64 b	0 c
DIN	177.01±4.31 a	124.31±10.66 b	153.13±10.21 a	94.61±6.04 b	80.64±6.23 bc

PN	31.82±0.36 a	4.10±0.06 b	48.27±8.26 a	13.31±0.59 b	4.88±0.48 c
SRP	18.85±1.85 a	10.19±0.32 b	8.70±0.15 c	15.58±0.22 a	10.79±0.07 b
PP	7.17±1.03 a	0.52±0.06 b	6.12±0.81 a	4.70±0.35 b	2.53±0.22 c
NH_4^+-N/DIN	0.79±0.04 a	0.46±0.03 b	0.52±0.05 a	0.15±0.02 c	0.38±0.04 b
NO_3^--N/DIN	0.19±0.02 b	0.45±0.05 a	0.42±0.05 c	0.82±0.05 a	0.62±0.05 b

与羽摇蚊相比，长足摇蚊个体小，限于表层 2cm 深处活动，活动能力弱，对沉积物初级结构的再造和通气作用较弱，对溶解态无机氮释放的生物效应不显著。但促进了氮形态的转换，改变了上覆水溶解态无机氮的形态组成。据文献报道，摇蚊幼虫的扰动及其对沉积物的复氧作用，通常为硝化细菌提供了充足的 O_2 和 NH_4^+的来源，从而促进了硝化－反硝化作用的耦合（Svenson 1998; Gilbert 1998）。据观察，长足摇蚊处理组的底泥表层形成了浅灰色或浅白色的氧化层，沉积物表层的氧化条件促进了 NH_4^+发生硝化作用（以上覆水中 NO_2^-的累积为证），导致上覆水 NO_3^-的积累。幼虫对营养盐的吸收、转化、降解和排泄等生理活动是促进 PO_4^-释放的主要途径(Fukuhara 1987; Gallepp 1979)。此外，幼虫的物理搅动亦可加速底泥代谢物向上覆水的扩散（Hansen 1998）。

2 种摇蚊幼虫对沉积物的搅动均导致了沉积物颗粒的再悬浮，增加了上覆水的浊度，促进了还原性物质由厌氧层向有氧层的迁移转化，增强了上覆水的矿化代谢作用，从而加速了颗粒态氮、磷的释放，而颗粒态氮、磷的释放被认为是沉积物氮、磷再生的重要过程(Jana and Sahu 1993; Cline et al. 1994)。

总之，羽摇蚊和长足摇蚊是富营养化湖泊常见优势种。因生态习性的差异，它们对界面的理化环境和氮、磷生物地球化学循环产生了明显不同的生物扰动效应：长足摇蚊主要促进了氮形态的转换（即 NH_4^+向 NO_3^-的转化），其生理代谢作用加速了磷的释放。羽摇蚊极大地促进了沉积物的耗氧代谢，导致营养盐（NH_4^+ 、PO_4^-）的脉冲式释放、氮形态的转换以及铁结合态磷的吸附。因此，在富营养化湖泊中，摇蚊幼虫优势种类的大量繁殖对界面氮、磷的生物地球化学循环过程产生的生态学效应不容忽视。

第三节 沉积物-水界面磷释放的生物化学机制

一、溶解过程

当环境中磷营养盐不足时，微生物可合成分泌胞外碱性磷酸酶水解有机磷释放生物可利用性磷（Feuillade and Dorioz 1992;Hill et al.2006）。碱性磷酸酶对有机磷的水解将加速沉积物磷释放（Degobbis et al.1986），有机质沉降是导致沉积物碱性磷酸酶活性增强的重要原因（zhou et al.2002;Wilczek et al.2007）。

微生物在水体和沉积物磷营养物质的生物地球化学循环过程中具有至关重要的作用。作为水

生态系统中的重要类群，微生物是有机质的分解者，它们利用有机质的能力较强，同时还是重要的生产者，它们有着多样的物质合成途径和能量储存途径，因此适应环境的能力较强。水体中有机质主要来源于初级生产力，微生物将溶解态的有机质分解转化为生物可直接利用的营养物质，营养物质释放到水体中供浮游生物利用，形成物质的循环。微生物驱动的磷释放是不可逆的过程，实验证明，沉积物中微生物可以增加和释放SRP (soluble reactive phosphorus) (Gachter et al. 1988)，并将沉积物中有机态的磷转化和分解成无机态的磷，将不溶性的磷转化为可溶性的磷，释放到水中的生物可利用性磷又可以重新被藻类吸收利用，微生物自身的生长也需要大量的磷，因此微生物的生长与磷的释放有相互促进的作用(周纯 2010)。实验证明，冬季沉积物磷的释放率没有明显的变化，而夏季样品则对温度十分敏感，每提高10℃磷释放率平均提高2倍，这可能由于季节温度的变化不仅导致了沉积物物理化学性质的改变，而且导致了微生物数量、活性、以及种类的变化 (Boers and Vanhese 1988)。

微生物的呼吸耗氧是导致沉积物需氧量增加的重要原因。在浅水湖泊，大量的有机质未被分解就沉降到底层。新沉降的有机质将促进微生物活性，加速氧气的消耗（Suplee and Cotner 1996;Renaud et al. 2007）由有机质分解而导致的厌氧已被广泛的记录（Rabalais et al. 2002;Turner et al. 2008）。厌氧将直接导致铁结合态磷解吸附。当沉积物发生硫还原时，S^{2-}与 Fe^{2+}反应生成FeS 沉淀，降低了铁结合态磷的含量,导致磷因铁含量不足而向水柱释放（Azzoni et al.2005）。

二、水解过程

磷常为水体初级生产力的关键限制性营养元素。当水中直接可利用的无机态磷浓度较低时，浮游生物将产生胞外碱性磷酸酶，借以水解有机磷，从而补充磷营养。因此，浮游生物胞外磷酸酶活性与溶解态反应性磷（SRP）通常表现出明显的负相关关系 (Cao et al. 2010)。也有研究得到了不同的结论，即较高的磷酸酯酶活性导致磷的浓度升高 (Brown and Goulder 1996；Hoppe 2002; He et al. 2009)。水中主要生产者藻类产生的胞外磷酸酶活性明显受控于磷的状态，从冬季到下一年春季，法国海岸等温水表层无机态正磷酸盐浓度逐渐降至不可检测的水平，溶解有机磷浓度始终较高，而总胞外磷酸酶活性则逐渐升高，其主要贡献者为特定的藻类和细菌。原位实验证实，无机态磷浓度对胞外磷酸酶活性有调控作用 (Labry et al. 2005)。培养实验证明硅藻 (Ruiz et al. 1997)、蓝藻 (Stihl et al. 2001) 与绿藻 (Du Plessis and Kruskopf 2004) 的某些种类能对较高和较低的无机态磷浓度发生敏感的响应，故藻类（大颗粒）胞外磷酸酶活性可用作指示水体缺磷状态的参数 (Rose and Axler 1998; Young et al. 2010)。另一方面，细菌胞外磷酸酶与生物可利用性磷浓度的关系较为复杂，在缺磷状态下培养时，从西班牙湖泊分离的3种光合硫细菌菌株的碱性磷酸酶活性显著增加 (Baneras et al. 1999)。英国河流附石生物胞外磷酸酶活性的增加，伴随可合成此酶的细菌数量的增加，而酶活性并不受其反应产物无机磷的抑制 (Chappell and Goulder 1994)。美国科里亚科流域海水并非处于缺磷状态，而在悬浮和沉积颗粒附着细菌的诸多

水解酶中，碱性磷酸酶始终保持最高的活性，该水域的微生物集群似乎已适应于对于有机多聚物中磷酸单酯的不断分解 (Taylor et al. 2009)。太平洋深水层叶绿素含量最高，叶绿素浓度与碱性磷酸酶活性均取最大值，而营养元素浓度和 SRP 与溶解无机氮浓度的比例亦高，浮游细菌依赖于水解溶解有机碳和溶解有机磷来满足其碳需求 (Hoch and Bronk 2007)。加利福利亚海湾和悬浮颗粒上的细菌是胞外碱性磷酸酶的主要生产者，其主要功能为分解有机质以满足碳的需求，而非补偿磷营养 (Nicholson et al. 2006)。简言之，生物可利用性磷浓度对浮游细菌胞外碱性磷酸酶活性的直接调节作用仍有待深入阐明；此外，浮游细菌将以自由生活与附着状态存在，二者的代谢活动和胞外磷酸酶活性均有显著差异，德国易北河的自由生活菌在水柱总体微生物代谢中占优势，而附着菌的胞外酶活性极高 (约为总胞外酶活性的15-58%) (Wilczek et al. 2007)。水库中细菌对于有机颗粒的附着可促进其磷酸酶活性 (Mhamdi et al. 2007)。另一方面，以海水不同有机碎屑为基质的研究结果表明，分别从基质和海水中分离的附着细菌和自由生活菌在胞外水解酶系特征方面并无显著的差异 (Martinez et al. 1996)。再者，海水中附着细菌的胞外磷酸酶活性相对较低 (Jean et al. 2003)。湖泊有机聚合体细菌的生长速率和产量低于自由生活菌的相应值，而在附着过程的不同阶段，细菌群落的分类学属性将发生明显的改变 (Grossart and Simon 1998)。束毛藻属浮游植物所附着的细菌在数量上远低于自由生活菌 (Nausch 1996)。总之，自由生活菌和附着菌胞外磷酸酶活性的异同及其细菌种类的关系仍不甚明晰，利用模拟实验可大体区分不同解有机磷菌株对水华蓝藻干物质富集的响应，从而进一步阐明缺磷状态对浮游细菌胞外磷酸酶的调节作用，同时深入了解细菌种类本身对胞外酶活性分布的贡献，并据此初步描述蓝藻水华衰亡阶段浮游植物与浮游细菌之间的生态关系。

模拟实验的研究对象为采自太湖沉积物并经纯化的三株解有机磷细菌（*Stenotrophomonas* sp.(Ssp)、*Pseudomonas* sp.(Psp)与 *Bacillus cereus* (BC) ）和东湖的混合解有机磷菌株（Mix）模拟实验期间，对照组溶解有机磷（DOP）和溶解反应性磷（SRP）浓度以及碱性磷酸酶活性（APA）均无显著变化，此外，解有机磷细菌数量亦不可检测，故可作为研究解有机磷细菌独特作用的有效参考标准。DOP 浓度与 APA 相对较低，而 SRP 浓度始终维持较高水平（图 11-21）。

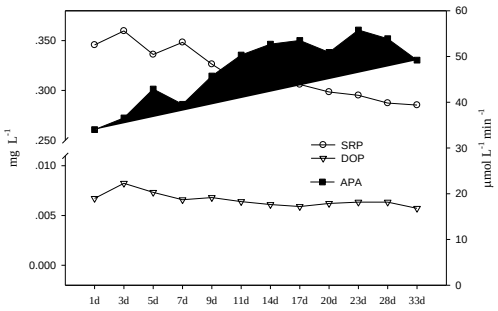


图11-21　对照组SRP和DOP及碱性磷酸酶活性（APA）变化

各组解有机磷细菌数量均表现出先升后降的趋势，高峰期（5-17 天）细菌数量的大小顺序为 Psp、Ssp 和 BC，而 Mix 组的细菌数量始终最低，4 组间差异显著（$P<0.05$）（图 11-22）。

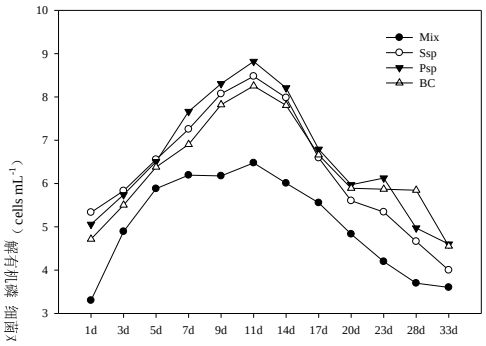


图11-22　　不同处理中解有机磷细菌的对数值 (cells mL^{-1})

各组的 SRP 浓度表现出先降后升的趋势，实验初期降幅较大，至第五天达最低值，随后缓升，从第 20 天开始增幅较大。各处理间 SRP 浓度差异显著（P<0.05），Mix 组始终处于最低水平（图 11-23）。BC 组最高，Mix 组最低（表 11-6）。实验过程中，各组 DOP 浓度逐渐上升，从第 7 天开始，DOP 浓度上升的幅度明显增大（图 11-24），各处理间 DOP 浓度差异显著（P<0.05），Mix 组始终处于最低水平。

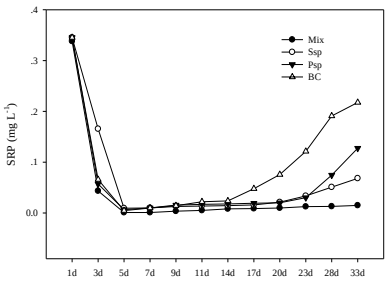


图 11-23　　不同处理下有机磷降解过程 SRP 的变化

Mix: 东湖混合菌群；Ssp: *Stenotrophomonas* sp.；Psp: *Pseudomonas* sp.；BC: *Bacillus cereus*

表 11-6　四种处理的累计溶解态反应性磷（SRP）和溶解态有机磷（DOP）的差别（mg L^{-1}（$\times10^{-2}$））

菌株	溶解态反应性磷（SRP）	溶解态有机磷（DOP）
Mix	45.9144±4.7609b	21.71396±5.4997b
Ssp	76.07184±4.6525ab	61.48596±5.8248ab
Psp	74.0486±4.9707ab	57.1928±6.3035b
BC	113.8868±3.1231a	80.3833±6.5641ab

Mix: 东湖混合菌群；Ssp: *Stenotrophomonas* sp.；Psp: *Pseudomonas* sp.；BC: *Bacillus cereus*。平均数后上标不同表示差异显著（P<0.05）。

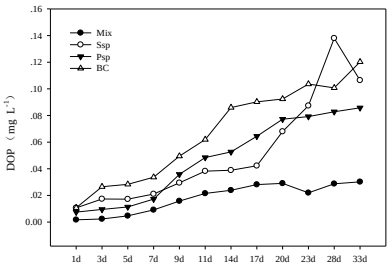


图 11-24　　不同处理有机磷降解过程中溶解态有机磷（DOP）的时间变化

Mix: 东湖混合菌群；Ssp: *Stenotrophomonas* sp.；Psp: *Pseudomonas* sp.；BC: *Bacillus cereus*

各组 APA 亦显先升后降得趋势，实验初期（1-5 天）变幅相对较小，中期（5-17 天）显著上升并达最大值，此后逐渐下降，且于实验末期（第 33 天）接近初始值（图 11-26）。APA 在不同粒径中的分布模式如图 11-26 所示，大颗粒（>3.0um）APA 所占的比例相对最高（35.01-40.4%），细菌自身大小颗粒（0.22-3.0um）所表现的 APA 次之（26.3-42.9%），且不同处理间差异显著（P<0.05），溶解态 APA （<0.22um）所占的比例最低。APA_T ，$APA_{0.22\text{-}3.0\ m}$ 和 $APA_{>3.0\ m}$ 均为 Ssp 组最大，$APA_{<0.22\ m}$ 为 BC 组最大（表 11-7）。

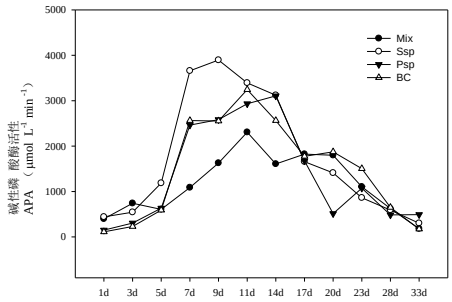


图 11-25 四种处理有机磷降解过程中碱性磷酸酶（APA）的时间变化

Mix: 东湖混合菌群；Ssp: *Stenotrophomonas* sp.；Psp: *Pseudomonas* sp.；BC: *Bacillus cereus*

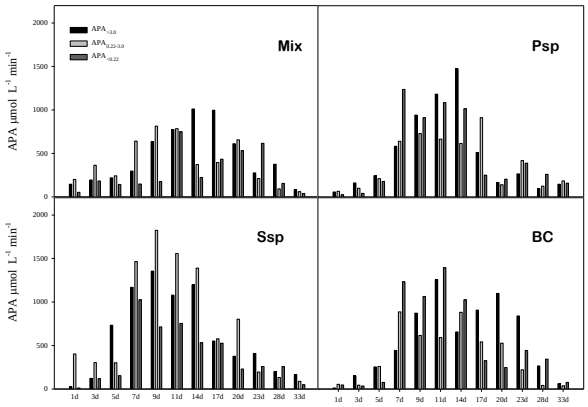


图 11-26　四种处理有机磷降解过程中碱性磷酸酶 (APA)、大颗粒态碱性磷酸酶 ($APA_{>3.0\ m}$) 、小颗粒态碱性磷酸酶 ($APA_{0.22\text{-}3.0\ m}$)、溶解态碱性磷酸酶 ($APA_{<0.22\ m}$)的时间变化

Mix: 东湖混合菌群；Ssp: *Stenotrophomonas* sp.；Psp: *Pseudomonas* sp.；BC: *Bacillus cereus*

表 11-7　四种处理的累计碱性磷酸酶活性分级（mol L^{-1} min^{-1}）以及百分比

菌株	$APA_{>3.0\ m}$	$APA_{0.22\text{-}3.0\ m}$	$APA_{<0.22\ m}$
Mix	5618.341±468.323ab	4831.566±295.708b	3455.696±230.766b
	40.4%	34.8%	24.8%
Ssp	7388.584±379.232a	9038.543±330.263a	4630.928±420.347b
	35.2%	42.9%	21.9%

Psp	5838.204±469.097ab	4811.354±439.512b	5761.794±388.664ab
	35.6%	29.3%	35.1%
BC	6818.221±386.221a	4702.409±375.644b	6308.987±400.302a
	38.2%	26.3%	35.5%

Mix: 东湖混合菌群；Ssp: *Stenotrophomonas* sp.；Psp: *Pseudomonas* sp.；BC: *Bacillus cereus*。平均数后上标不同表示差异显著（$P<0.05$）。

总 APA 与解有机磷细菌数量极显著正相关（$P<0.01$）（图 11-27），而与 SRP 浓度极显著负相关（$P<0.01$）（图 11-28）。

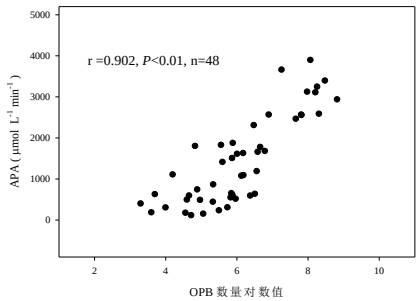


图11-27　总APA与解有机磷细菌数量的关系

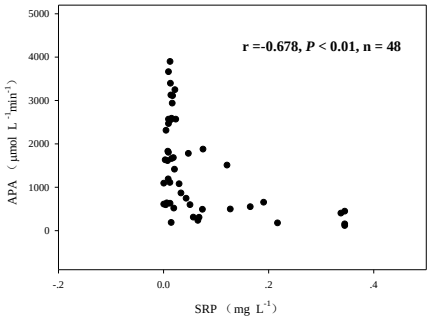


图11-28　总APA与SRP的关系

每组各变量之间的相关性分析结果如表 11-8所示，4 组中每组的APA与解有机磷细菌数量均显著正相关。

表 11-8　四种处理磷变化相关各变量之间相关性

菌株	变量	APA_T	SRP	DOP	Log OPB	$APA_{0.22-3.0\ m}$	$APA_{>3.0\ m}$
Mix	$APA_{<0.22\ m}$	0.762**	-0.303	0.394	0.307	0.442	0.484
	APA_T		-0.394	0.354	0.698*	0.794**	0.858**
	SRP			-0.491	-0.532	-0.277	-0.345
	DOP				-0.109	-0.044	0.474
	Log OPB					0.761**	0.594*
	$APA_{0.22-3.0\ m}$						0.502
Ssp		APA_T	SRP	DOP	Log OPB	$APA_{0.22-3.0\ m}$	$APA_{>3.0\ m}$
	$APA_{<0.22\ m}$	0.924**	-0.551	-0.275	0.782**	0.849**	0.857**

	APA_T		-0.514	-0.406	0.908**	0.973**	0.963**
	SRP			-0.256	-0.394	-0.371	-0.615*
	DOP				-0.614*	-0.450	-0.384
	Log OPB					0.890**	0.902**
	$APA_{0.22\text{-}3.0\ m}$						0.898**
Psp		APA_T	SRP	DOP	Log OPB	$APA_{0.22\text{-}3.0\ m}$	$APA_{>3.0\ m}$
	$APA_{<0.22\ m}$	0.936**	-0.467	-0.092	0.868**	0.701*	0.833**
	APA_T		-0.505	-0.041	0.937**	0.854**	0.948**
	SRP			-0.227	-0.571	-0.513	-0.433
	DOP				-0.227	0.054	-0.044
	Log OPB					0.795**	0.901**
	$APA_{0.22\text{-}3.0\ m}$						0.733**
BC		APA_T	SRP	DOP	Log OPB	$APA_{0.22\text{-}3.0\ m}$	$APA_{>3.0\ m}$
	$APA_{<0.22\ m}$	0.916**	-0.555	-0.042	0.866**	0.805**	0.508*
	APA_T		-0.676*	0.087	0.899**	0.896**	0.829**
	SRP			0.070	-0.780**	-0.700*	-0.564
	DOP				-0.074	-0.031	0.301
	Log OPB					0.808**	0.693*
	$APA_{0.22\text{-}3.0\ m}$						0.611*

*P<0.05, **P<0.01

以已选定菌株为对象，且在模拟实验的基础上，胞外碱性磷酸酶活性与解有机磷细菌数量显著正相关，而与 SRP 浓度显著负相关，其生态学含义为在缺磷条件下解有机磷细菌将产生胞外碱性磷酸酶，分解有机磷，进而满足自身生长的需要 (Sebastian and Ammerman 2009)，这种关系符合经典的“抑制-解抑制”机制 (Juma and Tabatabai 1978; Nahas et al. 1982; Huang and Hong 1999)。浮游细菌胞外碱性磷酸酶活性与生物可利用磷性浓度之间的显著负相关关系亦可见诸湖泊、河流、水库、池塘和海洋 (Barik et al. 2001; Giraudet et al. 1999; Hadas and Pinkas 1997; Huang and Hong 1999; Tanaka et al. 2006)。此外，选定菌株与东湖混合菌群均能以同样的方式响应磷的缺乏但且其灵敏程度明显有别各异。这说明磷的生物可利用性对于解有机磷细菌的胞外碱性磷酸酶活性的调节作用因菌而异，从而进一步证明了“抑制-解抑制”机制所具有的一般性。关于碱性磷酸酶分子生物学基础的研究结果表明在海洋细菌不同类群中，仅有限数量的碱性磷酸酶与作为经典研究对象的大肠杆菌碱性磷酸酶相类似，而不同特征的酶则广泛分布于多样化的细菌谱系，其中包括富有生态学意义的菌群，这些酶仅在磷饥饿的状态下得以诱导，其活性在某种海洋模式细菌的碱性磷酸酶总活性中占有极高（90%）的比例，且在寡营养型性水域中更为丰富 (Sebastian and Ammerman 2009)。

在模拟实验中，仅较小颗粒（0.22-3.0um）表现的碱性磷酸酶活性显示出不同处理（菌株）间的显著差异，故自由生活的解有机磷细菌更容易受磷状态的调节。从绝对活性及其在总活性

中所占的比例来看，各处理间大颗粒（>3.0um）APA并无显著差异。换言之，当赖以依存的有机颗粒相同（均为蓝藻碎削）时，不同解有机磷细菌将给出类似的附着形态的解磷活性，其比例亦趋于恒定，亚得里亚海北部初级生产力受磷营养限制，在磷富集的状态下，附着在有机碎削集合体上的细菌同化的总碳量与对照值相当，相对于海水而言，颗粒有机碎削应处于更加平衡的状态 (Zoppini et al. 2005)，此外，各处理间溶解态APA亦无显著差异，因此，细菌种类对其胞外磷酸酶活性分布格局的贡献相对较小。而不同细菌解磷能力的差异将主要由自由生活菌来体现，即各处理间较小颗粒（0.22-3.0um）APA具有明显的差异（表 11-8）。故自由生活的解有机磷细菌更容易受磷状态的调节。在模拟实验涉及的菌株范围内太湖解有机磷细菌的胞外碱性磷酸酶活性分布并未表现出明显的种类特异性即不同处理大颗粒（>3.0um）酶活性在总活性中所占的比例相近（35.2%- 40.4%），因此，解有机磷细菌的存在状态（附着或行自由生活）可能在更大程度上取决于有机颗粒的营养特性。

湖泊中磷的过量输入将引起藻类的过渡繁盛，甚至导致水华的发生，浮游细菌则能通过合成胞外碱性磷酸酶有效驱动水华过程中磷的循环，模拟实验可大致展示水华衰亡期磷循环的基本历程。起初（1-5 天）细菌将迅速耗尽藻类衰亡时释放的大量直接生物可利用性磷。相应的原位监测结果如下：法国海湾冬末水华之后，浮游植物的生长，受到磷的限制 (Labry et al. 2005)；其次，在上述缺磷阶段（第 5 天开始）以附着或自由方式生活的解有机磷细菌将通过诱导作用合成胞外碱性磷酸酶水解有机磷，进而一方面满足自身大量生长的需要，其数量可高达 6.2×10^{8} cells mL^{-1}。同时，向水中补充可供藻类生长的无机态磷，具体表现为水中 SRP 浓度的逐渐升高，相应的原位观察结果如下，池塘蓝藻水华之后，沉积藻类碎屑所附着的细菌胞外磷酸酶活性显著升高，其米氏常数亦明显降低，由此表现出较高的水解有机磷的效率 (Song et al. 2009)；最后，解有机磷细菌的数量将大幅度下降，水中无机态磷将因利用者的剧减和衰亡菌的释放而显著增加，如此为后续浮游植物的繁盛提供丰富的磷营养，相应的原位监测结果如下，模拟实验后期解有机磷细菌数量减少的原因可能是可利用性碳源的缺乏，富营养型的 Erken 湖夏季浮游植物的高峰期之后，浮游细菌的生产力开始增加，其胞外水解酶的合成顺序依次为：碱性磷酸酶、亮氨酸氨肽酶、β-葡糖苷酶 (Kisand and Pettersson 1998)，从分别介导磷、氮、碳循环的胞外水解酶的发生顺序来看，水华后的浮游细菌生长可能先期缺磷，后期受限于小分子溶解态有机碳。此外，在亚地里亚海的有机碎削集合中，分解有机氮的氨肽酶相对活性最高，碱性磷酸酶相对活性次之，而分解有机碳的葡糖苷酶活性最低，由此导致多糖长期累积的趋势，在以大颗粒有机絮状物为营养源的模拟实验中，小分子有机碳（葡萄糖）将成为浮游细菌生长的次级限制性营养(Zoppini et al. 2005)。另一方面，水中无机态磷将因利用者的剧减和衰亡菌的释放而显著增加，并为后续浮游植物的繁盛提供丰富的磷营养 (Jiang et al. 2007)。因此，浮游细菌将有效驱动磷的再生，从而调控水华藻类的消长和演替。

易降解有机磷是内源磷负荷的重要组成部分（Søndergaard et al.2003）。藻类水华消亡期大量有机质的沉降分解直接导致了沉积物磷向水柱的释放（Burger et al. 2007）。微生物分泌胞外水解

酶是分解矿化有机质的第一步，也是微生物利用有机质的关键性限速步骤（Hoppe 1983; Cunningham and Wetzel 1989; Chróst 1992）。磷酸酶是一类催化有机磷化合物分解矿化的酶，广泛分布于自然界中，在磷的生物地球化学循环中起重要作用。向沉积物提取液添加不同种类的磷酸酶后水体溶解态无机磷浓度均上升，表明了磷酸酶在沉积物磷释放过程中的重要作用（Feuillade and Dorioz 1992）。碱性磷酸酶是指在碱性 pH 条件下发挥最大酶促水解功能的磷酸酶，其活性与沉积物磷释放密切相关（Degobbis et al. 1986）。用诱导剂提高沉积物胞外碱性磷酸酶活性后，沉积物溶解态反应性磷的释放量明显增加；相反添加抑制剂后，沉积物溶解态有机磷的释放量明显减少（陈芳等 2007）。因此，碱性磷酸酶在沉积物磷释放过程中具有重要作用。

胞外碱性磷酸酶的诱导受双重机制的调控：（1）当外界环境中磷营养无法满足微生物自身生长需要时，即处于磷限制时，微生物可以通过分泌胞外碱性磷酸酶水解有机磷来缓解自身营养压力（Ihlenfeldt and Gibson 1975; Toda and Yabe 1979; Hill et al. 2006）。外源磷输入在一定程度上将抑制沉积物胞外碱性磷酸酶活性（Penton and Newman 2007）；（2）有机质也是诱导微生物分泌胞外碱性磷酸酶的重要因素（Fontaine et al. 2003）。在有机质含量较高的区域，沉积物胞外碱性磷酸酶活性通常也较高（Zhou et al. 2001），酶的最大反应速率与沉积物有机磷含量亦显著正相关（Zhou et al. 2008）。在时间尺度上，藻类消亡期沉积物胞外碱性磷酸酶活性通常较高（Hadas and Pinkas 1997）。

参与水解过程的胞外磷酸酶受它的作用底物和产物的诱导或抑制。

1、有机质对碱性磷酸酶活性的诱导

胞外碱性磷酸酶活性空间分布的异质性与湖泊营养状态密切相关，有机质含量与碱性磷酸酶活性显著正相关(图 11-29)。在太湖污染较严重区域，沉积物胞外碱性磷酸酶活性相对较高，酶活性与沉积物铁结合态磷和酸提取有机磷含量显著正相关（Zhou et al. 2008）。在垂直方向上，沉积物胞外碱性磷酸酶活性一般在富含有机质的表层较高，且随深度的增加而递减（Sinke et al.1991）。时间尺度上，藻类水华消亡期沉积物胞外碱性磷酸酶活性通常较高（Hadas and Pinkas 1997）。向沉积物添加有机质后，胞外碱性磷酸酶活性亦显著升高（de Caire et al. 2000; Tejada et al. 2006）。即使间隙水溶解态反应性磷浓度高达 2 mg L-1，向沉积物添加有机质（葡萄糖、酪蛋白和藻粉）后，胞外碱性磷酸酶活性均有不同程度的上升，说明在非磷限制条件下有机质仍可诱导沉积物微生物分泌胞外碱性磷酸酶。此外，沉积物胞外碱性磷酸酶活性与间隙水溶解态反应性磷浓度显著正相关，磷酸酶活性并没有在间隙水溶解态反应性磷浓度较低的巢湖表现出较高的活性（图 11-30）。因此有机质而非缺磷是诱导沉积物微生物分泌胞外碱性磷酸酶的主要原因。

不同类型碳源对胞外酶的诱导效果存在显著差异（Boschker and Cappenberg 1998）。颗粒有机质较溶解态有机质更易诱导出较高的胞外酶活性（Boetius and Lochte 1994; Allison and Vitousek 2005）。无论是沉积物还是水体，颗粒态碱性磷酸酶都是胞外碱性磷酸酶的主要组成部分，溶解态碱性磷酸酶所占的比例很小（Newman and Reddy 1992）。 向沉积物添加酪蛋白和藻

粉后，胞外碱性磷酸酶活性增幅亦明显高于加葡萄糖处理组的相应值（图 11-31）。溶解有机质中含有大量的低分子有机物，微生物无需分泌胞外酶即可利用，这可能是导致颗粒有机物更有利于诱导胞外酶活性的原因。微生物分解利用颗粒有机质需要细菌定植在颗粒物表面以便胞外酶结合在颗粒物表面发挥水解功效（Hoppe 1983;Martinez and Azam 1993），只有当微生物周围出现新鲜颗粒有机物时胞外酶合成才被诱导（Karner and Herndl 1992）。值得注意的是，尽管月湖表层沉积物胞外碱性磷酸酶最大反应速率没有显著差异，但各点的米氏常数值却差异显著。米氏常数是酶的特征参数之一，只与酶的性质有关，而与酶的浓度无关。米氏常数值的差异表明各点酶的组成并不一样。沉积物胞外碱性磷酸酶存在同工酶（Scholz and Marxsen 1996）。有机质性质的差异可能是导致同工酶分布各异的原因。富集的有机质降低了东湖沉积物间隙水碱性磷酸酶米氏常数值，升高了最大反应速率值（Zhou et al. 2002）。据此可推断：有机质富集不仅提高了沉积物碱性磷酸酶活性，同时增强了酶与底物的亲和力，从而增加了有机磷水解释放的风险。

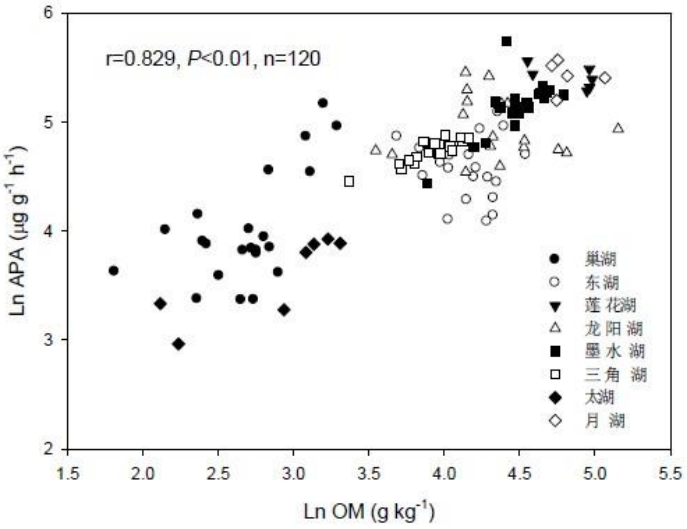


图 11-29 沉积物有机质含量（OM）与胞外酶活性（APA）的关系

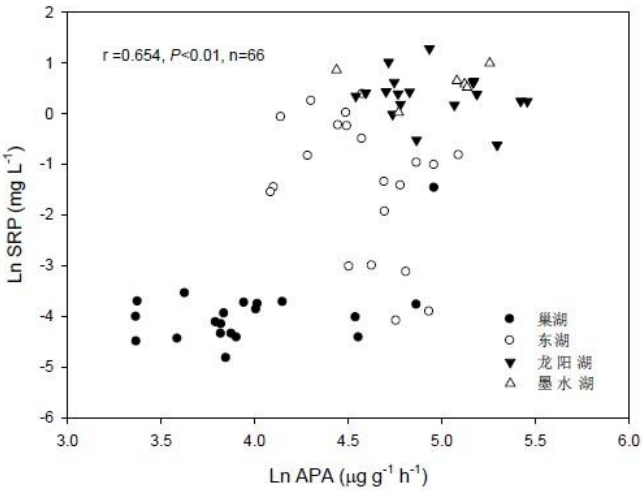


图 11-30 沉积物胞外酶碱性磷酸酶活性（APA）与间隙水溶解态反应性磷（SRP）浓度的关系

2、磷对碱性磷酸酶活性的抑制

作为有机磷酶促水解的产物，无机磷浓度与胞外磷酸酶活性的关系一直是研究的热点。依据经典的诱导抑制理论，酶的产物超过一定的浓度后会抑制酶的活性。在添加相同碳源的条件下，虽然低磷组和高磷组胞外碱性磷酸酶活性都有不同程度的上升，但高磷组最大酶活性低于低磷组相应值（图 11-31），即无机磷浓度的升高在一定程度上抑制了胞外碱性磷酸酶的合成和分泌。虽然无机磷对胞外碱性磷酸酶活性的抑制作用在土壤中已有记录（Olander and Vitousek 2000; Wright and Reddy 2001），但也有研究发现酶解产物对胞外酶活性没有显著的影响（Sirova et al. 2006）。水解产物添加剂量的不同可能是导致实验结果差异的重要原因。湖泊调查结果显示沉积物胞外碱性磷酸酶活性与间隙水溶解态反应性磷浓度显著正相关（图），酶活性并没有随着磷浓度的升高而降低，这可能是因为：（1）无机磷浓度还未达到限制胞外磷酸酶活性的水平，（2）有机质的富集抵消了无机磷的抑制效应。在间隙水溶解态反应磷浓度较高的湖泊或湖区，沉积物有机质含量也相对较高（图 11-31）。在高磷条件下，虽然胞外磷酸酶的合成和分泌受到抑制，但磷酸酶活性仍高于对照组，说明在高磷条件下有机质仍能诱导胞外碱性磷酸酶的合成。值得注意的是，尽管高磷浓度对沉积物胞外碱性磷酸酶的合成有抑制作用，但两对照组（均未添加有机质）间碱性磷酸酶活性并没有显著差异。高磷浓度似乎对沉积物中现存的胞外碱性磷酸酶的抑制作用并不明显。

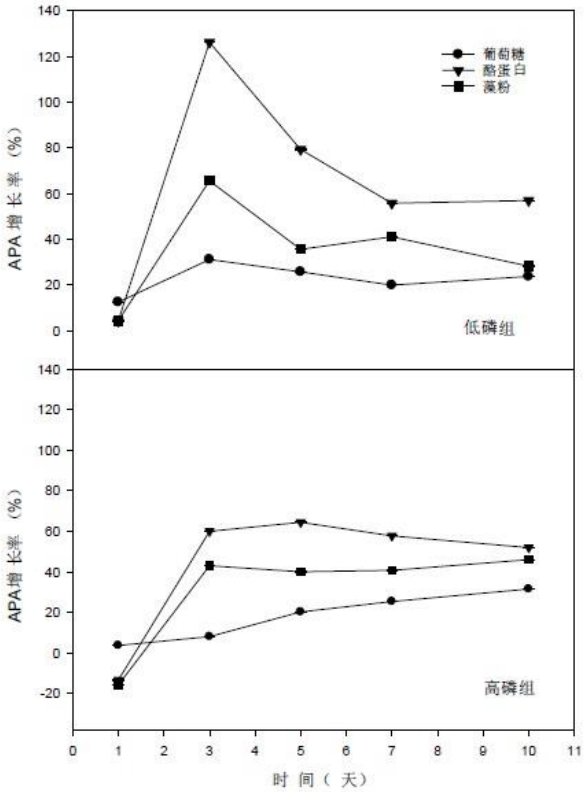


图 11-31 模拟实验中碱性磷酸酶活性（APA）增加率的变化

三、生物碎屑促进过程

沉降到沉积物表面的死亡藻类成为生物碎屑，也是沉积物有机质的重要来源。生物碎屑被微生物及底栖生物分解利用对沉积物水界面的营养盐循环产生影响。为了弄清生物碎屑和底栖生物对营养盐释放的作用及作用机制而进行了室内模拟研究。五个处理分别为：对照组 R；加藻充氧组 AB；加藻加虫充氧组 ABC；加藻静置组 A；加藻加虫静置组 AC。

实验几天后，加虫组上覆水变浑浊，而其他处理组的上覆水一直很清澈。在实验期间，加藻加虫静置组的摇蚊幼虫一直没有羽化。在实验前三天，加藻加虫充氧组也没有发现摇蚊幼虫羽化，随后每天都有少数摇蚊幼虫羽化，在实验后第七至第十天摇蚊幼虫羽化数量最高，随后羽化数量逐渐减少。

（一） 溶解态营养物质

藻类碎屑的加入明显促进沉积物 SRP、DTP 和 NH_4^+的释放（图 11-32～图 11-34）,而通气可显著抑制释放效应。藻类碎屑被微生物分解，增加沉积物需氧量（SOD）（Hansen et al 1998）。对照组 DO 一直稳定在 6.5 mg L^{-1} 左右，静置组溶氧迅速下降，加入摇蚊幼虫组的 DO 下降更明显（图 11-32）。当沉积物处于低氧甚至厌氧状态时，沉积物中 Fe^{3+}被还原成 Fe^{2+}，被 Fe^{3+}吸附的 SRP 也释放到水体。加藻充氧组因氧气充足，上覆水中 SRP 浓度很低。

氮以多种形态存在，NH_4^+是有机氮降解后的第一产物，NH_4^+经硝作用以 NO_3^-稳定地存在于有氧环境。Beutel （2006）研究了不同营养水平的湖泊沉积物在不同氧气条件下的 NH_4^+释放情况。在有氧条件下，寡中营养水平沉积物中 NH_4^+释放量是微不足道的，富营养水平沉积物中 NH_4^+释放量亦很少。在厌氧条件下，寡中营养水平沉积物释放了大量的 NH_4^+，在富营养水平沉积物中此现象更加明显。厌氧促进 NH_4^+释放的机制主要有两个（1）厌氧条件下硝化作用的抑制（Rysgaard et al. 1994）（2）厌氧条件下沉积物微生物对 NH_4^+的同化吸收被抑制（Hansen and Blackburn 1991），因为厌氧微生物的增长率比好氧微生物的增长率低，从而降低了 NH_4^+的摄取和循环（Moore et al. 1992）。

当底栖生物羽摇蚊幼虫介入时进一步增加 SRP、DTP 和 NH_4^+的释放（图 11-32～图 11-34）。羽摇蚊幼虫呼吸耗氧，加藻加虫静置组 DO 显著降低。Jiang 等(2010)的模拟实验表明羽摇蚊幼虫能显著增加 SOD，降低上覆水 DO。恶化的厌氧条件将促进沉积物释放更多的 SRP、DTP 和 NH_4^+。很多研究者发现羽摇蚊幼虫能刺激沉积物 NH_4^+释放（Wayne et al. 1983; Fukuhara and Sakamoto 1987），其机制主要是促进有机质降解，摇蚊幼虫的排泄及羽摇蚊幼虫的物理扰动可使间隙水中的 SRP 和 NH_4^+扩散到上覆水中。

藻类碎屑与羽摇蚊幼虫共存时，通气不但没有抑制营养盐释放，在培养前期（前 10 天）反而显著增加 SRP、DTP 和 NH_4^+的释放（表 11-9）。通气有利于羽摇蚊幼虫的生长，从而增加磷释放，在实验后期，羽摇蚊幼虫羽化。

藻类碎屑加入后期使上覆水中 NO_3^-增加，羽摇蚊幼虫加入则降低上覆水 NO_3^-浓度（图 11-34）。

通气组 NO_3^-浓度显著增加，从 NO_2^- (图 11-34)和 NO_3^-的变化可知充氧可以促进硝化作用。

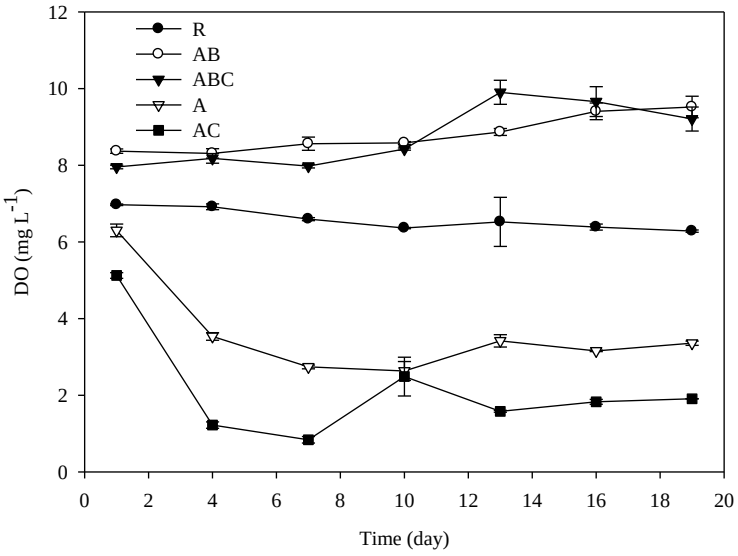


图 11-32 不同培养时间上覆水中溶解氧（ＤＯ）浓度的变化（平均值±SE, n=3）

表 11-9. １－１０天不同处理间溶解态营养释放速率(mg m-2 d-1)的比较（平均值± SE，n=3）不同字母代表相关处理间具显著差异(p<0.05)

	SRP	DTP	NH_4^+	NO_2^-	NO_3^-	DIN
R	0.18±0 a	0.12±0.09 a	0.50±0.70 a	0±0 a	2.38±0.98 a	2.82±2.08 a
AB	0.24±0.06 a	0.15±0.10 ab	52.44±12.35 b	9.42±2.24 b	11.18±2.93b	73.6±8.31 b
ABC	0.82±0.12 b	1.31±0.22 c	148.33±8.30 c	25.11±7.17c	15.56±4.29b	189±6.42 c
A	0.33±0.05 a	0.45±0.16 b	96.45±2.52 d	0±0 a	-0.83±1.68a	95.61±3.21 d
AC	0.62±0.14 c	0.91±0.21 d	135.01±16.77c	0±0 a	-1.43±0.61a	133.57±16.17e

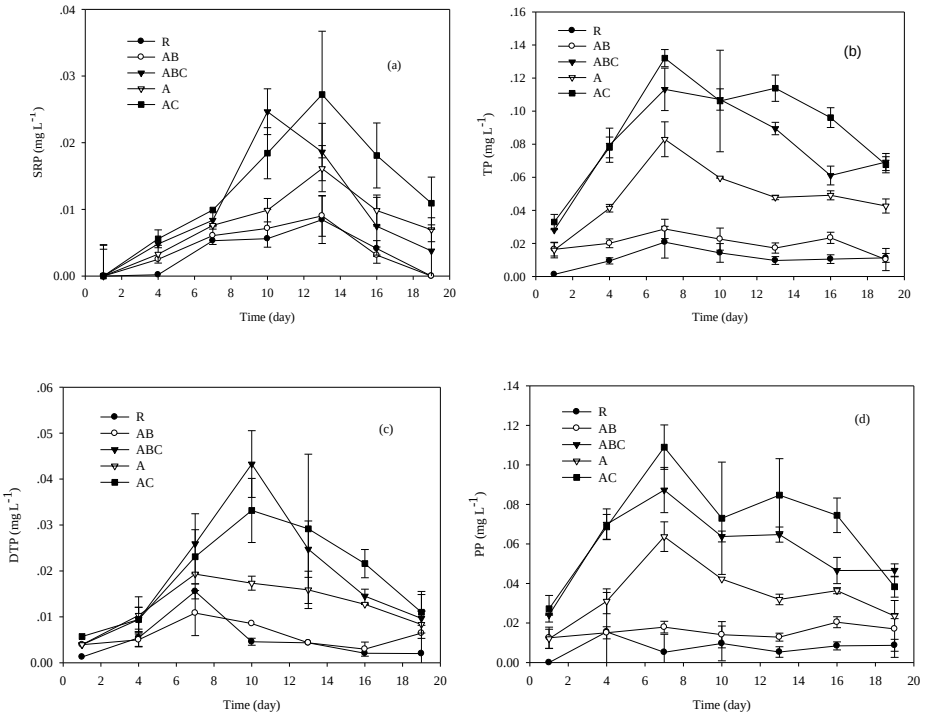


图 11-33 实验过程中上覆水不同形态磷的浓度（平均值±SE, n=3)。(a）溶解反应性磷(SRP), (b)总磷(TP), (c)溶解态总磷(DTP), (d)颗粒态磷(PP)

（二） 颗粒态营养物质

藻类碎屑加入增加上覆水 PP 浓度，通气可抑制 PP 释放，但是摇蚊幼虫加入后 PP 显著上升（图 11-33d）。摇蚊幼虫和藻类碎屑共存时，通气可抑制一部分 PP 释放，说明摇蚊幼虫对沉积物再悬浮的贡献不可忽视。摇蚊幼虫的生物扰动可以提高沉积物表面颗粒再悬浮，并将还原性物质从厌氧层运输到有氧层（Krantzberg 1985）。颗粒再悬浮可导致水体浊度上升。Tarvainen 等(2005)认为摇蚊幼虫对浊度的贡献比对氮磷循环的贡献更大。

（三） DIN 和 TP

藻类碎屑分解促进上覆水中 TP 和 DIN 释放，充氧可以抑制 TP 和 DIN 释放（图 11-33 和图 11-34）。当摇蚊幼虫介入后，通气对 TP 无影响。通气对 DIN 影响明显，实验后期，厌氧组 DIN 显著高于充氧组 DIN。摇蚊幼虫对不同形态溶解态氮均有显著作用，但在实验后期对 DIN 的影响不显著。Graneli (1979)研究了摇蚊幼虫对三种不同营养水平沉积物营养盐释放的影响，没加摇蚊幼虫前，厌氧条件下释放的 TP 高于有氧条件下释放的 TP，这种趋势在富营养湖泊更加明显。加摇蚊幼虫后，富营养湖泊沉积物充氧处理 TP 迅速增加再下降，硬水湖泊（沉积物中铁含量低，钙含量高）沉积物有氧处理加虫后 TP 一直超过厌氧处理中 TP。Graneli 认为摇蚊幼虫在富营养湖泊作用较小，在铁含量高的沉积物中氧化还原状态占主要地位，而在含钙量高的湖泊沉积物中底栖动物的作用将更加明显。

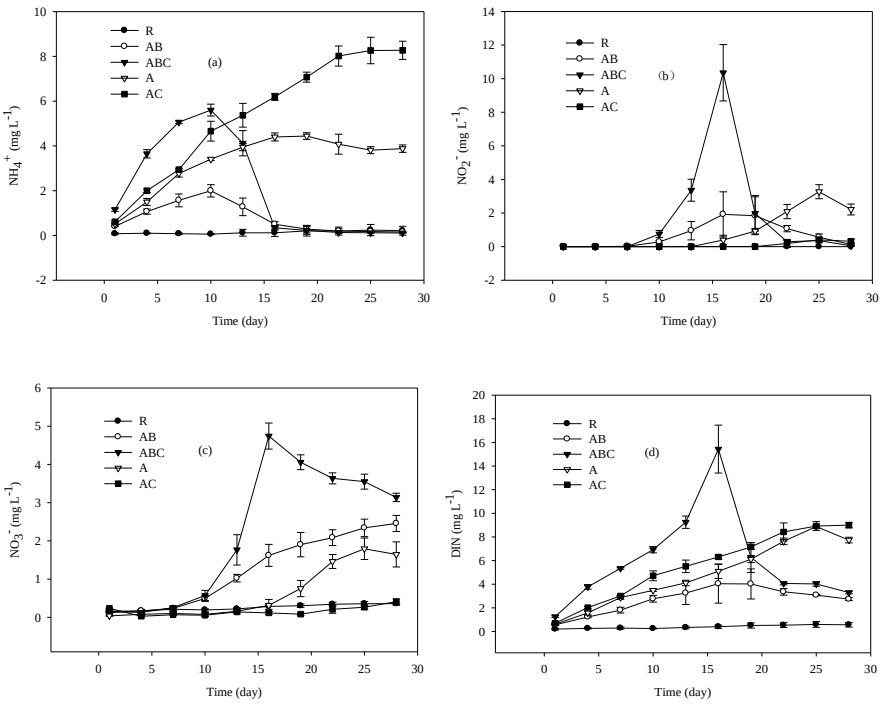


图 11-34 实验过程中，上覆水不同形态氮的浓度（平均值±SE, n=3)。（a）铵(NH4+), (b)亚硝酸盐(NO2-), (c) 硝酸盐(NO3-), (d)溶解态无机氮(DIN)

四、生物化学机制

磷通常被认为是水生态系统的限制性营养元素，且在较大的时间和空间尺度上成为初级生产力的最终限制性营养(Toggweiler, 1999; BenitezNelson, 2000)。初级生产者通常以正磷酸盐作为其优先吸收的营养，而正磷酸盐在水体中的含量通常都很低，这样，初级生产者为了生长，必然要采取其他途径来分解一些难溶解的或有机的磷营养从而得到正磷酸盐，这个过程称之为“磷再生”，因此，在正磷酸盐缺乏的水生态系统中，磷的再生，尤其是沉积物中磷的再生，对藻类

或微生物的生长起着至关重要的作用。

沉积物是磷再生的重要载体，在沉积物中进行的磷再生途径呈多样化。第一条途径是无机结合态磷的再生，例如，铁结合态磷中的三价铁可以在氧化还原条件下还原为二价铁，从而使磷得以释放。在海洋大陆架沉积物中以及湖泊中已发现三价铁和磷循环之间的紧密联系(James et al., 1997)。而钙结合态磷也可在pH条件改变的时候释放正磷酸盐。

第二条途径是无机磷细菌的溶解作用，无机磷酸盐的溶解作用主要包括如下几个方面：(1) 微生物在代谢过程中分泌有机酸，如乳酸、羟基乙酸、草酸和柠檬酸等，其中草酸和柠檬酸的活化能力很强。其活化机理是通过质子酸化、络合溶解等作用促进磷的释放；(2) 微生物通过呼吸过程放出的二氧化碳可降低周围的pH 值，从而引起磷酸盐的溶解，(3) 某些细菌能释放H_2S，而H_2S可与磷酸铁作用产生磷酸亚铁和可溶性正磷酸盐离子。在印度池塘中，无机磷细菌可在较大程度上溶解无机结合态磷为正磷酸盐而释放到水体中，这是水体中正磷酸盐的一个重要的补充途径(Jana, 2007)。分解无机磷的微生物主要包括：(1) 假单孢菌属的一些种（Pseudomonas sp.），如草生假单孢菌（Pseudomonas herbicola）等；(2) 无色杆菌属的一些种（Achromobacter sp.）；(3) 黄杆菌属的一些种（Flavobacterium）；(4) 氧化硫硫杆菌（Thiobacillusthiooxid ans）。

第三条途径是有机磷细菌对有机磷的水解作用。该途径一直被认为是补充水体正磷酸盐的最有持续性且有效的方式。微生物对有机磷的水解矿化作用主要是微生物在代谢过程中产生各种酶类，如磷酸酶等使有机磷酸盐矿化(Ternan et al., 1998; Wu and Zhou, 2005)，成为浮游植物可以吸收利用的可溶性磷。其作用方式是有机磷细菌分泌磷酸酶在细胞膜上或溶解态于体外，而磷酸酶可以水解有机磷为正磷酸盐并释放到间隙水中，在合适的环境条件下释放到水柱中。分解有机磷的微生物主要包括：(1) 芽孢杆菌属的一些种，如巨大芽孢杆菌（Bacillusmega therium）、蜡状芽孢杆菌（Bacillus cereus）等； (2) 变形菌属的一些种（Proteus sp.）；(3) 沙雷氏菌属的一些种（Serra tiasp.）；(4) 根霉属的一些种（Rhizopus sp.）。另外，节杆菌属的一些种（Arthrobacter sp.），链霉菌属的一些种（Streptomyces sp.） 和曲霉属的一些种（Aspergillus sp.）既能分解无机磷也能分解有机磷。已有研究表明，沉积物中的磷酸酶对水柱中磷的补充贡献很大，因此在一定程度上可以加速藻类的生长与湖泊的富营养化程度(Zhou et al., 2008)。

有机磷细菌与无机磷细菌可以统称为解磷细菌。夏学惠等（2002）研究发现，微生物在磷的循环过程中起着十分重要的作用。乳酸菌对不溶性磷酸盐的分解是湖泊中可溶性磷浓度升高的主要原因，聚磷细菌对磷的富集以及聚磷菌死亡后发生的有机磷的矿化作用，是湖泊中水合磷酸盐矿物沉积的重要途径。海口东湖磷细菌的研究表明，至少有芽孢杆菌属在内的13个属的不同菌株对磷化合物进行分解从而推动湖泊磷的循环，其中芽孢杆菌属、假单胞菌属和微球菌属为优势菌属，假单胞菌属的解磷能力最强（王锐萍和陈玉翠，2001）。Yamamoto等（1991）发现，解磷细菌与无机磷水平明显正相关。DeSouza等（2000）研究了印度半岛附近的解磷细菌群落组成，发现大部分解磷细菌为芽孢杆菌属，营养的补给可以增加解磷细菌的生长速率和提高解磷细菌的胞外磷酸酶活性，这些细菌对磷的再生有着重要的贡献。Ayyakkan和Chandramohan

（1971）对海洋沉积物中磷酸酶和具有磷酸盐溶解能力的特异性细菌类群作了系统研究。与沙质沉积物相比，粘质沉积物包含较多的溶磷细菌，并表现出较高的磷酸酶活性。各种沉积物中的解磷细菌的数量与胞外酶的活性明显正相关，胞外酶活性可以调节沉积物中正磷酸盐的含量，进而影响上覆水中磷的浓度。由此可见，解磷细菌在磷循环过程有着不可忽视的作用。虽然上述三种途径是沉积物中磷再生的主要方式，然而，关于这三种途径的作用速率与时效以及三种方式的协同作用及机制仍不明了，其作用的环境条件和影响因素仍需对此有针对性的探索。

尽管如此，在富营养化湖泊中，氮磷营养在沉积物中的循环与流动已被证实是初级生产者所需营养的重要来源(Forsberg, 1989)。而模型与模拟实验同样证实，沉积物中营养流动的减少对减少水体中微囊藻的生物量非常有效，这主要是由于沉积物营养流动与微囊藻生长之间的重要关联(Burger et al., 2008)。因此，研究富营养化湖泊磷再生各种途径的作用方式与权重分配以及动力学特征对了解湖泊水华的发生与富营养化的加剧至关重要。

于本章第一节述及的五里湖和梅梁湾湖区，2004年9月至2005年10月间采集水体样品盒沉积物样分析，在4-10月间，五里湖区C点和梅梁湾湖区D点水体中叶绿素a含量明显增加，同时溶解可反应性磷（SRP）浓度与沉积物中的铁结合态磷浓度均显示出较高的趋势，这可说明此阶段水体中的SRP的增加主要应归于沉积物中铁结合态磷的释放（图11-36、图11-37）。在靠近Prince George的一个浅水湖泊内，释放到地层水中的总磷的速率与沉积物中铁结合态磷的浓度正相关(Petticrew and Arocena, 2001)。因此，4月上述三个样点沉积物中的磷被释放到水柱中供藻类生长繁殖，而叶绿素的浓度也有所体现（图11-36）。另外，在五里湖区的A点，钙结合态磷是沉积物无机态磷的主要形式（图11-37），而通常这种形态的磷是由钙离子和磷的直接结合或沉淀，所以通常认为钙结合态磷相对稳定，不易释放(Berga et al., 2004)。在废水稳定塘中，高pH条件下，钙结合态磷极其不稳定，极易被分解并释放到间隙水中(Peng et al., 2007)。因此在实验中，样点A中藻类的生长可能导致水体中pH的升高，进而促发沉积物中钙结合态磷的直接释放，从而再次为藻类生长提供磷营养，这也是藻类过度生长繁殖的策略之一。

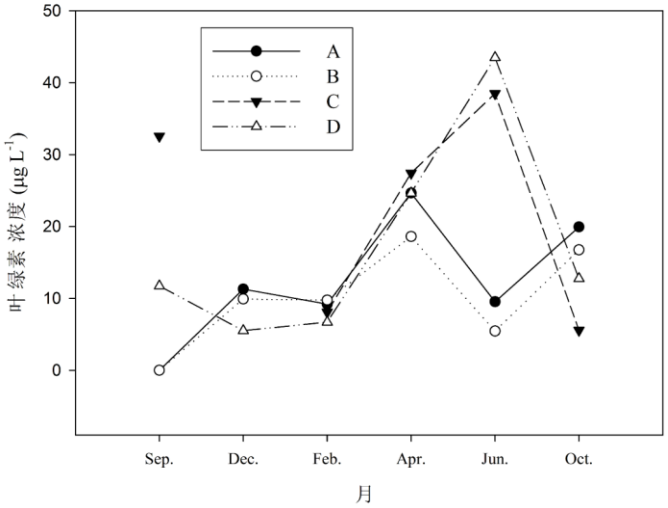


图 11-35 太湖各样点叶绿素的季节变化

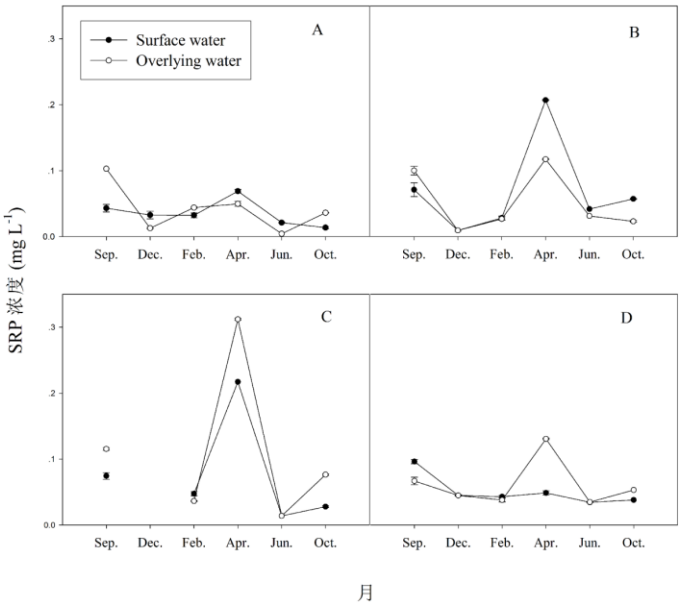


图 11-36 太湖各样点表层水与上覆水中溶解可反应性磷浓度的季节变化

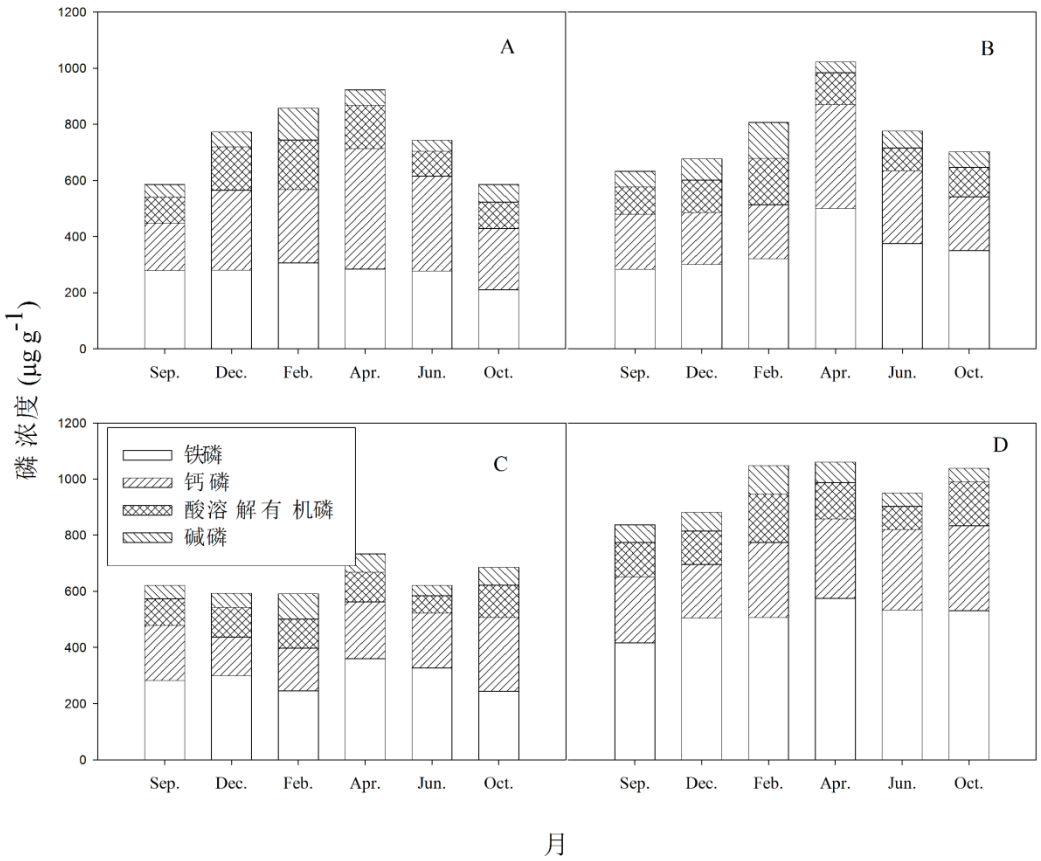


图 11-37 太湖各样点沉积物磷分级的季节变化

无机磷细菌可有效溶解无机态磷化合物，最终可对底层生产力与湖泊整个生物地球化学循

环过程产生重要影响(Das et al. ,2007)。无机磷细菌通过分泌有机酸，例如乳酸、柠檬酸等，这些有机酸可作为螯合剂对难溶解的磷化合物中的磷离子进行移位，从而使磷得以释放(Michael et al., 1972; He and Zhu, 1988)。在太湖样点C和D中，2月份和4月份无机磷细菌数量较多（图11-38），暗示在此阶段无机磷细菌对磷化合物的溶解作用应是水柱中SRP浓度富集的一个辅助手段。另外，在点B和D中，6月发现明显较高的有机磷细菌数量（图11-39），而D点沉积物中的酸溶解有机磷浓度亦高（图11-36），这说明有机磷细菌与酸溶解有机磷之间存在某种联系，或许可解释为酸溶解有机磷浓度的增加为有机磷的生长提供底物，刺激有机磷细菌的大量繁殖。这样，有机磷细菌产生的磷酸酶的水解作用是B和D点4月后磷释放增加和叶绿素急剧升高的重要原因。在Arendsee湖中，最快速的磷释放驱动过程被认定为有机磷的矿化作用(Hupfer and Lewandowski, 2005)。微生物群落的酶促水解对生态系统的磷循环过程起着十分重要的作用，而沉积物中有机磷的微生物降解是沉积物磷释放的主要贡献者，且对水柱中的初级生产力产生重要影响(Song et al. ,2006)。4月之后有机磷细菌的增加可能是由于温度的升高刺激了微生物活性。

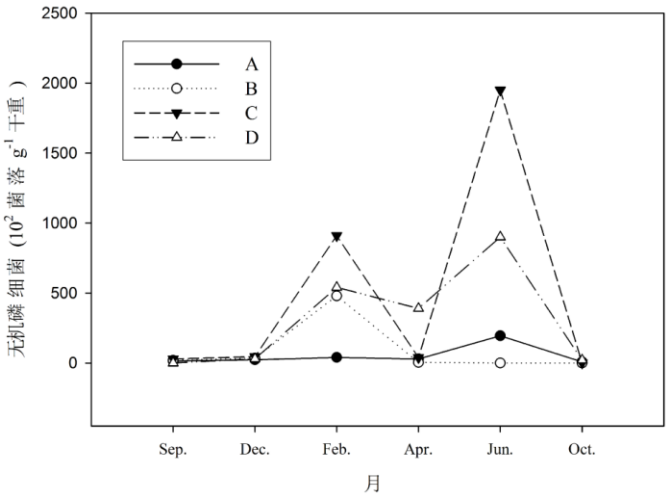


图 11-38 太湖各样点沉积物中无机磷细菌的季节变化

综上所述，在梅梁湾湖区的D点，有机磷细菌的水解与无机磷细菌的溶解之间的协同作用共同引起沉积物磷释放的急剧增加，进而使正磷酸盐被释放到水体中，加速藻类的生长，最终导致水柱中正磷酸盐浓度的减少和叶绿素的升高。通常认为，无机磷细菌可释放超过50 mg ml^{-1}的正磷酸盐，而有机磷细菌则只产生2 mg mL^{-1}左右的正磷酸盐(Wu and Zhou, 2005)。因此，有机磷细菌的水解作用方式是持续性的，这对B点叶绿素在6月份的升高起着关键作用，而在C点，虽然较高的无机磷细菌数量，但没有有机磷细菌持续的水解产生正磷酸盐，藻类难以生长达到一定的峰值。

在水柱中，总碱性磷酸酶活性在季节与样点之间没有显示明显的差异（图 11-40），而有机磷细菌与无机磷细菌的数量同样如此（图11-38,图11-39）。但值得注意的是，在4月份，碱性磷酸酶活性和有机磷细菌显示出峰值，或高或低，但D点除外（D点碱性磷酸酶活性的峰值出现在6

月份），暗示这两个参数之间存在偶联。另外，碱性磷酸酶和有机磷细菌的峰值与SRP和叶绿素的峰值相对应。在意大利四个湖泊中，碱性磷酸酶活性与SRP浓度之间存在正相关关系，而碱性磷酸酶活性与总磷，碱性磷酸酶活性与叶绿素同样存在正相关关系，说明碱性磷酸酶可作为湖泊富营养化的有效的重要指标(Boavida, 1997)。因此，由藻类或更重要的是有机磷细菌产生的胞外酶可以为藻类提供持续、稳定的磷营养供其生长繁殖。

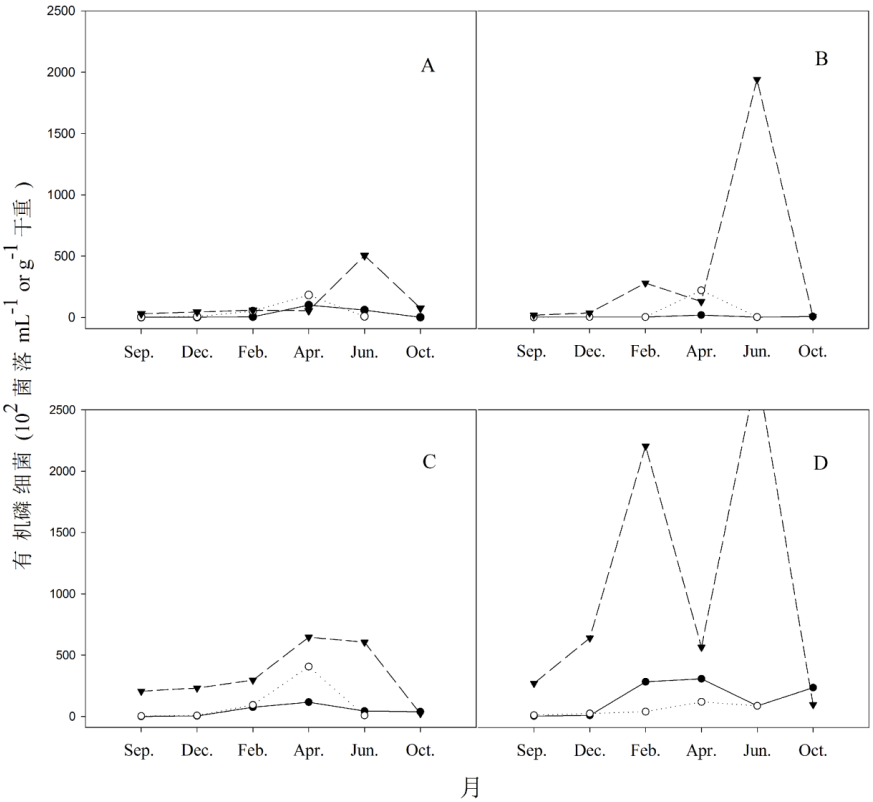


图 11-39 太湖各样点水柱与沉积物中有机磷细菌的季节变化

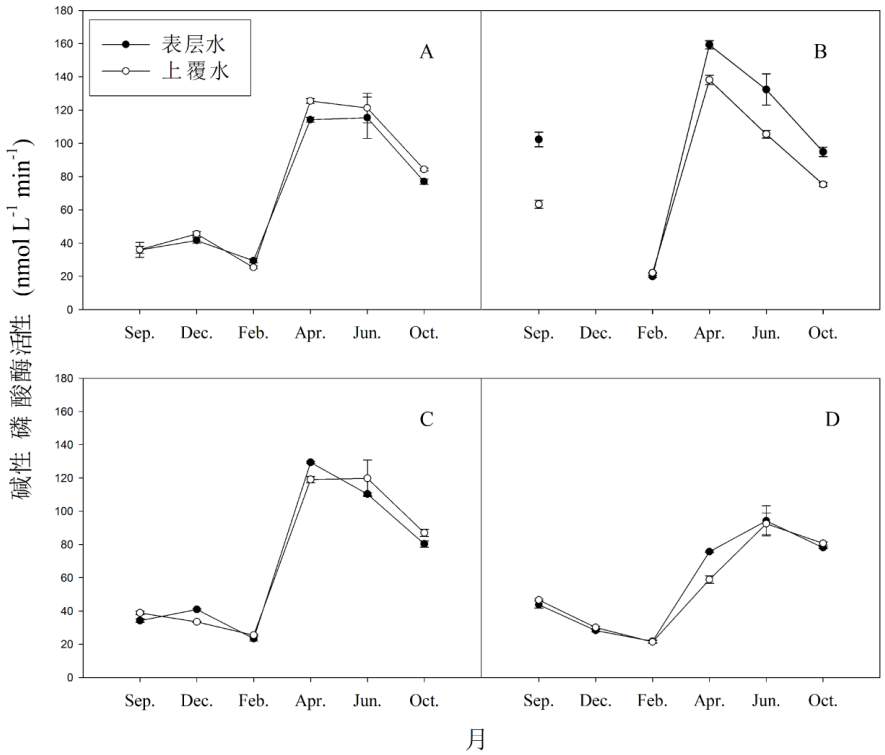


图 11-40 太湖各样点水柱中碱性磷酸酶活性的季节变化

综上所述，太湖沉积物磷释放存在三种途径：铁结合态磷在氧化还原敏感时的解吸附作用，无机磷细菌介导的难溶解磷化合物的溶解作用，有机磷细菌介导的磷酸酶水解作用。以太湖为例，在样点B，C和D，4月份之前，铁结合态磷的水解作用是主要方式，2月到6月期间，在点C和D，无机磷细菌的溶解作用同样发挥作用，4月份之后，在B和D点，有机磷细菌的水解作用是主要的磷再生方式。在A点，钙结合态磷浓度较高、沉积物中较少的无机磷细菌和有机磷细菌都暗示该点磷再生能力较弱，这也可从水柱中一直较低的SRP浓度中得以验证。因此，沉积物是磷再生的重要来源。最后，可以得出磷再生三种途径的一般性结论：铁结合态磷的解吸附作用是藻类复苏的重要推动力，有机磷细菌持续稳定的水解作用是藻类繁盛乃至水华的最主要贡献者，而无机磷细菌的溶解作用更多的是辅助手段。

参考文献

Alldredge AL,Dilling L. 2000. Fragmentation of marine snow by swimming macrozooplankton:a nuw process impacting carbon cycling in the sea. Deep-Sea Res, 47:1227-1245

Allison SD,Vitousek PM. 2005. Responses of extracellular enzymes to simple and complex nutrient inputs. Soil Biology and Biochemistry, 37: 937-944

Andersen FØ,Jensen HS. 1991. The influence of chironomids on decomposition of organic matter and nutrient exchange in a lake sediment. Verh Int Ver Limnol, 24: 3051–3055

Arnosti C. 2000. Substrate specificity in polysaccharide hydrolysis: Contrasts between bottom water and sediments. Limnol Oceanogr, 45: 1112~1119

Ayyakkan K,Chandram D. 1971. Occurrence and Distribution of Phosphate Solubilizing Bacteria and Phosphatase in Marine Sediments at Porto Novo. Marine Biology, 11: 201-&

Azzoni R, Giordani G,Viaroli P. 2005. Iron-sulphur-phosphorus interactions: implications for sediment

buffering capacity in a mediterranean eutrophic lagoon (Sacca di Goro, Italy). Hydrobiologia, 550: 131-148
Baneras L, RodriguezGonzalez J,Garcia-Gil LJ. 1999. Contribution of photosynthetic sulfur bacteria to the alkaline phosphatase activity in anoxic aquatic ecosystems. Aquatic Microbial Ecology, 18: 15-22
Barbaric S,Luisi PL. 1981. Micellar solubilization of biopolymers in organic solvents. 5. Activity and conformation of α-chymotrypsin in isooctane-AOT reverse micelles. J Am Chem Soc, 103: 4239~4244
Barik SK, Prurshothaman CS,Mohanty AN. 2001. Phosphatase activity with reference to bacteria and phosphorus in tropical freshwater aquaculture pond systems. Aquaculture Research, 32:819-832
Bartoli M, Nizzoli D, Viaroli P et al. 2001. Impact of Tapes philippinarum farming on nutrient dynamics and benthic respiration in the Sacca di Goro.Hydrobiologia, 455: 203-212
Benamou C, Richou M,Benaim J. 1989. Relative Importance of Bio-Polymers and Geopolymers in Interstitial Waters - Spectrofluorometry and Bioassay Studies. Water Research, 23: 1127-1136
BenitezNelson CR. 2000. The biogeochemical cycling of phosphorus in marine systems. Earth Science Reviews,51:109-135
Berga U, Thomas N, Dietfried D et al. 2004. Sediment capping in eutrophic lakes: efficiency of undisturbed calcite barriers to immobilize phosphorus. Applied Geochemistry, 19:1759-1771
Beutel MW. 2006. Inhibition of ammonia release from anoxic profundal sediments in lakes using hypolimnetic oxygenation. Ecological Engineering, 28: 271-279
Boavida M, Hamza W, Ruggiu D et al. 1997. Eutrophication: alkaline phosphatase revisited. Mem Ist ital Idrobiol, 56:15-21
Boers PCM,Vanhese O. 1988. Phosphorus release from the peaty sediments of the Loosdrecht Lakes (the Netherlands). Water Research, 22:355-363
Boetius A,Lochte K. 1994. Regulation of microbial enzymatic degradation of organic-matter in deep-sea sediments. Marine Ecology-Progress Series, 104: 299-307
Boetius A,Lochte K. 1996. Effect of organic enrichments on hydrolytic potentials and growth of bacteria in deep-sea sediments. Mar Ecol Prog Ser, 140: 239–250
Boon PI. 1993. Organic matter degradation and nutrient regeneration in Australian fresh waters: 3. Size fractionation of phosphatase activity. Archiv fur Hydrobiologie, 126: 339~360
Boschker HTS,Cappenberg TE. 1998. Patterns of extracellular enzyme activities in littoral sediments of Lake Gooimeer, The Netherlands.Fems Microbiology Ecology, 25: 79-86
Brown A. 1985. Review of lignin in biomass. Appl Biochem,7: 371–387
Brown SE,Goulder R. 1996. Extracellular-enzyme activity in trout-farm effluents and recipient river. Aquaculture Research, 27:895-901
Buffle J, De Vitre RR. 1984. Chemical and biological regulation of aquatic systems. London, Lewis publisher
Burger DF, Hamilton DP, Pilditch CA et al. 2007. Benthic nutrient fluxes in a eutrophic, polymictic lake. Hydrobiologia, 584: 13-25
Burger DF, Hamilton DP,Pilditch CA. 2008. Modelling the relative importance of internal and external nutrient loads on water column nutrient concentrations and phytoplankton biomass in a shallow polymictic lake. Ecological modeling, 211:411-423
Cao XY, Song CL, Zhou YY. 2010. Limitations of using extracellular alkaline phosphatase activities as a general indicator for describing P deficiency of phytoplankton in Chinese shallow lakes. Journal of Applied Phycology, 22：33-41
Caraco N, Cole JJ,Likens GE. 1991. A cross-system study of phosphorus release from lake sediments. In: Comparative Analysis of Ecosystems: Patterns, Mechanisms and Theories. Springer-Verlag, New York.pp. 241–258
Carvalho CML, Cabral JMS, AiresBarros MR. 1999. Cutinase stability in AOT reversed micelles: system optimization using the factorial design methodology. Enzyme and Microbial Technology, 24: 569~576
Chappell KR,Goulder R. 1994. Enzymes as river pollutants and the response of native epilithic extracellular-enzyme activity. Environmental Pollution, 86:161-169
Choi JH, Kang H,Park SS. 2009. Comparison of Enzyme Activities in Vegetated and Nonvegetated Sediments. Journal of Environmental Engineering-Asce, 135: 299-305
Chrost RJ,Overbeck J. 1987. Kinetics of alkaline phosphatase activity and phosphorus availability for phytoplankton and bacterioplankton in Lake Plusssee (North German eutrophic lake). Microbial

Ecology, 13: 229~248
Chrost RJ. 1991. Environmental control of the synthesis and activity of aquatic microbial ectoenzymes. In: Chrost RJ (ed). Microbial Enzymes in Aquatic Environments. Springer Verlag, New York.29–59
Chróst RJ. 1992. Significance of bacterial ectoenzymes in aquatic environments. Hydrobiologia, 243: 61-70
Cline JM, East TL,Threlkeld ST. 1994. Fish interactions with the sediment-water interface. Hydrobiologia, 275: 301-311
Colberg PJ. 1988. Anaerobic microbial degradation of cellulose, lignin, oligolignols, and monoaromatic lignin derivates. In: Zehnder, A.J.B., Biology of Anaerobic Microorganisms, Wiley, USA. 333–372
Connors SD, Auer MT, Effler SW. 1996. Phosphorus pools, alkaline phosphatase activity, and phosphorus limitation in hypereutrophic Onondaga Lake. Lake and Reservoir Management, 12: 47~57
Cristina MLC, Joaquim MSC. 2000. Reversed micelles as reaction media for lipase. Biochimie, 82: 1063~1085
Cunningham HW,Wetzel RG. 1989. Kinetic-analysis of protein-degradation by a fresh-water wetland sediment community.Applied and Environmental Microbiology, 55:1963-1967
Das S, Lyla PS,Khan SA. 2007. Biogeochemical processes in the continental slope of Bay of Bengal: I. Bacterial solubilization of inorganic phosphate. Revista de Biologia Tropical, 55:1-9
Davelaar D. 1993. Ecological significance of bacterial polyphosphate metabolism in sediment. Hydrobiologia, 253: 179~192
De Caire GZ, de Cano MS, Palma RM et al. 2000. Changes in soil enzyme activities following additions of cyanobacterial biomass and exopolysaccharide. Soil Biology and Biochemistry, 32: 1985-1987
Degobbis D, Homme-Maslowska E, Orio AA et al. 1986. The role of alkaline phosphatase in the sediments of Venice Lagoon on nutrient regeneration. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 22: 425-437
DeSouza L, Shen Y, Bognar A L. 2000. Disruption of cytoplasmic and mitochondrial folylpolyglutamate synthetase activity in Saccharomyces cerevisiae.Archives of Biochemistry and Biophysics, 376: 299-312
Du Plessis S,Kruskopf MM. 2004. Induction of both acid and alkaline phosphatase activity in two green-algae (chlorophyceae) in low N and P concentrations. Hydrobiologia,513: 59-70
Durán N. 1997. Lignin biodegradation and effluent treatment by ligninolytic fungi. in: I.S. De Melo, J.L. Acevedo (Eds.), Microbiologia Ambiental. CNPMA/EMBRAPA Publishers, S.P., Brazil. 269
Ebise S. 1991. Change in C:N:P Ratios During Passage of Water Areas from Rivers to a Lake. Water Research, 25:95-100
Feuillade M,Dorioz JM. 1992. Enzymatic release of phosphate in sediments of various origins. Water Research, 26: 1195-1201
Fontaine S, Mariotti A,Abbadie, L. 2003. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? Soil Biology and Biochemistry, 35: 837-843
Forsberg C. 1989. Importance of sediments in understanding nutrient cycling in lakes. Hydrobiologia, 176-177:263-277
Francko DA. 1983. Size-fractionation of alkaline phosphatase activity in lake water by membrane filtration. Journal of Freshwater Ecology, 2: 305~309
Frutos CM, Sonsoles PV, Chiquinquira C et al. 2000a. Kinetic studies of an extremely halophilic enzyme entrapped in reversed micelles. Biocatalysis and Biotransformation, 18: 201~222
Frutos CM, Sonsoles PV, Chiquinquira C et al. 2000b. Enzymatic activity of an extremely halophilic phosphatases from the Archaea Halobacterium salinarum in reversed micelles. Journal of Molecular catalysis B: Enzymatic, 10: 555~563
Fukuhara H,Sakamoto M. 1987. Enhancement of Inorganic Nitrogen and Phosphate Release from Lake Sediment by Tubificid Worms and Chironomid Larvae. Oikos,48: 312-320
Gachter R, Meyer JS,Mares A. 1988. Contribution of bacteria to release and fixation of phosphorus in lake-sediments. Limnology and Oceanography, 33:1542-1558
Gallepp GW. 1979. Chironomid influence on phosphorus release in sediment-water microcosms. Ecology, 60: 547–556
Gilbert F, Stora G,Bonin P. 1998. Influence of bioturbation on denitrification activity in Mediterranean coastal sediments: an in situ experimental approach. Mar Ecol Prog Ser, 163: 99-107

Giraudet H, Abrial D, Berthon JL et al. 1999. Seasonal variation of the alkaline phosphatase activity of phytoplankton in the hypereutrophic Grangent reservoir (Loire). Annales De Limnologie-International Journal of Limnology, 35: 213-221
Gold MH, Gelpke MDS et al. 1999. Homologous expression of recombinant lignin peroxidase in Phanerochaete chrysosporium. Appl Environ Microbiol, 65: 1670-1674
Goldberg, I. and A. Hochman (1989). "Purification and Characterization of a Novel Type of Catalase from the Bacterium Klebsiella-Pneumoniae." Biochimica Et Biophysica Acta 991(2): 330-336.
Graneli W. 1979. Influence of Chironomus Plumosus Larvae on the Exchange of Dissolved Substances between Sediment and Water. Hydrobiologia, 66: 149-159
Graneli W. 1979. The influence of Chironomus plumosus larvae on the oxygen uptake of sediment. Arch Hydrobiol, 87: 385-403
Grossart HP, Riemann L,Azam F. 2001. Bacterial motility in the sea and its ecological implications. Aquatic Microbial Ecology, 25: 247~258
Grossart HP, Riemann L,Azam F. 2001. Bacterial motility in the sea and its ecological implications. Aquatic Microbial Ecology, 25: 247~258
Grossart HP,Simon M. 1998. Bacterial colonization and microbial decomposition of limnetic organic aggregates (lake snow). Aquatic Microbial Ecology, 15: 127-140
Hadas O,Pinkas R. 1997. Arylsulfatase and alkaline phosphatase (APase) activity in sediments of Lake Kinneret, Israel. Water, Air, and Soil Pollution, 99:671-679
Hansen K, Mouridsen S,Kristensen E. 1998. The impact of Chironomus plumosus larvae on organic matter decay and nutrient (N,P) exchange in a shallow eutrophic lake sediment following a phytoplankton sedimentation. Hydrobiologia, 364: 65-74
Hansen LS,Blackburn TH. 1991. Aerobic and anaerobic mineralization in marine sediment microcosms. Mar Ecol Prog Ser,75:283–291
Hantke B, Fleischer P, Domany I et al. 1996. P-release from DOP by phosphatase activity in comparison to P excretion by zooplankton. Hydrobiologia, 317: 151~162
Hatakka A, Tuomela M, Vikman M et al. 2000. Biodegradation of lignin in a compost environment: a review. Bioresource Technology, 72: 169-183
He XB, Ren LL, Lin YH et al. 2009. Dynamics of water-extractable phosphorus during the degradation of Microcystis aeruginosa by four bacteria species. Ecological Engineering, 35:570-575
He ZL,Zhu J. 1988. Microbial utilization and transformation of phosphate adsorbed by variable charge minerals. Soil Biology and Biochemistry, 30:917-923
Hernandez I, Perez-Pastor A,Llorens JLP. 2000. Ecological significance of phosphomonoesters and phosphomonoesterase activity in a small Mediterranean river and its estuary. Aquatic Ecology, 34: 107~117
Hernandez T, Pascual JA, Garcia C et al. 1998. Enzymatic activities in an arid soil amended with urban organic wastes: Laboratory experiment. Bioresource Technology, 64: 131-138
Hill BH, Elonen CM, Jicha TM et al. 2006. Sediment microbial enzyme activity as an indicator of nutrient limitation in Great Lakes coastal wetlands. Freshwater Biology, 51: 1670-1683
Hoch MP,Bronk DA. 2007. Bacterioplankton nutrient metabolism in the Eastern Tropical North Pacific. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 349:390-404
Hoppe HG, Arnosti C,Herndel GF. 2002. Ecological significance of bacterial enzymes in marine environment. In:Page 73-103
Hoppe HG. 1983. Significance of exoenzymatic activities in the ecology of Brackish Water - measurements by means of methylumbelliferyl-substrates. Marine Ecology-Progress Series, 11: 299-308
Huang BQ,Hong HS. 1999. Alkaline phosphatase activity and utilization of dissolved organic phosphorus by algae in subtropical coastal waters. Marine Pollution Bulletin, 39: 205-211
Hupfer M,Lewandowski J. 2005. Retention and early diagenetic transformation of phosphorus in Lake Arendsee (Germany) - consequences for management strategies. Arch Hydrobiol, 164:143-167
Ihlenfeldt MJA,Gibson J. 1975. Phosphate utilization and alkaline-phosphatase activity in Anacystis-Nidulans-(Synechococcus). Archives of Microbiology， 102: 23-28
James M, William MB, Kenneth HC et al. 1997. Phosphorus regeneration in continental margin sediments. Geochimica et Cosmochimica Acta, 61:2891-2907
Jana BB,Sahu SN. 1993. Relative performance of three bottom grazing fishes (Cyprinus carpio, Cirrhinus mrigala, Heteropneustes fossilis) in increasing fertilizer value of phosphate rock. Aquaculture, 115:19-29

Jana BB. 2007. Distribution pattern and role of phosphate solubilizing bacteria in the enhancement of fertilizer value of rock phosphate in aquaculture ponds: state-of-the-art. First International Meeting on Microbial Phosphate Solubilization, Springer, Netherlands, pp:229–238
Jansson M. 1976. Phosphatases in lake water: Characterization of enzymes from phytoplankton and zooplankton by gel filtration. Science, 194: 320~321
Jean MB. 1992. Detoxification of aquatic and terrestrial sites through binding of pollutants to humic substances. The Science of The Total Environment, 117-118: 357-366
Jean N, Boge G, Jamet JL et al. 2003. Seasonal changes in zooplanktonic alkaline phosphatase activity in Toulon Bay (France): the role of Cypris larvae. Marine Pollution Bulletin, 46: 346-352
Jennifer AD,Michael JV. 2002. Spatial and seasonal variation in nutrient excretion by benthic invertebrates in a eutrophic reservoir. Freshwater biology, 47: 1107-1121
Jiang LJ, Yang LY, Xiao L et al. 2007.Quantitative studies on phosphorus transference occuring between Microcystis aeruginosa and its attached bacterium (Pseudomonas sp.). Hydrobiologia,581: 161-165
Jiang PH, Ji L,Xiao WJ et al. 2010. Bioturbation of Two Chironomid Species on Nutrient Exchange at Sediment-Water Interface in a Chinese Shallow Eutrophic Lake. Fresenius Environmental Bulletin, 19: 902-910
Johjima T ,Wariishi H, Itoh N et al. 1999. Direct interaction of lignin and lignin peroxidase from Phanerochaete chrysosporium. Proc Natl Acad Sci USA, 96: 1989-1994
Jones GA,Lazarchic M. 2000. Phosphatidylinositol-specific phospholipase C-gamma1 undergoes pH-induced activation and conformational change. Biochim Biophys Acta, 1487: 209~221
Jones JG. 1972. Studies of freshwater micro-organisms: phosphatase activity in lakes of differing degrees of eutrophication. Journal of Ecology, 60: 777~791
Juma NG,Tabatabai MA. 1978. Distribution of phosphomonoesterases in soils. Soil Science, 126: 101-108
Kalinowska K. 1997. Eutrophication processes in a shallow, macrophyte dominated lake -- alkaline phosphatase activity in Lake Luknajno (Poland). Hydrobiologia, 342~343: 395~399
Karam J,Nicell JA. 1997. Potential applications of enzymes in waste treatment. Journal of Chemical Technology and Biotechnology, 69: 141-153
Karner M,Herndl GJ. 1992. Extracellular enzymatic-activity and secondary production in free-living and marine-snow-associated bacteria. Marine Biology, 113: 341-347
Kisand V,Pettersson K. 1998. Induction of bacterial and algal exoenzymes during summer in Lake Erken. Advances in Limnology, 51: 115-121, 222
Koster M, Dahlke S,MeyerReil LA. 1997. Microbiological studies along a gradient of eutrophication in a shallow coastal inlet in the southern Baltic Sea (Nordrugensche Bodden). Mar Ecol Prog Ser,152: 27–39
Krantzberg G. 1985. The Influence of Bioturbation on Physical, Chemical and Biological Parameters in Aquatic Environments - a Review.Environmental Pollution Series a-Ecological and Biological, 39: 99-122
Labry C, Delmas D,Herbland A. 2005. Phytoplankton and bacterial alkaline phosphatase activities in relation to phosphate and DOP availability within the Gironde plume waters (Bay of Biscay). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 318:213-225
Lalitha J,Mulimani VH. 1997. Stability and activity of potato acid phosphatase in aqueous surfactant media. Biochemistry and Molecular Biology International, 41: 797~803
Lewandowski J,Hupfer M. 2005. Effect of macro-zoobenthos on two-dimensional small-scale heterogeneity of pore water phosphorus concentrations in lake sediments: a laboratory study. Limnol Oceanogr, 50:1106–1118
Li Hong, Veldhuis MJW, Post AF. 1998. Alkaline phosphatase activities among planktonic communities in the northern Red Sea. Marine Ecology Progress Series, 173: 107~115
Liu AJ, Kong FX, Wang D et al. 2006. Effects of dredging on extracellular microbial enzymes in the sediment of Taihu Lake, China. Journal of Freshwater Ecology, 21: 399-404
Luisi PL, Haring G, Maestro M et al. 1990. Proteins solubilized in organic solvents via reverse micelles: thermodynamic studies. Thermochim Acta, 162: 1~16
Mallet C,Debroas D. 2001.Regulation of b- and a-glycolytic activities in the sediments of a eutrophic lake. Microb Ecol, 41: 106–113
Manini E, Luna GM,Danovaro R. 2004. Benthic bacterial response to variable estuarine water inputs. Fems Microbiology Ecology, 50: 185-194

Martinek K, Levashov AV, Klyachko NL et al. 1986. Micellar enzymology. European of Biochemistry , 155: 453~468
Martinez J, Smith DC, Steward GF et al. 1996. Variability in ectohydrolytic enzyme activities of pelagic marine bacteria and its significance for substrate processing in the sea. Aquatic Microbial Ecology, 10:223-230
Martinez J,Azam F. 1993. Periplasmic Aminopeptidase and Alkaline-Phosphatase Activities in a Marine Bacterium - Implications for Substrate Processing in the Sea. Marine Ecology-Progress Series, 92: 89-97
Matavulj M, Gajin S, Gantar M et al. 1984. Phosphatase activity as an additional parameter of water condition estimate in some lakes of Vojvodina Province. Acta Biol Ingosl, 21: 53~62
Matisoff G, Fisher JB,Matis S. 1985. Effects of benthic macroinvertebrates on the exchange of solutes between sediments and freshwater. Hydrobiologia, 122: 3-19
Mayer MS, Schaffner L,Kemp WM.1995. Nitrification potentials of benthic macrofaunal tubes and burrow walls: effects of sediment NH4+ and animal irrigation behavior. Mar Ecol Prog Ser,121:157-169
Mclaren AD. 1967-1971. Soil biochemistry. Vol.I-IV. New York: MARCEL DEKKER, INC
Meir W. 1996. Poly (oxyethylene) adsorption in water/oil microemulsions: a conductivity study. Langmuir, 12: 1188~1192
Mhamdi BA, Azzouzi A, Elloumi J et al. 2007. Exchange potentials of phosphorus between sediments and water coupled to alkaline phosphatase activity and environmental factors in an oligo-mesotrophic reservoir. Comptes Rendus Biologies, 330:419-428
Michael JH, Robert EP,Richard YM. 1972. Solubilization of inorganic phosphates by bacteria isolated from upper Klameth Lake sediment. Limnol Oceanogr, 17:50-57
Misic C,Harriague AC. 2009. Organic matter characterisation and turnover in the sediment and seawater of a tourist harbour. Marine Environmental Research, 68: 227-235
Mitchell A, Baldwin DS. 1998. Effects of desiccation/oxidation on the potential for bacterially mediated P release from sediments. Limnology & Oceanography, 43: 481~487
Montigny C,Prairie Y. 1993. The relative importance of biologicaland chemical processes in the release of phosphorus from a highly organic sediment. Hydrobiologia, 253: 141~150
Moore PA, Reddy KR, Graetz DA et al. 1992. Nutrient transformations in sediments as influenced by oxygen supply. J Environ Qual, 21 :387–393
Munster U, Nurminen J, Einio P et al. 1992. Extracellular enzymes in a small polyhumic lake: Origin, distribution and activities. Hydrobiologia, 243/244: 47~59
Muntean V. 1997. Influence of substrate and final reaction product on synthesis and activity of phosphatase in al salt lake sediment.Studia Univ Babes-Bolyai, Biologi -a, XIII :173 –185
Nadia K, Patricia CF, Irene J. 2004. Relationship between sediment phosphorus release rates and characteristics of the benthic microbial community in a hypereutrophic marsh. Aquatic Ecosystem Health and Management, 7: 31~41
Nahas E, Terenzi HF,Rossi A. 1982. Effect of carbon source and Ph on the production and secretion of acid-phosphatase (Ec3.1.3.2) and alkaline-phosphatase (Ec3.1.3.1) in Neurospora Crassa. Journal of General Microbiology, 128: 2017-2021
Nausch M. 1996. Microbial activities on Trichodesmium colonies. Marine Ecology-Progress Series, 141:173-181
Nelson D. 2000. Potential applications of oxidative enzymes and phenoloxidase-like compounds in wastewater and soil treatment: a review.Applied Catalysis B: Environmental，28：83-99
Neto JAB, Crapez M, McAlister JJ et al. 2005. Concentration and bioavailability of heavy metals in sediments from Niteroi Harbour (Guanabara Bay/SE Brazil). Journal of Coastal Research, 21: 811-817
Newman S,Reddy KR. 1992. Sediment Resuspension Effects on Alkaline-Phosphatase Activity. Hydrobiologia, 245: 75-86
Nicholson D, Dyhrman S, Chavez F et al. 2006. Alkaline phosphatase activity in the phytoplankton communities of Monterey Bay and San Francisco Bay. Limnology and Oceanography, 51:874-883
Olander LP,Vitousek PM. 2000. Regulation of soil phosphatase and chitinase activity by N and P availability. Biogeochemistry, 49: 175-190
Pascual J A, Garcia C, Hernandez T et al. 2000. Soil microbial activity as a biomarker of degradation and remediation processes. Soil Biology & Biochemistry, 32: 1877-1883
Pelegri SP,Blackburn TH. 1996. Nitrogen cycling in lake sediments bioturbated by Chironomus

plumosus larvae, under different degrees of oxygenation. Hydrobiologia, 325: 231-238
Peng J, Wang B, Song Y et al. 2007. Adsorption and release of phosphorus in the surface sediment of a wastewater stabilization pond. Ecological Engineering, 31:92-97
Penton CR,Newman S. 2007. Enzyme activity responses to nutrient loading in subtropical wetlands. Biogeochemistry, 84: 83-98
Petersen SB, Jonson PH, Fojan P et al. 1998. Protein engineering the surface of enzymes. J Biotechnol, 66: 11~26
Petticrew EL,Arocena JM. 2001. Evaluation of iron-phosphate as a source of internal lake phosphorus loadings. The Science of the Total Environment, 266:87-93
Rabalais NN, Turner RE, Dortch Q et al. 2002. Nutrient-enhanced productivity in the northern Gulf of Mexico: past, present and future. Hydrobiologia, 475: 39-63
Rai H,Jacobsen TR. 1993. Dissolved alkaline phosphatase activity (APA) and the contribution of APA by size fractionated plankton in Lake Schoehsee. Verh Internat Verein Limnol, 25: 164~169
Renaud PE, Riedel A, Michel C et al. 2007. Seasonal variation in benthic community oxygen demand: A response to an ice algal bloom in the Beaufort Sea, Canadian Arctic?. Journal of Marine Systems, 67: 1-12
Rodriguez J, Ferraz A, Nogueira RFP et al. 1997.Lignin biodegradation by the ascomycete Chrysonilia sitophila.Appl Biochem Biotechnol，62: 233-242
Rojo M, Gomez M, Estrada P. 2001. Polyphenol oxidase in reverse micelles of AOT/cyclohexane: A thermostability study. Journal of Chemical Technology and Biotechnology, 76: 69~77
Rose C,Axler RP. 1998. Uses of alkaline phosphatase activity in evaluating phytoplankton community phosphorus deficiency. Hydrobiologia, 361:145-156
Ruiz RG, Hernandez I, Lucena J et al. 1997. Preliminary studies on the significance of alkaline phosphatase activity in the diatom Phaeodactylum tricornutum Bohlin. Scientia Marina, 61: 517-525
Rysgaard S, Risgaard-Petersen N, Sloth NP et al. 1994. Oxygen regulation of nitrification and denitrification in sediments. Limnol Oceanogr, 39 :1643–1652
Sakami T, Yokoyama H,Ishihi Y. 2005. Microbial hydrolytic enzyme activity in the sediments of a net cage aquaculture area. Fisheries Science, 71: 271-278
Sanchez A, Barrena R,Vazquez F. 2008. Dehydrogenase activity as a method for monitoring the composting process. Bioresource Technology, 99: 905-908
Sanchezferrer A, Rodriguezlopez JN, Garciacanovas F et al. 1995. Tyrosinase - a Comprehensive Review of Its Mechanism. Biochimica Et Biophysica Acta-Protein Structure and Molecular Enzymology, 1247: 1-11
Scholz O,Marxsen J. 1996. Sediment phosphatases of the Breitenbach, a first-order central European stream. Archiv Fur Hydrobiologie, 135: 433-450
Sebastian M,Ammerman JW. 2009. The alkaline phosphatase PhoX is more widely distributed in marine bacteria than the classical PhoA. Isme Journal, 3: 563-572
Sinke AJC, Cornelese AA,Cappenberg TE. 1991. Phosphatase-activity in sediments of the loosdrecht lakes. International Association of Theoretical and Applied Limnology - Proceedings, 24: 719-721
Sirova D, Vrba J,Rejmankova E. 2006. Extracellular enzyme activities in benthic cyanobacterial mats: comparison between nutrient-enriched and control sites in marshes of northern Belize. Aquatic Microbial Ecology, 44: 11-20
Sondergaard M, Jensen JP,Jeppesen E. 2003. Role of sediment and internal loading of phosphorus in shallow lakes. Hydrobiologia, 506: 135-145
Song CL, Cao XY, Li JQ et al. 2006. Contributions of phosphatase and microbial activity to internal phosphorus loading and their relation to lake eutrophication. Science in China: Series D Earth Sciences, 49:102-113
Song CL, Cao XY, Zhou YY. 2009. Fluctuation of size- fractionated alkaline phosphatase after bloom disappearance in two shallow ponds. Fresenius Environmental Bulletin, 18: 982-988
Stephanie GB. 1998. Biotransformation of phenols using immobilized polyphenol oxidase.Journal of Molecular Catalysis B:Enzymatic:411-416
Stief P,Beer D. 2002. Bioturbation effects of Chironomus riparius on the benthic N-cycle as measured using microsensors and microbiological assays. Aquat Microb Ecol, 27: 175-185
Stihl A, Sommer U, Post AF. 2001. Alkaline phosphatase activities among populations of the colony-forming diazotrophic cyanobacterium Trichodesmium spp. (cyanobacteria) in the Red Sea. Journal of Phycology, 37:310-317

Suplee MW,Cotner JB. 1996. Temporal changes in oxygen demand and bacterial sulfate reduction in inland shrimp ponds. Aquaculture, 145: 141-158
Svenson JM. 1998. Emission of N2O, nitrification and denitrification in a eutrophic lake sediment bioturbated by Chironomus plumosus. Aquat Microb Ecol, 14: 289-299
Taft JL, Taylor WR,McCarthy JJ. (1975). Uptake and release of phosphorus by phytoplankton in chesapeake bay estuary, USA. Marine Biology, 33:21-32
Taga N,Kobori H. 1978. Phosphatase activity in eutrophic Tokyo Bay. Mar Biol, 49: 223~229
Tanaka T, Henriksen P, Lignell R et al. 2006. Specific affinity for phosphate uptake and specific alkaline phosphatase activity as diagnostic tools for detecting phosphorus- limited phytoplankton and bacteria. Estuaries and Coasts, 29:1226-1241
Tarvainen M, Ventela AM,Helminen H et al. 2005. Nutrient release and resuspension generated by ruffe (Gymnocephalus cernuus) and chironomids.Freshwater Biology, 50: 447-458
Taylor GT, Thunell R, Varela R et al. 2009. Hydrolytic ectoenzyme activity associated with suspended and sinking organic particles within the anoxic Cariaco Basin. Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers, 56:1266-1283
Tejada M, Garcia C, Gonzalez JL et al. 2006. Use of organic amendment as a strategy for saline soil remediation: Influence on the physical, chemical and biological properties of soil. Soil Biology and Biochemistry, 38: 1413-1421
Ternan NG, McGrath JW, McMullan G et al. 1998. Organophosphonates: occurrence, synthesis and biodegration by microorganisms. World J Microbiol Biotechnol, 14:635–647
Toda K,Yabe I. 1979. Mathematical-Model of Cell-Growth and Phosphatase Biosynthesis in Saccharomyces-Carlsbergensis under Phosphate Limitation. Biotechnology and Bioengineering,21: 487-502
Toggweiler JR. 1999. Oceanography: An ultimate limiting nutrient. Nature,400:511-512
Turner RE, Rabalais NN,Justic D. 2008. Gulf of Mexico hypoxia: Alternate states and a legacy. Environmental Science & Technology, 42: 2323-2327
Vance NC,Entry JA. 2000. Soil properties important to the restoration of a Shasta red fir barrens in the Siskiyou Mountains.Forest Ecology and Management, 138: 427-434
Waldrop MP, Zak DR, Sinsabaugh RL. 2004. Microbial community response to nitrogen deposition in northern forest ecosystems. Soil Biology and Biochemistry,36: 1443-1451
Wayne S Gardner, Thomas F Nalepa, David R Slavens et al. 1983. Patterns and Rates of Nitrogen Release by Benthic Chironomidae and Oligochaeta. Can J Fish Aquat Sci, 40: 259–266
Wetzel RG. 1981. Longterm Dissolved and Particulate Alkaline Phosphatase Activity in a Hardwater Lake in Relation to Lake Stability and Phosphorus Enrichments. Verh Internat Verein Limnol, 21: 369~381
Wilczek S, Worner U, Pusch MT et al. 2007. Role of suspended particles for extracellular enzyme activity and biotic control of pelagic bacterial populations in the large lowland river Elbe. Fundamental and Applied Limnology, 169: 153-168
Wright AL,Reddy KR. 2001. Phosphorus loading effects on extracellular enzyme activity in everglades wetland soils.Soil Science Society of America Journal, 65: 588-595
Wu GF,Zhou XP. 2005. Characterization of phosphorus-releasing bacteria in a small eutrophic shallow lake, Eastern China. Water Research, 39:4623-4632
Xu F. 1996. Oxidation of phenols, anilines, and benzenethiols by fungal laccases: Correlation between activity and redox potentials as well as halide inhibition. Biochemistry, 35: 7608-7614
Yamamoto Y, Satoh N, Hayashi H. 1991. Distribution of different forms of phosphorus and phosphate-solubilizing bacteria in lake sediments. Japanese Journal of Limnology, 52: 205-214
Yasuaki A,Hisao N. 2001. Mutualistic relationships between phytoplankton and bacteria caused by carbon excretion from phytoplankton. Ecological Research, 16: 289~299
Young EB, Tucker RC,Pansch LA. 2010. Alkaline phosphatase in freshwater Cladophora epiphyte assemblages: regulation in response to phosphorus supply and localization. Journal of Phycology, 46:93-101
Zaiss U. 1981. The Sediments of the New Artificial Lake Bostalsee (Saarland, Germany) with Particular Reference to Microbial Activity. Archiv Fur Hydrobiologie, 92: 346-358
Zhou YY, Li JQ, F YQ. 2000. Effects of submerged macrophytes on kinetics of alkaline phosphatase in Lake Donghu. I. Unfiltered water and sediments. Water Research, 34: 3737~3742
Zhou YY, Li JQ, Zhang M. 2001. Vertical variations in kinetics of alkaline phosphatase and P species in sediments of a shallow Chinese eutrophic lake(Lake Donghu). Hydrobiologia, 450: 91-98

Zhou YY, Li JQ,Zhang M. 2002. Temporal and spatial variations in kinetics of alkaline phosphatase in sediments of a shallow Chinese eutrophic lake (Lake Donghu). Water Research, 36: 2084-2090
Zhou YY, Song CL, Cao XY et al. 2008. Phosphorus fractions and alkaline phosphatase activity in sediments of a large eutrophic Chinese lake (Lake Taihu). Hydrobiologia, 599: 119-125
Zoppini A, Puddu A, Fazi S et al. 2005. Extracellular enzyme activity and dynamics of bacterial community in mucilaginous aggregates of the northern Adriatic Sea. Science of the Total Environment, 353: 270-286
陈芳. 2005. 长江中下游浅水湖泊沉积物有机质含量及颗粒组成与富营养化的关系. 武汉: 中国科学院水生生物研究所硕士学位论文
陈芳, 夏卓英,宋春雷等. 2007. 湖北省若干浅水湖泊沉积物有机质与富营养化的关系. 水生生物学报， 31(4): 467-472
范成新，张路等，2009，太湖-沉积物污染与修复原理，北京，科学出版社,226-243
冯月红，姚拓，龙瑞军. 2003. 土壤解磷菌研究进展.草原与草坪,100（1）：3-5
耿玉清,孙向阳. 1999.长白山林区不同森林类型下土壤肥力状况的研究.北京林业大学学报,21:97-101
郭亚新，宋春雷，刘云兵等. 2008. 长江中下游浅水湖泊沉积物多酚氧化酶与过氧化物酶活性分布.水生生物学报,32（3）：345-353
哈兹耶夫 Φ.Ｘ. 1980. 土壤酶活性.北京:科学出版社
黄代中，肖文娟，刘云兵等. 2009. 浅水湖泊沉积物脱氢酶活性的测定及其生态学意义.湖泊科学，2l(3)：345-35
姜必亮,王伯荪. 2001. 垃圾填埋场渗滤液灌溉对土壤微生物生物量及酶活性的影响.环境科学学报,21：55-59
李勤生，华俐. 1989. 武汉东湖细菌种群结构的研究.水生生物报,13（4）：340-347
刘福德,姜岳忠. 2005. 杨树人工林连作效应的研究.水土保持学报,19：102-105
沈亦龙.2005.太湖五里湖清淤效果初步分析.水利水电工程设计, 24:23-38
王锐萍,陈玉翠.2001.海口东湖降解磷细菌研究初报.海南师范学院学报，14（1）:84-88
吴景贵,姜亦梅. 1997.非腐解有机物培肥对水田土壤氧化还原酶活性变化的影响.吉林农业大学学报,19(3):50～54
夏学惠,东野脉兴,周建民等. 2002.滇池现代沉积物中磷的地球化学及其对环境影响.沉积学报,20（3）:416-420
夏卓英,陈芳,宋春雷等.2007. 长江中下游部分湖泊沉积物碱性磷酸酶分布及其作用研究.水生生物学报，31:9-17
姚传义,俞耀庭,吴金川等. 1999. 反胶团酶反应研究进展.化工进展,5: 22~25
张敏,李建秋. 2002. 网箱养殖对东湖沉积物有机质含量以及磷的酶促水解与吸附行为的影响.水产学报，26：510-518
张淑香,高子勤. 2000. 连作障碍与根际微生态研究.Ⅲ土壤酚酸物质及其生物学效应.应用生态学报,11:741-744
郑洪元,张德生. 1982.土壤动态生物化学研究法.北京：科学出版社
周启星，朱萌湄. 1999. 西湖底泥不同供氧条件下有机质降解及 CO2 与 CH4 释放速率的模拟研究.环境科学学报,19（1）:11-15
周纯. 2010.太湖沉积物解有机磷细菌的分离鉴定与生态学研究. 武汉: 中国科学院水生生物研究所硕士学位论文
朱丽,郭继勋. 2002. 松嫩羊草草甸羊草、碱茅群落土壤酶活性比较研究.草业学报,11：28-34