

太湖水体中碱性磷酸酶的活性及磷的矿化速率*

高光^{①**} 朱广伟^① 秦伯强^① 陈 鋈^① 王 珂^②

(① 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京 210008; ② 河海大学, 南京 210034)

摘要 通过对 2003 年 4 月至 2004 年 10 月, 太湖不同生态类型湖区水体中磷的形态、碱性磷酸酶活性及其它水环境因子的同步监测, 初步探讨了藻类不同生长时期、不同生态类型湖区水体中磷形态构成的差异及其与碱性磷酸酶活性之间的关系, 计算了水体中磷的矿化速率. 研究表明, 太湖水体中总磷的 70.2% 由悬浮态的颗粒磷构成, 溶解性反应磷(DRP)的含量不足 7%; 而总磷中的 58.2% 可通过酶解生成 DRP 维持水体中藻类、细菌等的持续生长. 在不同生态类型湖区、以及藻类不同生长阶段, 水体中碱性磷酸酶的活性及动力学参数差异显著, 在酶的作用下, 磷的矿化速率也显示出明显的差异, 最短的磷周转时间仅需数分钟. 这种短时间尺度磷的快速循环, 在一定程度上可以解释藻类大量繁衍时, 所需磷酸盐的来源. 即当水体中 DRP 的浓度较低时, 藻类能通过酶解其它形态的磷, 从而使得 DRP 得到及时的补充.

关键词 太湖 碱性磷酸酶 动力学参数 磷 矿化速率

在许多湖泊中, 浮游植物的生长和生产力常常被认为是受磷限制的, 而其中的溶解性反应磷(DRP)又被认为是浮游植物可直接利用的磷的主要形态^[1, 2]. 因此, 富营养化湖泊中磷的形态、来源及其与蓝藻水华之间的关系受到人们极大的关注. 目前有关湖泊内源释放营养盐的研究大部分集中在水体磷的浓度、底泥中营养盐含量与释放、水-沉积物界面营养盐的来源、汇关系与转换等问题上^[3, 4]. 而对其中的一些过程, 如水体中磷的循环转化过程、水华形成过程中营养盐的补偿途径等的深入研究, 将有助于揭示水体

中营养盐的内循环机制. 最近已有一些研究开始关注蓝藻水华暴发对沉积物磷释放的影响问题^[5, 6]. 事实上, 仅测定水体中营养盐的浓度是很难反映营养盐与水华形成之间的关系, 必须结合营养盐在不同“库”之间的流动途径, 才能更好地了解水体中营养盐的状态以及营养盐对浮游植物生产力的调控过程.

研究表明: 水体中磷的主要存在形式是溶解性有机磷(DOP)和悬浮态颗粒磷(Sestonic P), 可分别占到总磷的 12%~30% 和 62%~82%, 而生物可直接利用的溶解性反应磷仅占 5%~8%^[7]. 虽然传统上, 一般认

2005-03-16 收稿, 2005-08-26 收修改稿

* 中国科学院知识创新工程重大项目(编号: KZCX1-SW-12)、国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2002CB412305)及国家高新技术研究发展规划项目(863)(2002AA601011-04-07)共同资助

** E-mail: guanggao@niglas.ac.cn

为在水体的磷循环过程中细菌主要是作为有机磷的再生者,分解DOP释放出 PO_4^{3-} ,而藻类则吸收利用 PO_4^{3-} ^[8]。然而,越来越多的证据显示,细菌不仅是水体中磷的矿化者,也是磷的消费者^[9-10],而且由于天然水体中溶解性反应磷浓度通常较低,在此条件下细菌具有比藻类更快的磷吸收速率^[11]。毫无疑问,如果没有一个快速的磷补偿机制,水体中的溶解性反应磷将很快会被耗尽,难以维持水体中浮游植物的持续生长。事实上,即使是在夏季的水体中 PO_4^{3-} 浓度较低时,也常常会有微囊藻水华的不断出现。因此,非常关键的问题就是微囊藻是如何从水体中获得足够的 PO_4^{3-} 以满足其生长需要的?在这一过程中磷的微循环机制是如何实现的?

目前普遍接受的观点是,当水体中DRP的含量不足以维持藻类、细菌等的生长时,有机磷及无机多聚磷在酶的作用下,被分解成可供藻类、细菌利用的无机磷。同时一些观测也指出藻类可直接利用转化水体中的可溶性有机磷^[12],但人们对在自然条件下藻类是如何利用、循环和转化有机磷的过程并不十分清楚,加之在自然条件下从DOP中释放磷的基本条件也不总是能够得到满足的^[13]。因此,了解水体中可被酶解的溶解性有机磷库、磷酸盐的形态转化过程、速率、生物最大可利用量及其环境影响因子,对深入理解湖泊的营养物质循环过程、内源释放等具有十分重要的意义。

本研究在太湖中选择不同生态类型的湖区,通过对藻类生长的不同时期水体中各种形态磷含量、分布特征、碱性磷酸酶活性、动力学参数等的同步检测,计算了水体中可酶解磷的周转时间,并探讨了水体中磷的循环与碱性磷酸酶活性之间的关系,以及一些环境因子对此过程的影响,为深入认识湖泊水体中磷的生物地球化学循环的过程、藻类水华的暴发机理提供一些理论依据。

1 材料与方法

1.1 样品的采集

太湖位于北纬 $30^{\circ}56' \sim 31^{\circ}34'$, 东经 $119^{\circ}54' \sim 120^{\circ}36'$, 长 68.5 km, 最大宽度 56.0 km, 平均宽 34 km, 面积 2338 km^2 , 最大水深 3.3 m, 平均水深 2.1 m,

是一个典型的浅水湖泊。2003年4月至2004年10月,在太湖不同生态类型的湖区(重富营养化、富营养化、河口、湖心、水生植被覆盖区)中,选取不同的间隔位置设置采样点,逐月采样。具体采样点为:五里湖(9#)、梅梁湾(1#~5#)、河口(0#, 6#, 10#, 11#)、湖心(7#, 8#)、水生植被覆盖区(12#, 13#)。在所设置的每一点位,用有机玻璃采水器,采集水下 0.5 m 处的水样。一部分水样直接放入事先经高压灭菌的玻璃瓶中,用于酶及微生物的分析;另一部分的水样放入事先清洗干净的塑料瓶中,用于其它水质参数的分析。所有的样品采集完毕后,放入加有冰块的保温箱中,立即送入实验室,保存在冰箱中备用,并在 24 小时内进行样品的分析。采样点的位置详见图 1。

1.2 分析方法

(1) 水体中碱性磷酸酶活性(APA)、最大反应速率(V_{\max})及米氏常数(K_m)的测定^[14-16]:以对硝基苯磷酸二钠(p-NPP, Sigma公司)为反应底物,本实验中所选择的反应条件为: pH = 8.4、温度 30℃、反应物体积 5 ml、反应时间 6 h、波长 410 nm, 岛津UV-2401分光光度计比色测定。在测定 V_{\max} 及 K_m 时,在 0.01~3 mmol/L的范围内,取 8 个不同的底物浓度,分别测定 APA。根据 Michaelis-Menten 方程,用 SigmaPlot 8.0 软件(SPSS公司)中的 Enzyme Kinetics Module 直接求出 V_{\max} 及 K_m 。

(2) 水体中可酶解的磷(EHP)的测定^[17]:将取自太湖中不同样点的未过滤水样 100 ml, 放入具塞、灭菌的三角烧瓶中,加入 1 ml 1.0 mol/L Tris缓冲溶液(pH = 8.2~8.4)及 5 ml 氯仿,在 30℃条件下培养 4~6 d(多数情况下,不超过 6 d)。培养结束后,水样经 Whaterman GF/C 滤膜过滤后,用微量流动注射仪 Skalar 测定水体中的 PO_4^{3-} 浓度。通过培养前后水体中 PO_4^{3-} 的浓度差,即可计算出水体中的 EHP。

(3) 总磷、总溶解性磷(TDP)、正磷酸根磷及其它理化因子的测定^[18]:水深,水温,透明度等水质参数,在野外原位直接测定; pH, 悬浮颗粒物含量,溶解氧, COD, TN, TP, TDP, PO_4^{3-} , Chla 的测定,在实验室内参照文献的方法分别进行。

1.3 数据的处理

(1) 实验数据的统计计算,均采用 SPSS 统计软

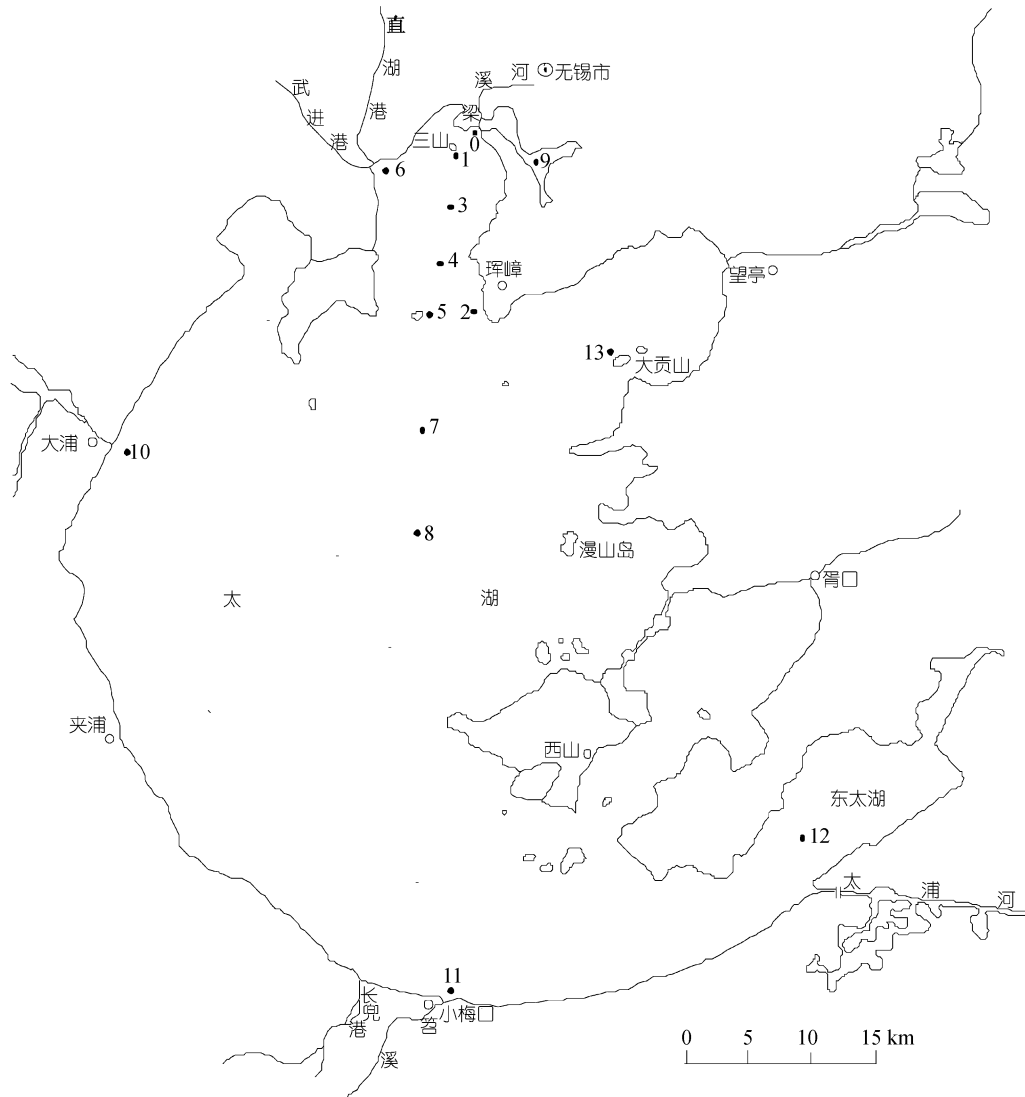


图 1 太湖中采样点的位置图

件包(SPSS 公司, 版本 11.5)进行。

(2) 磷循环时间: 分别将 V_{\max} , K_m 及EHP的值带入米氏方程, 求出酶的反应速度; 然后根据水体中DIP的浓度及所求出的酶分解速率, 计算出磷的循环时间。

2 实验结果

2.1 太湖不同生态类型区域水体的环境特征

太湖不同生态类型湖区水体中的主要理化因子的分布状况如表 1 所示。由于太湖的水深较浅及受风浪的剧烈扰动, 水体没有出现分层的现象。但不同生

态类型湖区水体中的营养盐浓度、其它理化因子以及chl_a浓度等差异显著, 并呈现出自五里湖、河口区、梅梁湾、湖心区、水生植被覆盖区依次降低的营养梯度。

2.2 太湖不同生态类型湖区及藻类不同生长期水体中磷的形态与分布

不同生态类型湖区及藻类生长的不同时期水体中磷的形态与分布差异极大(图 2)。单因素方差分析表明, 除河口区的 PO_4^{3-} 浓度极显著($p < 0.001$, Oneway ANOVA)高于其它湖区外, 水体中的 PO_4^{3-} 的含量通常

表 1 太湖不同生态类型湖区水体的环境特征^{a)}

	五里湖	河口区	梅梁湾	湖心区	水草覆盖区
水深/m	2.75±0.05 (2.40-3.10)	1.91±0.07 (1.20-3.43)	2.37±0.03 (1.65-2.90)	2.71±0.03 (2.35-3.02)	1.78±0.15 (1.05-2.40)
水温/°C	19.7±1.8 (7.2-30.8)	20.8±1.0 (8.2-30.8)	20.0±0.8 (5.8-31.6)	19.5±1.2 (6.2-30.8)	20.2±2.1 (9.6-30.2)
透明度/m	0.67±0.11 (0.30-2.40)	0.41±0.02 (0.15-0.80)	0.42±0.01 (0.10-0.80)	0.47±0.08 (0.20-2.50)	0.67±0.13 (0.10-1.40)
悬浮颗粒物/mg·l ⁻¹	27.0±2.9 (13.8-58.4)	63.5±7.1 (13.9-325.9)	49.3±2.4 (12.6-125.7)	73.0±6.7 (16.5-210.5)	28.1±6.2 (4.6-71.6)
pH	8.05±0.08 (7.45-8.60)	7.87±0.04 (7.46-8.86)	8.21±0.02 (7.80-8.77)	8.23±0.03 (7.57-8.52)	8.19±0.08 (7.60-8.76)
溶解氧/mg·l ⁻¹	8.34±0.64 (3.77-13.40)	5.25±0.43 (1.14-13.42)	8.55±0.18 (5.85-14.60)	8.88±0.24 (6.60-11.71)	9.00±0.56 (5.58-11.19)
COD/mg·l ⁻¹	6.45±0.37 (4.84-10.39)	6.17±0.22 (3.21-9.57)	5.24±0.12 (3.25-10.44)	4.80±0.36 (3.06-17.10)	4.20±0.28 (3.23-6.55)
TN/mg·l ⁻¹	7.380±0.691 (4.070-12.880)	6.383±0.455 (0.930-13.560)	3.896±0.190 (1.400-10.220)	2.899±0.253 (0.780-9.420)	1.505±0.322 (0.510-3.620)
TP/mg·l ⁻¹	0.126±0.004 (0.104-0.161)	0.213±0.011 (0.055-0.422)	0.115±0.006 (0.043-0.463)	0.102±0.022 (0.044-0.889)	0.047±0.007 (0.022-0.089)
Chla/mg·m ⁻³	42.13±6.26 (2.34-82.36)	23.64±3.75 (2.34-168.47)	21.74±2.36 (3.21-138.66)	21.04±10.03 (2.16-390.60)	9.01±2.53 (0.94-26.37)

a) 表中的平均, 为各采样点 2003.4~2004.10 间每月一次共 18 次采样的均值; 其中水草区的平均, 为各采样点 2003.4~2004.10 间每季一次共 5 次采样的均值; 括号中的数值, 为各采样点 2003.4~2004.10 间的变幅

较低, 其均值为 0.011 ± 0.020 mg/l (均值±标准差, $n = 212$), 仅占水体中 TP 的 6.5%. 水体中 TP 的绝大部分 ($70.2 \pm 14\%$, $n = 212$) 是颗粒态磷, 且在各个湖区差异极显著 ($p < 0.001$, Oneway ANOVA). 尤其是湖心区 ($78.1 \pm 11.2\%$), 极显著地 ($p < 0.001$, Oneway ANOVA) 高于其它区域; 而在水草覆盖区 ($58.5 \pm 23.4\%$), 则极显著地 ($p < 0.001$, Oneway ANOVA) 低于其它区域. 此外, 水体 TP 中的 $58.2 \pm 21.9\%$ 是可以被酶水解的, 虽然其比例在不同湖区中差异极为显著 ($p < 0.001$, Oneway ANOVA), 但水体中可酶解的磷的含量分布趋势与水体中总磷含量的分布趋势相同, 均呈现出自河口区、五里湖、梅梁湾、湖心区、水草覆盖区依次降低的趋势.

2.3 不同生态类型湖区及微囊藻不同生长阶段水体中碱性磷酸酶的活性及动力学参数

水体中碱性磷酸酶的活性及动力学参数在不同生态类型湖区及微囊藻生长的不同阶段亦呈现出不同的变化特征 (图 3). 除河口区外, 酶的最大反应速率 V_{\max} 在冬季微囊藻休眠期 (11~2 月) 均较低, 且各湖区间差异不显著 ($p > 0.05$, Oneway ANOVA); 在春季

微囊藻复苏期 (3~5 月), 各湖区中酶的最大反应速率急剧增加, 均为全年的最大值; 而在微囊藻大量生长及水华形成期 (6~10 月), 酶的最大反应速率介于上述两者之间. 酶反应的另一特征动力学参数 K_m 值, 则呈现出相反的趋势, 在春季微囊藻的复苏期间最低. 较高的酶反应速率以及较低的 K_m 值, 表明在此期间, 水体中酶的水解效率较高.

2.4 不同生态类型湖区水体中磷分解的速率

微囊藻生长的不同阶段以及不同生态类型湖区, 水体中可酶解磷的分解速率差异极大 (表 2). 从河口区、五里湖、梅梁湾、水草覆盖区、湖心区, 随水体中磷酸盐浓度的逐渐减少, 磷的循环时间也逐渐由 275.9 min 减少至 20.3 min. 除休眠期外, 水体中的 DRP 浓度与磷的循环时间极显著相关, 其相关系数可达 0.96 以上 ($p < 0.01$); 而在微囊藻生长的各时期, 水体中的可酶解磷均与磷的分解速率显著相关 (表 3), 这预示着水体中大量的可酶解磷, 能在极短的时间内被酶解释放出来, 使得水体中由于微囊藻生长所消耗的 PO_4^{3-} 得到补偿, 微囊藻的生长得以维持.

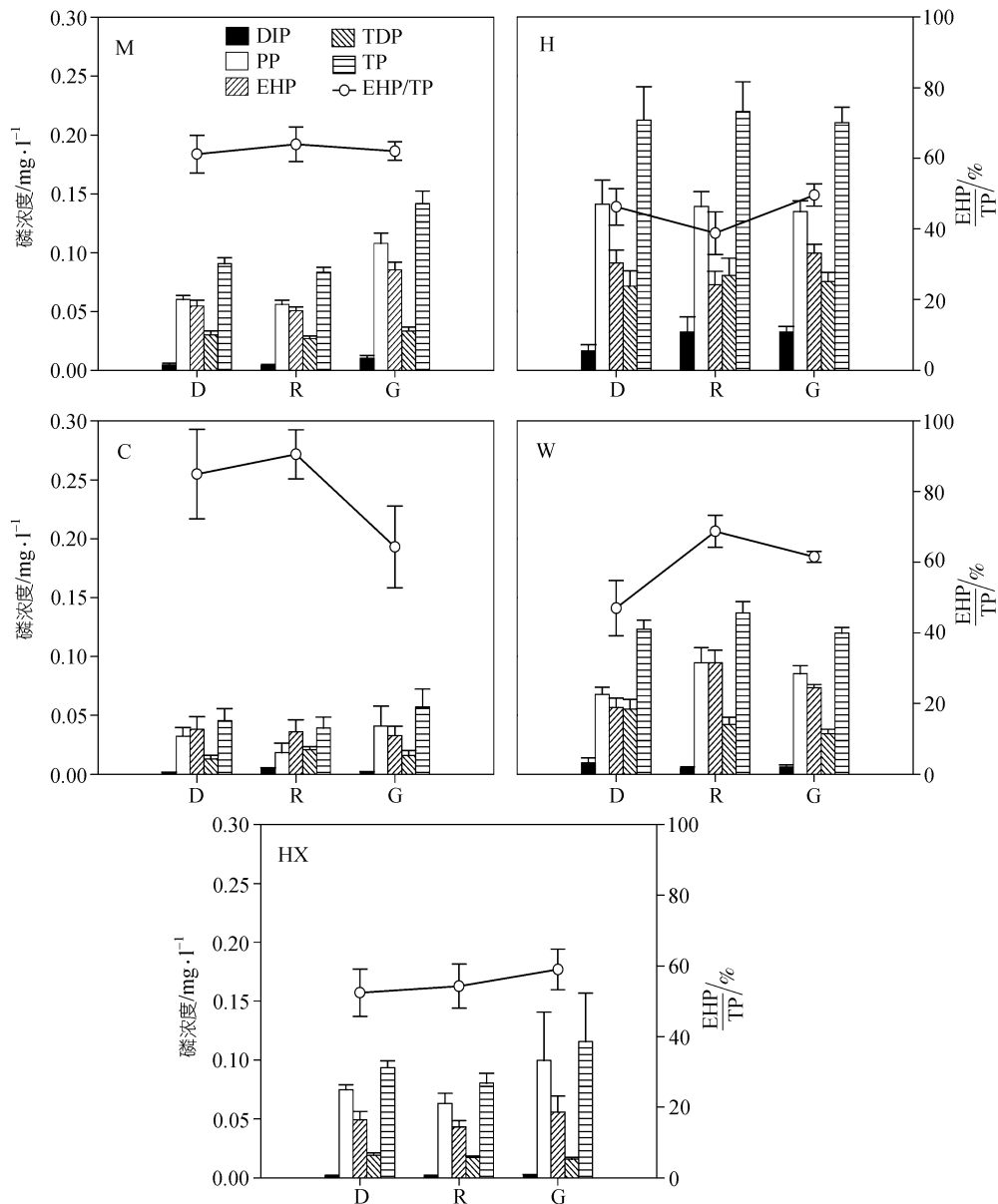


图2 不同生态类型湖区及藻类不同生长阶段水体中各形态磷的分布

其中: W 示五里湖; M 示梅梁湾; H 示河口区; HX 示湖心区; C 示水草覆盖区。D 示冬季微囊藻休眠期; R 示春季微囊藻复苏期; G 示夏、秋季微囊藻生长、水华形成期。DIP 示溶解性无机磷; PP 示颗粒磷; EHP 示可酶解的磷; TDP 示总溶解性磷; TP 示总磷

3 讨论

3.1 太湖中浮游植物生长的磷限制

已有大量文献报道了不同方法评价湖泊中浮游植物生长的营养限制问题^[19-21]。尽管人们一直试图寻找一些适宜的指标,例如N:P等,来指示浮游植物

的营养盐限制,但由于这些指标都非常容易受到生物体内营养盐的影响^[22],到目前为止尚未有一个非常理想的、能快速判断水体中浮游植物生长的氮、磷等营养盐限制的指标^[23]。由于水体中胞外酶的活性敏感地反映了水生态系统中微生物群落对环境变化的响应,一些研究者建议用胞外酶的活性作为一种

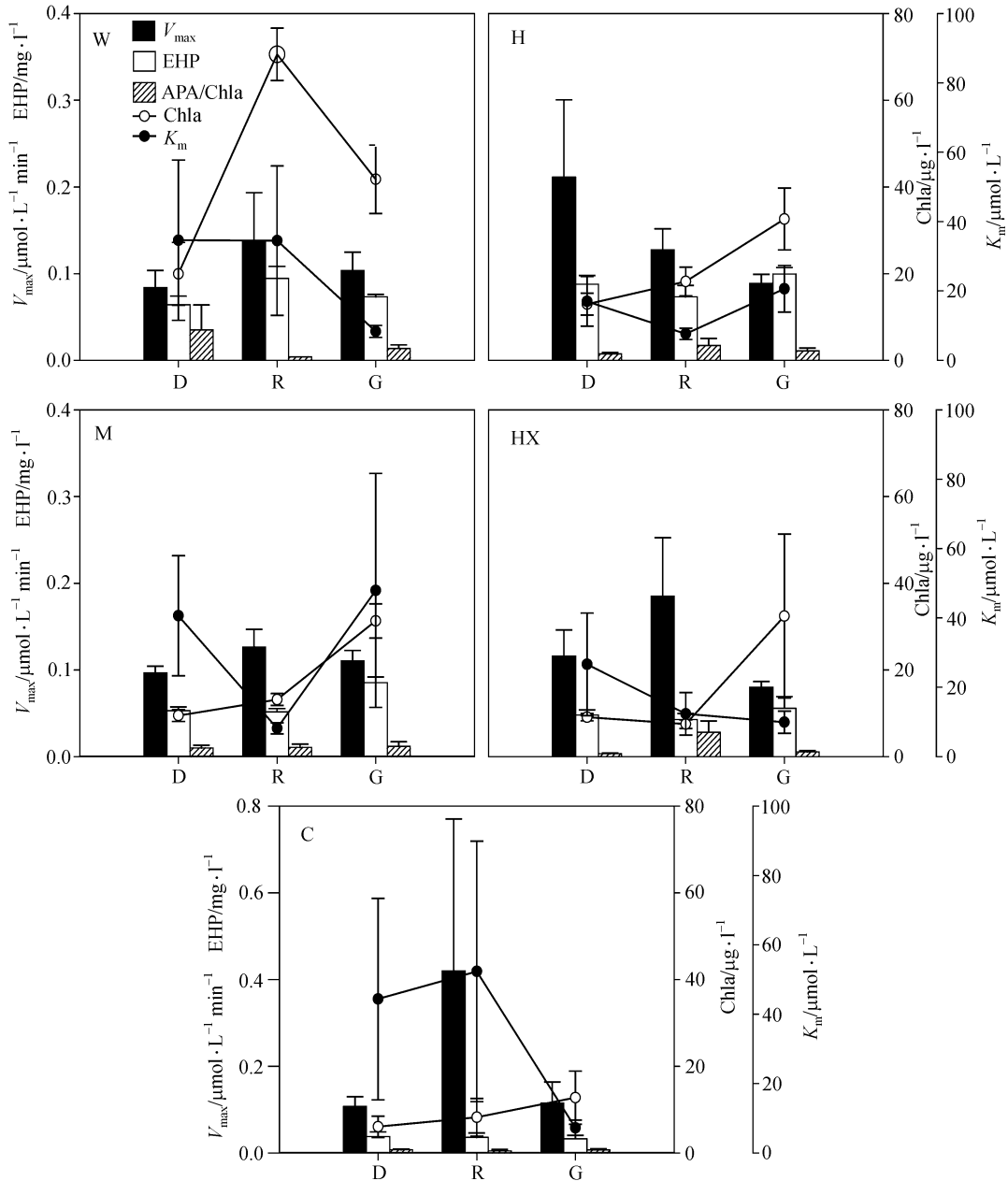


图 3 藻类生长的不同阶段水体中碱性磷酸酶的动力学参数分布

其中: W 示五里湖; M 示梅梁湾; H 示河口区; HX 示湖心区; C 示水草覆盖区。D 示冬季微囊藻休眠期; R 示春季微囊藻复苏期; G 示夏、秋季微囊藻生长、水华形成期。

间接的指标来快速评价水生态系统中的营养盐限制^[24], 虽然有些研究认为不应仅用碱性磷酸酶活性作为浮游植物群落磷限制的指标^[25], 但碱性磷酸酶活性作为一个浮游生物磷缺乏的生理指标, 应用于许多环境的研究^[15,20,26], 并被普遍接受。

太湖作为一个富营养化的湖泊, 其水体中氮、磷等营养盐浓度均较高, 尤其是在污染严重的五里湖、河口区及梅梁湾等区域(表 1)。因此, 一般而言, 浮游植物的生长除了受光的限制以外, 似乎不受营养盐的限制^[27]。事实上, 太湖水体中能被浮游生物直接利

表 2 太湖不同生态类型湖区水体中磷的分解速率及循环时间^{a)}

湖区类型	微囊藻生长时期	DIP/ $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$	EHP/ $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$	分解速率/ $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$	循环时间/min
五里湖	休眠期	0.102±0.043	0.589±0.082	0.069±0.034	219.4±98.7
	复苏期	0.050±0.013	0.986±0.111	0.190±0.099	199.2±182.1
	生长期	0.061±0.021	0.764±0.030	0.117±0.013	35.6±13.9
	平均	0.067±0.015	0.788±0.052	0.123±0.027	122.4±51.9
河口区	休眠期	0.171±0.056	0.949±0.115	0.206±0.056	64.1±19.9
	复苏期	0.337±0.134	0.756±0.121	0.105±0.020	568.9±338.5
	生长期	0.338±0.050	1.038±0.078	0.191±0.026	195.3±53.7
	平均	0.297±0.046	0.937±0.059	0.171±0.020	275.9±105.5
梅梁湾	休眠期	0.049±0.016	0.569±0.053	0.095±0.013	37.6±14.9
	复苏期	0.045±0.008	0.528±0.034	0.123±0.013	36.1±11.3
	生长期	0.108±0.024	0.889±0.069	0.192±0.018	68.3±20.6
	平均	0.079±0.014	0.727±0.043	0.154±0.012	53.4±11.7
湖心区	休眠期	0.019±0.004	0.513±0.074	0.124±0.030	22.4±8.4
	复苏期	0.020±0.003	0.447±0.057	0.122±0.052	20.3±5.5
	生长期	0.026±0.004	0.582±0.140	0.153±0.040	19.4±4.8
	平均	0.023±0.003	0.532±0.076	0.139±0.025	20.3±3.3
水草区	休眠期	0.013±0.003	0.395±0.111	0.085±0.026	11.9±3.6
	复苏期	0.044±0.013	0.375±0.106	0.063±0.032	109.4±93.2
	生长期	0.016±0.007	0.341±0.081	0.092±0.012	12.9±3.4
	平均	0.024±0.006	0.371±0.053	0.081±0.013	41.5±28.3

a) 表中的数据均为均值±S.E

表 3 藻类不同生长时期水体中的磷酸盐浓度与循环速率之间的关系

藻类生长时期		DIP	EHP	分解速率	循环时间
休眠期	DIP	1.00			
	EHP	0.94 ^{b)}	1.00		
	分解速率	0.66	0.85 ^{b)}	1.00	
	循环时间	0.46	0.18	-0.30	1.00
复苏期	DIP	1.00			
	EHP	0.35	1.00		
	分解速率	-0.17	0.80 ^{b)}	1.00	
	循环时间	0.96 ^{a)}	0.52	-0.03	1.00
生长期	DIP	1.00			
	EHP	0.82 ^{b)}	1.00		
	分解速率	0.68	0.84 ^{b)}	1.00	
	循环时间	1.00 ^{a)}	0.82 ^{b)}	0.70	1.00

a) 显著水平为 0.01; b) 显著水平为 0.05

用的溶解性反应磷的浓度却始终保持在较低的水平, 大约占总磷浓度的 6.5%左右(图 2). 此外, 水体中平均N:P值为 36.6, 也大大高于通常作为严重磷限制建议标准的 22^[19]. 而且, 作为生理指标的碱性磷酸酶活性: Chla的值也较通常用于指示严重磷限制的标准 (>0.005)约高 200 倍. 这一切都显示, 在太湖的一些

区域及一年中的某个时期, 尤其是微囊藻水华暴发时期, 浮游植物的生长可能受到磷的限制. Doukulil 等人的研究, 也得出了类似的结论^[27].

3.2 碱性磷酸酶活性与磷循环及其生物有效性

水体中磷的形态和生物可利用性会影响大多数

藻类的生长^[28], 同时, 许多因素尤其是水体中微食物网的结构及营养状态又会反过来影响磷的分布及再循环过程^[29]. Ammerman^[30]将水体中的磷循环分为 3 个主要过程, 即浮游植物和细菌吸收溶解性的反应磷、细菌及浮游植物被原生动物与浮游动物所捕食、溶解性有机磷或颗粒态的磷再生为正磷酸盐. 而碱性磷酸酶在维持最后的一个过程中发挥及其重要的作用. 许多数据表明, 当外部或内部的磷被消耗到一定程度时, 细菌及浮游植物开始合成碱性磷酸酶, 水解磷酸酯作为替代的磷源以补偿所缺乏的磷^[15,31]. 这在本文的观测数据中也可以得到证实. 表 2、表 3 表明, 水体中碱性磷酸酶的活性与 DRP 在不同生态类型的湖区、藻类生长的不同时期都显著相关. 尤其是在春季微囊藻的复苏阶段, 水体中酶的水解效率急剧增加, 为随后的微囊藻大量生长提供了充足的可利用的磷.

水体中较高的碱性磷酸酶活性通常仅出现在极低的磷酸盐条件下^[25], Chróst 也指出只有在磷酸盐浓度低于某一浓度值时, 碱性磷酸酶的活性才会显著增加, 虽然这个阈值由于受其它理化特性的影响, 在不同生态系统之间差异极大^[9,31]. 先前的一些工作表明, 在太湖水体中当磷酸盐的浓度 $<0.020 \text{ mg/l}$ 时, 碱性磷酸酶的活性显著增加, 而当磷酸盐浓度 $>0.200 \text{ mg/l}$ 时, 碱性磷酸酶的活性则会显著地减少^[32]. 事实上, 水体中碱性磷酸酶的诱导和抑制是一个极其复杂的过程, 在五里湖及河口区, 由于水体中的溶解性反应磷浓度一般较高, 其中的酶的活性及动力学参数常常表现出与其它区域不一致的趋势. 目前尚不清楚是否是由于其中的碱性磷酸酶活性被水体中较高浓度的 DRP 所抑制. 虽然在一些湖泊中, 高达 0.32 mg/l 的 DRP 也未显示出对 APA 的抑制^[33], 但也有许多相反的证据^[34,35].

4 结论

水体中酶作用下短时间尺度的有机质快速的降解以及由此导致的营养盐释放, 对于维持夏季藻类的生长是极其重要的. 本文通过对太湖不同生态类型湖区水体中各种形态磷的浓度、碱性磷酸酶活性、磷循环速率及其生物有效性的研究表明, (i) 太湖

水体中的总磷主要由悬浮态的颗粒磷构成, 溶解性反应磷(DRP)的含量不足 7%; (ii) 总磷中的 58.2% 可以通过酶解生成 DRP 以维持水体中藻类、细菌等的持续生长, 使之成为水体中 DRP 的重要补充源; (iii) 在不同生态类型湖区以及微囊藻不同生长阶段, 水体中碱性磷酸酶的活性及动力学参数差异显著, 这使得磷的矿化速率也显示出显著的差异, 其最短的磷周转时间仅需数分钟. 通过这种短时间尺度磷的快速循环, 使得夏季水体中微囊藻大量生长所需的磷酸盐能得到及时的补充.

参 考 文 献

- 1 Schindler D W. Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science*, 1977, 195: 260~262
- 2 Wetzel R G. *Limnology - lake and river ecosystems*. Third edition. New York; Academic Press, 2001. 266~269
- 3 付永清, 周易勇. 沉积物磷形态的分级分离及其生态学意义. *湖泊科学*, 1999, 11: 376~381
- 4 秦伯强, 范成新. 大型浅水湖泊内源营养盐释放的概念性模式探讨. *中国环境科学*, 2002, 22: 150~153
- 5 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. *Environmental Pollution*, 2003, 122: 391~399[DOI]
- 6 Xie L Q, Xie P, Tang H J, et al. The low TN: TP ratio, a cause or a result of *Microcystis* blooms? *Water Research*, 2003, 37: 2073~2080[DOI]
- 7 Halemejkó G Z, Chróst R J. The role of phosphatases in phosphorus mineralization during decomposition of lake phytoplankton blooms. *Arch Hydrobiol*, 1984, 101: 489~502
- 8 Hudson J J, Taylor W D. Measuring regeneration of dissolved phosphorus in planktonic communities. *Limnol Oceanogr*, 1996, 41: 1560~1565
- 9 Chróst R J, Overback J. Kinetics of alkaline phosphatase activity and phosphorus availability for phytoplankton and bacterioplankton in lake Plußsee (North German Eutrophic lake). *Microb Ecol*, 1987, 13: 229~248[DOI]
- 10 Vadstein O, Olsen Y, Reinertsen H, et al. The role of planktonic bacteria in phosphorus cycling in lakes- Sink and link. *Limnol Oceanogr*, 1993, 38: 1539~1544
- 11 Currie D J, Kalf J. A comparison of the abilities of freshwater algae and bacteria to acquire and retain phosphorus. *Limnol Oceanogr*, 1984, 29: 298~310
- 12 Currie D J, Kalf J. The relative importance of bacterioplankton and phytoplankton in phosphorus uptake in freshwater. *Limnol Oceanogr*, 1984, 29: 311~321
- 13 Francko D A, Heath R T. Functionally distinct classes of complex

- phosphorus compound in lake water. *Limnol Oceanogr*, 1979, 24: 463~473
- 14 洪华生, 戴民汉, 郑效成. 海水中碱性磷酸酶活力的测定及其在磷循环中的作用初探. *海洋与湖沼*, 1992, 23: 415~419
- 15 Berman T. Alkaline phosphatases and phosphorus availability in Lake Kinneret. *Limnol Oceanogr*, 1970, 15: 663~674
- 16 高 光, 秦伯强, 朱广伟, 等. 太湖梅梁湾中碱性磷酸酶的活性及其与藻类生长的关系. *湖泊科学*, 2004, 16: 245~251
- 17 Chróst R J, Siuda W, Albrecht D, et al. A method for determining enzymatically hydrolysable phosphorus (EHP) in nature waters. *Limnol Oceanogr*, 1986, 31: 662~667
- 18 金相灿, 屠清瑛, 主编. 湖泊富营养化调查规范(第二版). 北京: 中国环境科学出版社, 1990
- 19 Hecky R E, Campbell P, Hendzel L L. The stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in particulate matter of lakes and oceans. *Limnol Oceanogr*, 1993, 38: 709~724
- 20 Rose C, Axler R P. Uses of alkaline phosphatase activity in evaluating phytoplankton community phosphorus deficiency. *Hydrobiologia*, 1998, 361: 145~156[DOI]
- 21 Boavida M-J, Hamza W, Ruggiu D. et al. Eutrophication: alkaline phosphatase revisited. *Mem Ist Ital Idrobiol*, 1997, 56: 15~21
- 22 Kisand V, Tuvikene L, Nõges T. Role of phosphorus and nitrogen for bacteria and phytoplankton development in a large shallow lake. *Hydrobiologia*, 2001, 457: 187~197[DOI]
- 23 Sala M M, Karner M, Arin L, et al. Measurement of ectoenzyme activities as an indication of inorganic nutrient imbalance in microbial communities. *Aquat Microb Ecol*, 2001, 23: 301~311
- 24 Karner M, Rassoulzadegan F. Extracellular enzyme activity: indications for high short-term variability in a coastal marine ecosystem. *Microb Ecol*, 1995, 30: 143~156
- 25 Jansson M, Olsson H, Pettersson K. Phosphatases: origin, characteristic and function in lakes. *Hydrobiologia*, 1988, 170: 157~175
- 26 Healey F P, Hendzel L L. Physiological indicators of nutrient deficiency in lake phytoplankton. *Can J Fish Aquat Sci*, 1980, 37: 442~453
- 27 Dokulil M, Chen W, Cai Q. Anthropogenic impacts to large lakes in China: the Tai Hu example. *Aquatic ecosystem health and management*, 2000, 8: 81~94[DOI]
- 28 Peterson B J, Barlow J P, Savage A E. The physiological state with respect to phosphorus of Cayuga Lake phytoplankton. *Limnol Oceanogr*, 1974, 19: 396~404
- 29 Schindler D E, Kitchell J F, He X, et al. Food web structure and phosphorus cycling in lakes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1993, 122: 756~772[DOI]
- 30 Ammerman J W. Role of ecto-phosphohydrolases in phosphorus regeneration in estuarine and coastal ecosystems. In: Chróst R J. ed. *Microbial enzymes in aquatic environments*. New York: Springer-Verlag, 1991. 165~186
- 31 Chróst R J. Environments control of the synthesis and activity of aquatic microbial ectoenzymes. In: Chróst R J. ed. *Microbial enzymes in aquatic environments*. New York: Springer-Verlag, 1991. 29~59
- 32 高 光, 高锡芸, 秦伯强. 太湖水体中碱性磷酸酶的作用阈值. *湖泊科学*, 2000, 12: 353~358
- 33 Reichardt W, Overbeck J, Steubing L. Free dissolved enzymes in lake water. *Nature*, 1967, 216: 1345~1347
- 34 Chróst R J, Siuda W, Halemejo G Z. Long term studies on alkaline phosphatase activity (APA) in a lake with fish aquaculture in relation to lake eutrophication and phosphorus cycle. *Arch Hydrobiol*, 1984, 70: 1~32
- 35 Jamet D, Amblard C, Devaux J. Seasonal changes in alkaline phosphatase activity of bacteria and microalgae in Lake Pavin (Massif Central, France). *Hydrobiologia*, 1997, 347: 185~195