

富营养化湖泊治理中的生物操纵理论

刘春光, 邱金泉, 王 雯, 庄源益

(南开大学环境科学与工程学院, 天津 300071)

摘 要: 综述了生物操纵理论的发展和应用, 对富营养化水体生态系统中鱼类、浮游动物、浮游植物、沉水植物和细菌在食物网中的地位以及它们之间的相互关系进行了阐述。分析讨论了生物操纵理论的实际应用效果以及存在的问题。

关键词: 富营养化; 生物操纵; 水生生态系统; 湖泊恢复

中图分类号: X171.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1672 – 2043(2004)01 – 0198 – 04

Advances on Theory of Biomanipulation in Control of Eutrophicated Lakes

LIU Chun-guang, QIU Jin-quan, WANG Wen, ZHUANG Yuan-yi

(College of Environmental Science and Engineering, Nankai University, Tianjin 300071, China)

Abstract: Advances of biomanipulation theory for control of eutrophicated lakes were reviewed. Relationships among fish, zooplankton, phytoplankton, submerged macrophyte, and bacteria in eutrophic aquatic ecosystem were analyzed. Effects and problems of applying this theory in the process of lake recovery were discussed. Some suggestions on the development of this theory were proposed.

Keywords: eutrophication; biomanipulation; aquatic ecosystem; lake recovery

在世界范围内, 富营养化已经成为影响湖泊水质的主要问题。实践表明, 无论是外源营养负荷的削减, 还是各种除藻措施的实行, 均不能在大型水域取得良好而持久的效果。一些不适当的物理、化学方法还加剧了原本脆弱的水生生态系统的破坏。近年来, 水生生态学家开始在水生生物种群结构调节方面进行探索性研究, 并获取了宝贵的经验。近年来, 一种生态型富营养化湖泊管理概念——生物操纵理论受到普遍关注。就目前国内的资料来看, 对于这一理论的探索尚处于起步阶段。本文试图通过回顾该理论的形成与发展, 总结国外成功的经验与教训, 以期为我国湖泊富营养化控制理论的发展提供有益的参考。

1 生物操纵理论的产生与发展

在湖泊学研究中, 营养物质一直被看作系统的主要调节因子。近年来, 随着对水生生态系统构成的认识不断深入, 通过改变食物网结构达到控制富营养化水体藻类数量成为新的研究热点。研究者们早就意识到, 生态系统中各生物体之间以及它们与环境之间存在着相互作用, 然而对食物网内部联系

的深入了解直到 20 世纪 60 年代才正式开始。1961 年, Hrbáček 等提出, 浮游动物的生物量不仅是营养负荷的反映, 而且取决于鱼的存在, 因为鱼能够降低浮游动物的生物量, 转而引起浮游植物生物量的提高^[1]。4 年以后, Brooks 和 Dodson 发现鱼的捕食能够使浮游动物向小型个体和种类转变, 进而提出了“体型 – 效率假说”(size – efficiency hypothesis)^[2]。1975 年, Shapiro 等提出了新的恢复方法——生物操纵 (biomanipulation), 即通过去除食浮游生物者或添加食鱼动物降低浮游生物食性鱼的数量, 使浮游动物的生物量增加和体型增大, 从而提高浮游动物对浮游植物的摄食效率, 降低浮游植物的数量^[3]。这种方法也被称作食物网操纵 (food – web manipulation)。1985 年, Carpenter 等提出了“营养级联相互作用”(cascading trophic interactions)的概念^[4]。其主要观点是, 食物网顶端生物种群的变化, 通过体型大小的选择性捕食, 在营养级中自上向下传递, 对初级生产力产生较大影响。与此同时, “上行/下行”(bottom – up/top – down)理论也得到了发展^[5], 该理论认为浮游植物生物量是由上行力与下行力共同决定的, 而非营养物质单独决定。

2 生物操纵理论中各要素的地位与作用

Shapiro 等最早使用的生物操纵概念范围较宽, 不直接涉及及营养物质的水质控制措施均属于生物操纵范围, 包括对生物及其生境的改变。由于学术和实际操作上的原因, 目前生物操纵主要指的是通过改变捕食者(鱼类)的种类组成或多度来操

收稿日期: 2003 – 11 – 24

基金项目: 国家 973 计划项目(2002CB412301); 教育部资助南开大学
— 天津大学联合研究项目

作者简介: 刘春光(1974—), 男, 博士生, 主要从事污染水体修复方面的研究。E – mail: liuchunguang@nankai.edu.cn

纵植食性的浮游动物的群落结构,促进滤食效率高的植食性大型浮游动物特别是枝角类种群的发展,进而降低藻类生物量,提高水的透明度,改善水质。在这一理论的应用过程中,发现大型沉水植物、微生物以及一些理化因素也起着不可忽视的作用。

2.1 鱼的作用与调节

肉食性鱼通过捕食浮游生物食性鱼,使浮游动物向大型化演替。而大型浮游动物对藻类有较高的滤食效率和较宽的摄食范围,进而压制藻类数量。尽管肉食性鱼在多数情况下有明显的效果,但其应用也受到一定的限制。McQueen 等(1986)解释过这种情况:只有当浮游生物食性鱼的种群密度被降到很低时才有可能实现水质的改善,而肉食性鱼往往不能长期维持这种稳定状态^[5]。

浮游生物食性鱼倾向于捕食较大的浮游动物,使浮游动物向小型化演替。去除浮游生物食性鱼的目的是降低浮游动物死亡率,增加浮游动物对藻类的牧食压力并使其向大型化演替。Perrow 发现,并非完全去除浮游生物食性鱼就一定有利于改善水质^[6]。在他的试验初期,浮游生物食性鱼被大量捕出后,水质有很大改善,大型水生植物得到发展,但实验后期水中磷的浓度居高不下($0.38 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$),并发生大型植物死亡,水体缺氧,鱼类死亡的现象。Noonan 所进行的城郊小型湖泊(29 hm^2)试验也出现类似的结果^[7]。发生这种情况的原因可能与浮游生物食性鱼对水质的稳定作用有关,因为他们是水生生态系统中重要的一环。

浮游生物食性鱼不仅滤食浮游动物,有的也能滤食浮游植物,因而有人提出可以直接利用它们来控制藻类。Crisman 和 Beaver 认为,在热带和亚热带地区枝角类种类较少,而且体型较小,浮游植物食性鱼是更为合适的生物操纵工具^[8]。在中国武汉的东湖,研究者利用放养鲢、鳙的办法控制了微囊藻的水华,至今效果长达十余年之久^[9]。巢湖管理委员会也采取大量放养鲢、鳙的措施,取得了显著除藻的效果,并将这些鱼类称之为“食藻鱼”^[10]。但是也有研究发现,大型浮游植物被大量滤食后,减少了微小浮游植物的养分竞争,而微小种类的繁殖能力较强,其生物量往往会上升甚至取代大型种类,有时浮游植物的总生物量也因此而增加^[11]。另外,鲢鱼仅能消化利用所滤食藻类的一小部分,其余部分则以粪便形式进入分解环节或被鲢鱼等重新滤食。一些营养物质直接以浮游植物可利用的化学形式排出鱼的体外,使水体发生营养元素的“短路”现象,而营养物质在低层次上流通量的增加会促进浮游植物生物量的提高^[12]。

研究表明,底栖食性鱼所引起的上行效应比下行效应更明显^[13],其上行效应可能包括生物扰动作用、分泌物的营养添加作用等。底栖食性鱼有助于分层湖水的混合,促进营养盐自下而上的补充。同时,它们的活动(如觅食)会搅动沉积物,使底质-湖水界面活跃,底泥中的营养物质恢复悬浮状态,重新进入水层。Meijer 等提出的模型揭示,浅水湖中 50% 以上的浊度是再悬浮的沉积物,主要由底栖食性鱼的扰动形成的,而且无机悬浮物的含量与底栖食性鱼的生物量存在正相关关系^[14]。可

见底栖食性鱼的存在对藻类的繁殖具有促进作用。

2.2 浮游动物的摄食与浮游植物的响应

植食性浮游动物能对浮游植物产生两种相对的影响,即通过捕食造成的直接影响和营养物质再生(nutrient regeneration)所造成的间接影响。Yasuno 等就曾指出,浮游动物的捕食作用能够控制可食性自养生物的生物量,从而影响初级生产^[15]。但是也有研究者称,浮游动物的捕食作用对浮游植物可能有积极影响,原因是可能刺激非食用性藻类的生长^[16]。根据体型-效率假说预测,在较低鱼类捕食压力下,大型浮游动物在竞争中占有优势,原因是:(1)大型浮游动物具有更广泛的食谱;(2)具有更高的滤食效率;(3)由于较低的个体呼吸率而形成的较高的代谢效率。因此,尽管由于鱼的减少使浮游动物总的生物量的增加可能导致对浮游植物更高的捕食压力,但是向大型浮游动物的演替可能是生物操纵过程中更为重要的因素^[17]。

在强大的摄食压力下,浮游植物自身也产生抵御机制。例如浮游动物的摄食压力使蓝绿藻常常成为优势种。一般来说蓝绿藻对于浮游动物来说食用价值很低,它们较大的体积使其难以被滤食性动物所食用。还有许多种蓝藻分泌的产物对于水生植物和动物具有毒性^[18]。淡水生态系统中藻类防御理论(algal defense theory)预示,摄食强度的加大会导致可食性藻类丰度的下降,它们应该被生长更加缓慢、抗性更强的藻种取代^[19]。据 péter 报道,有些抗性藻(例如 *Sphaerocystis Schroeteri*)能够在浮游动物肠道中存活下来,并且能够从其体内吸收养分^[20]。藻类还有一种抵御机制,即自身的快速生长。例如,在营养丰富的环境里,藻类的快速生长可能会“摆脱”浮游动物强大的摄食压力。

2.3 大型沉水植物的重要作用

根据交替稳定态概念(concept of alternative stable states),沉水植物在生物操纵中的重要性得到越来越多的认可^[21]。大型沉水植物能够通过多种机制影响湖泊生态系统,这些机制包括养分竞争、植物抑制物质释放以及提供植食性浮游动物庇护所等。此外,沉水植物能够使沉积物稳定并降低水流流速。近年来的研究还发现,大型沉水植物能够为固着性藻类生长提供附着表面,增加附生植物对养分的吸收。然而,在多数富营养化湖泊中,大型植物正在逐渐减少或者已经丧失。Sand-jensen 和 Søndergaard 认为,引起大型沉水植物的丧失的最重要原因不是浮游植物生物量的增加,而是由于附生藻类的生长^[22]。除了对光线的阻碍,附生植物可能会降低无机营养和碳向寄主植物的供应^[23]。很多水禽能够摄食大型植物,这可能也是一个抑制大型植物发展的机制。然而,Marklund 等研究发现,一般只有在水禽数量集中,或者沉水植物密度很低以及建群阶段,水禽对沉水植物的抑制作用才比较明显。虽然草食性鱼能够摄食沉水植物,但是在自然情况下,种类混杂的鱼群很少能够削减沉水植物数量,除非沉水植物非常稀疏。影响大型沉水植物重建的一个重要方面就是湖泊的形态。湖泊必须有足够大(占湖泊面积的 25% ~ 30%)的浅水(< 2 m)区域为沉水植物的建群提供场所,一旦水体透明度满足沉水植物生长的条件,沉水植物就能在这些区域生长起来^[24]。

2.4 细菌的特殊地位

除了分解有机物, 为浮游植物提供营养物质之外, 细菌还能够作为浮游动物的食物。研究发现, 细菌能够在大型蚤食物短缺时提供食物补充, 对维持大型蚤较高的生物量起着重要作用。因此, 大型蚤对细菌的摄取被认为能够起到稳定生物操纵进程的作用, 在实行生物操纵湖泊的食物网中占有重要的地位。如果大部分浮游植物不能被大型蚤摄食或消化, 那么其他食物颗粒就必须增加以防止出现食物限制。由于较高的初级生产力使细菌有较高的产量, 并且大型蚤能够直接摄食并利用细菌, 因此细菌就成为这样一种替代食物源^[25]。

2.5 磷的有效阈值

由于上行效应的存在, 湖泊中的营养物质对于生物操纵的实施效果有着不可忽视的影响。对于生物操纵来说, 营养物质是存在有效浓度范围的。1990 年, Benndorf 提出了生物操纵有效的磷负荷阈值 (threshold of phosphorus loading) 概念^[26], 认为只有当湖泊磷负荷低于阈值时, 下行效应才能在食物链的底层起作用。而且, 不同类型水体的这种磷负荷阈值差异极大。Jeppessen 等将浅水湖泊生物操纵有效的磷负荷阈值定为夏季 $100 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ 左右 (范围为 $80 \sim 150 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$), 即输入的外源磷负荷必须削减到 $0.5 \sim 2.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 方可保证生物操纵的长期稳定^[27]。Benndorf 还提出, 在外源 P 负荷低于 $0.6 \sim 0.8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 的情况下, 能够通过生物操纵降低湖内的 P 负荷, 从而加剧浮游植物生长的磷限制^[28]。

3 生物操纵的应用与面临的问题

尽管 Shapiro 在 1975 年就提出采用生物操纵的办法进行湖泊修复, 然而只是在过去的十余年, 这项技术才被广泛用于水质管理当中。最初的生物操纵试验是在相对较深的湖泊中进行的, 方法涉及到采用鱼藤酮灭杀或者通过养殖肉食性鱼的方法去除特定鱼种, 发现效果不是特别稳定^[29]。在丹麦, 通过在 233 个湖泊进行围隔试验, 研究者提出, 下行控制在浅湖中比在深湖中更有效 (大型沉水植物丰度较高的湖泊除外)^[30]。在荷兰, 生物操纵措施通常涉及到浅水湖中浮游生物食性和底栖生物食性鱼的大量去除^[31]。在捷克的 Rimov 水库, 研究者是采用 3 种方法相结合的措施去除浮游生物食性鱼的: 控制鲤科鱼类的成功产卵; 捕获和去除不想要的鱼种; 提高食鱼性鱼的数量^[32]。

多数生物操纵的支持者认为, 通过控制湖泊和水库中鱼类数量来减少藻类生物量是容易做到的。然而, 随着水体规模的增大, 浮游食性鱼的去除通过毒杀或泄水都难以实现, 这种设想成功的可能性变得很小了。提高肉食性鱼的数量同样可以维持浮游动物的数量, 控制藻类生物量。通常, 捕食性鱼数量的提高是通过常规的放养和禁止捕捞获得的。不过, 研究表明, 要想实现对浮游生物捕食作用的降低, 需要成年肉食性鱼类的大规模放养工程。这样放养的成本效率也是值得怀疑的, 特别是在它的稳定性还不确定的情况下^[33]。由于互相捕食和新生鱼不断补充, 具有高密度肉食性鱼的湖泊的长期稳定性变得非常复杂^[34]。

随着富营养化控制理论研究的深入, 作为一种有前景的生物控制措施, 生物操纵理论在实践中的成功应用已经成为科研人员面临的主要问题。在理论方面, 浮游食物网内的营养级联相互作用, 滤食性鱼与肉食性鱼的比例关系, 幼鱼与成鱼的比例, 底栖食性鱼的作用, 附着藻对营养物质的竞争, 微生物在养分循环中的地位, 这些方面还需要深入了解。在实际应用中, 由于不同湖泊的形态、水质以及功能有着很大区别, 一个湖泊使用的操纵方法很可能不适用于另一个湖泊。另外, 湖泊的管理者与研究者思维方式、具体要求等方面也存在着一定的差异。因此, 针对不同的富营养化湖泊, 如何使生物操纵法获得成功并得以长期维持, 是研究者和管理者需要共同解决的问题。

参考文献:

- [1] Hrbáček J, Dvorakova M, Korinek V, et al. Demonstrations of the effects of fish stock on the species composition and the intensity of the metabolism of the whole plankton association[J]. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 1961, 14: 192 – 195.
- [2] Brooks J L, Dodson S I. Predation, body size and the composition of plankton[J]. *Science*, 1965, 150: 28 – 35.
- [3] Shapiro J, Lamarra V, Lynch M. Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration[A]. In P L Brezonik & J L Fox (eds), *Proceedings of the Symposium on Water*[C], 1975. 85 – 96.
- [4] Carpenter S R, Kitchell J F, Hodgson J R. Cascading trophic interactions and lake productivity[J]. *Bio Science*, 1985, 35: 634 – 639.
- [5] McQueen D J, Post J R, Mills E L. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems[J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 1986, 35: 1571 – 1581.
- [6] Perrow M R, Moss B, Stansfield J. Trophic interactions in shallow lake following a reduction in nutrient loading: A long term study[J]. *Hydrobiologia*, 1994, 275/276: 43 – 52.
- [7] Noonan T A. Como Lake, Minnesota: The long – term response of a shallow urban lake to biomanipulation[J]. *Lake Reserv Manage*, 1998, 14(1): 92 – 109.
- [8] Crisman T L, Reaver I R. Applicability of planktonic biomanipulation: for managing eutrophication in the subtrophics[J]. *Hydrobiologia*, 1990, 200/201: 177 – 185.
- [9] 刘建康, 谢平. 揭开武汉东湖蓝藻水华消失之迷[J]. *长江流域资源与环境*, 1999, 8(3): 312 – 319.
- [10] 李春雁, 崔毅. 生物操纵法对养殖水体富营养化防治的探讨[J]. *海洋水产研究*, 2002, 23(1): 71 – 75.
- [11] Opuszynski K. Use of phytophagous fish to control aquatic plants[J]. *Aquaculture*, 1972, 1: 61 – 63.
- [12] 董双林. 鲢鱼的放养对水质影响的研究进展[J]. *生态学杂志*, 1994, 13(2): 66 – 68.
- [13] Tatrai I, Toth G, Ponyi J E, et al. Bottom – up effect of bream (*Abramms brama L.*) in lake Balaton[J]. *Hydrobiologia*, 1990, 200/201: 167 – 175.
- [14] Meijer M L, de Haan M D, Breukelaar A W, et al. Is reduction of benthivorous fish an important cause of high transparency following biomanipulation in shallow lakes? [J]. *Hydrobiologia*, 1990, 20 /

- 201: 303 – 316.
- [15] Yasuno M, Takamura N, Hanazato T. Nutrient enrichment experiment using small microcosm[A]. In: Gopal B, Hillbricht – Ilkowska A, Wetzel R G (eds), Wetlands and Ecotones. Studies on Land – Water Interactions[C]. National Institute of Ecology and National Scientific Publications. New Delhi, 1993. 181 – 193.
- [16] González E J. Nutrient enrichment and zooplankton effects on the phytoplankton community in microcosms from El Andino reservoir (Venezuela)[J]. *Hydrobiologia*, 2000, 434: 81 – 96.
- [17] Steven D, Luc D M, Nicole P, et al. The relevance of size efficiency to biomanipulation theory: a field test under hypertrophic conditions[J]. *Hydrobiologia*, 1997, 360: 265 – 275.
- [18] Sevrin – Reyssac J, Pletikosic M. Cyanobacteria in fish ponds[J]. *Aquaculture*, 1990, 86: 219 – 229.
- [19] Anurag A. Afrawal. Algal defense, Agrazers, and their interactions in aquatic trophic cascades[J]. *Acta Oecologica*, 1998, 19(4): 337 – 337.
- [20] Péter B. Management of pond ecosystems and trophic webs[J]. *Aquaculture*, 1995, 129: 373 – 386.
- [21] Strand J A. The development of submerged macrophytes in Lake Ringsjön after biomanipulation[J]. *Hydrobiologia*, 1999, 404: 113 – 121.
- [22] Sand – Jensen K, Søndergaard M. Phytoplankton and epiphyte development and their shading effect on submerged macrophytes in lakes of different nutrient status[J]. *Int. Revue ges. Hydrobiologia*, 1981, 66: 529 – 552.
- [23] Donk E, Gulati R D. Transition of a lake to turbid state six years after biomanipulation: mechanisms and pathways[J]. *Wat Sci Tech*, 1995, 32(4): 197 – 206.
- [24] Marklund O, Sandsten H, Hansson L A, et al. Effects of waterfowl and fish on submerged vegetation and macroinvertebrates[J]. *Freshwater Biology*, 2002, 147(11): 2049 – 2059.
- [25] Norbert K, Angela B, Clemens W, et al. Bacteria ingestion by *Daphnia galeata* in a biomanipulated reservoir: a mechanism stabilizing biomanipulation? [J]. *Hydrobiologia*, 1999, 403: 109 – 121.
- [26] Bendorf J. Conditions for effective biomanipulation; conclusions derived from whole – lake experiments in Europe[J]. *Hydrobiologia*, 1990, 200/201: 187 – 203.
- [27] Jeppesen E, Jensen J P, Kristensen P, et al. Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic, temperate lakes: threshold levels, long – term stability and conclusions[J]. *Hydrobiologia*, 1990, 200/201: 219 – 227.
- [28] Benndorf J. Possibilities and limits for controlling eutrophication by biomanipulation[J]. *Int Rev Ges Hydrobiologia*. 1995, 80: 519 – 534.
- [29] Meijer M – L, de Boois I, Scheffer M, et al. Biomanipulation in shallow lakes in The Netherlands: an evaluation of 18 case studies[J]. *Hydrobiologia*, 1999, 408/409: 13 – 30.
- [30] Jeppesen E, Jensen J P, Søndergaard M, et al. Top – down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth[J]. *Hydrobiologia*, 1997, 342/343: 151 – 164.
- [31] Breukelaar A W, Lammens E H R R, Klein Breteler J G P. Effects of benthivorous bream (*Abramis brama*) and carp (*Cyprinus carpio*) on sediment resuspension and concentrations of nutrients and chlorophyll a [J]. *Freshwat Biol*. 1994, 32: 113 – 121.
- [32] Jaromir S, Jan K. Long – term biomanipulation of Rimov Reservoir (Czech Republic) [J]. *Hydrobiologia*, 1997, 345: 95 – 108.
- [33] Barthelmes, D. Fish predation and resource reaction: Biomanipulation background data from fisheries research[J]. *Limnologica*, 1988, 19: 51 – 59.
- [34] Mills E L, Forney J L, Wagner J. Fish predation and its cascading effect on the Oneida Lake food chain[A]. In: Kerfoot W C & Sih A (eds). Predation: Direct and Indirect Effects on Aquatic Communities [C]. Univ Press of New England, Hanover, 1987. 118 – 131.