

柳星, 贺海波, 刘再华. 水体 CO<sub>2</sub> 施肥及其碳增汇和富营养化缓解效应[J]. 第四纪研究, 2023, 43(2): 573–585.

LIU Xing, HE Haibo, LIU Zaihua. Effects of CO<sub>2</sub> fertilization in aquatic ecosystems on the carbon sequestration and eutrophication mitigation[J]. Quaternary Sciences, 2023, 43(2): 573–585.

doi: 10.11928/j.issn.1001-7410.2023.02.22

文章编号: 1001-7410(2023)02-573-13

# 水体 CO<sub>2</sub> 施肥及其碳增汇和富营养化缓解效应\*

柳星<sup>1, 2</sup>, 贺海波<sup>1</sup>, 刘再华<sup>1</sup>

(1. 中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室, 贵州 贵阳 550081; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 碳酸盐岩风化能否形成长期稳定的碳汇很大程度上受控于陆地水体中生物碳泵(BCP)的效率。水体富营养化是 BCP 效应的表现形式之一, 有助于固碳增汇, 但却负反馈于水生环境。如何实现碳增汇和富营养化缓解效应的双赢, 是具有挑战性的环境科学问题。通常认为氮(N)、磷(P)是富营养化的主要控制元素, 而 BCP 还受到碳(C)元素的控制, 尤其是在富营养化及喀斯特水体中, 由于密集的水华生长和喀斯特独特的碱性水体, 使得 C 限制问题在水体生产力和富营养化的研究与 N-P 同样重要。水体 CO<sub>2</sub> 施肥能有效缓解水体碳限制问题, 促进生产力实现水体碳增汇, 并通过改变生物结构和提高 BCP 除磷效率实现对富营养化的抑制作用。基于此, 本文综述了水体 CO<sub>2</sub> 施肥实现碳增汇和富营养化缓解双赢的可能性, 并揭示其作用机制, 这主要包括水体 CO<sub>2</sub> 对生物群落组成和演替以及对 BCP 除磷机制和效率的影响。在此基础上, 展望了喀斯特水体在其中的特异性表现以及生物结构变化对碳增汇和富营养化缓解带来的影响。

**关键词:** CO<sub>2</sub> 施肥; 碳增汇; 富营养化缓解; 生物碳泵; 陆地水体

中图分类号: X142, P595

文献标识码: A

开放科学标识码(OSID)



## 0 引言

为应对气候变化对人类生存和发展带来的威胁, 中国提出于 2030 年前达到 CO<sub>2</sub> 排放峰值, 2060 年前实现碳中和的“双碳”战略目标。目前, 减少碳排放和增加碳吸收是科学界的重要研究目标之一。以往陆地碳汇的研究主要集中在土壤和植被<sup>[1-2]</sup> 岩石圈作为全球最大的碳库却并没有得到应有的关注。2007 年至今, Liu 等<sup>[3-5]</sup> 综合考虑碳酸盐风化、全球水循环和水生光合作用等过程, 提出并发展了“耦联水生光合作用的碳酸盐风化碳汇(CCW)”学说, 认为碳酸盐风化产生的溶解无机碳(DIC)不仅是重要的无机碳汇, 还可以经生物碳泵将部分 DIC 转化为内源有机碳(AOC)埋藏于河流、湖库以及海洋中, 最终进入岩石圈形成长期稳定碳汇, 这使得碳酸盐风化在任何时间尺度上都具有控制气候变化的作用。碳酸盐风化能否形成持久稳定

的碳汇很大程度上取决于生物碳泵的效率, 即到底有多少 AOC 得到有效保存<sup>[6]</sup>。陆地水体(河流、湖库等)作为 AOC 生产和埋藏的场所, 与其面积相比, 其对全球碳循环有着不成比例的影响<sup>[7-9]</sup>。在过去 60~150 年间, 全球部分陆地水体 CO<sub>2</sub> 排放通量减少<sup>[10]</sup>, 溶解有机碳(DOC)浓度和有机碳(OC)的埋藏增加<sup>[11]</sup>。这一变化主要是由于全球变暖和人类活动加剧, 水生植物光合作用生成的 AOC 增加, 即由生物碳泵效应增强所引起的<sup>[12]</sup>。在最新一次的 AOC 估算中, 每年由增强的生物碳泵效应产生的碳汇量可达 3.8~18.0 亿吨, 并且在未来气候变化和人类活动不断加剧的背景下, AOC 将变得更加重要<sup>[12]</sup>。因此, 陆地水体的碳增汇极具潜力。

通常认为, 氮(N)、磷(P)是水生植物进行光合作用的主要限制因素<sup>[13-14]</sup>。但近来的研究表明, 碳(C)的限制性作用越来越重要, 特别是在富营养化<sup>[15-17]</sup>和喀斯特水体<sup>[18-19]</sup>中, 具体表现在 DIC 对

2022-08-20 收稿, 2022-10-30 收修稿

\* 中国科学院(B类)战略性先导科技专项项目(批准号: XDB40000000)、国家自然科学基金碳专项重点项目(批准号: 42141008)、国家自然科学基金重点项目(批准号: 42130501)和国家自然科学基金创新群体项目(批准号: 41921004)共同资助

第一作者简介: 柳星, 男, 24岁, 硕士研究生, 地球化学专业, E-mail: liu-xing@mail.gyig.ac.cn

通讯作者: 刘再华, E-mail: liuzaihua@vip.gyig.ac.cn

水生生物存在明显的施肥效应,即 DIC 浓度越高,形成的碳汇量越多<sup>[20-22]</sup>。因此,陆地水生生态系统中的碳限制对生物碳泵效率及产生的碳汇效应的影响不容忽视。然而,过量 C、N、P 的输入将促进水生生产力增加并使水体出现富营养化现象,由此可能引发蓝藻爆发等一系列复合型生态环境问题<sup>[23-24]</sup>。水体富营养化作为生物碳泵效应的表现形式,虽然具有提高水生系统碳汇以及逆转水体碳收支的作用<sup>[10-11, 25]</sup>,但其对水质的影响是负面的。如何维持水体生物碳泵相对稳定高效运作的同时,缓解水体向富营养化发展,对于碳汇安全和富营养化防治具有重要意义。

不同水生生物对营养物质的需求和吸收不同<sup>[26]</sup>。特别是近年来的研究发现,CO<sub>2</sub> 对不同浮游植物和沉水植物的限制存在明显差异,可能是使得水体生态系统生物结构发生转变的主要原因<sup>[27-29]</sup>。相对于蓝藻,绿藻、硅藻和沉水植物对水质改善有益<sup>[30]</sup>。研究发现,高 DIC/TN (总氮) 和 DIC/TP (总磷) 的水体有利于增强光合作用并抑制蓝藻爆发<sup>[22, 27]</sup>,高 CO<sub>2</sub> 环境能提高绿藻和硅藻的竞争优势<sup>[28-31]</sup>。因此,我们认为可以利用 CO<sub>2</sub> 对生物的限制差异,通过调节失衡的水体化学计量比关系,改变浮游-沉水植物群落结构和组成,从而减缓水体富营养化进程;并且,在生物碳泵发生过程中,除直接光合吸收水体或底泥中的 P,伴随生成的碳酸钙与溶解性磷酸盐发生吸附或共沉淀亦可使 P 得以去除<sup>[32-35]</sup>;此外,受 DIC 施肥效应影响形成的高 pH、高溶解氧(DO)的水体环境,促使水柱中 P 易被铁氧化物吸附,导致水体中可溶性磷向难溶性磷转化<sup>[36-37]</sup>,从而调节水体中营养元素化学计量比,形成对生物碳泵效应的负反馈机制,进一步缓解水体向富营养化方向发展,促成水质安全和水体碳增汇的双赢,其机制如图 1 所示。

总之,基于水生生态系统碳限制的 CO<sub>2</sub> 施肥效应及其碳增汇机制,并考虑 CO<sub>2</sub> 对富营养化的缓解作用是未来生态系统服务与管理的研究重点。这一新认知将为地表水体实现人工碳增汇和缓解富营养化提供新的科技支撑。

## 1 水体富营养化及其碳汇效应

富营养化水生生态系统通常被视为净 CO<sub>2</sub> 汇,因为无机营养物(如 N、P 等)的高通量输入可能会推动 DIC 向 OC 的转化<sup>[38]</sup>,而贫营养水生生态系统往往是净 CO<sub>2</sub> 源,其初级生产力是由异养生物驱动

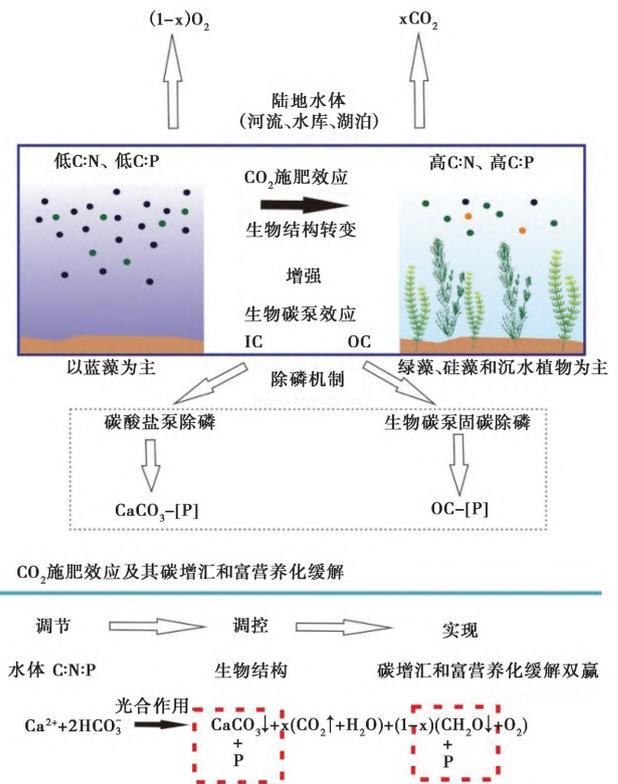


图 1 CO<sub>2</sub> 施肥效应及其碳增汇和富营养化缓解机制图

根据文献[12, 32]修改

Fig. 1 Schematic diagram showing CO<sub>2</sub> fertilization and its mechanisms for carbon sequestration and eutrophication mitigation, and modified from references [12, 32]

的循环过程控制<sup>[39]</sup>。当然也存在不同的情况,如作为贫营养型的抚仙湖,研究发现其碳汇效应较为显著,这可能较大程度上受控于喀斯特型水体的高 DIC、pH 特征<sup>[40]</sup>。但整体上,水体日益富营养化的过程,将产生更多的内源沉积,也因此,预计向大气的 CO<sub>2</sub> 排放量将减少<sup>[10, 41]</sup>。这可能解释了即便近 90% 的湖泊处于 CO<sub>2</sub> 过饱和状态<sup>[42]</sup>,CO<sub>2</sub> 脱气通量却普遍减少<sup>[10, 25]</sup>。类似的现象也普遍出现河流中<sup>[41, 43]</sup>,如 Wang 等<sup>[43]</sup>发现在 1960~2000 年期间,随着长江营养物质浓度显著地增加,溶解 CO<sub>2</sub> 大幅减少。根据 Lewis<sup>[44]</sup> 的估计,人类活动引起的营养富集已使全球湖泊的初级生产总量增加了约 74%。过量营养盐的输入,极大的促进初级生产力,刺激水生植物对水体 CO<sub>2</sub> 的迅速吸收,促进水中 OC 的产生和沉积埋藏<sup>[11]</sup>。在过去百年中,无论是在亚洲、欧洲还是美洲,人类活动导致的水体(湖泊)富营养化使有机碳埋藏速率至少增加了 4~5 倍<sup>[11, 45-46]</sup>。这些现象进一步表明,富营养化水体具有驱使水生生态系统由碳源向碳汇功能转变的属性。

作为生物圈中碳汇最活跃的区域之一,随着未来人类活动成因的持续水体富营养化,其碳汇效应的重要性可能会在未来进一步增加。然而,如何平衡水体富营养化与碳汇之间的关系,对于碳汇安全和水质安全具有重要意义。

## 2 生物碳泵碳限制的重要性

长期以来,碳元素通常不认为是一个限制因子<sup>[47]</sup>。这种认识主要基于两种常见的误解: 1) 淡水水体中的 CO<sub>2</sub> 足够高,足以满足水生植物光合生长的碳需求,因为许多水体常处于 CO<sub>2</sub> “过饱和”状态<sup>[42]</sup>,并且大气 CO<sub>2</sub> 可以源源不断的进行补给; 2) 在大部分情况下,CO<sub>2</sub> 虽然仅占 DIC 的很小一部分,但许多光合生物都具有碳浓缩机制(CCM),除直接利用 CO<sub>2</sub> 外,还可以将 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 作为碳源<sup>[48-50]</sup>,因此 CO<sub>2</sub> 并不能限制水体初级生产力。事实上,这些认识主要依据对贫-中营养化水体的调查。然而,Balmer 和 Downing<sup>[38]</sup> 的研究表明,受农业影响的富营养化湖泊主要是 CO<sub>2</sub> 不饱和的。密集水华强烈的光合作用很容易将水体变为不饱和的状态<sup>[51]</sup>,从而形成高 pH 和碳限制的水体环境。同时,水-气间 CO<sub>2</sub> 的交换是一个极为缓慢的过程,CO<sub>2</sub> 在水中的扩散速率仅为大气中的万分之一<sup>[52]</sup>,水中 CO<sub>2</sub> 补充速率远小于水生植物固定 CO<sub>2</sub> 的速度<sup>[53]</sup>。此外在淡水水体中,HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 是碳主要的形态,高 pH 的水体如喀斯特地表水体,碳酸盐平衡体系以 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 或 CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> 为主,使得溶解 CO<sub>2</sub> 的浓度实际更低,尤其是当 pH>8.2 时,水中 CO<sub>2</sub> 浓度不足 DIC 的 1%<sup>[19]</sup>。

尽管许多水生植物具有 CCM,允许它们同时利用 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 和 CO<sub>2</sub> 作为碳源,但两种无机碳的吸收利用机制是不同的<sup>[48, 54]</sup>。CO<sub>2</sub> 很容易在细胞膜上扩散,而 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 的利用则需要主动的转运机制才能通过细胞膜或胞外的碳酸酐酶(CA)将 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 转化为 CO<sub>2</sub><sup>[48-50]</sup>。HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 的使用是需要消耗额外能量和营养物质,这使得许多光合生物对 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 的亲性通常比 CO<sub>2</sub> 低得多<sup>[30]</sup>。研究表明,对 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 的利用可能影响生物的生长速率<sup>[54]</sup>,如当 CO<sub>2</sub> 浓度增加一倍至 20 μm 时,可节省 20% 的 CCM 消耗,从而减少 3%~6% 固碳<sup>[55]</sup>。而水体 CO<sub>2</sub> 浓度的升高将降低对 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 的利用能量并促进生长效率<sup>[56]</sup>。越来越多的研究表明,水生光养生物的生长受到碳限制的影响<sup>[15-22]</sup>。如近期,Kragh 和 Sand-Jensen<sup>[18]</sup> 在对丹麦

硬水湖泊和中试实验的研究中,发现硬水中的浮游植物生物量高于软水湖泊,其生长受到 C 和 P 的共同限制; Hammer 等<sup>[15]</sup> 在对不同碱度和 DIC 的富营养化湖泊的研究中更是指出,浮游植物的光合作用、生长速率、最大生物量和有机碳产量均受到显著的碳限制。

水体 CO<sub>2</sub> 浓度高低可能还会对生物群落结构和组成造成影响<sup>[57]</sup>。不同种类的水生植物对 CO<sub>2</sub> 和 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 的吸收能力不同<sup>[28-31, 57-59]</sup>,这种碳获取策略的差异可能会影响它们之间的竞争优势。事实上,许多研究表明,浮游植物群落的变化是 CO<sub>2</sub> 浓度上升后的结果<sup>[28-29]</sup>。与富营养化直接相关的蓝藻相对于其他藻类更能适应较低的 CO<sub>2</sub> 浓度,而对水质改善有益的绿藻、硅藻和沉水植物则更易生长在高 CO<sub>2</sub> 环境<sup>[27-31, 57-59]</sup>。

以上说明,CO<sub>2</sub> 施肥效应对水体碳增汇和生物结构的演替具有显著作用。然而,与传统的 N-P 限制富营养化的观点相比<sup>[13-14]</sup>,C 限制对水体碳增汇及其富营养化缓解的研究程度还不够,迫切需要进行系统的研究。

## 3 CO<sub>2</sub> 施肥效应及其碳增汇

前期的研究中,我们发现在喀斯特地表水体中生物生长呈现显著的 DIC 施肥效应,水体中 DIC 越高,产生的 AOC 越多<sup>[20-22]</sup>。这是否意味着高 pH、高 DIC 这种独特水化学特征的喀斯特水体,其 CO<sub>2</sub> 施肥效应具有较大的碳增汇潜力?

水体 N 和 P 可用性的增加会使碳限制及 CO<sub>2</sub> 施肥效应更为显著<sup>[15-17]</sup>。Schippers 等<sup>[60]</sup> 认为在富营养化淡水系统中,大气 CO<sub>2</sub> 增加一倍可使生产力提高 50% 以上,水生光合碳汇的增加可能比预期的要多。因此,在富营养化水体中充入 CO<sub>2</sub> 将有助于提高营养物质利用效率,降低 CCM 消耗的能量并用于其他生理活动,促进植物的光合生长;此外,CO<sub>2</sub> 在过饱和湖泊中也能促进水体的初级生产力,Jansson 等<sup>[21]</sup> 发现 CO<sub>2</sub> 过饱和的湖泊(即使存在 P 限制的情况)的生产力甚至达到与大气 CO<sub>2</sub> 平衡湖泊生产力的 10 倍。多项研究也证明,当水体 CO<sub>2</sub> 过饱和时,叶绿素、初级生产力(GPP)与 pCO<sub>2</sub> 呈更强的正相关,存在明显的 CO<sub>2</sub> 施肥效应<sup>[16, 61-62]</sup>。即使在营养限制的条件下,只要有足够的光照和 DIC,初级生产者仍然能够进行光合作用。这是因为核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(RuBisCO)

通常在平衡  $\text{CO}_2$  值下是不饱和的<sup>[63]</sup>,水生植物的光合作用达到半饱和所需的二氧化碳浓度通常是空气平衡浓度的 6~13 倍<sup>[64]</sup>,因此,在过饱和湖泊中, $\text{CO}_2$  分压的增加可能会通过增强扩散效率,从而增加 RuBisCO 活性位点周围的  $\text{CO}_2$ ,并最终提高光合效率<sup>[50]</sup>。

水体  $\text{CO}_2$  可利用的增加除了会促进生长,还可能改变初级生产者的元素组成,进而影响生物碳泵效应作用下的有机碳生产总量<sup>[65-66]</sup>。初级生产者元素计量比的变化是群落组成和环境胁迫共同作用的结果<sup>[67-68]</sup>。如在寒冷、营养丰富的高纬度海洋浮游植物的 C:N:P 为 78:13:1,群落结构以硅藻为主;在温暖、营养贫乏的中纬度海洋浮游植物的 C:N:P 为 195:28:1,以蓝藻占优势<sup>[69]</sup>。此外,在环境胁迫下,浮游植物细胞可能会偏离种群特定的细胞元素计量比以适应环境变化<sup>[70]</sup>。除温度和营养盐可利用性外,上升的  $\text{CO}_2$  也可以影响浮游植物元素计量比<sup>[71-72]</sup>。Velthuis 等<sup>[71]</sup>的研究表明,在营养充足的条件下, $\text{CO}_2$  的升高增加了浮游植物 4% 的 C:N 和 9% 的 C:P,并增加 6% 的生长速度;营养限制的条件则放大了  $\text{CO}_2$  对 C:N 和 C:P 的影响,分别增加了 27% 和 17%;Matsumoto 等<sup>[65]</sup>研究表明,海洋有机碳 C:N:P 在冰期大幅增加,有效地缓冲此时期全球有机碳产量的减少,并估计减少大约 20  $\mu\text{atm}$  的大气  $\text{CO}_2$ 。因此,初级生产者动态变化的 C:N:P 可能影响生物碳泵的强弱。如果单位质量 AOC 的平均碳与营养的比值增加,那么生物碳泵也将比目前估计的更强,这可能会对全球碳收支产生重要影响。

初级生产者碳与营养比对水体  $\text{CO}_2$  升高的响应取决于生态系统的营养状况<sup>[71-72]</sup>。Low-Décarié 等<sup>[29]</sup>将  $\text{CO}_2$  和 P 分别划定为速率和产量限制资源, $\text{CO}_2$  可与其他营养物质相互作用影响生产力。在富营养化水体中,水体  $\text{CO}_2$  的施肥效应主要促使生态系统更快达到潜在的最大生物量,而升高的  $\text{CO}_2$  对光合生物的碳与营养比影响较小,其碳增汇机制可能是生物量的增加带来的(图 2a);在低营养负荷下, $\text{CO}_2$  水平升高导致光合植物从碳限制向营养元素限制转变,并伴随光合生物的碳:营养比化学计量比显著增加,表现出细胞碳含量随  $\text{CO}_2$  浓度升高而升高,而该过程对生物量贡献较小<sup>[72]</sup>,其增汇机制则可能主要是通过增加碳与营养比实现的(图 2b)。

由于人类活动的影响,水体中过量的 N-P 输入

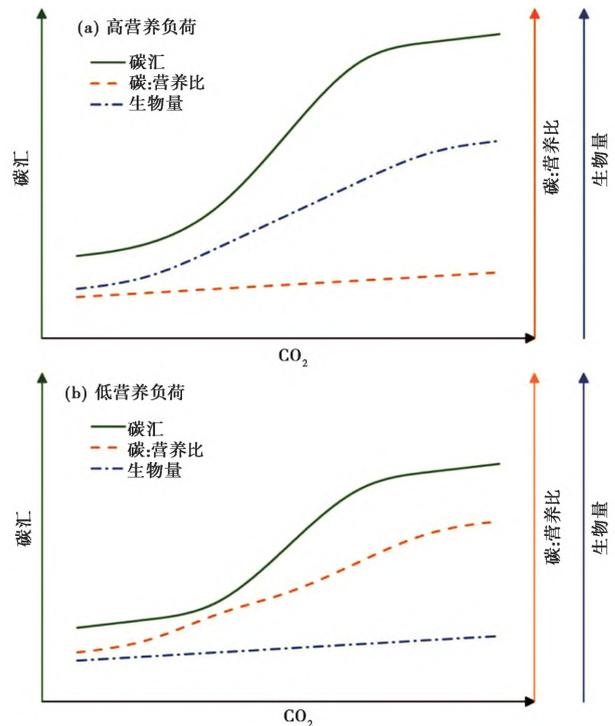


图 2  $\text{CO}_2$  施肥效应在高营养负荷 (a) 和低营养负荷 (b) 下的碳增汇机制  
根据文献[72]修改

Fig. 2 Mechanisms for increasing carbon sequestration by  $\text{CO}_2$  fertilization effect under high nutrient load (a) and low nutrient load (b), and modified from reference [72]

往往会导致在未来的淡水生态系统中富营养化和碳限制将变得更加普遍<sup>[15-17]</sup>。因此,依据水体  $\text{CO}_2$  施肥所表现出的碳增汇潜力,通过人工增加水体  $\text{CO}_2$  浓度,有助于提高生物碳泵效率,促进水体碳增汇。

## 4 水体 $\text{CO}_2$ 对富营养化的缓解机制

### 4.1 水体 $\text{CO}_2$ 对生物群落组成和演替的影响

在水体富营养化和大气  $\text{CO}_2$  浓度增加的全球背景下,生态系统中基本元素数量和比例正不断发生变化<sup>[70-73]</sup>;其中,富营养化导致水体化学计量比失衡,影响生物结构的变化,造成生态系统生产力和环境质量下降<sup>[74-75]</sup>。浮游植物和沉水植物是淡水水生系统中的主要的初级生产者,由于不同藻类和沉水植物对营养物质的需求和吸收不同,其生物体的化学计量比和生长受到环境无机元素的调控<sup>[76-78]</sup>。在淡水中,过量的 N-P 输入有利于以蓝藻为主的藻类生长,并导致从以大型沉水植物为主的清澈水体状态转变为以浮游植物为主的浑浊水体状

态 特别是在浅水湖泊中<sup>[79~80]</sup>。目前,控制富营养化的策略大多集中在减少 N-P 输入<sup>[81]</sup>。然而,最近的研究表明,由于污水处理策略<sup>[74]</sup>和 N-P 在水体中滞留时间的差异<sup>[75]</sup>,这种不平衡的状态正不断被加剧。并且,N-P 的过量去除会降低生物碳泵的效率,削弱水生固碳的能力<sup>[82]</sup>。在前期,我们在研究不同土地利用类型下的喀斯特泉-池系统时发现,当水体 C:N 和 C:P 比值较高时,绿藻和硅藻比蓝藻更具竞争优势,由此认为自然植被恢复或向水体注入 CO<sub>2</sub>,可能有利于实现富营养化缓解和碳增汇的双赢目标<sup>[22]</sup>。因此,水体 CO<sub>2</sub> 的增加可能调节元素计量比,改变生物结构,有助于恢复生态系统多样性和稳定性。

过去认为,N:P 是淡水水生生态系统中蓝藻优势度的良好预测指标<sup>[83~84]</sup>。N:P 低时利于蓝藻爆发,对水质安全造成威胁<sup>[85]</sup>。Smith<sup>[83]</sup> 提出湖泊水体中 TN:TP 能够影响湖泊的浮游植物群落结构,由于蓝藻能够固定大气中的 N,当 TN:TP<29 (质量比)时,水中的浮游植物以蓝藻占优势。以上研究说明水体 N:P 在一定程度上能影响生物结构。然而,N:P 能否作为一个独立的因子调控浮游植物群落变化仍受到很多质疑<sup>[86~87]</sup>。主要争议点在于:1) 控制蓝藻建立优势的原因有很多,不仅仅是低 N<sup>[88]</sup>,高 P 也会同时驱使浮游群落结构发生转变<sup>[89]</sup>;2) 富营养化中的高 N、P 浓度可能会高出生长需求量,从而弱化了 N:P 对浮游植物调控作用<sup>[90]</sup>;3) 相对于其他藻类,蓝藻对 N 和 P 吸收速率不同,以及夏季内源 P 的释放增加和反硝化作用增强等因素共同造成 N:P 影响蓝藻水华形成的假象<sup>[87]</sup>,也因此,Xie 等<sup>[91]</sup> 认为低 N:P 可能只是蓝藻优势的结果,而非原因。

除了 N 和 P 外,C 也可以影响浮游植物群落结构<sup>[28~30,92]</sup>。以往研究主要关注 N、P 对生物结构的调控,很少考虑 C 在其中的影响<sup>[92]</sup>。研究表明,水体 CO<sub>2</sub> 的下降常常对应水华现象<sup>[51]</sup>,并导致少数藻种占优势,如蓝藻(因其具有几乎最有效的 CCM)。实际上,大多数浮游植物类群都有 CCM<sup>[48~50,54,62~63]</sup>,但蓝藻和真核藻类无机碳利用策略存在差异。CO<sub>2</sub> 对浮游植物的限制从高到低的顺序是:硅藻、颗石藻、绿藻、蓝藻<sup>[28~29]</sup>。与大多数微藻相比,在 C 限制显著的水体中,蓝藻更高效 CCM 可将更多 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 转换为 CO<sub>2</sub> 用以维持光合作用和生长的碳需求,从而易成为优势种<sup>[51]</sup>;并且研究发现,当细胞受到 P 的限制时,CCM 受到抑制,

说明 P 在维持 CCM 正常运行中起着不可替代的作用<sup>[93]</sup>,这使得蓝藻在富营养化和 C 限制严重的水体中,更具竞争优势,并可能进一步发展成蓝藻水华。然而,CCM 是一个主动吸收耗能的过程,蓝藻 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 获取机制包括 BicA、SbtA 和 BCT1,这些获取机制都是高耗能的<sup>[94]</sup>,当水体 DIC 升高,尤其是 CO<sub>2</sub> 加入水体时,原本 CCM 较弱或不具备 CCM 的藻类将获得新的竞争优势,使得蓝藻在整个群落中的占比减少,富营养化危害被降低<sup>[62]</sup>。另外,从浮游植物的化学组成来看<sup>[92,95~98]</sup>(表 1),相对于蓝藻,绿藻的生长需要更多的碳,因此其化学元素组成的差异也可能带来对碳的竞争优势。最近的研究工作表明,浮游植物群落组成可能随 CO<sub>2</sub> 浓度梯度而变化,具有低效率的 CCM 或其 RuBisCO 对 CO<sub>2</sub> 低亲和性的类群,在高 CO<sub>2</sub> 环境下更具优势<sup>[56,99]</sup>。由此推测,高 CO<sub>2</sub> 浓度的水体,可能会提高蓝藻以外藻类的竞争优势,从而有助于在富营养化早期控制蓝藻爆发,缓解水体富营养化。

表 1 典型水生光合植物 C:N:P (生物量平均值)

Table 1 C:N:P (mean biomass) of typical aquatic photosynthetic plants

水生光合植物		C:N:P (摩尔比)	参考文献
浮游植物	蓝藻	160:23:1	[92]
	绿藻	375:23:1	[92]
	硅藻	56:8:1	[95]
沉水植物	轮藻	582:82:1	[96]
	水绵	1700:88:1	[97]
	穗花狐尾藻	584:27:1	[98]
	马来眼子菜	586:27:1	[98]
	微齿眼子菜	568:29:1	[98]
	苦草	385:27:1	[98]
	轮叶黑藻	338:20:1	[98]
	金鱼藻	413:29:1	[98]

水体中 CO<sub>2</sub> 的升高不仅影响浮游群落结构,还会促进沉水植物的生长<sup>[100]</sup>。为缓解 CO<sub>2</sub> 限制,许多水生植物已经具备利用 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 的能力,大约一半的大型植物可以利用 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup><sup>[101]</sup>。但与藻类不同,沉水植物无机碳利用和光能的获取能力比浮游植物要弱<sup>[102]</sup>,它们在水体中受到碳限制和光限制更加明显<sup>[103]</sup>。一般而言,浮游植物开始以 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 作为主要碳源的 CO<sub>2</sub> 阈值为 10~15 μm<sup>[104~105]</sup>,而沉水植物如布氏轮藻在 50 μm 时才开始利用 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 作为碳源<sup>[22]</sup>,这使得沉水植物在富营养化水体中常处于竞争劣势。从沉水植物元素化学计量比来看,其

C:N 和 C:P 比值均比浮游植物高(表 1),由此可见,沉水植物更适应在富 C 的环境中生长<sup>[57]</sup>。研究表明,当水体 N:P 增加时,沉水植物在高 DIC 环境可以支撑起比低 DIC 环境更高的生产力<sup>[22,59]</sup>。这也可以从 Xing 等<sup>[106]</sup>在富营养化水体中的研究中注意到,沉水植物元素计量比的失衡(碳、硅含量低)是导致沉水植物退化的主要原因。因此,向水体中增加 CO<sub>2</sub> 可能更有利于促进沉水植物的初级生产力和生长,稳固其优势地位。沉水植物是浅水湖泊的主要初级生产者,在水质恢复和富营养化治理中具有重要作用<sup>[107]</sup>。密集的沉水植物可以为大型浮游动物提供结构复杂的生态位,并与藻类竞争营养<sup>[108]</sup>,促进沉积并减少沉积物再悬浮,改善水下光环境,并分泌化感物质抑制藻类生长<sup>[109~110]</sup>,使水质条件向更加有利的方向发展。所以,水体 CO<sub>2</sub> 浓度可能会改变淡水生态系统的沉水植物与浮游植物的竞争关系。特别是浅水湖泊的富营养化早期阶段,沉水植物的优势生长会在一定程度上延缓或缓解水体富营养化的发展。

目前,对于 C:N:P 与水质状况的阈值研究尚未明确,生物体 C:N:P 和群落演替不仅与生物体自身的元素同化能力有关<sup>[59~60,98~99]</sup>,还与水体元素比例<sup>[71~72,76~78]</sup>、光照<sup>[111]</sup>和温度<sup>[112~113]</sup>有关,甚至与微生物相互作用<sup>[90]</sup>等因素有关,使得不同区域生物体 C:N:P 存在明显差别<sup>[106,113~116]</sup>(表 2)。因此,水体 C:N:P 与生物结构的耦合以及与水质状况的关系还需进一步系统研究。

表 2 不同区域沉水植物 C:N:P(生物量平均值)

Table 2 C:N:P(mean biomass) of submerged plants in different regions

地点	C:N:P(摩尔比)	参考文献
长江中下游	276:9:1	[106]
云南高原湖泊	344:9:1	[114]
青藏高原	421:24:1	[113]
华东地区	291:17:1	[115]
英国 Spey 河流域	570:29:1	[116]

#### 4.2 水体 CO<sub>2</sub> 对生物碳泵除 P 机制和效率的影响

生物碳泵效应通过光合作用将溶解的无机碳(DIC)和可溶性活性磷(SRP)固定为碳水化合物、磷脂和核苷酸等有机物<sup>[117]</sup>。固定的 C 和 P 以有机质的形式保存下来,并沉积到沉积物中,达到 P 去除的作用<sup>[118]</sup>。对于浮游植物来说,植物光合每固定 106 mol 的 C 就能从水中吸收 1 mol 的 P。并且在某

些条件下,微藻还能通过多吸收并储存比即刻生长所需的更多的 P<sup>[119~120]</sup>;此外,沉水植物作为水生生态系统的重要组成部分,可以利用其根系和茎叶吸收同化水体和沉积物中的 P,从而降低水体营养负荷<sup>[121]</sup>。Kufel 等<sup>[122]</sup>对大型沉水藻类除 P 效果进行计算时发现,密集生长的轮藻每天吸收同化的 N 为 0.06~0.81 g N/m<sup>2</sup>,P 为 0.01~0.11 g P/m<sup>2</sup>,这相当于中等富营养化水体中 1 m 深处的营养物质的含量。所以当大型植物优势生长时,营养物质储存在沉水植物生物量中,从而使浮游植物无法有效获取。生物碳泵固碳除 P 的效率取决于植物生产力<sup>[123]</sup>、生物量<sup>[124]</sup>和所处环境中的养分有效性<sup>[125]</sup>。因此,在 CO<sub>2</sub> 施肥效应下,通过生物碳泵除 P 的效率将进一步提升。

生物碳泵效应生成有机质的同时,还会形成碳酸钙(CaCO<sub>3</sub>)沉淀<sup>[5,32]</sup>。在自然水体中,CaCO<sub>3</sub>的沉淀主要是由光合作用导致 pH 值的增加引起的微环境或局部水体 CaCO<sub>3</sub>过饱和<sup>[126]</sup>。CaCO<sub>3</sub>吸附或与无机磷酸盐形成共沉淀(CaCO<sub>3</sub>-P),从而影响水生植物对 P 吸收的有效性,缓解水体向富营养化方向发展,这被认为是水体的自净机制<sup>[33~35]</sup>。基于钙磷共沉淀的原理,向水体中撒石灰除 P 被认为是富营养化湖泊的修复技术之一<sup>[127~128]</sup>。并且,这一过程会诱导矿物与浮游植物细胞发生絮凝作用,引起浮游植物下沉,减少其生物量,从而进一步缓解富营养化水平<sup>[129]</sup>。此外,受 CO<sub>2</sub> 施肥效应的影响,生物碳泵效率高,形成的高 pH、高 DO 水体环境,使得水柱中 P 与铁氧化物发生吸附和共沉淀<sup>[36~37]</sup>。相较于其他除 P 方式,以共沉淀结合的 CaCO<sub>3</sub>-P 因对氧化还原变化和微生物活动不敏感,一旦进入沉积物中,可能对富营养化缓解存在长期效应,形成永久 P 汇<sup>[130]</sup>。

## 5 研究展望

### 5.1 喀斯特水体 CO<sub>2</sub> 施肥碳增汇和富营养化缓解的特异性

受喀斯特水体高 pH 和高 DIC 浓度的水化学特征影响,生物碳泵发生时存在显著的碳限制和 DIC 施肥效应<sup>[15~22]</sup>。由于受高 pH 值调控的影响,溶解 CO<sub>2</sub> 比例较低,常不足 DIC 的 1%<sup>[19]</sup>,这使得向水体充 CO<sub>2</sub> 具有极大的增汇潜力。此外,在高 Ca<sup>2+</sup>、高 pH 环境下,增强的生物碳泵效应会生成更多内源有机质、铁氧化物和 CaCO<sub>3</sub> 沉淀,使得更多的磷酸盐以有机质或吸附共沉淀的方式被去除<sup>[5,32]</sup>。这些过

程使得喀斯特水体富营养化速率可能低于其他一些软水湖泊。

尽管目前的研究主要针对喀斯特水体,但我们认为,由于全球普遍的水体富营养化现象,使得这一机制可能具有更大的应用前景。并且,在一些特殊的地区,如黄土地区水体,其水化学特征与喀斯特水体类似,同样可能得以适用。因此,还有待于扩大研究区域类型,进一步解释其机制和探明应用潜力。

## 5.2 生物结构对水体碳增汇和富营养化缓解的影响

过去富营养化的研究主要关注 N-P 浓度变化对生态系统功能产生的影响<sup>[131-132]</sup>,而忽视生态结构转变带来的影响。生物碳泵的效率往往与浮游植物和沉水植物的生理和群落结构等高度相关,而后者又受内陆水域的物理和化学条件的控制<sup>[133]</sup>。因此,水体碳增汇和富营养化缓解双赢目标的实现可能主要依赖水生生物结构的改变来实现。

### 5.2.1 生物结构对植物的固碳能力与生物碳泵的影响

内源有机质 C:N:P 受植物群落组成和生理控制,由于初级生产者高度灵活的化学计量比(表 1),其碳固定效率可能也存在明显差异。目前这方面的研究还主要以海洋为主<sup>[65-66]</sup>。在陆地水体中,生物结构对生物碳泵的固碳能力的影响可能更大,主要体现在浮游植物种间元素组成结构以及浮游-沉水植物相对贡献比例的变化;同时,地质背景或人类活动驱使下的区域生物碳泵强度存在较大的时空变异(表 2);此外,生物结构的变化还会对碳埋藏的效率产生影响,如 Brothers 等<sup>[134]</sup>的研究发现,富营养化驱使浅水湖泊从以大型沉水植物优势的清澈水体向以浮游植物优势的浑浊水体的转变,导致过去 50 年来湖泊碳沉积速率增加了 4 倍。然而,目前针对陆地水体生物结构对有机碳生产和埋藏影响的研究还很少,需要在未来进一步研究。

### 5.2.2 生物结构对生物碳泵除 P 效应的影响

一些维管植物在生长过程中很少或不形成 CaCO<sub>3</sub> 结壳<sup>[135]</sup>,而浮游植物因大量生长与增殖往往伴随产生 CaCO<sub>3</sub> 的沉淀(被称为“湖泊白化”)<sup>[136]</sup>。同样因无机碳利用策略的差异<sup>[137]</sup>,一些大型沉水植物,如轮藻, CaCO<sub>3</sub> 不以无机悬浮物的形式沉淀,而是在植物体上形成 CaCO<sub>3</sub> 外壳,产生的 CaCO<sub>3</sub> 结壳可占植物干重质量的 70%<sup>[138-139]</sup>。与之对应,在欧洲 10 个以轮藻为优势的池塘中,发现大

约有 2/3 的 P 存在于轮藻组织中,1/3 的 P 在 CaCO<sub>3</sub> 结壳上<sup>[140]</sup>;而在轮藻分解后,仍至少有 12% 的有机 P 和 68% 的无机 P 能够保存在湖泊沉积物中<sup>[139]</sup>。此外,有研究表明,不同初级生产者对湖泊沉积物的有机和无机碳、氮和磷的输入存在差异<sup>[135]</sup>。因此,生物碳泵碳汇效应和除 P 效应之间的耦合关系可能因初级生产者的不同而存在差异。

生物结构的改变还会对 P 埋藏效率和沉积物中 P 的形态产生影响。Klamt 等<sup>[141]</sup>研究发现,优势物种由大型植物向浮游植物转变会增加沉积物中总磷的埋藏效率,影响沉积物中 P 的结合形态;Ding 等<sup>[142]</sup>对典型“草-藻”富营养化湖泊滇池沉积 P 结合形态的历史变化及其生态驱动机制,发现“草-藻”演替过程中,潜在活性磷的总负荷增加;Li 等<sup>[143]</sup>对湖泊生态结构转变影响 P 释放途径和机制研究时,发现在生态结构转变的早期,外源磷输入是主要的磷来源;转变后期,磷主要来自有机磷水解和 CaCO<sub>3</sub>-P 溶解;在藻类优势期,则以缺氧驱动下 Fe(OOH)-P 的释放和解吸为主。上述研究表明生物结构的改变影响沉积物中 P 的埋藏和释放,不同形态的 P 对水体富营养化控制的效果不同,需要对生物碳泵除 P 机制的历史变化进行研究,以探究生物结构变化对富营养化缓解效果的影响。

## 6 总结

由以上综述和分析可见,在气候变化和人类活动的影响下,陆地水体在全球碳循环过程中的碳源汇作用愈加显著。通常认为,N-P 对水体生产力和富营养化具有限制作用,但密集水华强烈的光合作用很容易将水体变为不饱和的状态,从而形成高 pH 和碳限制的水体环境,尤其是在喀斯特地表水体独特的碱性环境中,当 pH>8.2 时,水中 CO<sub>2</sub> 浓度不足 DIC 的 1%。因此,碳限制问题在水体生产力和富营养化的研究中同样重要。水体 CO<sub>2</sub> 施肥能有效缓解水体碳限制问题,可通过促进水体生产力和增加生产者化学计量比两种机制来实现水体碳增汇。同时,增加的水体 CO<sub>2</sub> 浓度将通过提高生物碳泵除 P 效率,去除水体过剩 P 抑制蓝藻爆发,对富营养化起到抑制作用。此外,水体 CO<sub>2</sub> 的高低不仅有改变浮游植物结构的作用,更重要的是其提高沉水植物的生长优势,蓝藻在低 CO<sub>2</sub> 的环境下表现出更强的竞争优势,而硅藻、绿藻和沉水植物则更倾向于在高 CO<sub>2</sub> 的环境下生长,从而高 CO<sub>2</sub> 的环境有利于整个生态系统稳定性和多样性的维持。因

此,陆地水体的碳汇效应和富营养化速率不仅受N-P的控制,还可能受C的调控。基于生物碳泵碳限制的水体CO<sub>2</sub>施肥可以作为未来水体碳增汇和富营养化缓解的研究重点,这可为实现碳增汇和富营养化缓解的双赢提供新的研究策略。这一理论机制的突破将为未来人工碳增汇和水质防治提供全新的理论支撑。

致谢:感谢审稿专家和编辑部杨美芳老师提出的建设性修改意见。

#### 参考文献(References):

- [1] Pan Y, Birdsey R A, Fang J, et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests[J]. *Science*, 2011, 333(6045): 988–993.
- [2] Arneeth A, Sitch S, Pongratz J, et al. Historical carbon dioxide emissions caused by land-use changes are possibly larger than assumed[J]. *Nature Geoscience*, 2017, 10(2): 79–84.
- [3] Liu Z H, Dreybrodt W, Wang H J. A new direction in effective accounting for the atmospheric CO<sub>2</sub> budget: Considering the combined action of carbonate dissolution, the global water cycle and photosynthetic uptake of DIC by aquatic organisms[J]. *Earth Science Reviews*, 2010, 99(3): 162–172.
- [4] 刘再华, Dreybrodt W, 刘涓. 大气CO<sub>2</sub>汇: 硅酸盐风化还是碳酸盐风化的贡献? [J]. *第四纪研究*, 2011, 31(3): 426–430.  
Liu Zaihua, Dreybrodt W, Liu Huan. Atmospheric CO<sub>2</sub> sink: Silicate weathering or carbonate weathering[J]. *Quaternary Sciences*, 2011, 31(3): 426–430.
- [5] Liu Z H, Macpherson G L, Groves C, et al. Large and active CO<sub>2</sub> uptake by coupled carbonate weathering[J]. *Earth Science Reviews*, 2018, 182: 42–49. doi: org/10.1016/j.earscirev.2018.05.007.
- [6] 贺海波, 李祥忠. 抚仙湖水生植物HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>利用效率及与之相关的内源有机碳沉积通量研究[J]. *第四纪研究*, 2021, 41(4): 1140–1146.  
He Haibo, Li Xiangzhong. Study on the utilization efficiency of HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> by aquatic plants and the buried flux of autochthonous organic carbon in Fuxian Lake[J]. *Quaternary Sciences*, 2021, 41(4): 1140–1146.
- [7] Cole J J, Prairie Y T, Caraco N F, et al. Plumbing the global carbon cycle: Integrating inland waters into the terrestrial carbon budget[J]. *Ecosystems*, 2007, 10(1): 172–185.
- [8] Tranvik L J, Downing J A, Cotner J B, et al. Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate[J]. *Limnology and Oceanography*, 2009, 54(6): 2298–2314.
- [9] Einsele G, Yan J, Hinderer M. Atmospheric carbon burial in modern lake basins and its significance for the global carbon budget[J]. *Global and Planetary Change*, 2001, 30(3): 167–195.
- [10] Finlay K, Vogt R J, Bogard M J, et al. Decrease in CO<sub>2</sub> efflux from northern hardwater lakes with increasing atmospheric warming[J]. *Nature*, 2015, 519(7542): 215–218.
- [11] Anderson N J, Bennion H, Lotter A F. Lake eutrophication and its implications for organic carbon sequestration in Europe[J]. *Global Change Biology*, 2014, 20(9): 2741–2751.
- [12] Liu Z H, Yan H, Zeng S B. Increasing autochthonous production in inland waters as a contributor to the missing carbon sink[J]. *Frontiers in Earth Science*, 2021, 9: 620513. doi: 10.3389/feart.2021.620513.
- [13] Conley D J, Paerl H W, Howarth R W, et al. Controlling eutrophication: Nitrogen and phosphorus[J]. *Science*, 2009, 323(5917): 1014–1015.
- [14] Schindler D W. Eutrophication and recovery in experimental lakes: Implications for lake management[J]. *Science*, 1974, 184(4139): 897–899.
- [15] Hammer K J, Kragh T, Sand-Jensen K. Inorganic carbon promotes photosynthesis, growth, and maximum biomass of phytoplankton in eutrophic water bodies[J]. *Freshwater Biology*, 2019, 64(11): 1965–1970.
- [16] Wang P F, Ma J J, Wang X, et al. Rising atmospheric CO<sub>2</sub> levels result in an earlier cyanobacterial bloom-maintenance phase with higher algal biomass[J]. *Water Research*, 2020, 185: 116267. doi: 10.1016/j.watres.2020.116267.
- [17] Zagarese H E, Sagrario M, Wolf-Gladrow D, et al. Patterns of CO<sub>2</sub> concentration and inorganic carbon limitation of phytoplankton biomass in agriculturally eutrophic lakes[J]. *Water Research*, 2021, 190: 116715. doi: 10.1016/j.watres.2020.116715.
- [18] Kragh T, Sand-Jensen K. Carbon limitation of lake productivity[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2018, 285(1891): 20181415. doi: 10.1098/rspb.2018.1415.
- [19] Zeng S B, Liu H, Liu Z H, et al. Seasonal and diurnal variations in DIC, NO<sub>3</sub><sup>-</sup> and TOC concentrations in spring-pond ecosystems under different land-uses at Shawan Karst Test Site, SW China: Carbon limitation of aquatic photosynthesis[J]. *Journal of Hydrology*, 2019, 574: 811–821. doi: 10.1016/j.jhydrol.2019.04.090.
- [20] Chen B, Yang R, Liu Z H, et al. Coupled control of land uses and aquatic biological processes on the diurnal hydrochemical variations in the five ponds at the Shawan Karst Test Site, China: Implications for the carbonate weathering-related carbon sink[J]. *Chemical Geology*, 2017, 456: 58–71. doi: 10.1016/j.chemgeo.2017.03.006.
- [21] Jansson M, Karlsson J, Jonsson A. Carbon dioxide supersaturation promotes primary production in lakes[J]. *Ecology Letters*, 2012, 15(6): 527–532.
- [22] Bao Q, Liu Z H, Zhao M, et al. Role of carbon and nutrient exports from different land uses in the aquatic carbon sequestration and eutrophication process[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 813: 151917. doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.151917.
- [23] Lin S S, Shen S L, Zhou A, et al. Assessment and management of lake eutrophication: A case study in Lake Erhai, China[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 751: 141618. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.141618.
- [24] Smith V H, Schindler D W. Eutrophication science: Where do we go from here? [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2008, 24(4): 201–207.

- [25] Pacheco F S, Roland F, Downing J A. Eutrophication reverses whole-lake carbon budgets[J]. *Inland Waters*, 2015, 4(1): 41–48.
- [26] 秦伯强, 高光, 朱广伟, 等. 湖泊富营养化及其生态系统响应[J]. *科学通报*, 2013, 58(10): 855–864.  
Qin Boqiang, Gao Guang, Zhu Guangwei, et al. Lake eutrophication and its ecosystem response[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2013, 58(10): 855–864.
- [27] Bao Q, Liu Z H, Zhao M, et al. Primary productivity and seasonal dynamics of planktonic algae species composition in karst surface waters under different land uses[J]. *Journal of Hydrology*, 2020, 591: 125295. doi: 10.1016/j.jhydrol.2020.125295.
- [28] Low-Décarie E, Fussmann G F, Bell G. The effect of elevated CO<sub>2</sub> on growth and competition in experimental phytoplankton communities[J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(8): 2525–2535.
- [29] Low-Décarie E, Fussmann G F, Bell G. Aquatic primary production in a high-CO<sub>2</sub> world[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2014, 29(4): 223–232.
- [30] Shi X L, Li S N, Wei L J, et al. CO<sub>2</sub> alters community composition of freshwater phytoplankton: A microcosm experiment[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 607–608: 69–77. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.06.224.
- [31] van de Waal D B, Verspagen J M, Finke J F, et al. Reversal in competitive dominance of a toxic versus non-toxic cyanobacterium in response to rising CO<sub>2</sub> [J]. *The International Society for Microbial Ecology Journal*, 2011, 5(9): 1438–1450.
- [32] 陈崇瑛, 刘再华. 喀斯特地表水生生态系统生物碳泵的碳汇和水环境改善效应[J]. *科学通报*, 2017, 62(30): 3440–3450.  
Chen Chongying, Liu Zaihua. The role of biological carbon pump in the carbon sink and water environment improvement in karst surface aquatic ecosystems[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2017, 62(30): 3440–3450.
- [33] Otsuki A, Wetzel R G. Coprecipitation of phosphate with carbonates in a marl lake[J]. *Limnology and Oceanography*, 1972, 17(5): 763–767.
- [34] Murphy T P, Hall K J, Yesaki I. Coprecipitation of phosphate with calcite in a naturally eutrophic lake[J]. *Limnology and Oceanography*, 1983, 28(1): 58–69.
- [35] Corman J R, Moody E K, Elser J J, et al. Calcium carbonate deposition drives nutrient cycling in a calcareous headwater stream[J]. *Ecological Monographs*, 2016, 86(4): 448–461.
- [36] Hoffman A R, Armstrong D E, Lathrop R C. Influence of phosphorus scavenging by iron in contrasting dimictic lakes[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2013, 70(7): 941–952.
- [37] Fytianos K, Voudrias E, Raikos N. Modelling of phosphorus removal from aqueous and wastewater samples using ferric iron[J]. *Environmental Pollution*, 1998, 101(1): 123–130.
- [38] Balmer M B, Downing J A. Carbon dioxide concentrations in eutrophic lakes: Undersaturation implies atmospheric uptake[J]. *Inland Waters*, 2011, 1(2): 125–132.
- [39] Duarte C M, Agustí S. The CO<sub>2</sub> balance of unproductive aquatic ecosystems[J]. *Science*, 1998, 281(5374): 234–236.
- [40] He H B, Wang Y Y T, Liu Z H, et al. Lake metabolic processes and their effects on the carbonate weathering CO<sub>2</sub> sink: Insights from diel variations in the hydrochemistry of a typical karst lake in SW China[J]. *Water Research*, 2022, 222: 118907. doi: 10.1016/j.watres.2022.118907.
- [41] Ran L, Butman D E, Battin T J, et al. Substantial decrease in CO<sub>2</sub> emissions from Chinese inland waters due to global change[J]. *Nature Communication*, 2021, 12(1): 1730.
- [42] Cole J J, Caraco F N, Kling W G, et al. Carbon dioxide supersaturation in the surface waters of lakes[J]. *Science*, 1994, 265(5178): 1568–1570.
- [43] Wang F, Wang Y, Zhang J, et al. Human impact on the historical change of CO<sub>2</sub> degassing flux in River Changjiang[J]. *Geochemical Transactions*, 2007, 8(1): 7.
- [44] Lewis W. Global primary production of lakes: 19th Baldi memorial lecture[J]. *Inland Waters*, 2011, 1(1): 1–28.
- [45] Heathcote A J, Downing J A. Impacts of eutrophication on carbon burial in freshwater lakes in an intensively agricultural landscape[J]. *Ecosystems*, 2012, 15(1): 60–70.
- [46] He H B, Liu Z H, Chen C Y, et al. The sensitivity of the carbon sink by coupled carbonate weathering to climate and land-use changes: Sediment records of the biological carbon pump effect in Fuxian Lake, Yunnan, China, during the past century[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 720: 137539. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.137539.
- [47] Schindler D W, Brunskill G J, Emerson S, et al. Atmospheric carbon dioxide: Its role in maintaining phytoplankton standing crops[J]. *Science*, 1972, 178(4057): 1192–1194.
- [48] Price G D, Badger M R, Woodger F J, et al. Advances in understanding the cyanobacterial CO<sub>2</sub>-concentrating-mechanism(CCM): Functional components, Ci transporters, diversity, genetic regulation and prospects for engineering into plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(7): 1441–1461.
- [49] Price G D. Inorganic carbon transporters of the cyanobacterial CO<sub>2</sub> concentrating mechanism[J]. *Photosynthesis Research*, 2011, 109(1–3): 47–57.
- [50] Sandrini G, Cunsolo S, Schuurmans J M, et al. Changes in gene expression, cell physiology and toxicity of the harmful *Cyanobacterium Microcystis aeruginosa* at elevated CO<sub>2</sub> [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 401. doi: 10.3389/fmicb.2015.00401.
- [51] Visser P M, Verspagen J M H, Sandrini G. How rising CO<sub>2</sub> and global warming may stimulate harmful Cyanobacterial blooms[J]. *Harmful Algae*, 2016, 54: 145–159. doi: 10.1016/j.hal.2015.12.006.
- [52] Stumm W, Morgan J J. *Aquatic Chemistry: Chemical Equilibria and Rates in Natural Waters*[M]. New York: Wiley-Interscience, 1996: 1–200.
- [53] Ihnken S, Roberts S, Beardall J. Differential responses of growth and photosynthesis in the marine diatom *Chaetoceros muelleri* to CO<sub>2</sub> and light availability[J]. *Phycologia*, 2011, 50(2): 182–193.
- [54] Ma J J, Wang P F. Effects of rising atmospheric CO<sub>2</sub> levels on physiological response of *Cyanobacteria* and cyanobacterial bloom

- development: A review[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 754: 141889. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.141889.
- [55] Hopkinson B M, Dupont C L, Allen A E, et al. Efficiency of the CO<sub>2</sub>-concentrating mechanism of diatoms[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(10): 3830–3837.
- [56] Cabrerizo M J, Álvarez-Manzaneda M I, León-Palmero E, et al. Warming and CO<sub>2</sub> effects under oligotrophication on temperate phytoplankton communities[J]. *Water Research*, 2020, 173: 115579. doi: 10.1016/j.watres.2020.115579.
- [57] Iversen L L, Winkel A, Bastrup-Spohr L, et al. Catchment properties and the photosynthetic trait composition of freshwater plant communities[J]. *Science*, 2019, 366(6467): 878–881.
- [58] Vadstrup M, Madsen T V. Growth limitation of submerged aquatic macrophytes by inorganic carbon[J]. *Freshwater Biology*, 1995, 34(3): 411–419.
- [59] Kaijser W, Lorenz A W, Sebastian B, et al. The interplay of nutrients, dissolved inorganic carbon and algae in determining macrophyte occurrences in rivers[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 781: 146728. doi: 10.1016/j.scitotenv.2021.146728.
- [60] Schippers P, Lüring M, Scheffer M. Increase of atmospheric CO<sub>2</sub> promotes phytoplankton productivity[J]. *Ecology Letters*, 2004, 7(6): 446–451.
- [61] Vogt R J, St-Gelais N F, Bogard M J, et al. Surface water CO<sub>2</sub> concentration influences phytoplankton production but not community composition across boreal lakes[J]. *Ecology Letters*, 2017, 20(11): 1395–1404.
- [62] Shi X L, Zhao X H, Zhang M Y, et al. The responses of phytoplankton communities to elevated CO<sub>2</sub> show seasonal variations in the highly eutrophic Lake Taihu[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2016, 73(5): 727–736.
- [63] Giordano M, Beardall J, Raven J A. CO<sub>2</sub> concentrating mechanisms in algae: Mechanisms, environmental modulation, and evolution[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2005, 56(1): 99–131.
- [64] Sand-Jensen K, Borum J. Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries[J]. *Aquatic Botany*, 1991, 41(1–3): 137–175.
- [65] Matsumoto K, Rickaby R, Tanioka T. Carbon export buffering and CO<sub>2</sub> drawdown by flexible phytoplankton C : N : P under glacial conditions[J]. *Paleoceanography and Paleoclimatology*, 2020, 35(7): e2019PA0038. doi: 10.1029/2019PA003823.
- [66] Ödalen M, Nycander J, Ridgwell A, et al. Variable C/P composition of organic production and its effect on ocean carbon storage in glacial-like model simulations[J]. *Biogeosciences*, 2019, 17(8): 2219–2244.
- [67] Sharoni S, Halevy I. Nutrient ratios in marine particulate organic matter are predicted by the population structure of well-adapted phytoplankton[J]. *Science Advances*, 2020, 6(29): eaaw9731. doi: 10.1126/sciadv.aaw9731.
- [68] Tanioka T, Matsumoto K. A meta-analysis on environmental drivers of marine phytoplankton C : N : P[J]. *Biogeosciences*, 2020, 17(11): 2939–2954.
- [69] Sharoni S, Halevy I. Geologic controls on phytoplankton elemental composition[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, 119(1): e2113263118. doi: 10.1073/pnas.2113263118.
- [70] van de Waal D B, Verspagen A M, Verschoor Jolanda M H, et al. Climate-driven changes in the ecological stoichiometry of aquatic ecosystems[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2010, 8(3): 145–152.
- [71] Velthuis M, Keuskamp J A, Bakker E S, et al. Differential effects of elevated pCO<sub>2</sub> and warming on marine phytoplankton stoichiometry[J]. *Limnology and Oceanography*, 2022, 67(3): 598–607.
- [72] Verspagen J M H, van de Waal D B, Finke J F, et al. Contrasting effects of rising CO<sub>2</sub> on primary production and ecological stoichiometry at different nutrient levels[J]. *Ecology Letters*, 2014, 17(8): 951–960.
- [73] Falkowski P, Scholes R J, Boyle E, et al. The global carbon cycle: A test of our knowledge of earth as a system[J]. *Science*, 2000, 290(5490): 291–296.
- [74] Tong Y D, Wang M Z, Peñuelas J, et al. Improvement in municipal wastewater treatment alters lake nitrogen to phosphorus ratios in populated regions[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(21): 11566–11572.
- [75] Wu Z, Li J C, Sun Y X, et al. Imbalance of global nutrient cycles exacerbated by the greater retention of phosphorus over nitrogen in lakes[J]. *Nature Geoscience*, 2022, 15(6): 464–468.
- [76] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*[M]. Princeton: Princeton University Press, 2002: 1–200.
- [77] Sasaki T, Yoshihara Y, Jamsran U, et al. Ecological stoichiometry explains larger-scale facilitation processes by shrubs on species coexistence among understory plants[J]. *Ecological Engineering*, 2010, 36(8): 1070–1075.
- [78] Sardans J, Rivas-Ubach A, Penuelas J. The C : N : P stoichiometry of organisms and ecosystems in a changing world: A review and perspectives[J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2012, 14(1): 33–47.
- [79] Scheffer M, Carpenter S, Foley J A, et al. Catastrophic shifts in ecosystems[J]. *Nature*, 2001, 413(6856): 591–596.
- [80] Beisner B E, Haydon D T, Cuddington K. Alternative stable states in ecology[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2003, 1(7): 376–382.
- [81] Xu H, Paerl H W, Qin B Q, et al. Determining critical nutrient thresholds needed to control harmful cyanobacterial blooms in eutrophic Lake Taihu, China[J]. *Environmental Science and Technology*, 2014, 49(2): 1051–1059.
- [82] Downing J A, Cole J J, Middelburg J J, et al. Sediment organic carbon burial in agriculturally eutrophic impoundments over the last century[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2008, 22(1): GB1018.

- [83] Smith V H. Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton [J]. *Science*, 1983, 221(4611): 669–671.
- [84] Kim H S, Hwang S J, Shin J K, et al. Effects of limiting nutrients and N:P ratios on the phytoplankton growth in a shallow hypertrophic reservoir [J]. *Hydrobiologia*, 2007, 581(1): 255–267.
- [85] Orihel D M, Bird D F, Brylinsky M, et al. High microcystin concentrations occur only at low nitrogen-to-phosphorus ratios in nutrient-rich Canadian lakes [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2012, 69(9): 1457–1462.
- [86] Downing J A, Watson S B, McCauley E. Predicting *Cyanobacteria* dominance in lakes [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2001, 58(10): 1905–1908.
- [87] 许海, 朱广伟, 秦伯强, 等. 氮磷比对水华蓝藻优势形成的影响 [J]. *中国环境科学*, 2011, 31(10): 1676–1683.  
Xu Hai, Zhu Guangwei, Qin Boqiang, et al. Influence of nitrogen-phosphorus ratio on dominance of bloom-forming *Cyanobacteria* [J]. *China Environmental Science*, 2011, 31(10): 1676–1683.
- [88] Forbes M G, Doyle R D, Scott J D, et al. Physical factors control phytoplankton production and nitrogen fixation in eight Texas reservoirs [J]. *Ecosystems*, 2008, 11(7): 1181–1197.
- [89] Sheffer M, Rinaldi S, Gragnani A, et al. On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes [J]. *Ecology*, 1997, 78(1): 272–282.
- [90] Paerl H W, Fulton R S, Moisaner P H, et al. Harmful freshwater algal blooms, with an emphasis on *Cyanobacteria* [J]. *The Scientific World Journal*, 2001, 1: 76–113. doi: 10.1100/tsw.2001.16.
- [91] Xie L, Xie P, Li S, et al. The low TN:TP ratio, a cause or a result of *Microcystis* blooms? [J]. *Water Research*, 2003, 37(9): 2073–2080.
- [92] King D L. The role of carbon in eutrophication [J]. *Journal Water Pollution Control Federation*, 1970, 42(12): 2035–2051.
- [93] Reinfelder J R. Carbon concentrating mechanisms in eukaryotic marine phytoplankton [J]. *Annual Review of Marine Science*, 2011, 3(1): 291–315.
- [94] Shibata M, Ohkawa H, Kaneko T, et al. Distinct constitutive and low-CO<sub>2</sub>-induced CO<sub>2</sub> uptake systems in cyanobacteria: Genes involved and their phylogenetic relationship with homologous genes in other organisms [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001, 98(20): 11789–11794.
- [95] Finkel Z V, Beardall J, Flynn K J, et al. Phytoplankton in a changing world: Cell size and elemental stoichiometry [J]. *Journal of Plankton Research*, 2010, 32(1): 119–137.
- [96] Rojo C, Sánchez-Carrillo S, Rodrigo M A, et al. Charophyte stoichiometry in temperate waters [J]. *Aquatic Botany*, 2020, 161: 103182. doi: 10.1016/j.aquabot.2019.103182.
- [97] Townsend S A, Schult J H, Douglas M M, et al. Does the redfield ratio infer nutrient limitation in the macroalga *Spirogyra fluviatilis*? [J]. *Freshwater Biology*, 2008, 53(3): 509–520.
- [98] Su H J, Wu Y, Xie P, et al. Effects of taxonomy, sediment, and water column on C:N:P stoichiometry of submerged macrophytes in Yangtze floodplain shallow lakes, China [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2016, 23(22): 22577–22585.
- [99] Katkov E, Low-Décarie E, Fussmann G F. Intra-annual variation of phytoplankton community responses to factorial N, P, and CO<sub>2</sub> enrichment in a temperate mesotrophic lake [J]. *Freshwater Biology*, 2020, 65(5): 960–970.
- [100] Pagano A M, Titus J E. Submersed macrophyte growth at low pH: Contrasting responses of three species to dissolved inorganic carbon enrichment and sediment type [J]. *Aquatic Botany*, 2004, 79(1): 65–74.
- [101] Maberly S C, Gontero B. Ecological imperatives for aquatic carbon dioxide-concentrating mechanisms [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(14): 3797–3814.
- [102] 邢伟, 刘寒, 刘贵华. 生态化学计量学在水生态系统中的研究与应用 [J]. *植物科学学报*, 2015, 33(5): 608–619.  
Xing Wei, Liu Han, Liu Guihua. Ecological stoichiometry in aquatic ecosystems: Studies and applications [J]. *Plant Science Journal*, 2015, 33(5): 608–619.
- [103] Allen E D, Spence D H N. The differential ability of aquatic plants to utilize the inorganic carbon supply in fresh waters [J]. *New Phytologist*, 1981, 87(2): 269–283.
- [104] Morales-Williams A M, Wanamaker Jr A D, Downing J A. Cyanobacterial carbon concentrating mechanisms facilitate sustained CO<sub>2</sub> depletion in eutrophic lakes [J]. *Biogeosciences*, 2017, 14(11): 2865–2875.
- [105] Van Dam B R, Tobias C, Holbach A, et al. CO<sub>2</sub> limited conditions favor cyanobacteria in a hypereutrophic lake: An empirical and theoretical stable isotope study [J]. *Limnology and Oceanography*, 2018, 63(4): 1643–1659.
- [106] Xing W, Wu H P, Hao B B, et al. Stoichiometric characteristics and responses of submerged macrophytes to eutrophication in lakes along the middle and lower reaches of the Yangtze River [J]. *Ecological Engineering*, 2013, 54: 16–21. doi: 10.1016/j.ecoleng.2013.01.026.
- [107] 郭雅倩, 薛建辉, 吴永波, 等. 沉水植物对富营养化水体的净化作用及修复技术研究进展 [J]. *植物资源与环境学报*, 2020, 29(3): 58–68.  
Guo Yajing, Xue Jianhui, Wu Yongbo, et al. Research progress on purification effects and restoration technologies of submerged macrophytes on eutrophic water [J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2020, 29(3): 58–68.
- [108] Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M, et al. The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes [M]. New York: Springer, 1998: 1–200.
- [109] Stansfield J H, Perrow M R, Tench L D, et al. Submerged macrophytes as refuges for grazing Cladocera against fish predation: Observations on seasonal changes in relation to macrophyte cover and predation pressure [J]. *Hydrobiologia*, 1997, 342–343: 229–240. doi: 10.1007/978-94-011-5648-6\_25.
- [110] Van Donk E, Van de Bund W J. Impact of submerged Macrophytes including Charophytes on phyto- and zooplankton communities: Allelopathy versus other mechanisms [J]. *Aquatic Botany*, 2002, 72

- (3–4): 261–274.
- [111] Striebel M, Spörl G, Stibor H. Light-induced changes of plankton growth and stoichiometry: Experiments with natural phytoplankton communities [J]. *Limnology and Oceanography*, 2008, 53(2): 513–522.
- [112] Schulhof M A, Shurin J B, Declerck S A J, et al. Phytoplankton growth and stoichiometric responses to warming, nutrient addition and grazing depend on lake productivity and cell size [J]. *Global Change Biology*, 2019, 25(8): 2751–2762.
- [113] Wang Z, Xia C, Dan Y, et al. Low-temperature induced leaf elements accumulation in aquatic macrophytes across Tibetan Plateau [J]. *Ecological Engineering*, 2015, 75(6): 1–8.
- [114] Xing W, Wu H P, Shi Q, et al. Multielement stoichiometry of submerged Macrophytes across Yunnan Plateau lakes( China) [J]. *Scientific Reports*, 2015, 5(1): 10186.
- [115] Xia C X, Yu D, Wang Z, et al. Stoichiometry patterns of leaf carbon, nitrogen and phosphorus in aquatic Macrophytes in Eastern China [J]. *Ecological Engineering*, 2014, 70: 406–413. doi: 10.1016/j.ecoleng.2014.06.018.
- [116] Demars B L, Edwards A C. Tissue nutrient concentrations in freshwater aquatic Macrophytes: High inter-taxon differences and low phenotypic response to nutrient supply [J]. *Freshwater Biology*, 2007, 52(11): 2073–2086.
- [117] Van Mooy B A S, Fredricks H F, Pedler B E, et al. Phytoplankton in the ocean use non-phosphorus lipids in response to phosphorus scarcity [J]. *Nature*, 2009, 458(7234): 69–72.
- [118] Judd S, Broeke L J P V D, Shurair M, et al. Algal remediation of CO<sub>2</sub> and nutrient discharges: A review [J]. *Water Research*, 2015, 87: 356–366. doi: 10.1016/j.watres.2015.08.021.
- [119] Powell N, Shilton A, Pratt S, et al. Luxury uptake of phosphorus by microalgae in full-scale waste stabilisation ponds [J]. *Water Science and Technology*, 2011, 63(4): 704–709.
- [120] Solovchenko A E, Ismagulova T T, Lukyanov A A, et al. Luxury phosphorus uptake in microalgae [J]. *Journal of Applied Phycology*, 2019, 31(5): 2755–2770.
- [121] Gao H, Qian X, Wu H, et al. Combined effects of submerged macrophytes and aquatic animals on the restoration of a eutrophic water body—A case study of Gonghu Bay, Lake Taihu [J]. *Ecological Engineering*, 2017, 102: 15–23. doi: 10.1016/j.ecoleng.2017.01.013.
- [122] Kufel L, Kufel I. Chara beds acting as nutrient sinks in shallow lakes—A review [J]. *Aquatic Botany*, 2002, 72(3–4): 249–260.
- [123] Furnish B J, Keller T A. Carbon limitation in hypereutrophic, periphytic algal wastewater treatment systems [J]. *PLoS One*, 2020, 15(10): e0240525. doi:10.1371/journal.pone.0240525.
- [124] 丁玲, 李羚君, 李剑峰, 等. 沉水植物净化人工水源湖原水中氮磷和悬浮物的试验研究 [J]. *生态环境学报*, 2018, 27(1): 122–129.  
Ding Ling, Li Lingjun, Li Jianfeng, et al. Experimental studies on purification of nitrogen, phosphorus and suspended solids in raw water from an artificial source lake by submerged macrophytes [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2018, 27(1): 122–129.
- [125] 桑雨璇, 杨珈乐, 熊怡, 等. 不同光照和磷水平下两种沉水植物磷富集和钙磷含量的比较 [J]. *环境科学*, 2020, 41(6): 2698–2705.  
Sang Yuxuan, Yang Jiale, Xiong Yi, et al. Comparative phosphorus accumulation and Ca-P content of two submerged plants in response to light intensity and phosphorus levels [J]. *Environmental Science*, 2020, 41(6): 2698–2705.
- [126] 朱端卫, 朱红, 倪玲珊, 等. 沉水植物驱动的水环境钙泵与水体磷循环的关系 [J]. *湖泊科学*, 2012, 24(3): 355–361.  
Zhu Duanwei, Zhu Hong, Ni Lingshan, et al. Relationship between calcium pump driven by submerged macrophytes and phosphorus cycle in water [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2012, 24(3): 355–361.
- [127] Prepas E E, Pinel-Alloul B, Chambers P A, et al. Lime treatment and its effects on the chemistry and biota of hardwater eutrophic lakes [J]. *Freshwater Biology*, 2001, 46(8): 1049–1060.
- [128] Naselli-Flores L, Barone R, Mosello R. Eutrophication control by lime addition: A preliminary approach in sicilian reservoirs [J]. *Hydrobiologia*, 2003, 504(1–3): 297–303.
- [129] Zhang Y, Prepas E E. Short-term effects of Ca(OH)<sub>2</sub> additions on phytoplankton biomass: A comparison of laboratory and *in situ* experiments [J]. *Water Research*, 1996, 30(5): 1285–1294.
- [130] Walsh J R, Corman J R, Munoz S E. Coupled long-term limnological data and sedimentary records reveal new control on water quality in a eutrophic lake [J]. *Limnology and Oceanography*, 2018, 64(S1): S34–S48. doi: 10.1002/lno.11083.
- [131] 冯冶哲, 张虎才, 常凤琴, 等. 云南剑湖水体及表层沉积物氮、磷空间分布特征及对湖泊环境的影响 [J]. *第四纪研究*, 2020, 40(5): 1251–1263.  
Feng Yizhe, Zhang Hucui, Chang Fengqin, et al. Spatial distribution of nitrogen and phosphorus and pollution assessment in Lake Jianhu, Yunnan Province [J]. *Quaternary Sciences*, 2020, 40(5): 1251–1263.
- [132] 陈月, 林琪, 刘恩峰, 等. 泸沽湖沉积物中磷累积的时空变化及其环境意义 [J]. *第四纪研究*, 2021, 41(4): 1206–1215.  
Chen Yue, Lin Qi, Liu Enfeng, et al. Spatio-temporal variations of sedimentary phosphorus in Lugu Lake and its environmental implications [J]. *Quaternary Sciences*, 2021, 41(4): 1206–1215.
- [133] Basu S, Mackey K. Phytoplankton as key mediators of the biological carbon pump: Their responses to a changing climate [J]. *Sustainability*, 2018, 10(3): 869.
- [134] Brothers M S, Hilt S, Attermeier K, et al. A regime shift from macrophyte to phytoplankton dominance enhances carbon burial in a shallow, eutrophic lake [J]. *Ecosphere*, 2013, 4(11): 137.
- [135] Kufel L, Strzaek M, Biardzka E, et al. Carbon and nutrients transfer from primary producers to lake sediments—A stoichiometric approach [J]. *Limnologia*, 2020, 83: 125794. doi: 10.1016/j.limno.2020.125794.
- [136] Thompson J B, Schultze-Lam S, Beveridge T J, et al. Whiting events: Biogenic origin due to the photosynthetic activity of cyanobacterial picoplankton [J]. *Limnology and Oceanography*, 1997, 42(1): 133–141.

- [137]McConnaughey T. Calcification in *Chara corallina*: CO<sub>2</sub> hydroxylation generates protons for bicarbonate assimilation[J]. *Limnology and Oceanography*, 1991, 36( 4) : 619–628.
- [138]Pelechaty M ,Pukacz A ,Apolinarska K , et al. The significance of chara vegetation in the precipitation of lacustrine calcium carbonate [J]. *Sedimentology*, 2013, 60( 4) : 1017– 1035.
- [139]Kufel L , Strzalek M , Biardzka E. Site- and species-specific contribution of charophytes to calcium and phosphorus cycling in lakes [J]. *Hydrobiologia*, 2016, 767 ( 1) : 185– 195.
- [140]Sand-Jensen K , Martinsen K T , Jakobsen A L , et al. Large pools and fluxes of carbon , calcium and phosphorus in dense charophyte stands in ponds [J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 765: 142792. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.142792.
- [141]Klamt A M , Hilt S , Moros M , et al. The effect of a shift from macrophyte to phytoplankton dominance on phosphorus forms and burial in the sediments of a shallow hard-water lake [J]. *Biogeochemistry*, 2019, 143 ( 3) : 371– 385.
- [142]Ding S , Yan L , Dan S F , et al. Historical changes of sedimentary P-binding forms and their ecological driving mechanism in a typical “grass-algae” eutrophic lake [J]. *Water Research*, 2021, 204: 117604. doi: 10.1016/j.watres.2021.117604.
- [143]Li H , Song C L , Liu Y , et al. Phosphorus supply pathways and mechanisms in shallow lakes with different regime [J]. *Water Research*, 2021, 193: 116886. doi: 10.1016/j.watres.2021.116886.

## EFFECTS OF CO<sub>2</sub> FERTILIZATION IN AQUATIC ECOSYSTEMS ON THE CARBON SEQUESTRATION AND EUTROPHICATION MITIGATION

LIU Xing<sup>1, 2</sup>, HE Haibo<sup>1</sup>, LIU Zaihua<sup>1</sup>

( 1. State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550081, Guizhou;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049)

### Abstract

Whether carbonate-weathering can form long-term stable carbon sink is largely controlled by the efficiency of biological carbon pump (BCP) effect in aquatic ecosystems. Eutrophication is a phase of BCP effect, which would enhance the carbon sequestration efficiency but has negative feedback on aquatic ecosystems. How to realize the win-win strategy for carbon sequestration enhancement and eutrophication mitigation is a challenging environmental science problem. It is generally believed that the controlling elements of eutrophication are nitrogen (N) and phosphorus (P). However, BCP is also controlled by carbon element, and carbon limitation is as important as N and P in the study of productivity and eutrophication, especially in eutrophic and karst water, which is attributed to the intensive phytoplankton bloom and alkaline karst aquatic ecosystems. Aqueous CO<sub>2</sub> fertilization can effectively alleviate C limitation, promote productivity, enhance carbon sink and inhibit eutrophication by changing biological structure and improving efficiency of P removal by BCP. It is estimated CO<sub>2</sub> fertilization can enhance photosynthetic carbon sequestration by 28% and increase organic carbon accumulation rate by as much as three times. Based on this, this paper reviews the possibility of achieving a win-win status of water quality safety and carbon sink safety in the water body through CO<sub>2</sub> fertilization in aquatic ecosystems, and reveals its mechanism which mainly includes the influence of CO<sub>2</sub> in water on the composition and succession of biological communities and the efficiency of phosphorus removal by BCP effect. On this basis, the specific features of karst water and the impact of biological structure changes on carbon sequestration enhancement and eutrophication mitigation are prospected.

**Key words:** CO<sub>2</sub> fertilization; carbon sequestration; eutrophication mitigation; biological carbon pump; aquatic ecosystems