

## 南极海冰微型生物的研究概况

陈兴群

(国家海洋局第三海洋研究所)

肖贻昌

(中国科学院海洋研究所)

海冰生物, 主要指生长和繁殖在海冰表层、底层以及冰内的微型动、植物。从1847年胡克(Hooker)首次在南极海冰上发现硅藻, 迄今已有一百三十多年。南极海冰微型生物的研究大致可分两个时期: 本世纪六十年代以前为一个时期, 这一时期的研究侧重分类学和生物地理学方面; 六十年代以后转到了以自然生态学为主兼及其他学科方面的研究。近年的研究成果表明, 海冰微型生物, 尤其是硅藻, 在南极海洋生态系统中起着极为重要的作用——参与了南大洋和极区海域的能量和物质循环。这一循环系统的结构及内在关联可用图1表示<sup>(1)</sup>。

从图1可见, 南极海洋生态系统中最主要的能量转换中间环节——南极磷虾, 既是次级生产者, 又是中间消耗者; 它兼有肉食、草食、碎屑食和同类相食的习性, 但主要的是以藻类为食。据估算, 冬季覆盖南大洋表面的海冰面积可达 $20 \times 10^6 \text{ km}^2$ , 夏季融冰后缩小为 $3 \times 10^6 \text{ km}^2$ 。秋后, 大量藻类从海水中匿迹, 转移到海冰中, 随后于春季在冰中开始生长、繁殖, 夏季随着海冰的融化又进入水体, 其数量都是十分可观的。因此, 海冰微型生物不仅影响着南极磷虾种群的消长, 而且对南大洋总有机生产的潜在贡献也是不可低估的。所以, 人们由过去只注意研究南大洋海水中的浮游植物, 现在也日益重视海冰微型生物的研究了<sup>1, 2)</sup>。

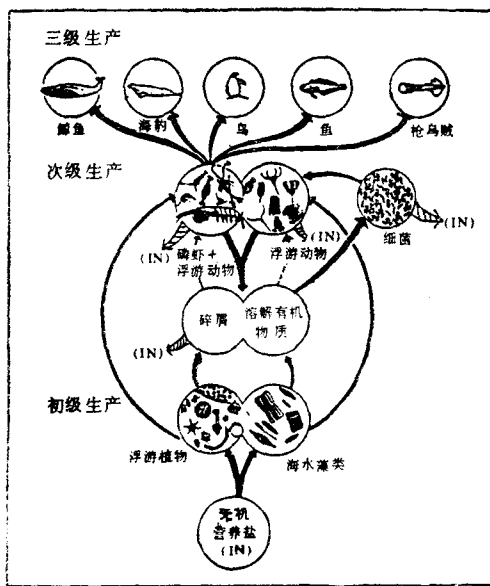


图1 南极海洋生态系统能量流动示意

### 一、南极海冰生物的早期研究

早在1847年, 胡克就描述过南极的海冰硅藻以灰赭石的颜色出现在碎冰(Brash ice)和莲叶冰(Pancake ice)上。他发现, 在海况平静之后几小时, 可经常见到方圆几海里内的莲叶冰上均匀的呈现由微型藻类富集、生长而形成的褐色带。范霍芬(Vanhoffen, 1903)最先研究冰上硅藻的季节循环。他发现, 冰藻主要是在11月早期开始生长, 到12月中旬以近

- 1) 在我国南极考察之初就已进行了南极冰藻的研究。
- 2) 张坤诚、吕培顶, 1985。南极冰藻的生态学观察。

似纯培养的裂殖体形态出现在冰上。斯科特 (Scott, 1907) 报道, 许多倒翻的海冰底部因硅藻高度浓集呈现浅红、黄褐的颜色。其他的一些学者也对南极海冰微生物作过调查。其中, 如哈特 (Hart, 1934) 讨论海冰对浮游植物的影响, 并发现春季沿冰边缘生长着一个种类丰富的浮游植物群落, 包括南极脆杆藻 (*Fragilaria antarctica*)、南极海毛藻 (*Thalassiothrix antarctica*) 成列菱形藻 (*Nitzschia seriata*)、以及南极海链藻 (*Thalassiosira antarctica*) 等。哈特认为, 冰里的硅藻和硅藻孢子有助于维持南大洋丰富的植物种类, 提高水体的稳定性和粘滞度。这是早期对海冰藻类在南大洋生态系统中所起作用的认识。

## 二、南极海冰生物的近期研究

从本世纪六十年代起, 海冰微生物的研究进入了一个新时期。由于近代物理、化学等学科对生物科学的渗透, 也促进了海冰微生物的研究, 并获得了许多新的进展。主要的有如下几方面的结果。

### (一) 冰藻群落划分

按冰藻最大生物量出现的冰层, 将生物划分为几个不同性质的群落。

1. 底部冰藻群落 (Bottom ice algal community)。此群落见于南极陆缘固定冰 (Fast ice) 的底面, 此类海冰下水体中的光照水平、冰底表面及下水体的稳定性、高浓度的营养盐等均是刺激藻类在冰底表面形成高产量的因素。当然, 这种冰藻群落的形成也取决于海冰形成时所掺合进去的浮游植物的数量及种类组成<sup>[2]</sup>。

2. 表层冰藻群落 (Surface ice algal community)。此类型的群落见于海冰的近表层。它的形成过程如下: 秋季, 海水开始结冰, 浮游植物仍漂浮于海水中; 入冬, 海冰加厚, 落雪覆盖在冰的上面, 水体中的浮游植物处于遮蔽状态。由于积雪的重量, 海冰下沉到一定的深度, 使带有浮游植物的海水恰好从冰-

雪界面渗进雪里; 春季, 温度增高, 冰中的浮游植物开始生长; 到了夏季, 海冰开始融解, 冰中浮游藻类迅速生长、繁殖, 因而在冰-雪界面形成“浮游生物冰 (Plankton ice)”。又由于藻类大量繁殖的结果加速了对光的吸收, 从而加快了上层积雪的融化, 最后导致冰-雪在界面处上、下层分离开, 藻类随之进入水体。

3. 内生冰藻群落 (Interior ice algal community)。此群落见于昭和站 (Syowa Station) 附近和威德尔海 (Weddell Sea) 等处。最大的生物量分布于冰层中部。阿克利等 (Ackley *et al.*, 1979) 对这种内生群落的形成过程提出了一个模式。即, 冬季, 海冰生长; 春后, 由于气温上升导致了: (1)增加了上层冰的多孔性, (2)冰内的盐析过程提高了冰中层的盐度, (3)密度降低和多孔性的增加, 使冰上浮, 而上升过程又加速了(1)、(2)步骤; 夏季, 盐析过程加强, 使营养盐在某一冰层集中, 光照也在这一层提高, 当这些条件充分时, 藻类在这里开始增殖, 并逐渐达到高峰, 此时的海冰就成了藻类生长的理想介质的环境; 入秋, 温度和光照趋于下降, 藻类生长受到抑制; 入冬, 光照和温度显著降低, 藻类停止生长, 冰的上方覆盖了雪, 底面又增生新冰, 上述的藻类生长层就形成了内生冰藻群落层。因而, 内生冰藻群落被认为是多半由夏季底部群落因冰层的结构或厚度改变而进入冰层内形成的, 是一种残余种群 (Remnant population) 再度增殖的群体。由此可知, 内生群落是随冰中环境因子的变化而变化的。如上述的理想情况下, 内生群落会生长、繁殖; 如果出现逆情况, 则群落逐渐消亡, 产生大量的尸细胞。

此外, 还有一种表层冰间池群落 (Pool community) 在表层薄雪之下盐度较周围高的小水洼内, 呈簇状分布的微型藻类群落。这类小水洼常有許多小盐析沟直达底部, 微型藻类细胞便由此被海水和盐析水推送到小水洼, 繁殖并形成群落。

## (二) 初级生产

各类海冰的结构、物理性质、化学特性和生物分布不同,因而其初级生产也有差异。据报道,最高的叶绿素a值出现在麦克默多湾(McMurdo sound)和昭和站附近的固定冰,约248—2100mg/m<sup>3</sup>;中间值见于昭和站和帕尔默半岛(Palmer peninsula)的雪冰(Snow ice),为407—670mg/m<sup>3</sup>;最低值报道于在威德尔海占优势的冰针区(Frazil ice),约为3.8—29.7mg/m<sup>3</sup>。海冰中的叶绿素a值通常要比冰底下海水中的叶绿素a含量高10—100倍,在底部冰藻群落中的叶绿素a浓度甚至比冰下海水的浓度高2000倍。星合(Hoshi, 1977, 1981)报道昭和站附近海冰底层藻类的生物量:4月叶绿素a为829mg/m<sup>3</sup>,8月为0.19mg/m<sup>3</sup>,12月大于1000mg/m<sup>3</sup>。帕尔米沙诺等(Palmisano et al., 1983)在麦克默多湾作过模拟现场的海冰微型藻类光合作用试验,测得每日每毫克叶绿素a可固定0.6—7.5mg的碳。麦康维尔等(McConville et al., 1983)将澳大利亚凯西站(Casey station)附近海冰底部冰样融解,模拟现场条件,

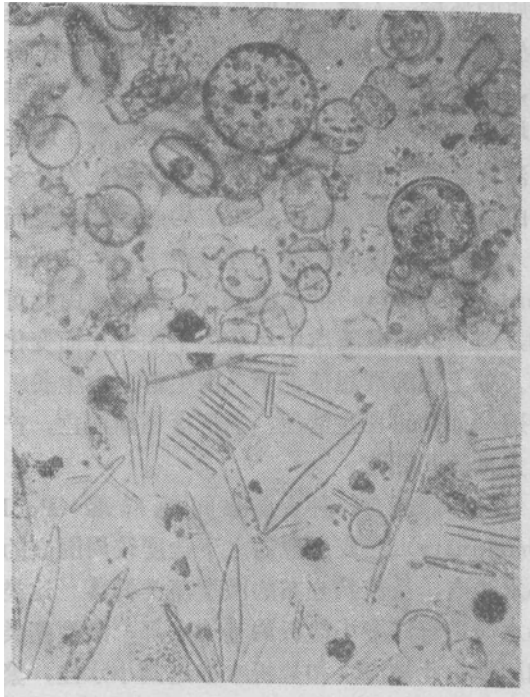


图2 威德尔海常见的部分海冰硅藻

测得其初级生产率为:11月每升水样每小时高达81μgC,1月中旬降低到2.8μgC。显然,无论从现存量还是从生产量看,海冰微型藻类在南极海洋生态系统中的重要意义和价值都是不容忽视的。

## (三) 冰藻的种类组成

在冰藻的种类组成中主要是硅藻(图2)。硅藻尤以羽纹硅藻常见。通常有菱形藻(*Nitzschia*),盒形藻(*Biddulphia*)、圆筛藻(*Coscinodiscus*)、茧形藻(*Amphiprora*)、角刺藻(*Chaetoceros*)、根管藻(*Rhizosolenia*)、舟形藻(*Navicula*)、斜纹藻(*Pleurosigma*)、双肋藻(*Amplipleura*)、弯角藻(*Eucampia*)、多孔藻(*Porosira*)、龙骨藻(*Tropiconeis*)等。据报道,在威德尔海的海冰中,茧形藻(*Amphiprora* sp.)、星状菱形藻(*Nitzschia stellata*)、短小菱形藻(*N. curta*)、筒状菱形藻(*N. cylindrus*)等均是优势种;而在罗斯海(Ross Sea)则以茧形藻、星状菱形藻为常见种。邦特和伍德(Bunt & Wood, 1963)分析罗斯岛(Ross Island)和阿米塔奇角(Cape Armitage)附近的冰样,发现有32种硅藻,其中以克氏茧形藻(*Amphiprora kjellmanii*)、奥氏茧形藻(*A. oestrupii*)、威氏盒形藻(*Biddulphia weissflogii*)、细弱圆筛藻(*Coscinodiscus subtilis*)、弯角藻(*Eucampia balaustium*)、线形脆杆藻(*Fragilaria linearis*)、菱形藻(*Nitzschia martiana*)、成列菱形藻、南极斜纹藻(*Pleurosigma antarcticum*)、翼根管藻(*Rhizosolenia alata*)以及喙根管藻(*R. rostrata*)等占优势。在阿拉雪耶夫湾(Alasheyev Bay)的固定冰区也有过50种硅藻的记录。

此外,在海冰中还发现有金藻类(Chrysophytes)、金藻的孢子、绿藻类(Prasinophytes)和鞭毛藻类(Flagellates)(如双鞭毛藻类Dinoflagellates和硅质鞭毛藻类Silicoflagellates的一些种类)。分布于水体和沉积物中的原始单胞体(Archaeomonads)也见于

海冰中，密度可达每升 $13 \times 10^3$ 个细胞。由于它们仅大量地出现于极区或有海冰的近极区海域，被认为有可能成为海冰环境的有用的地质指标化石。

#### (四) 海冰中的其他微生物

据利普斯等 (Lipps *et al.*, 1974) 报道，海冰中的有孔虫 (*Foraminifera*) 密度可达到每立方米 470 000 个细胞。他们认为，形成高密度的原因与硅藻一样，一方面由于冰的包裹，另一方面由于在冰中增殖的结果。沙利文等 (Sullivan *et al.*, 1984) 研究南极麦克默多湾海冰中细菌的分布、丰度和多样性，发现细菌的平均现存量为每平方米  $1.4 \times 10^{11}$  个细胞 ( $9.8 \text{ mg C/m}^2$ )。长度为 1.3—2.5m 的冰柱垂直剖面资料表明，47% 的细菌个数和 93% 的细菌生物量位于底部 20 厘米处。其密度要比水体中细菌密度高 10 倍。据此推测，海冰的微生物群落不仅是极地生态系统中的初级生产源，也是次级生产源。

在海冰的凹凸不平底部也常见到某些动物群落，或粘附于冰底表面，或生存于冰底表面的裂缝之中。例如，多毛类 (*Polychaetes*)、桡足类 (*Copepods*)、端足类 (*Amphipods*) 等。常见种 *Amphipod orchomenopsis* 有时数量可达每平方米 3040 个，重 86 克。鱼，通常为 3—5 厘米长的 *Trematomus borchgrevinki*。如按它们的生境，可分为两个不同的生态群：

1. 海冰动物 (Strictly ice fauna)，至少临时性地生存于海冰的底层中；2. 次海冰动物 (Sub-ice fauna)，从未进入疏松的海冰底部，仅在一定程度上与海冰生物群落有着营养联系。

#### (五) 海冰中高密度藻类的形成机理

近年的研究表明，微型藻类在不同类型海冰中的高密度分布具有不同的形成机理。多数研究者认为，生长、繁殖是高密度形成的一个主要原因。海水中的浮游藻类在被包裹入冰中以后，遇到适宜的温度、盐度、光照和营养盐条件，细胞就进行大量的繁殖、生长。前面提到的“浮游生物冰”就是以这种方式形成

高密度的一个典型。但单用生长、繁殖这一方式，就无法解释藻类在冰针这类薄型海冰中形成高密度分布的原因。据报道，冰针的厚度每增加一厘米约需一小时。如按埃普利 (Eppley, 1972) 的藻类生长和温度的关系公式  $\log_{10}(u) = 0.0275T - 0.070$  推算，冰达到某一厚度所需时间比藻类从海水中的基底密度发展到与这一厚度海冰具有的藻类密度相同时所需时间要少得多。而且，冰中的营养盐浓度与水体中没有明显的差异。因而有些研究者认为，在新形成的海冰如冰针中，藻类高密度的成因机理是冰的成核和聚晶过程。冰针在形成之前以悬浮的颗粒为核形成晶核，晶核在通过水体到达海水表层的过程中相互碰撞而聚集，形成冰针。冰针的成核、聚晶过程亦即藻类浓集过程。

冰样经显微镜检查发现的单个冰晶内的藻体和不同冰晶界面的藻体这一事实，证实了成核作用和聚晶过程的存在以及藻类浓集的机理。无疑地，对于藻类的富集，后一过程是更重要的。应该看到，在成核或聚晶过程中，藻类并非静止不变，而是还在进行着生长和繁殖。因而，冰藻高密度的成因应是几种机理共同作用的结果，只是不同的时间和不同的海冰结构具有不同的生物渗入方式和生长方式。例如，“浮游生物冰”的形成是以藻类的渗入和生长方式为主，固定冰底部群落的发展与聚晶过程和生长同样重要；而在冰针中，聚晶显然是藻类浓集的主要方式。

#### (六) 海冰微型藻类越冬的适应性

海冰微型藻类在极地海洋生态系统和海冰生态系统的碳和能量循环中起着重要的作用，因而研究它对极区独特环境的适应性，尤其对越冬的适应性是很有意义的。某些研究者如邦特和李 (Bunt & Lee, 1972) 将冰中的四种藻类分离，分别将其纯培养液在  $-1.8^\circ\text{C}$  具光的条件下培养三个月，接着放在暗处三个月，结果除了其中个别种类在具光环境下碳含量升高，密度有所增加，在黑暗中密度趋向减少外，碳与叶绿素 a 之比、类胡萝卜素与叶绿素 a

之比并没有明显的变化。说明这些藻类能适应暗条件。帕尔米沙诺和沙利文 (Palmisano & Sullivan, 1982, 1983) 对海冰硅藻的生理学作了下列实验<sup>(3)</sup>: (1) 极区硅藻对模拟的夏-冬过渡环境的反应, 将三种纯系冰藻在模拟夏-冬过渡环境条件下进行培养, 并逐渐降低光照和温度, 提高盐度。结果是生产速率和光合作用速率降低, 细胞内的 ATP 降低, 内生的碳储备物增加, 异养潜能提高 60 倍。

(2) 在同一模拟实验条件下, 继续对三种硅藻的培养液作五个月的无光、低温 (-2°C) 培养, 结果发现细胞的数量稍有增加。上述实验说明, 冰藻在夏-冬过渡期间为适应生存环境改变而进行的生理调节, 主要表现在新陈代谢的降低以及某些机能的提高上。冰藻就是依靠这些调节能力维持其种群生存的临界点, 以渡过漫长的黑暗的冬天的。

近期的研究还表明, 光的辐照度和光谱成分对于冰藻以及冰下水体中藻类的光合自养具有深远的意义。这些生物光适应的强制因子是低辐照度和变化的光谱。冰藻生长的结果, 促使冰-水界面层结构发生变化, 从而调节了冰的融解速度。已经观察到, 在无雪覆盖的冰下, 藻类生长迅速, 随着个体密度的增加, 不断吸收透过冰层的光能, 产生热效应, 使冰-水界面层的冰疏松, 以至融解。另外, 在某些固定冰表层之下 30—40 厘米处, 由夏季残余种群形成的色带对底部的种群有着明显的影响, 在形成色带的海冰底部仅见到少数的细胞。这可能暗示了光在经过这一色带层以后, 质和量上的变化导致底部藻类生长和数量的降低。

### 三、问题和展望

尽管目前人们对海冰微型生物的研究有了许多新的进展, 但对冰藻, 尤其硅藻在独特的海洋生态系统中的功能和动态变化仍了解很少。近来人们已发现冰藻中下沉的细胞是冰下底栖动物的重要食物源, 而对这些下沉的细胞, 包括活细胞、死细胞以及孢子细胞,

它们各自的归宿是怎样的, 迄今还不很清楚。微型生物在海冰不同环境条件下的变化特点和它们生命的内在本质, 包括 ATP、酶等在低温和其他环境因子变化影响下的适应功能和生理过程, 营养盐、微量元素或某些污染物质等对它们的作用, 它们对海冰的物理结构和化学因子的影响以及相互关系等方面的奥秘, 尚未完全揭示。在海冰这一特殊生境中, 动物和植物如何通过依赖、竞争、捕食和被捕食等关系构成它们之间的生态平衡也未充分认识。这些问题不仅有待于生物学家进一步的探索, 更有待于物理学、化学、海洋学和冰川学等各方面学科的合作。

可喜的是, 现代科学技术的应用, 如自动营养盐分析, 自动微量元素分析, ATP 测定, 酶法分析, 电子显微的观察, 放射性技术的推广, 低温技术和模拟生态实验技术的发展, 以及学科间的相互渗透、合作研究, 均为这一学科的研究提供了先决条件。近年来, 科学家们一方面致力于南极现场的科学调查研究, 另一方面利用集装箱式的低温可控实验室进行模拟实验所展现出来的前景, 使我们相信这二者的结合, 将使南极海冰微型生物的科学的研究以及在低温条件下进行的邻近领域的实验生态工作, 随着日益兴起的南极科学考察而获得更广泛和深入的发展。

### 主要参考文献

- [1] El-Sayed, S. Z., 1984. Krill—The enigma of the deep south. *J. American Cetacean Society* (Whale Watcher), 18(3): 13—16.
- [2] Bunt, J. S. and C. C. Lee, 1970. Seasonal primary production in Antarctic sea ice at McMurdo Sound in 1967. *J. Mar. Res.*, 28: 304—320.
- [3] Palmisano, A. C. and C. W. Sullivan, 1983. Physiology of sea ice diatoms. II. Dark survival of three polar diatoms. *Can. J. Microbiol.*, 29: 157—160.