

叶绿素与海洋初级生产力*

潘友联

(中国科学院海洋研究所)

光合作用是植物在叶绿素的作用下，吸收阳光的能量，把二氧化碳和水同化为碳水化合物的过程。光合作用的强弱与叶绿素含量的多少密切相关。因此，有人就试图用叶绿素a的含量估算植物的光合作用强度，从而估算群落或生态系的初级生产力。这个问题在高等植物和小球藻中已经得到了比较满意的解决。Ryther和Yentsch(1957)开始用海水中的叶绿素a含量估算海洋初级生产力，为大面积的海洋调查带来了不少方便。然而，海水中叶绿素a的含量和海洋初级生产力并不是简单的线性关系。它们之间有一个换算系数，叫同化数(Assimilation number)。它反映了单位时间内，浮游植物单位叶绿素a含量的生产量，是浮游植物光合作用能力的指标。在不同地区、不同季节、不同条件下，浮游植物的光合作用能力(同化数)¹⁾的变化很大。因此，单纯以叶绿素a的含量不能直接反映水域的初级生产力。

一、影响叶绿素a含量和海洋初级生产力的环境因子

一般认为，营养盐含量高的海区，例如上升流海域，其生产力也比较高。然而，某一海区的初级生产力在一年中的不同季节也有所不同，这是单纯以营养盐的变化所无法解释的，还要考虑到当时、当地浮游植物的光合作用能力(同化数)和叶绿素a的含量。Talling(1955)发现三种浮游硅藻的生长速率和光合作用与温

度有关，其温度系数 Q_{10} 为2.3。Eppley(1972)在一篇综述的结论中指出，温度限制海洋浮游植物的生长速率和光合作用能力。还有许多学者在现场实验条件下发现温度与光合作用能力显著相关。许多实验证明，温度是浮游植物自然类群光合作用能力的一个很重要的限制因子，并且发现同化数的温度系数 Q_{10} 总是在2.0附近波动。可见，温度与浮游植物的光合作用能力，在不同的海区，其相关性是趋于一致的。这主要是由于同化数是光合作用过程中酶反应速率的函数，而酶反应受温度的影响，其温度系数为2.0左右。

Curl和Small(1965)，Glooschenko和Curl(1971)等认为，在控制浮游植物自然类群的光合作用能力方面，营养盐的作用要比温度的作用更重要。Curl和Small(1965)还以同化数的大小作为划分海区营养水平的标志，把同化数为 $0-3\text{ mg C} \cdot \text{mg Chla}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 的海域划分为贫营养区， $3-5\text{ mg C} \cdot \text{mg Chla}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 的海域划分为低营养区， $5-10\text{ mg C} \cdot \text{mg Chla}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 的海域划为高营养区。

我们在胶州湾的实验中发现当处于最适水温时，营养盐的作用就明显一些。营养盐在低

*本文承蒙导师曾呈奎先生和郭玉洁先生的热心指导，费修绠先生的热忱帮助并审阅全文，谨此致谢！

1) 海洋初级生产力中有95%以上是由浮游植物贡献的，只有5%以下是由底栖植物贡献的。一般指的海洋初级生产力只考虑浮游植物的生产力。

含量时的作用要比其在较高含量时的作用更明显。

光是光合作用的能量来源。一般所指的同化数都是在饱和光强下测得的，所以，一般就不再考虑光强的作用。但是，海洋初级生产力是整个水域的植物生产，它受光强、海水透明度等因素的影响。Ryther和Yentsch(1957)发现海水中某一深处的总日辐射量与相对周日光合作用的关系显著。众所周知，光线在海水中传播时，随着海水深度的增加而呈指数递减；而海洋初级生产力往往次表层比较高。这就说明了不仅低光强会限制光合作用，太高的光强也会限制光合作用（即光抑制作用），一般次表层的光强比较适合光合作用。然而，由于表层的光强高，光对叶绿素的光分解作用也比较强烈，表层的叶绿素a含量也往往比次表层低些。这是导致表层的生产力比次表层低的另一个原因。尽管进入海水中的光绝大部分是可见光，即光合作用的有效太阳辐射。但不同波长的光线在海水中的衰减速率不同，对光合作用的作用效率也不同，不同水色、透明度的海水中，光线的衰减速率有所不同。因此，光是海洋初级生产力非常重要的限制因子之一。其作用的详细机理是非常复杂的，有待于作专题讨论与研究。

海洋初级生产力还受海水盐度、pH、溶解氧饱和度、海水污染以及浮游植物自身的呼吸作用强度等因素的影响。在这些因子综合作用时，任一因子作用的重要性均符合植物生理学中的最低量限制定律。

营养盐对叶绿素a含量的影响比其对初级生产力的影响明显，其相关性有时往往用统计学方法无法分析。例如温带海区的叶绿素a含量一般春季较高，往往是一年中的高峰之一。而真光层中的营养盐含量往往冬季比春季高。这是由于冬季水温太低，抑制了初级生产者细胞内的酶活性，生产能力很低，生物量也较低。春季水温回升，并且营养盐又较丰富，浮游植物的繁殖很快，叶绿素a的含量迅速增加。另一方面，由于浮游植物代谢活动的加强，消耗了大量的营养盐；由于温跃层的形成，下层的富

营养水很难进入真光层，营养盐得不到补充；所以当时的营养盐含量较低。这单独从某一时刻的资料是无法分析的，如果在海上进行连续观察就会发现叶绿素a的含量不仅受当时的环境条件的影响，而且还与其以前的累积有关。叶绿素a的含量也受温度、光照、pH等生态因子以及浮游植物自身的生物学因素的影响。

水域初级生产力是水生植物自然类群固定二氧化碳的能力，一方面与初级生产者的多少和种类有关，另一方面还与每个生产者的生产能力有关。因此，凡是影响浮游植物光合作用能力和海水中叶绿素a含量的因素都会影响海洋初级生产力。

二、叶绿素a的含量是生物量的指标

海水中的叶绿素a含量可以作为浮游植物生物量的指标。尽管各种浮游植物的叶绿素a含量不同，而且同种浮游植物在不同时间叶绿素a的含量也有所不同，但叶绿素a的含量毕竟是现存量。而海洋初级生产力是海洋浮游植物通过光合作用，制造有机物的速率，两者是既有联系又截然不同的两个概念。有人曾用叶绿素a的含量多少表示水域的初级生产力，也有人单纯用叶绿素a的含量推算初级生产力，不考虑季节，营养以及其它环境因子的影响，这样做是欠妥当的。我们在胶州湾两年的定点研究发现，叶绿素a含量高的季节，初级生产力并不一定最高。例如春季，海水中的叶绿素a含量较高，生物量的其它指标（如细胞密度）也较高，但这时浮游植物的同化数还很低，其光合作用能力很低，所以其生产力并不很高。而夏季，叶绿素a含量往往不很高，但浮游植物的光合作用能力却较高，其生产力也较高。由此可见，生产力不能以叶绿素a含量作为指标，但可以根据叶绿素a含量的多少，和当时浮游植物的光合作用能力推算之。然而，在同一季节，环境条件基本一致，光合作用能力一致的不同海区，初级生产力的高低往往与叶绿

素a的含量多少一致。这时，叶绿素a含量又可以作为各海区初级生产力高低的相对指标。

叶绿素a的含量多少，象细胞密度、鲜重、活体碳含量和ATP含量一样，只是表示海水中浮游植物的现存生物量，不能直接代表水域的初级生产力。

三、叶绿素a含量与海洋初级生产力的估算

随着海洋调查规模的不断扩大和测试技术的提高，海洋调查的方法也逐步简化，叶绿素的测定远比初级生产力的直接测定方便得多，而且，近年来采用现场活体荧光技术和遥测、遥感技术，为叶绿素的快速测定大大地推进了一步。通过测定叶绿素a的含量来估算海洋初级生产力既简便又快速，特别适用大范围的海洋调查。但采用这一方法时必须慎重。为了比较准确地估算海洋初级生产力，在研究叶绿素a和海洋初级生产力的同时，还要更细致地研究两者的相互关系及其动态。首先必须了解本调查区当时的浮游植物光合作用能力(同化数)。否则，单纯用叶绿素a含量表示或推算初级生产力是不正确的，这就有可能把现存生物量作为生产量。这是当前我国海洋调查中必须注意

的一个问题。某一时间的同化数，只是反映当时、当地浮游植物的光合作用能力，它是随着环境条件而变化的一个变量，而不是常量。一般冬季的同化数较低，夏末秋初较高。因此，用同化数的年平均值或各海区的平均值来估算初级生产力，势必高估冬季的初级生产力，低估夏季和秋季的初级生产力。各月的初级生产力对于各种经济海洋动物在各生长季节的饵料资源的估算有较高的应用价值。所以，在用叶绿素a估算海域初级生产力时，应尽可能同步测定本调查区的浮游植物的光合作用能力——同化数，至少每个季度测一次。

四、结语

叶绿素a含量多少往往与营养盐浓度的高低有很大的关系，它反映了水域中植物的现存生物量。叶绿素a含量与初级生产力是通过同化数联系起来的。同化数反映了水域中浮游植物的光合作用能力。所有影响浮游植物光合作用强度和叶绿素a浓度的因素都会影响海洋初级生产力(在自然环境中往往有一个或几个因子的影响比较突出)。为了比较准确地估算水域的初级生产力，应该采用同步测定的同化数值，而不应该采用年平均值或各海域的平均值。



恭贺新年



新追求



新姿态



新贡献

篆刻 张友华