

蒲新明 吴玉霖:

浮游植物的营养限制研究进展*

REVIEW OF NUTRIENTS LIMITATION OF PHYTOPLANKTON

近岸海域受人类影响较深,随着污染的加剧和富营养化程度的提高,浮游植物爆发而形成赤潮的频率和范围都在加大。深入地了解浮游植物与周围环境尤其是营养盐的相互关系,对探讨赤潮发生机制,促进海域生态环境的改善,具有理论上的指导意义。

1 对营养限制的理解

对营养限制概念的定义有如下几种:最早的是利比希最小因子定

律(1840年)中指出的:植物的生长取决于处在最小量状况的必需物质,这种物质就是限制因子。谢尔福德耐受性定律 1911 年认为,生物对各种环境因子的适应有一个生态学上的最小量和最大量,它们之间的幅度称为耐受限度或生态幅,超出了这个范围,就会影响生长和发育而成为限制因子。Odum 1971 年把限制因子定义为生物活动所需要的最接近最小需求量的物质。随着研究的深入发展,不同的研究者提出不同的限制对象:浮

游植物的生长速率、生物量或初级生产力。对于它们之间的关系必须明确,不可混为一谈,比如在捕食率高、多数浮游植物生活周期短的水体中,浮游植物的生物量很低,

* 中国科学院重大基金资助项目 KZ 951-B1-403 号;国家自然科学基金重大基金资助项目第 39790110 号;中国科学院海洋研究所调查研究报告第 3717 号。

收稿日期:1999-01-25;

修回日期:1999-04-22

表 1 营养限制对细胞组分的影响

细胞组分	N 限制	P 限制	参考文献
C 含量	低	高	Rhee, 1978
P 含量	高	无明显变化	Rhee, 1978
N 含量	无明显变化	高	Rhee, 1978
蛋白质含量	无明显变化	高	Rhee, 1978
RNA	只决定于增长速度,与何种元素限制无关		Rhee, 1978
脂肪酸	饱和脂肪酸、单不饱和脂肪酸、双不饱和脂肪酸的含量增加,而多不饱和脂肪酸的含量大幅度下降。	与 N 限制相似	文献[7]
可食性	无明显变化	下降	文献[6]

但生长速率却很高。另外,营养盐对浮游植物的限制作用经常是潜在的,即常受到其他环境因素(如光、温)所制约,当其他因素有所改善时,营养盐的限制作用就被突出出来。

2 营养限制对浮游植物的影响

2.1 对浮游植物生理、生化的影响

营养的供求状况会影响浮游植物的成分组成(见表1)。藻细胞可分为结构部分、功能部分、储存部分,其中储存部分的P含量远高于细胞的平均比例。Rhee 1980年的研究表明,在营养充分的条件下,藻细胞的储存部分占有较大比例,而使其细胞中N:P比远低于其最佳N:P比。Kuenzler 1962年通过实验证实,为适应营养的剧烈变化,藻类对营养盐的吸收中有一种“奢侈消费”能力,例如在贫P培养液中生长的藻,转移到正常培养液中,培养液中的P将很快被耗尽,而且起始时P吸收的速率远远高

于细胞的生长速率。不同限制状况下浮游植物细胞中各成分的含量变化见表1。

2.2 营养盐对浮游植物生长速率的影响

有许多描述在限制状况下的藻类生长的模型,较著名的有 Monod 方程(1942年)和 Droop 方程(1974年),Monod 方程描述藻类生长与外部营养盐的浓度之间的关

系,Droop 方程则描述藻类生长与其体内营养含量的关系,因为藻类的生长速度是由藻细胞内部营养盐的含量决定的,而不是由外部的营养盐浓度决定。

2.3 营养盐对浮游植物生产力的影响

营养盐、光照和温度是初级生产力的主要影响因素。温带海域中,在夏天光照充足的条件下,初级生产力常受到N或P等营养盐的限制,在冬天则易受到光的限制^[3]。在一些 HNLC(高营养盐,低叶绿素)海域,Fe 缺乏被认为是限制浮游植物生长的主要原因。

2.4 营养盐对浮游植物群落结构的影响

不同的浮游植物在不同的生活时期有各自独特的营养需求,在对营养盐的竞争过程中,营养的供应状况会对浮游植物的群落结构产生调节作用。这方面主要有以下几种理论。

2.4.1 PEG 模型 在食物链上,浮游植物被浮游动物所捕食。

表 2 不同藻种的最佳 N:P 比值

藻种	最佳 N:P 比	参考文献
<i>Melosira binderana</i>	7	Rhee, 1980
<i>Phaeodactylum tricornutum</i>	830	胡明辉等, 1989
<i>Microcystis</i> sp.	9	Rhee, 1980
<i>Synedra ulna</i>	10	Rhee, 1980
<i>Skeletonema costatum</i>	12	Hecky and Kilham, 1988
<i>Asterionella formosa</i>	12	Rhee, 1980
<i>Pseudoanabaena catenata</i>	21	Hecky and Kilham, 1988
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	21	Rhee, 1980
<i>Selenastrium capricornutum</i>	2224	Rhee, 1980
<i>Chaetoceros affinis</i>	24	Hecky and Kilham, 1988
<i>Fragilaria crotonensis</i>	25	Rhee, 1980
<i>Oscillatoria agardhii</i>	28	Hecky and Kilham, 1988
<i>Scenedesmus obliquus</i>	2930	Rhee, 1978
<i>Cryptomonas crocea</i>	39	Hecky and Kilham, 1988
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	87	Hecky and Kilham, 1988

由于浮游植物各具特性,如细胞大小、几何形状、表面特征(是否有刺、甲、壳等)、营养物质含量和分泌物性质等,造成浮游动物在取食上具有偏向性。根据可食性的强度,可把浮游植物大体分为可食性和非可食性的两大类。在长期的进化中,这两大类形成了两种截然不同策略,一种是把能量主要用于促进细胞的生长能力,另一种是把能量主要用于提高其不可食性,以免被捕食。一个包括 33 位湖沼学家的浮游植物生态组(PEG)1986 年指出可食性及增长率在浮游植物的演替中发挥着重要的作用,可食性的藻类多具有较高的增长速度。当捕食压力小,营养和光照充分时,可食性藻占优势地位,随捕食压力的增大,逐渐被不可食性藻所取代。

2.4.2 平衡资源竞争理论

这个理论 1985 年比较了各种藻类对营养物质的竞争能力,比如对 P 来讲,竞争能力硅藻 > 绿藻 > 蓝藻;而对于氮,蓝藻 > 硅藻 > 绿藻。所以当硅充分而 N:P 高时,硅藻受益;当 Si 不足而 N:P 高时,绿藻受益;当 N:P 低时,蓝藻受益。

Roelke 等通过实验比较了以上两种理论,认为前者比后者更为实用^[5]。

2.4.3 生活周期长的大型藻类由于增长速度缓慢、组织中的营养盐含量低,所以相对于小型和速生的藻类,其单位时间、单位生物量的营养需求较低。Pedersen 1996 年通过实验表明,速生微藻的生长速度比慢生大型藻类快 10 倍,临界 N 浓度(维持最快生长的体内浓度)高 2 倍,单位时间、单位生物量的 N 需求高 30 倍。所以微藻比大型藻类更容易受到营养不足的限制^[5]。

制^[5]。

3 各种研究方法及其理论基础

3.1 营养盐浓度比法

A. C. Redfield 1958 年指出海水中平均 N:P 原子比是 15:1,浮游植物生长时 N 和 P 以 15:1 的比例被消耗,而实验室分析浮游植物的组成 N:P 比是 16:1。后来许多人就以海水中 N:P 原子比同 15:1 或 16:1 相比较,高于此值认为是 P 限制,低于此值则认为是 N 限制。这种方法简单易行,只需要测水中营养盐的浓度即可,但忽略了不同的藻种对营养盐有各自特殊的需求。各藻种的最佳 N:P 比见表 2。

另外,营养盐的浓度与其生物可获得性是两个不同的概念,营养盐在水溶液、颗粒态悬浮物、沉积物中的周转和循环及与外部的输入和输出都不能简单地用浓度来衡量。所以这种方法只适用于大体地了解营养盐的供求情况,而不能作出精确的结论。

3.2 库容量和周转率法

营养盐在一定水体中的总量和周转的速率受到许多人的重视。Harris 强调 DIN 和 DIP 的相对周转时间决定了哪种元素是限制因子,而不是由它们的浓度决定^[1]。因为只有经过消化和分解,并且经过氧化态的改变,高分子中的氮才能为藻类所利用,所以 N 的循环速度低于 P。Harris^[1]把藻类的氮源分为 3 部分:表层水中循环的 DIN;上涌流带来的 DIN;和陆源径流携带的 DIN。富营养的水体中 DIN 和 DIP 的库容较大,这主要依赖于外部氮源向表层水的输入,而

不是表层水的内部循环。通过计算 DIN 和 DIP 的库容和周转时间,可以了解 N 和 P 的供应和限制情况。这种方法的缺点是它只适用于有明确的边界和较小的输入与输出的水体,如湖泊、较封闭的海湾等,而对于水流复杂的海洋和河口来说,则难以应用。

3.3 化学组成和生理测定法

营养盐的供需会影响浮游植物的生理生化状态(见表 1),因而以生理生化状态可反映其营养限制情况。Rhee 1980 年把营养的限制因子定义为具有最小 $q:q_0$ 比的元素(q 是某一元素在细胞中的含量, q_0 是这种元素在细胞中的最小含量,即仅能维持细胞生存的含量)。这种方法的优点是可以直接测定自然水体中浮游植物群落的化学组成,找出具有最小 $q:q_0$ 比的元素即为起限制作用的元素。缺点是由于藻类的生理状态不断发生改变,需要做多次重复的测定;而且各种藻的 q 不同,需要进行分离测定,工作量很大。

当细胞内正磷酸盐或多聚磷酸盐的水平降低到某一阈值时,许多浮游植物的种类能够制造一种碱性磷酸酶,这种酶在细胞的外表面,能水解胞外有机的磷酸单酯,产生正磷酸盐离子以供细胞吸收和利用。自然水体中浮游植物群落的碱性磷酸酶活力也可以作为评价其受磷限制程度的一个指标。

3.4 营养加富生物测定法

当藻受到某种营养限制时,人为添加这种营养盐,则会促进藻的生长。营养加富生物测定法就是把一种或多种营养盐加入到一定水体中,通过观察藻类的生长情况,

判断其中的营养限制情况。AGP(藻类生长潜力)是指藻类在各种环境条件都适合的情况下,所能达到的最大生物量。通过营养加富实验可以给出实验藻种 AGP 以及由各营养盐所支持的 AGP,单一营养盐所能支持的 AGP 若小于全营养盐所能 AGP 的 50%,则可以认为是限制因子^[2]。而且,通过比较各营养盐的 AGP,可以排出它们影响浮游植物生长的相对程度的序列,使结果直观明显。通过 AGP 还可以估计有益和有害藻种的可能达到的生物量,对于发展渔业生产,防止赤潮发生具有指导意义。

这一方法直观明显,操作性强,已得到广泛的应用。但也存在着难以克服的缺点,即在实验室中难以模拟现场的真实情况,如湍流、沉积等。

4 各营养盐的限制作用

世界上受人类影响较大的海域营养状况及对初级生产力或浮游植物生长的限制情况都已得到研究。诸多的研究表明,P 在湖泊中经常是浮游植物生长的限制因子,而海洋中的限制因子经常是 N,在海河交汇的河口区则经常发生 N 和 P 限制的转变。但也有许多例外的情况,尤其在近海和河口等受人类影响较大的海区,究竟是哪一种或几种营养盐起限制作用及限制的强度如何,在很大程度上取决于当地的人类活动,因而不同的地区都有其特殊的情况,不可一概而论。Redfield 1958 年提出生物活动控制着营养盐的比例组成,N 的缺乏可通过生物固氮作用而得到补充。但 Ryther 和 Dunstan 认为,对整个海洋来讲,固氮作用只在漫长的

地质年代起作用,短期内不产生效果。Schindler 1977 年以湖泊为对象的实验表明,当外界输入的 N:P 重量比由 14:1 降到 5:1 后,湖泊中的优势藻由不固氮的绿藻演化为固氮蓝藻,固氮作用的加强使湖泊中的 N:P 比依然保持稳定。这一实验结果验证了生物活动对 N:P 比的控制作用在湖泊中是显著和有效的。

Si 和 Fe 在限制藻类生长和调节群落结构的研究中受到越来越多的重视。硅藻和一些甲藻需要硅,其余的藻类不需要硅。Hecky 和 Kilham 1988 年认为硅不能限制浮游植物的总生物量,但可以调节浮游植物的群落组成。硅藻大多是良好的饵料藻,当硅缺乏时受到限制,而使其他的藻类获益,因此硅在调节浮游植物的群落组成方面发挥重要的作用。Fe 则因在一些 HNLC 海域中被认为是限制因子而受到重视。

5 对于人为调节浮游植物群落结构的展望

当营养盐浓度高时,有的水体生态环境恶化,赤潮频繁发生,而有的水体则维持高初级生产力和渔获量,这说明高营养盐并不是不可忍受的。如果能对浮游植物的群落组成进行有效调控,促进有益藻(可食藻)的生长,抑制有害藻的暴发,就会产生巨大的环境和经济效益^[2]。在这方面,Schindler 1977 年的实验表明,通过营养盐的改变对浮游植物的群落组成进行调控是有可能的。但这种调控面临一系列的难题:首先,生态系统对于外界扰动的反应是复杂的,难以做出精确的预测;其次,难以控制光照、温度

等气候因子。只有对营养盐的浓度和比例进行调节才有可能解决这一难题,而营养盐的来源主要是农田滤水、养殖废水、工业和生活污水,对它们的控制是一项复杂的社会工程;而且,系统对外界的扰动需要一定的反应时间,时间的长短可能与系统的规模和稳定性有关。为加深对生物群落和环境相互关系的理解,最终实现人为对系统进行调控,有必要加强营养盐及其他环境因子对浮游植物、底栖藻类、附生藻类的影响研究,提高预测系统在一定扰动下的反应能力,并通过模拟生态系统或现场实验论证其可行性。

参考文献

- 1 Harris, G. P.. *Phytoplankton Ecology Structure, Function and Fluctuation*. London and New York: Chapman and Hall, 1986. 137~164
- 2 Maestrini, S. Y., Breret M., Berland B. R., et al.. *Estuaries*, 1997, **20** (2): 416~429
- 3 Ó Donohue, M. J. H. and Dennison, W. C.. *Estuaries*, 1997, **20** (3): 521~533
- 4 Pedersen, M. F. and Borum, J.. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1996, 142: 261~272
- 5 Røelke, D. L., Gifuentes L. A. and Eldridge P. M.. *Estuaries*, 1997, **20** (4): 725~742
- 6 Urabe, J., Clasen J. and Sterner R. W.. *Limnol. Oceanogr.*, 1997, 42: 1436~1443
- 7 Weers, P. M. M. and Gulati R. D.. *Limnol. Oceanogr.*, 1997, **42** (7): 1584~1589

(本文编辑:张培新)