

营养盐对浮游植物生长上行效应机制的研究进展

RESEARCH PROGRESSES IN NUTRIENT BOTTOM-UP EFFECT ON PHYTOPLANKTON GROWTH

王 勇 焦念志

(中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

生态学上的所谓上行 (Bottomup) 效应是指非顶级营养级生物的下一营养级食物供给或营养盐供给。海洋生态学中通常所说的上行效应主要指的是营养盐供给对浮游植物种群数量变动的影响。

1 海洋生态系统中可能对浮游植物生长有调控作用的营养元素

浮游植物的生长受到营养盐的调节。在一定的浓度范围内, 营养盐对浮游植物的生长有促进作用, 但如果营养盐浓度过低, 则会对浮游植物的生长产生限制作用, 过高则有毒害作用。Redfield 1934, 1958 年指出, 海洋中颗粒物质的组成基本保持 C: N: P = 106: 16: 1 这样一个原子比值。Goldman 1979 年证实海洋中浮游植物的化学组成也基本保持这一比值。Copin Montegut 1983 年发现大西洋、印度洋、北冰洋以及地中海的 C: N 的比值变化小于 20%, C: P 的比值变化稍大。通过回归统计分析发现, 除 20% 左右的颗粒物质为纯粹的碳化合物外, 其余 80% 的物质中 C: N: P = 103: 16: 1, 接近 Redfield 比值。如果将标准海水化学组成与浮游植物生理需求的平均状况相比, 就会发现在海水中只有 P, N, Si, Fe, Zn, Cu, Mn 与 Co 的含量与藻的需要基本一致或略小, 其他各种元素的含量都是充足的, 因此在海洋生态系统中, N, P, Si 等都是可能的限制性营养盐。

1.1 N, P 对浮游植物生长的调控作用

在大多数水体生态系统中限制浮游植物生长的主要营养元素是 N, P, 而且 N, P 营养盐对浮游植物的限制也是海洋生态学研究的一个主要方面。在真光层内由于浮游植物生长的消耗, N, P 营养盐的含量经常处于很低的水平。但淡水与海水中浮游植物对这两种营养元素的吸收比值却不同。淡水中, 浮游植物的生

长通常要求 N: P 原子比 > 15: 1; 海水中, 可得的 N: P 原子比通常大于或等于 16: 1 的 Redfield 比值, 较高的 N: P 原子比显示淡水可能是 P 限制的, 而且大量的营养盐添加实验已经证实了这一点。而在海洋生态系统中, N 是最常见的限制性营养元素, 不过这仍有争议。海洋地化学家多持 P 限制观点而海洋生物学家多持 N 限制观点。前者的观点基本上是基于 Redfield 1958 年的理论, 即: 海洋中任何 N 的缺乏都可由来自大气的氮通过固氮作用所弥补, 而 P 的补充则相对较少和缓慢, 这样 N 复合物可以积累直至可得的 P 被利用, 因此 P 的可得性限制着海洋中的净有机生产。海洋生物学家的代表是 Ryther 与 Dustan, 他们认为 N, 而不是 P, 限制着沿岸海水中藻的生长。他们同意 Redfield 的部分看法, 认为就整个海洋或较长的地质年代来说, 固氮作用可能在调节营养盐的水平与平衡上比较重要, 但同时他们又指出: 在小的区域或较短的时间内, 固氮作用肯定无效。Pilson 等 1980 年也证实, 沉积物中 P 的加速释放也保持水团中有足够的磷酸盐, 特别是在温度较高的月份。Thomas 1970 年与 Eppley 等 1973 年指出, 在开放海区, N 是最主要的限制性营养盐, 至少在较短的时间尺度内是这样。Giacomo 等 1993 年进一步指出, 在开放海区可能还存在大量营养元素 (N, P, Si) 的共同限制作用。目前关于 N 限制的研究结论也越来越多, Morten 与 Jens^[5] 1997 年, Candace 等 1995 年的工作比较有代表性。Candace 等 1995 年进行了一次中尺度水平的富营养化实验, 实验进行了 9 周。结果显示, 添加 N 以及同时添加 N,

* 国家重点基金资助 39630060 号和国家自然科学基金资助项目 39625008 号。

收稿日期: 1999-08-31; 修回日期: 2000-04-20

P 的实验组中,浮游植物的生物量,呼吸作用,光合作用都增加了接近 5 倍,但 P 的添加却无显著的效果。Joseph 等 1991 年在美国北卡罗莱纳州的 Lower Neuse 河口发现 N 限制着夏季浮游植物的生产力,但同时添加 N 与 P, 比仅添加 N 有更显著的促进作用,说明在一些海区还存在 N、P 营养盐的共同限制作用。

与此同时,也有少量 P 限制的结果出现。Broker 与 Peng 1982 年指出,海洋中生物对固氮作用的调节,固氮过程中的损失都与底质中营养盐的输入,海流,沉降作用相互影响,并推动表层海水与深层海水中的营养盐循环,使海水中溶解无机物与颗粒有机物的 N: P 趋向地化平衡率,即 Redfield 比值(N: P 原子比 16: 1)。因为 P 在海洋库与大气库之间不交换,因此就整个海洋来说, P 限制着海水中有有机物的净生产力。Martinez 等 1983 年认为由于实验本身的误差,开放海区的固氮作用可能被严重地低估了。Doremus 1982 年指出,更进一步的证据显示,固氮生物自身的新陈代谢作用就可能受到 P 可得性的限制,因此尽管海洋中的固氮作用潜力很大,但固氮作用本身却受到 P 可得性的调节。

海洋中营养盐的限制性除有空间上的不同外,还有季节性营养盐的交替变化,特别是在近岸河口地区。Thomas 等 1992 年发现在切萨皮克湾春季 P、Si 是限制浮游植物生长的主要营养元素,在夏季却是 N 元素限制着浮游植物的生长。

1.2 Si 对浮游植物生长的调控作用

沿岸海水中 Si 对浮游植物的限制性作用很好被理解,因为 Si 的来源非常稀少。由于陆地径流的输入,通常认为沿岸海水中的 Si 是充足的,可以保证浮游植物生长的需要。但是,许多海区例外。比如 Dortch 等 1992 认为在密西西比河以及邻近区域, Si 比 N 更限制。另外,海水中的营养盐结构还受到人类活动的影响,而营养盐结构的变化将最终影响到浮游植物的种类与粒级组成。硅藻的生长需要 Si 元素的存在,因此 Si 对硅藻的生长就有潜在的限制性作用。Si 不会对整个浮游植物群落产生限制性作用,但可影响浮游植物群落的组成。Officer 与 Ryther 1980 年指出,沿岸海水由于工业污水(Si 含量很低)的排入,可能导致真光层内 Si 的耗尽,进一步导致硅藻的灭绝,使浮游植物群落组成发生变化。Ryther 与 Dustan 1971 年根据实验室培养实验的结果指出,长岛与纽约大桥沿岸海水中藻的爆发(几乎完全是绿藻 *Nannochloris*)是由于海

水中 N 限制的缘故(去除了其他种类的藻)。Ryther 与 Officer 1981 年对这一发现重新加以解释,认为 *Nannochloris* 的爆发是由于污水中 Si 的含量太低,限制并最后导致硅藻的灭绝,而海水中的牡蛎主要以硅藻为食,所以硅藻的灭绝也导致牡蛎数量的急剧下降。*Nannochloris* 在缺乏竞争者与捕食者的情况下出现了爆发。Dippner 1998^[3] 年用建模的方法研究了北海南部的季节性营养盐限制,发现由于 Si 的缺乏,在本应硅藻爆发的季节却发生了鞭毛藻的爆发。Del Amo 1997 年发现^[1,2], Si 对硅藻的限制性作用还可导致春季硅藻爆发的结束。在一些混合均匀的沿岸海水生态系统中,除春季外,其他时间不会产生 Si 的限制性作用,这主要是因为硅藻爆发结束后,死亡的硅藻外壳基本都沉积在底质上,并未损失,在随后的时间中,这些生物硅(Biogenic silica)的分解,可使表层海水中有足够的硅酸盐满足新的硅藻生长。Smayda 1990 年发现,在欧洲北海等海区,硝酸盐与磷酸盐的含量在近 10 a 都显著增加,硅酸盐的含量则保持不变或略有下降;与此同时鞭毛藻的生物量增加了 6~16 倍,而硅藻的生物量基本不变或略有下降。可见,在河口湾与沿岸海水中,可能会季节性地出现 Si 的限制性作用。

伴随着营养盐浓度的变化,在过去的几十年中,胶州湾,这一典型的受人类影响的海湾,其营养盐的结构也发生了巨大的变化。硝酸盐与铵盐并没有遵循一致的变化趋势,尽管后者在研究时期居于支配地位,但这种支配作用不断降低,铵盐与硝酸盐的比例也逐渐降低并趋于平衡。过去的 40 a 中,硝酸盐与铵盐之和与磷酸盐之比增加了 2.1 倍。Si 与硝酸盐与铵盐之和之比以及 Si 与磷酸盐之比都急剧降低。Si/ N 与 Si/16 P 总是小于 1。从胶州湾 80 年代与 90 年代以及不同季节 N、P、Si 营养盐的化学比例中,可以明显地看到,无论是长期的变化趋势还是季节性的变化趋势,都显示 Si 成为限制性因子的可能性要大大高于其他营养因素, Si 限制的可能性由 80 年代的 37% 急剧增加到 90 年代的 50%。过去 10 a 中,从季节来看,春季(占春季观察次数的 78%,以下同此意)与冬季(60%)几乎肯定会发生 Si 的限制性作用,但很少会在夏季(5%)与秋季(5%)。以季节为基础的计算结果支持了 Si 限制的观点

1.3 Fe 对浮游植物生长的调控作用

除了对这些大量元素的研究工作,痕量元素的研究也方兴未艾,其中对 Fe 的研究已经取得了令人

瞩目的成绩。铁对初级生产的限制作用主要开展在 3 个海区, 它们是东热带太平洋海区, 南半球部分海区与东北亚极地太平洋海区。这 3 个区域的共同特点是: 都远离陆地, 终年有高的大量营养盐含量, 但叶绿素生物量却很低, 通称为高营养盐低叶绿素 (High nitrate-low chlorophyll, 简称 HNLC) 海区。其他海区则有间断性或季节性的大量营养盐耗尽。关于这 3 个海区中限制初级生产的因素, 近年来也有了一些解释, 包括浮游动物的摄食压力, 低光照辐射水平, 还有铁的供给。其中一些解释经过 5~7 d 的现场实验加以证实, 并且趋向于支持 Martin 等的铁假说和 Welschmeyer 等的摄食假说。Miller 等 1991 年将以上两种假说合并起来认为, 大型浮游植物是铁限制的, 而小型浮游植物则是受到下行效应的控制。在东北亚极地太平洋进行的一些现场实验结果显示, 铁的限制性有种类上的差异, 加入铁, 优先促进了一些大型硅藻的生长率, 而对东太平洋海区的研究结果显示, 加入铁, 所有藻的光合效率都增加。在这两个海区, 开始时, 小于 $5\ \mu\text{m}$ 的浮游植物占生物量和生产力的优势地位, 随着实验的结束, 浮游植物的群落结构发生了向大型藻占优势的转变。Price 等 1991 与 1994 年在东热带太平洋的实验显示, 小型藻对硝酸盐的吸收率并没有受到铁添加的影响, 而随着铁的加入, 大型藻的反硝化功能得到加强, 它们利用硝酸盐的效率则大大提高。Hutchins 与 Bruland^[4] 1998 年发现在加利福尼亚沿岸上涌水海区有较明显的 Fe 限制作用, 他们同时还发现, 由于 Fe 的限制作用, 硅藻不能充分利用海水中的 N 盐, 导致硅藻有较高的 Si:N 吸收比, 从而进一步产生 Si 的限制性作用。但对铁的研究主要局限在这 3 个 HNLC 海区, 对于其他海区的现场研究则很少有报道。

1.4 其他微量元素对浮游植物生长的调控作用

所有生物的酶与电子传递系统中都需要 Mn, Cu, Co, Zn 等金属的存在, 在海水中微量元素的浓度又较低, 一般处于 n mol/L 或 p mol/L 级, 因此微量元素对浮游植物的生长有潜在的限制性作用。有些微量元素即使浓度很低也可能会对浮游植物的生长表现出毒理作用, 因此微量元素对海水中浮游植物的生产力与种类分布有正或负的作用。目前这些微量元素对浮游植物生长的限制性作用研究也越来越引起人们的注意。Barber 在上升流中添加螯合剂, 降低了水中自由态的 Cu, 结果促进了浮游植物的生长。培养实验

通过添加 EDTA 等金属螯合剂也证实, 自然状况下 Cu 离子的浓度水平就可能对一些浮游植物产生抑制作用。由于浮游植物生长对 Cu 的要求极小, 因此几乎没有实验证实 Cu 是海水中的限制性微量元素。但 Kenneth 1991 年在实验中发现, 较低浓度 Cu 的添加 ($3.9\ \text{n mol/L}$), 促进了浮游植物的生长, 他认为这是因为 Cu 通过限制浮游动物对浮游植物的摄食, 间接地促进了浮游植物的增长。

尽管表层海水中 Zn 严重缺乏, 但 Zn 添加对浮游植物的促进作用却不明显。Bruland 1989 年发现, 这主要是因为稳定的条件介质下, 表层海水中特异性 Zn 配体的浓度常达到 n mol/L 级, 而在一般的 Zn 富营养化实验中, 添加的 Zn 的浓度一般都在 $1\ \text{n mol/L}$ 以下, 因此导致 Zn 的添加效果并不明显。

Price 与 Morel 1991 年发现无菌的硅藻 *Thalassiosira weissflogii* 在以尿素作为 N 源生长时需要 N (镍) 的存在, 但以铵盐作为 N 源时却无法检测得到 N 的降低。这是因为在某些藻 *T. weissflogii* 的细胞内有一种含 N 的尿素酶, 当 N 缺乏且尿素作为唯一氮源时, 尿素酶的活性很低, 藻的生长率也下降, 而添加 N 后, 尿素酶的活性大大提高, 藻的生长率也接近最大生长率。

Evans 等 1977 年发现海洋中 Mn 离子的浓度变化较大, 大洋中通常是 n mol/L 级, 而河口湾则可达 $\mu\text{mol/L}$ 级。Landing 与 Bruland 1980 年进一步发现在上涌水中 Mn 离子的浓度最低 ($0.2\sim0.4\ \text{n mol/L}$), 因此此处的 Mn 缺乏也特别显著。Mn 主要对硅藻的生长有限制性作用, 这一点通过各离子浓度 Mn 添加实验所证实。同时 Mn 的添加还可减轻 Cu 的毒理作用, Sunda 等 1981 年发现缺 Mn 的种系, 其生长由于 Cu 离子的添加而延缓, 但这种抑制作用随着 Mn 离子的添加而减轻。有假说认为, Mn 与 Cu 之间的相互作用是因为它们有相同的 Mn 传递或酶催化位点, 不过这点还有待进一步的证据支持。Brand 等 1983 年发现分离自河口湾与浅海处的浮游植物比分离自贫微量元素 (Trace metal impoverished) 大洋的种类有更高的 Mn 需求, 说明虽然在近岸有较高的 Mn 离子浓度, 同样也可能存在 Mn 的限制性作用。

Co 是合成维生素 B₁₂ 的必需元素, Edna 与 Lars 1994 年发现微量的添加 Co (n mol/L 级) 对浮游植物的生长有促进作用, 但与对照相比并无显著不同。与其他微量元素不同, Co 对浮游植物生长的促进作用

并不受金属熬合剂添加的影响,但 Co 富营养化的反应时间却明显比其他微量元素长,一般都在添加 6~8 d 后才有效果。Price 与 Morel 1990 年发现在 *Thalassiosira weissflogii* 的生长过程中,Co 可部分代替 Zn 的作用,添加 Co, *Thalassiosira weissflogii* 的生长率在缺 Zn 的情况下仍然得到提高。Sunda 与 Huntsman 1995 年发现,反过来某些浮游植物对 Co 的需求也可被 Zn 所部分弥补。这些结果显示 Co 可能在海洋浮游植物的新陈代谢中有其他的重要作用(除合成维生素 B₂外)。

2 我国研究现状

营养盐对浮游植物上行效应机制的研究一直是海洋生态学研究的一个重要方面,对这一机制的深

入研究将会极大地促进生态基础理论的发展,目前我国对这一工作的研究深度还不够,也未见到现场实验的研究报道,因此全面系统地开展中国沿海各海区营养盐对浮游植物上行效应机制的研究是当务之急。🌊

参考文献

- 1 Del Amo, Y. and Le Pape O. *et al.*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1997a, 161: 213 ~ 224
- 2 Del Amo, Y. and Le Pape O. *et al.*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1997b, 161: 225 ~ 237
- 3 Dippner J. W. *J. Mar. Syst.*, 1998, 14: 181 ~ 198
- 4 Hutchins D. A. and Bruland K. W. *Nature*, 1998, 393: 561 ~ 564
- 5 Morten F. P. and Jens B. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1997, 161: 155 ~ 163

(本文编辑:张培新)