

浅析浮游植物生长的营养盐限制及其判断方法*

THE FACTOR AND WAY OF LIMITING NUTRIENT FOR THE GROWTH OF PHYTOPLANKTON

杨东方^{1,3} 李宏² 张越美³ 孙英兰³ 张经^{1,4}

(¹ 青岛海洋大学化学化工学院 266003)

(² 青岛广播电视大学 266012)

(³ 青岛海洋大学环境科学与工程学院 266003)

(⁴ 华东师范大学河口海岸国家重点实验室,上海 200062)

编者按语 海洋中哪一种营养盐是限制因子抑或刺激因子,众多学者各有说法。一般认为,开阔大洋为氮限,近海为磷限制,个别海区有硅限制;在高营养盐、低叶绿素海区有铁限制。本文作者提出自己的见解:铁是刺激因子,不是限制因子;许多海域硅是主要限制因子。

为了活跃学术争鸣和讨论,本刊编发了此文,希望不同学术见解者能参与研讨。用作者自己的话说,叫“抛砖引玉”。

 海洋浮游植物是海洋的初级生产者,它们利用光能摄取营养盐,把无机碳转化为有机碳,构成了海洋食物链中的基础环节,为海洋中其他生物提供赖以生存的有机物质。营养盐是生态系统的基础物质和能量来源,营养盐限制直接影响浮游植物的初级生产力变化和生物资源的持续利用。浮游植物生长的营养盐限制是近年来国际研究的热点。本文主要阐述目前哪种营养盐可能是限制因子和采用何种方法来考虑的,同时,介绍作者的胶州湾研究结果和观点。

1 目前哪种营养盐可能成为限制因子

Hecky 和 Kilham 1988 年指出水产生物学的一个流行认识是海洋和河口的浮游植物趋向于氮限制,而淡水浮游植物趋向于磷限制。然而在海洋的许多水域中,例如,在大洋、海湾、河口等水域中,氮、磷成为高营养盐,使浮游植物生长的集群结构经常发生变换,而且常常引起赤潮的发生。

对于浮游植物来说,Dugdale 等 1995 年研究认为决定全球的初级生产力和碳的预测方面,铁作为限制因子调整到与氮、磷相比的首要位置。在 1994 年,Martin 等和 Kolber 等研究人员在太平洋赤道东部(HNLC)海区加铁后,发现光化学能储藏效率提高、生物量增加、初级生产力提高。在铁贫瘠的海区,铁的

作用是限制氮的固定^[3]。Hutchins 和 Bruland 1998 年,Takeida 1998 年的研究显示了与氮相比硅藻对硅的吸收受到铁的影响。Hutchins 和 Bruland 在实验室里研究表明加铁几天后,培养的自然浮游植物集群的增殖率和氮吸收率就提高了。而从自然含铁量较高的附近海域采集的样品,加铁后,浮游植物并没有进一步增长。由此认为在缺铁的海域里,尤其在高营养盐、低浮游植物生物量(HNLC)的海域里,铁是限制因子^[4]。然而,最新研究表明铁使迅猛增殖的浮游植物竟是大型硅藻,而且,硅藻在加铁后,对硅的吸收几乎不增^[5]。这样,要么铁是硅替代品,要么铁改变了浮游植物本身的结构^[2]。作者认为:铁是刺激因子,而不是限制因子。

同样在太平洋赤道东部,高营养盐、低浮游植物生物量(HNLC)的海域里,认为铁是限制因子,但通过海区调查数据和简单的硅循环模型发现硅控制着太平洋赤道上升流区的浮游植物的新生产力,也就是在太平洋赤道上升流系统趋于硅的限制^[6]。这些分析

* 国家自然科学基金资助项目 49576297 和 49525609 号;国家重点基础研究专项经费资助 G19990437 号;青岛海洋大学博士后项目。

收稿日期:2000-04-14;修回日期:2000-08-20



表明在 HNLC 的海区硅趋向于浮游植物的生长限制因子。另外,硅藻是构成浮游植物的主要成分,也是产生海洋初级生产力的主要贡献者,其种类多、数量大、分布广,是各种海洋动物直接或间接的饵料。硅藻的盛衰可直接引起海洋动物的相应变化。硅酸盐与硅藻的结构和新陈代谢有着密切的关系。在海洋研究的重要区域,例如 Dugdale 等 1970, 1972, 1981, 1983, 1985 年研究的上升流区和 Sakshang 等 1991 年研究的南极海域,硅酸盐可以控制浮游植物生长过程。Conley 和 Malone 1992 年认为在这些和其他海域,在浮游植物水华形成的过程中 $\text{Si}(\text{OH})_4$ 有着核心的作用。Le win 1962 年研究指出硅藻对硅有着绝对的需要。Brzezinski 等 1990, 1992 年研究认为没有硅,硅藻瓣是不能形成的,而且细胞生长的周期也不会完成。由此可知,硅是硅藻的必不可少的营养盐。硅化的浮游植物对全球的海洋初级生产力有着极为重要的贡献。Nelson 等 1995 年的估计,显示了整个初级生产力的 40% 多都归因于硅藻,这也揭示了海洋中硅和碳循环有密切的耦合。因此对于全球的硅循环,De Master 1981 年, Van Bennekom 等 1988 年, Treguer 和 Van Bennekom 1991 年, Treguer 等 1995 年和 Nelson 等 1995 年认为以南大洋为主要海域的研究的重要性受到了非常的关注。于是,研究营养盐对硅藻生长的限制不得不重视营养盐硅对硅藻生长的影响的研究,以及在许多广阔的海域进行硅作为营养盐对浮游植物生长的限制的研究。因此,作者认为在许多海域硅成为浮游植物生长的限制因子。

近年来,由于陆地的输入量的变化和人类排污量的增加,沿岸海域的营养盐 N, P 迅速增加,浅海养殖区不断扩展,密度增大,进一步加剧了 N, P 的增加,使得沿岸许多海域日趋富营养化成为不可争辩的事实。例如,刁焕祥 1984 年认为胶州湾沿岸工农业发达,居民密集,工业及生活废水的排入对有关海水化学要素的影响较大。从 60 至 90 年代,胶州湾中东部水域 $\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{NH}_4\text{-N}$ 浓度分别增加了 2.2, 7.3 和 7.1 倍^[1]。这样,作者认为在沿岸许多海域加剧了硅对浮游植物生长的限制。

2 营养盐硅限制浮游植物生长的判断方法

营养盐的限制问题可以从许多不同的方面来考虑。但通常在研究浮游植物的营养盐限制因子时,

使用两种方法:一是从浮游植物对营养盐的吸收速率和营养盐限制浮游植物的增长速率;另一种是 1840 年 Liebig 提出的 Liebig 的最小法则。Hecky 和 Kilham 1988 年用化学计量限制的方法把环境营养盐比值和生物量的结构对营养盐的吸收比值进行比较来确定哪种营养盐首先被耗尽。

首先,是限制速率的方法 (Monod 即动力学),清楚地显示了藻类生长的营养盐限制。虽然许多生态因子结合在一起限制藻类的生长, O'Neill 等 1989 年认为这也可以用生态数学模型展现出来,但是 Droop 1974 年, Dugdale 等 1981 和 1991 年, Kriemer 和 Nixon 1977 年, Sakshang 等 1989 年, De Groot 1983 年的研究认为有关藻类生长的营养盐限制的大部分模型和研究都采用只有一种控制的营养盐。为了确定哪种营养盐是最主要的限制因子,通常用 Monod 1942 年的双曲线公式, $\mu/\mu_{\max} = [S]/(K_s + [S])$ 。这个公式描述营养盐限制的微生物的生长。式中 μ 是比增长率; μ_{\max} 是假定在无限大的外部基层浓度 $[S]$ 和没有别的因子限制生长的条件下最大的比增长率; K_s 是在 $\mu = \mu_{\max}/2$ 的基层浓度。另一方面, Michaelis-Menten 公式用于描述营养盐的吸收,且 μ/μ_{\max} 被 V/V_{\max} 所代替。而 K_m 是 $V = V_{\max}/2$ 时的浓度。

$$V = V_{\max} [\text{Si}(\text{OH})_4] / [K_m + \text{Si}(\text{OH})_4] \quad (1)$$

或者

$$\mu = \mu_{\max} [\text{Si}(\text{OH})_4] / [K_s + \text{Si}(\text{OH})_4] \quad (2)$$

Paache 1973 年, Nelson 等 1976 年, Nelson 和 Brzezinski 1990 年认为双曲线饱和函数的 Michaelis-Menten 方程用于酶动力学或者 Monod 方程用于基层浓度对细菌的生长限制。因此,人们建立了营养盐的吸收与藻类的生长的动态数学模型,开始了依靠硅酸盐浓度的吸收的动力学研究,和硅藻受到硅限制的生长的动力学研究。

V_{\max} 为最大的吸收率, μ_{\max} 为最大的增长率, K_m 和 K_s 为分别限制 V 和 μ 到 1/2 最大值的硅酸盐浓度。只要细胞的硅含量是不依赖于硅限制的程度,方程(1)和方程(2)是一样的。培养研究的结果是 K_m 很大地超过了 K_s (Nelson 未发表)。Nelson 和 Treguer 1992 年认为这样不相等意味着方程(1)和方程(2)的差别在硅酸盐浓度低得足以限制吸收率。使细胞降低它们的硅化程度,以便维持着接近于 μ_{\max} 的增长率。尽管降低硅的使用,从生态学上讲硅对硅藻生长率的限制一般没有比吸收率的限制严重。



实验方法的落后妨碍了在自然海洋环境生活中,硅限制硅藻生长的动力学的研究。但是 Goering 等 1973 年, Azam 和 Chisholm 1976 年, Nelson 和 Brzezinski 1990 年在几个海域的研究表明以硅藻为优势种的浮游植物的自然集群中硅酸盐吸收的动力学得到了检验。Nelson 和 Treguer 1992 年的这些研究显示了 Michaelis-Menten 双曲线方程拟合数据非常好,并且 K_m 值与实验室研究的单种藻培养的 K_m 值非常接近。

这也表明用生态数学模型能够反映实际海域的浮游植物的硅酸盐的吸收及本身的增长,并且能够解释实际生态现象和说明生态机制。

其次,是考虑首先被耗尽的营养盐。在海洋环境中,在营养盐的吸收中或者在以溶解形式的水柱中, Redfield 等 1963 年, Brzezinski 1985 年, Hecky 和 Kilham 1988 年, Dortch 和 Whitedge 1992 年的研究认为偏离这个比值 16:16:1 就显示了浮游植物生长的 N, P, Si 的潜在限制。Conley 和 Malone 1992 年的研究表明 $\text{Si}(\text{OH})_4$: NO_3 的浓度比值来证实 $\text{Si}(\text{OH})_4$ 或 NO_3 作为限制的营养盐。然而,根据不同的藻种和培养条件,在这个比值上,部分藻种需要更高的硅酸盐浓度。例如 Brzezinski 1985 年发现对于 18 个藻种来说 Si: N 的比值是 $1.45 + 0.79$ (可信程度 95%)。Harrison 和 Davis 1979 年发现有 3 种硅藻的 Si: N 比值上有相似的变化。Kremer 和 Nixon 1977 年的化学方法证实了这个营养盐对系统的产量有最大限制(即总的生物量)。

因此,通过上面的讨论,从两方面来考虑营养盐硅对浮游植物的限制。

(1) Kilham 1971 年, Schelske 和 Stoermer 1971 年, Officer 和 Ryther 1980 年的研究认为,硅藻生产过程中发生硅的限制是在水柱中供给的浓度要比硅藻本身生长所需要的低。相对于硅藻的吸收率,溶解硅(DSi)是低供给,这能够限制硅藻的生物量或生长率的增长。也可以导致硅藻生物量的下降。Bienfang 等 1982 年认为这由于缺硅的种群的高沉降率。

(2) 相对地,在水柱中供给的浓度要比在生长期间与其他需要的别的营养盐要低, Hecky 和 Kilham 1988 年, Howarth 1988 年的结果表明在水柱中这些环境营养盐的浓度中原子比值的的变化可以推得在限制硅藻生产上相对于溶解无机氮(DIN)和溶解无机磷(DIP),溶解硅(DSi)潜在的重要。Harrison 等 1977 年, Levasseur 和 Thériault 1987 年通过营养盐吸收动力学

研究指出 Si: DIN 和 Si: P 的环境原子比值显示了化学计量的潜在 Si 限制。Redfield 等 1963 年, Brzezinski 1985 年研究表明营养盐都满足浮游植物生长,海洋硅藻的 Si: N: P 原子比值大约是 16:16:1。这样, Conley 和 Malone 1992 年的研究认为溶解硅(DSi)的潜在的限制由通过 DSi: DIN 和 DSi: DIP 的比值各自分别小于 1 和 16 来展示的。同样, Conley 和 Malone 1992 年通过研究 $\text{Si}(\text{OH})_4$: NO_3 的浓度比值来证实 Si(OH)₄ 或 NO_3 作为限制的营养盐,环境的 $\text{Si}(\text{OH})_4$: NO_3 的比值小于 1 可以显示 $\text{Si}(\text{OH})_4$ 为潜在限制。

从(1)和(2),知道营养盐硅对浮游植物生长的限制的判断方法。目前,研究营养盐硅的生物地球化学过程,建立模型进行定量分析,阐明生态系统浮游植物生产过程及营养盐的调控机制,给浮游植物的资源利用和生态系统的持续发展提供了科学依据,尤其对人类的污染、富营养化和赤潮频繁发生的灾难预防和改善都有着举足轻重的重要意义。

3 胶州湾研究结果

根据胶州湾 1991 年 5 月至 1994 年 2 月的观测数据,采用统计和微分方程分析比较研究该水域主要理化因子,温、光和 5 项营养盐(NO_3^- -N, NO_2^- -N, NH_4^+ -N, SiO_3^{2-} -Si, PO_4^{3-} -P)与浮游植物、初级生产力时空分布变化之间的关系。结果表明,硅酸盐对初级生产力的特征分布、动态周期和变化趋势有着重要影响。对此,本文建立了相应的初级生产力-硅酸盐-水温和的动态模型和模拟曲线,展现了初级生产力的变化由营养盐硅和水温的变化的动态控制过程。分析探讨了胶州湾的硅酸盐来源和生物地球化学的沉积过程以及浮游植物的优势种和浮游植物的结构,对硅酸盐是胶州湾浮游植物的限制因子问题进行了初步探讨,认为胶州湾的硅酸盐是初级生产力的限制因子。又假设从陆源提供的硅酸盐浓度一方面被水流稀释,一方面被浮游植物吸收。计算出浮游植物吸收营养盐硅的量、浮游植物对硅的内禀转化率和营养盐硅的量对浮游植物的吸收与水流稀释的比例。进一步说明径流将大量的硅酸盐带入海湾和浮游植物的初级生产力是由浮游植物吸收硅酸盐的量来决定的。

用环境 $\text{Si}(\text{OH})_4$: NO_3 浓度比值展示了在胶州湾时空变化的特征分布和 Si: N 的比值的季节变化的分析,在整个胶州湾,春、秋、冬季的 Si: N 的比值都小于 1。证实了该水域硅酸盐在春、秋、冬季是浮游植

物生长的限制营养盐。又通过 Si: N 的比值与初级生产力的动态模型和模拟曲线分析,认为胶州湾的硅酸盐在春、秋、冬是初级生产力的限制因子。同样,通过 $DSi: DIN$ 和 $DSi: DIP$ 的比值也证实了这个结论。

分析环境浓度 $Si(OH)_4$ 和 NO_3^- 的变化,结果表明胶州湾的 N, P 浓度趋于上升,而 Si 的浓度呈周期性的季节变化。通过建立的动态模型,计算出营养盐硅限制浮游植物生长的阈值和阈值的时间以及初级生产力受硅限制的阈值等结论。而且,甚至所用的分析数据的 10 a 前的观察结果也证实了这个结论。这表明通过这个巨大的试验空间胶州湾和漫长的试验时间进一步详细阐述了营养盐硅限制浮游植物初级生产力的动态过程,证实了营养盐硅是胶州湾初级生产力的限制因子。通过分析认为,胶州湾浮游植物对硅的需要非常强烈,而且对硅的变化的灵敏度很高,反应迅速。这也揭示了浮游植物的生长依赖硅的动态变化全过程。从胶州湾 1991 年 5 月到 1994 年 2 月的季节调查数据和 1984 年逐月调查数据说明,整个胶州湾生态系统保持着长期的稳定,浮游植物的生长也一直保持着受控生态因子硅。这也是生态系统的连续性和稳定性。

关于营养盐限制浮游植物生长有几点看法:一些从事生物、化学和生态的研究人员认为多种营养盐元素同时限制浮游植物的生长,另一些认为虽然限制营

养盐是单种元素,但随着不同的季节变化,营养盐限制的单一元素也在变化,尤其是考虑营养盐 N, P 限制。但作者根据胶州湾的研究结果认为:

(1) 控制浮游植物生长的营养盐只有一种元素,这是由营养盐的生物地球化学过程所决定的。

(2) 在相当长的时期内,也许是几十年、几百年甚至几千年,限制浮游植物生长的单一营养盐是不随时间的变化而改变,这是由于生态系统的稳定性。

(3) 在全球不同的海域,限制浮游植物生长的营养盐趋向于同一种元素,这是由于在全球海域的浮游植物主要是硅藻组成和营养盐的生物地球化学过程几乎是一致的。因此,通过对浮游植物生长限制的营养盐的研究,揭示了海域理化环境和生态系统的时空变化规律。从以上分析,作者认为也许在全球的许多海域营养盐硅将会成为浮游植物生长的限制因子。

参考文献

- 1 沈志良. 海洋科学, 1997, 1: 60 ~ 63
- 2 杨东方、谭雪静. 海洋科学, 1999, 3: 48 ~ 49
- 3 Falkowski P. G. . *Nature*, 1997, 387: 272 ~ 275
- 4 Hutchins D. A. and Bruland, K. W. . *Nature*, 1998, 393: 561 ~ 564
- 5 Takeda S. . *Nature*, 1998, 393: 774 ~ 777
- 6 Digale RC. Wilkerson FP. . *Nature*, 1998, 391: 270 ~ 273

(本文编辑:张培新)