

营养盐限制的唯一性因子探究 *

THE UNIQUENESS OF NUTRIENT LIMITATION

杨东方^{1,2} 张 经^{1,4} 陈 豫¹ 孙英兰² 杨宇峰³

(¹ 青岛海洋大学化学化工学院 266003)

(² 青岛海洋大学环境科学与工程研究院 266003)

(³ 中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

(⁴ 华东师范大学河口海岸国家重点实验室 上海 200062)

1 营养盐限制因子的热点

海洋中的几种元素,最引人关注的营养盐 N、P、Si 和 Fe 对浮游植物生长是非常重要的,就象陆地上给植物施肥一样,营养盐限制浮游植物光合作用,在一些海域加了 N、P、Si、Fe,浮游植物生长就会旺盛迅速。因此,这些营养盐对海域中浮游植物的生长起着重要的限制作用。营养盐 N、P、Si、Fe 从海上大气层、海底的上升流以及从陆地的河流中提供,从而决定了在海洋表面新的有机物质生产的速率^[8]。这样,希望减少大气的 CO₂,促进浮游植物的生长。增加限制营养盐的更大有用性是提高了海洋表面的初级生产力,被增加的初级生产力导致了通过光合作用更多的结合 CO₂ 进入有机物质。当浮游植物死亡或被吃掉,它们的残体中的一些沉降到海底,有效地从大气的接触中,长期地除去 CO₂^[7]。

在大洋、海湾、河口等许多海域中,N、P 成为高营养盐,但存在着高营养盐区却有着低叶绿素量的现象,引起人们思考。一些河口区出现了富营养化的征兆,其初级生产力迅速增加,使浮游植物生长的结构经常发生变换,且常常引起赤潮的发生;另一些富营养的河口区却保持低的初级生产力。那么,生态系统出现,这样大的差别的机制是什么?作者认为人们仅仅从 N、P 营养盐和 DIN:P 的比值来分析营养盐 N、P 对浮游植物生长的限制而得出的结论是不准确的,应该全面地考虑 N、P、Si、Fe 4 种元素。在这 4 种元素中,有人认为会同时均等限制浮游植物的生长,这是不可能的^[8]。那么,其中一种元素明显地比其他的元素更为重要,而如果是这样,时间和空间的尺度又如何。近些年来,N、P、Si 哪种元素是浮游植物生长的限制因子成为人们关注的焦点。人们一直在不断地争论这 4 种元素中哪种会成为浮游植物的生长限制因子。在河口区,例如,Sklar 和 Turner 1981 年认为密西西比河口区 N 限制,而 Ammerman 1992 年、Chen 1994 年、Smith 和 Hitchcock 1994 年认为 P 限制,可是 Dortch

和 Whitley 1992 年、Hitchcock 等 1994 年、Nelson 和 Dortch 1996 年却认为 Si 限制。近年来,随着季节的不同,N、P、Si 都是限制因子,如 Fisher 等 1992 年认为营养盐 N、P 的限制展现了季节性的交替变化。在 1990 年,Turner 等认为在黄河的河口区是 P 限制,Minghui 等认为在长江的河口区是 P 限制,Fisher 等 1992 年、Pitkanen 和 Tamminen 1995 年、Callegos 等 1997 年都认为甚至许多河口区是 P 限制。在胶州湾也有认为 N 限制、P 限制和 Si 限制。这样,导致了关于哪种营养盐限制浮游植物生长,限制初级生产力,模糊不清。而且增加了限制营养盐的种类的随时间在改变的可能性^[9]。那么如何来确定 N、P、Si 的限制和限制的唯一性,这正是本文要解决和探讨的问题。

对于 Fe 元素,作者已经认为 Fe 元素是浮游植物生长的刺激因子,而不是限制因子。这是由于它改变了浮游植物的吸收比例^[11]。关于铁限制的假定,现在有新解释^[11]的理由^[10]。在最后冰川期间(大约 130 000 到 20 000 a 前),与 Delmas 1980 年报道的间冰期相比,大气中的 CO₂ 有低的量级。假定的 CO₂ 仍然是地球变暖的主要决定因子之一,这个解释认为在最后冰川期间,正是硅的高利用性,而不是 Martin 1990 年提出的铁导致了浮游植物的生长。Loubere 通过研究^[12]认为铁肥料不可能对初级生产力起主要控制作用。铁限制的假设受到了严重的质疑^[7]。所以,本文主要讨论营养盐限制的判断法则以及营养盐 N、P、Si 限制浮游植物生长的唯一性,也就是在这 3 种营养盐中,只能有一种营养盐起主要限制浮游植物生长的作用。

通过营养盐吸收动力学研究,Parsons 等 1961 年、Healey 和 Hendzel 1979 年、Brzezinski 1985 年、Levasseur

* 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;中国科学院知识创新工程项目 KZCX2-403。

收稿日期:2000-03-27;修回日期:2001-04-16

和 Theriault 1987 年指出 $\text{DIN}:\text{P} < 10$ 和 $\text{Si}:\text{DIN} > 1$ 的环境原子比值显示了化学计量的潜在 N 限制,这与 Justic 等 1995 年提出化学计量限制的评估法则相一致;Goldman 1979 年、Healey 1979 年、Healey 和 Hendzel 1979 年认为 $\text{DIN}:\text{P}$ 的比值 $> 20 \sim 30$ 是 P 限制,Justic 等 1995 年的法则将 $\text{DIN}:\text{P}$ 的比值进一步确定;而 Harrison 等 1977 年、Levasseur 和 Theriault 1987 年提出 $\text{Si}:\text{P} < 3$ 和 $\text{Si}:\text{DIN} < 1$ 是 Si 限制,这与 Justic 等 1995 年的法则不一致。作者通过不同的研究方法得到一致的胶州湾的研究结果。其中方法之一是应用 Justic 等 1995 年的法则。因此,作者认为 Justic 等 1995 年提出化学计量限制的评估法是一种比较合适的评价方法。

2 营养盐限制的判断法则和唯一性

营养盐对浮游植物生长的限制有两方面的作用。

(1) 绝对地,在水柱中供给的营养盐要比在硅藻本身生长期所需要的营养盐要低,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。

从营养盐的绝对浓度来考虑营养盐对浮游植物的生长影响。这是 Rhee 1973 年、Harrison 等 1977 年、Brown 和 Button 1979 年、Perry 和 Eppeley 1981 年、Goldman 和 Gilbert 1983 年、Nelson 和 Brzezinski 1990 年根据营养盐吸收动力学进行的研究,由此 Justic 1995 年总结营养盐浓度限制浮游植物的生长的阈值为:溶解 $\text{Si} = 2 \mu\text{mol/L}$, $\text{DIN} = 1 \mu\text{mol/L}$ 和 $\text{P} = 0.1 \mu\text{mol/L}$,作者将这个法则称为营养盐浓度的绝对限制法则。

(2) 相对地,Hecky 和 Kilham 1988、Howarth 1988 年认为在水柱中这些环境营养盐的浓度中以克分子比值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)是潜在的重要。

从营养盐的相对浓度比值来考虑营养盐对浮游植物的生长影响,这是根据 Justic 1995 年提出的化学计量限制的评估法则:a) P 限制,如果 $\text{Si}:\text{P} > 22$ 和 $\text{DIN}:\text{P} > 22$; b) N 限制,如果 $\text{DIN}:\text{P} < 10$ 和 $\text{Si}:\text{DIN} > 1$; c) Si 限制,如果 $\text{Si}:\text{P} < 10$ 和 $\text{Si}:\text{DIN} < 1$ 。作者将这个法则称为营养盐浓度的相对限制法则。

满足绝对限制法则或者相对限制法则只能表明营养盐潜在地限制浮游植物的生长。营养盐满足绝对法则,表明此营养盐低于限制浮游植物生长的阈值之下,但并不一定是此营养盐首先被耗尽,也许还有别的营养盐先耗尽。满足相对法则,表明此营养盐将是首先被损耗到低值,但并不一定是此营养盐低于限制浮游植物生长的阈值,也许此营养盐远远地高于限制浮游植物生长的阈值,满足浮游植物的生长。因此,限制浮游植物生长的营养盐必须同时满足绝对限制法则和相对限制法则。可见,此限制营养盐一定只有一种。

3 营养盐限制的判断方法

作者认为:

(1) 对于海域的营养盐研究,必须根据此水域的浮游植物的优势种所需要的所有主要营养盐(如 N, P, Si),而且这些营养盐元素是影响浮游植物生长的主要指标。同时考虑所有这些营养盐元素,才能确定这些营养盐元素中(如 N, P, Si)哪种元素是限制营养盐。

(2) 首先要从绝对限制法则来考虑营养盐对浮游植物生长的影响,如果每个营养盐元素(如 N, P, Si)都超过相应的阈值,就不存在营养盐(如 N, P, Si)对浮游植物生长的限制。

(3) 如果营养盐中有一个元素低于浮游植物生长的阈值,那么这个元素就是唯一的限制因子。如果营养盐中有两个或两个以上的元素都低于浮游植物生长的阈值,那么就要从相对限制法则来考虑,来确定哪个营养盐先限制浮游植物的生长。这样就可确定只有唯一的营养盐元素是浮游植物生长的限制因子。

对此,要确定浮游植物生长限制的营养盐元素,必须要绝对限制法则和相对限制法则同时满足,才能确定浮游植物生长限制的营养盐元素,根据逻辑学原理,这将是优先的限制性的营养盐元素。这证实了限制营养盐的唯一性。

4 有关营养盐限制结论的不足

如果缺少第 3 节中(1),(2),(3)的步骤,就会引起错误的结论和不休的争论。a) 如果没有步骤(1)。如果此水域的浮游植物的优势种生长对 Si 的是否存在没有任何影响,那么对此浮游植物的生长讨论营养盐 Si 的限制是没有用的。如果此水域的浮游植物的优势种生长对 Si 的存在有着至关重要的影响,那么在此水域讨论浮游植物的生长的营养盐限制时,竟然不讨论营养盐 Si,那么得到营养盐限制的结论也是错误的。例如,在胶州湾,如果只讨论 N, P, 而没有谈 Si,就会得到不准确的结论。b) 如果没有步骤(2)。如果此水域的营养盐浓度都很高,甚至高出营养盐绝对限制法则的阈值几倍或几十倍,就不存在营养盐的限制。如果只按照相对法则,得到营养盐限制的结论显然是非常荒谬的。仅用相对限制法则,只能表明在当时调查情况下,此营养盐有可能先被损耗到低值,但不能说明此营养盐有限制的可能性。c) 如果没有步骤(3)。如果有两种或两种以上营养盐浓度都低于阈值,于是对此水域的浮游植物生长产生了多种营养盐限制的争论,如 N 限制、P 限制和 Si 限制,甚至产生了季节的不同,限制营养盐元素的不同;或者营养盐 N, P, Si 同时都限制的不确定的模糊结论。这样不确定的结论会引起纷繁不停的争论。

根据绝对限制法则,相对限制法则,掌握营养盐

限制的判断方法,就能阐明生态系统中营养盐 N, P, Si 调控浮游植物生长的机制。作者认为在海域,营养盐 N, P, Si 中只能有一种限制浮游植物的生长。

5 相应的研究结果

根据作者的胶州湾研究结果,在春、秋、冬季营养盐 Si 是浮游植物生长的限制因子,而在夏季 N, P, Si 满足浮游植物的生长。根据胶州湾 1991 年 5 月至 1994 年 2 月的观测数据,胶州湾营养盐溶解 Si: DIN 和 Si: DIP 比值展示了在胶州湾时空变化的特征分布和季节变化,通过 Si: DIN 和 Si: 16 DIP 的比值的分析认为,在整个胶州湾,在一年四季中, Si: DIN 的比值都小于 1,春、秋、冬季的 Si: 16 DIP 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。在胶州湾有些海域的浮游植物生长一年四季一直都受到营养盐硅的限制,硅的匮乏改变了该水域的浮游植物集群的结构,而且也解释了该水域的生态现象。

考虑胶州湾营养盐的浓度,从 1962 年开始到 2000 年的营养盐数据(间断性的数据)分析认为营养盐 N, P 浓度保持不变和增加的趋势。从 1962 年开始就认为浮游植物就一直不存在 N, P 的潜在限制。而在 1991 年 5 月~1994 年 2 月的数据分析认为营养盐硅在每年的春、秋、冬季呈现年周期变化限制胶州湾的浮游植物的生长。

考虑营养盐浓度吸收比值 Si: DIN 和 Si: DIP, 1991 年 5 月至 1994 年 2 月的数据分析表明,在整个胶州湾 3 a 中 Si: DIN 都小于 1, Si: DIP 在春、秋、冬季的比值都小于 10。这样,在整个胶州湾不存在 N, P 的潜在限制,营养盐硅在每年的春、秋、冬季呈现年周期变化限制胶州湾的浮游植物的生长。

作者认为,在许多以需求硅量大的浮游植物为优势种的水域中,仅从 N, P 营养盐和 DIN: P 的比值来分析营养盐 N, P 对浮游植物生长的限制,就会得到不准确的结论。这是以往科学家和研究者在以前经常谈到的 N 限制或者 P 限制,或者是随着时间变化,营养盐 N, P 交替限制。得到这些结论缺少对浮游植物生长所需的重要营养盐的全面分析和绝对限制法则的应用。通过胶州湾的营养盐分析充分证实了这个观点。

1997 年 5, 8, 11 月及 1998 年 3 月对烟台四十里湾养殖水域营养盐的 4 个航次季节调查,通过 N, P, Si 无机营养盐结构分析表明,烟台四十里湾的春、夏季 Si 限制了硅藻的生长;秋季 N 为硅藻的相对限制因子,冬末春初 Si 是相对限制因子^[3]。作者通过此文中的数据,根据绝对限制法则、相对限制法则和营养盐限制的判断方法,认为在秋季和冬末春初,烟台四十里湾的营养盐 N, P, Si 都满足浮游植物的生长。

6 结论

关于营养盐限制浮游植物生长,营养盐限制的判断法则和唯一性以及营养盐限制的判断方法进一步证实了作者在文献[2]中提出的营养盐限制的唯一性的观点。本文所探讨的是营养盐 N, P, Si 限制结论的条件分析,那么,形成营养盐限制的过程分析就要从营养盐的生物地球化学循环过程作为重点研究。生物地球化学循环在海洋生态系统中起着举足轻重的作用^[5,6],通过营养盐 N, P, Si 的循环时间、周期和速率,就会更加深刻了解营养盐限制的起因和过程。

通过密西西比河口区、切萨皮克湾、胶州湾等许多海域发表的研究结果的分析,作者认为在过去的几十年中,人类的 N, P 输入的增长、土地使用的变化和河道地貌改变的耦合导致了 N 的成倍增长和 P 的量级也在增长,而 Si 则保持年周期变化。由于河流的筑坝和截流,使得输送 Si 的能力下降,甚至由于断流而没有 Si 的输送。这样过剩的 N, P 被认为是沿岸富营养化的初步原因。作者根据胶州湾的研究结果认为:人类活动的直接结果是营养盐 N, P 的迅速增长,水域的富营养化;而营养盐 Si 由陆源所提供,又受人类活动的影响,如筑坝和截流,导致营养盐 Si 的限制显得更加突出。在渤海中,根据渤海沉积物-海水界面附近磷与硅的生物地球化学循环模式,渤海中的磷主要来自于沉积物向海水的扩散,硅主要来自于河流的输入^[4],最近几年,流入渤海的主要河流黄河在 1 a 中断流多达 210 d,另外,流入胶州湾的主要河流大沽河已经断流。这样就会造成水域的富营养化和频繁发生赤潮的灾难。

因此,通过对浮游植物生长限制的营养盐的研究,作者认为减少 N, P 的污染源,调节营养盐 N, P, Si 向海洋输入的比例,加强营养盐 Si 的输送,使浮游植物生长保持其稳定性和持续性。使海洋的贫瘠和赤潮逐渐消失,更使海洋生态系统具有良好的持续发展。

参考文献

- 1 杨东方,谭雪静.海洋科学,1999,3:48~49
- 2 杨东方,李宏,张越美等.海洋科学,2000,12:47~50
- 3 赵卫红,焦念志,赵增霞.海洋科学,2000,4:31~34
- 4 宋金明,罗延馨,李鹏程.海洋科学,2000,12:30~32
- 5 宋金明.中国近海沉积物-海水界面化学.北京:海洋出版社,1997.1~222
- 6 张经.中国主要河口的生物地球化学研究.北京:海洋出版社,1996.1~210
- 7 Adina Paytan. *Nature*, 2000, 406: 468~469
- 8 J. R. Toggweiler. *Nature*, 1999, 400: 511~512
- 9 Lohrenz S. E., Fahnenstiel G. L., Redalje D. G., et al.. *Continental Shelf Research*, 1999, 19: 1113~1141
- 10 Treguer P. & Pondaven P.. *Nature*, 2000, 406: 358~359
- 11 Harrison K. G.. *Paleoceanography*, 2000, 15: 292~298
- 12 Loubere P.. *Nature*, 2000, 406: 497~500

(本文编辑:张培新)