

大洋真光层中的新生产力和 N 的来源

New production and nitrogen sources in the euphotic zone of open ocean

张武昌, 孙 松

(中国科学院 海洋研究所 海洋生态与环境科学重点实验室, 山东 青岛 266071)

中图分类号: Q14

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096 (2007)01-0065-06

新生产力是理解海洋生物生产和碳循环的重要概念。20 世纪 80 年代初, 用地球化学方法得出的大洋的新生产力大大高于用生物方法估计的数值, 这一结果在海洋学界引起不小的轰动, 并成为海洋学研究的主线之一。在随后的时间里, 许多海洋学家致力于解释这一差异形成的原因, 直到今天, 这一努力还在继续。作者对该研究的发展历程和研究现状做一综述。

1 新生产力的概念

海洋中浮游植物的光合作用发生在有光线照射的表层, 也就是真光层(euphotic zone)。真光层不断向深层输出物质和能量: 生物的粪便, 尸体(尸体)或蜕皮会沉降到海洋的深层; 由于表层的溶解有机碳和溶解有机氮比深层的高, 所以它们会从表层向深层扩散。N 和 P 等营养盐随之从真光层输出。然而, 海洋每年的生产力大致恒定, 并没有降低, 这是因为有新的营养盐进入真光层。由新进入真光层的营养盐支持的生产力叫做新生产力(new production)^[1], 与此相对, 由真光层内循环利用的营养盐支持的生产力叫再生生产力(regenerated production)。新生产力和总初级生产力的比例叫做“f 比值(f-ratio)”^[2]。

2 用不同方法估计的大洋区的新生产力

2.1 根据 ^{14}C 方法估计的新生产力

最初测定新生产力的方法是用 ^{15}N 标记培养的方法。光合作用需要的 N 有两种来源, (1) 氨, 尿素, 氨基酸和其他溶解有机氮是动物排泄等异养过程产

生的, 在食物网中循环利用, 是再生的营养盐, 由这些循环利用的 N 产生的生产力是再生生产力。(2) 硝酸盐和生物固定的氮是新输入的营养盐, 由它们产生的生产力是新生产力。值得注意的是, 碳和磷不能做这种再生营养盐和新输入的营养盐的区分。在海水中加入 ^{15}N 标记的硝酸盐, 在一段时间的培养后, 测量颗粒形态的 N 标记物, 即可估计新生产力。

1979 年, 已有的新生产力资料(包括 N 的同化和固氮研究)还不足以用来估计大洋的新生产力。在远洋(offshore water, 水深大于 200 m), 当碳的总初级生产力(T) < 200 g/(m²·a)时, “f”与总初级生产力是成正比的, 可以表示为:

$$f = T \times 0.0025$$

由于初级生产力可以用 ^{14}C 标记培养的方法来估计。因此可以根据初级生产力的数值估计新生产力。

根据太平洋、大西洋和印度洋的远洋面积和初级生产力的数值。1979 年, Eppley 和 Peterson^[2]估计这三个海洋中远洋的新生产力分别为碳 0.64, 2.21, 1.47 mol/(m²·a)(表 1)。

2.2 根据产氧率估计新生产力

真光层中光合作用产生的氧气会逃逸到大气当中, 因此一般不会在水体中聚集。但是, 在一些海区(如太平洋的中纬度地区), 由于夏季表层水温度升高,

收稿日期: 2004-07-30; 修回日期: 2005-09-05

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(40106017)

作者简介: 张武昌(1973-), 男, 山东济南人, 研究员, 主要从事海洋生态学研究, E-mail: wuchangzhang@ms.qdio.ac.cn

表 1 远洋的初级生产力和根据“ f 比值”估计的新生产力^[2]Tab. 1 Estimates of primary production and new production based on f -ratio in offshore ocean areas^[2]

海区	远洋面积 ($\times 10^6 \text{ km}^2$)	初级生产力(碳)		f	新生产力(碳)		
		($\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$)	($\times 10^9 \text{ t/a}$)		($\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$)	($\times 10^9 \text{ t/a}$)	($\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$)
太平洋	167	55	9.14	14	7.70	1.26	0.64
大西洋	83.9	102	8.56	26	26.52	2.18	2.21
印度洋	71	84	5.95	21	17.64	1.25	1.47

密度减小,象一顶帽子一样盖住了下层水体,使得亚表层的气体无法逃逸到大气之中。真光层中光合作用产生的氧气不能扩散到大气中,在亚表层形成溶解氧浓度的最大值。一般来讲,溶解氧浓度的最大值位于初级生产力最大值以深,叶绿素浓度最大值以浅。在溶解氧浓度的最大值所处的水层,溶解氧处于过饱和(supersaturation)的状态,饱和度达到或超过 120%。超过饱和的氧被称为“过量氧(excess oxygen)”。

观测表明,过量氧产生的时期少的有 30 d,也可多达 6 个月,但是大多数不超过 4 个月。知道了过量

氧产生的时间就可以用来估计初级生产力。因为这些过量氧是在几个月内完成积累的,所以由过量氧得出的生产力是新生产力。

1981 年,Shulenberg 和 Reid^[3]比较了北太平洋中部、马尾藻海(Sargasso Sea)和北太平洋东北部(靠近太平洋东岸)三个海区的过量氧和初级生产力,这是当时唯一能找到的可比较的资料。Shulenberg 和 Reid 以 120 d 为产生过量氧的时间,计算得出的产氧率大大高于由初级生产力(^{14}C 方法测定)得出的产氧率(表 2)。

表 2 用过量氧方法计算出的产氧率和由初级生产力得出的产氧率的比较^[3]Tab. 2 Comparison of rates of O_2 production implied by ^{14}C uptake and excess O_2 measurements^[3]

海区	过量氧的最大值 (mL/L)(所处水层(m))	¹⁴ C 方法测定的初级生产力(mg/(m ³ ·h)) (所处水层(m))	O ₂ 产 量 (mL/(m ³ ·d))	
			¹⁴ C 方法	过量氧÷120 d
(A)北太平洋中部 (28°N, 155°W)				
Sta. A-1	0.77 (66)	0.26(64)	2.92	6.42
Sta. A-2	0.53 (60)	0.11 (61)	1.23	4.42
Sta. A-3	0.59 (66)	0.06 (64)	0.67	4.92
Sta. A-4	0.56 (65)	0.11 (68)	1.23	4.67
(B)马尾藻海	0.84 (50)	1.12(日长不明, 47)	2.09	7.0
(C)北太平洋东北部	1.23 (59)	1~2 (日长不明, 60)	1.9~3.8	10.3

Shulenberg 和 Reid^[3]的计算只是将夏季水体平均的新生产力和用 ^{14}C 得出的生产力进行比较, 1985 年, Jenkins 和 Goldman^[4]估计了马尾藻海 S 站(32°N, 64°W)的年平均新生产力。根据 4 月到 8 月氧的生产和散失的平衡关系, 得出 1961~1970 年间海洋生物群落的净生产力(net community production)为碳 50 $\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。按照 C:N=6.6:1 的 Redfield 比值, 约合氮 0.6 $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。

2.3 根据耗氧率研究新生产力

海洋中的呼吸作用很微弱,用培养的方法很难测

出。海洋表层海水中的气体与大气中的气体处于动态平衡中,如果这个水团下沉,不再与大气接触,可以根据其中 ^3He 和 ^3H 的浓度计算其与大气隔绝不能进行气体交换的时间 $T(^3\text{H}-^3\text{He}$ 测年)^[5]。测定海水中的氧的浓度,这个浓度与由溶解度计算出的浓度相减就可以得出耗氧量(ΔO_2)。 ΔO_2 与 T 的比值就是耗氧率。

1982 年, Jenkin^[6]用校正过的侧向混合模型(lateral mixing model)计算马尾藻海 1 800 m 以浅的耗氧率,耗氧率随深度的增加而降低,从表层的 0.5 $\text{mL}/(\text{L} \cdot \text{a})$ 降低到 1 800 m 处的约 0.005 $\text{mL}/(\text{L} \cdot \text{a})$ 。耗氧

率随深度(z , 单位 m , 取正值)的变化可以用对数线性方程来表示:

$$\ln(\text{耗氧率}) = -(0.68 \pm 0.17) - (0.002\,95 \pm 0.000\,27)z$$

将耗氧率从 100 m 到无穷深积分得到真光层(约 100 m 深)以下的水体的耗氧率约为 $5.7 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。要维持这个耗氧率,真光层向下层水体输送的碳约为 $4.5 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$, 或 $55 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a}) \pm 5 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。如果按照 f 比值为 10%~20 %来计算,在亚热带涡处的海洋初级生产力应为碳几百 $\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$,这个数值大大高于用 ^{14}C 方法得出的初级生产力的数值。

3 新生产力差异的解释

1991 年, Falkowski 等^[7]称 Eppley 和 Peterson^[2]的估计方法为生物估计(biological estimate), 称 Schulenberger 和 Reid^[3]和 Jenkins^[6]的方法为地球化学估计(geochemical estimate)。用地球化学方法得出的马尾藻海的新生产力约为碳 $3.3 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ (含氮 $0.5 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$), 这一估计大大高于生物估计^[8]。

海洋可以分为 3 个区: 大洋(open ocean), 沿岸海区(coastal zone)和上升流区(upwelling provinces)。大洋区为寡营养海区, 占全球海洋面积的 75%^[9]。全球海洋的碳初级生产力约为 50 G t/a , 80%发生在大洋区。在海洋和大气之间的碳循环中, 海洋是大气中 CO_2 的汇(sink)^[10], 70%的碳通量发生在大洋区^[11]。因此, 对大洋区新生产力的估计对理解海洋在全球碳循环中的作用具有重要意义。

由地球化学估计得出的大洋区新生产力比生物估计得出的值要高得多, 这个结论在海洋科学界引起了不小的轰动, 科学家们开始分析出现这种差异的原因。大体上分为两派: (一) 有的科学家不承认这两种方法得出的结果不同, 认为其中的一种方法有问题。(1)地球化学方法有问题。上述的研究方法假设水体是稳定的, 水团没有漂移, 尤其是上层水体和下层水体没有发生相对移动。然而情况可能不是这样。1990 年, Rintout 和 Wunsch^[12]研究了北太平洋 26°N 和 34°N 剖面洋盆尺度内营养盐的扩散, 他们认为这一区域来自海水表层的生产力不能维持深层的耗氧率。深层海水的耗氧率的很大部分是由来自别处(可能是 34°N 以北)的有机质矿化引起的。(2)生物学方法有问题。1985 年, Platt 和 Harrison^[13]认为, Eppley 和 Peterson^[2]用的“ f 比值”偏低, 而且用恒定的数值也是不合适的。还有一种原因可能造成“ f 比值”偏低: “ f

比值”是通过由 ^{15}N 标记培养得出的新生产力除以用 ^{14}C 标记得出的初级生产力计算而来, ^{15}N 标记培养的结果要乘以 6.6:1 的 Redfield C:N 比值转化成碳单位。1993 年, Sambrotto 等^[14]指出, 无论是在沿岸还是大洋, 光合作用消耗的 C 和 N 的比例大于 6.6 是很普遍的现象。所以 6.6:1 的 Redfield C:N 比值转化得来的“ f 比值”会偏低。(二) 大多数科学家认为, 虽然 ^{14}C 方法本身有争议, 但是, 生物学方法和地球化学方法得出的新生产力的估计都是大体正确的。问题出在两种估计方法的时空尺度不匹配上。过量氧的积累^[3]发生在几个月的时间尺度和大约几百公里的空间尺度, 氧气的消耗^[6]则发生在几年到十几年的时间尺度和几百公里的空间尺度, 这些测量的结果是长期和大尺度内的平均。而 ^{14}C 方法测定的生产力是短期内(一般短于 1 d)在几个站位进行培养瓶培养的数据。所以地球化学的方法可能更接近真实情况。

4 为真光层增加营养盐的事件

地球化学方法估计的大洋新生产力给海洋学家提出了新的问题。冬季, 大洋上层出现混合层(mixed layer), 混合作用将深层的营养盐带到真光层, 在百慕大海区, 冬季混合带来的营养盐能支持每年新生产力的 25%~60%^[15]。春季, 水体的层化加强, 温度跃层阻碍了营养盐从深层到达真光层, 冬季混合作用到达真光层的营养盐很快就几乎完全消耗掉^[16,17], 通过跃层扩散到真光层的营养盐不足以支持地球化学方法得出的新生产力^[18~20]。新的营养盐通过什么途径进入真光层成为新的科学问题。1988 年, Jenkins^[21]指出, 在夏季水体层化期间, 可能有一些 ^{14}C 方法不能覆盖的零星(sporadic)事件发生, 使得真光层的营养盐增加, 提高了海水表层的生产力(也是新生产力)^[21]。此后, 寻找这些事件成为海洋科学家们研究的焦点之一。

4.1 中尺度涡(meso-scale eddy)

1988 年, Jenkins^[21]用 ^3He 示踪的方法发现在百慕大海区出现深层海水突入真光层的现象, 一年发生几次这样的事件就足以使初级生产力达到地球化学方法估计的水平。如果突入的 N 在真光层存留的时间为 1 d, 那么这样的时间被生物学方法覆盖的几率只有约 1%。

Jenkins^[21]没有指出是什么原因造成深层海水突入真光层, 但是从现象看, 这可能是涡造成。在北半

球,气旋式中尺度涡(尺度为几十到几百 km)使大洋的等温线和等密线上升,使得营养盐跃层和叶绿素浓度最大层得到更多的光照,从而提高新生产力。1991年, Falkowski 等^[17]在夏威夷海区发现的涡把 23 °C 等温线从 135 m 深度提升到 106 m。而在马尾藻海的涡将 18°C 等温线从 150 m 提升到 40 m^[22]。

因为涡只是将营养盐输送到真光层底部,这里的光强很低,生物能否在低光照下进行光合作用以完成初级生产力成了另一个科学问题。2003年, Goldman 和 McGillicuddy^[23]在马尾藻海的研究表明,在真光层底部 50 m 有一种常见的大型硅藻 *Stephanopyxis palmeriana* 能在光线较弱 ($11\sim79\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$) 的环境进行足够快的光合作用,达到估计的新生产力。

按照 C:N=6.6:1 的 Redfield 比例,发生在马尾藻海的一次涡现象能使真光层的碳新生产力增加约 $0.2\ \text{mol}/\text{m}^2$ ^[23]。1999年, Siegel 等^[24]估计马尾藻海每年有 6 次这样的事件,每年由涡引起的新生产力达约 $1.2\ \text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$, 约占新生产力(约 $3.3\ \text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$) 的 35%。

4.2 罗斯比波(Rossby wave)

罗斯比波是由地球的自转引起的自东向西移动的波,波高几厘米,传播速度 $>10\ \text{cm}/\text{s}$,穿过海洋需要几个月甚至几年的时间。罗斯比波的波长极大,甚至达到几千公里,尺度与地球半径相同,如果没有卫星资料 and 高速计算机,几乎无法研究海洋罗斯比波。

2001年,利用卫星资料的研究表明罗斯比波在传播的过程中,叶绿素浓度会因此升高 10%~20%^[25~27]。罗斯比波的作用与涡不同。涡是将水体保持在中心,从而将底层的营养盐维持在真光层中,涡中心的水体会随涡的移动而移动。罗斯比波是真正意义上的波,水体在波的传播过程中不发生移动。在波传播的路径上,罗斯比波象旋耕犁一样将营养盐提升到海水表层。

由于卫星资料仅是代表海洋表层,资料又很少,目前尚无法研究罗斯比波对新生产力的贡献。但是由于罗斯比波的波长太长,一个海区每年仅被罗斯比波影响 2~3 次,因此估计罗斯比波对新生产力的贡献可能不会太大。

4.3 根管藻团 (Rhizosolenia Mat)

结团 (mat-forming) 生活的根管藻属硅藻 (*Rhizosolenia*) 和单细胞的筛盘藻属硅藻 (*Ethmodiscus*) 发展出调节浮力的机制,可以进行垂直迁移,在水体的深层吸收硝酸盐,然后浮到真光层进行光合作用,

垂直迁移的同时并没有将碳从深层输送到真光层。因此这些大型浮游植物的垂直迁移造成了 N 向真光层的输送,提高了新生产力。如果细胞足够多,由此引起的新生产力就会很重要^[28]。

根管藻团是群体生活的根管藻 (*Rhizosolenia* spp), 有时可以长达 30 cm。它们出现在世界各海区的温水中,在北太平洋常年发生,数量比较大,可高达 $4.9\ \text{个}/\text{m}^3$ 。在北大西洋根管藻团是零星出现的,密度也很小,仅为 $10^{-3}\ \text{个}/\text{m}^3$ 或更低。在印度洋还没有资料报道。根管藻团上升速度可达 $6.4\ \text{m}/\text{h}$, 完成一个垂直移动的周期需要 $3.6\sim5.4\ \text{d}$ ^[29]。

根据根管藻团的光合作用速度、上升的速度、吸收 N 的速度、海区的平均丰度,1996年, Villareal 等^[30]估计根管藻团在北太平洋中部向真光层运送 N 的速度为 $3.9\sim40\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$, 相当于 3%~35% 新生产力的需要量。1998年, Richardson 等^[31]用数学模型估计在大洋区 根管藻团向真光层运送 N 的速度为 $18\sim33\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$ 。

1999年以前的研究使用的根管藻团的丰度数据是 SCUBA 潜水员通过观察得出的,观察深度仅为 20 m。潜水员看到的根管藻团的尺寸为 3~4 cm,在表层, $<1\ \text{cm}$ 的根管藻团很少被潜水员看到,在 10 m 以深就从来没有看到过。1999年, Villareal^[32]在北太平洋 gyre 中部用浮游生物图象记录仪 (Video Plankton Recorder, VPR) 将观测深度深入到水下 150 m,并且发现大多数根管藻团尺寸较小,只有 25% 的根管藻团大于 2.5 cm,而 60% 的根管藻团 $<1.5\ \text{cm}$ 。而潜水员无法看到这些较小的根管藻团。

由于发现了潜水员不能看到的较小的根管藻团, VPR 得出的根管藻团的丰度估计提高了 10~20 倍。潜水员的估计只有 $1.4\sim7.7\ \text{个}/\text{m}^2$,而 VPR 的估计为 $31\sim246\ \text{个}/\text{m}^2$,最大可达 $999\ \text{个}/\text{m}^2$ 。根据 VPR 得出的这些资料来估计根管藻团运送 N 的能力,结果比以往高 8 倍,达 $18\sim97\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$,个别站位达 $171\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$ ^[32]。

4.4 固氮作用 (Nitrogen fixation)

海洋中主要的固氮生物是蓝细菌 (cyanobacteria), 其中最有名的是的束毛藻属 (*Trichodesmium*)。束毛藻属的蓝细菌营群体生活,其细胞连接成纤维状 (长达 0.5 mm), 很多纤维缠绕凝聚在一起形成群体。对于这类蓝细菌的丰度和固氮酶活性,人们已有很好的研究,但是很难获得可靠的固氮率 (N_2 -fixation rate) 数据。直到 1997 年,人们认为生物固氮速率很低,只

占海洋初级生产力 N 需求量的很小部分,因此,大多数海洋生物地球化学模型没有考虑生物固氮作用^[33]。

在夏威夷的 ALOHA 水文站,束毛藻 (*Trichodesmium* spp)不定期的大量出现,持续的时间有时超过 1 a。根据丰度和生物量资料,利用保守估计的固氮率为每个细胞 2 fmol/(个·h),1997 年,Karl 等^[33]估计束毛藻固氮 51 mmol/(m²·a)±26 mmol/(m²·a),即 140 μmol/(m²·d)±71 μmol/(m²·d),这个数值可以支持新生产力的 50%。作者同时指出,这种情况可能只是短期的。

2001 年,Zehr^[34]的工作表明单细胞的蓝细菌也能固氮,这些单细胞蓝细菌的粒级范围是 0.2~10 μm,平均丰度为 10~50 个/mL,最大可达 928 个/mL。1993 年 9 月,在 ALOHA 站的单细胞蓝细菌从 0 m 到 150 m 的平均丰度为 122 个/mL,如果日照时间为每天 10 h,固氮速率为 0.5 fmol/(个·h),那么 150 m 深度内水体的固氮速率为 92 μmol/(m²·d),这个数值与上述束毛藻的固氮能力在一个数量级。然而要估计每年固氮作用对新生产力的平均贡献,还需要多年高频次的观测。

4.5 埃克曼输送 (Ekman transfer)

以上的研究都是考虑营养盐在垂直方向的输送,1998 年,Williams 和 Follows^[35]认为营养盐也可以通过水平输送机制到达大洋的真光层。其中主要的水平输送是埃克曼输送。

在亚热带和亚极区的交界处盛行西风,由于埃克曼效应,风引起的水流会引起水体向南输送,速度可达约 5×10^6 m³/s。亚极区是上升流区,营养盐相对丰富,因此埃克曼输送可以持续地增加亚热带的营养盐。模型计算表明,在北太平洋亚热带涡的北缘,埃克曼输送提供了氮 0.06~0.12 mol/(m²·a),相当于碳 0.4~0.8 mol/(m²·a)的新生产力^[35]。

5 结语

到目前为止,对这些不同事件的研究都是独立的,还没有出现在同一海区同一时间范围内的同步研究,因此很难得出在一段时间内某一海区真光层的 N 的收支情况。2002 年,Lipschultz 等统计了不同作者对不同事件的估计,认为在马尾藻海,这些事件能提供足够的 N,满足地球化学方法得出的新生产力的需求。

参考文献:

[1] Dugdale R C, Goering J J. Uptake of new and generated

forms of nitrogen in primary productivity[J]. *Limnol Oceanogr*, 1967, 12: 196-206.

- [2] Eppley R W, Peterson B J. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean[J]. *Nature*, 1979, 282: 677-680.
- [3] Shulenberger E, Reid J. The Pacific shallow oxygen maximum, deep chlorophyll maximum and primary productivity, reconsidered[J]. *Deep-Sea Res*, 1981, 28 A: 901-909.
- [4] Jenkins W J, Goldman J C. Seasonal oxygen cycling and primary production in the Sargasso Sea[J]. *J Mar Res*, 1985, 43: 465-491.
- [5] Jenkins W J. Tritium-Helium dating in the Sargasso Sea: A measurement of Oxygen Utilization Rates[J]. *Science*, 1977, 196: 291-292.
- [6] Jenkins W J. Oxygen utilization rates in North Atlantic subtropical gyre and primary production in oligotrophic systems[J]. *Nature*, 1982, 300: 246-248.
- [7] Falkowski P G, Ziemann D, Kolber Z, et al. Role of eddy pumping in enhancing primary production in the ocean[J]. *Nature*, 1991, 352: 55-58.
- [8] McGillicuddy D J, Robinson A R, Siegel D A, et al. Influence of mesoscale eddies on new production in the Sargasso Sea[J]. *Nature*, 1998, 394: 263-266.
- [9] Ryther J H. Photosynthesis and fish production in the sea. The production of organic matter and its conversion to higher forms of life vary throughout the world ocean[J]. *Science*, 1969, 166: 72-76.
- [10] Sarmiento J L, Toggweiler J R. A new model for the role of the oceans in determining atmospheric P_{CO_2} [J]. *Nature*, 1984, 308: 621-624.
- [11] Martin J H, Knauer G A, Karl D M, et al. VERTAX: carbon cycling in the northeast Pacific[J]. *Deep-Sea Res*, 1987, 34: 267-276.
- [12] Rintout S R, Wunsch C. Mass, heat, oxygen and nutrient fluxes and budgets in the North Atlantic Ocean[J]. *Deep-Sea Res*, 1990, 38: 355-377.
- [13] Platt T, Harrison W G. Biogenic fluxes of carbon and oxygen in the Ocean[J]. *Nature*, 1985, 318: 55-58.
- [14] Sambrotto R N, Savidge G, Robinson C, et al. Elevated consumption of carbon relative to nitrogen in the surface ocean[J]. *Nature*, 1993, 363: 248-250.

- [15] Jenkins W J, Wallace D W R. Tracer-based inference of new primary production in the Sea[A]. Falkowski P G, Woodhead A D. Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea[C]. New York: Plenum, 1992.299-316.
- [16] Lipshultz F. A time series assessment of the nitrogen cycle at BATS[J]. **Deep-Sea Res II**, 2001, 48: 1 897-1 924.
- [17] Wu J, Sunda W, Noyle E A, *et al.* Phosphate depletion in the western North Atlantic Ocean[J]. **Science**, 2000, 289: 759-762.
- [18] Lewis M R, Harrison W G, Oakey N S, *et al.* Vertical nitrite fluxes in the oligotrophic ocean[J]. **Science**, 1986, 234: 870-873.
- [19] Hayward T L. The nutrient distribution and primary production in the central North Pacific[J]. **Deep-Sea Res**, 1987, 349: 1 593-1 627.
- [20] Ledwell J R, Watson A J, Law C S. Evidence for slow mixing across the pycnocline from an open-ocean tracer-release experiment[J]. **Nature**, 1993, 364: 701-703.
- [21] Jenkins W J. Nitrate flux into the euphotic zone near Bermuda[J]. **Nature**, 1988, 331: 521-523.
- [22] McNeil J D, Jannasch H W, Dickey T, *et al.* New chemical, bio-optical and physical observations of upper ocean response of a mesoscale eddy off Bermuda[J]. **J Geophys Res**, 1999, 104: 15 537-15 548.
- [23] Goldman J C, McGillicuddy D J. Effect of large marine diatoms growing a low light on episodic new production[J]. **Limnol Oceanogr**, 2003, 48: 1 176-1 183.
- [24] Siegel D A, McGillicuddy D J, Fields E A. Mesoscale eddies, satellite altimetry, and new production in the Sargasso Sea[J]. **J Geophys Res**, 1999, 104: 13 359-13 379.
- [25] Uz B M, Yoder J A, Osychny V. Pumping of nutrients to ocean surface waters by the action of propagating planetary waves[J]. **Nature**, 2001, 409, 597- 600.
- [26] Cipollini P, Cromwell D, Challenor P G, *et al.* Rossby waves detected in global ocean colour data[J]. **Geophysical Research Letters**, 2001, 28: 323-326.
- [27] Siegel D A. The Rossby Rototiller[J]. **Nature**, 2001, 409: 576-577.
- [28] Hayward T L. The rise and fall of *Rhizosolenia*[J]. **Nature**, 1993, 393: 675-676.
- [29] Villareal T A, Altabet M A, Culver-Rymsza K. Nitrogen transport by vertically migration diatom mats in the North Pacific Ocean[J]. **Nature**, 1993, 363: 709-712.
- [30] Villareal T A, Woods S, Moore J K, *et al.* Vertical migration of *Rhizosolenia* mats and their significance to NO₃⁻ fluxes in the central North Pacific gyre[J]. **J Plankton Res**, 1996, 18: 1 103-1 121.
- [31] Richardson T L, Cullen J J, Kelley D E, *et al.* Potential contribution of vertically migrating *Rhizosolenia* to nutrient cycling and new production in the open ocean[J]. **J Plankton Res**, 1998, 20: 219-241.
- [32] Villareal T A, Pilska C, Brzezinski M, *et al.* Upward transport of oceanic nitrate by migrating diatom mats[J]. **Nature**, 1999, 397: 423- 425.
- [33] Karl D, Leteller R, Tupas L, *et al.* The role of nitrogen fixation in biogeochemical cycling in the subtropical North Pacific Ocean[J]. **Nature**, 1997, 388: 533-538.
- [34] Zehr J P, Waterbury J B, Turner P J, *et al.* Unicellular cyanobacteria fix N₂ in the subtropical North Pacific Ocean[J]. **Nature**, 2001, 412: 635 - 638.
- [35] Williams R G, Follows M J. The Ekman transfer of nutrients and maintenance of new production over the North Atlantic[J]. **Deep-Sea Res I**, 1998, 45: 461- 489.

(本文编辑：刘珊珊)