

海洋浮游植物粒度生理的效应及其影响因素

Influences of cell size on biochemical processes of marine phytoplankton and the controlling factors of cell size

杨茹君, 王修林, 辛宇, 祝陈坚, 石晓勇

(中国海洋大学, 山东 青岛 266003)

中图分类号: Q948.8

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2005)06-0053-07

生物学家一直对生物个体的粒度很感兴趣, 认为粒度是影响生物个体的新陈代谢速率、生物个体在生态系统中的地位、以及生态系的生物多样性的决定因素^[1,2]。许多生理学家对生物个体粒度的功能做了验证和说明^[3,4]。

自 20 世纪 60 年代, 随着生物粒径测量技术的不断完善人们提出了海洋生物粒径谱假说, 既海洋生态系是由最小生物(如细菌)至最大生物(如鲸)组成的一个生物粒径连续分级谱^[5~7]。生物体在粒径谱中所处的位置可以预测生物个体的物理、化学性质及生物习性。海洋浮游植物是主要的海洋初级生产者, 是海洋食物网(链)的初始环节^[8], 最小的和最大的浮游植物植物的体积相差 10^{11} , 如果将原核生物除去的话, 仍然相差 10^{10} , 如果细胞体积以碳含量或干质量为标准计量的话, 其排列顺序会有微弱的差别^[4], 物理或物理化学的研究表明细胞粒度的这种分布对浮游植物的生理性能有重要的影响。因此研究海洋浮游植物生物化学过程中的生物粒度效应以及各种环境因子对浮游植物细胞粒径的影响, 对于定量分析海洋生态系统中的能量流动方向、流动效率, 描述生态系中各种群的种群密度、生物多样性指数等生态现象具有重要的指导意义。

1 海洋浮游植物粒度的生理效应

海洋浮游植物的许多生物化学过程与其粒度大小密切相关。海洋浮游植物的细胞粒度直接影响着种群的生长速率、光合作用过程中细胞对光的吸收效率、呼吸作用速率及呼吸作用过程中的电子传输系统的活性、细胞中的物质含量及与周围环境的物质交换(膜和同位素碳)、浮游植物在种群间的竞争能力和群落结构、细胞的运动能力及沉降速率、被浮游动物摄

食的几率, 从而直接影响生态系统的能量传输效率、浮游植物的种群密度。

1.1 粒度与生长速率之间的关系

生长速率与粒度的相关性广泛地存在于生物界。生长速率与粒度的关系可以用 $m = aV^b$ 表示, 其中 m 是生长速率, V 是细胞体积, a 和 b 是常数^[9], 通常情况下, 指数 b 的值等于 $3/4$, 如果用生物量来表示此关系式的话, 指数 b 的值等 $-1/4$, 这一现象通常被称作 $3/4$ 规则或 Kleiber 规则^[10~12], 这一关系式也被称作异速生长定律 (Allometric growth rate)^[13,14]。Schmidt-Nielsen 认为这一规律在动物界普遍存在^[15], 但是由于浮游植物营自养生活, 其生长速率与粒度之间的关系显得较浮游动物复杂。粒度与藻类的生长速率密切相关。粒度较大的藻较粒度较小的藻而言, 在资源(光线, 营养盐)充足时具有较低的最大生长速率, 然而理论论证和实验结果都表明粒度的减小导致生长速率增大在 Pico 级浮游植物中并不适用^[16]。尽管出现了大粒度生物个体的生长速率与粒度关系模型^[17], 但是这些模型并未使用在小粒度生物个体中^[18]。

事实上, 生长速率与细胞体积之间的关系相当复杂, 而且并不是一成不变的^[19]。有人认为浮游植物的生长速率同其粒度没有相关性或者相关性很弱, 如

收稿日期: 2004-03-18; 修回日期: 2004-03-10

基金项目: 国家自然科学基金重点项目 (40136020); 国家 973 计划项目 (2001CB409703); 教育部重点项目 (01110)

作者简介: 杨茹君 (1970-), 女, 山东济宁人, 博士, 研究方向: 海洋污染生态学, E-mail: yangrj@mail.ouc.edu.cn; 王修林, 通讯联系人, E-mail: xlwang@mail.ouc.edu.cn

Coscinodiscus asteromphalus 的生长速率不随其粒度的改变而改变;在南极海域,浮游植物的生长速率与粒度仅存在微弱的相关性^[20];另外一些作者认为浮游植物生长速率随着粒度的增大而增加, Costello 和 Chisholm 在研究 *Thalassiosira weissflogii* 生长速率时发现该藻的生长速率随粒径的增大而增大^[21];但是大多数作者认为浮游植物的生长速率与粒度之间存在指数关系即生长速率随粒度的增大呈现指数降低的趋势,这一观点逐渐形成共识^[10]。但是对于指数的数值,不同作者之间的结论存在较大差异, a 值与藻的分类有关,不同藻种之间相差很大,硅藻与双鞭毛藻相比有较大的 a 值^[3,13]。在资源充足的情况下,生长速率方程中 b 值通常为 -0.25 ^[22]。为了说明 b 值在新陈代谢速率中的重要性,假设一个细胞其碳含量是一个更小的细胞的 10^9 倍,那么其生长速率在 b 值是 -0.15 时为 4.47×10^{-2} , 如果 b 值为 -0.25 , 生长速率变为 5.62×10^{-3} , 而当 b 值为 -0.35 时,生长速率则变为 7.08×10^{-4} 。Eppley 和 Sloan^[23] 的研究表明速率方程中的指数 b 值应该等于 -0.11 , Schlesinger^[24] 等的计算结果为 -0.32 , 而 Niklas 计算的 b 值则等于 -0.213 。这些差异很大程度上是由于不同的体积计算方法造成的^[13]。Tang^[13] 在总结前人结果的基础上得出,如果体积用碳含量来计量的话, b 值应该为 -0.21 , 如果单纯用细胞体积来计量, b 值应该为 -0.17 ^[13]; Banse^[3] 和 Mizuno^[25] 的结果与 Tang^[13] 的结果相近,分别为 -0.11 和 -0.14 。指数之间的差别可能于所研究浮游植物的种类不同有关^[13], 例如甲藻的生长速率显然要低于同粒径的硅藻^[26], 因此, Banse^[3] 分别计算了硅藻和甲藻的生长速率和细胞体积之间的关系, b 值分别为 -0.11 和 -0.17 。而 Thompson 等^[19] 认为硅藻的生长速率与细胞中阀的宽度(valve width)有关。

1.2 浮游植物光合作用过程中的粒度效应

浮游植物细胞的光合作用速率与许多因素有关,但是,细胞的粒度无疑是影响光合作用速率的重要因素^[10,27]。Taguchi^[27] 系统研究了不同粒度浮游植物细胞的光合作用速率,发现粒度较小的三角褐指藻(*Phaeodactylum tricornutum*)和中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)具有较高的光合作用速率,细胞壁的厚度是影响光吸收的重要因素,细胞壁的厚度增加会降低细胞对光线的吸收能力,同时,叶绿体的分布状况与液泡的结构有关,粒度较小的细胞如三角褐指藻、中肋骨条藻等通常有两个体积较小的叶绿体,而粒度较大的细胞如 *Thalassiosira nordenskioldii*, *Dictyon brightwellii*, *Coscinodiscus centralis* 等叶绿体体积相对较

大,体积较小的叶绿体对光能利用率较高,大体积叶绿体的自蔽效应(self-shading)较大,因而对光能利用率较低。总之,细胞的比表面积是影响细胞在光饱和及黑暗条件下光合作用速率的主要因素。

Nobuaki 等^[28] 认为叶绿素 a 对光的吸收系数 λ (m^2/mg) 与细胞的粒度密切相关。其 λ 随着粒径的波动而波动。粒径在黎明时最小,而在黄昏时最大,在 $75 \mu\text{mol}/(\text{m} \cdot \text{s})$ 条件下,粒径波动为 9.3% ,而在 $500 \mu\text{mol}/(\text{m} \cdot \text{s})$ 条件下,波动为 21% 。 λ 在 440nm , $75 \mu\text{mol}/(\text{m} \cdot \text{s})$ 条件下,波动率为 15% ,而在 $500 \mu\text{mol}/(\text{m} \cdot \text{s})$ 条件下波动率为 22% ,在黎明时出现最小值,而在黄昏时出现最大值。

浮游植物细胞半径的增加导致叶绿素的平均吸收系数降低^[29]。Augusti^[29] 研究了浮游植物吸光系数与细胞粒度之间的关系,认为细胞的吸光系数与细胞体积呈负相关的关系,可以用方程 $\lg a^* = -0.16 - 0.34 \lg V$ 来表示。这种现象可以用“包裹效应”(package effect)来表示,包裹效应可以用方程 $Q^* = a^*/a_s^*$ 来定义^[22],其中 Q^* 为表示包裹效应大小的系数, a^* 为细胞内色素的吸光度,而 a_s^* 为同样浓度的色素在溶液中的吸光度, Q^* 值越小,“包裹效应”越大。单个叶绿素分子在相同光照条件下,在大细胞中吸收光子的能力同小细胞相比有所降低(假定叶绿素的浓度为定值且细胞的形状为球形),致使合成色素——蛋白质化合物的时间增加^[4],这种“包裹效应”同样可以用于细胞内紫外线屏蔽物质如类孢菌素氨基酸的分析^[4,30]。

许多学者对海洋浮游植物在资源限制条件下的生长速率进行了研究^[31], Finkel 和 Irwin 对海洋浮游植物在光限制条件下粒度在光合作用中的功能进行了研究,指出大粒度的细胞在给定色素浓度(单位生物量中的色素含量)、在给定光照强度的条件下,由于其较大的“包裹效应”,较小粒度细胞具有较小的光吸收系数^[30,32],假设单位体积内用于光合作用的色素含量为定值,大细胞同小细胞相比,色素激发所需要的能量较高,而且其到达细胞光合作用反应中心的能力较低^[10]。

Finkel 和 Irwin^[10] 的研究表明,在存在光限制且参与光合作用的色素浓度和体积元(photosynthetic pigment per unit volume)为定值的条件下,方程中的指数 b 小于 -0.25 ,在光饱和条件下方程中的 b 值显著小于 -0.25 ^[22]。这与他们测得的大粒度的硅藻在光限制条件下的结果相符。为了解释光合作用在光照充足的条件下 b 值较低的现象, Finkel^[22] 认为大粒度藻在光合作用中需要较大的体积元(photosynthetic pigments

per PS II reaction center), 因而具有较大的“包裹效应”, 但是对于光合作用体积元的粒度变化如何影响 b 值, 现在还缺乏足够的验证。Finkel^[12]模型的另外一个结果表明无论在光照充足还是在光限制条件下, 光合作用方程中的 b 值均小于 -0.25 , 但是其生长速率方程和呼吸作用方程中的 b 值均为 -0.25 。浮游植物的生长速率不能用光限制条件下以细胞粒度表达的光合作用速率和呼吸作用速率来预测。但是如果小粒度细胞同大粒度细胞相比更加容易损失有机碳, 这种情况即可得到合理的解释。有关小粒度细胞对有机碳的损失已从物理化学的角度得到证明, 但是如果存在上述特殊情况的话, 还要对此做更加深入的研究。

最近的关于光吸收速率过程中的 b 值偏离 -0.25 的研究, 提供了细胞粒度影响浮游植物生理过程的有力证据, 但是仍有许多问题尚未解决^[4]。问题之一是细胞的粒度和形状的变化如何影响细胞生物循环过程中的“包裹效应”。尽管单细胞的藻类只在无性生殖过程中的分裂阶段体积加倍, 但是硅藻在生长过程中粒度持续降低, 其平均体积在 1 个月的生长过程中可以减少到原来的 $1/6$, 而自动萌发的藻的孢子体在条件适宜的情况下, 在短短 24 h 内体积就可以增大 16 倍^[33]。在大型藻的生殖过程中, 其体积和形状变化更大, 但是相对而言, 其光学厚度变化较小^[32,34]。大型藻类子代个体具有较大的单位光合色素的光合作用速率, 这表明大型藻在幼年期生活在成年藻的阴影区, 具有补偿光照不足的能力^[4]。

光吸收的异速规则表明, 具有较小光密度结构 (optically dense structure) 的细胞“包裹效应”较小, 具有较大的能力吸收更宽波长范围的光子^[35]。海藻的颜色在孢子体时期比在成熟期更容易看清, 这一结果可以被光学厚度或光学密度来解释。

光吸收的异速规则还与瞬间光供给波动有关。Pico 级的浮游植物在有微弱扰动的环境下会产生细胞的旋转, 频率大约在 $0.1 \sim 1$ Hz, 这种运动与体系中的光子流发生相互作用, 从而改变细胞周围的光密度^[36]。在光从单一方向射入具有“包裹效应”的水体中, 这种细胞的旋转运动实质上改变了细胞类囊体对光的吸收^[4]。然而即使细胞中具有最高浓度的光合作用色素浓度, 在 Pico 级浮游植物中“包裹效应”依然是不太显著的, 因此, 由细胞旋转产生的影响较小^[4]。这种运动在大粒度浮游植物细胞中会产生较大的“包裹效应”。如果旋转速度过低 (< 0.1 Hz), 细胞类囊体捕捉到的光能不会产生实质性的变化, 但是在具鞭细胞游动的过程中, 如果其旋转速率在 1 Hz 的情况下, 细胞体内的光流密度即可产生实质性的变化^[37,38]。关于

小粒度细胞由于扰动或大粒度的具鞭细胞在游动过程中产生的旋转运动导致的“包裹效应”致使细胞类囊体接受光子的概率发生改变这一论点尚须更多的实践验证。

1.3 呼吸作用速率与细胞粒度之间的关系

许多研究表明, 原生动物和哺乳动物的呼吸作用速率与个体粒度之间存在 $R = aM^b$ 的关系, 其中 R 为个体的呼吸作用速率, a , b 为常数, M 为个体的粒度^[39,40]。早期的研究认为呼吸作用速率符合 Allometric 定律, 其指数 b 的值趋向于等于 0.67, 这反映了呼吸速率是比表面积的函数, 这种关系被称为“表面积规则” (Surface Law)^[11], 但随着研究的深入, 越来越多的事实证明 b 值为 0.75 更加接近实际情况, 目前, 这一点已基本达成共识。但是对于浮游植物呼吸作用速率与细胞粒度之间的关系却一直众说纷纭。Laws^[41]利用 Eppley 和 Sloan^[23]计算得到的浮游植物细胞体积, 得出 b 值为 0.69, 这种结果似乎证明, 浮游植物呼吸作用速率与细胞粒度之间的关系符合“表面积规则”; Banse^[31]利用同一套数据, 但是将细胞体积换成细胞中的 C 含量, 得到的 b 值为 0.9; Eppley 用同样的数据计算得到的 b 值为 0.93; Blasco 等^[42]测量了 6 种海洋硅藻 ($77 \times 10^5 \sim 62 \times 10^5 \mu\text{m}^3/\text{cell}$) 呼吸过程中的电子传输活动, 认为以 C 计算的呼吸速率指数显著大于 0.75; Langdon^[43]也认为呼吸作用速率与细胞中 C 之间的关系指数应该接近于 1.0, 但是, 由于他们计算时所用的数据太少, 不足以说明问题。Tang 和 Peters^[44]总结了前人粒度和呼吸速率数据, 得出 $R = 0.03 \times c(C)^{0.93}$ 及 $R = 0.0061 \times V^{0.88}$ 的关系, 其中 $c(C)$ 为细胞中 C 元素的浓度, 这些研究结果似乎又说明呼吸作用速率与细胞粒度呈线性相关的关系。还有些学者认为浮游植物的呼吸速率与细胞粒度仅有微弱的相关性或者没有相关性^[11], 例如 Falkowski 和 Owens^[45]研究了 6 种海洋浮游植物 ($10 \sim 1000 \text{ pg}/\text{cell}$) 粒度与呼吸速率的关系, 发现二者之间没有相关性。

1.4 浮游植物细胞粒度与细胞中的物质含量之间的关系

Mullin 等^[46]最先研究了细胞中 C 含量与细胞体积之间的关系, 发现 $\lg c(C) = 0.76 \lg V - 0.29$, 其中 $c(C)$ 为细胞中的碳元素浓度, V 为细胞体积; 而 Strathmann^[47]认为 Mullin 等计算的细胞体积没有将液泡体积去除, 而有些浮游植物如硅藻细胞中具有较大的液泡, 将液泡体积估算在内, 会降低细胞中的碳含量, 所以细胞中碳含量与体积之间的关系应该为 $\lg c(C) = 0.712 \lg V - 0.314$; Verity 等^[48]对海洋中的非硅

藻类 Nano 级浮游植物细胞中的 C 和 N 进行了分析,发现小粒度细胞比大粒度细胞含有更多的 C 和 N,细胞中 C 和 N 与体积的关系分别为 $\lg c(C) = 0.863 \times \lg V - 0.363$, $\lg c(N) = 0.837 \times \lg V - 1.084$, (其中 $c(C)$ 、 $c(N)$ 分别为细胞中 C、N 元素的浓度); Montagnes 等^[49]测量更多的细胞内含物(如 C、N、蛋白质、叶绿素 a 等)与体积之间的关系,发现细胞内含物随体积的增大而增加,其中 $c(C) = 0.109 \times V^{0.991}$, $c(N) = 0.0172 \times V^{1.023}$, $c(P) = 0.0428 \times V^{1.058}$, $c(Chla) = 0.00429 \times V^{0.917}$, (其中 $c(C)$ 、 $c(N)$ 、 $c(P)$ 、 $c(chla)$ 分别为 C、N、蛋白质和叶绿素 a 的浓度, V 为细胞体积),可以看出细胞内含物与体积呈近似线性增加的关系;这与 Verity 等^[51]的结果基本一致; Popp 等^[50]利用 C 同位素测量了细胞中 C 含量

与细胞体积之间的关系,认为细胞中的 C 是细胞比面积的函数,同时,细胞的形状也会影响细胞的中 C 含量,这是因为细胞形状会影响细胞的比表面积,体积相同但比表面积大的细胞具有较大的 C 同位素含量。

1.5 浮游植物的细胞粒度与其沉降速率和运动能力之间的关系

细胞半径的增加会导致无运动能力细胞的沉降速率增加,同时减少了因运动而引起的单位体积的能量消耗率(表 1)。细胞半径的增加,同时也降低了溶解性物质的输入和输出能力,因此为了弥补这个不足,细胞的外围出现了相对较厚的扩散膜和相对较小的脂膜以及运输载体、酶或溶解物流(表 1)。

表 1 球形浮游植物细胞粒度的变化对其物理及物理化学性质的影响(假定单位体积内的细胞内涵物与细胞粒度无关)

性能	半径增加 10 倍后的效应	参考文献
沉降速率	速率增加 10 倍(直接正比于半径)	[4]
鞭毛在给定运动速率下的最低能耗	以细胞体积计,用于运动的最低能耗减少到原来的 1/10(直接正比于半径)	[4]
平均叶绿素 a 的种间吸收常数(数值越低表明协同效应越强,细胞内的自蔽越强)	与细胞体积的增加无线性减小的关系	[4]
细胞内紫外线屏蔽物质的平均吸收常数(数值越低表明协同效应越强,细胞内的自蔽越强)	与细胞体积的增加无线性减小关系	[30]
细胞边缘扩散膜的厚度,(限制细胞表面与周围水体的溶液流动)	半径小于 50 μm 的细胞,扩散膜的厚度增加 10 倍;大于 50 μm 的细胞,细胞扩散膜的厚度增加略小。	[51]
单位体积内用于溶液流动的膜面积	单位体积膜面积减小到原来的 1/10	[4]

1.6 浮游植物细胞粒度与其在生态系中的功能之间的关系

藻类粒度除了影响藻类的物理、化学性质外,还影响其在生态系中与其他生物之间的关系,如直径小于 1 μm 的蓝藻,不容易被捕食者捕食,而且也不易被真核寄生者作为宿主,因为它们可以被利用的资源太少,不足以使寄生者完成整个生命循环^[4],因此浮游植物的粒度会影响能量在生态系中的传递,这主要通过鱼类对不同粒度的浮游植物的捕食来表现。Ray 等^[52]研究了生态系中能量流动和浮游植物粒度之间的关系,认为在中等营养盐条件下,鱼类的最大产量(F)浮游植物的体积(V)之间存在 $F \propto V^{3.12}$,而在贫营养和富营养条件下分别为 $F \propto V^{1.48}$, $F \propto V^{5.25}$ 。

个体的粒度大小还可以影响个体对资源的储存。如果将储存率为在无外来补给的情况下依靠自身

的储备使生物量增加 1 倍的能力,大粒度的个体较小粒度的个体有较大的储存能力^[4]。然而 Raven 和 Kübler^[4]认为水生生物可以储存过剩的 N 和 P,这种特性使下至浮游植物上至高等植物的生长速率保持在相对最大的水平。

此外,浮游植物的粒度大小还影响种群在生态系中的竞争能力。通常认为,小粒度细胞在营养盐竞争中具有优势^[53]。这是因为,同大粒度的细胞相比,小粒度细胞具有更高的营养盐吸收速率^[54]和生长速率,而且营养盐更容易通过分子扩散运输到细胞体内^[55];但是也有人认为大细胞比小细胞在 PO_4^{3-} 的吸收中更具竞争优势^[56,57], Grover 对不同形状的细胞的竞争能力进行了研究,结果表明对于球形的细胞,小粒度的细胞比大粒度的细胞更具竞争优势,而对于细长型的细胞,大粒度的细胞比小粒度的细胞更具竞争

优势^[57]。

2 影响浮游植物粒度的因素

影响浮游植物粒度的因素是多方面的,其中藻类自身的特性、营养盐水平、温度、光照强度等是影响粒度的主要因素。

2.1 浮游植物自身的生命周期对粒度的影响

海洋浮游植物细胞粒径在不同生命时期是不尽相同的^[21,28,58]。Thompson 等^[19]的研究表明,硅藻通过两种方式增加自身的体积,一是通过有性生殖增加细胞内壳的宽度,二是通过增加细胞外围带状包裹物的厚度增加了贯壳轴的长度,这个结论证实了 Joint 等人^[59]测得的中肋骨条藻的结果,即在赤潮发生的初始阶段,硅藻贯壳轴长度增加了 50%;Nobuaki 等^[28]认为等鞭金藻(*Isochrysis galbana*)的粒径在黎明时最小,而在黄昏时最大,在 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光照下,其最小粒径和最大粒径的波动率有 21.2%;Costello 和 Chisholm^[21]在计算海链藻 *Thalassiosira weissflogii* 粒度时发现,该藻在生长周期的初期,细胞平均体积为 800 μm^3 ,随着细胞的生长,其细胞平均体积逐渐增大,到第 5 天时,体积达到 2 800 μm^3 ,这是由于体系中出现了复大孢子的原因。

2.2 环境因素对浮游植物粒度的影响

浮游植物细胞粒径不仅在不同生命时期表现出一定的差异,而更重要的是,营养盐水平等化学环境,污染物浓度等水质环境条件,以及光照等气象条件等都在相当大程度上影响浮游植物粒径大小。小粒径浮游植物更适应低营养盐环境,而高营养盐环境更能满足大粒径浮游植物生长^[60]。Semina 总结了前苏联关于太平洋浮游植物粒度的数据,认为在实际海域,影响浮游植物粒度的主要因素为:(1) 水体中磷酸盐的浓度;(2) 水体的密度跃层的变化斜率;(3) 水体垂直迁移的速率^[61]。而 Parsons 和 Takahashi^[62]在详细研究了各海域浮游植物的粒度状况后认为,海洋中浮游植物的粒度主要受以下因素控制:(1) NO_3-N 或 NH_4-N 向浮游植物细胞的输入速率;(2) 水体的消光系数;(3) 水体中混合层的厚度;(4) 光密度;(5) 浮游植物的沉降速率;(6) 水体中上升流的迁移速率。其中营养盐是影响浮游植物粒度的重要因素,在高温、高营养盐海域,大粒度浮游植物将成为主要的初级生产力的贡献者,这个结论可以合理的解释下列两种生态学现象:(1) Nano 级浮游植物被认为是海洋中最主要的初级生产者,而 net 级浮游植物对初级生产力的贡献远远小于 Nano 级浮游植物;(2) 在富营养化的湖泊

经常出现 Net 级浮游植物的丰度增加的现象。

此外,光照条件在很大程度上可以影响浮游植物细胞粒径,如 UV-B 可使浮游植物 (*Emiliania huxleyi*) 粒径增大^[63];光照强度不同也会影响浮游植物的粒度,许多研究表明,细胞体积随着光照强度的增加而增加^[43,64],例如等鞭金藻 (*I. galbana*) 在光照强度为 500 $\mu\text{mol}/(\text{m} \cdot \text{s})$ 时体积比 75 $\mu\text{mol photons}/(\text{m} \cdot \text{s})$ 时增大了 33.3%。浮游植物的种类不同,粒度随温度的变化也不尽相同,例如对于海链藻 (*T. pseudonana*) 而言,在光照和硝酸盐充足的情况下,温度对细胞平均粒径也有影响,10℃ 时细胞体积最小,而 25℃ 时体积最大;而有些硅藻的体积却随着温度的升高而减小^[65]。

2.3 化学污染物对浮游植物粒度的影响

石油烃、重金属等化学污染物对浮游植物粒径可产生重要影响,Tukai 和 Bohdanowicz^[66]认为细胞生长速率的降低与细胞粒度增大有良好的相关性,石油烃使细胞形态发生改变,细胞形态的改变与浮游植物种类有关,细胞在石油烃水溶性组分存在下粒度增大,这是因为子代细胞形成后不能有效地与母代细胞分裂,从而导致细胞平均粒径增大,生长速率降低。实际上,最新的研究表明,在一定条件下浮游植物细胞密度 (N) 与其体积 (M) 呈负相关,遵守 $N \propto M^{-3/4}$ 关系^[67,68],由此可以推断在一定条件下伴随浮游植物细胞密度的减小,可能导致细胞粒径的增加。同样,由于毒性效应,如抑制光合作用、改变代谢过程和减少细胞色素等,重金属污染物不仅可以影响浮游植物粒径,而且可以导致细胞形状畸变^[69,70]。Mason^[71]等对无机 Hg 及甲基汞在浮游植物中的富集情况做了详细的研究,结果表明 $\frac{c(\text{Hg}_a)}{c(\text{Hg}_w)} = \frac{D_{dw} \times U \times 3}{R \times \rho \times \mu \times 1\,000}$,其中 $c(\text{Hg}_a)$ 和 $c(\text{Hg}_w)$ 分布为 Hg 在浮游植物和水项中的浓度, D_{dw} 为在特定的 pH 和盐度条件下 Hg 的总 K_{ow} 值, U 为浮游植物表面吸收速率常数, R 为浮游植物的细胞半径, ρ 为平均细胞密度, μ 为浮游植物的生长速率常数,这个方程表明 Hg 在浮游植物中的富集会对浮游植物的细胞粒度造成影响。

3 小结

由以上的论述可以看出,浮游植物的细胞粒度对生长速率、光合作用速率、呼吸作用、细胞中的物质含量、细胞的运动能力以及浮游植物在生态系中的地位有诸多影响;而影响浮游植物粒度的因素除环境因素外,还有浮游植物本身的生命周期及化学污染物等诸多因素。因此,研究浮游植物的粒度变化对于描述海洋浮游植物生物、化学过程,深入揭示海洋浮游植物

群落结构与功能, 定量分析海洋生态系中物质和能量流动, 以及有关生物、化学过程的作用机理, 预测化学污染物对浮游植物群落结构的影响等都具有重要的科学意义。随着我国近海海域富营养化程度的不断加剧, 以及石油烃、重金属等化学污染物浓度的增加, 我们面临着有害赤潮频发和经济类海洋生物数量不断减少等重大海洋生态环境问题, 揭示海洋污染环境对海洋浮游植物粒径影响, 以及相关生物、化学过程的粒径效应等已成为海洋生态环境研究的当务之急。

参考文献:

- [1] Pirie N W. On being the right size [J]. **Annu Rev Microbiol**, 1973, 27: 119–132.
- [2] May R M. How many species are there on earth? [J]. **Science**, 1989, 241: 1 441–1 449.
- [3] Banse K. Cell volume, maximum growth rates of unicellular algae and ciliates and the role of ciliates in the marine pelagic [J]. **Limnol Oceanogr**, 1982, 27: 1 059–1 071.
- [4] Raven J A, Kübler J E. New light on the scaling of metabolic rate with the size of algae [J]. **J Phycol**, 2002, 38: 11–16.
- [5] Sheldon R W, Parsons T R. A continuous size spectrum for particulate matter in the sea [J]. **J Fish Res Board Can**, 1967, 24: 909–915.
- [6] Sheldon R W, Prakash A, Surcliffe W H Jr. The size distribution of particles in the oceans [J]. **Limnol oceanogr**, 1972, 17: 327–340.
- [7] Kerr S R. Theory of size distribution in ecological communities [J]. **J Fish Res Board Can**, 1974, 31: 1 859–1 862.
- [8] Andre M, David A. Small Critters – Big Effects [J]. **Science**, 2002, 296 (5575): 1980–1982.
- [9] Bertalanffy L V. Basic concepts in quantitative biology of metabolism [J]. **Helgol Wiss Meeresunters**, 1964, 9: 5–38.
- [10] Finkel Z V, Irwin A J. Modeling size – dependent photosynthesis light absorption and the allometric rule [J]. **J Theor Biol**, 2000, 204: 361–369.
- [11] William M L Jr. Further evidence for anomalous size scaling of respiration in phytoplankton [J]. **J Phycol**, 1989, 25: 395–397.
- [12] Kleiber M. Body and size and metabolism [J]. **Hilgardia**, 1932, 6: 315–353.
- [13] Tang E P Y. The allometry of algal growth rate [J]. **Journal of Plankton Research**, 1995, 17 (16): 1 325–1 335.
- [14] Chan A. Comparative physiological study of marine diatoms and dinoflagellates in relation to irradiance and cell size. II. Relationship between photosynthesis, growth and carbon/chlorophyll a ratio [J]. **J Phycol**, 1980, 16: 428–432.
- [15] Schmidt-Nielsen K. Energy metabolism, body size, and problems of scaling [J]. **Fed Proc Fed Am Soc Exp Biol**, 1970, 29: 1 524–1 532.
- [16] Dupuy C, Vaquer A, Lam-Hoai T, et al. Feeding rate of the oyster *Crassostrea gigas* in a natural planktonic community of the Mediterranean Thau Lagoon [J]. **Mar Ecol Progr Ser**, 2000, 205: 171–184.
- [17] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology [J]. **Science**, 1997, 276: 122.
- [18] Beuchat C. Allometric scaling laws in biology [J]. **Science**, 1997, 278: 371.
- [19] Thompson P A, Harrison P J, Parslow J S. Influence of irradiance on cell volume and carbon quota for ten species of marine phytoplankton [J]. **J Phycol**, 1991, 27: 351–360.
- [20] Sommer U. Maximal growth rates of Antarctic phytoplankton: only weak dependence on cell size [J]. **Limnol Oceanogr**, 1989, 34 (6): 1 109–1 112.
- [21] Costello J C, Chisholm S W. The influence of cell size on the growth rate of *Thalassiosira weissflogii*. [J]. **J Plankton Res**, 1981, 3 (3): 415–420.
- [22] Finkel Z V. Light absorption and size scaling of light – limited metabolism in marine diatoms [J]. **Limnol Oceanogr**, 2001, 46 (1): 86–94.
- [23] Eppley R W, Sloan P R. Growth rates of marine phytoplankton: correlation with light absorption by cell chlorophyll a [J]. **Physiol Plant**, 1966, 19: 47–59.
- [24] Schlesinger D A, Molot L A, Shuter B J. specific growth rates of freshwater algae in relation to cell size and light intensity [J]. **Can J fish Aquat Sci**, 1981, 38: 1 052–1 058.
- [25] Mizuno M. Influence of cell volume on the growth and size reduction of marine and estuarine diatoms [J]. **J Phycol**, 1991, 27: 473–478.
- [26] Chan A. Comparative physiological study of marine diatoms and dinoflagellates in relation to irradiance and cell size. I. Growth under continuous light [J]. **J Phycol**, 1978, 14: 396–402.
- [27] Taguchi S. Relationship between photosynthesis and cell size of marine diatoms [J]. **J Phycol**, 1976, 12: 185–189.
- [28] Nobuaki O, Yuki I, Satoru T. Diel patterns in light absorption and absorption efficiency factors of *Isochrysis Galbana* (prymnesiophyceae) [J]. **J Phycol**, 2002, 38: 730–737.
- [29] Augustí S. Light environment within dense algal populations: cell size influences on self – shading [J]. **Journal of Plankton Research**, 1991, 13 (4): 863–871.
- [30] Garcia – Pichel F. A model for internal self – shading in planktonic organisms and its implications for the usefulness of ultraviolet sunscreens [J]. **Limnol Oceanogr**, 1994, 39: 1 704–1 717.
- [31] Banse K. Rates of growth, respiration and photosynthesis of unicellular algae as related to cell size – a review [J]. **J**

- Phycol**, 1976, 12: 135 – 140.
- [32] Duarte C M, Sand – Jensen K, Nielsen S L, et al. Comparative functional plant ecology: rationale and perspectives [J]. **Trends Ecol Evol**, 1995, 10: 418 – 421.
- [33] Graham L E, Wilcox L W. *Algae* [M]. Prentice Hall: Upper Saddle River, 2000. 720.
- [34] Beach K S, Smith C M, Michael T, et al. Photosynthesis in reproductive unicells of *Ulva fasciata* and *Enteromorpha flexuosa*: implications for ecological success [J]. **Mar Ecol Progr Ser**, 1995, 125: 229 – 237.
- [35] Dring M J. Chromatic adaptation of photosynthesis in benthic marine algae: an examination of its ecological significance using a theoretical model [J]. **Limnol Oceanogr**, 1981, 26: 271 – 284.
- [36] Mitchell J G. The influence of cell size on marine bacterial mobility and energetics [J]. **Microb Ecol**, 1991, 22: 227 – 238.
- [37] Terry K I. Photosynthesis in modulated light: quantitative dependence of photosynthetic enhancement on flashing rate [J]. **Biolechnol Bioeng**, 1986, 28: 988 – 995.
- [38] Karp – Boss L, Jumars P A. Motion of diatom chains in steady shear flow [J]. **Limnol Oceanogr**, 1998, 43: 1767 – 1773.
- [39] Kleiber M. Body size and metabolic rate [J]. **Physiol Rev**, 1947, 27: 511 – 541.
- [40] Robinson W R, Peters R H, Zimmermann J. The effects of body size and temperature on metabolic rate of organisms [J]. **Can J Zool**, 1983, 61: 281 – 288.
- [41] Laws E A. The importance of respiration losses in controlling the size distribution of marine phytoplankton [J]. **Ecology**, 1975, 56: 419 – 426.
- [42] Blasco D, Packard T T, Garfield P C. Size dependence of growth rate, respiratory electron transportation system activity, and chemical composition in marine diatoms in the laboratory [J]. **J Phycol**, 1982, 18: 58 – 63.
- [43] Langdon C. On the causes of interspecific differences in the growth – irradiance relationship of three marine phytoplankton species: *Skeletonema costatum*, *Olisthodiscus luteus*, and *Gonyaulax tamarensis* [J]. **J Plankton Res**, 1987, 9: 459 – 482.
- [44] Tang E P Y, Peters R H. The allometry of algal respiration [J]. **Journal of Plankton Research**, 1995, 17 (2): 303 – 315.
- [45] Falkowski P G, Owens T G. Effects of light intensity on photosynthesis and dark respiration in six species of marine phytoplankton [J]. **Mar Biol (Berl)**, 1978, 45: 289 – 295.
- [46] Mullin M M, Sloan P R, Eppley R W. Relationship between carbon content, cell volume, and area in phytoplankton [J]. **Limnol Oceanogr**, 1966, 11: 307 – 311.
- [47] Strathmann R R. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume [J]. **Limnol Oceanogr**, 1967, 12: 411 – 418.
- [48] Verity P G, Robertson C Y, Tronzo C R, et al. Relationships between cell volume and the carbon and nitrogen content of marine photosynthetic nanoplankton [J]. **Limnol Oceanogr**, 1992, 37 (7): 1434 – 1446.
- [49] Montagnes D J S, Berges J A, Harrison P J, et al. Estimating carbon, nitrogen, protein, and chlorophyll a from volume in marine phytoplankton [J]. **Limnol Oceanogr**, 1994, 39 (5): 1044 – 1060.
- [50] Popp B N, Laws E A, Bidigare R R, et al. Effect of phytoplankton cell geometry on carbon isotopic fractionation [J]. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, 1998, 62 (1): 69 – 77.
- [51] Ploug H, Stolte W, Epping E H, et al. Diffusive boundary layers, photosynthesis, and respiration of the colony – forming plankton alga, *Phaeocystis* sp [J]. **Limnol Oceanogr**, 1999, 44: 1949 – 1958.
- [52] Ray S, Berec L, Straskraba M, et al. Optimization of energy and implications of body sizes of phytoplankton and zooplankton in an aquatic ecosystem model [J]. **Ecological Modelling**, 2001, 140: 219 – 234.
- [53] Smith R E H, Kalff J. Competition for phosphorus among co – occurring freshwater phytoplankton [J]. **Limnol Oceanogr**, 1983, 28: 448 – 468.
- [54] Smith R E H, Kalff J. Size – dependent phosphorus uptake kinetics and cell quota in phytoplankton [J]. **J Phycol**, 1982, 18: 275 – 284.
- [55] Gavis J. Munk and Riley revisited: Nutrient diffusion transport and rates of phytoplankton growth [J]. **J Mar Res**, 1976, 34: 161 – 179.
- [56] Sommer U. Nutrient competition between phytoplankton species in multispecies chemostat experiments [J]. **Arch Hydrobiol**, 1983, 96: 399 – 416.
- [57] Grover J P. Influence of cell shape and size on algal competitive ability [J]. **J Phycol**, 1989, 25: 402 – 405.
- [58] Belt S T, Massé G, Allard W G, et al. Effects of auxosporeulation on distributions of C₂₅ and C₃₀ isoprenoid alkenes in *Rhizosolenia setigera* [J]. **Phytochemistry**, 2002, 59: 141 – 149.
- [59] Joint I R, Pomroy A J, Robinson G A. Morphological changes in *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae) during a spring bloom in a marine ecosystem enclosure [J]. **Br Phycol J**, 1987, 22: 119 – 134.
- [60] Hein M, Riemann B. Nutrient limitation of phytoplankton biomass or growth rate: an experimental approach using marine enclosures [J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 1995, 188: 167 – 180.

(下转第 72 页)



- [10] Ko J H, Kim J Y, Lee S H. Molecular cloning and characterization of a cDNA encoding calt - mation from *Dunaliella salina* [J]. **Plant Cell Physiol**, 1999, 40(4): 457 - 461.
- [11] Long J F, Wang S Y, Nelson N. Cloning and nucleotide sequence analysis of genes coding for the major chlorophyll-binding protein of the moss *Phacomitrella patens* and the halotolerant alga *Dunaliella salina* [J]. **Gene**, 1989, 76: 299 - 312.
- [12] 周冀明, 詹萍. 盐藻 3-磷酸甘油脱氢酶基因克隆[J]. 四川大学学报(自科版), 1997, 34(1): 106 - 110.
- [13] 谈峥, 杨志勇. 盐生盐藻肌动蛋白基因及其 5' 上游片段的克隆[J]. 上海交通大学学报, 2001, 35 (7): 1057 - 1061.
- [14] 张晓宁, 张亚兰, 万由衷, 等. 盐胁迫下盐藻特异表达基因片段的克隆[J]. 复旦学报(自然科学版), 2001, 40(5): 500 - 503.
- [15] Zhang X N, Qu Z C, Wan Y Z, et al. Application of suppression subtractive hybridization (SSH) to cloning differentially expressed cDNA in *Dunaliella salina* (chlorophyte) under hyperosmotic shock [J]. **Plant. Mol Rep**, 2002, 20: 49 - 57.
- [16] 张晓宁, 陈火英, 王昊, 等. NaCl 诱导表达的盐藻果糖-1, 6-二磷酸醛缩酶基因克隆及原核表达[J]. 复旦学报(自然科学版), 2002, 41(5): 593 - 595.
- [17] 张晓宁, 王昊, 陈火英. 盐藻启动子活性片段的克隆及序列分析[J]. 复旦学报(自然科学版), 2002, 41(2): 227 - 229.
- [18] Fisher M, Gokhman I, Pick U, Jamir A. A salt-resistant plasma membrane carbonic anhydrase is induced by salt in *Dunaliella salina* [J]. **J Bio Chem**, 1996, 271: 17718 - 17723.
- [19] Fisher M, Gokhman I, Pick U, Jamir A. A structurally novel transferring-like protein accumulates in the plasma membrane of the unicellular green alga *Dunaliella salina* grown in high salinities [J]. **J Biol Chem**, 1997, 272: 1565 - 1570.
- [20] 耿德贵, 王义琴, 李文彬, 等. GUS 基因在杜氏盐藻细胞中的瞬间表达[J]. 高技术通讯, 2002, 12(2): 35 - 39.

(本文编辑:张培新)

(上接第 59 页)

- [61] Semina H J. The size of phytoplankton cells in the Pacific Ocean [J]. **Int Rev Gesamten Hydrobiol**, 1972, 57: 177 - 205.
- [62] Parsons T R, Takahashi M. Environmental control of phytoplankton cell size [J]. **Limnology and Oceanography**, 1973, 18 (4): 511 - 515.
- [63] Garde K, Cailliau C. The impact of UV-B radiation and different PAR intensities on growth, uptake of ^{14}C , excretion of DOC, cell volume, and pigmentation in the marine prymnesiophyte, *Emiliania huxleyi* [J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 2000, 247: 99 - 112.
- [64] Beardall J, Morris I. The concept of light intensity adaptation in marine phytoplankton: some experiments with *Phaeodactylum tricornutum* [J]. **Mar Biol (Berl)**, 1976, 37: 377 - 387.
- [65] Montagnes D J S, Franklin D J. Effect of temperature on diatom volume, growth rate, and carbon and nitrogen content: Reconsidering some paradigms[J]. **Limnol Oceanogr**, 2001, 46 (8): 2008 - 2018.
- [66] Tukai Z, Bohdanowicz J. Diesel-fuel-oil induced morphological changes in some *Scenedesmus* species (Chlorococcales) [J]. **Arch Hydrobiol (Suppl)**, 1995, 108 (77): 83 - 94.
- [67] Andrea B, James H B. Oceans under the microscope[J]. **Nature**, 2002, 419: 128 - 129.
- [68] Li W K W. Macroecological patterns of phytoplankton in the northwestern North Atlantic Ocean [J]. **Nature**, 2002, 419: 154 - 157.
- [69] Herbert E A, Carol B, Thomas D B. An algal assay method for determination of copper complexation capacities of natural waters [J]. **Bull Environ Contam Toxicol**, 1983, 30: 448 - 455.
- [70] Kaladharan P. Inhibition of primary production as induced by heavy metal ions on phytoplankton population of Cochin [J]. **Indian J Fish**, 1990, 37 (1): 51 - 54.
- [71] Mason R P, Reinfelder J R, Morel F M M. Uptake, toxicity, and trophic transfer of mercury in a coastal diatom [J]. **Environmental Science and Technology**, 1996, 30 (6): 1835 - 1845.

(本文编辑:张培新)