海洋浮游生物氮吸收动力学 及其粒级特征*

焦念志

(中国科学院海洋研究所,青岛 266071)

提要 于1991 年秋—1992 年夏在中国科学院生态网络站之一的胶州湾进行 4 个季节 的 现场实验,运用 "N 同位素示踪方法研究胶州湾浮游生物群落对两种主要氮源铵态氮 (NH‡--N) 和硝态氮 (NO;-N) 的吸收动力学及其粒级特征。研究初步阐明自然浮游生物群落在不 同季节、对不同氮源的吸收特性和受控机制,首次在群落水平上给出不同粒级浮游生物氮吸收 特征的定量描述,从而为新生产力研究、生态系能流分配和生源要素生物地化循环研究提供重要参数。

关键词 浮游生物 氮 吸收动力学 粒级

海洋浮游生物营养吸收动力学的研究目的主要在于获得浮游生物对营养盐吸收方面 的有关参数,并通过这些参数对浮游生物的生态习性和特点作出推断和阐释,从而了解它 们在生态系中的作用和功能。氮是海洋环境中最为重要的营养元素,也常常是初级生产 力的限制因素,因而,氮吸收动力学研究得也最多(Eppley et al., 1969, Laws et al., 1985; Garside et al., 1991)。 但以往的工作大都局限于室内纯种培养,所获取的参数 很难直接应用于野外生态研究。随着新生产力(new production)被作为了解海洋对大 气二氧化碳吸收、进而对全球气候调节的指标而纳入 JGOFS(全球海洋通量联合研究)等 重大国际计划,并在全球海洋范围内展开研究(SCOR, 1990),氮吸收测定作为实测新生 产力的唯一手段而再次成为生物海洋学家的研究热点。而且,研究对象正由种群水平转向 群落水平、研究场所也由室内转向现场,以期获得更真实、更可靠的实验结果。在国内,由 于受到测试手段和实验条件的限制,尚未有这方面的研究报道。尽快开展这方面的研究, 对于促进我国 JGOFS 计划的顺利实施、正确估计海区新生产力和生源要素的生物循环 等都具有重要意义。本文为胶州湾浮游生物氮吸收动力学及其粒级特征的研究报告。

材料方法

于 1991 年 11 月, 1992 年 2 月、5 月、8 月(分别代表秋、冬、春、夏 4 个季节) 在胶州 湾中心采表层 0.5m 水样进行现场培养实验。NH⁺-N示踪剂是丰度为 95.26%的(¹⁵NH₄)₂ SO₄; NO₃⁻-N 示踪剂是丰度为 95.44% 的 (Na¹⁵NO₃)。示踪梯度为0.05,0.1,0.5,1.0,2.0,

^{*} 国家自然科学基金资助项目,3920002 号。焦念志,男,出生于 1962 年 12 月,博士后、副研究员。 李超伦、吉鹏同志协助现场采样和样品处理工作,道志谢忱。 收稿日期: 1993 年 10 月 4 日,接受日期: 1994 年 10 月 11 日。

5.0,10.0μmol/L。水样采上后先经孔径为 200μm 的筛绢过滤以除去较大型浮游生物的明显干扰 (Owens et al., 1986;Probyn et al., 1990),然后分装于 5L 的无色玻璃瓶中,加 入示踪剂后于甲板上流水控温模拟现场条件培养 4—6h。 光动力学实验的示 踪 剂 量 为 1μmol/L,用中性布袋调节透光率为水面光强的 0%,5%,15%,30%,50%,100%,培养 方法同上。所有实验均设两个平行样。

粒级区分在培养完毕后进行。按国际通用标准划分为网采浮游生物(Netplankton, 20-200μm;下简记为 Net-)、纳微型浮游生物(Nanoplankton, 2-20μm;下简记为 Nano-)和皮微型浮游生物(Picoplankton, <2μm;下简记为 Pico-)3个粒级。从培养水样中取3个分样,每份500-1000ml,其一直接用 Whatman GF/F 玻璃纤维滤膜(500℃下灼烧5h,下同)在不高于 0.03MPa 的负压下抽滤;另2份水样分别用 20μm 筛 绢和 2μm 的 Nuclepore 滤膜预过滤,然后再将其滤液过滤于 GF/F 膜上用于分析,这样即获得了 <200μm, <20μm 和 <2μm 的3个样品的数据,最后经差减求得 Net-、Nano-和 Pico-3个粒级的数据。

¹⁵N 丰度按焦念志等(1993)的方法用 ST-IMS-88 型离子质谱仪测得,颗粒有机氮、NH⁺-N 浓度同时由同位素稀释法测得。 NO₅-N 浓度按 Parsons 等(1984)的方法由 Technicon AA-II 自动分析仪测得。

NO3-N 吸收率按 Grunseich 等(1980)的公式计算; NH⁺-N 吸收率按 Laws(1985) 修正的 Blackburn-Caperon 模型计算。

营养吸收动力学参数按 Michaelis-Menten 方程的 Woolf 线性式求得 (Dowd et al., 1965)。

文中所用符号定义如下: K_{\bullet} 为氮吸收半饱和常数 (µmol/L), $K_{\bullet,NH_{\bullet}^{+}}$ 和 $K_{\bullet,NO_{3}^{-}}$ 分 别为 NH⁺-N 和 NO⁻₃-N 的吸收半饱和常数 (µmol/L); V 为氮营养 盐 的 比 吸 收 率 (h⁻¹), $V_{NH_{\bullet}^{+}}$ 和 $V_{NO_{3}^{-}}$ 分别为 NH⁺-N 和 NO⁻₃-N 的比吸收率 (h^{-1}); V_{m} 为氮理论最 大比吸收率 (h^{-1}), $V_{m,NH_{\bullet}^{+}}$ 和 $V_{m,NO_{3}^{-}}$ 分别为 NH⁺-N 和 NO⁻₃-N 的理论最大比吸收 率 (h^{-1}); $S_{NH_{\bullet}^{+}}$ 和 $S_{NO_{3}^{-}}$ 分别为海水 NH⁺-N 和 NO⁻₃-N 浓度 (µmol/L); K_{I} 为 氮吸 收的光动力学半饱和常数 ($\% I_{0}$), I_{0} 为现场水面光照强度 [µE/(m² · s)]; PON 为颗 粒有机氮含量 (µmol/L)。

2 结果与讨论

2.1 NH⁺₇-N 吸收动力学 1991 年秋季—1992 年夏季 4 个季节的 NH⁺₇-N 吸收动力 学曲线如图 1 所示,相应的吸收动力学参数见表 1。

从浮游生物自然群落总的情况(即不分粒级)¹⁰来看, V_m 的季节变化顺序为:夏季> 秋季>春季>冬季,而 K_a 的季节变化顺序为:秋季<夏季<春季<冬季。 V_m 反映了细胞营养水平和环境限制程度(Rhee, 1980; Gatham et al., 1981),细胞营养水平越低,环境限制程度越高,则 V_m 越大; K_a 的大小是种群在一定条件下对某种营养环境长期适应的结果,是相对恒定的参数(Perry et al., 1981), K_a 越小说明种群的适应能力越强。可见,不同季节浮游生物群落对 NH⁺₄-N 的吸收情况是不一样的,其中,夏、秋季效

¹⁾ 本文中"自然群落"指 200µm 以下, GF/F 滤膜以上的生物群体,下同。



图 1 胶州湾秋季(1991)(a)、冬季(1992)(b)、春季(1992)(c)和夏季(1992)(d) 浮游生物 NH⁺-N 吸收动力学曲线

Fig. 1 Ammonium uptake kinetic curves for size-fractionated microplankton assemblages in Jiaozhou Bay (1991-1992)

a. 冬季(1992), b. 春季(1992), c. 夏季(1992), d. 秋季(1991); ⊖ 代表自然群落, ● 代表Net-, ○ 代表 Nano-, ⊙ 代表Pico-。

表 1 胶州湾浮游生物 NH[‡]-N 吸收动力学参数

Tab. I Ammonium uptake kinetic parameters for size-fractionated microplankton assemblages in Jiaozhou Bay (1991-1992)

参数	类别	秋 季	冬季	春季	夏季
К.	自然群落 Net- Nano- Pico-	1.181	2.638 2.730 1.775 3.716	2.366 2.350 1.920 2.565	1.452 2.039 1.504 1.190
<i>V</i> <u>m</u>	自然群落 Net- Nano- Pico-	0.0156	0.0109 0.0117 0.0090 0.0123	0.0114 0.0149 0.0088 0.0113	0.0160 0.0187 0.0211 0.0114

率较高,而冬、春季效率较低。这种季节差异的原因是复杂的,最主要的因素包括:群落 结构、NH[‡]-N 可得性、温度、光照等理化因子的调节。 分粒级的实验结果揭示了 Net-, Nano- 和 Pico- 在不同环境条件下对 NH⁺-N吸 收特性的差异(图 1、表 1)。 在冬季,不同粒级间 V_m 的顺序为: Pico->Net-> Nano-; K, 的顺序为: Nano- < Net- < Pico-。 这意味着当 $S_{NH_{\star}^+}$ 较高时,将有利于 Net- 特别是 Pico- 的发展,而 $S_{NH_{\star}^+}$ 较低时则 Nano- 相对更占优势。 V_m/K_* 被认为 是比较不同种类或类群间竞争能力的有效指标 (Holm et al., 1981),这 里, V_m/K_* 在 不同粒级间的顺序为: Nano->Net->Pico-,表明,当 NH⁺-N 成为限制因子 时, Nano- 将在竞争中取胜。这种变化可由图 1b 看出。例如,Pico- 和 Nano- 的比较: 2 条吸收动力学曲线的交点相对应的 x 轴坐标为 3.52µmol/L,即,当 $S_{NH_{\star}^+} > 3.52µmol/L$ 时将有利于 Pico- 的发展,而当 $S^{NH_{\star}^+} < 3.52µmol/L$ 时 Pico- 的发展将受到 Nano- 的 抑制。

在春季,不同粒级 V_m 的排序为: Net->Pico->Nano-; K_s 的排序为: Nano-
<Net-<Pico-; 而 V_m/K_s 的排序为 Net->Pico->Nano-。显然,Net-在春季具
有明显的竞争优势,由此可推断,Net-类群在春季可得到大发展。事实也正是如此,春季是较大型单胞藻(主要是硅藻)相对繁盛的季节,这也是温带海区的普遍规律。

在夏季,不同粒级 V_m 的排序为: Nano- > Net- > Pico-; K_i 的排序为: Pico- < Nano- < Net-; 而 V_m/K_s 的排序为: Nano- > Pico- > Net-。可见 Nano- 具有明显 的竞争优势。此外,值得注意的是 NH⁺-N 浓度较高时,吸收率反而下降,这可能是因为 夏季温度高,造成 NH⁺ "中毒"而抑制了吸收。

纵观不同粒级浮游生物在不同季节 NH⁺-N 吸收动力学的特征参数,可以看出: 1) 不同粒级类群对 NH⁺-N 的吸收在冬季差别最小,在夏季差别最大。 作为最重要氮源的 NH⁺-N 的这种吸收特征,暗示着生物量上也将存在类似的粒级特征,同时也暗示着夏季 某些优势类群的优势可能比其他季节特别是冬季更为突出。2) K. 变化最大的是 Pico-, 变化最小的是 Nano-,这暗示着 Pico- 粒级的种类变化较大,而 Nano- 粒级中多为广 温种。3)通常认为,较小的细胞具有较小的半饱和常数,这是室内实验的普遍结论,但未 必适用于野外自然种群。本文结果表明,对于 Net- 和 Nano- 的比较而言,这个结论是 正确的,而对于颗粒最小的 Pico- 却不尽然。其原因就在于 Net-, Nano- 对 NH⁺-N 的吸收绝大部分是单胞藻所为;而 Pico- 对 NH⁺-N 的吸收有相当成份来自异养微生物 (Laws et al., 1985),它们的细胞氮含量要比单胞藻高得多,对氮营养盐的需求也相对 较高。这种生理需求的生态适应表现为,当 NH⁺-N 供给充足时,具有较高的 V_m (如冬 季);而当 S_{NH^+} 较低时,具有较低的 K. (如夏季)。

2.2 NO₃⁻-N 吸收动力学 1991年11月(秋季)胶州湾浮游生物自然种群(不分粒级) NO₃⁻-N 吸收动力学参数 $V_m = 0.0034h^{-1}$, $K_s = 0.76\mu mol/L_o$ 1992年2月(冬季)现场 实验中各粒级吸收率随 S_{NO_3} 的变化均不符合 Michaelis-Menten 方程, V 值近乎零(图 2b)。 室内实验表明,造成零吸收的主要原因在于温度太低(现场水温 0-2℃)。1992年 5月初(春季)的实验结果表明, Net-的 NO₃⁻-N 吸收随 S_{NO_3} 的变化符合 Michaelis-Menten 方程, $V_m = 0.00125h^{-1}$, $K_s = 3.578\mu mol/L$; 而 Nano-, Pico-对 NO₃⁻-N 的 吸收仍未显示出应有的动力学曲线(图 2b)。可见 Nano-, Pico-比 Net-更难吸收 NO₃⁻-N,春季的 NO₃⁻-N 吸收主要由 Net-承担。





a. 夏季(1992), b. 冬、春季(1992)。 ⊖, ⊖, ⊙ 分别代表夏季(a)或春季(b)的 Net-, Nano-和 Pico-; O 代表自然群落; ●, ⊕, ● 分别代表冬季(b)的 Net-, Nano-和 Pico-。

夏季 Net-, Nano-, Pico- 对 NO₃-N 的吸收都显示了良好的动力学曲线(图 2a), 自然群落的 $V_m = 0.003 \text{ 2h}^{-1}$, $K_\bullet = 2.423 \mu \text{mol}/L_\circ$ 不同粒级间 V_m 的 排 序 为 Net-(0.00758) > Nano- (0.002 84) > Pico- (0.00168); K_\bullet 排序为 Net- (0.480) < Nano-(2.670) < Pico- (4.395)。 显然, NO₃-N 的吸收主要 由 Net- 所 为, Nano- 次 之, Pico- 则仅占很小的比重。

纵观不同季节 NO₃⁻N 和 NH⁺-N 的吸收情况可见: 1) NO₃⁻N 的吸收比 NH⁺-N 吸收更受温度制约。在冬季,由于温度低,加之 NH⁺-N 浓度较高对 NO₃⁻-N 吸收有 抑制作用 (Jiao, 1993), NO₃⁻-N 的吸收速率很低。 2) 从自然群落 总 的 情况 来 看, $K_{,,NH^+_4} < K_{,,NO_3^-}$ (秋季除外),而 $V_{m,NH^+_4} > V_{m,NO_3^-}$ 。显然,浮游生物对 NH⁺-N 有明显 的偏好性,在任何季节对 NH⁺-N 的吸收都大于对 NO₃⁻-N 的吸收。 3) 不同粒级 间 $V_{m,NO_3^-}/V_{m,NH^+_4}$ 比值的排列顺序为 Net- > Nano- > Pico-。 可见, NO₃⁻-N 的吸收主 要来自 Net-,因而新生产力主要由较大型的浮游植物提供,微型藻类则更多地贡献于再 生生产力 (regenerated production),特别是 Pico-类群中的相当部分是浮游异养细菌, 它们很少吸收 NO₃⁻-N,而主要吸收还原态氮。

2.3 氮吸收光动力学 氮吸收光动力学实验于 1991 年秋季和 1992 年春季进行,其中 秋季未分级,春季分粒级。但 NO5-N 吸收在春季分粒级实验中,由于温度较低,没有得 到应有的光动力学曲线,又于 1992 年夏季单独进行 NO5-N 吸收光动力学实验。光动 力学参数见表 2。由表 2 可知: 1)光照对两种氮源的吸收都有促进作用,但 NO5-N 的 吸收对光照条件的要求要大大高于 NH⁺-N 的,这主要是进入细胞内的 NO5 必须还原 成 NH⁺ 才能被同化,还原过程在光限制条件下会受到阻碍 (Flynn, 1991), NO5 在细 胞内不能及时还原而积累,反过来又限制了 NO5-N的吸收。光照影响 NH⁺-N 吸收的 机理尚不明了,但有一点是明确的,即与光合固碳有关。 Flynn (1991) 曾提出生化模

表 2 胶州湾浮游生物氮吸收光动力学参数")

Tab. 2 Light kinetics parameters for nitrogen uptake by size-fractionated microplankton assemblages in Jiaozhou Bay (1991-1992)

氮 源	季节	自然群落		Net-		Nano-		Pico-	
		Kı	V m	K ₁	V m	<i>K</i> ₁	V m	K	V m
NH ¦- N')	秋 春	4.93 2.25	0.0066	15.99	0.0091	2.26	0.0179	1.87	0.0135
NO ₃ -N	秋 夏	18.686 15.46	0.0031 0.0038	14.86	0.0075	17.71	0.0045	14.59	0.0011

 1) 实验期间, I₀(秋)=1200-1246μE/(m² · s); I₀(春)=1090-1390μE/(m² · s); I₀(夏)=1360-1550 μE/(m² · s)₀

2) 100%/。组对 NH+-N 吸收有明显抑制作用,计算参数时未纳入该组数据。

型力图解释这种关系。值得注意的是,100% I_0 组对 NH⁺-N 有抑制作用,这种现象也 在¹C示踪实验中发现(焦念志等,1994),表明过强光照对生物代谢活动有负作用。2)各 粒级 NO₃-N 吸收的光半饱和常数相似,表明吸收 NO₃-N 的种类基本上是光合自养型 的,即浮游植物。它们进行光合作用所必需的光照强度大致相近。各粒级 NO₃-N 吸收 的 V_m 相差甚远,反映出不同粒级对氮源的选择性,同时也暗示各粒级中定性组成有较 大变化,如 Pico- 类群中的异养成份要大于 Nano- 和 Net-。3)不同粒级浮游生物对 NH⁺-N 吸收的光半饱和常数相差较大,说明不同粒级间的种类组成不同。Net- 的 K_1 较高,其主要组分是光合藻类; Nano- 特别是 Pico- 的 K_1 显著降低,它们的 NH⁺-N 吸 收不太受光照控制,其中的相当比重的吸收分量来自异养微生物。

由上述结果可知,NO₃-N 的吸收主要由较大型的 Net- 类群承担,NH[‡]-N 的吸收则更多地由较小型的 Nano- 特别是 Pico- 类群来完成。因而,新生产力主要由 Net-提供,再生生产力的贡献主要来自 Pico- 和 Nano-。 随着水深的加大,新生产力以比初 级生产力更快的速度递减,并提前达到零值。

3 结论

通过胶州湾 4 个季节的现场实验研究,首次分粒级地对海洋小型浮游生物氮吸收动 力学的有关问题进行了比较系统的探讨,基本结论归纳如下。

3.1 海洋浮游生物自然群落对氮营养盐的吸收特征可由 Michaelis-Menten 方程很好地 描述,吸收动力学参数可用于阐释不同季节、不同类群浮游生物的生态特征。

3.2 海洋浮游生物对氮营养盐的吸收存在明显的季节变化,夏、秋季吸收效率较高,冬、 春季的较低。这种变化的原因,一方面在于环境因子(如温度、光照等)的影响,一方面在 于群落结构变动及其对环境氮水平的适应。

3.3 海洋浮游生物对两种最主要的氮源——NH⁺-N 和 NO₃⁻-N 的吸收有 明显 差 异, NH⁺-N 比 NO₃⁻-N 更易被吸收。这不仅表现在吸收效率上,而且表现在受环境条件的 制约上。低温、低光照将大大抑制 NO₃⁻-N 的吸收(如冬季),而 NH⁺₄-N 受得影响相对 要小得多。

196

3.4 不同粒级浮游生物类群的氮吸收特性有明显的差异。 Pico- 和 Nano- 比 Net- 更 偏好 NH⁺-N, Net- 和 Nano- 比 Pico- 更要求光照条件。 NO₃-N 的吸收主要由 Net- 承担。

3.5 在同一性质(如自养、异养)的类群中比较不同种类的营养吸收半饱和常数,通常有 细胞越少, K, 越小的规律,但这一规律不一定适用于不同性质的类群之间的比较。

3.6 从实验结果还可得到几点推论。

(1) 全年中种类组成变化最大的是 Pico-,变化最小的是 Nano-。

(2) 光能自养组分比重最大的类群是 Net-, 异养组分比重最大的类群是 Pico-。

(3)新生产力主要由 Net- 提供,再生生产力主要由 Nano- 特别是 Pico- 承担。 新生产力在真光层中随水深的衰减要快于初级生产力。

综上所述,划分粒级进行营养动力学研究使我们获得了前所未有的信息,加深了对自 然生态系结构和功能的了解和认识。由于海洋生态系中物质循环和能流传递直接与颗粒 大小有关,进一步进行分粒级的营养循环和生产过程研究是十分必要的。

参考文献

焦念志等,1993,"N示踪-离子质谱法测定海洋新生产力的研究,海洋与湖沼,24(1): 59—66。

焦念志等,1994,海洋初级生产光动力学及其产品结构,海洋学报,16(5):21-27。

Dowd, J. E. & Riggs, D. S., 1965, A comparison of estimates of Michaelis-Menten kinetic contants from various linear transformations, J. Biol. Chem., 240(2):863-869.

- Eppley, R. W. et al., 1969, Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton, Limmol. Oceanogr., 14:912-920.
- Flynn, K. J., 1991, Algal corbon-nitrogen metabolism: A biochemical basis for modeling the interactions between nitrate and ammonium uptake, J. Plank. Res., 13(2):373-397.
- Gatham, I. J. & Rhee, G-yull, 1981, Comparative kinetic studies of nitratelimitted growth and nitrate uptake in phytoplankton in continous culture, J. Phycol., 17:309-314.
- Garside, C. & Glover, H. E., 1991, Chemiluminescent measurements of intrate kinetics, J. Plank. Res., 13(suppl):5-19.

Grunseich, G. S. et al., 1980, Sample conversion, mass spectrometry and calculations for ¹⁸N analysis of phytoplankton nutrient uptake, CUEA Tech. Rep., p. 44.

- Holm, N. P. and Armstrong, D. E., 1981, Role of nutrient limitation and competion in controlling the population of Asteriona formosa and Microcystis aeruginosa in semicontinuous culture, Limnol. Oceanogr., 26:622.
- Jiao, N. Z., 1993, Interactions between ammonium and nitrate uptakes by natural phytoplankton assemblages in Jiaozhou Bay, Chin. J. Oceanol. Limnol., 11(1):97-107.
- Laws, E. et al., 1985, A comparison of nitrogen assimilation rates based on ¹³N uptake and autotrophic protein synthesis, Deep-Sea Res., 32(1):85-95.
- Owens, N. J. P. et al., 1986, Nutrient cycling studies in Carmarthen Bay, Mar. Biol., 93:329-342.
- Parsons, T. R. et al., 1984, A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis, Pergamon Press (Oxford), pp. 3-7.
- Perry, M. J. and Eppley, R. W., 1981, Phosphate uptake by phytoplankton in the central North Pacific Ocean, Deep-Sea Res., 28:39.
- Probyn, T. A. et al., 1990, Size-fractionated meascerements of nitrogen uptake in aged upwelled waters: Implication for pelagic food webs, *Limnol. Oceanogr.*, 35(1):202-210.
- Rhee, G. Y., 1980, Advances in Aquatic Microbiology, Academic Press (New York), 2:151. SCOR, 1990, JGOFS Report, 5:1-61.

MARINE MICROPLANKTON NITROGEN UPTAKE KINETICS WITH SPECIAL REFERENCE TO SIZE-FRACTIONATION

Jiao Nianzhi

(Institute of Oceanology, Academia Sinica, Qingdao 266071)

Abstract

In situ experiments with ¹⁵N isotope tracer techniques were conducted seasonally from Nov. 1991 to Aug. 1992 in Jiaozhou Bay to inquire into the kinetics of ammonium and nitrate uptakes by size-fractionated natural microplankton assemblages.

Obvious differences between the uptake kinetics of the two principal nitrogen sources were observed in all seasons. For total assemblages, potential maximum uptake rates of ammonium were always higher than those of nitrate, and half uptake saturation constants of nitrate were not remarkably lower than those of ammonium, indicating the uptake preference of microplankton for ammonnium to nitrate. Furthermore, the uptake of nitrate was influenced much by environmental factors (such as temperature, light etc.). In winter, variations of nitrate uptake with increaasing nitrate concentration could not fit the Michaelis-Menten equation.

Singnificant differences of nitrogen uptake among different size fractions were also found. First, nitrate was mainly uptaken by netplankton, and ammonium was mainly uptaken by nanoplankton and picoplankton. Secondly, the light dependences for both nitrate and ammonium uptake of netplankton and nanoplankton were much stronger than that of picoplankton. These findings suggested that new production is contributed mainly by netplankton and regenerated production is contributed mainly by nanoplankton, especially picoplankton.

Key words microplankton Nitrogen uptake kinetics Size-fractionation