



辽宁科技出版

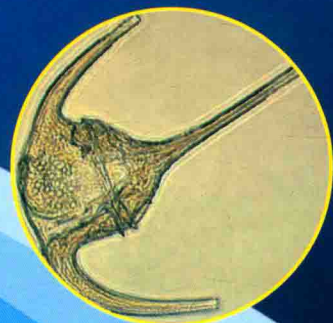
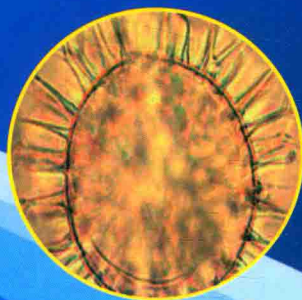
LIAONING KEJI CHUBAN

辽宁省优秀自然科学著作奖·2016年

辽东湾浮游植物 生态特征研究

Study on the ecological characteristics
of phytoplankton in Liaodong Bay

宋伦 宋广军 主编



辽宁科学技术出版社

LIAONING SCIENCE AND TECHNOLOGY PUBLISHING HOUSE

辽宁省优秀自然科学著作

辽东湾浮游植物 生态特征研究

宋伦 宋广军 主编

辽宁科学技术出版社

沈 阳

© 2016 宋伦 宋广军

图书在版编目 (CIP) 数据

辽东湾浮游植物生态特征研究 / 宋伦, 宋广军主编. — 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 2016.12
(辽宁省优秀自然科学著作)
ISBN 978-7-5381-9988-8

I. ①辽… II. ①宋… ②宋… III. ①辽东湾—海洋浮游植物—植物生态学 IV. ①Q948.8

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2016) 第 256402 号

出版发行: 辽宁科学技术出版社

(地址: 沈阳市和平区十一纬路25号 邮编: 110003)

印刷者: 鞍山市春阳美日印刷有限公司

经销者: 各地新华书店

幅面尺寸: 185 mm × 260 mm

印 张: 28.75

插 页: 4

字 数: 630千字

印 数: 1~1 000

出版时间: 2016年12月第1版

印刷时间: 2016年12月第1次印刷

策划编辑: 陈广鹏

责任编辑: 郑 红 乔志雄 凌 敏

封面设计: 嵘 嵘

责任校对: 黎 夏

书 号: ISBN 978-7-5381-9988-8

定 价: 260.00元

联系电话: 024-23284526

邮购电话: 024-23284502

<http://www.lnkj.com.cn>

本书编委会

主 编 宋 伦 宋广军

副主编 杨国军 宋永刚

编著者 (按姓名首字笔画为序)

于 帅	于彩芬	马志强	王年斌	王召会
王 军	王 昆	王志松	田 金	刘 明
刘桂英	关晓燕	孙 明	杜 静	李 爱
李 楠	杨 爽	杨国军	吴 景	吴金浩
宋 伦	宋广军	宋永刚	张玉凤	张津源
邵泽伟	赵海勃	胡超魁	柳 岩	姜 北
姜 冰	高 颖	董 婧	董 颖	

作者简介



宋伦，1980年生，硕士学位。辽宁省海洋水产科学研究院副研究员、硕士研究生导师。辽宁省水产学会理事、中国水产专家库专家、辽宁省应急管理专家、辽宁省海水健康养殖模式与病害防控技术创新团队岗位专家、辽宁省海洋与渔业应急救援专家。主要从事海洋生物生态与环境风险评价、褐潮暴发机理及控制、海洋生态灾害防治等研究。主持和参与国家“十五”攻关项目、“十一五”科技支撑项目、

国家自然科学基金、海洋公益行业专项、辽宁省自然科学基金等科研项目20余项。发表学术论文55篇，其中SCI和EI收录5篇；出版专著3部；编写标准5项。获授权的国家发明专利、国家实用新型专利及计算机软件著作权10项。获辽宁海洋与渔业科技贡献奖一等奖1项，农业部渔业生态监测二等奖2项，辽宁省科技进步三等奖1项，辽宁省自然科学学术成果奖二等奖3项。入选辽宁省第八批“百千万人才工程”万人层次人才，被评为大连市青年科技之星、大连市科技创新之星、大连市技术新星标兵。

宋广军，男，1979年生，辽宁省海洋水产科学研究院副研究员，大连市科技特派团成员。主要从事海洋浮游生物生态研究。主持及参与海洋公益行业专项、辽宁省自然科学基金、大连市科技攻关项目、大连市科技兴海示范工程项目等10项。发表学术论文20篇，出版专著1部。获大连市科学技术三等奖1项，获授权的国家发明专利、国家实用新型专利及计算机软件著作权4项。



前 言

辽东湾是中国渤海三大海湾之一,位于渤海东北部,西起辽宁省西部六股河口,东到辽东半岛西侧长兴岛。广义的辽东湾则指河北省大清河口到辽东半岛南端老铁山角以北的海域,大陆岸线长度为1 235 km,面积为24 700 km²。辽东湾为渤海半封闭式海湾,多年来超负荷承载陆源污染,富营养化加剧,赤潮现象频繁发生。该海域浮游植物以硅藻为主,角毛藻和圆筛藻为优势种;甲藻为辅,角藻、原多甲藻和夜光藻检出频率最高。此外,河口区时常出现少量的金藻、绿藻、裸藻以及蓝藻种类。浮游植物的生态类型多为温带近岸种或广布性种,少数为暖海大洋种。浮游植物种类组成、数量及优势种存在明显的季节变化。2012—2014年调查发现,辽东湾浮游植物主要有3门24科44属95种(不包括河口淡水种),其中硅藻16科36属81种,甲藻7科7属13种,金藻门1科1属1种。常见的赤潮生物有50余种,主要以硅藻为主,甲藻相对较少,多为无毒、无害、赤潮种。辽东湾有记录发生的赤潮种类有夜光藻、叉状角藻、链状裸甲藻、浮动弯角藻、中肋骨条藻、丹麦细柱藻、中华盒形藻、聚生角毛藻、抑食金球藻等,外来生物引发的赤潮次数较少,但单次赤潮面积较大且有加重趋势,可能与近些年环渤海环境质量下降有关。

本书是在国家“十五”攻关项目“辽宁海区赤潮统计预报”(2001BA603B-06-05)、19-3蓬莱溢油专项调查(2012—2014)、辽宁省自然科学基金项目“辽东湾典型海域褐潮生物种群生态对策”(2014020182)、辽宁省海洋与渔业科研项目“基于生态稳定性的溢油生态修复效果评估及溢油次生灾害的生态防治”(201415)以及中国海洋发展研究会重点项目“中国近岸海洋生态环境问题研究——渤海典型生物灾害生态风险研究”(CAMAZDA201605)基础上归纳总结部分研究成果,并借鉴和引用前人的部分研究成果系统集成。本书概述了海洋浮游植物主要生态类群及与环境因子关系,具体介绍了辽东湾浮游植物种类及生态特征,最后论述了辽东湾赤潮和危害以及外来赤潮生物入侵现状及管理措施。

全书共分为8章,第1章海洋浮游植物的生态作用,主要由杨国军、宋伦撰写。第2章辽东湾生态环境特征及对浮游植物的影响,主要由宋伦、宋永刚撰写。第3章海洋浮游植物调查策略与研究方法,主要由宋伦撰写。第4章辽东湾浮游植物种类及生态特征,主要由宋广军、杨国军、宋伦撰写。第5章辽东湾浮游植物群落结构特征,主要由杨国军、宋伦撰写。第6章辽东湾浮游植物中重金属分布特征,主要由宋永刚、宋伦撰写。第7章辽东湾赤潮生态灾害及防治,主要由宋广军、宋伦撰写。第8章辽东湾外来赤潮生物入侵及其威胁,主要由宋伦撰写。

本书在撰写过程中得到辽宁省海洋渔业厅、辽宁省海洋水产科学研究院、大连海洋大

学等单位及相关人员的大力支持，辽宁科学技术出版社为本书提出了建设性的意见，在此一并表示感谢。

尽管笔者在本书的科学性、创新性、前瞻性、系统性和实用性方面做出了较大的努力，但受自身水平和学识所限，书中欠妥之处在所难免；同时在引用前人研究成果过程中可能存在标注不清或有疏漏之处，敬请各位专家、学者给予谅解和指导。欢迎更多的人参与到海洋浮游植物的研究工作中，为此项研究提供支持。

编者

2016年6月

目 录

1	海洋浮游植物的生态作用	001
1.1	海洋浮游植物概述	001
1.2	海洋浮游植物在生态系统中的重要角色和地位	003
1.3	海洋浮游植物主要生态类群	011
2	辽东湾生态环境特征及对浮游植物的影响	039
2.1	辽东湾演进	039
2.2	气候特征	040
2.3	水文化学	043
2.4	主要污染物及影响	063
2.5	食物链影响	087
3	海洋浮游植物调查策略与研究方法	092
3.1	浮游植物调查历史	092
3.2	浮游植物调查策略	092
3.3	浮游植物研究方法	104
4	辽东湾浮游植物种类及生态特征	107
4.1	硅藻门	107
4.2	甲藻门	218
4.3	金藻门(不等鞭毛门)	232
5	辽东湾浮游植物群落结构特征	234
5.1	辽东湾海域浮游植物种类组成	234
5.2	辽东湾浮游植物生态类型	246
5.3	辽东湾浮游植物细胞丰度特征	246
5.4	辽东湾浮游植物群落结构更替	253
5.5	辽东湾浮游植物优势种	284
5.6	辽东湾浮游植物群落多样性分布特征	315
5.7	辽东湾海水叶绿素 a 的分布特征	325

5.8	辽东湾海域初级生产力的分布特征	330
5.9	辽东湾海水营养盐的分布特征	333
5.10	辽东湾海域N/P的分布特征	346
5.11	辽东湾海域环境因子的动态变化	349
5.12	辽东湾浮游植物群落和环境因子的BIO-ENV统计分析	365
5.13	辽东湾浮游植物群落和环境因子间的冗余分析(RDA)	369
5.14	辽东湾浮游植物群落结构稳定性分析	395
6	辽东湾浮游植物中重金属分布特征	405
6.1	浮游植物中重金属研究方法	405
6.2	辽东湾浮游植物中重金属分析	412
7	辽东湾赤潮生态灾害及防治	421
7.1	赤潮及其危害	421
7.2	辽东湾赤潮研究记录	425
7.3	辽东湾赤潮的主要致灾种	427
7.4	辽东湾赤潮的成因和防治策略	429
8	辽东湾外来赤潮生物入侵及其威胁	431
8.1	赤潮生物入侵途径	431
8.2	辽东湾主要的外来赤潮生物	433
8.3	赤潮生物入侵应急管理	435
	附录: 辽东湾浮游植物种类名录	437
	参考文献	441

1 海洋浮游植物的生态作用

1.1 海洋浮游植物概述

浮游植物是一个生态学概念,是指在水中浮游生活的微小植物,常指浮游藻类,其种类繁多,大部分生活在淡水或海水中,缺乏发达的运动器官,没有或仅有微弱的游动能力,漂浮在水体中随波逐流,是大部分能进行光合作用的真核生物。具有膜结构包裹的细胞器和核结构,繁殖结构相对简单。叶绿体是藻类进行光合作用的场所,而藻类的颜色由叶绿体内的色素及其浓度所决定。藻类作为主要的水生初级生产者,缺乏植物所特有的一些组织,缺乏实际的根、茎、叶分化,细胞的大小和结构的复杂性变化也较大,但绝大多数个体很小,需在显微镜下才能观察其结构。主要包括蓝藻门、绿藻门、硅藻门、金藻门、黄藻门、甲藻门、隐藻门和裸藻门种类。

浮游植物虽然个体微小,但是在海洋生态系统中占有非常重要的地位。浮游植物种类多、分布广、数量大,是海洋生态系统中主要的初级生产者,超过90%的海洋初级生产力是由浮游植物创造的。作为浮游动物的基础饵料和海洋食物网结构的基础环节,在整个海洋生态系统的能量流动和物质循环中发挥着重要作用。浮游植物也是水体中鱼类和其他海洋生物直接或间接的饵料基础,既是水体中的初级生产者,也是水体中重要的生物环境,影响着浮游动物、鱼、虾、蟹、贝的生长和繁殖,在决定水域生产性能上发挥重要作用。浮游植物可以作为海流和水团的指示生物,在生物海洋学研究中意义重大。浮游植物也可以富集污染物质,在海洋生态环境保护和研究中具有重要应用意义。近岸水域的浮游植物种群动态分布常常是影响沿岸增养殖业的主要因素,与渔业生产关系密切。

海洋浮游植物作为海洋中最主要的初级生产者,在整个生物圈的碳循环中起着巨大的作用,大气中的 CO_2 通过大洋的水气界面进入海洋,通过浮游植物的光合作用,把 CO_2 同化成有机碳,同时放出氧气,在全球尺度上影响着海洋碳循环,在调节大气 CO_2 浓度水平中起着极其重要的作用,调节着人类的生存环境。因此,大洋碳循环将对全球变化及反馈有着十分重要的影响。

尽管浮游植物只占地球生物圈初级生产者生物量的0.2%,却为地球提供了近50%的初级生产量。浮游植物生长迅速,支撑了海洋中从浮游动物到鲸鱼的庞杂食物链系统,为人类提供了一个生物多样性复杂的海洋世界和巨大的食物来源。

浮游植物通常是用筛绢浮游生物网或采水器采集,然后再经过不同孔径的过滤器收集,因此,按照浮游植物个体大小可分为以下几种类型。

(1) 微微型浮游植物 (Pico-phytoplankton): 体长 $< 3 \mu\text{m}$ 。

(2) 微型浮游植物 (Nano-phytoplankton): 体长 $3 \sim 20 \mu\text{m}$, 能漏过 20 号标准筛绢的浮游植物 (20 号筛绢的网孔直径平均为 $76 \mu\text{m}$), 可以用离心机或沉淀方法采得。

(3) 小型浮游植物 (Micro-phytoplankton): 体长 $20 \sim 200 \mu\text{m}$ 。

有时将微微型和微型浮游植物中 $< 5 \mu\text{m}$ 的种类统称为超微型浮游植物 (Ultra-plankton), 而粒径 $> 200 \mu\text{m}$ 的浮游生物主要是各类浮游动物。

目前, 国内浮游植物样品的采集主要利用浮游生物网, 主要的采集对象是小型浮游植物 (体长 $20 \sim 200 \mu\text{m}$)。小型浮游植物很容易被浮游生物网所捕获, 而微微型和微型浮游植物则因为粒径过小而大部分被浮游生物网所漏掉 (链状浮游植物偶有获得)。人们对小型浮游植物的重要性在很早以前就有了深刻的认识。在海洋生态系统中, 最重要的小型浮游植物是硅藻和甲藻两个门类。在微型和微微型浮游生物被发现之前, 硅藻被认为是浮游植物的主体, 并是海洋表层光合作用的主要实现者。虽然目前已证实某些海区的初级生产力主要是由微微型浮游植物贡献, 但是硅藻仍然被认为是非常重要的一大类群, 在温带、两极以及其他富营养水体中极为常见, 在近岸和远海硅藻的细胞丰度都很高。

甲藻是小型浮游植物中的另一个主要类群, 与硅藻一样, 无论是在沿岸海域还是在大洋中都是非常重要的一大类浮游植物, 但它们更喜欢温暖的海域, 在热带代替了硅藻成为小型浮游植物中丰度最高的一大类群。在低营养环境中, 与硅藻相比, 甲藻的生长繁殖往往会更好。在生长环境中给以足够的营养, 甲藻极易形成藻华。

微型和微微型浮游植物, 由于个体极其微小 (体长 $< 20 \mu\text{m}$), 难以捕捉, 甚至在显微镜下都很难观察到, 所以, 这类浮游生物并不如小型浮游植物那样被人们所熟知, 它们巨大的重要性直到最近才被人们发现和认知。但是, 行光合作用的微型和微微型浮游植物要比小型浮游植物丰富得多, 在绝大部分大洋表层水体的光合作用中起到主要作用, 在有些海域, 其贡献甚至超过 90%。

在微型浮游植物中, 蓝细菌是细胞丰度最高的一大类群, 至少贡献了海洋总初级生产力的半数以上。单细胞的原绿球藻 (Prochlorococcus) 是所有浮游植物中细胞丰度最大的, 尤其是在热带和亚热带贫营养的海域中占据优势, 除了极地海域以外, 与原绿球藻亲缘关系很近的聚球藻 (Synechococcus) 细胞丰度也很高。

蓝细菌是行光合作用微型浮游植物的主体, 但各类型的原生生物也非常重要。尽管这些真核生物通常只占微型浮游植物细胞数量的 5%, 但已经知道它们贡献的光合作用超过 30%。看起来似乎富营养有利于微型浮游植物中原生生物数量的增加, 而贫营养对蓝细菌生长更有利。大量的微微型原生生物还没有被分离出来, 人们仅仅是靠从水中获得的特征性核酸序列知道了它们的存在, 而在浮游植物中的生态作用还需要人们进行大量研究。尽管在微微型浮游植物中扮演的角色尚不明确, 原生生物却成为微型浮游植物的主体, 并且, 它们中的许多种类都是可以进行光合作用。

1.2 海洋浮游植物在生态系统中的重要角色和地位

1.2.1 初级生产力和新生产力的主要贡献者

海洋初级生产力,指浮游植物、底栖植物(包括定生海藻和红树、海草等高等植物)以及自养细菌等生产者,通过光合作用制造有机物的能力,也称为海洋原始生产力。各海域的初级生产力主要由海洋浮游植物生产力和海洋底栖植物生产力组成。一般以每天(或每年)单位面积所固定的有机碳(或能量)来表示 [$\text{g} \cdot \text{C} / (\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 或 $\text{kCal} / (\text{m}^2 \cdot \text{h})$]。它是最基本的生物生产力,是海洋生产有机物或经济产物的基础,也是估计海域生产力和渔业资源潜力大小的重要标志之一。海洋初级生产量是自养生物在单位时间、单位面积(或体积)内生产有机物的实际数量,又称为海洋实际初级生产量。一般以每天(或年)单位面积所生产的干物质量表示 [$\text{g} / (\text{m}^2 \cdot \text{a})$]。初级生产量(primary production)分为总(或毛)初级生产量(gross primary production, GP)和净初级生产量(net primary production, NP)。前者是指单位时间、单位面积(或体积)内自养生物合成有机物的数量;后者则是从总(或毛)初级生产量中扣除代谢消耗量(respiratory consumption production, R)后的剩余有机物量,即 $\text{NP}=\text{GP}-\text{R}$ 。

1941, 1948 和 1956 年,在美国长岛和英格兰沿岸测量到的海洋浮游植物生产力为 $15 \sim 350 \text{ mg} \cdot \text{C} / (\text{m}^2 \cdot \text{a})$; 1954 年,在非洲西南大西洋沿岸测得的海洋浮游植物生产力高达 $6\,000 \text{ mg} \cdot \text{C} / (\text{m}^2 \cdot \text{a})$; 1955, 1956 和 1957 年,在夏威夷和太平洋赤道附近做了大量调查,观察到这个区域的浮游植物生产力不高,只有 $0.5 \sim 40 \text{ mg} \cdot \text{C} / (\text{m}^2 \cdot \text{a})$; 1969 年,通过计算不同海区浮游植物固定碳的数量,认为大洋海域浮游植物初级生产力为 $(15 \sim 18) \times 10^9 \text{ tC/a}$, 整个海洋约为 $20 \times 10^9 \text{ tC/a}$ 。1970 年,根据 7 000 个实测数据的统计分析,把世界大洋分成 5 种类型,并估算出世界海洋浮游植物的初级生产力约为 $23 \times 10^9 \text{ tC/a}$ 。1975 年,把这一数值修正为 $31 \times 10^9 \text{ tC/a}$, 1979 年提高为 $45 \times 10^9 \text{ tC/a}$ 。1980 年,苏联科学家通过研究,认为世界海洋浮游植物的初级生产力达 $43 \times 10^{10} \text{ tC/a}$ 。1981 年,美国研究者指出世界海洋净初级生产力为 $10.74 \times 10^{10} \text{ tC/a}$ 。就三大洋来说,印度洋的平均初级生产力最高,达 $80 \text{ g} \cdot \text{C} / (\text{m}^2 \cdot \text{a})$; 大西洋次之,平均为 $69 \text{ g} \cdot \text{C} / (\text{m}^2 \cdot \text{a})$; 而太平洋平均生产力只有 $46 \text{ g} \cdot \text{C} / (\text{m}^2 \cdot \text{a})$ 。

海洋底栖植物主要生长在海岸带附近岩礁上。近 20 a 来,一些学者对这类植物的初级生产力进行过一些研究,但由于这类植物的生态条件差异很大,测定方法难以标准化,再加上缺乏系统的工作,因此,测定和估算的数字差别很大。一般认为,它们的生产力是海洋浮游植物的 2% ~ 5%。据推算,大型海藻的总生产力为 $0.06 \times 10^9 \text{ tC/a}$ 。

海洋浮游植物初级生产过程与陆地植物一样,也是一个光合作用(photosynthesis)的过程,即浮游植物通过光合作用吸收太阳光能量,以水和二氧化碳(包括氮、磷等营养盐类)为原料,把无机碳还原成植物体有机碳(以及合成蛋白质、脂肪等物质)的过程。光

合作用是一系列复杂的代谢反应的总和（光合作用可分为光反应和碳反应两个阶段），是生物界赖以生存的基础，也是地球碳—氧平衡的重要媒介。

浮游植物细胞内的叶绿素等光合色素吸收光能并通过一系列的化学反应产生氧气，同时把光能转化为ATP和NADPH的化学能，这些反应必须在光照条件下才能进行。

(1) 吸收光能产生还原能： $\text{H}_2\text{O} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{O}_2 + 4\text{H}^+ + 4\text{e}^-$

(2) 能量以ATP和NADPH形式贮存：

$4\text{H}^+ + 4\text{e}^- + \text{ADP} + \text{Pi} + (\text{O}_2) \rightarrow 2\text{H}_2\text{O} + \text{ATP}$

$2\text{H}^+ + 2\text{e}^- + \text{NADP}^+ \rightarrow \text{NADPH} + \text{H}^+$

式中，Pi为无机磷酸盐；NADP⁺为烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸；NADPH为其还原型；氧气是细胞内一系列反应产生的。

碳反应是利用上述贮存的能量进行的酶促反应，即利用光反应中产生的高能ATP和NADPH把二氧化碳还原成高能的碳水化合物 $[\text{CH}_2\text{O}]$ 。

$n\text{CO}_2 + 2\text{NADPH} + 3\text{ATP} \rightarrow (\text{CH}_2\text{O})_n + \text{H}_2\text{O} + 3\text{ADP} + 3\text{Pi} + 2\text{NADP}^+$

碳反应并非一定要在黑暗中进行，而是指此反应不以光照为必须条件。

在大部分大洋表层中，单细胞或简单的链状细胞生物是唯一的初级生产者。实际在大洋的表层中，微小的浮游植物随处可见，常常数量巨大，海洋中有95%的光合作用是浮游植物实现的，这几乎占据了全世界初级生产力的一半，它们还制造了大气中所有氧气的一半。因此，海洋初级生产力的主要生产者是浮游植物，它能够直接从海水中汲取营养元素，利用光合作用，自己制造有机物，并参与海水中C、N、P等元素的循环。它们将光能以有机物质的形式转化为化学能，并最终被其他生物所利用。海洋初级生产力的估算主要是利用海水中叶绿素的浓度与浮游植物光合作用之间的相互关系。海洋初级生产力测定主要有¹⁴C示踪法、叶绿素荧光测定法、黑白瓶测氧法和水色遥感扫描法等。

海洋初级生产力由再生产力和新生产力两部分构成，主要区别表现在初级生产者吸收的营养盐的主要存在形式和来源不同，生产的有机物质被利用和营养盐再生循环的途径也不同。

新生产力一词最早是由Dugdale等（1967）提出来的，是建立在N源划分基础上的，进入初级生产者细胞内的任何一种元素都可以划分为从透光层之外输入的和在透光层内再循环的两类。其中，N是构成细胞的主要元素，而且其N/C和N/P的比值也相对较为稳定，因此，用N描述初级生产者的生长比用其他元素更为准确。而且，在海洋环境中，N常常是限制性营养元素，所以建立在N源上的生产力研究更具有实际指导意义。综上所述提出：在真光层中再循环的N为再生N源或称再循环N源，主要是 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ ，由再生N源所支持的那部分初级生产力称为再生生产力；由真光层之外提供的N为新N源，主要是 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ ，由新N源所支持的那部分初级生产力称为新生产力。新生产力和再生生产力构成了总初级生产力（图1-1）。再生生产力取决于真光层内生物排出的还原态氮，新生产力取决于真光层之外所提供的N，真光层下方的 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 是其主要来源。在稳定状态下， $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 的向上供应和颗粒N的向下沉降是平衡的。

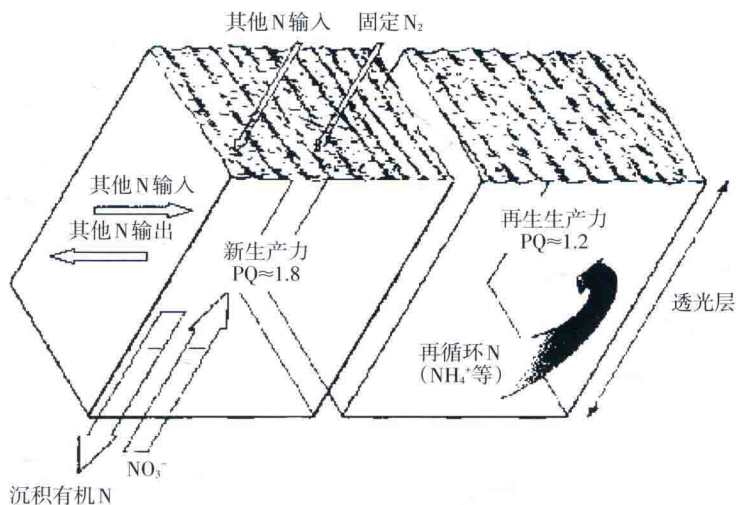


图1-1 新生产力和再生生产力示意图 (Platt, 1992)

据大量研究发现, 新生N源主要来自: 水平辐散或上升流; 陆源供应 (如径流和排污口等); N_2 固定 (部分原核浮游生物具有固N作用)。再生N源来自真光层中生物的代谢产物 (如铵态氮、尿素氮和氨基酸氮等)。把 ^{15}N 的实验数据和以往 ^{14}C 测得的初级生产力数据联系起来, 提出了“ f 比” (f -ratio) 的概念 (即新生产力 P_n 与总生产力 P_c 的比率): $f = P_n/P_c \times 100\%$ 。研究表明, f 比的数值多在 $0.05 \sim 0.15$ 。可以依据这种定量关系对全球海洋新生产力水平做出大致评估。把新生产力与向底部的碳输出 (输出生产力 export production) 联系起来, 赋予新生产力以生物地球化学方面的含义。此外, 提出颗粒态营养元素下沉至出真光层之前的循环次数 (r) 与 f 比的关系定义为: $r = (1 - f) / f$, 这样新生产力占总生产力的比例越大, 这些颗粒态营养物质越易沉降到透光层下方 (Eppley, 1979)。

Platt 等 (1985) 在更广泛的意义上定义新生产力为真光层群落净生产力, 即真光层有机物质的积累率和输出率之和, 从而阐明了新生产力与输出生产力的量值关系。通常二者并不总是相等的, 但在季节尺度上, 当真光层生物量变为零时, 这个季节的平均输出生产力等于平均新生产力, 在一年或更长的时间尺度上, 可以认为二者是相等的。

浮游植物光合作用生产的 O_2 量 (moles) 与被吸收的 CO_2 量 (moles) 的比值称为光合作用商 (photosynthetic quotient, PQ), 用其来说明利用不同N源的初级生产化学过程的差异。以再循环N为N源的初级生产, PQ (≈ 1.2) 比以新N源的初级生产的 PQ (≈ 1.8) 低。如果光合作用只生成碳水化合物, 则 PQ 约为 1; 如果是生成类脂化合物, 由于它比碳水化合物的还原性水平高, 有多余的 O_2 可释放, 所以 PQ 约为 1.2。当植物吸收新N (NO_3^-) 时, 相对于其吸收的 CO_2 来说有更多的 O_2 释放, PQ 约为 1.8; 若植物吸收的是再循环N (NH_4^+), 则 PQ 仅为 1.0 或更低。

新生产力的研究方法主要有 ^{15}N 法、沉积物捕集器法、 $^{234}Th/^{238}U$ 不平衡法、 f 比推算法和遥感法等实验方法。

1.2.2 饵料、牧食作用和食物链（网）的重要基础

浮游植物在海洋食物链中处于重要的基础位置，能够为上一级或更高级食物链的生物提供大量食物饵料，从初级生产转换为次级生产，从而进入整个食物链。浮游植物构成了食物网的基础，它们吸收的光能以有机物的形式贮存，并且传递给海洋表层区的其他生物：从浮游植物到浮游动物再到巨大的鲸类。食物网能量流动的第一步就发生在植食性动物摄食浮游植物之时，植食性动物成为浮游植物等初级生产者与群落中其他成员之间关键的联系枢纽。海洋表层的大型动物不能直接摄食微小的浮游植物，但可以摄食浮游动物，因此，它们要依赖浮游动物。由此，能量从浮游植物到植食性浮游动物的传递是海洋表层食物网的基础。植食性浮游动物对浮游植物的摄食作用将影响后者的数量和产量。浮游动物不仅通过摄食限制浮游植物的生长，同时，浮游动物在消耗藻类后通过新陈代谢释放出藻类所需的营养物质（包括细菌的作用），从而起促进浮游植物增长的作用。从这个意义上说，消费者对初级生产力的消耗与对初级生产力的支持同样重要（图 1-2）。

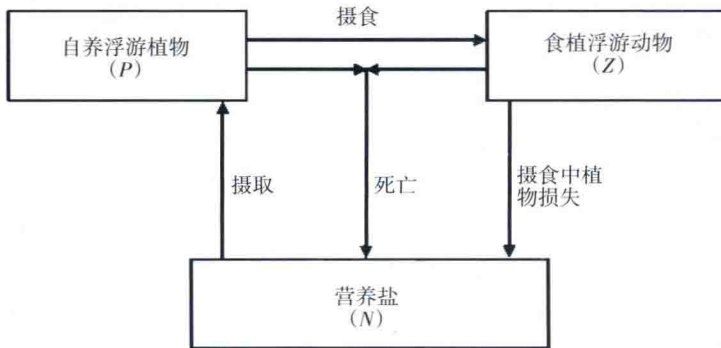


图 1-2 浮游植物—浮游动物—营养盐相互关系模型示意图（陈长胜，2003）

对各种植食性浮游动物清滤率和摄食量的研究发现，当浮游植物密度高的时候，大量的浮游植物细胞被迅速吞食，常常超过浮游动物本身的需要，部分被吞食的浮游植物细胞实际上并未被很好地消化利用就从浮游动物的肠道中排出，此即为“过剩摄食”。浮游动物的摄食或过剩摄食肯定会对浮游植物生物量 and 生产力产生影响。在中高纬度海区，浮游植物细胞丰度有明显的季节波动，其主要原因是气候的变化，这种变化影响生物的生产率。但是，在调查中往往会发现这样一种现象：某些海区的硅藻在经过一段时间的迅速繁殖后，海水中营养盐含量仍然处在较高水平上，但浮游植物的细胞丰度（即现存量）却突然下降，这与浮游动物的数量增长有密切关系，也即浮游动物摄食是引起硅藻现存量下降的原因之一，但这种牧食效应在不同海区是有差异的。

浮游植物是整个海洋经济动物的饵料基础，在渔业生产上具有重要意义。如果海水过于贫瘠，则表层浮游植物产量过低，生物初级生产力也会很低，将会严重影响经济动物的产量。但是浮游植物细胞丰度超过一定阈值时，也会导致藻类过度繁殖，从而引发赤潮，引起生态环境灾害，严重制约和影响经济动物的产量和水产品的食用安全。养殖贝类如缢

蛭 (*Sinonovacula constricta*) 的主要饵料是硅藻, 约占其食物总量的 82%, 其中尤以小环藻 (*Cyclotella* sp.) 为主要摄食种; 泥蚶 (*Tegillarca granosa*) 和蛤的饵料组成也是以硅藻为主, 其中以角毛藻 (*Chaetoceros* sp.) 和根管藻 (*Rhizosolenia* sp.) 为主。此外, 一些浮游动物如中华哲水蚤 (*Calanus sinicus*) 主要摄食硅藻种类, 占其食物总量的 94.6% 左右。浮游动物很少是专一植食性的, 那些摄食浮游植物的浮游动物偶尔也会捕食其他浮游动物。大多数浮游动物种类主要是肉食性的, 几乎完全不摄食浮游植物。这些肉食性浮游动物可以直接捕食植食性浮游动物, 这样在食物网中, 浮游植物的能量只经过一个中间媒介或者营养级就被它们收获。同时, 这些肉食性浮游动物也可以摄食别的食肉动物, 从而增加了食物网的中间环节。

1.2.3 微型食物网的重要成员

从 1979 年聚球藻 (*Synechococcus* sp.) 被发现以来, 人们对以前知之甚少的微型和微微型浮游植物的研究逐渐形成, 并成为当前海洋生态学研究热点之一。到目前为止, 这类广泛存在于各种水体中的浮游植物主要分为聚球藻、原绿球藻 (*Prochlorococcus marinus*) 和微微型真核浮游植物 (eukaryotic picophy-plankton) 三大类群。随着监测和科研技术的发展与进步, 人们逐渐认识到微型和微微型浮游植物在海洋生态系统中的生物地球化学循环和能量代谢中占有重要地位。微型浮游植物, 特别是 1988 年发现的原绿球藻 (*Prochlorococcus marinus*), 由于其具有独特的色素, 并能在真光层底部进行高效率的光合作用, 其在海洋初级生产力中占有很大的比例。它们对初级生产力的贡献经常超过传统概念的生产者硅藻, 尤其是在热带海域。浮游植物光合作用不仅能够制造有机物和释放 O_2 , 而且还能够吸收海水中的 CO_2 , 从而使海洋成为大气 CO_2 的重要的汇, 是海洋生物泵的基础结构。有研究表明, 海洋吸收的大气 CO_2 中, 有 2/3 是由原绿球藻和聚球藻吸收的, 这 2 种海洋微微型浮游植物在减缓全球变暖的过程中起着关键作用, 在浮游植物界中也占据着重要的地位。

近几十年对微型和微微型浮游植物的深入研究, 改变了以往人们对海洋生态系统中食物网的认识, 并提出了微食物网 (microbial food web): 浮游生物分泌的可溶性有机质能被异养细菌摄取, 转变成颗粒有机物 (自身生物量), 异养细菌又被微型植食性动物所摄取 (主要是原生动物中的鞭毛虫和纤毛虫) 所摄取, 再通过桡足类等浮游动物进入传统的食物链中, 这一发现彻底改变了人们对传统食物链决定渔业资源生产力的观点。在富营养海域, 微食物网是主食物链的一个补充, 提高了生态转化效率; 而在贫营养海域, 微食物网的作用就显得更为突出了。大洋海区的生态环境与沿岸海域相比比较稳定, 透光层深度多超过 100 m, 微微型浮游植物是构成初级生产者的优势群体, 那里生产力较低, 食物链平均达 6 个环节, 营养物质大部分在透光层矿化和再循环。

对大多数多细胞动物而言, 微型和微微型浮游植物由于个体太小而难以被捕食, 但是原生动物就可以捕捉它们。当我们发现微型和微微型浮游植物是海洋生态系统中最丰富的浮游植物时, 原生动物的重要性也就体现出来了。如果没有原生动物, 海洋表层区的很多

初级生产力就没法被利用。这些原生动物的最重要是各种各样的鞭毛虫，它们利用鞭毛四处运动。纤毛虫、有孔虫和放射虫也是非常重要的原生生物捕食者，可捕食小型浮游植物，也可以捕食微型和微型浮游植物。很多捕食性的原生动物也具有光合作用的能力，所以，它们在光合作用和CO₂固定过程中发挥着重要作用。

微食物网的主要特点有：生物个体微小，数量巨大，物质循环更新速度快，因此，营养级间的能量利用率高于传统食物链的10%。微型浮游植物、异养细菌和微型浮游动物都生活在水体的共同介质中，它们可能会利用共同的营养物质，如原生动物和细菌都能利用水中的可溶性有机物。另外，绝大多数的捕食者都是杂食性的，如鞭毛虫取食细菌和微型浮游植物，也可取食可溶性有机物；而纤毛虫除取食细菌和微型浮游植物外，还可以捕食鞭毛虫，即在原生动物间也存在捕食关系。小型浮游动物既取食细菌和藻类，也取食原生动物，如剑水蚤型桡足类动物可取食多种动物，如鞭毛虫、纤毛虫和轮虫等，但偏好于微型个体。微型食物网内部虽然类群种类并不繁多，营养级也有限，但类群间关系极为复杂。

微型食物网已经成为当前海洋生态学和生物海洋学研究领域中的一个热点。在海洋食物链中，微型物网既是一个相对独立并具有独特生态效率和快速营养物更新等性质的食物链，又是海洋食物网重要的有机组成部分。通过微型食物网，使那些极其微小的浮游生物可以为更高营养层次的海洋生物所利用，在海洋生态系统中发挥着重要的生态作用。微食物网在海洋物质循环和能量流动中起着重要作用，同时，微食物网的存在，构造了从细菌(0.2~0.6 μm)到较大型的浮游动物(约1 mm)各种粒径和多营养层次的海洋生物连续谱，而且各营养层次生物之间生物量的比例相对稳定，为相应的各级捕食者提供了可靠的饵料基础，从而丰富并维护了海洋生物的多样性。

1.2.4 氮平衡的主要维持者

氮是海洋浮游植物生长所必需的元素，又是海洋浮游植物生长的主要限制因子之一，研究氮元素的补充机制对了解海洋生态系统有重要意义。海区氮营养盐的补充主要通过新生氮实现，其主要补充机制为径流输入、大气干湿沉降、水体混合、上升流及生物固氮作用。

生物固氮是指固氮生物将大气中的氮气还原成氨的过程，对地球上氮循环和氮平衡具有不可替代的作用。海洋生物固氮作用是维持海洋初级生产力和新生产力的一个重要生态反应。海洋中固氮生物种类较多，主要包括固氮蓝藻、异养细菌和光合细菌，通常认为群体生活的束毛藻(*Trichodesmium*)是固氮量最大的一类海洋蓝藻。但大量研究表明，在大洋生态系统中，尤其是寡营养盐海域，单细胞固氮蓝藻也是主要固氮者，它们的细胞丰度很大，其固氮量占浮游植物固氮总量的3%~70%，对初级生产力的影响是不可低估的。

关于藻类固氮作用的相关研究相对较晚，是最近30 a才发展起来的。在1965年才首次通过¹⁵N₂示踪培养法对北大西洋海域束毛藻的固氮作用做出研究报道。随着科学技术的不断进步，固氮蓝藻的研究方法也不断更新换代。到了20世纪末，同位素比值质谱技术