

微型浮游生物生态学研究概述

孙书存, 陆健健

(华东师范大学河口海岸国家重点实验室, 上海 200062)

摘要:最近一二十年来, 原绿藻和微食物网的重大发现已使人们充分认识到微型浮游生物在水域生态系统的养分循环和能量流动中的重要意义, 也为微型浮游生物的研究提出了新的方向。对微型浮游生物的主要类群, 即微型浮游植物、异养细菌和微型浮游动物的生态学研究进展作了概述, 在此基础上讨论了类群间的生态关系和微食物网的研究动向。最后对微型浮游生物生态学的继续研究提出了几点看法。

关键词:微型浮游植物, 异养细菌, 微型浮游动物, 微食物网, 水域生态系统

A brief review for ecological studies on nano-plankton

SUN Shu-Cun, LU Jian-Jian (State Key Laboratory of Estuarine and Coastal Research, East China Normal University, Shanghai 200062)

Abstract: In recent 10~20 years, the discovery of prochlorophyte and microbial food web has revealed the significance of nano-plankton in nutrient cycle and energy flow of aquatic ecosystem. In this paper, the improvement of the researches on the main groups of nano-plankton, i. e., nano-phytoplankton and ultra-phytoplankton, heterotrophic bacteria and nano-zooplankton was briefly reviewed, and then the ecological relationship among the main groups and the studies on microbial food web were discussed. Additionally some ideas for further studies on nano-plankton were proposed.

Key words: nano-and ultra-phytoplankton; heterotrophic bacteria; nano-zooplankton; microbial food web; aquatic ecosystem

文章编号: 1000-0933(2001)02-0302-07 中图分类号: Q938 文献标识码: A

粒径谱理论认为水层中的生物从最小的微生物到最大的鲸都是水体中的颗粒, 如果将它们相应的球形直径按对数级排列, 则发现各对数级上的生物量相近, 或存在着线性关系; 粒度基本上反映了从低营养级到高营养级间的生物量、能量等各种关系^[1]。因此各种粒径上生物的数量、生物量、生产力的测定对于理解和应用粒径谱理论非常重要。最后一、二十年来由于检测技术的进步, 微型和超微型浮游生物已被证明在水域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 年发现的原绿藻(*Prochlorococcus marinus*), 由于具有独特的色素, 能在真光层底部进行高效率的光合作用^[2], 在海洋的初级生产力中占有重大比例。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。对微型、超微型浮游植物命运的思考导致了微食物网的重大发现: 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); 异养细菌又被微型食植动物(主要是原生动物中鞭毛虫和纤毛虫)所摄取; 再通过桡足类等浮游动物进入传统食物链。这一发现彻底改变了人们的由传统食物链决定渔业资源生产力的观点, 也为微型生物体的研究开创了一个新局面。

目前由于许多重大国际计划的开展, 如全球海洋通量联合研究(JGOFS)、全球海洋真光层研究(GOEZS)、全球海洋动力学研究与监测(GLOBEC)等大大促进了微型浮游生物的生物学、生态学研究。主

基金项目: 河口海岸国家重点实验室开放基金、厦门大学国家教育部海洋生态环境研究开放基金和中国博士后科研资助金联合资助项目

收稿日期: 1999-01-18; **修订日期:** 1998-08-10

作者简介: 孙书存(1969~), 男, 安徽桐城人, 博士, 副教授。主要从事植物种群生态学与生态系统生态学等研究。

万方数据

要集中在以下几个方面:微型浮游植物群落的结构和动态演替,特别是蓝细菌和原绿藻的数量、分布和生产力;微型异养细菌的二次生产,即对可溶性有机物的利用;微型食植动物与微型浮游植物、异养细菌的动态关系;微食物网的结构与动态。这些研究虽已取得了一些进展,无疑是对海洋生态系统营养动力学和生源要素的地球化学循环的巨大贡献;但相对来说还是初步的,与陆地食物链和传统水生食物链的研究水平相距甚远。

本文近就微型浮游生物的主要类群生态学特征及其生态关系的研究进展作一概述。

1 微型浮游植物

这是一类自养生物,是海洋中的初级生产者。微型浮游植物主要存在于海洋表层,由于粒径小,循环更新速度快,较少下沉至海洋深处。其主要类群包括真核微型藻类,如绿藻、甲藻、硅藻和原核超微型藻类,如蓝细菌和原绿藻。习惯上根据其粒径又将浮游植物分为小型浮游植物(Micro-phytoplankton($>20\mu\text{m}$)),微型浮游植物(Nano-phytoplankton($<20\mu\text{m}$, $>2\mu\text{m}$))和超微型浮游植物(Ultra-phytoplankton($<2\mu\text{m}$))3类^[1],但本文将后两类统称为微型浮游植物。

真核藻类,特别是硅藻传统上被认为是海洋中的主要的初级生产者,是水华形成的主要组分。但最近很多粒径分级研究表明微型浮游植物是主要的初级生产者;在印度洋的寡养水域中,75%以上的初级生产力由小于 $5\mu\text{m}$ 的微型浮游植物所形成^[4,5],世界其它几大洋也都表现出类似的情况^[6-8]。对春华(Spring bloom)进程的研究也表明在水华中后期,当硅被吸收殆尽,其它盐分浓度也急剧下降的情况下,由于微型藻类对 NH_4^+ 和 NO_3^- 的吸收能力不同于硅藻,个体生长可以依赖于循环养分(Cycling nutrients),因而取代硅藻成为优势组分^[9-11]。在所有的微型浮游植物中,又以蓝细菌和原绿藻的数量巨大,生物量和生产力最高,特别是在热带和亚热带海域^[12-14]。对这两类生物的研究也最为充分。

聚球菌(*Synechococcus* sp.)直到80年代应用表面荧光显微镜才被发现在水域中普遍存在^[15-16]。一般情况下,它在低纬度海域丰度较高,高纬度海域往往被真核藻类所替代^[8]。蓝细菌在水域中还有垂直分层的现象,有研究发现蓝细菌的密度可高达 10^7 个/L,细胞直径由浅及深由 $0.7\mu\text{m}$ 增至 $1.7\mu\text{m}$,生产力为 $50\text{mgC/L}\cdot\text{d}$,约占总颗粒碳的40%^[12]。在时间上,蓝细菌在夏季丰度较高,这主要同温度、光照强度有关;在近海和外海中,蓝细菌丰度都随水温上升而增高^[17]。蓝细菌在水华中后期大量增加,可能与养分浓度下降和真光层厚度增加有关。其原因与其在寡养水域中的分布的解释是一致的^[10]。大尺度上,水团运动、水体物质交换也影响其动态^[6]。

原绿藻最早是由流式细胞仪在海洋中发现的,它大量存在于真光层中^[2]。后来由于仪器灵敏度的提高,在北大西洋表层水域^[18]、地中海近海水域^[19]、甚至大陆架、河口等浅水区^[5]都有发现,但温带水域研究较少^[13]。原绿藻在水域中数量很大,在寡养水域中达到 10^5 个/L,细胞体积也有由浅及深增大的趋势,表层约 $0.05\mu\text{m}^3$ 而百米下达 $0.2\mu\text{m}^3$ ^[20]。原绿藻即使在温带海湾水域中也占初级生产力的4%,而热带和亚热带海域中占比例更高^[13]。

在前期很多研究中,由于检测技术落后,计数细菌时往往计入了原绿藻数目。原绿藻的发现还促使人们对细菌数量作出重新估测。经检测,Sieracki^[20]发现原绿藻占细菌总数的33%~43%,在冬季地中海西北水域原绿藻占细菌总数的31%,就含碳量而言,原核生物占总生物量的80%以上,其中又有一半以上为原绿藻所贡献^[21]。将细菌和原绿藻分离,更重要的是改变了生态系统中的生产者、消费者、分解者的比例关系,也改变了寡养水域中倒金字塔程度。

原绿藻和蓝细菌的系统发育非常相似,在分类上的亲缘关系较为接近^[22]。有证据表明,原绿藻和蓝细菌的季节动态呈相同的变化趋势,数量上成正相关^[19],从而说明这两类生物可能对光照、温度、养分浓度和摄食压力有着相同的生态反应。但与蓝细菌的具体特点又稍有不同,有报道发现原绿藻浓度在热带外海中较富含藻红素的蓝细菌高,而在近海和大陆架浅水区的表层水、北方水域中的情况恰好相反^[7,13]。这可能是两种植物所含色素不同,受光谱、重金属的影响不同所致^[23]。

大量浮游植物的存在引发了一个重要命题:它们的命运如何?目前人们认为可能的途径有:(1)被微型浮游动物所取食,随后可能通过呼吸作用所释放,或通过食物链进入下一营养级的大颗粒;(2)通过分泌可

溶性有机物进入水中,再被细菌转化为自身生物量;(3)随其它颗粒下沉至海洋深处^[4,14]。但各个途径的重要性仍不得知。

2 异养细菌

细菌在水域生态系统中扮演的特色很特殊,一方面它分解有机物释放能量,是异养的;另一方面,细菌能利用真核藻类所不能利用的可溶性有机物,将之转化为颗粒有机物,进行二次生产,所以又是生产者^[24]。因此细菌对生态系统的生物地球化学循环和能量流动非常重要。细菌的碳氮比较低,它在氮循环中的功能更为受到重视^[25]。而且,浮游细菌能积累从大气中固定的碳,通过微食物网进入传统食物链,直至海洋深处,从而参与生物泵过程,促进碳循环的进行^[26]。

细菌的生产在不同水域中有很大差异,在 Oman 海湾,细菌数量达 10^9 个/L,占总生产力的 30%~92%^[26];在北海中,细菌生物量与浮游植物生物量比例更高,甚至超过浮游植物的生物量,占总颗粒碳的 40%(在印度洋、太平洋和大西洋),几乎消耗了全部可溶性有机氮^[26]。细菌消耗水中的碳一般为 40%(在印度洋、大西洋、太平洋);或 25%~40%^[27];在河口海岸带也差不多^[28]。在淡水湖中细菌的产量也很高, Cole 等分别研究了需氧菌和厌氧菌,它们的产量分别达到 $2.6\sim 17\text{mg}/\text{Cm}^3\text{d}$ 和 $7\sim 47\text{mg}/\text{Cm}^3\text{d}$ ^[29]。

细菌的产量也受到多种因子的控制。因为可溶性有机物是细菌的主要食源,细菌产量很明显受其制约。可溶性有机物主要来源于颗粒降解和微型藻类植物的分泌,一般情况下寡养水域中的浓度较高,细菌产量也较大;Naganama 等发现细菌产量同可溶性有机物浓度呈密切线性相关,还同紫外线吸收率有关,与之成正比^[30]。细菌产量也受到氧含量的影响,有人发现在氧浓度检测不到时细菌的产量最高^[29]。在一定范围内,细菌产量同温度高低成正比,随温度上升而增加,直至其它要素成为限制因子,产量呈 S 形曲线增加^[29,31]。在亚北极海域,可能受到可溶性有机物和低温的共同限制,异养细菌仅占真光层总生产力的 10%~24%,低于其它海域^[25]。

3 微型浮游动物及其与微型浮游植物、异养细菌的生态关系

3.1 微型浮游动物

这里是指摄取微型浮游植物、异养细菌的浮游动物。其个体较传统概念上的小型浮游动物(Micro-zooplankton),如桡足类动物要小很多;一般认为主要是鞭毛虫和纤毛虫等原生动物,有时也包括一些小型浮游动物的幼体。它们在水体中个体数也很庞大,Verity 等^[32]发现异养鞭毛虫和纤毛虫的密度分别达到 10^4 个/L 和 10^3 个/L,除此以外,他还发现了更小粒径的浮游动物,按大小级可分为微型和超微型浮游动物($< 50\mu\text{m}^3$),其中微型浮游动物密度达到 10^6 个/L,超微型浮游动物占颗粒总数的 4%~15%,占总碳量的 22%~86%,另外较纤毛虫稍大的桡足类无节幼体的数量较低(10^2 个/L)。

微型浮游动物最重要的贡献是将细菌和微型藻类的颗粒通过食物关系进行放大,以便通过小型浮游动物进入传统食物链,因此它们在海洋生态系统的碳循环中占有重要地位。但因为很多原生动物产生的粪块聚集体悬浮在水层中,必须经过很多步骤才能转化为较大颗粒^[33];一些原生动物的体内含叶绿体,或共生藻类,养分循环在内部进行,很少从真光层消失^[34];另外原生动物一般不在水层中进行垂直移动;所以它们对生物地化循环的贡献不同于小型浮游动物^[32]。

3.2 微型浮游动物与微型浮游植物

微型浮游植物是水体中的初级生产者,而水体中的原生动物密度非常高,指标两者间可能存在营养上的联系^[32]。细菌的次级生产力很高,但数量变化不大,因此也被认为是原生动物取食的结果^[35]。荧光标记实验直接证实了微型浮游动物,特别是异养鞭毛虫和纤毛虫是微型浮游植物和异养细菌的主要取食者^[36]。

多数研究表明微型浮游动物和被捕食者间存在着紧密的动态耦合。Bukill 等^[12]特别研究了蓝细菌,发现原生动物的取食速率与蓝细菌生产力间具有紧密联系,随蓝细菌的生产力变化而变化,约 31%~71%的蓝细菌生产力被消耗。原生动物对微型浮游植物的高度利用和快速反应维持了两类生物种群数量的动态平衡。如果这种平衡遭到破坏,则会引起微型藻类的水华,甚至会引起赤潮^[32,37]。

3.3 微型浮游动物与异养细菌

异养细菌与微型浮游动物间也有类似情形。Fukami 等^[24]发现细菌生长速度极快,足以补偿异养鞭毛虫取食的消耗;另有结果表明在细菌低密度时,细菌和鞭毛虫的种群动态联系较为紧密,而高密度时这种联系则可能消失^[36]。这种非偶合的现象在 Starink 等^[38]的研究中最为明显:细菌产量在夏季大到最大值,鞭毛虫数量反而下降,在冬季的情况刚好与之相反。这种种群动态的非耦合现象有不同的解释:有人认为捕食对细菌数量的控制可能并不是主要的,而其它的一些环境因子,如可溶性有机物浓度、叶绿素 a 含量可能更为重要^[39];另一种可能性是特定两种群间,如异养细菌与鞭毛虫间,并不是简单的捕食关系,鞭毛虫除捕食细菌外可能另有食物来源,还可以直接取食水中的可溶性有机物^[40]。而且鞭毛虫还可能被其它动物所取食^[41],因此仅仅研究两种群间的数量动态关系或碳通量关系是不能对此作出解释的。

3.4 微型浮游植物与异养细菌

微型藻类和异养细菌都是海洋中的生产者,又因为细菌所利用的可溶性有机物部分由微型藻类所分泌,因此细菌产量与微型藻类的数量、种类特征密切相关。Fukami 等^[24]就发现细菌密度与水华时硅藻密度同时达到最大值,且异养鞭毛虫的种群密度也有同样的变化趋势,只是有 1~2 周的时滞;但也有研究表明细菌和微型藻类的密度增长并不同步,细菌达到高峰期较晚^[45],可能的原因是细菌所需要的可溶性有机物部分来源于动物的取食过程,因此可能有一定的时滞;也可能因为早期浮游植物所产生的可溶性有机物必须经过一定的积累,达到一定的浓度后才可以供细菌生长;或者因为某些养分,如 NH_4^+ 或 NO_3^- 的缺乏限制了细菌的生长^[42]。

微型藻类是通过光合作用将水中的 CO_2 转化为贮藏能量的有机物,而细菌是将水中的可溶性有机物转化为颗粒有机物,因此一般认为它们利用的养分也不相同。譬如磷,传统上认为细菌利用可溶性库中的无机磷,微型藻类则是利用细菌更新产生的有机磷^[43]。但 Sterner 等^[44]发现循环磷是细菌和微型藻类的共同氮源,循环磷在特殊情况下也成为它们共同的磷源;因此细菌和微型藻类既在食物来源上表现出相互依赖的一面,又在养分利用上表现出相互竞争的关系,这提示仅在两种群内部就存在复杂的反馈机制,是微食物网的营养动力学研究所必须注意到的。

4 微食物网

在分析主要生物类群关系时发现,如果单纯讨论两种群动态,如细菌与异养鞭毛虫,细菌和微型藻类,它们的数量动态并不吻合,甚至变化的趋势恰好相反。这很难仅仅从种群动态反应的时滞上得到解释。因此应从控制种群动态的多种因子寻找原因,一方面不同种群对同一环境因子的反应可能是不同的,另一方面同一种群在不同环境中可能取食不同的食物,还可能被不同的动物所取食。Kichman 等^[25]就发现细菌的消耗量既受低温、可溶性有机物浓度的限制,又受到自上而下 (Top-down) 的鞭毛虫取食的限制。微食物网的研究正为此提供了更充分的依据。

微食物网包括细菌和微型自养藻类,还应包括浮游动物。微型浮游真核藻类和原核藻类所分泌的可溶性有机物,可以被细菌摄取;它们又都可能直接为原生动物(主要是鞭毛虫和纤毛虫),或为不同时期桡足类的幼体所捕食,捕食的个体又可能被重新矿化,为细菌或浮游藻类所利用,也可能为小型浮游动物所捕食成为较大的颗粒有机物,从而与传统食物链发生联系(图 1)。

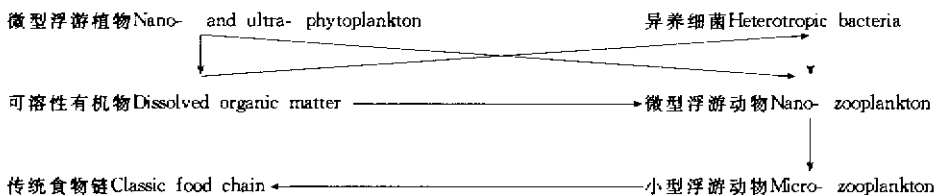


图 1 微食物网结构示意图

Fig. 1 The schematic diagram of the structure of microbial food web

微食物网的主要特点是:各类群的生物个体微小,数量巨大,物质循环更新的速度极快,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，它们可能会利有共同的营养物质，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；鞭毛虫取食细菌、微型藻类，也取食可溶性有机物，而纤毛虫除取食细菌、微型藻类外，还捕食鞭毛虫，即在原生动物间也存在捕食关系^[15-16]。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，但偏好于微型个体^[17,18]。由此可见，微食物网内部虽然类群并不繁多，营养级也有限，但类群间关系极为复杂。这种复杂关系为解释两种群间的非耦合动态提供了可能性。

微食物网的特点决定了物质通量、能量流动的困难：生物体微小要求检测技术先进；更新速度快、种群倍增时间短要求短时间内能对所有环境因子、所有种群进行同步检测；捕食者的杂食性更要求了解每一浮游动物种群的食性关系、对不同食源的偏好程度、在不同环境下的取食强度以及偏好程度的改变。只有彻底了解微食物网内部各种组分间的关系，各个种群对生态环境因子的反应，才能阐明微食物网内部的物质流动和能量流动的物质通量。

微食物网是通过小型浮游动物与传统食物链发生联系的，但联结程度在不同研究中有不同见解。Goldman 等^[19]曾假设微食物网是内循环的，物质和能量很少传递到传统食物链，与传统食物链基本上是分离的，但大部分研究者都认为两者是紧密联系的^[25,36,45]；Stern 等^[14]则持中间态度，他认为两者间是有条件地联结；当取食压力很大、藻类生长很少受到循环磷控制时，通过一系列反馈机制使两食物网趋于分离，反之使趋于联结。但无论无何，微食物网的存在意义、微食物网和传统食物链间的联结已经得到共识，研究海洋生态系统的营养动力学机制必须重视这一点。

5 问题与展望

对微型生物体重要性的认识和微食物网的发现是近 20a 的事情。尽管目前已受到各国海洋生物学家的重视，但由于检测技术沿不能满足需要和微型生物本身动态异常复杂的特点，很多基本问题都未弄清。如碳的物质通量问题，Burkitt^[5]和 Blanchot 等^[14]都提出这样的问题（1）原绿藻的数量如此巨大，其命运如何？它如何利用养分，为什么它所生存的水域氮含量都非常微小，难道它有固氮功能？（2）原绿藻如此微小以致很少下沉，那么它在碳汇中起何种作用？什么动物取食它？仅仅是鞭毛虫？面对这些问题人们显得无能为力，对粪块聚合体的行为更是一无所知^[14]。像微食物网这样一个综合性研究对象至今仍处于定性研究阶段。

根据现有文献资料，作者认为在未来不久的时间内以下几个问题将是研究的重点。（1）各种海域和水体中微型生物的监测，特别是初级生产者的蓝细菌和原绿藻，测定其数量、生物量、生产力，并初步分析其分布和其它生态学特征，以便为生态系统层次的研究作基础。为此检测技术和测定方法上必须改进：譬如目前测定水域中的生物量或叶绿素 a 含量常用的拖网方法，几乎丢失了所有的微型植物，即使是实验室内常用的 0.45μm 或 0.8μm 的滤膜过滤，也有部分微型植物丢失，特别是蓝细菌和原绿藻。在初级生产力测定中目前较常用的同位素示踪法也有明显缺陷，因为藻类还可以通过分泌可溶性有机物进入水中，这部分生产力是没有被测定了的。原绿藻因为在落射荧光显微镜下发出的自发荧光非常微弱，而且消退得也很快，因此与细菌经常不能准确鉴别和分离，这种数量上的混淆将直接导致对生态系统和功能的错误估测。最近几年流式细胞仪的应用取得了一些可喜成果，但它只能进行若干大类群的划分，若要真正完成对微型浮游植物的监测，还必须结合其它仪器^[20]。对现有仪器的改造和生产先进仪器无疑会大大推进海洋微型生物的研究。（2）微型生物的单一种群动态仍是近一时期的研究重点。种群的数量、分布等特征都随环境因子的改变而改变，这是自下而上（Bottom-up）的控制，又受到捕食者等的自上而下（Top-down）的控制；因此，必须继续加强微型藻类的养分利用形式、温度、光照、盐度、浊度对它们的影响；细菌对可溶性有机物的利用强度，及其对其它环境因子的反应等。在研究中必需将室内控制实验和野调查相结合。微型浮游动物种群动态研究的重点是弄清主要原生动物的食源以及对每种食源的利用强度，另外弄清原生动物之间及其与小型浮游动物间的捕食关系也是理解其种群动态的基础。在（1）和（2）的基础上，综合分析所调查水域中的所有微型浮游生物的生态学特性、种群间的数量、生物量、生产力关系，可以初步对微食物网进行数量模

拟,建模分析微食物网内部的物质循环和能量流动,有助于更深刻地理解微食物网在海洋生态系统中的重要意义。

关于微型浮游生物在我国也有零星报道,并取得初步成果。如洪华生等对台湾海峡水域生产力的研究^[2],宁修仁等对长江口微型浮游植物生产力的研究等^[3]。但由于技术和方法上的落后,很多领域的研究尚属空白,总体上仍处于起步阶段。相信随着几个重大国际计划的配合开展,大型仪器的改良和引进,该领域的研究会有所突破。

参考文献

- [1] Kerr S R. Theory of size distribution in ecological communities. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 1974, **31**: 1856~1962.
- [2] Chisholm S W, Olson R J, Zettler E R, et al. A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature*, 1988, **334**: 340~343.
- [3] Day J W, Hall C A S, Kemp W M, et al. *Estuarine ecology*. John Wiley & Sons, Inc. 1989.
- [4] Burkill P H, Mantoura R F C, Owens N J P. Biogeochemical cycling in the northwestern Indian Ocean: a brief overview. *Deep-Sea Research* **1**, 1993, **40**(3): 643~649.
- [5] Jochem F J, Pollehne F, Zeitzschel B. Productivity regime and phytoplankton size structure in the Arabian Sea. *Deep-Sea Research* **1**, 1993, **40**(3): 711~735.
- [6] Murphy L S, Haugen E M. The distribution and abundance of phototrophic ultraplankton in the north Atlantic. *Limnol. Oceanogr.*, 1985, **30**: 47~58.
- [7] Olson R J, Chisholm S W, Zettler E R, et al. Pigments, Size and distribution of *Synechococcus* in the north Atlantic and Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 1990, **35**: 45~58.
- [8] Le bouticiller A, Blanchot J, Rodier, et al. Size distribution pattern of phytoplankton in the western Pacific: towards a generation for tropical open ocean. *Deep-Sea Research*, 1992, **39**: 501~509.
- [9] Kirchman D L, Ducklow H W, McCarthy J J, et al. Biomass and nitrogen uptake by heterotrophic bacteria during the spring phytoplankton bloom in the North Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research* **1**, 1994, **41**(5/6): 879~895.
- [10] Miyazono A, Odate T, Maita Y. Seasonal functions of cell density of cyanobacteria and other picophytoplankton in Iwanai bay, Japan. *Journal of Oceanography*, 1992, **48**: 257~266.
- [11] Savidge G, Boyd P, Pomroy A, et al. Phytoplankton production and biomass estimates in the northeast Atlantic Ocean, May-June 1990. *Deep Sea Research I*, 1995, **42**: 500~517.
- [12] Burkill P H, Leakey R J G, Owens N J P, et al. *Synechococcus* and its importance to the microbial foodweb of the northwestern Indian Ocean. *Deep-Sea Research II*, 1993, **40**(3): 773~782.
- [13] Shimada A, Nishijima M, Maruyama T. Seasonal appearance of prochlorococcus in Suruga Bay, Japan in 1992-1993. *Journal of Oceanography*, 1995, **51**: 289~300.
- [14] Blanchot J, Rodier M. Picophytoplankton abundance and biomass in the western tropical Pacific Ocean during the 1992 El Nino year: results from flow cytometry. *Deep-Sea-Research I*, 1996, **43**(6): 877~895.
- [15] Waterbury J B, Watson S W, Valois F W, et al. Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic, cyanobacterium. *Nature*, 1979, **277**: 273~294.
- [16] Campbell L, Vaulot D. Photosynthetic community structure in the subtropical Pacific Ocean near Hawaii (station Aloha). *Deep Sea Research I*, 1993, **40**: 2043~2050.
- [17] Krempin D W, Sullivan C W. The seasonal abundance, distribution, and the relative microbial biomass of chroococoid cyanobacteria at a station in southern California coastal waters. *Can. J. Microbiol.*, 1991, **27**: 1341~1344.
- [18] Olson R J, Chisholm S W, Zettler E R, et al. Spatial and temporal distributions prochlorophyte picoplankton in the North Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research*, 1990, **37**: 1033~1051.
- [19] Vaulot D, Partensky F, Neveux J, et al. Winter presence of prochlorophytes in surface water of the north western Mediterranean Sea. *Limnol. Oceanogr.*, 1990, **35**: 1156~1164.
- [20] Sieracki M E, Haugen E M, Cucci T L. Overestimation of heterotrophic bacteria in the Sargrao Sea, direct evidence by flow and imaging cytometry. *Deep-Sea Research I*, 1995, **42**(8): 1399~1409.
- [21] Vaulot D. The importance of *Prochlorococcus* to community structure in the central North Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 1994, **39**(4): 954~961.
- [22] Palenick P, Haselkorn R. Multiple evolutionary origins of prochlorophytes the chlorophyll a-containing prokaryotes. *Nature*, 1992, **335**: 265~267.
- [23] Partensky F, Hoepffner N, Li W K W, et al. Photoacclimation of *Prochlorococcus* sp. (prochlorophyta) strains isolated from the north Atlantic and Mediterranean Sea. *Plant Physio.*, 1993, **101**: 285~296.
- [24] Fukami K, Muriyuki N, Morio Y, et al. Distribution of heterotrophic nanoflagellates and their importance as the bacterial consumer in a eutrophic coastal seawater. *Journal of Oceanography*, 1996, **52**: 399~407.

- [25] Kirchman D L, Keil R G, Simon M, *et al.* Biomass and production of heterotrophic bacterioplankton in the oceanic subarctic Pacific. *Deep Sea Research I*, 1993, **40**(5): 967~988.
- [26] Ducklow H W. Bacterioplankton distribution and production in the northwestern Indian Ocean and gulf of Oman, September 1986. *Deep-sea Research II*, 1993, **40**(3): 753~771.
- [27] Cho B C, Azam F. Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior. *Nature*, 1988, **332**: 441~443.
- [28] Cole J J, Findlay S, Pace M L. Bacteria production in fresh and saltwater ecosystem; a cross system overview. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1988, **43**: 1~10.
- [29] Cloe J J, Pace M L. Bacteria secondary production in oxic and anoxic freshwaters. *Limnol. Oceanogr.*, 1995, **40**: 1019~1027.
- [30] Naganuma T, Seki H. Abundance and productivity of bacterioplankton in eutrophication gradient of Shimoda bay. *Journal of Oceanography*, 1993, **49**: 657~665.
- [31] White P A, Kalf J B, Rasmussen J B, *et al.* The effects of temperature and algal biomass on bacterial production and specific growth rate in freshwater and marine habitats. *Microb. Ecol.*, 1991, **21**: 99~118.
- [32] Verity P G, Stoecker D K, Sieracki M E, *et al.* Grazing, growth and mortality of microzooplankton during the 1989 North Atlantic spring bloom at 47°N, 18°W. *Deep-Sea Research I*, 1993, **40**(9): 1793~1814.
- [33] Stoecker D K. Particle production by planktonic ciliates. *Limnol. Oceanogr.*, 1984, **29**: 930~940.
- [34] Stoecker D K, Michaels A, Davis L H. Large proportion of marine plankton ciliates are found to contain functional chloroplasts. *Nature*, 1987, **326**: 790~792.
- [35] Sherr E B, Sherr B F, Fallon R D, *et al.* Small, aloricate ciliates as a major component of the marine heterotrophic nanoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 1986, **31**: 177~183.
- [36] Gasol J M. Lack of coupling between heterotrophic nanoflagellates and bacteria; a general phenomenon across aquatic systems. *Limnol. Oceanogr.*, 1993, **38**: 657~665.
- [37] Bernhard A E, Peele E R. Nitrogen limitation of phytoplankton in a shallow embayment in north Puget sound. *Estuaries*, 1997, **20**(4): 759~769.
- [38] Starink M, Bar-Gilissen M-J, Bak R P M, *et al.* Bacterivory by heterotrophic nanoflagellates and bacterial production in sediments of a freshwater littoral system. *Limnol. Oceanogr.*, 1996, **41**: 1399~1409.
- [39] Kirchman D L. Limitation of bacterial growth by dissolved organic matter in the subarctic Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1990, **62**: 47~54.
- [40] Trøgvik L, Sieburth J McN. Effects of flocculated humic matter on free and attached pelagic microorganism. *Limnol. Oceanogr.*, 1989, **34**: 688~699.
- [41] Dolan J R, Gallegos C L. Trophic coupling of rotifers, microflagellates, and bacteria during fall months in the Rhode river estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1991, **77**: 147~156.
- [42] Wheeler P A, Kirchman D L. Utilization of inorganic and organic nitrogen by bacteria in marine systems. *Limnol. Oceanogr.*, 1986, **35**: 781~794.
- [43] Currie D J, Kalf J. The relative importance of bacterioplankton and phytoplankton in phosphorus uptake in freshwater. *Limnol. Oceanogr.*, 1984, **29**: 311~321.
- [44] Sterner R W, Chrzanowski T H, Elser J L. Sources of nitrogen and phosphorus supporting the growth of bacterioplankton in an oligotrophic Canadian Shield Lake. *Limnol. Oceanogr.*, 1995, **40**(2): 242~249.
- [45] Wickman S A. Trophic relations between cyclopoid copepods and ciliated protists: complex interactions link the microbial and classic food webs. *Limnol. Oceanogr.*, 1995, **40**: 1173~1181.
- [46] Simek K, Bobmkova J, Macek M, *et al.* Ciliate grazing on picoplankton in a eutrophic reservoir during the summer phytoplankton maximum; a study at the species and community level. *Limnol. Oceanogr.*, 1995, **40**: 1077~1090.
- [47] Williamson C E. The predatory behavior of *Mesocyclops edax*: predator preference, prey defences, and starvation-induced changes. 33 Stoecker, D. K. 1984. Particle production by planktonic ciliates. *Limnol. Oceanogr.*, 1984, **29**: 903~909.
- [48] Weisse T. Responses of the microbial loop to the phytoplankton effects of zooplankton spring bloom in a large pre-alpine lake. *Limnol. Oceanogr.*, 1990, **31**: 998~1009.
- [49] Goldman J C, Dennet M R. Phagotrophy and NH_4^+ regeneration in a three member microbial food loop. *J. Plankton Res.*, 1992, **14**: 649~663.
- [50] 洪华生, 阮五崎, 黄邦钦, 等. 台湾海峡初级生产力及其调控机制研究. 见: 洪华生著. 中国海洋学文集 7. 北京: 海洋出版社, 1997. 1~15.
- [51] Ning X, *et al.* Standing stock and production of phytoplankton in the Changjiang (Yangtze River) estuary and the adjacent East China Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1995, **49**: 141~150.