

海洋固氮生物多样性及其对海洋生产力的氮、碳贡献

董俊德^{1,2}, 王汉奎^{1,2}, 张^{1,2}, 黄良民^{1,2}, 王肇鼎^{1,3}

(1. 中国科学院南海海洋研究所, 广州 510301; 2. 热带海洋生态与环境国家野外重点实验站, 三亚 572000; 3. 中国科学院大亚湾海洋生物综合实验站, 深圳 518121)

摘要:固氮生物及其共生体在自然生态系统的氮素供给和生产力的持续发展中有重要作用。是贫营养盐海域和海洋生态系统中新生产力的主要贡献者。就海洋固氮生物研究的历史和现状, 以及在世界不同海域和海洋生态环境条件下, 海洋固氮生物的物种多样性和在海洋生态环境中的生存方式、共生互作关系多样化, 作较全面的概述。综合分析了海洋固氮生物的固氮能力(活性)、在光合固碳中的作用和对初级生产力的贡献。介绍了固氮生物在海洋生物链和海洋不同生态系统和生物群落中的作用及其对环境的影响的最新研究概况。

关键词:海洋固氮生物; 生产力; 氮碳贡献

Marine Nitrogen-Fixing Organisms and Their Contribution to the N and C Requirement for Marine Biological Production

DONG Jun-De, WANG Han-Kui, ZHANG Si, HUANG Liang-Min, WANG Zhao\|Ding

(1. South China Sea Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences Guangzhou 510301, China; 2. Tropical Marine ecosystem and Environment International Key Research Station, Sanya 572000, China; 3. Marine Biological Research Station at Daya Bay, CAS Shenzhen 518121, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(10): 1741~1749.

Abstract: Nitrogen-fixing marine microorganisms and their symbiotic associations can convert the most abundant, but inert form of nitrogen into biologically available substrate and therefore, they play an important role in the introduction of N into the biosphere. This process has important significance especially in natural and oligotrophic ecosystems.

This paper reviews the research development on biological nitrogen-fixation, and offers a comprehensive understanding of the nitrogen-fixation role, which nitrogen-fixers play in marine biogeochemical cycling and biological production. It summarizes the N₂-fixing contribution to C and N requirement for marine ecosystems, which include mangrove forest, coral reefs, coastal waters, estuaries, detrital sediment and microbial mats, and marine grass beds such as *Syringodium*, *Spartina alterniflora*, *Diplanthera wrightii*, and *Thalassia testudini* communities.

The review of the resources, ecological distribution, community structure and function of marine N₂-fixing organisms shows that there is a strong direct relationship between photosynthesis (sinks of atmospheric CO₂) and biological N₂-fixation (uptake of new nitrogen) in every ecosystem described above.

In conclusion, the research progresses have been made on the discovery of diversity of N₂-fixing organisms and their symbiotic associations. N₂-fixers include cyanobacteria *Trichodesmium*, *Oscillatoria*,

基金项目: 国家自然科学基金青年基金资助项目(40006009); 国家重点热带海洋生物试验站和中国科学院大亚湾海洋生物综合实验站基金资助项目(S9611)

收稿日期: 2001-04-27; 修订日期: 2002-05-10

作者简介: 董俊德(1965-), 安徽人, 硕士, 副研究员。主要从事海洋生态、微藻培养及生态生理研究。E-mail: Dongjunde@vip.163.com

Pelagothrix, *Katagnymene*, *Synechococcus*, *Microcysits*, *Synechocystis*, *Calothrix*, *Richelia intracellularis*, *Lyngbya confervoides*, *Microcoleus chthonoplastes*, *Scytonema*, *Rivularia*, *Dichothrix*, *Tolypothrix*, *Hyella*, *Mastigocoleus*, *Phormidium*, *Gloeocapsa*, *Nodularia*, *Plectonema*, *Scopulonema*, *Aphanizomenon*, *Chamaesiphon*, *Anabaena*, and *Nostoc*, heterotrophic N₂-fixing bacteria including members of the genera *Klebstella*, *Vibrio*, *Clostridium*, *Desulfovibrio*, and *Pseudomonas*, photosynthetic bacteria like *Chromatium*, and *Beggiatoa* as well as their symbiotic association such as *Richelia intracellularis* - *Rhizosolenia*; *Richelia intracellulatis*-*Climacodium*, *Hemiaulus*-*Cyanobacteria*, *Sponge*-*Cyanobacteria* and *Syringodium isoetifolium*-*Cyanobacteria*.

Key words: marine N₂-fixing organisms; biological production; carbon and nitrogen contribution
文章编号:1000-0933(2002)10-1741-09 中图分类号:Q16,Q17,Q945.1 文献标识码:A

固氮生物就是具有将空气中的氮气(N₂)转化为可被生物体利用氮素功能的生物。有此特殊的功能,这就决定了固氮生物在氮为主要限制元素的海洋自然生态系统中有极其重要的作用。首先,在海洋的各种生态系统中,生物固氮是重要的“新”氮素的来源,并同时促进碳的光合固定,形成新生产力,因此对海洋的氮碳等生源元素的生物地球化学循环和海洋生产力的形成和持续发展有重要意义^[1~4]。第二,海洋固氮生物及其共生体(Symbiotic associations)的多样性对海洋生态系中生物的群落结构与功能产生及其重要的影响^[5,6]。第三,固氮生物也是环境变化的重要生态指示物,对海洋环境的维护和生态平衡有重要作用^[7~9]。因此,生物固氮作为海洋生态系统和生源元素生物地球化学循环的重要环节,对海洋生物圈及海洋生态环境产生极大的影响^[2]。本文就海洋固氮生物多样性及其在海洋生物生产力中的作用作较全面的阐述。

1 生物固氮的概念、研究历史及现状

分子氮(N₂)在生物体内由固氮酶催化还原为氨的过程称为生物固氮作用。固氮的总反应式为:

$$\text{N}_2 + 8\text{e} + \text{nATP} + 8\text{H}^+ \xrightarrow{\text{固氮酶}} 2\text{NH}_3 + 4\text{H}_2 + \text{nADP} + \text{nPi} \tag{1}$$

由(1)可以看出生物固氮是需要消耗大量的能量(ATP),并伴随放氢的过程^[10]。

1888 年 Beijerinck 第一次分离出具有固氮活性的微生物,1889 年 Frank 发现长有蓝藻的土壤有固氮能力,并且由 Drews(1928)第一个在无氮培养基上能生长多变鱼腥藻等纯培养物而得到证实^[11]。到 20 世纪 60 年代,随着 C₂H₂ 还原法测定固氮活性的方法产生后,已发现有细菌、放线菌和蓝藻或称蓝细菌(Cyanobacteria)三大类固氮微生物。虽然能直接固氮的生物都是原核生物,但通过自生、联合固氮、共生固氮的方式,它们和群落中其他多种生物一起形成丰富多样的生物固氮生态体系。

20 世纪 70 年代起,由于当时世界处于能源危机,鉴于人工合成化学氮肥需要大量的能源,因而在世界范围内第一次掀起生物固氮研究高潮,研究领域涉及固氮生态生理、遗传、生化、结构组成等,研究目标主要是通过生物固氮增加植物的氮素供应,提高作物的生产力水平。生物固氮研究成为仅次于光合作用研究的第二大研究领域。

20 世纪 80 年代后期以来,人们研究发现在森林、湖泊、海洋等自然生态系统中,由于氮、磷、碳等元素是初级生产力的主要限制因子,固氮生物在生态系统的氮、碳贡献有至关重要的作用,对生态系的群落结构、演替和生产力持续发展有重要影响。因此,进行固氮生物对自然生态系统碳、氮等生源元素地球化学循环和全球气候环境的影响研究,成为目前生物固氮研究的前沿领域。

由于“乙炔还原法”的不断完善,从 1961 年以来,美国、澳大利亚、日本、南非、印度、英国等国分别对海洋生物群落中的海洋生物固氮能力作较为详细的研究^[1,5,12~14]。如红树林生态系,珊瑚礁生态群落,特定海域真光层水域,海洋微藻垫(Marine microalgae mat)和海草床(Seagrass Bed)生物群落等。目前在大西洋、加勒比海地区、南部非洲沿岸、印度洋及地中海地区有较多的研究报道。研究结果表明海洋固氮生物在世界不同海域都有分布,物种多样性和共生互作方式,对海洋的生物链中的物质和能量传递及生产力的持续和平衡发展有重要作用。我国在进行海洋浮游植物的发布和种类的调查时有一些海洋固氮蓝藻的

调查^[15],并在微型蓝细菌在食物链中的作用、海洋蓝藻的特征色素研究等方面有一定的报道^[16~18],但就海洋固氮生物在海洋中的固氮能力及其在海洋生态学中的意义,还未见有系统的研究报道。

由于海洋蓝藻在海洋生态系统中的作用,美国等国家近年来还进行可造成赤潮的海洋浮游蓝藻如束毛藻(*Trichodesmium*)的卫星遥感监测^[19]以及海洋固氮生物的分子分类学和遗传多样性^[20~22]等方面研究。

2 极其丰富、多样的海洋生物固氮生态体

海洋中有极其丰富的海洋固氮生物种群及其固氮方式的多样性,经过多年的进化和演替,形成丰富多彩的结构形态和多种生物间的共生互作关系^[23~27]。

2.1 主要固氮生物的种类

2.1.1 蓝藻类 该类固氮生物在生物固氮的同时还进行光合固碳作用。首先在海洋中分布最广的是束毛藻属(*Trichodesmium*),包括铁氏束毛藻(*T. thiebautii*),汉氏束毛藻(*T. hildebrandtii*)等,它们是外海浮游型蓝藻。另外属于浮游性蓝藻的有颤藻属(*Oscillatoria*)、浮丝藻属(*Pelagothrix*)、假膜藻属(*Katagnymene*),球状微型蓝藻代表属有聚球藻属(*Synechococcus*)、微囊藻属(*Microcystis*)、聚胞藻属(*Synechocystis*)。

其次有固着海底、岩石和植物及其他生物共生的蓝藻有眉藻属(*Calothrix*)、胞内植生藻(*Richelia intracellularis*)、丝状鞘丝藻(*Lyngbya confervoides*)、原型微鞘藻(*Microcoleus chthonoplastes*)、伪枝藻属(*Scytonema*)、胶须藻属(*Rivularia*)、双须藻属(*Dichothrix*)、单歧藻属(*Tolypothrix*)、蓝枝藻属(*Hyella*)、鞭鞘藻(*Mastigocoleus*)、席藻属(*Phormidium*)、粘球藻属(*Gloeocapsa*)、节球藻属(*Nodularia*)、织线藻属(*Plectonema*)、岩线藻属(*Scopulonema*)、束丝藻(*Aphanizomenon*)、管孢藻属(*Chamaesiphon*)、鱼腥藻属(*Anabaena*)、深水型的蓝藻有蓝纤维藻属(*Dactylococcopsis*)、念珠藻属(*Nostoc*)等。

2.1.2 异养细菌类 固氮细菌在沿岸沉积物和海水中有肺炎克雷伯氏菌、产气肠杆菌、脱硫弧菌、梭菌属、固氮菌属、黄杆菌、芽胞杆菌、克氏杆菌属(*Klebstella*)、弧菌属(*Vibrio*)、梭状芽胞杆菌(*Clostridium*)、脱硫弧菌属(*Desulfovibrio*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)等属中的一些种。

2.1.3 光合细菌类 固氮红螺菌、红硫菌及紫硫菌,如着色菌属(*Chromatium*)、无色硫细菌,如贝氏硫细菌(*Beggiatoa*)等。它们主要是和其他生物联合固氮,可进行光合作用和化能合成作用。

2.2 海洋生物组成多样的联合、共生固氮体系

海洋中有极其丰富和复杂的生物生态群落,海洋中的固氮生物及其共生体在生态群落中有极其重要的位置,并对海洋生物群落的结构和功能、海洋生态系统生源元素的地球化学循环以及地球气候环境有极其重要的影响。

2.2.1 红树林生态系统的联合固氮体系 红树林是重要的海洋近岸生态系统。对海洋环境保护和生态平衡有重要作用,是海洋生产力的重要组成部分。在自然海洋沿岸生态系统中,维持其高生产力的营养元素的来源,是研究的重要课题。

有学者^[14]在研究了南非的 Beachwood 红树林自然保护区后指出,有大量根际固氮细菌和红树林根系主要为海榄雌(*Avicennia marina*)的联合固氮。另外,还有蓝藻包括丝状鞘丝藻(*Lyngbya confervoides*)、泥生颤藻(*Oscillatoria limosa*)、原型微鞘藻(*Microcoleus chthonoplastes*)等与根系的联合固氮,其中,固氮生物在根系周围获得根系分泌的有机物,作为固氮的能源和碳源,固氮活性与温度、光照强度、日照强度和季节性变化有重要关系,生物固氮的 24.3% 化合态氮供给红树林吸收。

在墨西哥的西北部对红树林根际、气生根系与蓝藻的联合固氮关系作详细研究^[28],证明红树林根系不同的位置,可能联合共生不同的海洋蓝藻,在靠近沉积物的底部部分主要联合非异型胞的丝状蓝藻,如颤藻属(*Oscillatoria*)和鞘丝藻属(*Lyngbya*),中心区域主要有聚集微鞘藻(*Microcoleus*),上面部分主要有隐杆藻属(*Aphanothece*)等蓝藻。从气生根中分离出微鞘藻(*Microcoleus*)和鱼腥藻属(*Anabaena*),并以鱼腥藻属为优势种。同时研究指出它们的固氮活性有着明显的季节性变化以及日变化特征。Pelegri 在美国沿岸还进行了不同两栖数据林生态区系中的固氮活性研究^[29]。

由此可知,在红树林生态系统中有及其完善和高效的联合固氮生态系的存在,是红树林生态系统氮素

的重要来源。

2.2.2 珊瑚礁生态系的固氮系统 珊瑚礁生态系统是热带海洋环境的特征生态系统,就珊瑚礁生态系统中的低营养盐浓度,能维持高生物生产力的持续发展问题,至今还成为中外学者研究的热点问题^[30~33],尤其是就生态系统内部的氮素来源问题,还没有得到合理的解释。目前比较公认的氮源途径^[32,33],第一是来自陆源氮的供给和降雨的输出,第二是海洋内在营养盐丰富的冷水的上升流的侵入,第三是由于珊瑚礁生态系统中珊瑚及其共生体的自营养过程,即其生态系内与之共生的海洋固氮生物^[34,35]供给其生态系统的“新”氮源,维持其高生产力的持续发展。

Yamanuro^[34]在西太平洋的 Palau 和 Ishigaki 的珊瑚礁中,通过初级生产者中高 $\delta^{13}\text{C}$ 、低 $\delta^{15}\text{N}$ 的同位素测定研究结果证明,其珊瑚礁底栖的初级生产者的氮源主要来自于生物固氮作用。而该珊瑚礁生态系统中 CO_2 光合固定是伴随着新氮源的吸收和固定而同时发生的,说明在珊瑚礁生态系统中,靠生物固氮作用对整个生态系统中的碳、氮同化有着重要作用。同时光合固碳作用和生物固氮作用有极其密切的联系,这种联系也表现在其它海洋固氮生物中。

在澳大利亚的大堡礁和泻湖中也存在有大量的固氮生物及其共生体^[1]。共同维持着生物群落的化合氮素和有机碳的合成和利用。在马舌尔群岛的 Enwetak Atoll,受潮汐影响的珊瑚礁坪地,固氮生物的固氮率(主要是苔垢眉藻 *Calothrix crustacea* 的固氮)可与栽培农业条件下的固氮比较^[24]。甚至在低潮时,藻仍处于潮湿环境,与浸水时一样固氮,估计平均固氮率为 $1.8\text{kgN} \cdot \text{hm}^2 \cdot \text{d}^{-1}$ 。通过澳大利亚的大陆架大堡礁珊瑚(*Porites lobata*)的 $\delta^{15}\text{N}$ 研究, Sammarco^[35]认为在大陆架中部的珊瑚生态系统的氮源有一部分来自与之联合生长的海藻垫的生物固氮作用。

在珊瑚礁群落中海洋蓝藻与海绵属形成内共生关系:蓝藻固氮供给海绵氮素需求,海绵提供蓝藻的营养需求及微氧固氮环境。在珊瑚礁群落中海洋蓝藻还与绿藻如小网藻(*Microdictyon*)和褐藻如网地藻(*Dictyota*)联合固氮。在巴哈马群岛珊瑚礁 20m 深处有此联合固氮,固氮量为 $3.8\mu\text{gN} \cdot (\text{kg dryw})^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 。另外有珊瑚和固氮细菌的互作联合固氮,如石珊瑚(Stone Corals)和固氮菌属的联合,在此生态群落中也有蓝藻和固氮细菌的联合固氮作用。另外,珊瑚礁生态系统中,水域的浮游性蓝藻如束毛藻的固氮可大规模提供大堡礁(Great Barrier Reef Lagoon)的氮^[1]。

2.2.3 在海草生态群落中的联合固氮 在海洋的海草床、海藻垫群落中,有更复杂多样的海洋蓝藻及其共生系统,如针叶藻(*Syringodium* sp.)群落、泰来藻(*Thalassia* sp.)群落、马尾藻群落、大叶藻(*Zostera*)群落等都有相应的蓝藻种群以多种方式共生,对这些生态群落的生产力发展、海洋环境维护和生态平衡有重要关系^[36~39]。

温带海洋植物大叶藻(*Zostera* sp.)具有很高的生产力,它可以维持相当量的根际固氮,其中 *Z. marina* 和 *Z. nolhii* 根际都有很大的固氮量,大叶藻根际的固氮活性同时受来自于根际的可获得性有机碳以及植物根际中维持低氮浓度所控制^[36,40],固氮生物的固氮量在 $0.1 \sim 7.3\text{mg N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 之间,其大小取决于季节的变化,估算每年有 $0.4 \sim 1.1\text{g N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,每年总固氮量的 $6.3\% \sim 12\%$ 贡献给大叶藻。

进一步研究证明大叶藻的光合作用对大叶藻根际固氮活性有很大的影响,大叶藻根际的固氮率很大程度上取决于光合作用活性,同时探明了在大叶藻根际的固氮活性的季节性变化^[36],并指出根际中联合固氮的优势固氮菌是硫还原细菌。

海岸线盐土沼泽及潮间带,存在大量的平滑网茅^[37](*Spartina alterniflora*)与固氮生物的联合固氮作用,因平滑网茅能产生较多的根系分泌物,固氮细菌与其根围相联合固氮,其根际土、泥层表面也有蓝藻固氮,在网茅死亡的枝叶和腐根中有更高的固氮活性。Paerl 等^[26]对美国大西洋沿岸水域和北卡罗尼亚的沿岸潮间带的底栖微生物垫群落中,对沿岸湿地的腐败的平滑网茅及大叶藻群落的海洋蓝藻进行研究,证明有束毛藻、鱼腥藻、颤藻和束丝藻属,在另外的藻群中有席藻、鞘丝藻、微鞘藻等,这些蓝藻对大叶藻和平滑网茅群落的氮素供应有重要意义,并就微量元素、光照、厌氧环境等对固氮的影响作详细研究。

另外 3 种海草被种子植物赖特氏二药藻(*Diplanthera wrightii*)、针叶藻(*Syringodium filiforme*)和泰来藻(*Thalassia testudini*)有很强的根际固氮活性,能维持很高的生产力水平^[24]。

泰来藻(*Thalassia testudini*)其固氮率可达到 $350\sim 1700\text{kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 已经超过了豆科植物和森林的固氮率水平。这主要与其有庞大的根系和根际中的还原环境有关,使更有利于根际固氮细菌的生物固氮作用。

在澳大利亚的 Catpentaria 湾,其海草床群落中以针叶藻为优势种群,通过 3 种不同的方法进行固氮活性测定,结果表明在针叶藻中,固氮量在 $16\sim 47\text{mg N}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$,而有泰来藻的礁石平台固氮生物固氮量范围在 $13\sim 19\text{mg N}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$,位于 Weipa 的 *Enhalus acoroides* 群落中平均固氮量为 $25\text{mg N}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 。以针叶藻(*Syringodium isoetifolium*)为优势的海藻生态群落,在海草叶表寄生的固氮生物固氮量占总固氮的 5%,而与针叶藻根际根子联系共生的固氮量占 8%,固氮海洋植物的所需求的 8%~16%来自于当季的生物固氮作用。

2.2.4 在海水水域中的联合固氮作用 束毛藻是研究最多的海洋固氮蓝藻,也是在海洋中分布最广的近洋性海洋浮游蓝藻,是寡营养海洋生态系统的主要优势种。它是对海洋及全球环境有重要意义的海洋蓝藻^[2,41]。Carpenter 也证实在加勒比海域中该藻每天有 $110\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 光合生产,以及有 $1.3\text{mgN}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 的新氮源固定,约占海域初级生产力的 20%^[8]。Karl^[4]在研究北太平洋夏威夷附近海域后认为,该海域的 ALOHA 位点上层水域(0~45m),在观察的 3 年期间,束毛藻生物量不断增加,主要有 *T. thiebautii* 和 *T. erythraeum*,并估计出束毛藻本身就能提供 $51\text{mmolN}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$,这相当于该水域颗粒氮输出的 50%为生产力所用。由此可见,束毛藻对海洋生产力有至关重要的作用。

在海洋浮游生物中,一些海洋细菌和海洋蓝藻可形成细胞外共生关系,海洋中的固氮蓝藻细胞有两类细菌与之共生,一类是聚集在营养细胞周围的细菌,在利用蓝藻固定氮素的同时为蓝藻提供 CO_2 和无机营养。另一类细菌存在于异型胞周围,通过趋化作用附着在异型胞的连接处,消耗氧气以提供还原性的环境,维持固氮酶活性。同时,海洋固氮菌属细菌可以和海洋硅藻如 *Asterionella glacialis* 和绿藻如 *Chlamydomonas reihardtii* 等形成外共生关系,这种关系往往是导致海洋赤潮的起因之一。

硅藻根管藻(*Rhizosolenia*)及梯形藻(*Climacodium*)和内共生的蓝藻胞内植生藻(*Richelia intracellularis*)之间的内共生,已形成形态和生理结构上的变化,使两者能高效地交换有机碳和氮素,互通有无,共生共存^[42]。而根管藻与蓝藻的共生体在海洋中更常见,如夏威夷邻近海域就占很大的比例。在三亚湾至少发现有 3 种属于这种共生关系。胞内植生藻还可以和角毛藻(*Chaetoceros*)外面附生形成外共生关系。半管藻—蓝细菌的共生体系(*Hemiaulus-Cyanobacteria*)在北大西洋西南部的半管藻占有较大优势,现证明有 98% 以上的半管藻与蓝藻共生,并有较强的固氮活性^[43]。

此外海洋蓝藻能与甲藻共生,如横裂甲藻类的鸟毛藻属(*Ornithocercus*)和 *Histioneis* 的环带(Cingular list)中就有蓝藻的共生^[25]。近年来综合研究证明,海水水域和海洋生物群落中还有超微型蓝细菌,如聚球藻属(*Synechococcus*)、聚胞藻属(*Synechocystis*)等在海洋初级生产力、生产力和食物链中发挥着巨大作用^[5,16]。

2.2.5 同滤食性贝类的联合固氮 英国海岸有绿藻刺粉藻(*Codium fragile*)附着扇贝和牡蛎上,而该绿藻附着大量的固氮菌相互传递着氮、碳,固氮菌固定的氮有 4% 的氮供给该绿藻^[24]。蛤类(*Vigha luteloa*)可以直接与蓝藻、固氮菌的联合固氮。在三亚湾和大亚湾发现有多种蓝藻附着在珍珠贝、牡蛎、藤壶、蛤类等贝类上,形成密切的联合固氮关系。

总之,由于各种各样的海洋固氮生态系统的存在,其固氮、固碳为海洋生物生产过程提供所必须的碳源和氮源,同时“海洋生物泵(Biological pump)”将碳、氮转化为有机的碳、氮及海洋生产力,提供有效的能流和物流。

3 固氮生物固氮贡献以及对海洋生产力的作用

3.1 固氮生物对海洋初级生产力的贡献

3.1.1 固氮生物本身是海洋初级生产者 在海水中自由生长的束毛藻,在热带的北大西洋海域每天有 $165\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 的光合生产,由它在真光层固定的新氮源大约为 $30\text{mg N}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$,在 Caribbean 海域平均有 $15.9\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$ 的 Chla 在束毛藻体内,占总 Chla 的 61%,约有 60% 的初级生产力来自于固氮蓝藻

藻。在阿拉伯海 1995 年仲夏的束毛藻(*T. erythraeum*)水华,覆盖整个阿拉伯海表面的 20%^[44]。

依据在海洋中氮是限制性营养元素,以前人们认为海洋的生物泵初级生产者吸收利用可溶性无机碳(DIC)和吸收 NO₃⁻ 是呈正相关,并将同时消耗的碳氮(C/N)摩尔数之比定为 6.6(即为 Redfield 比率),作为海洋浮游生物碳、氮循环的普遍标准而用了几十年。然而, Raymond^[45]在对大西洋真光层研究后指出,从海洋中化合氮(NO₃⁻)的消耗,利用 Redfield 比率外推,会严重低估从真光层中有机碳的输出。更有学者^[46]在研究委内瑞拉和秘鲁海域上升流生态系统后明确指出,海洋中共同消耗的△DIC/△NO₃⁻ 比率在 10.1~28.6 更适合热带真光层群落,造成与 Redfield 比值差异的重要原因是由于海洋的生物固氮作用,大约有 34%~77% 有机碳新生产归因于海洋蓝藻对 N₂ 的固定(同化)。由此可知,海洋蓝藻及其光合固氮功能对海洋生态系的碳、氮循环和新生产力水平有直接影响,并对海洋生态类群结构和功能有重要的调控作用。

3.1.2 其它初级生产力氮素的重要供给者 在大西洋西南部,胞内植生藻和硅藻根管藻的共生,是海洋中初级生产力的主要组成,其中所需的氮素主要是来自蓝藻植生藻的固氮作用。而作为重要初级生产力的半管藻,已证明有 98% 以上和蓝藻共生固氮。红树林生态系中,估算年所需要的氮素有 24.3% 是由当季蓝藻的联合固氮作用供给。

巴哈马群岛珊瑚礁于 20m 深处还有 3.8mg N · (kg dry w)⁻¹ · h⁻¹,而马舌尔群岛的平地珊瑚礁平均固氮作用(主要以眉藻为主)为 1.8kg N · hm⁻² · a⁻¹。在热带针叶藻的海藻床,蓝细菌是异养生物的重要食物来源,同时从被破坏的蓝细菌中释放或蓝细菌自身分泌的无机氮源是针叶藻生长的重要氮源^[37]。针叶藻群落固氮量为 16~47mg N · m⁻² · d⁻¹。植物总氮有 8%~16% 来自生物当季固氮。

在秘鲁和委内瑞拉海域中,由束毛藻(*T. thiebautii*)和聚球藻属(*Synechococcus* sp.)为主产生的固氮积累,将有多达 50% 以可溶性有机氮(DON)形式释放,而释放出的 DON 可能是该海域甲藻(*Gymnodinium splendens*)赤潮中氮的主要来源,因此是形成赤潮的主要责任者^[46]。

估计每年地球固氮约(122~139)×10⁹ Kg N · a⁻¹,全球海洋固氮量约 10×10⁹ kg N · a⁻¹,这其中还没有估计赤潮在海洋中产生的固氮,如在印度洋东南沿岸的 Turicorin 湾,1989 年 *T. theibautii* 的赤潮,最大的初级生产力为 51.2 mg C · m⁻³ · h⁻¹, Chla 含量为 535.26 mg · m⁻³。

而在北大西洋中束毛藻的初级生产力为 165 mg C · m⁻² · d⁻¹,固氮量为 30 mg N · m⁻² · d⁻¹。因赤潮而产生的固氮量就是 5.4×10⁹ kg N · a⁻¹。

3.2 对综合生产力再生产的贡献

海洋固氮生物固定的新生氮源和有机碳源主要通过以下途径,迅速而高效地进入相应生态系统的生产力组成。

(1) 固氮生物体→分泌、死亡分解产生有机氮^{细菌分解转化}→可溶性无机氮→被其它植物吸收产生初级生产力。

(2) 固氮生物体→分泌、死亡分解产生有机氮^{细菌直接利用}→微生物自身生物量
微型食植动物
量→原生动物→后生动物,进入食物网。

(3) 固氮生物^{生物固碳、固氮}→提供化合态氮→促进其它浮游植物进行生物固碳,形成有机物质和生物体→被滤食性动物、浮游动物、杂食性动物和鱼类等所食→进入食物链,产生综合生产力。

有关研究表明,由低一级的营养级向高一营养级转化:

初级生产者(Primary producer)→草食性动物(Herbivore)→食肉性动物(Carnivore)→高级食肉性动物,如鱼类。

平均转化效率为 9.2%~10% 左右,因此对初级生产力和生物量生产的估算是必要的,它们对当前渔业捕捞业有重要贡献。

4 结语

总之,海洋中有极其丰富的固氮生物种群和多样的共生固氮方式,它们是海洋生态系统中生物所需“新”氮素的主要供应者,对海洋的初级生产力及综合生产力有极其重要的作用。

对海洋水域中的生物固氮研究,可合理提高对海洋新生产力水平的过低估算。修正原有的海洋生物吸收氮、碳摩尔数比值,即使原有的吸收 N:C 摩尔比值(Redfield 比率)在 6.6 的基础上有较大的提高,尤其是在热带海洋水域中。

进行生态群落的生物固氮研究,对了解生物的种类结构,演替特征,群落的固氮、光合固碳等功能有重要作用。

对热带海洋生态系统的生物固氮研究,可主要解决在低的营养盐环境中,为何能维持高的生物生产力的水平,在寡营养盐的海域何以存在高生产力的“绿洲”!

海洋生物固氮的研究对生源元素氮、碳的生物地球化学循环有重要作用。可更合理地解决碳、氮生物地球化学循环中的“源(Source)”与“汇(Sink)”的平衡。在全球的氮、碳平衡预算中,碳循环有一个很大的未探明的汇、氮循环模型研究有“丢失的氮(Missing nitrogen)”,这是当今科学界感到困惑的重要问题。无处不在的海洋生物固氮体系及其强大的固氮、固碳作用,使科学家将其作为碳、氮循环的关键环节,而得到充分的重视!

此外,海洋蓝藻与海洋环境维护和生态平衡有重要关系。如海洋蓝藻可以降解海洋中的化学杀虫剂,分解原油^[8],可以作为海域中富营养化的生态指示物^[9]。固氮生物对海洋沿岸沙丘的稳定也有重要作用,它为固定沙丘的植被提供氮素供应,使沙丘化植被能在自然条件下持续发展^[7]。海洋蓝藻也是海洋药物的生物资源之一。

另一方面,海洋固氮生物与其它藻类形成的共生体,如束毛藻属、根管藻-胞内植生藻、半管藻-胞内植生藻等本身就是赤潮的形成者。蓝藻的固氮也为许多赤潮藻类提供可靠的氮源。因此研究海洋生物固氮对海洋生物多样性,海洋污染防治及环境保护、赤潮研究及海洋生产力的持续发展都有极其重要的作用。

参考文献

- [1] Bell P R F, Elmetri I and Uwins P. Nitrogen fixation by *Trichodesmium* spp. in the Central and Northern Great Barrier Reef Lagoon: Relative importance of the fixed-nitrogen load. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1999, **186**:119~126.
- [2] Capone D G. *Trichodesmium*, A globally significant marine cyanobacterium. *Science*(Wash.), 1997, **276**(5316): 1221~1229.
- [3] Carpenter E J. Major role of the cyanobacterium *Trichodesmium* sp in nutrient cycling in the north Atlantic ocean. *Science*(Wash.), 1991, **254**(5036):1356~1358.
- [4] Karl D. The role of nitrogen fixation in biogeochemical cycling in the subtropical North Pacific Ocean. *Nature*, 1997, **388**(7):533~538.
- [5] Charpy L and Blanchot J. Picophytoplankton biomass, community structure and productivity in the Great Astrolabe Lagoon, Fiji. *Coral. Reefs.*, 1999, **18**:255~262.
- [6] Pinckney J L. Impacts of seasonality and nutrients on microbial mat community structure and function. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1995a, **123**(1~3):207~216.
- [7] Ede F J. Centre for Advanced Engineering, New Zealand. *Nature*, 1997, **388**(7):533~538.
- [8] Kuritz T and Wolk C P. Use of filamentous cyanobacteria for biodegradation of organic pollutants. *Appl. Environ. Microbil.*, 1995, **16**(1):234~238.
- [9] Peter R F B, Ibrahim E. Ecological indication of eutrophication in the Great Barrier Reef Lagoon, *AMBIO*(in Chinese), 1995, **24**(4):208~215.
- [10] Kumazawa S and Shimamura K Photosynthesis-dependent production of H₂ by a marine N₂-fixing cyanobacterium, *Anabaena* sp. *J. Mar. Biotechnol.*, 1993, **1**(3):159~162.
- [11] Drews S K. Ueber Assimilation der Luftstieks durch. *Blualgen Zbl. Bakt.*, (2Abt.), 1928, **76**:80.

- [12] Giskes W W C and Krauy G W. ^{14}C labelling of algal pigments to estimate the contribution of different taxa to primary production in natural seawater sample. *ICES Marine Science Symposia*. 1993, **197**:114~120.
- [13] Mallin M A. Commentary on primary productivity and nutrient limitation in the Neuse River Estuary, North Carolina, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1994, **111**:311~312.
- [14] Mann F D. Biological nitrogen fixation associated with Blue green algal communities in the Beachwood Mangrove Nature Reserve 2. Seasonal variation in acetylene reduction activity. *S AFR J BOT/S- AFR Tydskr Plantkd.* 1993, **59**(3):1~8.
- [15] Huang Z G(黄宗国) Chief editor, Marine Species and their distributions in China's seas ,Beijing: China Ocean Press, 1994.
- [16] Xiao T(肖天), Zhang W C(张武昌), Wang R(王荣). Elementary studies on the roles of cyanobacteria in marine microbial food loop, *Marine Sciences*(in Chinese)(海洋科学), 1999, **5**:48~50.
- [17] Wang H L(王海黎), Hong H S(洪华生). Photosynthetic pigments as biomarkers of biogeochemical processes in coastal waters I. The distribution of photosynthetic pigments and their indication for phytoplankton community structure in the Taiwan strait. *Acta Oceanologica Sinica*(in Chinese)(海洋学报), 2000, **22**(3):94~102.
- [18] Huang BQ(黄邦钦), Lin X J(林学举), Hong H S(洪华生). Distribution and environmental controlling of picophytoplankton in western Xiamen waters, *Journal of Oceanography in Taiwan Strait*(in Chinese)(台湾海峡), 2000, **19**(3):329~336.
- [19] Subramanian A. An empirically derived protocol for the detection of blooms of the marine cyanobacterium *Trichodesmium* sp. using CZCS imagery. *International J. remote. sensing.* , 1994, **15**(8):1559~1569.
- [20] Kirshtein J D. Determination of N_2 -fixation potential in the marine environment: Application of the polymerase chain reaction. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* , 1993, **95**:305~309.
- [21] Zehr J P. New nitrogen-fixing microorganisms detected in oligotrophic oceans by amplification of nitrogenase(Nif H)genes. *Applied and Environmental Microbiology*, 1998, **64**(9):3444~3450.
- [22] Zehr J P. Nitrogen fixation in the marine environment: Relating potential to nitrogenase activity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* , 1996, **203**(1):61~73.
- [23] Johnson P W and Sieburth J M. Chroococcoid cyanobacteria in the sea: A ubiquitous and diverse phototrophic biomass. *Limnol. Oceanogr.* , 1979, **24**(5):928~935.
- [24] Sprent J I, *Nitrogen fixation Biology*(in chinese), Beijing: China Agricultural Publishing House, 1985.
- [25] Zhen Z(郑重), Li S J(李少菁), Xu Z Z(许振祖) Editors. *Marine Phytoplankton Biology*, Beijing: China Ocean Press, 1984.
- [26] Paerl H W. Seasonal nitrogen fixation dynamics in a marine microbial mat: Potential roles of cyanobacteria and microheterotrophs. *Limnol and Oceanogr.* 1996, **41**(3):419~427.
- [27] Paul W S. Effects of fish grazing and damselfish territoriality on coral reef algae I. Algal community structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* , 1983, **13**:1~13.
- [28] Toledo G. Cyanobacteria and black mongrover in northwestern Mexico: Colonization and diurnal and seasonal nitrogen fixation on aeral roots. *Can. J. Microbil./Rev. Can. Microbiol.* , 1995, **41**(11):999~1011.
- [29] Pelegri S P. A comparison of nitrogen fixation (acetylene reduction) among three species of mangrove litter, sediments and pneumatophores in south Florida, USA. *Hydrobiologia*, 1997, **356**(1~3):73~79.
- [30] Andrews J C, Gentien P. Upwelling as a source of nutrients for the Great Barrier Reef ecosystems: a solution to Darwin's question? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* , 1982, **8**: 257~269.
- [31] Darwin C. The structure and distribution of coral reef. Smith, Elder and Co. London, 1842. Reprinted Univ. of Calif. Press, 1962.
- [32] Francis Rougerie and Bruno Wauthy. The endo-upwelling concept: from geothermal convection to reef construction. *Coral. Reefs*, 1990, **12**:19~30.
- [33] Sarhan M A. Nitrogen fixing mechanisms in the northwestern Alboran Sea. *Journal of Marine Systems*, 2000, **23**(4):317~331.

- [34] Yamamuro M. Carbon and nitrogen stable isotopes of primary producers in coral reef ecosystems. *Limnol and Oceanogr*, 1995, **40**(3):617~621.
- [35] Sammarco P W. Cross-continental shelf trends in coral $\delta^{15}N$ on the Great Barrier Reef: further consideration of the reef nutrient paradox. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1999, **180**:131~138.
- [36] Welsh D T. Seasonal variation in nitrogen fixation (acetylene reduction) and sulphate-reduction rates in the rhizosphere of *Zostera noltii*; Nitrogen fixation by sulphate-reducing bacteria. *Marine Biology*, 1996, **125**(4):619~628.
- [37] Yamamuro M. Importance of epiphytic cyanobacteria as food sources for heterotrophs in a tropical seagrass bed. *Coral. Reefs.*, 1999, **18**:263~271.
- [38] Pinckney J L. Ecophysiology of stromatolitic microbial mats, Stocking island, Exuma Cays, Bahamas. *Microb. Ecol.*, 1995b, **29**(1):19~37.
- [39] Pinckney J L. Anoxygenic photosynthesis and nitrogen fixation by a microbial mat community in a Bahamian hypersaline lagoon. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1997, **63**(2):420~426.
- [40] Risgaard-Petersen N. Nitrogen balance of a temperate eelgrass *Zostera marina* bed. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1998, **174**:281~291.
- [41] Carpenter E J. The marine planktonic cyanobacteria *Trichodesmium* spp.: Photosynthetic rate measurements in the SW Atlantic Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1995, **118**(1~3):267~273.
- [42] Villareal T A. Widespread occurrence of the *Hemiaulus*-cyanobacterial symbiosis in the southwest north Atlantic ocean. *Bull. Mar. Sci.*, 1994, **54**(1):1~7.
- [43] Villareal T A. Evaluation of nitrogen fixation in the diatom genus *Rhizosolenia* Ehr. in the absence of its cyanobacterial symbiont *Richelia intracellularis*. *Schmidt. J. Plankton. Res.*, 1987, **9**(5):965~971.
- [44] Capone D G, Subramaniam A. An extensive bloom of the N_2 -fixing cyanobacterium *Trichodesmium erythraeum* in the central Arabian Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1998, **172**:281~292.
- [45] Raymond N S. Elevated consumption of carbon relative to nitrogen in the surface ocean. *Nature*, 1993, **363**:248~249.
- [46] Walsh J J. Nitrogen fixation within a tropical upwelling ecosystem: Evidence for a Redfield budget of carbon/nitrogen cycling by the total phytoplankton community. *J. Geophys. Res.*, 1996, **101**(C9):20 607~20 616.