

南海北部海域 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 生长率和被摄食消亡率

——变化范围及其与环境因子的关系

蔡昱明^{1,2,3}, 宁修仁^{2,3,*}, 刘诚刚³

(1. 中国海洋大学, 青岛 266003; 2. 国家海洋局海洋生态系统与生物地球化学重点实验室, 杭州 310012;

3. 国家海洋局第二海洋研究所, 杭州 310012)

摘要: 2004 年首次在南海北部海域使用选择性代谢抑制剂技术进行了 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 生长率和被摄食消亡率的研究。研究表明, *Synechococcus* 高丰度值出现在次表层 (15 m 或 20 m), 位于温跃层之上, 高生长率往往出现在丰度最大值水层上方; *Prochlorococcus* 丰度在夏季出现次表层最大值, 与温跃层深度基本一致, 表层生长率高于真光层底部。 *Synechococcus* 真光层平均生长率为 $0.11 \sim 1.18 \text{ d}^{-1}$, 被摄食消亡率为 $0.11 \sim 0.76 \text{ d}^{-1}$, 分布格局均为从沿岸向外海方向升高。 *Prochlorococcus* 真光层平均生长率为 $0.23 \sim 0.49 \text{ d}^{-1}$, 存在较明显的季节变化, 夏季近岸略高于外海, 而冬季的趋势正好相反; 真光层平均被摄食消亡率为 $0.12 \sim 0.33 \text{ d}^{-1}$, 冬夏两季均是近岸高于外海。温度、营养盐和光是影响 *Synechococcus* 生长率变化的重要因子。 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 丰度与群落生长率之间不存在相关关系, 而与被摄食消亡率之间则存在显著的指数相关。根据 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 的生长率估算了它们的生产力及其对 Pico-生产力的贡献。

关键词: *Synechococcus*; *Prochlorococcus*; 丰度; 生长率和被摄食消亡率; 南海

文章编号: 1000-0933(2006)07-2237-10 中图分类号: Q178.534 文献标识码: A

Synechococcus and *Prochlorococcus* growth and mortality rates in the northern China Sea: range of variations and correlation with environmental factors

CAI Yu-Ming^{1,2,3}, NING Xiu-Ren^{2,3,*}, LIU Cheng-Gang³ (1. Ocean University of China, Qingdao 266003, China; 2. Key Laboratory of Marine Ecosystem and Biogeochemistry, State Oceanic Administration, Hangzhou 310012, China; 3. Second Institute of Oceanography, SOA, Hangzhou 310012, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(7): 2237 ~ 2246.

Abstract: Studies on *Synechococcus* and *Prochlorococcus* growth and mortality rates using selective inhibitor technique for the first time were conducted in the northern South China Sea in 2004. The results showed that high abundance of *Synechococcus* appeared in the subsurface layer (15 m or 20 m), above the thermocline. The high *Synechococcus* growth rate always occurred above the layer of its maximum abundance. *Prochlorococcus* abundance showed subsurface maximum in the summer according to the thermocline depth. *Prochlorococcus* growth rates in the surface were higher than that in the euphotic bottom. The range of *Synechococcus* euphotic-averaged growth and mortality rates were $0.11 \sim 1.18 \text{ d}^{-1}$ and $0.11 \sim 0.76 \text{ d}^{-1}$, respectively. Both distribution patterns increased from the coast to the open ocean. The range of *Prochlorococcus* euphotic-averaged growth rates were $0.23 \sim 0.49 \text{ d}^{-1}$. The rates showed obviously seasonal variation, i. e., slightly higher in coastal water than offshore in the summer

基金项目: 国家自然科学基金重点资助项目 (90211021); 国家自然科学基金资助项目 (40506032)

收稿日期: 2005-12-13; **修订日期:** 2006-05-10

作者简介: 蔡昱明 (1973 ~), 男, 浙江温州人, 副研究员, 主要从事海洋生态学和生物海洋学研究. E-mail: andrewcai73@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ning_xr@126.com

致谢: 感谢厦门大学和南海分局提供海洋调查船只和水文化学数据

Foundation item: The project was supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 90211021, No. 40506032)

Received date: 2005-12-13; **Accepted date:** 2006-05-10

Biography: CAI Yu-Ming, Associate Professor, mainly engaged in marine ecology & biological oceanography. E-mail: andrewcai73@126.com

and contrary trends in the winter. The range of *Prochlorococcus* euphotic-averaged mortality rates were $0.12 \sim 0.33d^{-1}$. The rates were higher in near shore than offshore in both summer and winter. Temperature, nutrients and light were important factors to influence *Synechococcus* growth rates. There were no relationship between abundances and community growth rates of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*, but obvious exponential correlation with the mortality rates. *Synechococcus* and *Prochlorococcus* production and their contributions to Pico-production were estimated based on their growth rates.

Key words: *Synechococcus*; *Prochlorococcus*; abundance; growth and mortality rate; south China Sea

微小型光合浮游生物 ($< 2\mu m$) 在世界海洋广泛生存, 从热带和亚热带^[1,2] 到极地海洋^[3], 从河口^[4] 和海湾^[5,6] 到开阔洋^[7], 尤其是在被认为“海洋沙漠”的热带和亚热带开阔洋, 它们因丰度巨大而成为浮游植物群落和生产力的主要贡献者, 其贡献可以达到生物量和生产力的 50% 以上^[8]。在微小型光合浮游生物中, 两类原核细胞生物 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 是这个粒度结构中的主要组成部分, 前者细胞平均直径为 $1\mu m$, 细胞的主要色素为藻红蛋白; 后者细胞平均直径 $0.7\mu m$, 细胞主要色素为二乙烯叶绿素 a 和 b。

浮游植物颗粒大小被认为是控制固定碳流途径的主要因子^[9], 在确定 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 基本分布格局的基础上, 通过生长率和被摄食消亡率等营养动力学资料来推断与有关的碳通量大小具有重要意义。选择性代谢抑制剂在估算海洋微小型光合浮游生物 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 的生长率和它们因微型异养浮游生物摄食活动的消亡率方面有很多优势, 包括需处理的海水样最少、无放射性和可以同时测定自然浮游细菌的群落生长率和被摄食率等^[10-12]。

南海属于世界海洋中的寡营养区^[13], 有关微小型光合浮游生物的研究相对较少^[14-16], 而生长率相关报道则更少。目前仅见杨燕辉和焦念志^[17] 在南海南部通过细胞周期分析估算 *Prochlorococcus* 生长率, Agawin 等^[18] 用落射荧光照相法测定估算南海菲律宾近岸海域 *Synechococcus* 的生长率; 尚未见南海海域微小型光合浮游生物被摄食消亡率方面的研究报道。

本文使用选择性代谢抑制剂技术测定了 2004 年冬、夏两个航次南海北部海域 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 的生长率和被摄食消亡率。根据实验数据计算了调查海区生长率和被摄食消亡率平均水平, 说明了其时间和空间变化的范围, 并通过分析生长率和被摄食消亡率与环境因子的相关性揭示了潜在控制机制。最后, 通过比较它们的生长率和被摄食消亡率, 估算了 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 生产力及其对总初级生产力的贡献。

1 材料与方法

1.1 采样站位和层次

2004 年 2 月和 8 月进行冬、夏两个航次共 5 个实验站位的实验, 其中冬季航次 3 个站: 站 A1、A4 和 A9, 夏季航次两个站: S1-2 和 S1-8, 形成珠江口外两个平行的垂直于岸线的断面 (图 1)。站 A9 和 S1-2 位于珠江冲淡水和近岸区, 水深分别为 31m 和 46m; 站 A4 位于陆架中部, 水深为 185m; 站 S1-2 和 A1 位于开阔洋区, 水深分别为 560m 和 1200m。

海水样品使用 $5dm^3$ Niskin 瓶采集, 采样层次为表层 (100% 表层光辐射即 I_0) 和真光层底部 ($1\% I_0$)。

1.2 生长率和摄食率实验

使用选择性代谢抑制剂技术^[7,12] 进行 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 生长率和被摄食消亡率实验。样品采集后, 先通过 $200\mu m$ 筛绢过滤以除去水样中的大型浮

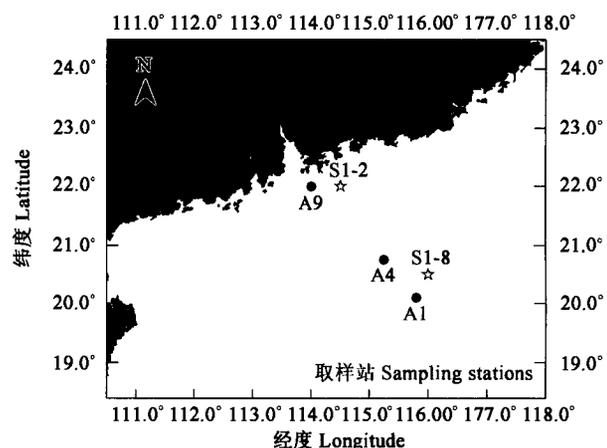


图 1 南海北部 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 生长率和被摄食消亡率实验站位

Fig.1 Map of the studied stations of *Synechococcus* and *Prochlorococcus* growth and mortality rates in the northern South China Sea

游动物,然后将样品加入4个500cm³培养瓶中,其中两个瓶为对照组,另一组加入原核生物抑制剂——卡那霉素(终浓度为1mg/cm³)。两组培养瓶均在有流动海水装置和现场光模拟的甲板培养器中培养24h,每6h取样1次。

每次取1.8cm³海水样品,加入多聚甲醛(终浓度为1%)进行固定,在液氮中速冻,带回实验室保存于-80℃冰箱直至分析。

1.3 流式细胞测定

使用的流式细胞仪为FACSCalibur (Becton Dickinson Co.),采集前角光散射(FSC)和侧角光散射(SSC)——表征细胞大小和特性、(585±21)nm (FL2)——藻红蛋白荧光和>650nm (FL3)——叶绿素荧光^[19]等数据,用CellQuest软件(Becton Dickinson Co.)处理后存储为Listmode格式,使用WinMDI软件(作者Joseph Trotter)通过多项组合的双参数图进行综合分析,获得*Synechococcus*和*Prochlorococcus*丰度的时间系列结果。

1.4 计算和数据分析

*Synechococcus*和*Prochlorococcus*生长率(μ)和摄食消亡率(g)的计算公式参照Campbell & Carpenter^[10]。其中净生长率(k)的计算公式如下:

$$k = \mu - g = \frac{1}{t_{end} - t_0} \ln \left(\frac{N_{c, end}}{N_0} \right) \quad (1)$$

式中, k 为起始时间(t_0)和结束时间(t_{end})之间的净生长率, N_0 和 $N_{c, end}$ 为对照组瓶中 t_0 和 t_{end} 时刻的细胞丰度。

由于卡那霉素组瓶中*Synechococcus*和*Prochlorococcus*的生长完全被抑制,因此被摄食消亡率可由下式计算:

$$g = \frac{1}{t_{end} - t_0} \ln \left(\frac{N_{k, end}}{N_0} \right) \quad (2)$$

式中, $N_{k, end}$ 为卡那霉素组瓶中 t_0 和 t_{end} 时刻的细胞丰度。

通过结合公式(1)和公式(2)可以计算群落内禀生长率(μ):

$$\mu = \frac{1}{t_{end} - t_0} \ln \left(\frac{N_{c, end}}{N_{k, end}} \right) \quad (3)$$

2 结果

2.1 水文条件

调查期间,南海北部海域的水文参数呈现沿近岸-离岸轴的梯度变化(图2)。在浅水沿岸带陆源影响较明显,水温和盐度低,但浊度和营养盐浓度高;随着水深向陆架-坡折带增加,海水逐渐变暖,盐度逐渐升高,能见度增加,营养盐贫乏。水文参数也存在季节变化,尤以沿岸带更为显著:2月浅水站真光层平均水温为20℃左右,8月则上升到了28℃左右(图2a);其他参数,如盐度、硝酸盐则显示较小的季节变化(图2b, d)。硝酸盐浓度和水深之间存在非常显著的相关,其回归方程为: $N = 0.78 + 170.48 e^{(ZB/-4.80)}$, $r^2 = 0.36$, $p < 0.001$ 。一般说来,沿岸带的硝酸盐浓度较高,但2月航次沿岸带硝酸盐浓度低于营养盐限制下限($< 1 \mu\text{mol}/\text{dm}^3$)^[20],这可能是由于浮游植物消耗的结果。

2.2 *Synechococcus*和*Prochlorococcus*丰度和生长率

图3显示了各实验站位*Synechococcus*和*Prochlorococcus*丰度和生长率的垂直剖面。站A9的*Synechococcus*丰度均低于104个/cm³,在真光层分布均匀(图3c)。相对而言,其他站位的细胞丰度要高得多,均在 5×10^4 个/cm³以上。除站S1-2最大值出现在表层外,其他站位的高值均出现在近表层(15m或20m),位于温跃层之上。*Synechococcus*生长率的分布格局则与丰度不同,相对于站A9较低的丰度,站A9表层出现调查期间*Synechococcus*生长率最高值(1.88d⁻¹)。在其他站位中,除S1-8真光层底层生长率高于表层外,其他站位均以表层生长率较高。一般来说,高生长率往往出现在丰度最大值水层的上方(图3)。

*Prochlorococcus*丰度远高于*Synechococcus*,总的变化趋势是从表层向下逐渐升高,次表层出现最大值,再向

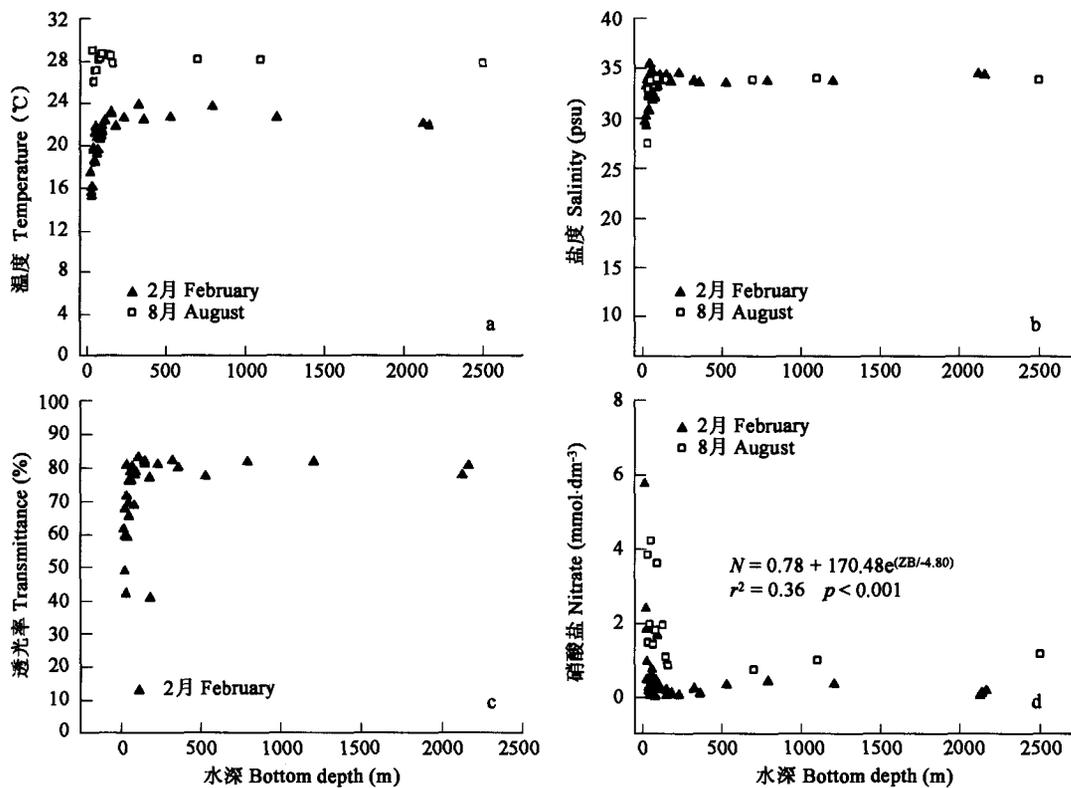


图2 南海北部海域水文参数(真光层平均值)随水深的变化

Fig. 2 Cross-shelf gradients of hydrographic characteristics in the northern South China Sea

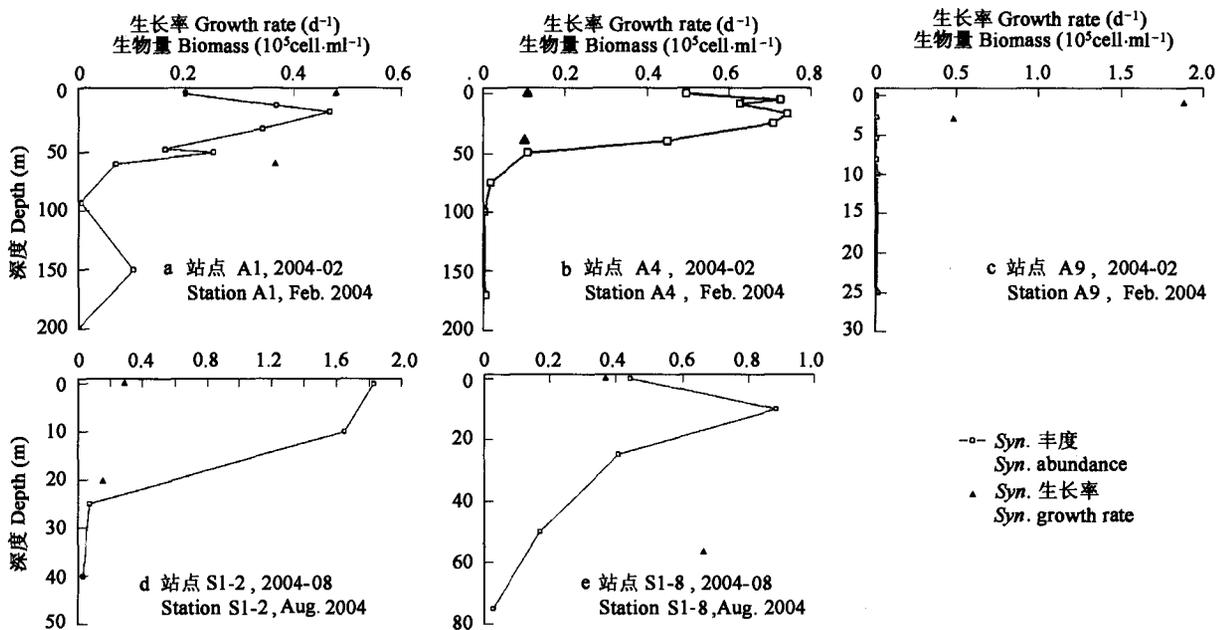


图3 南海北部海域各调查站位 *Synechococcus* 丰度(○)和生长率(▲)的垂直剖面

Fig. 3 Vertical profiles of *Synechococcus* abundance (○) and growth rates (▲) at various stations in the northern South China Sea

下逐渐降低,到真光层底部后则迅速降低(图4)。除站 S1-2 外,其他站位均出现垂直双峰现象。冬季站 A1 和 A4,次表层最大值出现在 20 m 深度,形成比较明显的丰度跃层。而夏季的站位,即站 S1-2 和 S1-8,次表层最大值分别出现在 25 m 和 50 m,与温跃层和硝酸盐跃层深度基本一致。除站 S1-8 表层数据缺失,其他站位的生长率均是表层高于真光层底部,而且各站表层生长率较为接近,均在 $0.1 \sim 0.3 d^{-1}$ 之间。

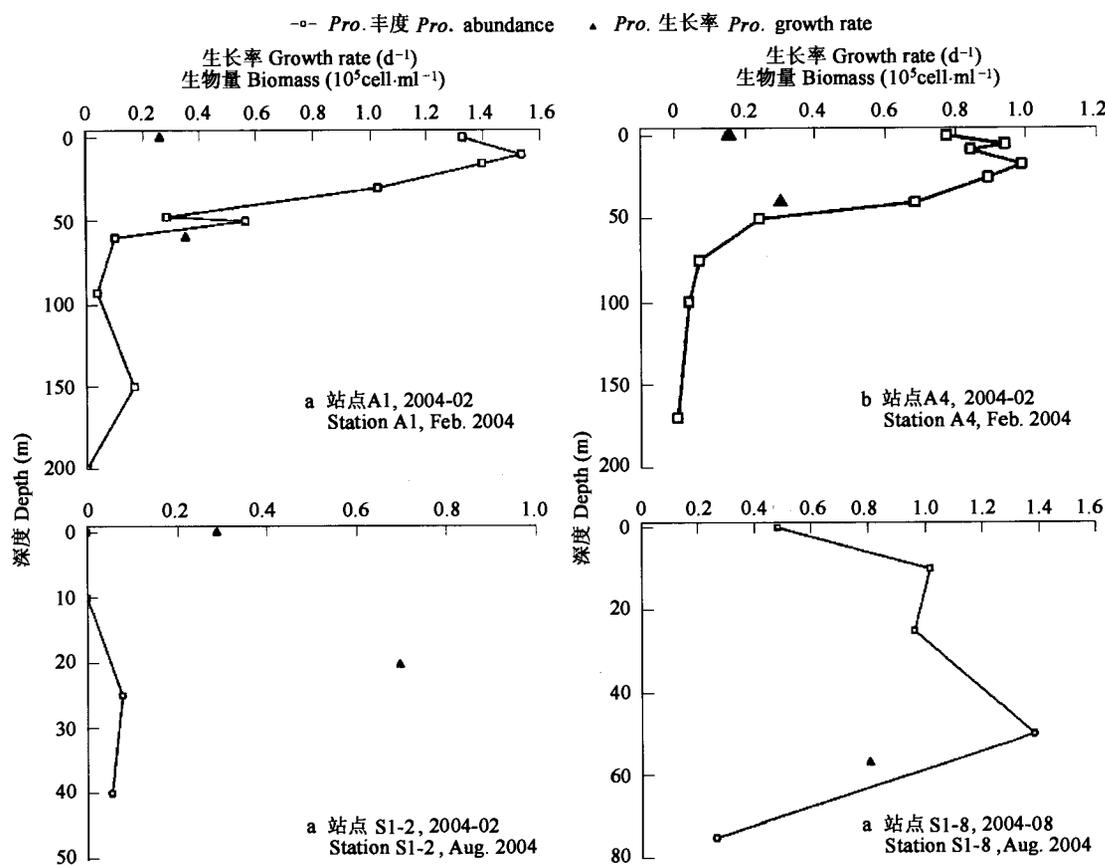


图 4 南海北部海域各调查站位 *Prochlorococcus* 丰度(○)和生长率(▲)的垂直剖面

Fig.4 Vertical profiles of *Prochlorococcus* abundance (○) and growth rates (▲) at various stations in the northern South China Sea

2.3 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 生长率与被摄食消亡率的空间分布格局

Synechococcus 真光层平均生长率为 0.11 ~ 1.18d⁻¹(表 1)。夏季空间分布格局为高生长率出现在近珠江口的站 A9,在这个区域外,沿岸带的生长率均低于 0.2d⁻¹,向陆架-坡折方向逐渐升高;冬季分布格局与夏季相似,也是从沿岸向外海方向升高(图 5a)。在开阔洋区,夏季站 S1-8 的生长率(0.51d⁻¹)高于冬季站 A1(0.42d⁻¹)。 *Synechococcus* 真光层平均被摄食消亡率为 0.11 ~ 0.76d⁻¹,较生长率为低,分布格局与生长率基本相同(图 5b)。

与 *Synechococcus* 相比, *Prochlorococcus* 真光层平均生长率变化幅度较小,其分布范围为 0.23 ~ 0.49d⁻¹(表 1)。在空间分布上变化不大,夏季近岸略高于外海,而冬季的趋势正好相反(图 5c)。存在较明显的季节变化,夏季明显高于冬季。 *Prochlorococcus* 真光层平均被摄食消亡率为 0.12 ~ 0.33d⁻¹,空间分布格局与生长率不完全相同,冬夏两季均是近岸高于外海(图 5d)。

表 1 南海北部 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 生长率和被摄食消亡率及相关碳通量

Table 1 Growth and grazing mortality rates of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*, and related carbon fluxes in the northern South China Sea

调查站位 Station	生长率 Growth rates (d ⁻¹)	被摄食消亡率 Grazing mortality rates (d ⁻¹)	碳生产力 C production (mgC m ⁻² d ⁻¹)	碳生产力/ Pico-生产力 C production/ Pico-production (%)
<i>Synechococcus</i>				
A9	1.182	0.756	1.0	
A4	0.105	0.107	16.6	8.9
A1	0.422	0.315	31.3	11.2
S1-8	0.515	0.422	75.3	21.7
S1-2	0.223	0.175	161.7	
<i>Prochlorococcus</i>				
A4	0.229	0.331	9.0	4.8
A1	0.306	0.121	67.7	24.2
S1-8	0.404	0.240	9.8	2.8
S1-2	0.492	0.323	3.3	
<i>Picoeukaryotes</i>				
A4				86.3
A1				64.6
S1-8				75.5

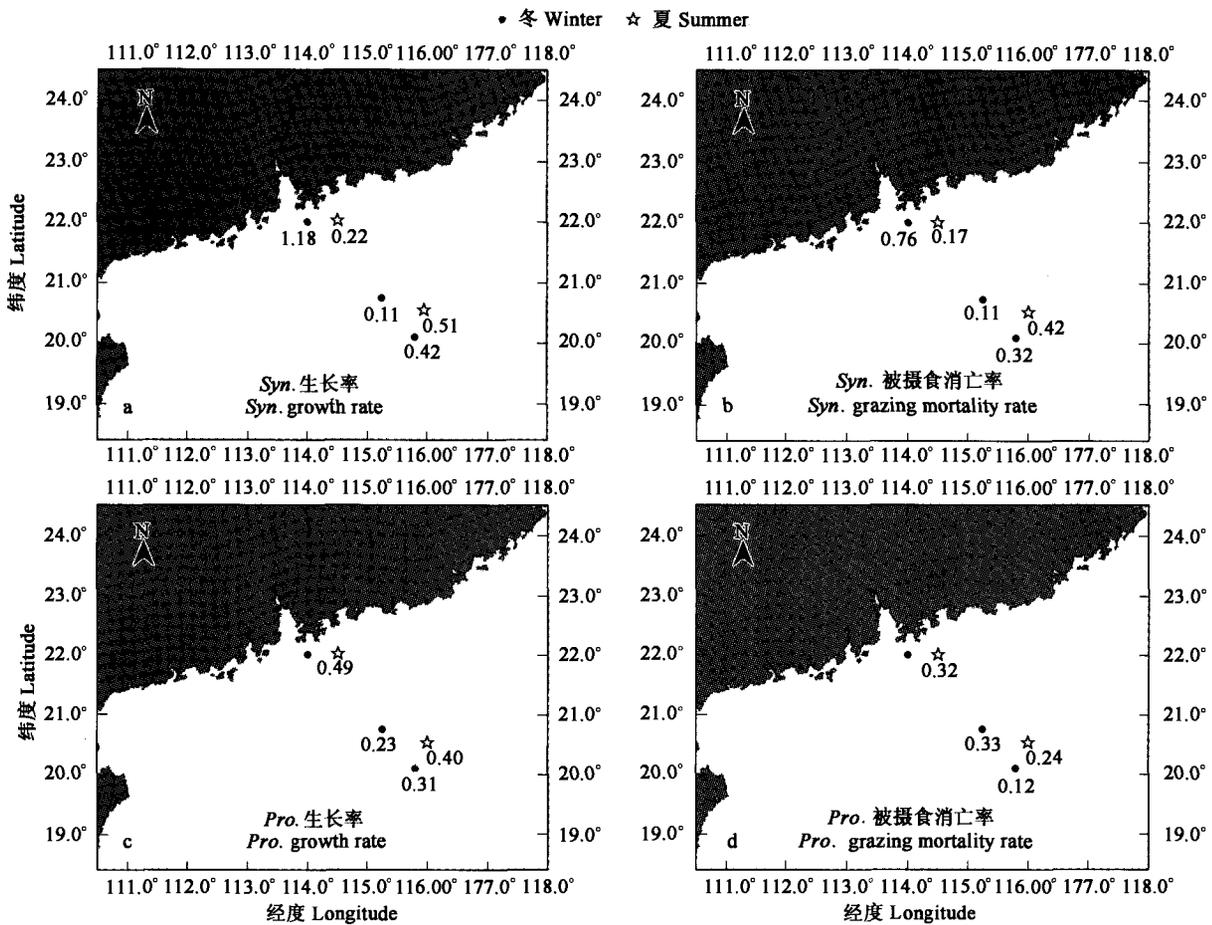


图5 南海北部海域冬夏两季真光层平均 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 生长率和被摄食消亡率的空间分布

Fig.5 Spatial distribution of the euphotic zone-averaged *Synechococcus* and *Prochlorococcus* growth and mortality rates in the northern South China Sea

2.4 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 生长率和被摄食消亡率与环境因子之间的相关关系

将 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 真光层平均生长率和被消亡摄食率与不同环境因子(温度、盐度、硝酸盐、铵盐、磷酸盐和能见度等)的真光层平均值进行相关分析,获得结果列于图6。

Synechococcus 真光层平均生长率随着温度增长而降低,符合指数公式 $\mu = 0.27 + 71.62e^{(T-3.65)}$, $r^2 = 0.45$, $p < 0.05$,数据点散落在回归曲线两边,表明温度不是唯一的控制因子(图6a)。*Synechococcus* 生长率和硝酸盐浓度之间也存在指数相关($\mu = 0.31 + 0.0014e^{(NO_3.47)}$, $r^2 = 0.50$, $p < 0.05$),生长率随着硝酸盐浓度的增加而升高,显示 *Synechococcus* 生长对营养盐的依赖(图6b)。能见度仅有一个航次即冬季的数据,在 *Synechococcus* 生长率和能见度之间存在非常显著的负指数相关($\mu = 0.31 + 811.05e^{(Transl-5.29)}$, $r^2 = 0.96$, $p < 0.001$),即冬季 *Synechococcus* 生长率与悬浮物的浓度成正比(图6c)。*Synechococcus* 被摄食消亡率与环境因子的关系与生长率基本相同,与温度之间存在负指数相关($\mu = 0.21 + 28.29e^{(T-4.02)}$, $r^2 = 0.36$, $p < 0.05$),与硝酸盐之间存在正指数相关($\mu = 0.24 + 0.0079e^{(NO_3.46)}$, $r^2 = 0.43$, $p < 0.05$),与能见度之间存在非常显著的负指数相关($\mu = 0.22 + 634.02e^{(Transl-5.11)}$, $r^2 = 0.93$, $p < 0.001$)。

分析结果表明 *Prochlorococcus* 的生长率和被摄食消亡率与环境因子之间不存在任何相关,这与调查的数据量不多导致显著性检验的要求较高有关,但也表明调查海区冬夏两季 *Prochlorococcus* 的生长率和被摄食消亡率受环境因子尤其是营养盐的影响较小,这与已有结论即 *Prochlorococcus* 对营养盐的依赖较小相一致。

2.5 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 生长率和被摄食消亡率与细胞丰度之间的相关关系

Synechococcus 和 *Prochlorococcus* 丰度与群落生长率之间不存在相关关系。在出现 *Synechococcus* 高生长率

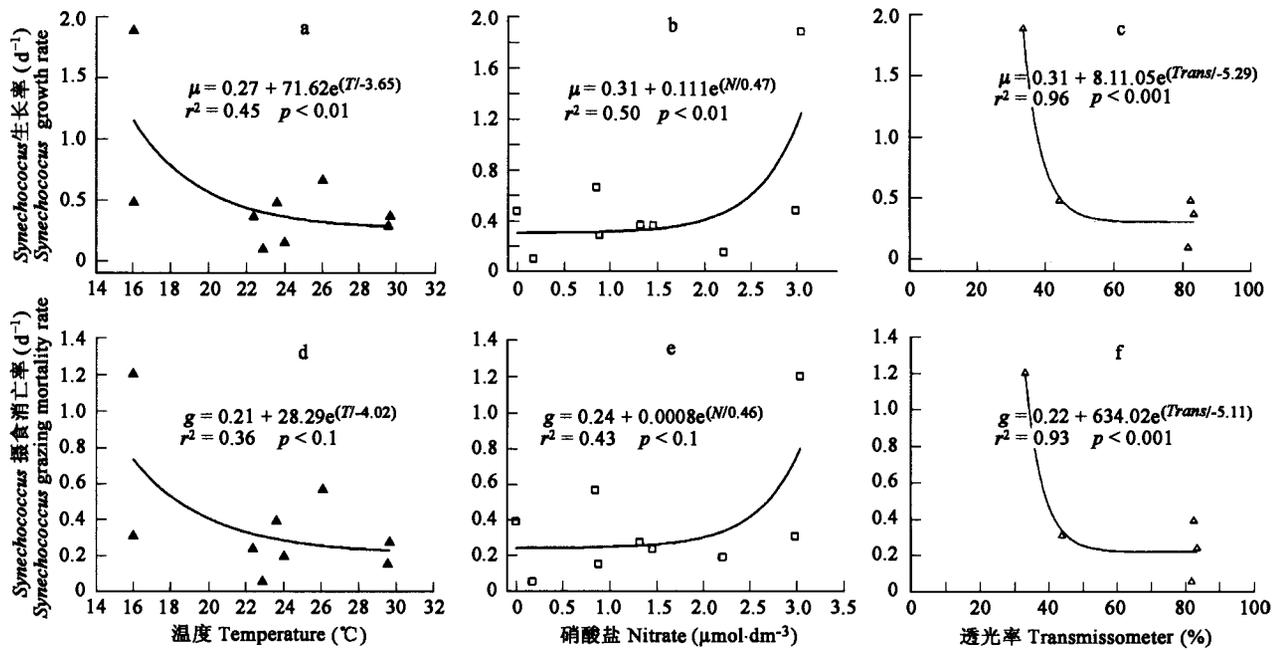


图 6 *Synechococcus* 生长率和摄食死亡率与环境因子的相关关系

Fig. 6 Correlation of *Synechococcus* growth and mortality rates with environmental factors

($0.4 \sim 0.7 d^{-1}$) 的站位,其丰度并不高,均低于 2.5×10^4 个/ cm^3 (图 7a);而在出现 *Synechococcus* 高丰度 (18.3×10^4 个/ cm^3) 的站位,其生长率仅为中等水平 ($0.29 d^{-1}$)。 *Prochlorococcus* 丰度与群落生长率之间的关系与 *Synechococcus* 基本相同 (图 7b)。

而在 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 丰度与被摄食死亡率之间则存在显著的指数相关 (图 7c, d), *Synechococcus* 丰度随被摄食死亡率的增加而降低 ($Abu = -9.78 + 114.88 e^{(g/-0.34)}$, $r^2 = 0.26$, $p < 0.1$), *Prochlorococcus* 丰度则随被摄食死亡率的增加而增加 ($Abu = 24.72 + 0.04 e^{(g/0.06)}$, $r^2 = 0.53$, $p < 0.1$)。

2.6 选择性代谢抑制剂的效果

以站 A4 为例显示了 24h 培养卡那霉素组和对照组 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 丰度随时间的变化 (图 8),卡那霉素组 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 的丰度均较对照组明显降低,表明卡那霉素能够有效的抑制原核细胞的生长。

3 讨论

南海北部海域属于典型的季风气候区。珠江口及其邻近海域,珠江冲淡水带来大量的陆源营养物质,浊度和营养盐浓度高,冬夏水温变化大^[21];在沿岸主要有广东沿岸上升流和琼海沿岸上升流,上升流区底层海水向上涌升,将营养盐带入真光层,使得海域一般呈现低温、高营养盐的特征^[22]。而在陆架以外则存在海南岛东部反气旋涡和香港东南面反气旋涡这两个永久型的反气旋涡,反气旋涡海域一般呈现高温、低盐、高溶解氧、低营养盐特性^[23]。本次调查海域主要包括珠江口及其冲淡水区、陆架区和外海区,后者主要受香港东南反气旋涡的影响。

从环境因子生长率的相关关系来看,温度是影响 *Synechococcus* 生长率变化的主要因子, *Synechococcus* 生长率随着温度的上升而降低 (图 6a),这与其他文献的结论一致^[8]。但温度不是控制 *Synechococcus* 生长率的唯一因子,这从数据点散落在回归线的两边也可以证实。Chang^[24]指出,东海硝酸盐浓度和 *Synechococcus* 生长率之间的关系较为复杂:当温度低于 $16^\circ C$ 时,它们之间不存在相关关系;当温度在 $16^\circ C$ 以上时,在生长率和硝酸盐浓度之间呈现 U-形相关(即指数相关),最小生长率出现在硝酸盐为 $1.4 \mu mol/cm^3$ 时。随着硝酸盐浓度从近岸向外海的增加, *Synechococcus* 生长率也逐渐升高。本次调查区域内所有站位的温度均高于 $16^\circ C$,在

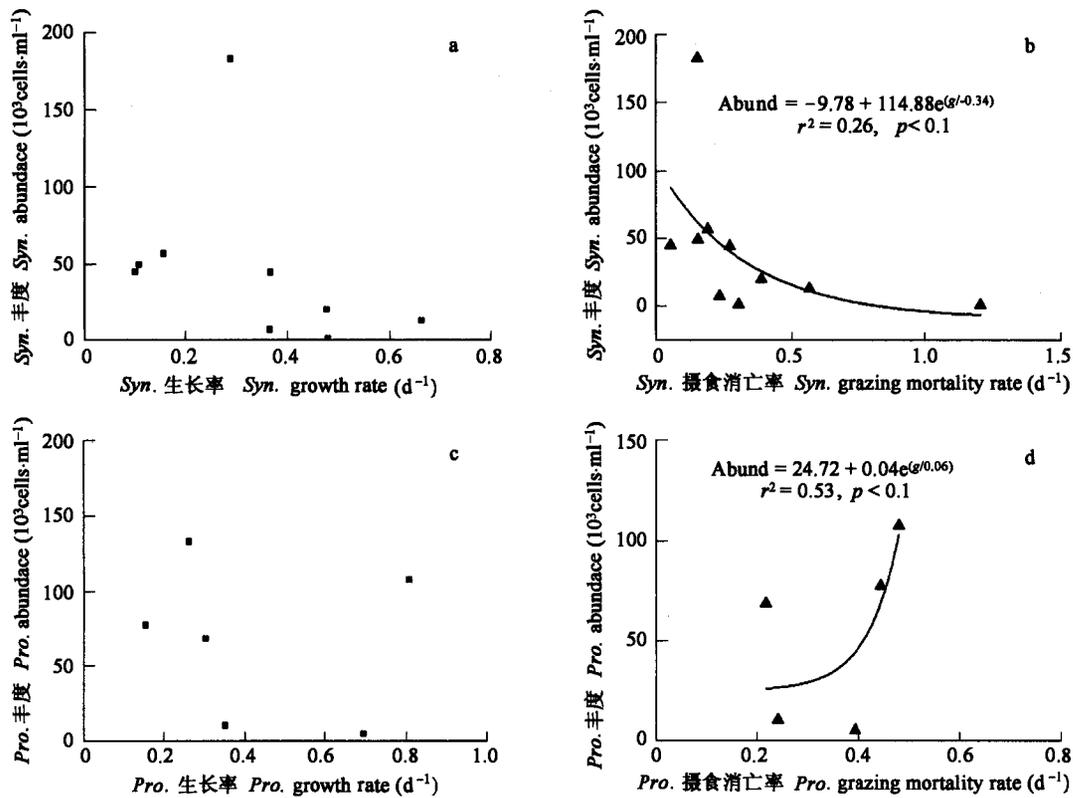


图 7 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 生长率和摄食死亡率与细胞丰度的相关关系

Fig. 7 Correlation between abundance and growth or mortality rates of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*

Synechococcus 生长率和硝酸盐浓度之间存在较好的相关性,表明硝酸盐也是 *Synechococcus* 生长率的控制因子(图 6c)。调查海区的站 A9 属于珠江口冲淡水区域,珠江冲淡水带来的高营养盐给 *Synechococcus* 的生长造就了良好的环境, *Synechococcus* 的生长率出现调查海域的最高值;而位于近岸带的站 S1-2,环境中的硝酸盐浓度低于营养盐限制下限 ($1\mu\text{mol}/\text{cm}^3$), *Synechococcus* 生长率迅速降低。同样位于外海区的站 A1 和站 S1-8 (图 5a),站 A1 位于香港东南反气旋涡边缘,受到反气旋涡高温、低营养盐特性的影响,其生长率 (0.41d^{-1}) 明显低于站 S1-8 (0.51d^{-1})。

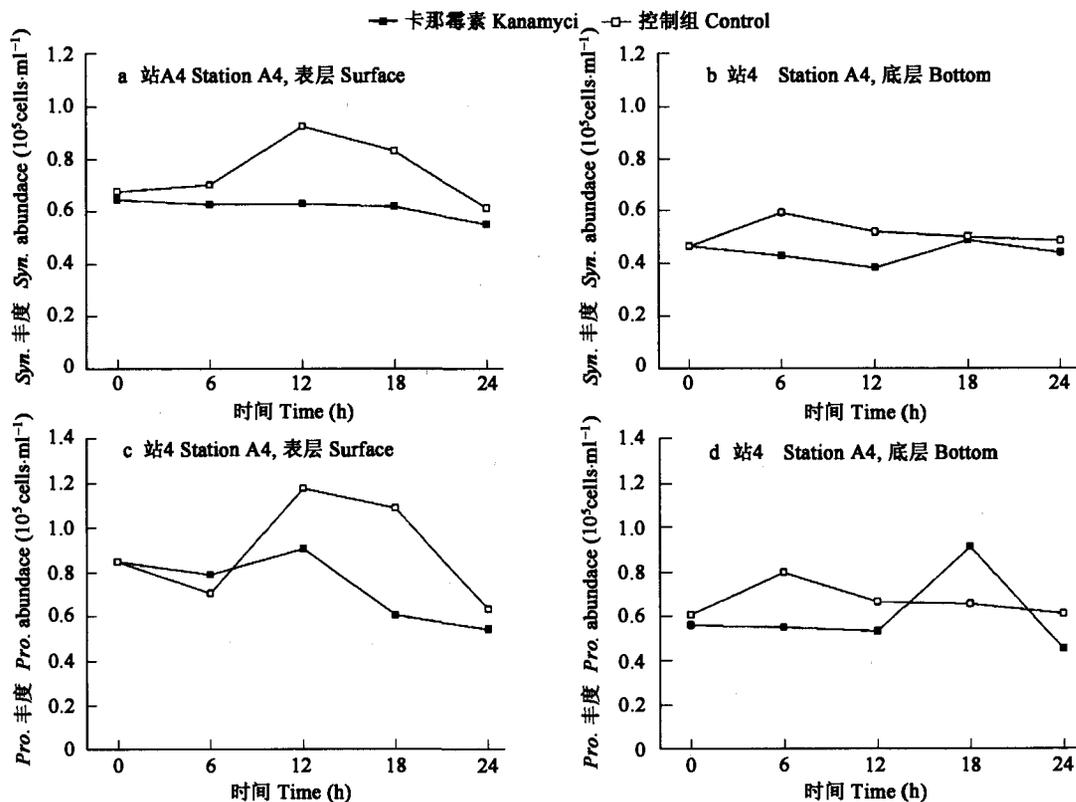
在 Chang^[24] 的研究中, *Synechococcus* 生长率和磷酸盐之间也存在与硝酸盐类似的 U 形关系,但在本次调查中不存在这种相关。这可能是调查海域之间的差异,也可能是由于本次调查数据太少导致数据相关性不好,这有待于以后的研究证实。除硝酸盐和磷酸盐之外,铁也可能是微微型浮游生物生长的限制因子^[25],硝酸盐对 *Synechococcus* 生长率的影响可能与铁有关。

在冬季 *Synechococcus* 生长率和能见度之间存在非常显著的负相关,这表明光可能是调查海区控制 *Synechococcus* 生长率的关键因子,但更可能与营养盐浓度的变化有关。随着能见度的增加,海水中营养盐浓度迅速降低,因此生长率随着能见度的增加而降低(图 6c)。

Synechococcus 的被摄食死亡率与水温、硝酸盐浓度和能见度的关系和生长率与这些因子的关系基本一致(图 6b, d, f)。温度对 *Synechococcus* 被摄食死亡率的影响,主要是因为温度对浮游动物摄食的影响,高温影响浮游动物的摄食活性,使摄食压力降低,因此 *Synechococcus* 被摄食死亡率也减小。

本次调查中 *Prochlorococcus* 生长率和被摄食死亡率与所有环境因子之间均不存在相关关系,其原因可能与 *Synechococcus* 生长率和磷酸盐相关性分析结果的原因类似。

根据生长率估算,站 A1, A4, S1-8 的 *Synechococcus* 生产力分别为 31.3 , 16.6 和 $75.3\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$,对 Pico 生产力的贡献分别为 11.2% , 8.9% 和 21.8% ; *Prochlorococcus* 生产力分别为 67.7 , 9.0 和 $9.8\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$,对

图 8 2004 年 2 月 27 日站 A4 现场 24h 培养 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 的丰度变化Fig. 8 Abundance fluctuation of *Synechococcus* and *Prochlorococcus* during 24 hours in situ incubation at Station A4, Feb. 27, 2004.

Pico 生产力的贡献分别为 24.2%, 4.8% 和 2.8% (表 1)。大多数站位 *Synechococcus* 生产力和对 Pico 生产力的贡献明显高于 *Prochlorococcus*, 这与 *Synechococcus* 细胞体积较大, 细胞色素和碳生产力较高有关。

与其他海区的同类研究相比, 本研究 *Synechococcus* 的生长率 ($0.11 \sim 1.18 \text{d}^{-1}$) 与北大西洋沿岸 ($0.57 \sim 0.84 \text{d}^{-1}$)^[10]、英吉利海峡 (0.51d^{-1})^[12]、西阿拉伯海 (0.68d^{-1})^[26]、南海菲律宾沿海 ($0.20 \sim 1.28 \text{d}^{-1}$)^[18] 和东海海域 ($0.20 \sim 0.68 \text{d}^{-1}$)^[24] 大致相当, 而低于亚北极太平洋 ($1.5 \sim 2.0 \text{d}^{-1}$)^[19]、西北印度洋 (1.5d^{-1})^[27] 和台湾海峡 ($0.52 \sim 2.25 \text{d}^{-1}$)^[28]; 摄食消亡率 ($0.11 \sim 0.76 \text{d}^{-1}$) 与东海海域 ($0.07 \sim 0.40 \text{d}^{-1}$)^[24] 比较接近。而 *Prochlorococcus* 的生长率 ($0.23 \sim 0.49 \text{d}^{-1}$) 则与 Hawaii Ocean ($0.4 \sim 0.5 \text{d}^{-1}$)^[29] 和南海 (0.54d^{-1})^[17] 大致相当。

4 结论

在南海北部海域对 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 生长率和被摄食消亡率首次使用选择性代谢抑制剂技术测定观测及其对环境调控机制的研究, 阐明了 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 丰度、生长率和被摄食消亡率的空间分布格局、水层垂直分布型式及其环境调控机制, 根据 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 的生长率估算了它们的生产力水平及其对初级生产力的贡献。它们的生态生理适应性使 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 均呈现丰度次表层最大值, 但 *Synechococcus* 主要分布在温跃层以上, 而 *Prochlorococcus* 则主要分布在温跃层和真光层底部; *Synechococcus* 高生长率往往出现在丰度最大值水层上方。温度、营养盐和光是影响 *Synechococcus* 生长率变化的重要因子。以后在获得浮游动物丰度和摄食率数据后, 进一步进行 *Synechococcus* 和 *Prochlorococcus* 被摄食消亡率与浮游动物和摄食压力之间关系的分析和研究, 将使对该海域微小型光合浮游生物生态动力学过程有更加深入的了解。

References:

- [1] Liu H, Campbell L, Landary M R, et al. *Prochlorococcus* and *Synechococcus* growth rates and contributions to production in the Arabian Sea during the

- 1995 Southwest and Northeast Monsoon. Deep-Sea Research II, 1998, 45: 2327 ~ 2352.
- [2] Matsumoto K, Furuya K, Kawano T. Association of picophytoplankton distribution with ENSO events in the equatorial Pacific between 145°E and 160°W. Deep-Sea Research I, 2004, 51: 1851 ~ 1871.
- [3] Ning X R, Shi J X, Liu Z L, et al. *Synechococcus* and photosynthetic picoeukaryotes abundance and distribution in the Southern Ocean. Science in China, 1996, 26: 164 ~ 171.
- [4] Ning X R, Vaulot D, Liu Z S, et al. Standing stock and production of phytoplankton in the estuary of the Changjiang (Yangtze River) and the adjacent East China Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser., 1988, 49: 141 ~ 150.
- [5] Ning X R, Shi J X, Liu Z L, et al. Abundance and distribution of photosynthetic picoplankton and the environmental limitation in Xiangshan Bay. Acta Oceanol. Sinica, 1997, 10: 87 ~ 95.
- [6] Ning X, Cloern J, Cole B. Spatial and temporal variability of picocyanobacteria *Synechococcus* sp. in San Francisco Bay. Limnol. Oceanogr., 2000, 45: 695 ~ 702.
- [7] Li W K W. Composition of ultraphytoplankton in the central North Atlantic. Mar. Ecol. Prog. Ser., 1995, 122: 1 ~ 8.
- [8] Agawin N S R, Duarte C M, Agusti S. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. Limnol. Oceanogr., 2000, 45: 591 ~ 600.
- [9] Michaels A F, Silver M W. Primary production, sinking fluxes and the microbial food web. Deep-Sea Research, 1998, 22: 77 ~ 90.
- [10] Campbell L, Carpenter E J. Estimating the grazing pressure of heterotrophic nanoplankton on *Synechococcus* spp. using the sea water dilution and selective inhibitor techniques. Mar. Ecol. Prog. Ser., 1986, 33: 121 ~ 129.
- [11] Sherr B F, Sherr E B, Andrew T L, et al. Use of monodispersed, fluorescently labeled bacteria to estimate *in situ* protozoan bacterivory. Appl. Environ. Microbiol., 1987, 53: 958 ~ 965.
- [12] Ning X R, Vaulot D. Estimating *Synechococcus* spp. growth rates and grazing pressure by heterotrophic nanoplankton in the English Channel and the Celtic Sea. Acta Oceanol. Sinica, 1992, 14(4): 84 ~ 93.
- [13] Longhurst A, Sathyendranath S, Platt T, et al. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. Journal of Plankton Research, 1995, 17: 1245 ~ 1271.
- [14] Huang B, Lin X, Liu Y, Dai M, Hong H, William K K L. Ecological study of picoplankton in northern South China Sea. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2002, 20, 22 ~ 32.
- [15] Ning X R, Cai Y M, Li G W, et al. Photosynthetic picoplankton in the northern South China Sea. Acta Oceanol. Sinica, 2003, 25(3): 83 ~ 97.
- [16] Yang Y, Jiao N. Dynamics of picoplankton in the Nansha Islands area of the South China Sea. Acta Oceanologica Sinica, 2004, 23(3): 493 ~ 504.
- [17] Yang Y, Jiao N. *In situ* daily growth rate of *Prochlorococcus* at the chlorophyll maximum layer in the Southern South China Sea: an estimation from cell cycle analysis. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2002, Special Issue: 8 ~ 14.
- [18] Agawin N S R, Duarte C M, Agusti S, et al. Abundance, biomass and growth rate of *Synechococcus* sp. in a tropical coastal ecosystem (Philippines, South China Sea). Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2003, 56: 493 ~ 502.
- [19] Booth B C. Size classes and major taxonomic groups of phytoplankton at two locations in the subarctic Pacific Ocean in May and August. Mar. Biol., 1988, 97: 275 ~ 286.
- [20] Justic D, Rabalais N N, Turner R E. Stoichiometric nutrient balance and origin of coastal eutrophication. Mar. Pollut. Bull., 1995, 30(1): 41 ~ 46.
- [21] Xue H J, Chai F, Wong L A, et al. Zhujiang river estuarine circulation model. Oceanography in China, 2001, 13: 138 ~ 151.
- [22] Chai F, Xue H J, Shi M C. Formation and distribution of upwelling and downwelling in the South China Sea. Oceanography in China, 2001, 13: 117 ~ 128.
- [23] Chai F, Xue H J, Shi M C. Hydrographic characteristics and seasonal variation of three anticyclonic eddies on the northern continental shelf of the South China Sea. Oceanography in China, 2001, 13: 105 ~ 116.
- [24] Chang J, Lin K, Chen K, et al. *Synechococcus* growth and mortality rates in the East China Sea: range of variations and correlation with environmental factors. Deep-Sea Research, 2003, 50: 1265 ~ 1278.
- [25] Cavender-Bares K K, Mann E L, Chisholm S W, et al. Differential response of equatorial Pacific phytoplankton to iron fertilization. Limnol. Oceanogr., 1999, 44: 237 ~ 246.
- [26] Rechemann M, Veldhuis M J W. Trophic interactions between picophytoplankton and microzooplankton and nanozooplankton in the western Arabian Sea during the NE Monsoon 1993. Aquat. Microb. Ecol., 1997, 12 (3): 263 ~ 273.
- [27] Veldhuis M J W, Kraay G W, Vanbleswuk J D L, et al. Seasonal and spatial variability in phytoplankton biomass, productivity and growth in the northwestern Indian Ocean the southwest and northeast monsoon, 1992 ~ 1993. Deep Sea Res. I, 1997, 44 (3): 425 ~ 449.
- [28] Huang B Q, Hong H S, Lin X J, et al. Ecological study on picophytoplankton in the Taiwan Strait II: Group composition, growth rate and its affecting factors. Acta Oceanol. Sinica, 2003, 25(6): 99 ~ 105.
- [29] Liu H, Campbell L, Landry R. Growth rates and mortality rate of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* measured with a selective inhibitor technique. Mar. Ecol. Prog. Ser., 1995, 116: 227 ~ 287.

参考文献:

- [3] 宁修仁, 史君贤, 刘子琳, 等. 南大洋蓝细菌和微微型光合真核生物的丰度与分布. 中国科学, 1996, 26: 164 ~ 171.
- [5] 宁修仁, 史君贤, 刘子琳, 等. 象山港微微型光能自养生物丰度与分布及其环境制约. 海洋学报, 1997, 10: 87 ~ 95.
- [15] 宁修仁, 蔡昱明, 李国为, 等. 南海北部微微型光合浮游生物的丰度及环境调控. 海洋学报, 2003, 25(3): 83 ~ 97.
- [21] 薛惠洁, 柴扉, 王丽娅, 等. 珠江口及其邻近环流模式结构. 中国海洋学文集, 2001, 13: 138 ~ 151.
- [22] 柴扉, 薛惠洁, 侍茂崇. 南海升降流区域分布及其形成机制分析. 中国海洋学文集, 2001, 13: 117 ~ 128.
- [23] 柴扉, 薛惠洁, 侍茂崇. 南海北陆架 3 个典型反气旋涡水文特征及演变规律. 中国海洋学文集, 2001, 13: 105 ~ 116.
- [28] 黄邦钦, 洪华生, 林学举, 等. 台湾海峡微微型浮游植物的生态研究 II. 类群组成、生长速率及其影响因素. 海洋学报, 2003, 25(6): 99 ~ 105.