

DOI: 10.5846/stxb201306011264

张武昌, 李海波, 丰美萍, 于莹, 赵苑, 赵丽, 肖天, 孙军. 深层海洋浮游植物研究综述. 生态学报, 2014, 34(14): 3820-3826.

Zhang W C, Li H B, Feng M P, Yu Y, Zhao Y, Zhao L, Xiao T, Sun J. Phytoplankton in the deep sea, a review. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(14): 3820-3826.

深层海洋浮游植物研究综述

张武昌¹, 李海波^{1,2}, 丰美萍^{1,2}, 于莹¹, 赵苑¹, 赵丽¹, 肖天¹, 孙军^{3,*}

(1. 中国科学院海洋研究所, 海洋生态与环境科学重点实验室, 青岛 266071;

2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 天津科技大学海洋科学与工程学院, 天津 300457)

摘要:对深层海洋(>200 m)浮游生物的研究是我国海洋浮游生物研究的前沿,已有的深层海洋浮游生物知识是我国相关研究的基础。浮游植物需要阳光进行光合作用,大多数浮游植物沉降到深海中会死亡,但有些浮游植物却能在深海中生存。综述深层海洋中存活的浮游植物的研究进展,为我国的研究提供参考。在深层海洋发现的浮游植物(>2 μm)种类不多,共有 18 种,最深分布在 4000 m,颗石藻的丰度大于硅藻和甲藻,最大丰度为 2220 个/L,出现在 500 m。在 1911—1985 年期间,曾经发现橄榄绿细胞,由于研究手段有限,一直没有对其进行分类学研究。1985 年以后的研究怀疑这些橄榄绿细胞就是聚球藻蓝细菌,聚球藻蓝细菌在太平洋、大西洋和地中海的几个站位能分布到 2750 m,在深层海洋的最大丰度为 3.5×10^5 个/mL,出现在 800 m。在许多海区 200—700 m 发现有浮游植物色素荧光的高值,但对引起高值的原因尚不清楚。浮游植物生物量在深层海洋的垂直剖面研究不多,已有的研究表明浮游植物生物量在 300 m 以深为 0.001—0.1 $\mu\text{g C/L}$,且其随深度增加而降低。

关键词: 浮游植物; 丰度; 生物量; 深层海洋

Phytoplankton in the deep sea, a review

ZHANG Wuchang¹, LI Haibo^{1,2}, FENG Meiping^{1,2}, YU Ying¹, ZHAO Yuan¹, ZHAO Li¹, XIAO Tian¹, SUN Jun^{3,*}

1 Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 College of Marine Science and Engineering, Tianjin University of Science & Technology, Tianjin 300457, China

Abstract: The study of deep sea (>200 m) plankton is the frontier of marine biology and ecology research in China. Summarizing existing knowledge of deep sea plankton is important to Chinese research in this field. Most phytoplankton will die when they settle out of the euphotic zone. However, some phytoplankton manages to survive in the deep sea despite of the darkness. This review synthesized the research of living phytoplankton in deep sea. Phytoplankton needs sunlight to carry out photosynthesis. There were only 18 species of phytoplankton found in the deep sea with the maximum depth of 4000 m. The abundance of coccolithophore was higher than that of diatoms and dinoflagellates. Maximum abundance of coccolithophore in the deep sea was 2220 cells/L in the depth of 500 m. In the years 1911—1985, the olive green cells were found in deep seas. There was no extensive taxonomic definition of olive green cells due to limited research devices. After the year 1985, the olive green cells was deemed as *Synechococcus* spp., which was found in 2750 m. Maximum abundance of *Synechococcus* spp. found in deep sea was 3.5×10^5 cells/mL at a depth of 800 m. *In situ* fluorescence profiles in the deep sea found tertiary phytoplankton pigment maxima in 20—700 m depth. However, we are not sure what organisms caused the

基金项目:中国科学院战略性先导科技专项(XDA11030202.2);国家重点基础研究发展规划项目(2014CB441504);国家自然科学基金(41176136, 41276124)

收稿日期:2013-06-01; 修订日期:2014-05-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: phytoplankton@163.com

fluorescent maxima. There was little information about the biomass of phytoplankton in the deep sea. In the limited studies, phytoplankton biomass ($0.001\text{--}0.1\ \mu\text{g C/L}$) decreased with depth from 300 m to the bottom.

Key Words: Phytoplankton; Abundance; Biomass; Deep Sea

深层海洋是指水深大于 200 m 的区域, 平均水深 3800 m, 最大水深 10924 m, 位于马里亚纳海沟。深层海洋的面积为 $360\times 10^6\ \text{km}^2$, 约为地球表面积的一半, 体积为 $1368\times 10^6\ \text{km}^3$ 。深层海洋的浮游生态系统是目前海洋生态研究的热点之一, 认识深层海洋中浮游生物的丰度和生物量是理解这个生态系统的重要一步。

对深层海洋生物的探索起始于 19 世纪 70 年代, 1872—1876 年, 英国调查船“挑战者号”在环球航行中到访过的每处海底都发现了动物, 船长 Charles Wyville Thomson 在 1877 年发表的航次报告中指出海洋中的生命只分布在两个区域, 一个是表层海水, 一个是海底附近的海水, 位于这两个区域中间的中层海水, 基本上没有动物^[2]。此后, 这个中间层中是否有生物一直存在争论, 直到 1910 年, John Murray 和 Johan Hjort 乘 Michael Sars 调查船在北大西洋的调查发现中间层的确有很多动物。从此海洋中层存在生物不再受到争议, 各国展开了对深层海洋浮游植物的调查^[3]。

深层海洋生物的营养来源是从真光层沉降的生物和非生物颗粒, 浮游植物需要阳光进行光合作用, 所以最初认为浮游植物沉降后会很快降解, 不会存活。但是在对深层海洋的探索中, 人们在深层发现了有活性的浮游植物^[4], 后来又发现蓝细菌^[5]。

随着我国海洋科学研究的发展, 深层海洋浮游植物的研究成为我国海洋浮游生物研究的前沿。本文即综述深层海洋浮游植物(或疑似浮游植物)的研究进展, 为我国的深层海洋浮游生物研究提供参考。

1 浮游植物(>2 μm)

在浮游生物研究的早期就提到了深层海洋的浮游植物(>2 μm), 如 Marenzeller 和 Grobben^[4] 和 Schutt^[6], 一些浮游植物倾向于生活在真光层底部或光很弱的水层, 这些浮游植物被称为荫生植物(shade flora)。根据对地中海的认识, 这些生物分布在 30—500 m 水层, Lo Bianco^[7] 给出一个专有名

词——嫌光性浮游生物(knephoplankton)。

更深入的研究起始于 Chun 领导的 Valdivia 调查船在 1898—1899 年进行的大西洋和印度洋的调查。在这次调查中, 著名的陆地植物学家 Schimper 教授使用可闭合的网具采集深层的浮游生物^[8]。后来在地中海^[9]、日本东北海区^[10]、大西洋和太平洋^[11]、地中海东部^[12] 和红海^[13-14] 的深层海洋(最大深度>4000 m)也发现了浮游植物^[14]。

Sournia^[15] 总结了以往研究中出现的荫生植物名录, 列入名录的标准是至少被两位作者提及且与其他作者没有明显的不一致。按照这个标准, 共有荫生植物硅藻(Bacillariophyceae) 4 种(*Gossleriella tropica*, *Planktoniella sol*, *Rhizosolenia castracanei*, *R. temperi*), 甲藻(Dinophyceae) 10 种(*Ceratium gravidum*, *C. incisum*, *C. longissimum*, *C. platysorne*, *C. praelongum*, *C. ranipes*, *C. vulture*, *Heterodinium scrippsii*, *Pyrocystis pseudonociluca*, *Triposolenia truncata*), 青绿藻(Prasinophyceae) 1 种(*Halosphaera viridis*), 颗石藻(Prymnesiophyceae) 3 种(*Florisphaera profunda*, *Oolithotus fragilis*, *Thorosphaera flabellata*)。这些生物粒级从 1 μm —1 mm, 形状各异, 没有发现趋同进化的趋势。

用拖网方法获得的深层海洋浮游植物的丰度很低, 因此除了种类的信息外, 很少有丰度的信息。Nel^[16] 在西南印度洋两个站位的 500—3000 m 水深拖网得到的丰度资料是以每个样品为单位, 不是以体积为单位。Okada 和 Honjo^[17] 在北太平洋到中太平洋(沿 155 °W 断面)的 200 m 以深也发现了一些颗石藻, 但是丰度很低, 不足以用来研究群落组成。

Marshall^[18] 可能是第 1 个检测深海浮游植物丰度的学者, 在马尼拉海西北部的两个站位, 在 20 号站采水到 6100 m, 在 26 号站采水到 2000 m。每层取水样 500 mL, 沉降浓缩到 10 mL。在 20 号站, 1500—6100 m 之间没有发现浮游植物, 在 200—1500 m 之间, 颗石藻在各个水层(200、250、300、400、500、600、800、1000、1200 和 1500 m) 都有分布, 丰度

为 240—2220 个/L (最大值在 500 m), 硅藻只在 200 m 水层有发现, 丰度为 240 个/L, 甲藻在 400 m 水层有发现, 丰度为 480 个/L, 其他类群在 200—600 m 之间有发现, 丰度为 120—320 个/L, 浮游植物总丰度为 240—2220 个/L (最大值在 500 m)。在 26 号站, 1000—2000 m 之间没有发现浮游植物, 在 200—1000 m 之间, 颗石藻在各个水层 (200、250、300、500、800 和 1000 m) 都有分布, 丰度为 60—480 个/L (最大值在 500 m), 硅藻仅在 300 m 有发现, 丰度为 60 个/L, 没有发现甲藻, 其他类群只在 200 m 有发现, 丰度为 220 个/L, 浮游植物总丰度为 60—480 个/L (最大值在 500 m)。Subba Rao 和 Sameoto^[19]在哥斯达黎加附近的太平洋的 200—1000 m 水深用孔径为 30 μm 的 BIONESS 网进行分层拖网, 发现硅藻和甲藻的总丰度为 1—96 个/L。

在深层海洋的不同深度采集到的浮游植物细胞是否具有活性备受关注^[20], 在 4300 m 采集到的硅藻 *Nitzschia seriata* 在船上培养成活^[11] 受到质疑^[20]。Platt 等^[21]在哥斯达黎加附近的热带太平洋, 950—1000 m 水深处用孔径为 30 μm 的 BIONESS 拖网, 发现和水深 10 m 处同样的硅藻和甲藻, 培养结果表明, 它们的固碳能力与表层浮游植物相近, 异养实验证明这些细胞没有进行异养作用。

浮游植物在深层海洋不能进行光合作用^[14]。浮游植物细胞在深海的黑暗状态下生存, 需要消耗自己储存的有机物或进行异养作用。Wood^[22]的实验证明, 海洋表层的硅藻在 500 个大气压下可以进行异养作用并生长, 但是, 典型的自养型浮游硅藻在黑暗中不进行异养作用^[23], 而是消耗自己的有机物。浮游植物在黑暗中存活的时间因种而异^[24], 大多只能存活 20—30 d 甚至 90 d, 存活最长的是羽纹硅藻, 可以存活 24 周^[25]。

深层海洋的浮游植物是从水体上层沉降到深层的, 如果自己沉降, 要花费很长的时间才能到达采集的深度, 根据已有的资料, 这些细胞在黑暗中不可能存活这么长时间。所以深层海洋的浮游植物可能通过其他方式 (如细胞结团、浮游动物粪便^[26] 及下降流^[20-21, 27] 等) 快速沉降。

深层海洋的硅藻可能处于休眠状态^[28]。硅藻与其他藻类不同, 有些硅藻可以不发生形态的变化在生长期和休眠期之间进行转换。硅藻在深层海洋

的休眠状态可能是生活史的重要组成部分, 具有重要的进化意义。

深层海洋的浮游植物的归宿还没有研究, 但大多数深层硅藻不可避免会归于死亡, 只有少数能回到海洋表层延续种群^[28]。

2 橄榄绿细胞

Lohmann^[29]在地中海用离心的办法收集了一些球形的细胞, 当时没有命名。Hentschel^[30-31]在大西洋、Schiller^[32]在亚得里亚海使用没有固定的离心的样品发现了类似的微型生物, 分别命名为橄榄绿细胞 (Olivgrune zellen) 和绿色细胞 (Grungelbe zellen)。Hasle^[33]采用 Utermöhl 方法在甲醛固定的样品中也发现了这些生物, 在显微镜下呈棕色, 但未观察到内部结构。Hentschel^[30-31]认为是蓝藻, 由于不太确定, 就命名为橄榄绿细胞 (olive green cell), 使用醋酸洋红染色, 没有发现细胞核的染色反应。

Fournier^[34]将 300—1000 mL 海水中的生物过滤到 Millipore 滤膜 (孔径 0.45 μm) 上, 用光学显微镜放大 1500 倍观察计数, 在 1000 m 以深的海水中发现了一些细胞, 主要是直径 3—5 μm 的球形细胞, 具 2 根鞭毛, 蓝绿色, 细胞内有很多半透明的物质, 初步定名为金藻 (Chrysophyta)。Hamilton 等^[35]在加利福尼亚沿岸 3400 m 的海水中也发现了直径 1—4 μm 的类似的具色素的细胞。

Fournier^[36]用电镜分析了这些细胞, 发现可以分为 3 个类群, 第一类细胞直径为 2.5—15 μm , 结构很简单, 和原核生物类似, 在琼脂上培养 4 个月, 这些细胞既不生长也不腐败; 第 2 类细胞直径为 1.3—2.5 μm , 属于真核生物, 具叶绿体, 丰度较低; 第 3 类细胞混合了很多类群, 个体较少, 无法鉴定种类。Fournier^[36]认为这 3 个类群就是橄榄绿细胞。

在 Hentschel^[30-31]、Schiller^[32] 及 Hasle^[33] 的研究中, 这些生物分布在大洋的深层 (150 m 以深, 最深可达 5000 m), 丰度不超过 1600 个/L。而 Fournier^[23, 36] 所报道的丰度远远大于这个数值, 平均为 80000 个/L, 最大为 220000 个/L。这些细胞的沉降速度为 2.6 cm/d, 1 年大约沉降 10 m^[37], 所以 Fournier^[34, 36-37] 认为离心富集和 Utermöhl 沉降的方法不能有效收集这些细胞。

Hentschel^[31]在北大西洋和南大西洋的数据和

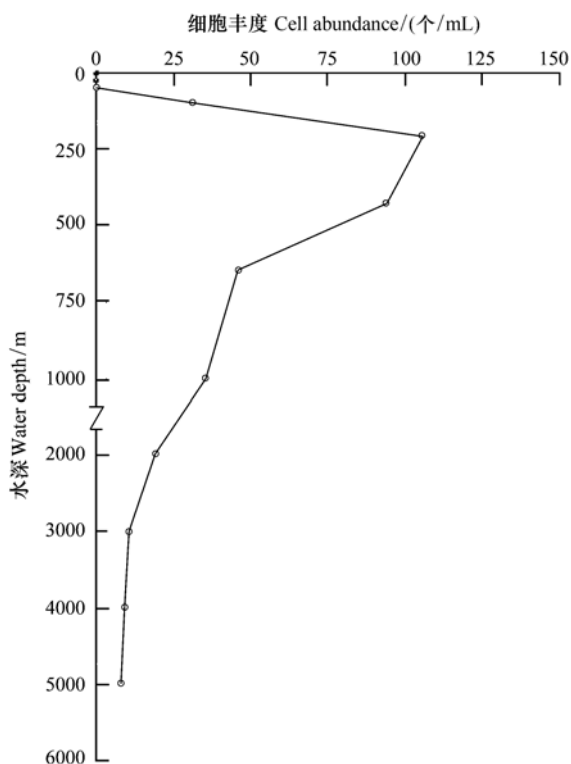


图1 在大西洋 200 个站位平均的橄榄绿细胞的丰度垂直分布 (改自 Fournier^[36])

Fig.1 Mean vertical profile of olive green cells from over 200 stations in the North and South Atlantic (adapted from Fournier^[36])

Fournier^[36-37]在地中海和北大西洋的数据虽然不同,但是垂直分布趋势是一致的,即:表层没有,在 50 m 开始出现,在真光层的丰度较低,丰度随水深逐渐增加,最大丰度出现在水深 200—1000 m (大多在 300—500 m 之间),随后逐渐减少(图 1)。

Fournier^[36]解剖采自 2000—4000 m 的 10 只桡足类浮游动物,在 3 只的肠道中发现了这些细胞, Fournier^[38]在亚热带太平洋真光层中采到的背囊类和樽海鞘的肠道中没有发现这些细胞,而在真光层到 750 m 采到的个体体内发现了这些细胞,说明这些细胞可以被桡足类等浮游动物摄食。

这些细胞可能并不是完整的细胞,而是浮游植物碎片。Anderson^[39]认为这些细胞可能是硅藻休眠细胞的碎片,他把从 870 m 海水中分离培养得到的硅藻(咖啡形双眉藻 *Amphora coffaeiformis*)放入黑暗中在 7 °C 保持 4 周,这些硅藻细胞会产生休眠细胞。这些休眠细胞在光照下 48 h 内,会变形产生球形的碎片,整个过程只需要 15 min。这些碎片直径约 2.5 μm,光镜和电子显微镜下观察都和上述第一类细胞

极为相似。Silver 和 Bruland^[40]发现海樽和翼足类的粪便颗粒中有部分降解的浮游植物残余,显微镜下观察与橄榄绿细胞极为相似,这些粪便颗粒在沉降的过程中解体,释放出橄榄绿细胞,这可能是深层海洋中橄榄绿细胞的来源。

Gowing 和 Silver^[41]的研究是关于橄榄绿细胞的最后报道,之后再也没有橄榄绿细胞的研究。

3 蓝细菌

自聚球藻 (*Synechococcus*) 被发现以后, Johnson 和 Sieburth^[42]认为上述橄榄绿细胞就是蓝细菌。Waterbury 等^[5]表明蓝细菌在 400 m 水深处也有分布,但是因为个体微小,不能沉降透过密度跃层^[43];然而在深渊区(4500 m)的沉积物^[44]和水体的沉降颗粒^[45]中发现有蓝细菌。随后出现较多深层海洋中蓝细菌分布的研究^[46-51]。

目前已有一些蓝细菌在深层海洋中垂直分布的研究,其分布特点可分为 3 种。第 1 种是随深度增加降低,如 Fuhrman 等^[48]研究了马尾藻海从 200 m 到 2600 m 的蓝细菌生物量的垂直剖面。第 2 种是随深度增加先降低后升高,如 Turley 和 Carstens^[47]在东北大西洋得到蓝细菌从表层到 2750 m 的垂直剖面,最低丰度(30 个/mL)出现在 1500 m。第 3 种是随深度增加,丰度基本保持不变,如在日本的 Suruga Bay 和西北太平洋^[51],在 200 m 水深的蓝细菌丰度降低为表层的 10%,但是从 200 m 到底层(1600—2000 m),蓝细菌的丰度基本保持不变,夏季和秋季为 24—190 个/mL,春季为 7.6—49 个/mL。

对蓝细菌到达深层海洋的机制也有一些研究。蓝细菌个体微小,单个个体沉降的可能性很小。蓝细菌可能粘附到沉积物颗粒^[51]中沉降,也可能结团沉降^[46],或者通过下降流沉降^[50]。Sohrin 等^[51]认为在沉降的过程中,在不同的水深这些细胞会死亡而耗减,但是随水深增加,这些细胞的耗减率降低,因此不同水深的丰度会保持不变。

深层海洋中蓝细菌的叶绿素 a 含量与 100—200 m 处细胞的含量相近,在有光培养下可以生长,说明它们处于存活状态^[51]。蓝细菌是真光层中的生产者,起初被认为是严格自养者^[52],不能在黑暗中生长^[53-54],但最近的研究表明蓝细菌可以行异养作用^[55],因而可以在黑暗中生存。

4 浮游植物色素

叶绿素 a 浓度是检测浮游植物的一个重要指标,将海水中的浮游植物过滤到滤膜上,利用溶剂提取,使用荧光光度计测定,检测限为 $0.007 \mu\text{g/L}$,大多数海洋生态学研究只测定 200 m (即真光层) 以浅的叶绿素 a 浓度,在 300 m 就超出了检测限^[56]。

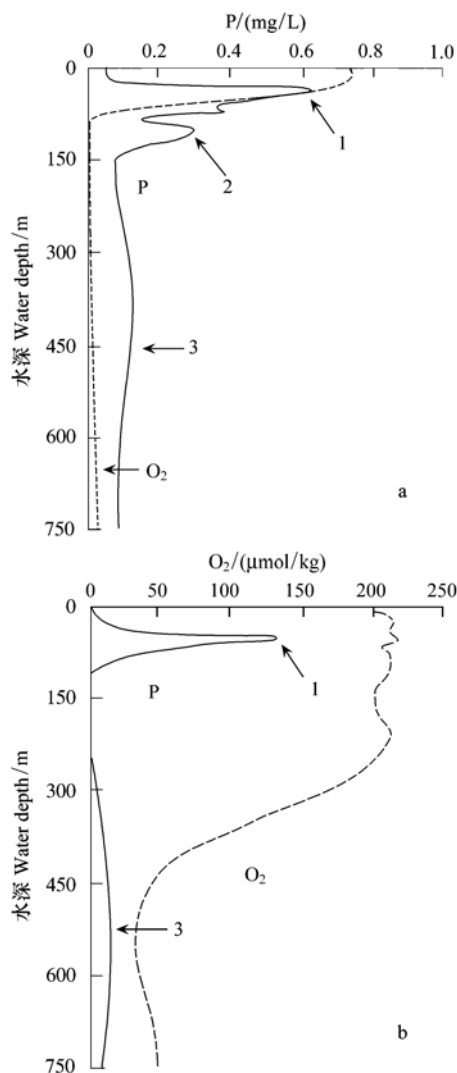


图2 在太平洋墨西哥外海(a)和夏威夷外海(b)色素浓度(P)和氧气浓度(O_2)的垂直剖面;1、2、3是指色素浓度的3个高值,夏威夷外海没有第2高值(根据 Lewitus and Broenkow^[58])
Fig.2 Pigments (P) and dissolved oxygen (O_2) vertical distributions at a station off Mexico (a) and at a station off Hawaii (b) in Pacific Ocean (adapted from Lewitus and Broenkow^[58])

用波长为 420 nm 的光激发,680 nm 波长的荧光被认为来自叶绿素 a 及其降解产物脱镁叶绿素 a。Broenkow 等^[57]和 Lewitus 和 Broenkow^[58]在热带太平

洋东部(墨西哥外海)用现场荧光探头探测这种荧光自表层到 1500 m 的垂直剖面,发现很多站位 200—700 m 有叶绿素 a 荧光的高值区。随后在阿拉斯加湾^[59]和阿拉伯海^[60]也发现了同样的现象。因为在这个高值区上方还会有 2 个荧光高值,这个深层海洋的荧光高值区被称为第 3 荧光高值 (tertiary fluorescence maximum),一般位于大洋的氧浓度低值区 (OMZ, Oxygen Minimum Zone)。在夏威夷北部,没有发现第 2 荧光高值,第 3 荧光高值更深一些 (1000 m) (图 2)。

因为第 3 荧光高值与光衰减系数相关,且两条剖面的细节非常吻合,Broenkow 等^[57,59]认为溶解物质的荧光不能全部解释第 3 荧光高值,至少有部分荧光是由颗粒态物质引起的。因为 Silver^[61]发现蓝细菌是深层沉积物海雪、粪球等的主要组成,Broenkow 等^[59]猜想这些颗粒态物质可能是蓝细菌,也有可能是含色素的异养细菌,目前还没有确切的研究结果。

5 浮游植物生物量

对深海浮游植物生物量的研究起始于 Yamaguchi 等^[49]和 Yamaguchi 等^[62]。Yamaguchi 等^[62]在日本东部 4 个站位(水深为 2000—5800 m)进行了全深度采水调查,得到各个深度的浮游植物丰度(包括蓝细菌、原绿球藻、pico 级真核自养生物、自养鞭毛虫、硅藻和甲藻等),并根据各个粒级的体积使用转换系数转化为生物量。浮游植物生物量在 300 m 以深为 $0.001\text{—}0.1 \mu\text{g C/L}$,且生物量随深度增加而降低(图 3)。

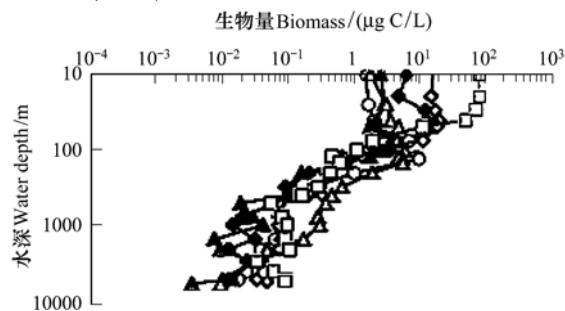


图3 北太平洋 4 个站位浮游植物生物量的垂直分布^[62]

Fig.3 Vertical distribution of phytoplankton biomass at four stations in the western North Pacific Ocean^[62]

有两个站位有 2 次调查,不同的符号表示不同的站位

6 小结

深层海洋的浮游植物研究经历了大约 100 年, 在此期间经历了海洋浮游生物研究手段的几个重要变化, 采样方法从拖网采集到浓缩水样, 观察计数方法从普通光学显微镜到表面荧光显微镜和流式细胞仪, 数据从不连续到连续的现场荧光剖面。浮游植物的研究内容也随着时代变化, 从较大的浮游植物到较小的橄榄绿细胞(或蓝细菌)。目前我国正在启动深层海洋生态学的研究, 其生态系统的结构和能流是研究重点。

References:

- [1] Ramirez-Llodra E, Tyler P A, Baker M C, Bergstad O A, Clark M R, Escobar E, Levin L A, Menot L, Rowden A A, Smith C R, Van Dover C L. Man and the last great wilderness: human impact on the deep sea. *PLoS One*, 2011, 6(8): e22588.
- [2] Thomson C W. *The Depths of the Sea*. London: MacMillan and Co., 1873.
- [3] Benson K R, Rehbock P F. *Oceanographic History: the Pacific and Beyond*. Seattle and London: University of Washington Press, 1993.
- [4] Marenzeller E, Grobben C. Vorläufiger beucht über die zoologischen Arbeiten [der Tiefsee-Expedition]. *Anz Akad Wiss Wien, Math Naturwiss Cl*, 1891, 27: 207-210.
- [5] Waterbury J B, Watson S W, Guillard R R, Brand L E. Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic, cyanobacterium. *Nature*, 1979, 277(5694): 293-294.
- [6] Schütt F. *Das Pflanzenleben der Hochsee. Ergebn Plankton Exped*, Humboldt-Stiftung, 1892.
- [7] Bianco S L. Le pesche abissali eseguite de F.A. Krupp col yacht Puritan nelle adiacenze di Capri ed in altre località del Mediterraneo. *Harvard University*, 1903.
- [8] Karsten G. *Das Indische Phytoplankton nach dem Material der Deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Wissenschaftliche Ergebnisse de Deutschen Tiefsee-Expedition aufden Dampfer 'Valdivia' 1898-1899*, 1907, 2: 1-327.
- [9] Bernard F. Problemes de fertilite dans les couches moyennes (200—1000 metres). *Rapp. P. -v. Reun. Commn int. Explor. Scient. Mer mediterr*, 1958, 14: 293-295.
- [10] Ohwada M. Vertical distribution of living and dead diatoms down to one thousand meters off Sanriku, northern Japan. *Mem. Mar. Obs. Kobe*, 1960, 14: 1-5.
- [11] Kimball Jr, J F, Corcoran E F, Wood F E J. Chlorophyll-containing microorganisms in the aphotic zone of the oceans. *Bulletin of Marine Science*, 1963, 13(4): 574-577.
- [12] Wood E F. Plants of the deep ocean. *Z. A llg. Mikrobiol.*, 1966, 6: 177-179.
- [13] Kimor B. Some aspects in the vertical distribution of the microplankton in the Gulf of Eilat (Red Sea). *Proc Joint Oceanogr Assembly, Tokyo*, 1971, 1970: 442-444.
- [14] Kimor B, Wood E J F. A plankton study in the eastern Mediterranean Sea. *Marine Biology*, 1975, 29(4): 321-333.
- [15] Sournia A. Is there a shade flora in the marine plankton?. *Journal of Plankton Research*, 1982, 4(2): 391-399.
- [16] EA N. *The microplankton of the South-West Indian Ocean*. Capetown: Division of Sea Fisheries, 1968: 1-62.
- [17] Okada H, Honjo S. The distribution of oceanic coccolithophorids in the Pacific. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 1973, 20(4): 355-374.
- [18] Marshall H G. Observations on the vertical distribution of coccolithophores in the northwestern Sargasso Sea. *Limnology and Oceanography*, 1966, 11(3): 432-435.
- [19] Rao S D V, Sameoto D. Relationship between phytoplankton and copepods in the deep tropical Pacific Ocean off Costa Rica. *Bulletin of Marine Science*, 1988, 42(1): 85-100.
- [20] Smayda T J. Normal and accelerated sinking of phytoplankton in the sea. *Marine Geology*, 1971, 11(2): 105-122.
- [21] Platt T, Subba Rao D V, Smith J C, Li W K, Irwin B, Horne E P W, Sameoto D D. Photosynthetically-competent phytoplankton from the aphotic zone of the deep ocean. *Marine Ecology-Progress Series*, 1983, 10(2): 105-110.
- [22] Wood E J F. Diatoms in the ocean deeps. 1956, 10(4): 377-381.
- [23] Sloan P R, Strickland J D H. Heterotrophy of four marine phytoplankters at low substrate concentrations. *Journal of Phycology*, 1966, 2(1): 29-32.
- [24] Smayda T, Mitchell-Innes B. Dark survival of autotrophic, planktonic marine diatoms. *Marine Biology*, 1974, 25(3): 195-202.
- [25] Antia N J, Cheng J Y. The survival of axenic cultures of marine planktonic algae from prolonged exposure to darkness at 20 C. *Phycologia*, 1970, 9(2): 179-183.
- [26] Fowler S W, Fisher N S. Viability of marine phytoplankton in zooplankton fecal pellets. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 1983, 30(9): 963-969.
- [27] Van Haren H, Millot C, Taupier-Letage I. Fast deep sinking in Mediterranean eddies. *Geophysical Research Letters*, 2006, 33(4), doi: 10.1029/2005GL025367.
- [28] Smetacek V. Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. *Marine Biology*, 1985, 84(3): 239-251.
- [29] Lohmann H. Über das Nannoplankton und die Zentrifugierung kleinster Wasserproben zur Gewinnung desselben in lebendem Zustande. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 1911, 4(1/2): 1-38.
- [30] Hentschel E. Die Grundzüge der Planktonverteilung im Südatlantischen Ozean. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 1928, 21(1): 1-16.
- [31] Hentschel E. *Allgemeine Biologie des Süd-Atlantischen Ozeans II. Das pelagial der Unteren Wasserschichten*. Berlin, Waller de Gruyter, 1936: 1-344.
- [32] Schiller J. Über autochthone pflanzliche Organismen in der Tiefsee. 1931.
- [33] Hasle G R. A quantitative study of phytoplankton from the

- equatorial Pacific. *Deep Sea Research* (1953), 1960, 6: 38-59.
- [34] Fournier R O. North Atlantic deep-sea fertility. *Science*, 1966, 153(3741): 1250-1252.
- [35] Hamilton R D, Holm-Hansen O, Strickland J D H. Notes on the occurrence of living microscopic organisms in deep water. *Deep-Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 1968, 15(6): 651-656.
- [36] Fournier R O. Studies on pigmented microorganisms from aphotic marine environments. *Limnology and Oceanography*, 1970, 15(5): 675-682.
- [37] Fournier R O. Studies on pigmented microorganisms from aphotic marine environments. II. North Atlantic distribution. *Limnology and Oceanography*, 1971, 16(6): 952-961.
- [38] Fournier R O. Studies on pigmented microorganisms from aphotic marine environments. III. Evidence of apparent utilization by benthic and pelagic tunicata. *Limnology and Oceanography*, 1973, 18(1): 38-43.
- [39] Anderson O R. Possible origin of some olive-green cells in aphotic marine environments. *Limnology and Oceanography*, 1975, 20(6): 1000-1004.
- [40] Silver M W, Bruland K W. Differential feeding and fecal pellet composition of salps and pteropods, and the possible origin of the deep-water flora and olive-green "cells". *Marine Biology*, 1981, 62(4): 263-273.
- [41] Gowing M M, Silver M W. Minipellets: A new and abundant size class of marine fecal pellets. *Journal of Marine Research*, 1985, 43(2): 395-418.
- [42] Johnson P W, McN J. Chroococcoid cyanobacteria in the sea: a ubiquitous and diverse phototrophic biomass. *Limnology and Oceanography*, 1979, 24: 928-935.
- [43] Michaels A F, Silver M W. Primary production, sinking fluxes and the microbial food web. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 1988, 35(4): 473-490.
- [44] Lochte K, Turley C. Bacteria and cyanobacteria associated with phytodetritus in the deep sea. *Nature*, 1988, 333(6168): 67-69.
- [45] Vanucci S, Dell'Anno A, Pusceddu A, Fabiano M, Lampitt R S, Danovaro R. Microbial assemblages associated with sinking particles in the Porcupine Abyssal Plain (NE Atlantic Ocean). *Progress in Oceanography*, 2001, 50(1): 105-121.
- [46] Richardson T L, Jackson G A. Small phytoplankton and carbon export from the surface ocean. *Science*, 2007, 315(5813): 838-840.
- [47] Turley C M, Carstens M. Pressure tolerance of oceanic flagellates: implications for remineralization of organic matter. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 1991, 38(4): 403-413.
- [48] Fuhrman J A, Sleeter T D, Carlson C A, Proctor L M. Dominance of bacterial biomass in the Sargasso Sea and its ecological implications. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 1989, 57(3): 207-217.
- [49] Yamaguchi A, Watanabe Y, Ishida H, Harimoto T, Furusawa K, Suzuki S, Ishizaka J, Ikeda T, Mac Takahashi M. Structure and size distribution of plankton communities down to the greater depths in the western North Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2002, 49(24/25): 5513-5529.
- [50] Vilibić I, Šantić D. Deep water ventilation traced by *Synechococcus cyanobacteria*. *Ocean Dynamics*, 2008, 58(2): 119-125.
- [51] Sohrin R, Isaji M, Obara Y, Agostini S, Suzuki Y, Hiroe Y, Ichikawa T, Hidaka K. Distribution of *Synechococcus* in the dark ocean. *Aquatic Microbial Ecology*, 2011, 64(1): 1-14.
- [52] Waterbury J B, Watson S W, Valois F W, Franks D G. Biological and ecological characterization of the marine unicellular cyanobacterium *Synechococcus*. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 1986, 214: 71-120.
- [53] Six C, Thomas J C, Brahamsha B, Lemoine Y, Partensky F. Photophysiology of the marine cyanobacterium *Synechococcus* sp. WH8102, a new model organism. *Aquatic Microbial Ecology*, 2004, 35(1): 17-29.
- [54] Timmermans K R, Van der Wagt B, Veldhuis M J W, Maatman A, De Baar H J W. Physiological responses of three species of marine pico-phytoplankton to ammonium, phosphate, iron and light limitation. *Journal of Sea Research*, 2005, 53(1/2): 109-120.
- [55] Cottrell M T, Kirchman D L. Photoheterotrophic microbes in the Arctic Ocean in summer and winter. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(15): 4958-4966.
- [56] Sohrin R, Imazawa M, Fukuda H, Suzuki Y. Full-depth profiles of prokaryotes, heterotrophic nanoflagellates, and ciliates along a transect from the equatorial to the subarctic central Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2010, 57(16): 1537-1550.
- [57] Broenkow W W, Lewitus A J, Yarbrough M A, Krenz R T. Particle fluorescence and bioluminescence distributions in the eastern tropical Pacific. *Nature*, 1983, 302(5906): 329-331.
- [58] Lewitus A J, Broenkow W W. Intermediate depth pigment maxima in oxygen minimum zones. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 1985, 32(9): 1101-1115.
- [59] Broenkow W W, Yuen M A, Yarbrough M A. Vertex: biological implications of total attenuation and chlorophyll and phycoerythrin fluorescence distributions along a 2000 m deep section in the Gulf of Alaska. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 1992, 39(3/4): 417-437.
- [60] Breves W, Heuermann R, Reuter R. Enhanced red fluorescence emission in the oxygen minimum zone of the Arabian Sea. *Ocean Dynamics*, 2003, 53(2): 86-97.
- [61] Silver M, Gowing M M, Davoll P J. The association of photosynthetic ultraplankton with pelagic detritus through the water column (0—2000m) // Platt T, Li W K W. *Photosynthetic Picoplankton. Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1986, 214: 311-341.
- [62] Yamaguchi A, Watanabe Y, Ishida H, Harimoto T, Furusawa K, Suzuki S, Ishizaka J, Ikeda T, Mac Takahashi M. Latitudinal differences in the planktonic biomass and community structure down to the greater depths in the western North Pacific. *Journal of Oceanography*, 2004, 60(4): 773-787.