

DOI: 10.5846/stxb201708141461

张亚锋,王旭涛,殷克东.南海台风引发藻华的生物机制.生态学报,2018,38(16): - .

Zhang Y F, Wang X T, Yin K D. Biological mechanisms of typhoon-induced blooms in the South China Sea. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(16): - .

南海台风引发藻华的生物机制

张亚锋¹, 王旭涛², 殷克东^{1,*}

1 中山大学海洋科学学院, 广州 510006

2 珠江水资源保护科学研究所, 广州 510000

摘要:海洋浮游植物的生长和小型浮游动物的摄食,与温度、光照和营养盐等因素密切相关。中国南海海盆是层化结构稳定的寡营养海,然而每年台风过后都有大量藻华的报道。为了探究台风引发藻华的生物形成机制,本研究通过南海海域表层和次表层叶绿素最大层(DCM)中的小型浮游动物的摄食活动以及浮游植物对光照和营养响应的现场实验,探究小型浮游动物摄食、光照和营养对海洋浮游植物生长和群落结构的调控作用。实验表明:1)表层水体中的小型浮游动物摄食速率明显大于DCM层;小型浮游动物摄食在表层水体中以大粒级的浮游植物(>5 μm)为主,在DCM层中没有明显粒级选择;自然光中的紫外线能增加小型浮游动物的摄食;营养盐添加轻微降低小型浮游动物的摄食。2)营养盐和光照的增强显著促进DCM层浮游植物的生长,并增加大粒级浮游植物的占比;而光照和营养盐变化对表层浮游植物的生长和粒级结构的改变相对不明显。因此,相对表层,深层浮游植物面临较小的摄食压力,拥有更大的光照和营养盐需求潜能;当台风引发水体垂向混合后,获得营养盐补充的表层浮游植物并不能迅速生长,而获得充足光照的深层浮游植物能迅速生长,成为藻华爆发的优势种。

关键词:浮游植物;小型浮游动物;藻华;光照;营养盐;南海

Biological mechanisms of typhoon-induced blooms in the South China Sea

ZHANG Yafeng¹, WANG Xutao², YIN Kedong^{1,*}

1 School of Marine Science, SunYat-Sen University, Guangzhou 510006, China

2 Scientific Institute of Pearl River Water Resources Protection, Guangzhou 510000, China

Abstract: Phytoplankton growth and micro-zooplankton grazing are regulated by temperature, nutrients, and light in the ocean. Because of the different vertical distributions of light and nutrients, there is often a deep chlorophyll maximum (DCM) layer in the water column, which is widespread and almost a permanent ecological structure in the tropical oligotrophic ocean because of the stable stratification of the water column. Most parts of the South China Sea (SCS) are oligotrophic with strong underwater irradiance and low surface layer nutrients due to the stratification. The nutrient level is too low to support a phytoplankton bloom in the surface water, however, there are numerous reports of bloom events in the SCS after typhoon every year. It is commonly accepted that vertical mixing can weaken the nutricline and bring deep nutrient-rich waters to the euphotic zone, fueling phytoplankton blooms in the euphotic zone. However, few studies have compared the responses of phytoplankton and micro-zooplankton to the fluctuations of light intensity and pulses of nutrients simultaneously. In this study, an incubation experiment was conducted in the basin of the SCS during a cruise to compare the responses of surface and DCM phytoplankton to elevated irradiance and nutrients. Additionally, dilution experiments in different nutrient and irradiance conditions with surface and DCM water samples were conducted to explore micro-zooplankton grazing activity and their roles in the surface and DCM layers. We hypothesized that the DCM phytoplankton could be the seed population when the deep water is mixed upward with the surface layer in the case of a typhoon due to the

基金项目:国家自然科学基金重大研究计划(91328203);国家自然科学基金——广东联合基金(U1701247)

收稿日期:2017-08-14; **网络出版日期:**2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yinkd@mail.sysu.edu.cn

changes in irradiance and micro-zooplankton grazing activity. The experimental results showed 1) micro-zooplankton grazing rates in the surface water were significantly higher than those in the DCM, and micro-zooplankton in the surface layer preferred the large size phytoplankton ($>5 \mu\text{m}$), whereas there was no such size selection in the DCM layer; UVR could promote the grazing rate of micro-zooplankton, whereas nutrient additions slightly decreased it; 2) the DCM phytoplankton assemblage responded more rapidly to the nutrient and light supplements and reached higher maximum biomass than surface phytoplankton, and the final dominating size was larger in the DCM layer than that in the surface water. Therefore, the DCM phytoplankton assemblage is under less micro-zooplankton grazing intensity, and is more sensitive to light and nutrients. These results prove the hypothesis that DCM phytoplankton are seed populations when the deep water is mixed upward with the surface layer in a typhoon.

Key Words: phytoplankton; micro-zooplankton; bloom; light; nutrients; South China Sea

海洋浮游植物的生长与光照、营养盐和浮游动物的摄食等因素密切相关。海洋水体中光照和营养盐在垂直向上的反向分布使得浮游植物的浓度和粒级结构在不同水层显著不同^[1]。热带和亚热带的寡营养海洋中,在营养盐跃层和光补偿深度附近形成了次表层叶绿素最大层(Deep chlorophyll maximum, DCM)^[2-4]。DCM层在大洋水体中广泛存在,研究表明,DCM层贡献了超过了70%的水体初级生产力^[5-7],其在海洋生态系统功能和生物地球化学循环过程中发挥重要的作用^[8-9]。DCM层的形成与维持的主要影响因素包括:较高的浮游植物生长速率,沉降细胞或游泳浮游植物的富集,以及较低浮游动物摄食等^[2]。

海洋表层的浮游植物长期处在高光照和低营养的环境中,而DCM层的浮游植物则生活在低光照和营养盐相对丰富的环境中。由于不同粒级的浮游植物细胞对光照和营养利用效率的不同^[10-14],浮游植物的粒级结构在表层和DCM层水体也显著不同^[1]。小型浮游动物($<200 \mu\text{m}$)是海洋浮游植物的主要摄食者,可以消耗60%—80%日初级生产力^[15-16]。虽然稀释法被广泛用来评估小型浮游动物的摄食速率^[17],然而目前关于小型浮游动物摄食活动的研究仍然不足以阐释小型浮游动物在表层和DCM层的作用。首先,在稀释实验中为了促进浮游植物持续生长,不同实验者加入营养盐的种类和浓度不同,而营养盐的加富,特别是在寡营养水体,可能会对浮游生物的生长造成不利影响^[18-19];其次,常用来作为培养容器的聚碳酸酯瓶会屏蔽自然光中的紫外光(UVR, 280—400 nm),改变浮游生物的原生光照环境。总体而言紫外线不利于浮游植物的生长,但其对不同粒级的浮游植物的影响又不尽相同^[20-21]。另外,紫外线对小型浮游动物的摄食的影响同样存在争议,研究发现短时间的紫外线能增加桡足类浮游动物的摄食^[22],而长时间过量的紫外线会明显增加浮游动物的死亡^[23]。因此在探究表层和DCM层浮游植物生长时,除了营养盐、光照等自然因素外,也需要考虑小型浮游动物摄食的差异,以及小型浮游动物对不同粒级浮游植物摄食的选择^[24-27]。

在寡营养的大洋水域,台风能打破水体的层化结构,把深层富营养水体带到表层。中国南海是热带-亚热带寡营养海域,光照充足,水体层化结构稳定^[28]。真光层水体中较低的营养盐不足以支撑浮游植物的大量生长,然而每年台风过后都有大量的藻华爆发的报道^[29-30]。之前的研究表明,这可能是诸如台风、内波等物理过程引发的海水混合将富营养的深层水体带到表层,为表层水体补充大量的营养盐,进而促进了表层浮游植物的爆发生长^[30-33]。然而,海水垂向混合不仅改变了表层水体的营养条件,同时改变了表层水体浮游植物和浮游动物的组成。之前的研究大都集中在台风等物理过程如何提高真光层内营养盐,而真光层内营养盐的提高如何影响浮游植物、浮游动物及其相互关系的研究相对匮乏。

台风等物理过程会打破海洋水体层化结构、改变真光层的营养状态,其引发的浮游植物藻华对海洋生物泵效率及碳的生物地球化学产生重要影响。台风过后,寡营养水体中寡营养藻类显著减少,粒级更大的硅藻成为优势种,这种浮游植物种群变化会增强生物泵的固碳效率,使得更多的碳沉降的深层水体^[29]。然而这种生物种群的变化是如何完成的,以及台风引发藻华过程中营养盐、浮游植物生长和小型浮游动物摄食活动各自发挥的作用,相关研究目前还不充分。本研究通过对比南海航次中表层和DCM层的水样在不同光照和营

养条件下的生长,来探究获得营养盐的表层浮游植物还是获得光照的深层浮游植物是藻华爆发的优势种。这对台风引发藻华过程中浮游植物种群演变的认识具有重要帮助,这也是本研究的主要目的。另外,由于寡营养水体中小型浮游动物的摄食活动严格控制浮游植物的生长,小型浮游动物的摄食活动对浮游植物种群的演变同样发挥着重要作用。因此,本研究同时对比了小型浮游动物摄食活动在表层和 DCM 层的不同,以及它们对浮游植物群落结构的调控作用。

1 材料与方法

1.1 样品的采集及实验

在 2005 年 5 月和 9 月的南海航次中,在采样站点,利用 CTD 读取不同水层的温度、盐度和叶绿素数据,根据叶绿素的垂向分布趋势,确定 DCM 层深度(图 1)。利用 CTD 采水器采集水样进行实验。采集到的水样均用 200 μm 筛绢过滤以除去较大的浮游动物。将 1 L 水样分别通过 5 μm 和 0.7 μm 的滤膜过滤,滤膜用锡纸包好,以测定分级叶绿素;取 50 mL 用 0.7 μm 过滤的水样于营养盐瓶中,以测定无机营养盐。收集到的样品迅速置于 -20°C 冰箱中冷冻保存。所有容器都提前用 10% 的盐酸浸泡(24 小时),超纯水清洗,并在培养实验时用采集到的水样润洗 3 次。

1.2 营养加富实验

为了对比表层和深层浮游植物对光照和营养盐的响应,本研究选取水深超过 1000 m 的 S9 站点作为实验站点。S9 站点位于南海中央海盆,水体层化结构稳定。在 S9 站点分别采集表层(1 m)和 DCM 层(70 m)水样进行培养实验。向采集到的水样中添加终浓度为 1/10 的 F/2 培养液。将加富后水样分装到 5.5 L 的石英瓶(自然光)和聚碳酸酯培养瓶(仅可见光)中,每瓶装 5 L 水样,每组设 3 个平行样。部分聚碳酸酯培养瓶利用遮光网屏蔽 95% 的可见光,模拟 DCM 层的光照强度。所有培养瓶放在用表层海水流动的培养箱中,以保证培养温度和海洋表层水温一致。培养于早上 7 点开始,在培养开始时、及培养 12、24、30、36、48、54 h 和 60 h 后分别采样。每次采集 300 mL 水样,用孔径为 5 μm 和 0.7 μm 的滤膜过滤以收集叶绿素样品。

1.3 稀释实验

为了探究表层和 DCM 层小型浮游动物的摄食活动,本研究在南海两个航次共 12 个站点进行稀释实验^[17]。实验站点涵盖珠江口近岸、南海深水海盆区,在水体层化结构明显的深水区,采集表层和 DCM 层水样进行实验;而在珠江口等水深较浅的水域,只采集表层水体进行实验。采集的初始海水(initial seawater, ISW)通过 0.2 μm 的滤膜过滤制成无浮游植物水(phytoplankton free water, PFW)。利用 PFW 稀释 ISW,稀释为 ISW 的 0.2, 0.4, 0.6, 0.8, 1.0 共 5 个梯度,每个浓度梯度共有 3 个平行样。培养瓶放在用表层海水控温的培养箱内培养 24 h;结束后,用孔径为 5 μm 和 0.7 μm 的滤膜过滤收集叶绿素样品。在培养开始前,收集 3 份叶绿素样品作为初始叶绿素浓度。在 S10、S16 和 S18 站点,将水样分装到石英培养瓶和聚碳酸酯培养瓶内进行稀释实验,以测定 UVR 对小型浮游动物摄食的影响。在 S10、E407 和 S16 站点利用表层和 DCM 的水样在聚碳酸酯培养瓶内进行稀释实验,对比表层和 DCM 层小型浮游动物的摄食速率。在 E101、E206、E709 和 B1 站点分别做营养盐加富组(添加终浓度为 1/50 的 F/2 培养液)和自然水体组进行实验,对比营养盐加富对小型浮游动物摄食速率的影响。在其余的 E406、B2、E504 站点利用表层水样进行稀释实验。

浮游植物的净生长速率 $k = [\ln(P_t/P_0)]/t$, 其中 t 是培养时间, P_0 和 P_t 分别是培养前后叶绿素的浓度。

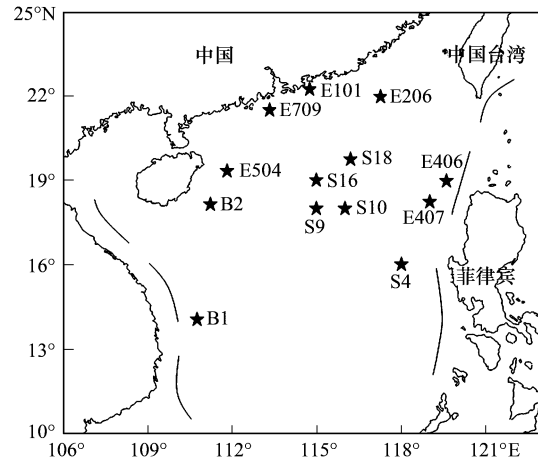


图 1 2005 年 5 月(S 站位)和 9 月(E 和 B 站位)南海航次采样站位图

Fig.1 The sampling stations during cruises in May and September 2005 in the South China Sea

利用 k 在不同稀释梯度上进行线性回归,其中回归方程斜率的相反数为浮游动物的摄食速率 m 。

1.4 样品测定

叶绿素浓度用丙酮萃取法测定^[34]。将滤膜置于含有 10 mL 90% 丙酮溶液的离心管中,在 4°C 黑暗条件下萃取 14—16 h。离心后取上清液用荧光光度计(10-AU Turner Designs fluorometer)测定吸光值,计算叶绿素浓度。本研究将粒径直径在 0.75—5 μm 的浮游植物称为小粒级浮游植物,大于 5 μm 的浮游植物称为大粒级浮游植物。无机营养盐浓度(硝酸盐、亚硝酸盐、铵盐和磷酸盐)用营养盐自动分析仪(Skalar San Plus Auto-analyzer)测定^[34]。

2 结果

2.1 S9 站点的水体结构和营养状况

S9 站点的水体温盐和营养盐分布如图 2 和表 1。和其他站点类似,温度和盐度的垂向分布证明了温跃层和盐跃层的存在。从表层到水深 120 m,温度从 28.55 下降到 18.10,盐度从 34.46 增加到 34.69。混合层的深度为 20 m,温跃层出现在 90 m 水深。DCM 层出现在水深 70 m,叶绿素的浓度为 0.44 $\mu\text{g/L}$,远高于表层的 0.08 $\mu\text{g/L}$ 。DCM 以上水体中小粒级的浮游植物占比大于 80%,DCM 层营养盐浓度均高于表层(表 1)。

表 1 S9 站点的环境因子和叶绿素在表层和次表层叶绿素最大层的对比

Table 1 Comparisons of environmental factors and chlorophyll a between the surface layer and deep chlorophyll maximum layer at station S9

水层 Layers	温度 Temperature /($^{\circ}\text{C}$)	盐度 Salinity	总无机氮 Total inorganic nitrogen /($\mu\text{mol/L}$)	磷酸盐 Phosphate /($\mu\text{mol/L}$)	叶绿素 Chlorophyll a /($\mu\text{g/L}$)	小粒级占比 <5 μm fraction /%
表层 Surface layer	28.55	34.46	0.46	0.07	0.08	83
次表层叶绿素最大层 Deep chlorophyll maximum layer	21.42	34.62	6.54	0.12	0.44	78

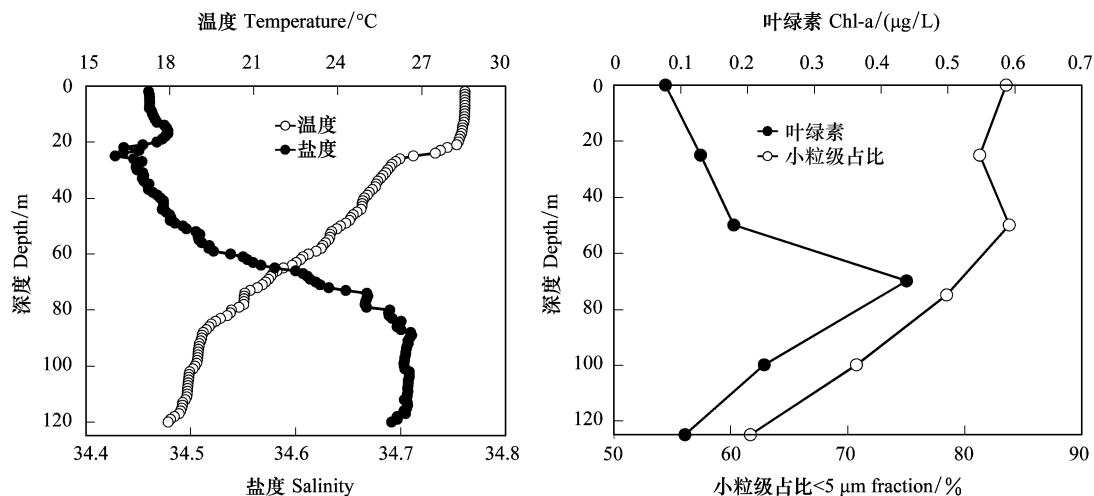


图 2 S9 站点温度、盐度、叶绿素浓度及小粒级在总叶绿素中比例的垂向分布

Fig.2 Vertical profiles of temperature, salinity, chlorophyll a (Chl-a) and the <5 μm fraction of total chlorophyll a at station S9

2.2 浮游植物对营养和光照的响应

在自然光和 5% 可见光下,表层浮游植物经过约 50 h 的适应期后,均快速增长(图 3),60 h 后其叶绿素浓度分别为 3.5 $\mu\text{g/L}$ 和 2.6 $\mu\text{g/L}$ 。在自然光下,小粒级浮游植物保持着群体优势,占比一直大于 80%,营养丰富没有明显改变浮游植物群落的粒级结构;在 5% 可见光下,大粒级的浮游植物的占比增大到 73%。

DCM 层浮游植物在自然光、100% 和 5% 可见光下经过约 35 h 的适应期后,均出现指数增长(图 4)。DCM

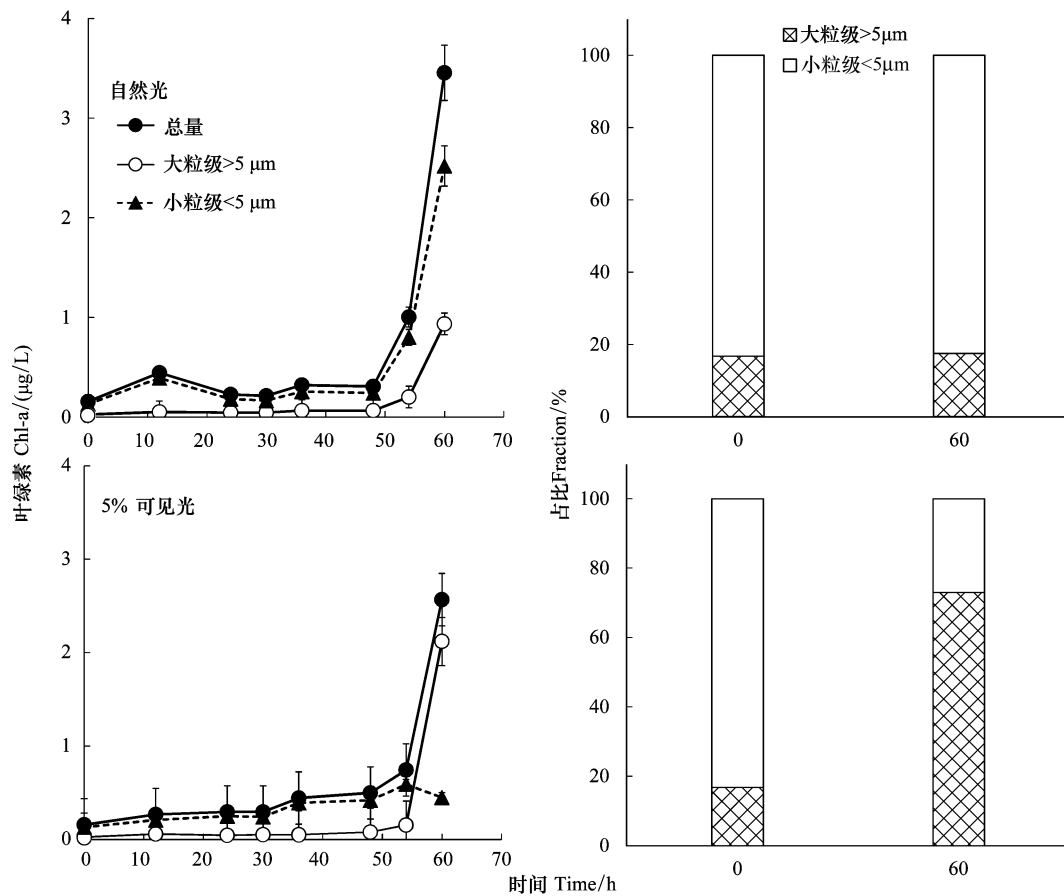


图3 S9 站位表层水体样品叶绿素浓度及浮游植物粒级占比在培养前后的变化

Fig.3 Changes in chlorophyll a (Chl-a) and size distribution during the incubation of the surface samples at station S9

水体中小粒级浮游植物的初始占比为 86%,培养结束后,占比依次降为 76%、53%和 79%。在 100%和 5%可见光条件下,小粒级叶绿素的浓度并没有显著区别,分别为 28.4 $\mu\text{g/L}$ 和 27.2 $\mu\text{g/L}$,而大粒级叶绿素的浓度分别为 23.8 $\mu\text{g/L}$ 和 7.7 $\mu\text{g/L}$,说明光照增强对小粒级浮游植物的影响不大,而对大粒级浮游植物有显著的促进作用。和 100%可见光相比,在含有紫外线的自然光条件下,大粒级叶绿素的最终浓度略有下降,从 23.8 $\mu\text{g/L}$ 降到 17.6 $\mu\text{g/L}$,而小粒级叶绿素的浓度显著上升,从 23.8 $\mu\text{g/L}$ 升到 56.8 $\mu\text{g/L}$ 。总体而言,加富后的 DCM 层水体从原生光照强度(5%可见光)增加到表层自然光后,生物量浓度明显增加,群落粒级结构从小粒级变为大粒级。另外,相比表层,DCM 层浮游植物的调整期明显更短。

2.3 小型浮游动物摄食速率

不同光照和营养条件下,实验站位表层和 DCM 层水体中小型浮游动物的摄食速率(m)如图 5 和表 2 所示,在可见光条件下,表层水体的平均 m ($(1.14 \pm 0.36) \text{d}^{-1}$) 高于 DCM 层 ($(0.76 \pm 0.12) \text{d}^{-1}$);表层小型浮游动物对大粒级浮游植物的摄食 ($(1.22 \pm 0.38) \text{d}^{-1}$) 显著高于小粒级 ($(0.87 \pm 0.21) \text{d}^{-1}$) (配对 t -检验, $n=11$, $P<0.01$),而 DCM 层小型浮游动物对大粒级浮游植物的摄食 ($(0.64 \pm 0.15) \text{d}^{-1}$) 低于小粒级 ($(0.89 \pm 0.22) \text{d}^{-1}$),但差异性并不显著。在自然光条件下,小型浮游动物的总体摄食率、对大粒级和小粒级浮游植物的摄食,分别增加 33%、64%和 18%。营养盐添加总体降低小型浮游动物的摄食活动,但降低效果不明显;这种降低主要是减少对大粒级浮游植物的摄食,而轻微增加对小粒级浮游植物的摄食。

3 讨论

3.1 表层和 DCM 层小型浮游动物的摄食

在海洋表层和 DCM 层水体中,除了温度、营养盐、光照等环境因素不同外,浮游植物和小型浮游动物的浓

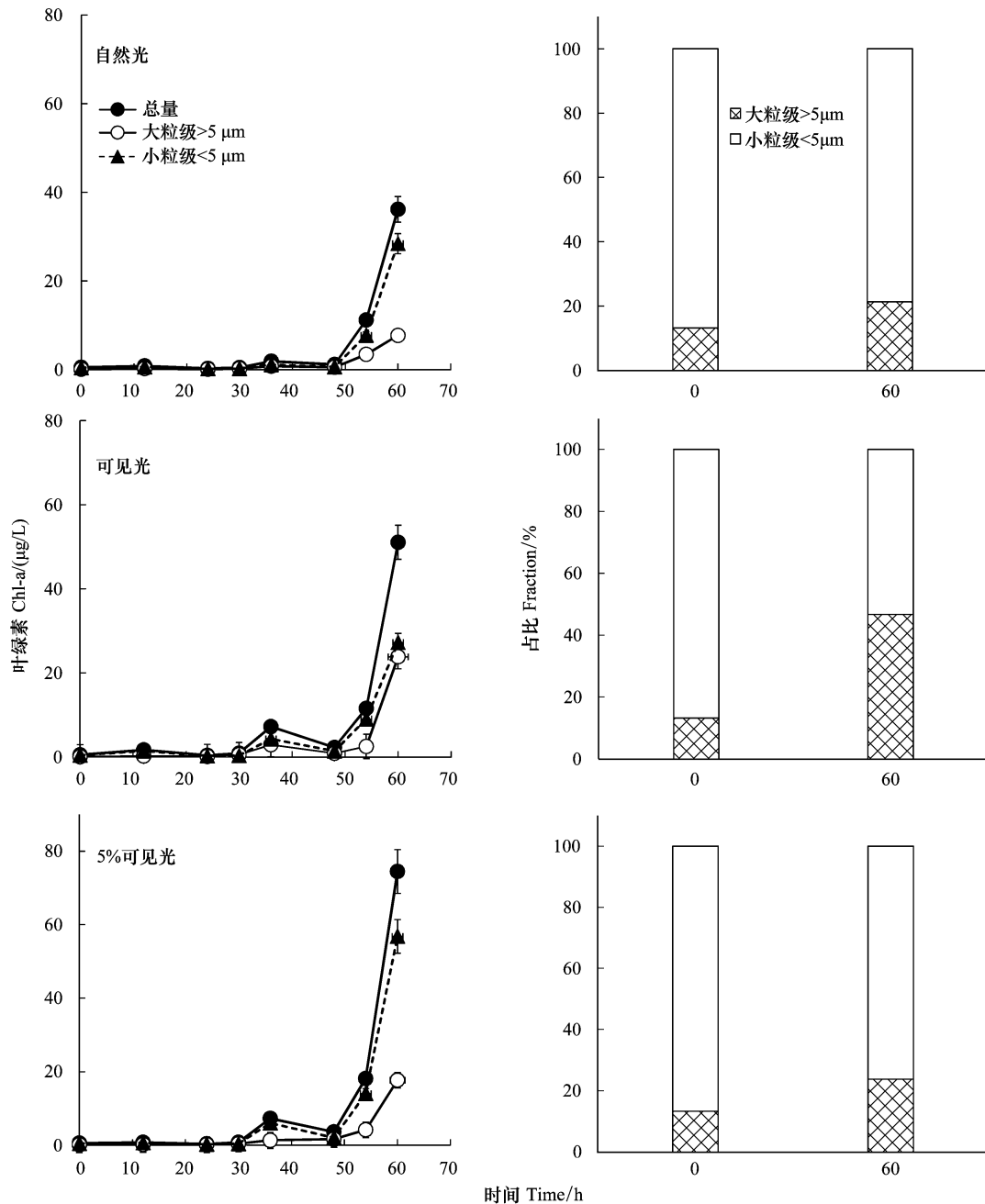


图4 S9 站位次表层叶绿素最大层水体叶绿素浓度及浮游植物粒级占比在培养前后的变化

Fig.4 Changes in chlorophyll a (Chl-a) and size distribution during the incubation of the deep chlorophyll maximum layer samples at station S9

度和组成也不同,这些因素都会对小型浮游动物的摄食活动产生影响。本研究发现南海北部夏季 m 在 DCM 层小于表层,这与 Chen^[35] 在南海相似水域的发现一致。小型浮游动物的摄食活动在表层大于 DCM 层的原因可能有:第一,在寡营养水域,表层水体由于营养盐的限制,浮游植物以小粒级为主,它们更容易被小型浮游动物摄食^[12];第二,表层水体的摄食者主要是粒级小于 20 μm 的异养鞭毛虫和原生动等群体^[25-27],而在 DCM 层由于纤毛虫等较大粒级摄食者存在,较大粒级摄食者对小粒级摄食者的捕食缓解了小粒级对浮游动物的摄食^[36-37];第三,较低的温度也可能限制小型浮游动物在 DCM 层摄食活动^[16, 38-39];第四,表层水体接收较高的紫外线,而紫外线对小型浮游动物的摄食同样有影响^[22]。

表 2 不同光照条件下小型浮游动物的摄食速率

Table 2 Summary of micro-zooplankton grazing rates (d^{-1}) under different light conditions

站点 Stations	水层 Layer	光照 Light	大粒级 $>5 \mu m$		小粒级 $<5 \mu m$		总 Total	
			摄食速率 Grazing rates	相关系数 R^2	摄食速率 Grazing rates	相关系数 R^2	摄食速率 Grazing rates	相关系数 R^2
E101	表层	可见光	0.78	0.76 **	0.80	0.79 **	0.95	0.91 **
E101 ⁺	表层	可见光	0.74	0.81 **	0.85	0.87	0.68	0.96 **
E206	表层	可见光	1.59	0.93 **	1.04	0.85 **	1.41	0.97 **
E206 ⁺	表层	可见光	0.72	0.97 **	1.05	0.92 **	1.19	0.99 **
E709	表层	可见光	1.47	0.91 **	0.85	0.95 **	0.89	0.87 **
E709 ⁺	表层	可见光	1.34	0.96 **	1.07	0.84 **	0.87	0.70 **
B1	表层	可见光	0.54	0.92 **	1.10	0.87 **	1.53	0.95 **
B1 ⁺	表层	可见光	1.66	0.97 **	1.69	0.93 **	1.77	0.95 **
E406	表层	可见光	1.55	0.94 **	0.74	0.89 **	1.46	0.91 **
B2	表层	可见光	1.51	0.85 **	1.17	0.79 **	1.77	0.85 **
E504	表层	可见光	1.68	0.95 **	1.01	0.97 **	1.33	0.90 **
E407	DCM	可见光	0.39	0.94 **	0.59	0.79 **	0.64	0.88 **
S4	表层	可见光	1.32	0.94 **	1.08	0.85 **	1.06	0.87 **
S18	表层	可见光	0.97	0.78 **	0.63	0.94 *	0.90	0.86
S10	表层	自然光	1.45	0.81 *	1.11	0.86 **	1.37	0.98 **
	表层	可见光	0.69	0.73 **	0.61	0.97 **	0.67	0.99 *
S16	表层	自然光	1.88	0.91 **	1.32	0.98 **	0.93	0.93 **
	DCM	可见光	0.71	0.81 **	1.14	0.68 *	0.91	0.79 **
	DCM	可见光	0.68	0.72 *	1.06	0.69 **	0.86	0.94 **
S16	表层	自然光	1.54	0.77 **	1.85	0.95 **	1.76	0.86 **
	表层	可见光	1.38	0.96 **	0.57	0.86 **	0.62	0.90 **
	DCM	可见光	0.77	0.86 **	0.76	0.42 *	0.64	0.69 *

DCM:次表层叶绿素最大层, Deep chlorophyll maximum; “+”代表营养加富; “*”和“**”分别代表显著性在 $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$

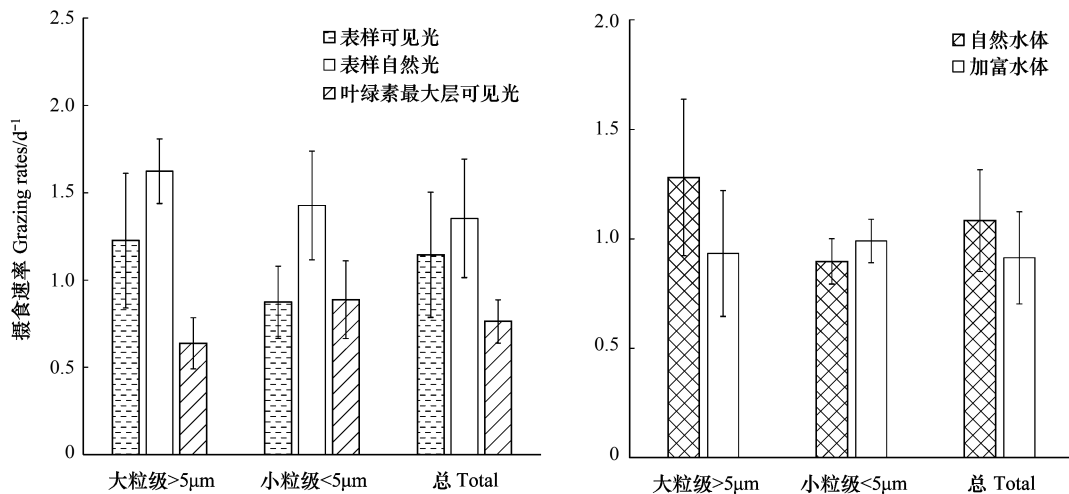


图 5 不同光照和营养条件下,表层和次表层叶绿素最大层小型浮游动物的摄食速率

Fig.5 Micro-zooplankton grazing rates in the surface and deep chlorophyll maximum layer water under different nutrients and light conditions

影响小型浮游动物摄食活动的环境因素包括温度、上升流、台风等环境因子^[16, 40-41]。目前,南海小型浮游动物摄食活动的研究主要集中在表层水体,对于 DCM 层小型浮游动物摄食活动的研究相对较少^[16, 35, 40-42]

(表 3)。如 Chen^[35] 发现南海北部表层的 m 在夏季平均为 $(0.49 \pm 0.47) \text{ d}^{-1}$, 冬季为 $(0.35 \pm 0.21) \text{ d}^{-1}$, 且冬季 m 和温度密切相关^[16]。在台湾海峡附近 m 在上升流区 $(0.85 \pm 0.37) \text{ d}^{-1}$ 大于非上升流区 $(0.5 \pm 0.17) \text{ d}^{-1}$ ^[40]。台风风神过后, m 为 $(1.17 \pm 0.56) \text{ d}^{-1}$ 高于其他时间 $(0.83 \pm 0.54) \text{ d}^{-1}$ ^[42-43]。虽然这些研究阐明了环境因素对 m 的影响, 但这是复合因素共同作用的结果。比如相比非上升流区, 上升流区的温度、营养盐和小型浮游动物种群均有变化, 这些因素共同造成了上升流区和非上升流区 m 的不同。为了探究单一因素对小型浮游动物摄食活动的影响, 本研究通过设置不同的营养和光照条件进行稀释实验。利用营养盐加富和不加富组, 发现营养加富轻微降低 m ; 利用不同的培养瓶, 发现紫外线能增加 m 。这些过程获得了单一因素对小型浮游动物摄食活动的影响, 为进一步分析表层和 DCM 层小型浮游动物摄食活动的不同提供了依据。

表 3 在南海用稀释法评估的小型浮游动物摄食速率的对比

Table 3 Comparisons of microzooplankton grazing rates (mean \pm SD) in the South China Sea using the dilution experiments

参考文献 References	时间 Time	区域 Location	水层 Layers	摄食速率 Grazing rate (d^{-1})	营养条件 Nutrient condition
Chen 等, 2009 ^[35]	全年	南海 (香港附近)	表层	0.57 \pm 0.54	0.5 $\mu\text{mol/L}$ NH_4 , 0.03 $\mu\text{mol/L}$ PO_4 , 1 nmol/L Fe, 0.1 nmol/L Mn.
Huang 等, 2011 ^[40]	7—8 月	台湾海峡	表层	上升流: 0.85 \pm 0.37 非上升流: 0.5 \pm 0.17	自然水体
Zhou 等, 2011 ^[42]	6—7 月	南海北部	表层	1.48 \pm 0.63 (3–20 μm) 1.02 \pm 0.42 (<3 μm) 1.17 \pm 0.56 (总)	自然水体
Chen 等, 2013 ^[16]	8 月	南海北部	表层	0.49 \pm 0.47	0.5 $\mu\text{mol/L}$ NH_4 ,
			DCM	0.21 \pm 0.13	0.03 $\mu\text{mol/L}$ PO_4 ,
	1 月		表层	0.35 \pm 0.21	1 nmol/L Fe,
			DCM	0.34 \pm 0.11	0.1 nmol/L Mn
Zhou 等, 2015 ^[41]	8—9 月 5 月	南海北部	表层	1.00 \pm 0.79 (3–20 μm) 0.77 \pm 0.58 (<3 μm) 0.83 \pm 0.54 (总)	自然水体
本研究 This study	5 月和 9 月	南海北部	表层	1.22 \pm 0.38 (>5 μm) 0.87 \pm 0.21 (<5 μm) 1.14 \pm 0.36 (总)	自然水体
				1.11 \pm 0.40 (>5 μm) 1.16 \pm 0.32 (<5 μm) 1.13 \pm 0.41 (总)	1/50 F/2 培养基
			DCM	0.72 \pm 0.15	自然水体

DCM: 次表层叶绿素最大层, Deep chlorophyll maximum

相比 DCM 层, 表层水体中较高的小型浮游动物摄食活动具有重要的生态学意义。在寡营养水域, 浮游植物的生长整体处于营养限制状态, 特别是在表层水体, 浮游植物的生长主要依靠浮游动物摄食释放出的营养盐^[35, 44], 即表层水体中浮游植物的生长和浮游动物的摄食密切相关^[15, 41, 45-46]。这说明表层水体的营养盐循环更快, 是由微食物环调控的群落, 几乎没有有机物能进入更高的营养级^[47-48]; 而在 DCM 层, 随着营养盐的增加, 浮游植物的生长不受较弱的摄食活动的限制, 浮游植物生长和浮游动物摄食的相关性会降低^[49-50]。由于小粒级浮游植物能更有效的利用营养盐, 这也是之前的研究发现小粒级浮游植物在寡营养水域起主导作用的原因^[51-52]。然而本研究发现浮游植物粒级结构除了和营养盐水平相关, 还和小型浮游动物摄食的粒级选择有关。本研究发现表层水体中小型浮游动物对大粒级浮游植物摄食高于小粒级, 这与高被摄食率浮游植物在浮游植物群落中的存量最少的原则相符^[53-55], 也与 Zhou^[41] 在南海相似水域发现的小型浮游动物摄食的粒

级选择一致。而在 DCM 层,大粒级浮游植物可能摆脱小型浮游动物摄食的控制^[49, 56],进而增大在浮游植物群落中的比例。

3.2 浮游植物对营养盐和光照的响应

虽然 DCM 层相对稳定,但光照和营养盐的波动可能对其生物群落结构产生重要的影响^[8, 57-58]。本研究中,营养盐加富促进了浮游植物的生长,而大粒级浮游植物在营养盐利用上的优势,使其在与小粒级竞争中获得较大优势^[59];同时,大粒级浮游植物拥有更高的光照利用效率^[12, 14],光照强度的提高进一步促进了大粒级浮游植物的生长^[60]。此外,DCM 层的小型浮游动物对浮游植物的摄食没有显著粒级差异。因此,光照和营养的提高促使大粒级浮游植物成为 DCM 的优势种群。另外,与 100% 可见光组相比,自然光组中大粒级浮游植物的生物量稍有降低。这可能是紫外线不利于大粒级浮游植物的生长^[61],也可能是因为紫外线对小型浮游动物摄食活动的刺激引起的。与 DCM 层不同,营养盐加富对表层水体的浮游植物群落结构没有产生很大的影响。这可能因为大粒级浮游植物的初始浓度较低,而且其还面临较大的摄食压力,营养盐加富的促进作用被前两个因素抵消了。另外,在寡营养水体中,浮游植物的生长和小型浮游动物的摄食密切相关^[62],摄食活动释放的营养盐基本满足小粒级浮游植物的生长^[63],这可能是表层叶绿素浓度在营养盐加富后经过了较长的调整期才开始增长的原因。因此,营养加富短时间内对表层水体浮游植物生长的促进作用不明显,对浮游植物群落结构影响不大。

在寡营养的南海,浮游植物群落粒级在表层小于 DCM 层,而且表层浮游植物面临更大的摄食压力。因此,浮游植物、细菌和小型浮游动物组成的微食物环是表层水体中营养和能量流通的主要通道,而较大的浮游植物和浮游动物组成的传统食物链在 DCM 层起主导作用。虽然表层水体营养匮乏,摄食活动释放的营养盐基本满足了小粒级浮游植物的生长需求;而营养相对丰富的 DCM 层中,较大粒级的浮游植物却处于营养和光照的限制状态。这与 Fujiki^[11]在亚热带北大西洋的浮游植物的生理反应与光照关系的研究中的发现相一致^[11]。所以,当营养和光照发生改变时,DCM 层浮游植物能迅速生长,而表层浮游植物却需要较长的响应时间。

因此,除温度外^[64],台风引发的水体混合同时改变表层水体的营养和浮游生物组成,光照的提高以及较低的小型浮游动物摄食压力能使来自深层的较大粒级浮游植物迅速生长,成为藻华爆发的优势种,这是台风引发浮游植物藻华形成的主要机制。藻华爆发过程中,浮游植物群落粒级的增大,改变表层水体的物质和能量流通途径,对碳的生物地球化学循环具有重要的作用,不仅促进了海洋生物固碳作用,而且增大了海洋生物泵的固碳效率。

4 结论

寡营养的南海,台风引发的藻华是物理和生物活动共同作用的结果。水体的垂向混合把深层富营养水体带到表层,虽然表层水体在混合过程中获得了营养盐,但较大的小型浮游动物摄食压力抑制了表层浮游植物生物量的增加;而深层水体中浮游动物摄食活动相对较弱,较大粒级的浮游植物获得充足光照后,迅速生长成为优势种,形成藻华。在台风引发的藻华爆发过程中,浮游植物群落粒级的变大能提高海洋生物泵的效率,促进寡营养海域的固碳作用。

参考文献 (References):

- [1] Casey J R, Aucion J P, Goldberg S R, Lomas M W. Changes in partitioning of carbon amongst photosynthetic pico- and nano-plankton groups in the Sargasso Sea in response to changes in the North Atlantic Oscillation. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2013, 93: 58-70.
- [2] Cullen J J. Subsurface chlorophyll maximum layers: enduring enigma or mystery solved? *Annual Review of Marine Science*, 2015, 7: 207-239.
- [3] Pannard A, Bormans M, Lefebvre S, Claquin P, Lagadeuc Y. Phytoplankton size distribution and community structure: influence of nutrient input and sedimentary loss. *Journal of Plankton Research*, 2007, 29(7): 583-598.

- [4] Parslow J S, Boyd P W, Rintoul S R, Griffiths F B. A persistent subsurface chlorophyll maximum in the Interpolar Frontal Zone south of Australia: seasonal progression and implications for phytoplankton-light-nutrient interactions. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2001, 106(C12): 31543-31557.
- [5] Fernand L, Weston K, Morris T, Greenwood N, Brown J, Jickells T. The contribution of the deep chlorophyll maximum to primary production in a seasonally stratified shelf sea, the North Sea. *Biogeochemistry*, 2013, 113(1/3): 153-166.
- [6] Martin J, Dumont D, Tremblay J É. Contribution of subsurface chlorophyll maxima to primary production in the coastal Beaufort Sea (Canadian Arctic): a model assessment. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2013, 118(11): 5873-5886.
- [7] Martin J, Tremblay J É, Price N M. Nutritive and photosynthetic ecology of subsurface chlorophyll maxima in Canadian Arctic waters. *Biogeosciences*, 2012, 9(12): 5353-5371.
- [8] Huisman J, Thi N N P, Karl D M, Sommeijer B. Reduced mixing generates oscillations and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum. *Nature*, 2006, 439(7074): 322-325.
- [9] Martin J, Tremblay J É, Gagnon J, Tremblay G, Lapoussière A, Jose C, Poulin M, Gosselin M, Gratton Y, Michel C. Prevalence, structure and properties of subsurface chlorophyll maxima in Canadian Arctic waters. *Marine Ecology Progress Series*, 2010, 412: 69-84.
- [10] Finkel Z V, Beardall J, Flynn K J, Quigg A, Rees T A V, Raven J A. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research*, 2010, 32(1): 119-137.
- [11] Fujiki T, Matsumoto K, Saino T, Wakita M, Watanabe S. Distribution and photo-physiological condition of phytoplankton in the tropical and subtropical North Pacific. *Journal of Oceanography*, 2013, 69(1): 35-43.
- [12] Hashioka T, Vogt M, Yamanaka Y, Le Quéré C, Buitenhuis E T, Aita M N, Alvain S, Bopp L, Hirata T, Lima I, Sailley S, Doney S C. Phytoplankton competition during the spring bloom in four plankton functional type models. *Biogeosciences*, 2013, 10(11): 6833-6850.
- [13] Raven J A. The twelfth Tansley Lecture. Small is beautiful: the picophytoplankton. *Functional Ecology*, 1998, 12(4): 503-513.
- [14] Wu X D, Kong F X. Effects of light and wind speed on the vertical distribution of *Microcystis aeruginosa* colonies of different sizes during a summer bloom. *International Review of Hydrobiology*, 2009, 94(3): 258-266.
- [15] Calbet A, Landry M R. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems. *Limnology and Oceanography*, 2004, 49(1): 51-57.
- [16] Chen B, Zheng L, Huang B, Song S, Liu H. Seasonal and spatial comparisons of phytoplankton growth and mortality rates due to microzooplankton grazing in the northern South China Sea. *Biogeosciences*, 2013, 10(4): 2775-2785.
- [17] Landry M R, Hassett R P. Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton. *Marine Biology*, 1982, 67(3): 283-288.
- [18] Worden A Z, Binder B J. Application of dilution experiments for measuring growth and mortality rates among *Prochlorococcus* and *Synechococcus* populations in oligotrophic environments. *Aquatic Microbial Ecology*, 2003, 30(2): 159-174.
- [19] Teixeira I G, Figueiras F G, Crespo B G, Piedracoba S. Microzooplankton feeding impact in a coastal upwelling system on the NW Iberian margin: the Ría de Vigo. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2011, 91(1): 110-120.
- [20] Beardall J, Sobrino C, Stojkovic S. Interactions between the impacts of ultraviolet radiation, elevated CO₂, and nutrient limitation on marine primary producers. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 2009, 8(9): 1257-1265.
- [21] Li G, Gao K S. Cell size-dependent effects of solar UV radiation on primary production in coastal waters of the South China Sea. *Estuaries and Coasts*, 2013, 36(4): 728-736.
- [22] Fields D M, Durif C M F, Bjelland R M, Shema S D, Skiftesvik A B, Browman H I. Grazing rates of *Calanus finmarchicus* on *Thalassiosira weissflogii* cultured under different levels of ultraviolet radiation. *PLoS One*, 2011, 6(10): e26333.
- [23] Ma Z L, Li W, Gao K S. Impacts of solar UV radiation on grazing, lipids oxidation and survival of *Acartia pacifica* Steuer (Copepod). *Acta Oceanologica Sinica*, 2012, 31(5): 126-134.
- [24] Callieri C, Karjalainen S M, Passoni S. Grazing by ciliates and heterotrophic nanoflagellates on picocyanobacteria in Lago Maggiore, Italy. *Journal of Plankton Research*, 2002, 24(8): 785-796.
- [25] Chiang K P, Kuo M C, Chang J, Wang R H, Gong G C. Spatial and temporal variation of the *Synechococcus* population in the East China Sea and its contribution to phytoplankton biomass. *Continental Shelf Research*, 2002, 22(1): 3-13.
- [26] Choi K H, Yang E J, Kim D, Kang H K, Noh J H, Kim C H. The influence of coastal waters on distributions of heterotrophic protists in the northern East China Sea, and the impact of protist grazing on phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 2012, 34(10): 886-904.
- [27] Tsai A Y, Chiang K P, Chang J, Gong G C. Seasonal variations in trophic dynamics of nanoflagellates and picoplankton in coastal waters of the western subtropical Pacific Ocean. *Aquatic Microbial Ecology*, 2008, 51(3): 263-274.
- [28] Wong G T F, Tseng C M, Wen L S, Chung S W. Nutrient dynamics and N-anomaly at the SEATS station. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2007, 54(14/15): 1528-1545.

- [29] Chen Y L L, Chen H Y, Jan S, Tuo S H. Phytoplankton productivity enhancement and assemblage change in the upstream Kuroshio after typhoons. *Marine Ecology Progress Series*, 2009, 385: 111-126.
- [30] Bauer A, Waniek J J. Factors affecting chlorophyll *a* concentration in the central Beibu Gulf, South China Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 2013, 474: 67-88.
- [31] Zhao H, Han G Q, Zhang S W, Wang D X. Two phytoplankton blooms near Luzon Strait generated by lingering Typhoon Parma. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2013, 118(2): 412-421.
- [32] Lin I I, Lien C C, Wu C R, Wong G T F, Huang C W, Chiang T L. Enhanced primary production in the oligotrophic South China Sea by eddy injection in spring. *Geophysical Research Letters*, 2010, 37(16): L16602.
- [33] Song X Y, Lai Z G, Ji R B, Chen C S, Zhang J L, Huang L M, Yin J Q, Wang Y S, Lian S M, Zhu X M. Summertime primary production in northwest South China Sea: interaction of coastal eddy, upwelling and biological processes. *Continental Shelf Research*, 2012, 48: 110-121.
- [34] Knap A H, Michaels A, Close A R, Ducklow H, Dickson A G. Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) core measurements. Reprint of the IOC Manuals and Guides No.29, 1996: 43-122.
- [35] Chen B Z, Liu H B, Landry M R, Chen M R, Sun J, Shek L, Chen X H, Harrison P J. Estuarine nutrient loading affects phytoplankton growth and microzooplankton grazing at two contrasting sites in Hong Kong coastal waters. *Marine Ecology Progress Series*, 2009, 379: 77-90.
- [36] Chen M R, Liu H B, Li H. Effect of mesozooplankton feeding selectivity on the dynamics of algae in the presence of intermediate grazers—a laboratory simulation. *Marine Ecology Progress Series*, 2013, 486: 47-58.
- [37] Sommer U, Sommer F. Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton. *Oecologia*, 2006, 147(2): 183-194.
- [38] Guo C, Liu H, Zheng L, Song S, Chen B, Huang B. Seasonal and spatial patterns of picophytoplankton growth, grazing and distribution in the East China Sea. *Biogeosciences*, 2014, 11(7): 1847-1862.
- [39] Landry M R, Selph K E, Yang E J. Decoupled phytoplankton growth and microzooplankton grazing in the deep euphotic zone of the eastern equatorial Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 2011, 421: 13-24.
- [40] Huang B Q, Xiang W G, Zeng X B, Chiang K P, Tian H J, Hu J, Lan W L, Hong H S. Phytoplankton growth and microzooplankton grazing in a subtropical coastal upwelling system in the Taiwan Strait. *Continental Shelf Research*, 2011, 31(S6): S48-S56.
- [41] Zhou L B, Tan Y H, Huang L M, Li G. Does microzooplankton grazing contribute to the pico-phytoplankton dominance in subtropical and tropical oligotrophic waters? *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(1): 29-38.
- [42] Zhou L B, Tan Y H, Huang L M, Huang J R, Liu H X, Lian X P. Phytoplankton growth and microzooplankton grazing in the continental shelf area of northeastern South China Sea after Typhoon Fengshen. *Continental Shelf Research*, 2011, 31(16): 1663-1671.
- [43] Zhou L, Tan Y, Huang L, Hu Z, Ke Z. Seasonal and size-dependent variations in the phytoplankton growth and microzooplankton grazing in the southern South China Sea under the influence of the East Asian monsoon. *Biogeosciences*, 2015, 12(22): 6809-6822.
- [44] Teixeira I G, Figueiras F G. Feeding behaviour and non-linear responses in dilution experiments in a coastal upwelling system. *Aquatic Microbial Ecology*, 2009, 55(1): 53-63.
- [45] Kim S, Park M G, Moon C, Shin K, Chang M. Seasonal variations in phytoplankton growth and microzooplankton grazing in a temperate coastal embayment, Korea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2007, 71(1/2): 159-169.
- [46] Sun J, Feng Y Y, Zhou F, Song S Q, Jiang Y, Ding C L. Top-down control of spring surface phytoplankton blooms by microzooplankton in the Central Yellow Sea, China. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2013, 97: 51-60.
- [47] Foulland E, Mostajir B. Revisited phytoplanktonic carbon dependency of heterotrophic bacteria in freshwaters, transitional, coastal and oceanic waters. *FEMS Microbiology Ecology*, 2010, 73(3): 419-429.
- [48] Pomeroy L R, Williams P J L, Azam F, Hobbie J E. The microbial loop. *Oceanography*, 2007, 20(2): 28-33.
- [49] Irigoien X, Flynn K J, Harris R P. Phytoplankton blooms: a 'loophole' in microzooplankton grazing impact? *Journal of Plankton Research*, 2005, 27(4): 313-321.
- [50] Strom S. Novel interactions between phytoplankton and microzooplankton: their influence on the coupling between growth and grazing rates in the sea. *Hydrobiologia*, 2002, 480(1/3): 41-54.
- [51] Agawin N S R, Duarte C M, Agustí S. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. *Limnology and Oceanography*, 2000, 45(3): 591-600.
- [52] Mara66n E, Cerme66o P, Rodr66guez J, Zubkov M V, Harris R P. Scaling of phytoplankton photosynthesis and cell size in the ocean. *Limnology and Oceanography*, 2007, 52(5): 2190-2198.
- [53] Gaul W, Antia A N. Taxon-specific growth and selective microzooplankton grazing of phytoplankton in the Northeast Atlantic. *Journal of Marine Systems*, 2001, 30(3/4): 241-261.

- [54] Strom S L, Welschmeyer N A. Pigment-specific rates of phytoplankton growth and microzooplankton grazing in the open subarctic Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography*, 1991, 36(1): 50-63.
- [55] Sun J, Feng Y Y, Zhang Y H, Hutchins D A. Fast microzooplankton grazing on fast-growing, low-biomass phytoplankton: a case study in spring in Chesapeake Bay, Delaware Inland Bays and Delaware Bay. *Hydrobiologia*, 2007, 589(1): 127-139.
- [56] Chen B Z, Liu H B. Relationships between phytoplankton growth and cell size in surface oceans: Interactive effects of temperature, nutrients, and grazing. *Limnology and Oceanography*, 2010, 55(3): 965-972.
- [57] Gong X, Shi J, Gao H W, Yao X H. Steady-state solutions for subsurface chlorophyll maximum in stratified water columns with a bell-shaped vertical profile of chlorophyll. *Biogeosciences*, 2015, 12(4): 905-919.
- [58] Liccardo A, Fierro A, Iudicone D, Bouruet-Aubertot P, Dubroca L. Response of the deep chlorophyll maximum to fluctuations in vertical mixing intensity. *Progress in Oceanography*, 2013, 109: 33-46.
- [59] Marañón E. Cell size as a key determinant of phytoplankton metabolism and community structure. *Annual Review of Marine Science*, 2015, 7: 241-264.
- [60] Kuipers B R, Witte H J. Grazing impact of microzooplankton on different size classes of algae in the North Sea in early spring and mid-summer. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, 180: 93-104.
- [61] Halac S R, Guendulain-García S D, Villafañe V E, Helbling E W, Banaszak A T. Responses of tropical plankton communities from the Mexican Caribbean to solar ultraviolet radiation exposure and increased temperature. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2013, 445: 99-107.
- [62] Pasulka A L, Landry M R, Taniguchi D A A, Taylor A G, Church M J. Temporal dynamics of phytoplankton and heterotrophic protists at station ALOHA. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2013, 93: 44-57.
- [63] Capblancq J. Nutrient dynamics and pelagic food web interactions in oligotrophic and eutrophic environments: an overview. *Hydrobiologia*, 1990, 207(1): 1-14.
- [64] 杨晓霞, 唐丹玲. 台风引起南海海面降温的位置变化特征. *热带海洋学报*, 2010, 29(4): 26-31.