



营养盐限制的水域性特征*

WATERS CHARACTERISTICS OF NUTRIENT LIMITATION

张平 沈志良

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

营养盐是构成水域生态系统的重要化学物质基础,由于其分布与浓度和生物过程紧密相关,因此营养盐的生物地球化学研究一直受到广大海洋学者的重视。特别是近几十年来由于海洋、湖泊等水体的富营养化,引发了诸如赤潮等环境问题,原有的生态平衡被打破,环境的可持续发展及人类的自身健康受到了严重威胁,而几乎所有的水生环境问题都与营养盐有关,所以研究营养盐对生态系统的影响及其相互作用对改善人类生存环境、保护自然生态有重要意义。

不同水体中,由于营养盐组成不同,浮游植物群落结构不同,生物地球化学过程不同,对浮游植物生长产生限制的营养盐也不尽相同。有关如何判断营养盐限制已有了很多研究:Odum 1971 年提出“限制因素”对生物活动来说是维持这种活动所需的物质处于最小临界值;Brzezinski 1985 年利用水体环境或浮游植物中营养元素的原子比

是否偏离 Redfield 值 ($N:P:Si \approx 16:16:1$) 判断潜在的限制因子;Justic 等 1995 年通过计算水体环境中的各种营养盐之间的原子比提出了一套系统的评价营养盐限制的化学计量标准;还有 Fisher 1992 年报道的营养盐加富集生物实验等评估方法。历史上研究的水体大致可分为湖泊、河口、近海、开放海域。比较常见的观点是:海洋中浮游植物的生长是受氮限制,湖泊中受磷限制,河口可能是磷或氮交替控制。本文主要讨论不同水体类型的营养盐限制特征及其形成这些特征的原因。

1 湖泊中的营养盐限制

湖泊是营养盐限制研究的相对较多较深入的水体。Schindler 1974 年, D'Elia 等 1986 年, Caraco 等 1987 年就在不同规模上对其做过研究,包括:小尺度的营养盐生物测试,中尺度水体生态系统相互比较,全湖营养盐富集实验等。据

Likens 1972 年报道,60 年代后期人们对富营养淡水水域营养盐限制的观点还是碳限制的可能性大于磷和氮;但是据 Schindler 1971 年, Smith 1984 年, Hecky 和 Kilham 1988 年, Berman 1995 年的报道,70 年代在加拿大安大略省西北的实验湖区(ELA)对整个湖泊生态系统的营养盐加富试验之后,人们对湖泊中的营养盐限制一般都认为是磷。Schindler 1974 年对加拿大安大略省试验湖区的长期试验发现只有在湖水中添加含磷的营养盐才能明显激发浮游植物的生长,生物量

* 国家自然科学基金资助项目 498-76020 号和 40076021 号;中国科学院资助项目 KZ952-SI-421 号和国家专项资助项目 SX(97)-11-4 号。中国科学院海洋研究所调查研究报告第 4124 号。
收稿日期:2000-04-29;
修回日期:2000-09-20



超过同一地区未加营养盐的湖泊两个数量级。

湖泊中易于出现磷限制特征,学者们对此进行了很多研究。从湖泊天然理化条件的观点来看:Schindler 1974年、Caracol 1990年认为,即使在缺氧的环境下,湖泊沉积物的磷循环率也很低,而沉积物从水中移出和滞留磷的效率却相当高,造成湖区中磷不能有效循环利用,是导致磷限制的一个重要因素。Howarth 1985年报道湖泊中易于出现磷限制的原因之一是湖水中硫酸盐的含量低,因此浮游植物能够比较顺利地进行固氮作用(硫酸盐能够阻碍钼酸盐的同化,而后者是浮游植物固氮的催化剂)。另据 Dillon 1975年、Vollenweider 1976年、Smith 1984年、吕兰军 1993年的研究,由于湖泊尺度的不同,外来淡水的输入量不相同,导致水体更新周期也不同;湖水中的物质输入率、水深等因素也会影响氮、磷的有效供给及循环过程。Schindler 1978年对当时全球淡水浮游植物初级生产力的数据进行了分析,认为很大一部分的浮游植物初级生产力与叶绿素的年际变化可由磷的输入来解释。Fee 1979年曾提出不同的湖泊形态对氮、磷生物地球化学循环也有影响,从而改变了有效氮、磷的供给,对湖泊中的初级生产力也会产生限制。

从人类干扰影响的角度来看:由于工业废水、生活污水、农田滤水通过各种途径进入湖泊水体,它们的营养盐组成对湖泊水体的营养盐特征产生了巨大影响^[4, 15]。特别是农田滤水中氮、磷的比例明显高于 Redfield 值,从化学计量学来估计,磷是浮游植物生长潜在的限制因子^[14]。还有,对湖泊水体的不合理开发利用也是导致湖泊营养盐结构发生变化的重要原因之一^[1]。

虽然自 1974 年 Schindler 试验

湖区的论文发表之后,学者们对淡水的生物地球化学与生态学研究主要集中在磷方面,但是很多研究也表明氮可能是一个重要的第二位的限制因素。据 White 等 1982年,Hecky 和 Kilham 1988年, Jansson 等 1996年报道,它能提高磷的加富生物试验效果。甚至在一些湖中只加入氮也能促进藻类的生长, Elser 和 Kimmel 1985, James 等 1990年报道了有些短期的加富试验通常显示氮、磷的联合添加比单独加入一种更能促进藻类的生长。Mlack 等 1982年, Vincent 等 1984年发现不同纬度带的湖泊其营养盐限制的倾向亦不相同,热带湖泊中的氮可能是主要的限制元素,而在温带(北美和欧洲)例如:Schindler 1978年的报道,往往磷则是起控制作用的元素。

在限制因素的问题上, Schindler 和 Fee 1973年提醒研究中必须注意:即使是同一水体,中等尺度上的实验结果与实验室的培养实验结果有较大的差异,前者往往显示碳不会限制初级生产力,后者则会在午后显示碳限制。Smith 1991年, Oviatt 1995年的研究也认为由于室内培养实验与空气、沉积物等环境因素是分离的,在体现生态系统功能方面严重不足,只能显示更大尺度水体潜在的限制因素。因此, Smith 1984年, Hecky 和 Kilham 1988年强调从整个生态的尺度上来研究营养盐限制因素是十分必要的,而不仅仅是基于恒温培养试验,或者其他把生态系统局部孤立出来的研究;限制个别有机体增长率的因素应该有别于限制整个生态系统净生产力的因素。

2 河口的营养盐限制

河口是一个半封闭的沿岸水体,它与外海自由相通,并且其中的海水明显的被来自陆地的淡水

所稀释,从河口到外海形成很强的盐度梯度。据估计每年由陆地进入到海洋的 250×10^8 t 物质中 85% 是通过河口输送入海的,河口生态环境包括营养盐状况受河流淡水输入影响非常大。

河口相对于湖泊,有较大的空间尺度,较大的空间不均一性,与大洋开放性的连接,缺乏重复性和可控性,不易于实现像 Schindler 1974年那样的对整个生态系统的营养盐加富试验,而常常借助于添加营养盐的培养试验^[7, 8],或者 Fisher 1992年采用的比较环境营养盐浓度与浮游植物结构组成等方法来估计潜在的营养盐限制。

许多科研工作者的研究表明,氮、磷、硅都有可能成为河口生态系统中的限制因素,限制因子是随季节和空间不同而变化。例如: Di Elia 等 1986年, Webb 1988年报道了在 Patuxent 和 York 河口中等尺度的生物试验表明径流量大的冬季和春季是磷限制了生物量的积累,径流量小的夏季氮则成为限制元素; Fisher 1992年对 Chesapeake 湾的研究也得到了相似的结果。

在空间尺度上,营养盐限制也是有所变化的,例如: Chesapeake 湾磷限制的可能性随低盐度区向高盐度区过渡而升高。产生季节性变化的原因可能是营养物质输入的季节性变化,在河水径流大的时候,水中的氮、磷比率高,流量降低时比率也随之变小。表 1 以 Chesapeake 湾为例说明这种变化。

表 1 Chesapeake 湾水源的氮、磷组成

水源	TN/TP	DIN/PO ₄
河水	92	210
雨水	/	300
近海海水	15	4.0
废水	7.2	7.5

表 1 中降水、河水两项中氮、磷的原子比明显高于其他的营养源,



当降水量增加、河水径流增加时,必然影响到河口营养盐的结构向高氮、磷比的方向发展(TN:总氮,TP:总磷,DIN:溶解无机氮,PO₄:溶解磷酸盐)。沈志良1996年曾指出:长江流域氮的浓度偏高受流域降水的影响非常大,降水输入是长江口高无机氮含量的主要控制因素。Maestini^[12]在Riga湾的研究中也发现受河水影响大的区域呈现磷限制,河水影响小的区域呈现氮限制,当夏季径流最小时,整个湾都呈氮限制。实际上营养盐与径流的关系并不单一,Brooker等1984年发现威尔士的河流中有的营养盐与径流正相关,有的则是负相关。与此类似Neal^[13]也发现营养盐与径流有复杂的关系。当营养盐在穿过河口盐度梯度时,会受到一系列特殊的物理、化学、生物过程的影响,例如:吸附-解吸,沉淀-溶解,絮凝-反絮凝,以及生物吸收与循环等^[6]。例如:Treguer和Queguiner 1989年,Monbet 1992年,Le pape 1996年报道了潮差,Church 1986年,Chritian等1991年,Balls 1994年报道了冲刷时间,Alpine和Cloem 1992年报道了浮游与底栖的生态耦合,它们的差异也造成不同河口盐度梯度中发生的生物地球化学变化有所差别。上述理化和生物过程对氮、磷、硅等物质的作用并不等效,也可以影响到营养盐的有效供给。

另外,在许多河口中光照也可能成为浮游植物生长的限制因素,沈志良1993年报道了长江口近河口区海水透明度是初级生产力的主要限制因素,与此类似墨西哥比河口海区^[17]生产力和浮游植物生物量最高点也在中盐度区,而不是营养盐最高的近河口段。

河口营养盐的研究中,人类活动的影响是一个不可忽视的因素: Balls 1993年对Baltic海沿岸9条河

流的研究显示,河口营养盐的含量与流域土地利用有正相关关系;顾宏堪等1981年报道长江口的氮营养盐含量80年代比60年代高约4倍,这与长江流域小化肥厂的发展相一致。

3 近海的营养盐限制

近海是人类最有价值也最易受到破坏的水体之一,大量的营养盐通过河流、地下水、大气输送到近海,人类活动大大增加了这些途径入海营养盐的总量。在这些输送过程中,氮、磷、硅的比例被扰乱,很多不恰当的近海开发利用措施加剧了这种干扰^[2,9]。近海营养盐总量的增加,特别是氮、磷的增加,是导致近海水体富营养化最主要的原因。氮、磷营养盐的增加与结构变化主要来自人类活动,据Nixon 1995年报道,85%以上的商业固氮及80%以上的磷矿用来生产肥料,而且一旦化学肥料生产出来,它所含有的营养物质就会通过各种各样的途径进入近海环境。

学者们对近海营养盐限制的看法并不十分一致,Ryther 1971年的研究认为氮是近海主要的营养盐限制因素,理由之一是有机物的分解过程中磷的再生速率比氮快(见表2)。由表2可以看出在氮、磷循环过程中磷始终是过量的。Oviatt等1995年对美国东北海岸的生态实验也表明氮是关键限制因素。沈

志良^[3]对渤海湾营养盐的研究发现:80年代海水中氮、磷的原子比很小($TN/PO_4P=7.0$, $NO_3N/PO_4P=2.9$),这表明氮是这一海区浮游植物生长的限制因素。Smith 1984年对Shark Bay的研究认为相对封闭,没有大量外来营养盐(径流、降水、地下水)输入的水生生态系统中,磷可能成为净生产力的限制因素,生态系统可以通过固氮满足自己的氮需求。张均顺和沈志良^[5]对胶州湾营养盐结构变化的研究中指出,由于胶州湾沿岸工农业用水及城市废水的影响,胶州湾水体趋向于硅限制,化学计量值所得的计算结果表明,80年代中期以溶解无机硅为限制因子的出现率为33.6%,90年代初期为69.6%。

据D Elia等1986年,Harrison等1990年,Turner等1990年,Fisher 1992年的报道:由于大型河流的影响,磷也常常成为限制因素。例如:东中国海,由于受长江淡水输入的影响,氮的含量非常高,相对于磷的浓度(NO_3+NO_2)超过了浮游植物生长所需要的浓度,因此磷可能是这一海区的限制因子^[18]。

4 开放海域的营养盐限制

开放海域中的营养盐分布对世界海洋中的初级生产力有着很强的控制作用,目前人们对开放海域中的营养盐限制有以下几种观点:N限制,Si限制,Fe限制。据

表2 浮游生物分解过程中氮和磷的再生(过量磷的计算:生产出的氮等于同化的氮,氮和磷按照N:P=10:1同化)

时间 (d)	NH ₄ + NO ₂ + NO ₃ (μmol/L)	PO ₄ (μmol/L)	N:P	过量 P (μmol/L)
0	0.00	0.80	0.00	0.80
7	0.86	0.79	1.1	0.70
17	2.81	0.84	3.3	0.56
30	3.08	1.05	2.8	0.74
48	4.86	0.98	3.9	0.59
87	4.14	1.04	4.1	0.63



Olson 1980 年^[10,11]报道, 超过 20% 开放海域表面有充足光照与植物所需营养盐 (N, P, Si), 但是生物的现存量却非常低, 例如: 赤道太平洋, 副极地太平洋, 南大洋等地区。Martin 等 1994 年对这些高营养盐低生产力的海区 (HNLC) 的研究认为, 铁限制是控制浮游植物生物量与生产力的主要因素。

在某些 HNLC 海区, Frost 1987 年、1991 年研究认为浮游动物的捕食活动可能是叶绿素保持在较低水平的一个原因; McNeil 1991 年报道在高纬度海区强烈的湍流也可能把浮游植物带到临界深度以下, 产生光限制。除了这些解释以外, Martin 等 1994 提出微量元素铁——电子传输和酶系统中重要的催化剂, 在 HNLC 海区对浮游植物可能有潜在的限制作用。因为开放海域表层铁的浓度在皮摩尔水平上 ($\times 10^{-12}$ mol), 可能不足以维持高生物量与高生长速度; 铁的加入激发了浮游植物特别是硅藻的生长; 赤道太平洋的光化学能量转化率小于最大值, 但纳摩尔 ($\times 10^{-9}$ mol) 级 Fe 的加入可显著提升转化率。据 Behrenfeld 1996 年, Boyd 1996 年, Bradley 1996 年报道, 在两个开放海域的现场实验之后, HNLC 海域的铁限制假说被很多学者所接受。但是有学者提出 HNLC 海域的营养盐限制不仅仅是铁, 硅也可能成为新生产力的限制因素。据 Officer 和 Ryther 1980 年, Dugale 和 Minas 1995 年的研究认为, 在亚热带海域表层 1 a 中大部分时间都存在热成层现象, 它阻碍了底层高营养盐的水进入光合作用的表层, 营养盐的循环过程影响了其有效供给。氮、磷主要通过排泄作用或浮游生物的分解等再生

过程来弥补, 再生速度相对较快; 硅藻的硅质介壳分解的速度非常慢, 并且大部分在矿化之前已沉到真光层之下。Richard^[16]认为某些高营养盐低生产力的海区应该更准确地描述为低硅浓度的 HNLC 海区, 以避免被认为是所有的营养盐都足以维持高生产力。

开阔海域是受人类影响相对较小的海区, 但其面积占世界水体面积的绝大部分, 对全球气候、全球环境变化有着十分重要的调控作用。研究营养盐结构对开阔海域生态的影响, 对研究全球生态变化有重要意义。

5 结论

如上所述, 营养盐限制有着明显的水域差异性, 因此在对水体中营养盐进行研究时, 特别是确定哪一种元素为限制因子时, 必须明确限制的对象: 藻类的生长, 群落的初级生产力, 生态系统的净生产力。在借助生物培养实验的条件下确定限制因子时, 完善实验的因子设计以正确评估营养盐的单独作用与交互作用。特定水域营养盐通量所涉及的重要过程, 水藻-营养盐关系中的氮、磷动力学过程, 生物循环中的营养盐再生过程, 也是营养盐限制研究中所应注意的。

研究营养盐的水域差异性对不同水域实施不同的水体保护政策有较大的指导意义。安大略省实验湖区的研究对控制湖泊富营养化、恢复其生态环境做出了很大贡献。据 Lean 等 1987 年^[18]报道, Chesapeake 湾的生态环境的改善也与其营养盐限制的研究是分不开的。目前, 作者正在开展对胶州湾营养盐结构和营养盐限制的研究, 这对于保护胶州湾生态环境和发

展水域生产力同样具有重要意义。

参考文献

- 1 潘红玺. 湖泊科学, 1999, 11(2): 184 ~ 188
- 2 沈志良. 海洋科学, 1999, 3: 39 ~ 42
- 3 沈志良. 海洋科学集刊, 1999, 41: 51 ~ 59
- 4 王建华. 农业环境与发展, 1999, 16(1): 8 ~ 12
- 5 张均顺、沈志良. 海洋与湖沼, 1997, 28(5): 529 ~ 535
- 6 Bradley Eyre and Philip Balls. *Estuaries*, 1999, 22(2A): 313 ~ 324
- 7 David A. Hodell and Claire L. Scheloke. *Limnol. Oceanogr.*, 1998, 43(2): 200 ~ 214
- 8 Fisher T. R. et al.. *Marine Biology*, 1999, 133: 763 ~ 778
- 9 Jickells T. D.. *Science*, 1998, 281: 217 ~ 222
- 10 Kent K. et al.. *Limnol. Oceanogr.*, 1999, 44(2): 237 ~ 247
- 11 Landry M. R. et al.. *Limnol. Oceanogr.*, 1997, 42: 405 ~ 418
- 12 Mestini S. Y. et al.. *Estuaries*, 1997, 20(2): 416 ~ 429
- 13 Neal C. et al.. *Sci. Total Environ.*, 1997, 194/195: 193 ~ 205
- 14 Noshi Fujimoto et al.. *Limnol. Oceanogr.*, 1997, 42(3): 250 ~ 256
- 15 O. Cene ma et al.. *Water Sci. Tech.*, 1998, 37(2): 19 ~ 30
- 16 Richard C. Dugdale and Frances P. Wilkerson. *Nature*, 1998, 39(15): 270 ~ 273
- 17 Wagne S. Gardner, et al.. *Limnol. Oceanogr.*, 1997, 42(2): 273 ~ 281
- 18 Wong G. T. F. et al.. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1998, 46: 411 ~ 418

(本文编辑: 刘珊珊)