

粒径谱理论在海洋生态学研究中的应用*

APPLICATION OF SIZE SPECTRUM THEORY IN MARINE ECOLOGY

王新刚 孙 松

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

粒径谱表示的是生物量或数量与粒径大小关系的曲线,首先由 Sheldon 和 Parsons 于 1967 年提出。粒径谱理论对于研究海洋生态系统的结构与功能具有重要的意义。海洋生态系统中各物种通过摄食关系形成复杂的食物网,同时生物随环境食物种类和浓度的变化还常具有复杂的食性,因而对于各营养级的划分并没有绝对的界限,利用传统的方法对整个生态系统的动态变化进行模拟存在着较大的困难。粒径谱理论将生物按照粒径大小进行分类,并假设能量流动沿着粒径增长的方向,可以在同一个曲线中表现出不同粒径个体生物量的关系,有效地推测某一群落的代谢率、生产率、死亡率等。

1 粒径的生态学意义

海洋生态系统与陆地生态系统的重要区别之一在于生物的摄食方式不同。在陆地,植食者通常啃食植物的叶子,没有动物能把一棵大树连根吞掉,也极少有肉食者将其猎物囫圇吞下。而在海洋,生产者主要为微型的单细胞藻类,植食者的摄食方式为吞食,其他各营养级的肉食者也大多如此。海洋中生物的这种摄食特点决定了捕食者的个体通常要比被捕食者的个体大。Silvert 1993 年认为其比例差别一般在 1~2 个数量级,例如,粒径为 1~10 mm 的生物群体,其摄食范围是 0.01~1 mm。粒径大小不仅体现在捕食者与猎物的关系上,它还具有更深层的生态学意义。

粒径(或体重)大小与生物个体及种群的代谢活动息息相关。对于生物个体,Kerr 1974 年将其新陈代谢率表示为: $T = \alpha W^\gamma$, α 和 γ 都是常数, W 为体重。Ike da 等^[1]通过多年对浮游动物的研究总结了代谢率

的公式, $\ln T = \alpha_0 + \alpha_1 \ln X_1 + \alpha_2 X_2$, X_1 代表体重, X_2 为温度。两者都表明代谢速率随体重增加成指数 (γ 或 α_1) 递增,同时两者的计算结果 γ 和 α_1 有着惊人的一致性,均为 0.8 左右。另外也可以看出,每单位体重的代谢率随体重递减 $T/W = \alpha W^{\gamma-1}$ ($\gamma - 1 < 0$), 例如,细菌的代谢率相对于鲸要快得多。对于种群,1974 年 Fenchel 与 Kerr 在不同文章中给出了同样的经验公式 $\tau(w) = A w^b$, 以表示种群的周转时间,即生产量达到现有生物量所需要的时间。公式体现了种群生产力与个体体重的关系,体重越大,整个种群的周转时间越长。

粒径大小还在一定程度上决定了海洋生态系统的结构与功能。能量沿着食物链由低营养级向高营养级流动,即从小个体到大个体,它在相邻营养级间的转化效率依赖于捕食者与其猎物的体重比。Gaedke 1993 年给出公式 $K_1 C = (w_1/w_2)^{a-b} K_1 C$ 是上一营养级利用下一营养级并转化为自身生物量的效率, a 是粒径谱斜率, b 是常量。实验结果表明 $a - b < 0$, $K_1 C$ 为递减函数,因而对于捕食者来说,猎物个体越小越不利于其种群的发展。

2 粒径谱理论

粒径谱首先由 Sheldon 和 Parsons 1967 年提出,

* 国家重大基础研究项目 G199990437 号和国家自然科学基金资助项目 49976032 号。

第一作者:王新刚,出生于 1977 年,博士研究生。在研课题:黄、东海生态系统动力学与生物资源可持续利用(国家 973 计划项目)。E-mail: wangxingang@ms.qdio.ac.cn

收稿日期:2001-01-08;修回日期:2001-10-24

研究综述

他们先将生物按照大小(或体重)分为几个粒级,然后算出每一粒级的生物量,由此便得出一条反映生物量与粒径大小关系的曲线,称为粒径谱。粒径谱的提出是电子计数器发展的结果,因为生物样品经计数器分析之后直接可以得到粒径大小与数量。但粒径潜在的生态学意义却为此概念的发展提供了强有力的支撑,在粒径谱提出之后,人们才逐渐发现粒径大小与生物乃至整个生态系统的代谢与功能息息相关。

对于X轴粒级的划分,Sheldon 1967年认为,应该在对数上等间隔,如:2, 4, 8, 16..., 否则,做出的粒径谱表达不出一些重要的信息(如水华),而且生物量差异太大,难以在同一张图中画出曲线。另外,这种分法的特点是,两点间隔等于前者的值,即 $(\delta W = W_{i+1} - W_i = W_i)$ 。X轴单位可以表示为生物体重、所含能量或粒径大小。大小用相同体积的球的直径表示,符号为ESD(Equivalent Sphere Diameter)。

Y轴生物量有多种表示方法,Sheldon 1972年采用的单位是颗粒的体积浓度,即每单位体积水中颗粒的总体积。由此做出的粒径谱 $b(\omega)$,在1~100 μm 的粒径尺度上可以有效地反映出地理区域与深度的变化。在1~10⁶ μm 的尺度上浮游植物、浮游动物、小型游泳生物及大型鱼类的生物量大致上相等,差别不会超过4倍。Platt和Denman 1978年在Sheldon的基础上有所改进,提出了可积分的标准化粒径谱 $\beta(\omega) = b(\omega)/\omega$,最大优点在于其可积分性,由此可以求得整个群落的代谢率和生产力。

Sprules和Munawar 1986年把X轴与Y轴都按照对数值划分,做出的粒径谱可简化为一条回归直线,并且相关性显著。Sprules强调了该直线斜率的重要意义,认为在稳定的群落中斜率为-1,并根据25个内陆湖的调查结果提出,水中营养盐含量越低斜率越小(如-7),即大型生物相对量越少。另外,回归直线的相关系数与群落的稳定性有关,群落越稳定,相关系数值越高。

同其他理论一样,粒径谱的应用也有其本身的局限性。(1)它仅应用于稳定的环境中,没有生物的迁入和迁出,被捕食是导致生物死亡的主要因素。(2)需要假设捕食者与猎物有相对固定的重量比,而且捕食者个体较大。这样排除了一些特殊的情况,如:生物的部分产量(尸体和粪便)被细菌所利用,从而产生另一层意义上的营养关系。

3 粒径谱的时空变化

在早春,粒径谱最陡,Gaedke 1993年在康士坦茨湖做出的结果为斜率等于-1.16。根据Gaedke的

能量转化效率方程,消费者对生产者的利用效率较低,生产者的生物量相对较高。主要原因在于,浮游动物生活史比浮游植物长并且其数量在早春季节较少,而浮游植物在环境条件适宜的情况下能够迅速繁殖形成水华,较高的食物含量使得消费者的消化率降低,生长速度相对于生产者慢。早夏,粒径谱最缓,这期间浮游动物的数量得到了逐渐的提高,从而对浮游植物造成较大的摄食压力,而浮游植物由于营养盐的限制数量已达到顶峰,因而在粒径谱上表现出浮游动物生物量的逐渐上升,斜率由陡峭转为缓和。

在海洋底栖生物群落中,随着水深的增加粒径谱的斜率表现出有规律的变化。Saiz-Salinas和Ramos^[2]对南极Livingston岛的沿岸底栖群落进行了分析,粒径谱斜率在浅水区(小于100m)、次浅水区(100~200m)和深水区(大于200m)分别为-0.76, -1.25和-1.31。说明随水深的增加,大粒径的生物相对减少。主要原因在于,在深水区从水体向底部沉降的碎屑较少,大量的颗粒有机物在沉降过程中被分解,大型底栖生物得不到较好的食物补充而使数量下降。

粒径谱的分布还存在着重要的地区差异,Sheldon等1972年发现有些海区还有着自身固定的特点,Duplisea^[3]在波罗的海的不同海盆之间也发现明显的区别。浮游植物生物量的变化主要决定于温度和营养盐,浮游动物除了受其食物-浮游植物的浓度控制之外,其生活史还直接受温度的影响。在不同纬度地区,环境的季节变化也不同,如温度、盐度及营养盐等在不同纬度都有着独特的特点。因而可以肯定,在不同的地理区域或纬度,粒径谱有着不同的特点。

4 粒径谱与群落耗氧量

为反映出某群落的代谢特征,以及推导产量与呼吸消耗(P/R)的关系,常需要计算群落的耗氧率。Blanco等^[4]利用粒径谱计算的耗氧量得到与实验方法(电子转移系统的酶活性分析)相近的结果。有两个模型可以用于计算耗氧量:

(1) 离散模型

$$\hat{R} = \sum_{i=1}^N N(w_i, w_{i+1}) R(w_{N_i})$$

N为粒径 $w_i \sim w_{i+1}$ 范围内的个体数量, $R(w) = \alpha w^b$ 表示体重为w的生物的呼吸耗氧量。随着浮游生物计数器的发展与应用,w和N能直接从仪器中得到结果,因而利用离散模型就可以比较方便的计算出某个种群或群落的耗氧量。

(2) 连续模型

$$\bar{R} = \int \beta(w) \rho(w) dw$$

β 为上文所提到的标准化粒径谱, $\rho = R(w)/w$ 。

研究综述

连续模型较适用于相对稳定的环境中,如湖泊。群落的总耗氧量与群落中粒径大小的分布密切相关,个体越大,单位重量代谢率越低,加上生物量变少,因而总耗氧量降低。Boudreau 和 Dickie 1992 年推出 $R/A = w^{-0.3}$, 以表示单位面积 A 上水体的耗氧量与粒径大小的关系。

5 粒径谱与生产力的估算

对于初级生产力, 现已有较简单、成熟的方法(如叶绿素法、 ^{14}C 法)进行估算。但对于次级生产力或三级生产力, 如果直接测定, 在资金和方法上仍然存在许多困难。因而, 如何利用初级生产力来推算高层生产力特别是与人类生活密切相关的渔业产量已成为一重要的课题。

关于相邻营养级间的生物量关系, Kerr 于 1974 年导出公式:

$$\frac{N_i W_i}{N_{i+1} W_{i+1}} = \frac{q^b}{p_{i+1}} \left[\frac{a_{i+1} W_{i+1}^{\gamma+b-1}}{k} + 1 \right]$$

N 代表种群数量, W 是体重, NW_i 则是第 i 营养级生物量。Kerr 模型成立的前提有 3 个假设条件:(1)捕食者与被捕食者的粒径相关 $W_i = qW_{i+1}$; (2) 代谢率为体重的函数 $T = aW^\gamma$; (3) 生长率与代谢率的模型类似 $\Delta W = kW^{1-b}$ 。 q, a, γ, k, b 均是常数。Kerr 认为 γ 应该等于 $1-b$, 于是公式右侧变为常量, 说明捕食者与被捕食者的生物量应该有一恒定之比。

Platt 和 Denman 于 1978 年将生物量关系拓展到整个粒径谱上:

$$b(w)b_0 = (w/w_0)^{x-a-q}$$

$$\text{或 } \beta(w)/\beta_0 = (w/w_0)^{(x-a-q-1)}$$

当知道某个粒径范围 $w_0 \pm 1/2\Delta w$ (或点 w_0) 的生物量 b_0 (或 β_0) 时, 就可以推算出其他粒径范围(或点)的生物量。

Kerr 模型建立在捕食者与被捕食者关系的基础上, 能量从一个营养级到其上一个营养级, 因而是离散的。而 Platt 和 Denman 认为能量流动沿着粒径谱从小个体到大个体是一个连续的过程, 摒弃了传统营养级的概念。Borgmann 1987 年发现两者建立模型的过程虽存在着重要的差别, 但从运算结果来看却是一致的。

Banse 和 Mosher 1980 年利用前人的数据推出 $P/B = 0.65M_s^{-0.37}$, P 为种群年产量, B 为平均生物量, M_s 为个体能量大小(单位用卡表示), 利用此公式可以根据种群生物量来推算生产力。实际的结果与理论值可能有所偏差, 但一般不会超过理论值的 50%~100%。这种偏差与产量和耗氧量之比(P/R)有关: 对于某一特

定 M_s , 当种群达到理论值的 50% 时 $P/R = 0.1$, 达到理论值的 200% 时 $P/R = 1.0$ 。另外, 生活史长短不同的生物 P/B 的值有所不同: 生活史小于一年的种群 P/B 约为 14.3; 生活史等于一年的 P/B 约为 3.0; 大于一年的约为 1.4。

Banse 和 Mosher 还认为, 如果种群处于稳定的状态下, 它的年产量与死亡率趋于平衡, 因而 P/B 的值也应该可以用来代表死亡率, 并且与 M_s 有着同样的关系式, 死亡率也随着个体的增大而成指数降低。无独有偶, Peterson 和 Wroblewski 1984 年在 Silvert 和 Platt 1980 年关于死亡率表达式的基础上, 进一步推导出死亡率 $M(w) = ckw^{-x}$, c, k, x 均为常数。前两者的模型虽然参数值有所差别, 但都表达出了死亡率与体重(或表示为能量)相同趋势的函数关系。

6 基于粒径谱的种群动力学

在对浮游动物的种群动力学研究中, 通常需要确定若干个参数, 如: 各期的发育时间、出生率、死亡率等, 这些参数一定程度上可以通过实验得到。但当要了解整个群落生物量的动态变化时, 这种方法显得极为繁琐, 除需要确定每一物种的各种参数外, 还必须弄清各物种及其发育阶段之间的营养关系。

Heath 1995 年利用粒径谱对某一粒径的生物量 $b(w)$ 作了简单的动态描述。 $b(w) = wN(w)$, $N(w)$ 代表个体的数量, $b(w)$ 随时间的变化可以表示为: $db(w)/dt = N dw/dt + w dN/dt$ 。 设特定生长率 $g(w) = (1/w)dw/dt$, 特定死亡率 $z(w) = -(1/N)dN/dt$, 则上式可转化为: $db(w)/dt = Nw(g-z) = Nwg(1-z/g)$ 。 根据 Beyer 1989 年的报道, z/g 代表生理死亡率, 当某种群个体由 w_1 长到 w_2 时, 其数量变化可表示为 $N(w_2)/N(w_1) = (w_2/w_1)^{-z/g}$, 生物量变化则为 $b(w_2)/b(w_1) = (w_2/w_1)^{(1-z/g)}$ 。

Zhou 和 Huntley 1997 年重新定义了数量分布函数:

$$f_a(w, G, t) = \frac{\Delta N(w, t) |_{(G-1/2\Delta G, G+1/2\Delta G)}}{\Delta G}$$

在公式中增加了参数 $G = dw/dt$, 生物量谱则可进一步表示为:

$$N(w, t) = \int_0^{\infty} f_a(w, G, t) dG$$

在此基础上推导出的种群数量的动态变化模型为:

$$\frac{\partial N(w, t)}{\partial t} + \frac{\partial [wgN(w, t)]}{\partial w} = \mu N(w, t)$$

式中 μ 为种群内禀增长率, 或称特定种群增长率, 主要表示种群在数量上随时间的变化, $\mu = (1/N) dN/dt$ 。

研究综述

g 表示平均特定增长率。

$$g = \frac{G}{w} = \frac{1}{wN(w, t)} \int_0^{\infty} Gf_a(w, g, t) dG$$

前方程两边同乘以 w 则可以得到生物量的动态变化模型:

$$\frac{\partial b(w, t)}{\partial t} + \frac{\partial [wgb(w, t)]}{\partial w} = gb(w, t) + \mu b(w, t)$$

上式左侧第 1 项表示在单位体重 Δw 范围内生物量随时间的变化率, 第 2 项表示由于个体生长而产生的净通量。右侧第 1 项表示由于个体生长而造成的生物量变化, 第 2 项表示由于数量变化而造成的生物量变化。利用此模型可以在现场根据粒径谱来估计个体特定增长率 g 和内禀增长率 μ , 而采用传统的方法则需要考虑各种生态因子(如温度、食物浓度等)计算起来比较复杂。

根据上述方程, Zhou 和 Huntly 认为在稳定状态下数量粒径谱的斜率 $s = -1 + \mu/g$, 生物量粒径谱斜率 $s_b = \mu/g$ 。若生物量粒径谱斜率为 -1 , 则数量粒径谱的斜率为 -2 。斜率主要决定于 μ 值的大小, 即种群数量的变化率。

7 结语

随着新型浮游生物计数器的研制与发展, 人们逐渐从繁重的计数工作解脱出来, 开始把注意力集中在更重要的分析方面。与此同时, 研究浮游生物的理论方法也逐渐发生了较大的改变, 特别是在面临着全球性变化以及海洋生态系统动力学一些重大课题的情况下, 人们更加渴求一种快速、简捷的理论方法对现有的数据进行分析并对未来做出预测。粒径谱理论的提出与发展加深了人们对海洋生态系统的理解, 同时开拓出一片新的研究领域, 许多的生态学问题都可以利用这一新的思想进行研究。

参考文献

- 1 Ikeda T., Y. Kanno, K. Ozaki *et al.*. Metabolic rates of epipelagic marine copepods as a function of body mass and temperature, *Mar. Biol.*, 2001, 139:587~596
- 2 Saiz-Salinas J. I. and A. Ramos. Biomass size-spectra of macrobenthic assemblages along water depth in Antarctica, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1999, 178:221~227
- 3 Duplisea D. E.. Benthic organism biomass size-spectra in the Biotic Sea in relation to the sediment environment, *Limnol. Oceanogr.*, 2000, 45(3): 558~568
- 4 Blanco J. M., R. A. Quinones, F. Guerrero *et al.*. The use of biomass spectra and allometric relations to estimate respi-

ration of planktonic communities, *J. Plankton. Res.*, 1998, 20:887~900

辅助参考文献

- Banase K. and S. Mosher. Adult body mass and annual production / biomass relationships of field populations, *Ecol. Monogr.*, 1980, 50(3):355~379
- Beyer J. E.. Recruitment stability and survival-simple size specific theory with examples from the early life dynamics of marine fish, *Dana*, 1989, 7:45~47
- Borgman U.. Models of the slope of, and biomass flow up, the biomass size spectrum, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1987, 44:136~140
- Boudreau P. R. and L. M. Dickie. Biomass spectra of aquatic ecosystems in relation to fisheries yield, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1992, 49:1 528~1 538
- Fenchel T.. Intrinsic rate of natural increase: The relationship with body size, *Oecologia*, 1974, 14:317~326
- Gaedke U.. Ecosystem analysis based on biomass size distributions: A case study of a plankton community in a large lake, *Limnol. Oceanogr.*, 1993, 38(1):112~127
- Heath M.. Size spectrum dynamics and planktonic ecosystem of Loch Linnhe, *ICES J. Mar. Sci.*, 1995, 52:627~642
- Kerr S. R.. Theory of size distribution in ecological communities, *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 1974, 31:1 859~1 862
- Peterson W. T. and Ki mmerer W. J.. Mortality rates of fishes in the pelagic ecosystem, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1984, 41:1 117~1 120
- Platt T. and K. Denman. The structure of pelagic marine ecosystems, *Rapp. P. V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.*, 1978, 173:60~65
- Sheldon R.W. and T. R. Parsons. A Continuous Size Spectrum for Particulate Matter in the Sea, *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 1967, 24(5):909~915
- Sheldon R.W., A. Prakash and W. H. Sutcliffe Jr.. The size distribution of particles in the ocean, *Limnol. Oceanogr.*, 1972, 7(3):327~340
- Silvert W. and Platt T.. Dynamic energy-flow model of the particle size distribution in pelagic ecosystems. In: W. C. Krfoot (ed.) Evolution and ecology of zooplankton communities, Hanover, NH: University of New England Press, 1980. 754~763
- Sprules W. G. and M. Munawar. Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size, and perturbation, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1986, 43:1 789~1 794
- Zhou Meng and M. E. Huntley. Population dynamics theory of plankton based on biomass spectra, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1997, 159:61~73 (本文编辑:刘珊珊)