

# 海洋浮游植物初级生产力及碳生物量的检测技术研究进展

王庆轩<sup>1,2,3</sup>, 崔正国<sup>2,3</sup>, 曲克明<sup>2,3</sup>, 王庆奎<sup>1</sup>, 魏玉秋<sup>2,3</sup>, 孙 军<sup>4</sup>

(1. 天津农学院 水产学院 天津市水产生态及养殖重点实验室, 天津, 300392; 2. 中国水产科学研究院黄海水产研究所 农业农村部海洋渔业可持续发展重点实验室, 山东 青岛 266071; 3. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266071; 4. 中国地质大学广州南沙地大滨海研究院, 广东 广州 511462)

**摘要:** 浮游植物是海洋生态系统中的主要初级生产者, 构建海洋食物网、生物泵和元素循环(包括碳循环、氮循环和硅循环等)的基石。因此, 海洋生态系统中的元素循环和能量流动均与浮游植物的生长和代谢息息相关。海洋碳循环是全球碳循环的关键环节, 也是全球生态系统中生物地化循环的重要组成部分。尽管浮游植物在海洋碳循环中起着至关重要的作用, 但是直接测定浮游植物的初级生产力和碳生物量依旧受到传统技术和方法的限制。本文详细介绍了有关浮游植物初级生产力和碳生物量检测的各种技术和方法, 列举了其各自的优缺点。目前, 测定海洋浮游植物初级生产力的主要方法有黑白瓶法、遥感估算法、碳同位素测定、快速重复率荧光法; 测定海洋浮游植物碳生物量的主要方法有细胞体积转换法、流式细胞术、电子探针 X 射线显微分析、分位数回归模型估算法。通过对比分析发现碳同位素与快速重复率荧光法相结合可以更高效测定出初级生产力, 而最具优势与应用前景的碳生物量检测方法是基于分位数回归模型估算法。其中, 基于分位数回归模型估算法具有拟合异常值、测定结果准确等优势, 能够实现现场浮游植物群落以及各个功能群碳生物量的估算, 并能够与卫星遥感技术手段相结合, 可以应用于大尺度和长时间序列的海洋浮游植物碳生物量估算。通过本文的综述, 一方面为海洋浮游植物初级生产力和碳含量的研究提供一个基本和系统的认识, 另一方面为深入研究浮游植物在海洋碳循环以及全球碳循环中的作用提供参考。

**关键词:** 浮游植物; 初级生产力; 碳生物量; 碳循环; 检测方法; 分位数回归模型

中图分类号: Q71 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2023)8-0131-10

DOI: 10.11759/hyxx20230128003

海洋浮游植物(Marine phytoplankton)是一类在海洋生态系统中随波逐流的微生物集合体, 也是浮游生物的光自养部分, 具有长达 25 亿~35 亿年的复杂进化历史<sup>[1-2]</sup>。海洋浮游植物经过漫长的进化, 具有丰富的物种多样性, 因此在功能上可以划分为原核生物类群(蓝藻)和真核生物类群(硅藻、甲藻、金藻、绿藻和颗石藻等)<sup>[3-4]</sup>。各功能群经过一系列复杂的生物、化学和海洋动力学过程将元素循环紧密耦合到一起, 在海洋生地化循环过程中形成多圈层结构稳定的元素交互系统。例如, 海洋蓝藻作为主要的固氮生物, 对海洋氮循环起到了关键的调控作用, 同时也影响到其他各个功能群的生长和代谢; 硅藻通过吸收、代谢和转换表层海洋溶解硅来构建硅质细胞壁, 进而进行更有效的光合作用, 将海洋硅循环和碳循环紧密相连, 从而成为海洋硅/碳循环交互

作用的主要桥梁<sup>[5]</sup>。此外, 浮游植物作为海洋碳循环的重要参与者<sup>[6]</sup>, 贡献了全球海洋初级生产力的主要部分(约 50%~90%)<sup>[7-8]</sup>, 为更高营养级提供食物和能量来源, 构建了海洋食物网和生物泵的基础, 对海洋生态系统的结构和功能具有重要意义。因此, 海洋生态系统中的元素循环和能量流动均与浮游植

收稿日期: 2023-01-28; 修回日期: 2023-02-25

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(42206103); 中国博士后科学基金资助项目(2021M703590); 山东省博士后创新人才支持计划项目(SDBX2021014); 山东省自然科学基金资助项目(ZR2022QD133)

[Foundation: National Natural Science Foundation of China, No.42206103; China Postdoctoral Science Foundation, No. 2021M703590; Shandong Province Postdoctoral Innovative Talent Support Program, No. SDBX2021014; Shandong Provincial Natural Science Foundation, No. ZR2022QD133]

作者简介: 王庆轩(1998—), 男, 山东肥城人, 硕士研究生, 从事海洋浮游生物生态学研究, E-mail: wangqingxuan2022@163.com; 魏玉秋(1991—), 男, 山东日照人, 博士研究生, 通信作者, 助理研究员, 从事海洋浮游生物生态学研究, E-mail: weiyuqiu@163.com

物的生长和代谢息息相关<sup>[9]</sup>。总之,浮游植物作为海洋生态系统中的重要组成部分,既为上层海洋食物链提供能量基础,又不断地将有机碳通过生物泵输出到深层海洋,不仅在维持海洋元素循环过程的能量平衡方面,而且在海洋生物地球化学循环和全球气候变化方面都有重要的调控意义。

海洋浮游植物作为“生物碳泵”的关键介质,通过光合作用将大气中的二氧化碳(CO<sub>2</sub>)转化为有机碳,随后经过微食物环和经典食物链过程,最终将有机碳以颗粒物的形式输送到深海并将碳进行封存。该过程也是在地质时期内从大气中去除CO<sub>2</sub>的少数自然机制之一<sup>[10]</sup>。因此,海洋浮游植物的固碳作用在海洋碳循环中发挥着至关重要的作用,而海洋碳循环是全球碳循环的关键环节,也是全球生态系统中生地化循环的重要组成部分。长期以来,测量浮游植物群落以及各功能群的初级生产力和碳生物量也就成为了研究海洋碳循环和全球生物地化循环以及气候变化的关键<sup>[11-13]</sup>。尽管近些年测定海洋浮游植物细胞内初级生产力和碳生物量的研究日益增多,但受到传统技术和方法的限制,直接测定浮游植物的初级生产力和碳生物量依旧存在不足。因此,本文通过详细介绍当前有关浮游植物初级生产力和碳生物量的检测技术和方法,列举其各自的优缺点,寻找最具优势与应用前景的检测方法,以期海洋浮游植物初级生产力和碳生物量的研究提供一个基本和系统的认识,也为深入研究浮游植物在海洋碳循环和全球生物地化循环以及气候变化中的作用提供参考。

## 1 海洋浮游植物初级生产力的检测

### 1.1 黑白瓶法

1927年,黑白瓶法由GAARDER等<sup>[14]</sup>引入海洋生态系统初级生产力的计算,该法又称为氧气测定法,是测定海洋浮游植物初级生产力的经典传统方法。黑白瓶法的基本原理是通过测定水中的溶氧量变化间接利用光合作用相关方程式测得初级生产力<sup>[15]</sup>。此方法使用两个瓶子,白瓶为透光瓶可进行光合作用,黑瓶不透光不能进行光合作用但是进行呼吸作用,用化学滴定法或者电子检测器即可检测出两个瓶的溶氧量<sup>[16]</sup>。刘义豪等<sup>[17]</sup>运用黑白瓶法对烟台四十里湾海域的初级生产力进行测定,清晰了解了该区域春季、夏季、秋季的生产力状况。黑白瓶法简单廉

价的优点使其被广泛应用,但是其存在很大的局限性,SELVARAJ等<sup>[18]</sup>表明了黑白瓶法在浅水区域不适用,并提出在热带沿岸海域测定存在极不稳定性。

### 1.2 遥感估算法

遥感估算法是检测海洋浮游植物初级生产力的主要技术之一<sup>[19]</sup>,其利用卫星遥感监测海洋颜色。海洋颜色通常用光谱的遥感反射率来表示,从遥感反射率的波段比中推导出叶绿素浓度<sup>[20]</sup>。目前遥感估算最常用的模型是由BEHRENFELD等<sup>[21]</sup>提出的初级生产力垂向归纳模型(Vertically Generalized Production Model, VGPM),运用VGPM模型的核心公式便可将测定出的叶绿素浓度转化为初级生产力<sup>[22]</sup>。EVERETT等<sup>[23]</sup>使用VGPM对南太平洋西部边界流区域的初级生产力进行了估算,克服了空间、时间上的限制。卫星遥感相比船舶上测量具有很大的优势,不仅省时不费力还可以进行更大空间尺度的采样,但是在海面被云层遮盖、太阳遮盖地表、大气中出现高浓度气溶胶等特殊环境条件下测量会受到影响,由于卫星信号来自表层,因此不能观测到表层以下叶绿素的极大值<sup>[24]</sup>。

### 1.3 碳同位素测定

碳元素在自然界中以<sup>12</sup>C、<sup>13</sup>C、<sup>14</sup>C等多种同位素的形式存在<sup>[25]</sup>,利用稳定的碳同位素可以测定海洋浮游植物的初级生产力。

NIELSEN等<sup>[26]</sup>首先提出<sup>14</sup>C法,利用<sup>14</sup>C示踪技术估算海洋中的初级生产力。1950年GALATHEA号探险队出海则利用该法测定了浮游植物,为估计海洋中物质的生产量奠定了基础。WEI等<sup>[27]</sup>从海表面5m和对应于表层水体光合有效辐射度(PAR)的50%、30%、10%和1%的深度收集水进行<sup>14</sup>C吸收培养实验,得出了孟加拉湾(BOB)区域<sup>14</sup>C的碳吸收速率即初级生产力,但过程比较繁琐,需要出海制作培养箱,人为干扰较大。此方法的基本原理是通过在溶液中加入一定剂量的放射性标记的NaH<sup>14</sup>CO<sub>3</sub>来增加天然碳源,该碳源被利用、吸收并固定到光合藻类中,光合藻类与溶液完全接触结束后过滤烧瓶中的内容物用盖革-米勒计数器对残留物进行计数并计算碳的吸收量<sup>[28]</sup>。长期以来<sup>14</sup>C法不仅可以用来测定初级生产力还被用于测定天然水体中浮游植物种群的光合速率,其高灵敏度甚至允许在低生产力的海洋中测定光合速率<sup>[29]</sup>。

但近些年来, 由于  $^{14}\text{C}$  的放射性危害, 其在自然环境中的使用受到严格限制。因此, 寻找  $^{14}\text{C}$  的替代方法成为焦点,  $^{13}\text{C}$  方法成为研究热点。SLAWYK 等<sup>[30]</sup>结合  $^{13}\text{C}$  和  $^{15}\text{N}$  方法, 并且通过修改  $^{15}\text{N}$  的质谱实现了同时测量浮游植物的碳和氮吸收。HAMA 等<sup>[31]</sup>在天然海域中 3 种不同营养状况下分别进行实验, 对  $^{13}\text{C}$  法进行改进, 证明了其在低颗粒有机碳(Particulate Organic Carbon, POC)和低生产力条件下对天然浮游植物种群还是具有适用性。因此,  $^{13}\text{C}$  法可以用作  $^{14}\text{C}$  法的替代品来研究海洋中的初级生产力。

### 1.4 快速重复率荧光法

快速重复率荧光测定法(Fast Repetition Rate Fluorescence, FRRF)指通过光系统 II (PSII)的线性电子输运的量子产率的测量<sup>[32]</sup>, 是快速估计光吸收特性和电子输运变化的主要方式, 具有相当高的空间和时间分辨率<sup>[33-36]</sup>。1994 年活性叶绿素 *a* 荧光(ChlF)测定法引入海洋学和湖沼学<sup>[37-38]</sup>, 特别是快速重复

率荧光法克服了估算浮游植物初级生产力在方法上的限制, 可以提供瞬时速率测量值<sup>[39]</sup>。应用在沿海和寡营养开放水域的研究中, 该法简单、非侵入性、廉价<sup>[32]</sup>。WEI 等<sup>[40]</sup>在 2018 年 10 月 3 日-28 日秋季西太平洋巡航期间则用 FRRF 技术海水对样品进行测定, 估算了海洋初级生产力。目前, FRRF 仪器可以自主、即时采集数据<sup>[41]</sup>, 应用涉及珊瑚生物学到海洋生物地球化学的几乎所有领域<sup>[38]</sup>, 其广泛用于各个地点的海洋航行调查, 以评估海洋浮游植物的生理状况<sup>[42]</sup>以及光合参数<sup>[33, 43-44]</sup>。FRRF 还可以作为探测浮游植物群落营养情况的方法<sup>[45]</sup>。

快速重复率荧光法需要转化因子(8e: C/nPSII)来导出生态相关的碳吸收速率, 所需的转化因子一般通过  $^{14}\text{C}$  同化来测定, 所以 WEI 等<sup>[32]</sup>用  $^{14}\text{C}$  法测定出 FRRF 所需要的转化因子, 将两项技术相结合更好地测定出海洋浮游植物初级生产力。海洋浮游植物初级生产力各项检测技术优缺点的比较如表 1。

表 1 海洋浮游植物初级生产力主要检测技术的优缺点

Tab. 1 Advantages and disadvantages of the primary detection methods for determining marine phytoplankton primary productivity

检测技术	优点	缺点
黑白瓶法	简单廉价	受观测条件限制, 具有不稳定性
遥感估算法	省时不费力, 可以进行更大空间尺度的采样	受环境条件影响较大
碳同位素	灵敏度高, 可以在低碳情况下测定	过程繁琐, 需出海制造培养箱, 人为干扰大, 具有放射性危害
快速重复率荧光法	快速测定, 简单, 非侵入性, 廉价	转换因子测定有一定的不准确性

## 2 海洋浮游植物碳生物量的检测

### 2.1 细胞体积转化法与流式细胞术

细胞体积转化法是通过估算浮游植物体积从而进一步利用方程式转化成碳生物量的方法。该方法应用几何模型或形状的原理, 这些模型或形状与浮游植物真实形状相似。但在选择模型或形状的标准上有时会遇到困难, 测定浮游植物体积是选取形状复杂难测定但是相似的几何模型形状还是一个简单、方便测量但是相似度低的模型或形状<sup>[46]</sup>。MULLIN 等<sup>[47]</sup>在测定了不同浮游植物细胞的碳含量、细胞体积、细胞表面积后, 发现细胞体积比细胞表面积与细胞碳生物量的相关性更高, 因此更多地是将细胞体积转化为其碳生物量。HILLEBRAND 等<sup>[48]</sup>推荐了 20 种几何形状, 这些几何形状可以为 850 多个不同物种的体积测量作参考, 并且还提供了合适的线性尺寸用来准确估计微藻细胞

体积和表面积的方程式。SUN 等<sup>[46]</sup>与 HILLEBRAND 等<sup>[48]</sup>类似基于浮游植物属水平进行其细胞体积估算工作, 其模型用软件的形式涵盖了 HILLEBRAND 等<sup>[48]</sup>的所含 850 多个属并扩展到了全球的 1 000 多个属, 且将可测量的维度从至少 3 个降低到大多数只有 2 个, 这些几何模型的应用可以扩展到许多其他相关领域, 提高了实用性并被全世界广泛采用。此方法要用显微镜对浮游植物细胞进行计数, 测定过程需要专业且有经验的人员进行操作, 转化体积时需处理大量数据会产生误差并且耗时长。使用有关浮游植物物种的回归线绘制出碳的对数( $\log_c$ )和体积的对数( $\log_v$ )的关系从而计算出碳生物量。SUN 等<sup>[49]</sup>分析比较了 MULLIN 等<sup>[47]</sup>、STRATHMANN 等<sup>[50]</sup>、EPPLEY 等<sup>[51]</sup>、TAGUCHI 等<sup>[52]</sup>提出的 4 种不同体积转化为碳生物量的方法, 通过聚类分析 EPPLEY 等<sup>[51]</sup>的方法适用于计算中国海域浮游植物碳生物量并被广泛使用。

流式细胞术是研究 0.5~30  $\mu\text{m}$  大小范围内细胞的有价值的工具,可以对单个悬浮微观颗粒进行快速定量测量<sup>[53-58]</sup>。运用流式细胞仪测定细胞大小进而通过细胞体积转化法测得碳生物量。由于流式细胞术在船上或实验室中采集离散水样进行分析会受到限制,为此,OLSON等<sup>[59]</sup>开发了一种可以原位操作且无人值守的自动化流式细胞仪(FlowCytobot),通过电力和通信电缆连接到海岸,并由一台微型计算机控制,该计算机的程序不仅可以远程加载而且可以调节采样率。不过适合 FlowCytobot 等仪器的海洋观测站数量很少,但预计在外海此类站点将不断增加<sup>[60]</sup>。GRAFF等<sup>[61]</sup>使用流式细胞术从样品中分离浮游植物并分析浮游植物样品的碳生物量。该法可以验证测定区域的浮游植物碳估算值,对浮游植物生物量进行实地分析性测量,以便于遥感算法的开发,有助于遥感应用,并且提高我们对浮游植物化学计量的认识以及更好地了解浮游植物对环境的生理反应。但是流式细胞仪对细胞尺寸有要求,链状浮游植物因体积大不能在大多数流式细胞仪上进行分析,因此大粒径的浮游植物选择用显微镜镜检,小粒径浮游植物选用流式细胞术法。

## 2.2 电子探针 X 射线显微分析

电子探针 X 射线显微分析(XRMA)是使用扫描电子显微镜(SEM)或透射电子显微镜(TEM)来确定浮游生物中的元素组成。它使用能量色散光谱仪(EDS)检测器同时识别和量化海洋生态中最重要的元素碳、钠、磷和存在于单个自然细胞上的氧、镁、钠、铝、硅、硫、氯、钾、钙等元素<sup>[62]</sup>。该技术用于测定海洋和淡水浮游植物<sup>[63-65]</sup>和浮游细菌<sup>[66-67]</sup>的元素组成已有 30 多年的历史。在最初的研究中由于仪器的限制没有方法对 C、N 和 O 等关键元素进行测量,但是随着电子探针 X 射线显微分析技术的进步,扫描透射电子显微镜(STEM)的能量色散光谱仪已成功地分析单个海洋细菌和蓝细菌的完整元素的组成<sup>[65, 68-69]</sup>,实现了 C、N、O 等轻元素的测量。由于透射电子显微镜支架的尺寸较小,该分析仅限于直径小于 5  $\mu\text{m}$  的细胞,SEGURA - NOGUERA 等<sup>[62]</sup>提出了一种改进的方法,此方法已应用于西地中海的硅藻和甲藻,是将样品与底部保持一定距离,消除扫描电子显微镜(SEM)短截线对细胞分析的干扰并提高低浓度元素的检测限。TWINING 等<sup>[70-71]</sup>提出了 X 射线荧光光谱显微术,可以用更高的精度来测定

存在于单个细胞中的一些元素,但是 X 射线源的可用性较低以及电子入射束能量较低时该技术无法进行测量使其难以广泛使用。

## 2.3 基于分位数回归模型估算海洋浮游植物的碳生物量

综合上述有关浮游植物碳生物量检测的各种技术和方法,列举其优势与不足,我们发现这些方法都会存在一些限制,并且检测标准也未完全统一。因此,我们介绍一种最初由 SATHYENDRANATH 等<sup>[72]</sup>开发的方法,即基于分位数回归模型估算海洋浮游植物的碳生物量。此方法与其他测定方法相比具有更大的优势和应用前景。

### 2.3.1 分位数回归模型的分析估算

SATHYENDRANATH 等<sup>[72]</sup>在对海洋中提取的样品观测时,将样品中的颗粒碳分为自养生物浮游植物中所含有的碳和非自养成分生物、各种碎屑等含有的碳。非自养成分的变化会影响整个样品中颗粒碳的含量,但非自养成分无叶绿体,所以成分变化其叶绿素 *a* 含量不会发生改变。因此在任意叶绿素 *a* 含量时假设总颗粒碳处于最低含量时,非自养成分的碳生物量可以忽略不计,此时整个颗粒碳生物量就相当于自养成分的浮游植物碳生物量,但是样品中肯定存在非自养成分,因此测定的浮游植物碳生物量的数值会偏高。基于这种概念,在给定的叶绿素浓度数据范围之中寻找浮游植物碳生物量(相对于总颗粒碳)和叶绿素浓度之间的关系,这种关系可以表示为总颗粒碳值的一条相关线,所述总颗粒碳值被绘制成叶绿素浓度的函数,找到这种关系的适当方法就是分位数回归(QR)<sup>[73]</sup>。SATHYENDRANATH 等<sup>[72]</sup>在西北大西洋和阿拉伯海的近海水域中收集大量的原位颗粒 N 和 C 以及叶绿素-*a* (chl-*a*) 的数据集,间接检测得出浮游植物 N 和 C。该方法使用分位数回归将颗粒物 C 和 N 分为自养和非自养两种部分,浮游植物 C 和 N 的估计值结合起来计算碳氮比率。藻类的总 N 和 C 含量随着 Chl-*a* 的增加而增加,而 C: N 的比率随着 Chl-*a* 的增加而降低。

MANIACI 等<sup>[74]</sup>的研究分析的数据集均建立在 SATHYENDRANATH 等研究总颗粒碳(PC)和 Chl-*a* 之间关系时所使用的数据。在分析之前,对颗粒碳(PC),颗粒氮(PN)和 Turner Chl-*a* 组测量进行对数转换,以线性化观察到的关系,并减少具有不同 C, N 和 Chl-*a* 的高值的样本在回归中的影响<sup>[75]</sup>。PC 和 PN

被视为因变量,按照标准做法通过对 Turner Chl-*a* 的简单的最小二乘回归分析<sup>[72, 76-78]</sup>,总 C 和 N 的拟合方程表示为:

$$Y_i = m_i B p_i,$$

其中, *Y* 为预测变量, *B* 为 Chl-*a*, *m*、*p* 为幂律模型的参数,下标 *i* 表示预测变量以及 *m* 和 *p* 的参数值或参照总 PC 或 PN。该方程可以在 log 10 空间中以线性的形式表示:

$$\log_{10}(Y_i) = \log_{10}(m_i) p_i \log_{10}(B),$$

其中  $\log_{10}(m_i)$  表示线性回归的截距,  $p_i$  表示线性回归的斜率。对于 *i*=PC 和 PN, 使用总 *Y<sub>i</sub>* 和 Chl-*a* (*B*) 之间的分位数回归 (QR) 拟合方程。对于给定的 Chl-*a* 浓度, 主要计算与浮游植物对元素 (C 或 N) 的贡献相关的下限。1% 的 QR (*q*=0.01) 被确定为最合适的分位数, 根据  $q > 5/N$  的标准 (*N* 是总观测值的数量) 并考虑对于 C 的 *N* 为 773, *N* 为 771 确定浮游植物贡献的最低观测范围<sup>[79]</sup>。此方法提供了浮游植物对总颗粒 C 和 N 池的贡献的上限, 将 C 和 N 的 QR 分析结果合并以计算浮游植物的碳氮比随 Chl-*a* 的变化。通过在 Chl-*a* 范围内运行一系列模拟来计算碳氮比是具有不确定性的, 在每个排列中改变其置信区间的四个参数 (C 和 N 方程的斜率和截距), 并取最小值和最大值, 使用 HPLC 色素组成数据来检查样品中存在的浮游植物类型, 然后使用参数化模型和 HPLC Chl-*a* 作为输入, 进一步利用分类群计算不同藻类群的化学计量。本研究的所有分析均在 Python 中进行, 分位数回归使用 QuantRepackage 进行, 软件包使用

迭代加权最小二乘法将 QR 模型估计为标准回归<sup>[74]</sup>, 可以更好地拟合异常值, 测得的数值较为准确, 并且能更加全面的了解变量的变化。MARTINY 等<sup>[80]</sup> 利用人工神经网络 (ANN) 分析得出 C : N 的区域差异与环境条件的差异有关, 在不同纬度、不同营养水域 C : N 是存在差异的。针对不同的海域分位数回归模型通用, 其模型参数需要进行变化。但随着研究的不断深入, MARTINY 等<sup>[80]</sup> 对不同海域不同环境下的 C : N 建立起相关性, 在测定一些海域碳生物量可以直接依据相关性迅速建立起经验公式计算。

### 2.3.2 分位数回归模型的现实应用

SATHYENDRANATH 等<sup>[72]</sup> 通过对海洋颜色进行卫星遥感测量出 Chl-*a*, 将海洋中的总颗粒有机氮与叶绿素 *a* 制成 QR 模型测定出海洋浮游植物氮生物量, 同理可得碳生物量。使用该模型获取有关浮游植物元素组成的信息, 并将其应用于遥感数据, 以绘制目前尚未由卫星服务提供的诸如氮之类的元素库的分布图。通过研究表明与浮游植物 C 和 N 的估计值一致, 所以采用的此方法能获取正确的结果, 其产生的估计值还可以测试复杂的生态系统模型。建立的比率与卫星衍生的 Chl-*a* 可用于估计浮游植物 C, N, C : N 及其空间分布, 从而证明了该模型的可靠性。在将来, 该方法的复刻可以适应于添加其他元素例如加入颗粒有机磷或铁。在更广泛的地理范围内进行观察可以进一步评估该方法的广泛适用性<sup>[74]</sup>。海洋浮游植物碳生物量各项检测技术优缺点的比较如下表 2。

表 2 海洋浮游植物碳生物量主要检测技术的优缺点

Tab. 2 Advantages and disadvantages of the primary detection methods for determining marine phytoplankton carbon biomass

检测技术	优点	缺点
细胞体积转化法	测量结果相对准确, 适用于检测大粒径浮游植物	需要进行体积转化, 转化过程繁琐, 人为因素影响大, 耗时长
流式细胞术	可以测定小粒径浮游植物	测定出细胞大小需要继续进行细胞体积转化
电子探针 X 射线显微分析	可以测定多元素的组成, 精确度高	X 射线源可用性低, 电子入射束低时不可用
基于分位数回归模型估算法	该模型在各个海域通用, 结果较为精确, 可以进行快速直接测定	每个海域需要采用相应的模型参数

## 3 结论和展望

探究海洋浮游植物的初级生产力和碳生物量检测技术对了解全球海洋碳循环以及生物地球化学循环都具有重要意义。然而, 直接测定浮游植物初级生产力及碳生物量目前受到诸多传统技术和方法的限制,

这严重阻碍了我们对全球海洋碳循环过程的模拟和分析以及对全球生物地球化学循环的了解<sup>[81]</sup>。因此, 本文详细综述了海洋浮游植物初级生产力检测从黑白瓶法到快速重复率荧光法, 碳生物量检测技术经过显微细胞计数到基于分位数回归模型估算所取得

的重大进展, 以及各个技术方法存在的优点和缺陷。目前海洋浮游植物初级生产力可以采用碳同位素和快速重复率荧光法相结合进行测定, 海洋浮游植物碳生物量可以通过分位数回归模型进行快速精准测定。通过本文的综述, 一方面为海洋浮游植物初级生产力和碳生物量的研究提供一个基本和系统的认识; 另一方面为深入研究浮游植物在全球海洋碳循环以及生物地化循环中的作用提供前提基础。针对当前浮游植物初级生产力及碳生物量检测技术所存在的各种缺陷, 未来的研究将集中在以下几个方面: (1) 提高各个浮游植物初级生产力和碳生物量检测技术的精度, 减少人为因素; (2) 研发针对不同浮游植物功能群初级生产力和碳生物量检测的新方法或新技术; (3) 建立海洋浮游植物初级生产力和碳生物量的统一检测标准, 使各种技术方法通用化; (4) 增加海洋浮游植物初级生产力和碳生物量检测的时间和空间尺度, 准确模拟和分析全球海洋碳循环过程, 并了解其在全球生物地球化学循环中重要作用。

#### 参考文献:

- [1] OLSON J M, BLANKENSHIP R E. Thinking about the evolution of photosynthesis[J]. *Photosynthesis Research*, 2004, 80: 373-386.
- [2] YOON H S, HACKETT Y D, CINIGLIA C, et al. A molecular timeline for the origin of photosynthetic eukaryotes[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2004, 21: 809-818.
- [3] REYNOLDS, COLIN S. The ecology of phytoplankton[M]. New York: Cambridge University Press, 2006.
- [4] LITCHMAN E, DE TEZANOS PINTO P, EDWARDS K F, et al. Global biogeochemical impacts of phytoplankton: a trait-based perspective[J]. *Journal of Ecology*, 2015, 103(6): 1384-1396.
- [5] 孙军, 魏玉秋. 聚球藻硅质化作用初探[J]. *生态学报*, 2018, 38(14): 5234-5243.  
SUN Jun, WEI Yuqiu. Preliminary thoughts on Silicon accumulation in *Synechococcus*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(14): 5234-5243.
- [6] FIELD C B, BEHRENFELD M J, RANDERSON J T, et al. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components[J]. *Science*, 1998, 281(5374): 237-240.
- [7] 孙军. 海洋浮游植物与生物碳汇[J]. *生态学报*, 2011, 31(18): 5372-5378.  
SUN Jun. Marine phytoplankton and biological carbon sink[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(18): 5372-5378.
- [8] 蔡琨, 秦春燕, 李继影, 等. 基于浮游植物生物完整性指数的湖泊生态系统评价—以 2012 年冬季太湖为例[J]. *生态学报*, 2016, 36(5): 1431-1441.  
CAI Kun, QIN Chunyan, LI Jiying, et al. Preliminary study on phytoplanktonic index of biotic integrity (P-IBI) assessment for lake ecosystem health: a case of Taihu Lake in winter, 2012[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(5): 1431-1441.
- [9] 陈芸燕. CytoSub 在浮游植物生态学中的应用研究[D]. 北京: 中国科学院大学(中国科学院海洋研究所), 2017.  
CHEN Yunyan. Study on phytoplankton communities using CytoSub[D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences (Institute of Oceanology, CAS), 2017.
- [10] 孙军. 海洋浮游植物与渔业碳汇计量[J]. *渔业科学进展*, 2013, 34(1): 90-96.  
SUN Jun. Carbon calculation on marine phytoplankton and its related fishery carbon sink[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2013, 34(1): 90-96.
- [11] SUTHERLAND G K. Some methods of plankton investigation[J]. *Journal of Ecology*, 1913, 1(3): 166-176.
- [12] EPPLEY R W. An incubation method for estimating the carbon content of phytoplankton in natural samples[J]. *Limnology and Oceanography*, 1968, 13(4): 574-582.
- [13] LAWS E A. Evaluation of in situ phytoplankton growth rates: a synthesis of data from varied approaches[J]. *Annual Review of Marine Science*, 2013, 5: 247-268.
- [14] GAARDER T, GRAN H H. Production of plankton in Oslo Kjord[J]. *Rap Proc Verb Cons Prem Int Explor Mer*, 1927, 42: 9-48.
- [15] 阎希柱. 初级生产力的不同测定方法[J]. *水产学杂志*, 2000, 1: 81-86.  
YAN Xizhu. The different methods for determining primary production[J]. *Chinese Journal of Fisheries*, 2000, 1: 81-86.
- [16] 王骥. 浮游植物的初级生产力与黑白瓶测氧法[J]. *淡水渔业*, 1980, 3: 26-30.  
WANG Ji. Primary productivity of phytoplankton and oxygen measurement with black and white bottle[J]. *Freshwater Fisheries*, 1980, 3: 26-30.
- [17] 刘义豪, 秦华伟, 王国强, 等. 烟台四十里湾海域初级生产力特征[J]. *海洋湖沼通报*, 2016, 6: 60-66.  
LIU Yihao, QIN Huawei, WANG Guoqiang, et al. Characteristics of the primary productivity in Sishili Bay, Yantai[J]. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2016, 6: 60-66.
- [18] SELVARAJ G S D. Validity of net primary productivity estimation by light and dark bottle oxygen technique in tropical inshore waters, with a note on primary productivity of the surf zone at Cochín[J]. *Seaweed Research and Utilisation*, 2000, 22(1/2): 81-88.

- [19] BABIN M, ARRIGO K, BÉLANGER S, et al. Ocean colour remote sensing in polar seas[M]. Canada: International Ocean Colour Coordinating Group, 2015.
- [20] LEE Z, MARRA J, PERRY M J, et al. Estimating oceanic primary productivity from ocean color remote sensing: A strategic assessment[J]. *Journal of Marine Systems*, 2015, 149: 50-59.
- [21] BEHRENFELD M J, FALKOWSKI P G. A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models[J]. *Limnology and Oceanography*, 1997, 42(7): 1479-1491.
- [22] 邓瑜兵, 张运林, 李德平. 浮游植物初级生产力的遥感研究综述[J]. *遥感信息*, 2017, 32(3): 1-9.  
DENG Yubing, ZHANG Yunlin, LI Deping. Progress and prospect of remote sensing on phytoplankton primary productivity estimation[J]. *Remote Sensing Information*, 2017, 32(3): 1-9.
- [23] EVERETT J D, DOBLIN M A. Characterising primary productivity measurements across a dynamic western boundary current region[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2015, 100: 105-116.
- [24] JOINT I, GROOM S B. Estimation of phytoplankton production from space: current status and future potential of satellite remote sensing[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2000, 250(1/2): 233-255.
- [25] 洪阿实. 同位素海洋学的发展[J]. *海洋科学*, 1994, 13(1): 53-56.  
HONG Ashi. Development of isotope oceanography[J]. *Marine Sciences*, 1994, 13(1): 53-56.
- [26] NIELSEN E S. The use of radio-active carbon ( $^{14}\text{C}$ ) for measuring organic production in the sea[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 1952, 18(2): 117-140.
- [27] WEI Y Q, ZHAO X W, SUN J, et al. Fast repetition rate fluorometry (FRRF) derived phytoplankton primary productivity in the Bay of Bengal[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 1164.
- [28] REYNOLDS C S. *The ecology of phytoplankton*[M]. New York: Cambridge University Press, 2006.
- [29] ICHIMURA S, SAIJO Y, ARUGA Y. Photosynthetic characteristics of marine phytoplankton and their ecological meaning in the chlorophyll method[J]. *Bot Mag Tokyo*, 1962, 75: 212-220.
- [30] SLAWYK G, COLLOS Y, AUCLAIR J C. The use of the  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  isotopes for the simultaneous measurement of carbon and nitrogen turnover rates in marine phytoplankton 1[J]. *Limnology and Oceanography*, 1977, 22(5): 925-932.
- [31] HAMA T, MIYAZAKI T, OGAWA Y, et al. Measurement of photosynthetic production of a marine phytoplankton population using a stable  $^{13}\text{C}$  isotope[J]. *Marine Biology*, 1983, 73(1): 31-36.
- [32] WEI Y, ZHAO X, SUN J, et al. Fast repetition rate fluorometry (FRRF) derived phytoplankton primary productivity in the Bay of Bengal[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 1164.
- [33] MOORE C M, SUGGETT D, HOLLIGAN P M, et al. Physical controls on phytoplankton physiology and production at a shelf sea front: a fast repetition-rate fluorometer based field study[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2003, 259: 29-45.
- [34] SMYTH T J, PEMBERTON K L, AIKEN J, et al. A methodology to determine primary production and phytoplankton photosynthetic parameters from Fast Repetition Rate Fluorometry[J]. *Journal of Plankton Research*, 2004, 26(11): 1337-1350.
- [35] OXBOROUGH K, MOORE C M, SUGGETT D J, et al. Direct estimation of functional PSII reaction center concentration and PSII electron flux on a volume basis: a new approach to the analysis of Fast Repetition Rate fluorometry (FRRF) data[J]. *Limnology and Oceanography: Methods*, 2012, 10(3): 142-154.
- [36] AARDEMA H M, RIJKEBOER M, LEFEBVRE A, et al. High-resolution underway measurements of phytoplankton photosynthesis and abundance as an innovative addition to water quality monitoring programs[J]. *Ocean Science*, 2019, 15(5): 1267-1285.
- [37] FALKOWSKI P G, RAVEN J A. *Aquatic photosynthesis 2nd*[M]. New Jersey: Princeton University Press, 2007.
- [38] PRASIL O, SUGGETT D J, CULLEN J J, et al. *Aquafluor 2007: chlorophyll fluorescence in aquatic sciences, an international conference held in Nové Hradý*[J]. *Photosynthesis Research*, 2008, 95(1): 111-115.
- [39] SMYTH T J, PEMBERTON K L, AIKEN J, et al. A methodology to determine primary production and phytoplankton photosynthetic parameters from fast repetition rate fluorometry[J]. *Journal of Plankton Research*, 2004, 26(11): 1337-1350.
- [40] WEI Y, CHEN Z, GUO C, et al. Physiological and ecological responses of photosynthetic processes to oceanic properties and phytoplankton communities in the oligotrophic western Pacific Ocean[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 1774.
- [41] SCHUBACK N, FLECKEN M, MALDONADO M T, et al. Diurnal variation in the coupling of photosynthetic electron transport and carbon fixation in iron-limited phytoplankton in the NE subarctic Pacific[J]. *Biogeosciences Discussions*, 2016, 13(4): 1019-1035.
- [42] STRUTTON P G, MITCHELL J G, PARSLOW J S, et al. Phytoplankton patchiness: quantifying the biological contribution using fast repetition rate fluorometry[J]. *Journal of Plankton Research*, 1997, 19(9): 1265-1274.
- [43] AIKEN J, REES N, HOOKER S, et al. The Atlantic

- meridional transect: overview and synthesis of data[J]. *Progress in Oceanography*, 2000, 45(3/4): 257-312.
- [44] AIKEN J, FISHWICK J, MOORE G, et al. The annual cycle of phytoplankton photosynthetic quantum efficiency, pigment composition and optical properties in the western English Channel[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2004, 84(2): 301-313.
- [45] KOLBER Z S, BARBER R T, COALE K H, et al. Iron limitation of phytoplankton photosynthesis in the equatorial Pacific Ocean[J]. *Nature*, 1994, 371(6493): 145-149.
- [46] SUN J, LIU D. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton[J]. *Journal of Plankton Research*, 2003, 25(11): 1331-1346.
- [47] MULLIN M M, SLOAN P R, EPPLEY R W. Relationship between carbon content, cell volume, and area in phytoplankton[J]. *Limnology and Oceanography*, 1966, 11(2): 307-311.
- [48] HILLEBRAND H, DÜRSELEN C D, KIRSCHTEL D, et al. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae[J]. *Journal of Phycology*, 1999, 35(2): 403-424.
- [49] SUN Jun, LIU Dongyan. Estimating biomass of phytoplankton in the Jiaozhou Bay[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2000, 19: 19-31.
- [50] STRATHMANN R R. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume 1[J]. *Limnology and Oceanography*, 1967, 12(3): 411-418.
- [51] EPPLEY R W, REID F M H, STRICKLAND J D H. Estimates of phytoplankton crop size, growth rate, and primary production[J]. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography*, 1970, 17: 33-42.
- [52] TAGUCHI S. Relationship between photosynthesis and cell size of marine diatoms[J]. *Journal of Phycology*, 1976, 12(2): 185-189.
- [53] OLSON R J, ZETTLER E R, CHISHOLM S W, et al. Advances in oceanography through flow cytometry[J]. *Particle Analysis in Oceanography*, 1991: 351-399.
- [54] OLSON R J, ZETTLER E R, DURAND M D. Phytoplankton analysis using flow cytometry[J]. *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*, 1993, 22: 175-186.
- [55] VAULOT D, MARIE D, OLSON R J, et al. Growth of *Prochlorococcus*, a photosynthetic prokaryote, in the equatorial Pacific Ocean[J]. *Science*, 1995, 268(5216): 1480-1482.
- [56] VAULOT D, MARIE D. Diel variability of photosynthetic picoplankton in the equatorial Pacific[J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 1999, 104(C2): 3297-3310.
- [57] RECKERMANN M. Flow sorting in aquatic ecology[J]. *Scientia Marina*, 2000, 64(2): 235-246.
- [58] LI W K W, DICKIE P M. Monitoring phytoplankton, bacterioplankton, and virioplankton in a coastal inlet (Bedford Basin) by flow cytometry[J]. *Cytometry: The Journal of the International Society for Analytical Cytology*, 2001, 44(3): 236-246.
- [59] OLSON R J, SHALAPYONOK A, SOSIK H M. An automated submersible flow cytometer for analyzing pico-and nanophytoplankton: FlowCytobot[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2003, 50(2): 301-315.
- [60] GLENN S M, DICKEY T D, PARKER B, et al. Long-term real-time coastal ocean observation networks[J]. *Oceanography*, 2000, 13(1): 24-34.
- [61] GRAFF J R, MILLIGAN A J, BEHRENFELD M J. The measurement of phytoplankton biomass using flow-cytometric sorting and elemental analysis of carbon[J]. *Limnology and Oceanography: Methods*, 2012, 10(11): 910-920.
- [62] SEGURA - NOGUERA M, BLASCO D, FORTUÑO J M. An improved energy-dispersive X-ray microanalysis method for analyzing simultaneously carbon, nitrogen, oxygen, phosphorus, sulfur, and other cation and anion concentrations in single natural marine microplankton cells[J]. *Limnology and Oceanography: Methods*, 2012, 10(9): 666-680.
- [63] SIGEE D C, KRIVTSOV V, BELLINGER E G. Elemental concentrations, correlations and ratios in micropopulations of *Ceratium hirundinella* (*Pyrrhophyta*): an X-ray microanalytical study[J]. *European Journal of Phycology*, 1998, 33(2): 155-164.
- [64] KRIVTSOV V, BELLINGER E G, SIGEE D C. Changes in the elemental composition of *Asterionella formosa* during the diatom spring bloom[J]. *Journal of Plankton Research*, 2000, 22(1): 169-184.
- [65] HELDAL M, SCANLAN D J, NORLAND S, et al. Elemental composition of single cells of various strains of marine *Prochlorococcus* and *Synechococcus* using X-ray microanalysis[J]. *Limnology and Oceanography*, 2003, 48(5): 1732-1743.
- [66] HELDAL M, NORLAND S, TUMYR O. X-ray microanalytic method for measurement of dry matter and elemental content of individual bacteria[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1985, 50(5): 1251-1257.
- [67] BOOTH K N, SIGEE D C, BELLINGER E. Studies on the occurrence and elemental composition of bacteria in freshwater plankton[J]. *Scanning Microscopy*, 1987, 1(4): 50.
- [68] NORLAND S, FAGERBAKKE K M, HELDAL M. Light element analysis of individual bacteria by X-ray



- microanalysis[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1995, 61(4): 1357-1362.
- [69] VREDE K, HELDAL M, NORLAND S, et al. Elemental composition (C, N, P) and cell volume of exponentially growing and nutrient-limited bacterioplankton[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68(6): 2965-2971.
- [70] TWINING B S, BAINES S B, FISHER N S, et al. Quantifying trace elements in individual aquatic protist cells with a synchrotron X-ray fluorescence microprobe[J]. *Analytical Chemistry*, 2003, 75(15): 3806-3816.
- [71] DIAZ J, INGALL E, VOGT S, et al. Characterization of phosphorus, calcium, iron, and other elements in organisms at sub-micron resolution using X-ray fluorescence spectromicroscopy[J]. *Limnology and Oceanography: Methods*, 2009, 7(1): 42-51.
- [72] SATHYENDRANATH S, STUART V, NAIR A, et al. Carbon-to-chlorophyll ratio and growth rate of phytoplankton in the sea[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2009, 383: 73-84.
- [73] KOENKER R, BASSETT JR G. Regression quantiles[J]. *Econometrica*, 1978, 46(1): 33-50.
- [74] MANIACI G, BREWIN R J W, SATHYENDRANATH S. Concentration and distribution of phytoplankton nitrogen and carbon in the Northwest Atlantic and Indian Ocean: A simple model with applications in satellite remote sensing[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2022, 9: 1035399.
- [75] LEGENDRE L, MICHAUD J. Chlorophyll a to estimate the particulate organic carbon available as food to large zooplankton in the euphotic zone of oceans[J]. *Journal of Plankton Research*, 1999, 21(11): 2067-2083.
- [76] BUCK K R, CHAVEZ F P, CAMPBELL L. Basin-wide distributions of living carbon components and the inverted trophic pyramid of the central gyre of the North Atlantic Ocean, summer 1993[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 1996, 10(3): 283-298.
- [77] MARAÑÓN E, CERMEÑO P, HUETE-ORTEGA M, et al. Resource supply overrides temperature as a controlling factor of marine phytoplankton growth[J]. *PLoS one*, 2014, 9(6): e99312.
- [78] THOMALLA S J, OGUNKOYA A G, VICHI M, et al. Using optical sensors on gliders to estimate phytoplankton carbon concentrations and chlorophyll-to-carbon ratios in the Southern Ocean[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2017, 4: 34.
- [79] ROGERS W. Quantile regression standard errors[J]. *Stata Technical Bulletin*, 2008, 2(9): 204-227.
- [80] MARTINY A C, VRUGT J A, PRIMEAU F W, et al. Regional variation in the particulate organic carbon to nitrogen ratio in the surface ocean[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2013, 27(3): 723-731.
- [81] WEI Y, DING D, GU T, et al. Different responses of phytoplankton and zooplankton communities to current changing coastal environments[J]. *Environmental Research*, 2022, 215: 114426.

# Advances in primary productivity and carbon biomass detection of marine phytoplankton

WANG Qing-xuan<sup>1, 2, 3</sup>, CUI Zheng-guo<sup>2, 3</sup>, QU Ke-ming<sup>2, 3</sup>, WANG Qing-kui<sup>1</sup>, WEI Yu-qiu<sup>2, 3</sup>, SUN Jun<sup>4</sup>

(1. Tianjin Key Laboratory of Aquatic Ecology and Aquaculture, College of Fisheries, Tianjin Agricultural University, Tianjin 300392, China; 2. Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China; 3. Qingdao Pilot National Laboratory of Marine Science and Technology Marine Fishery Science and Food Production Process Function Laboratory, Qingdao 266071, China; 4. Institute for Advanced Marine Research, China University of Geosciences, Guangzhou 511462, China)

**Received:** Jan. 28, 2023

**Key words:** phytoplankton; primary productivity; carbon biomass; carbon cycle; detection method; quantile regression model

**Abstract:** Phytoplankton are major primary producers in marine ecosystems, supporting marine food webs, biological pumps, and elemental cycles (carbon, nitrogen, and silicon cycles). Therefore, elemental cycles and energy flow in marine ecosystems are closely related to phytoplankton growth and metabolism. The marine carbon (C) cycle is key to the global C cycle and an important part of the biogeochemical cycle. Although phytoplankton plays a critical role in the marine C cycle, the direct determination of phytoplankton primary productivity and C biomass remains limited to traditional methods. In this review, various methods associated with phytoplankton primary productivity and C biomass estimation are discussed in detail, along with their respective advantages and disadvantages. Currently, the main methods for determining the primary productivity of marine phytoplankton include the black-white bottle method, remote sensing estimation method, C isotope determination, and fast repetition rate fluorescence method (FRRF). The primary methods for determining the C biomass of marine phytoplankton include cell volume conversion, flow cytometry, electron probe X-ray microanalysis, and quantile regression model estimation. Through comparative analysis, we established that combining the C isotope and FRRF method can determine primary productivity more efficiently, while the most promising method for C biomass detection was quantile regression model estimation. This regression model has the advantages of fitting outliers and providing accurate measurement results, including C biomass estimations for phytoplankton communities and each functional group in the field. The approach can also be combined with satellite remote sensing technology to estimate biomass on a large scale and for a prolonged period. Although this review offers a basic and systematic understanding of phytoplankton primary productivity and C biomass analysis, it provides a valuable reference for future research on the role of phytoplankton in the marine and global C cycles.

(本文编辑: 谭雪静)