

# 全球海域营养盐限制研究进展 \*

## THE PROGRESS OF NUTRIENT SALTS CONTROL RESEARCH IN GLOBAL OCEANS

刘 慧<sup>1</sup> 董双林<sup>1</sup> 方建光<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> 青岛海洋大学水产学院 266003)

(<sup>2</sup> 中国水产科学研究院黄海水产研究所 青岛 266071)

在全球各大海域中,初级生产力是能量流动和物质转化的关键环节,也是一切草食、肉食乃至腐食生物赖以生存的物质基础。海洋初级生产力的大小,依赖海域的地理位置而变化,以有机碳的产量计,从 7 ~ 560 g/( m<sup>2</sup> · a) 不等。其变化范围如此之大的原因,一方面是受光照、温度的影响;另一方面,也是最重要的方面,是受到海水中 N, P, Si, Fe, Mn 等营养元素的

限制。这些营养元素是植物进行光合作用、合成有机

---

\* 国家重点基础研究发展计划项目 G1999012011 号。

第一作者:刘慧,出生于 1967 年,在读博士,工程师,研究方向:水产养殖生态学。E-mail:liuhui26@163.com

收稿日期:2001-02-12;修回日期:2001-07-26

物的物质基础。其供给又受制于海流、底质、淡水和大气输入等等。一般认为,在大多数海区中,特别是当海水因为温差而分层的时候,恰恰是营养盐浓度限制了光合作用。正是由于营养盐在生态学上的重要性,数10年来它一直是海洋化学和海洋生态学研究的热

## 1 限制性营养盐的概念及判断和研究方法

1840年,德国有机化学家 von Liebig 报道了生态因子对生物生存的限制作用,认为作物的增产与减产是与作物从土壤中所获得的矿物营养的多少成正比。后人有关限制性营养盐的研究都是以此为基础的。Odum 1971年提出“限制因素”这一概念,即对于生物来说维持某一活动所需的物质处于其最小临界值。

Brezinnski 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 比值 ( $N:P:Si \approx 16:16:1$ ) 来判断潜在的限制因子; Harrison 等 1977年, Goldman 等 1979年, Levasseur 等 1987年, Hecky 等 1988年都提出了相似的浮游植物必需营养盐的比例。Justic 等 1995年提出一个系统评估何种营养盐为限制性元素的计量标准: (1)如果  $Si:DIP > 2$  且  $DIN:DIP > 22$ , 则磷酸盐为限制性元素; (2)如果  $Si:DIN > 1$  且  $DIN:DIP < 10$ , 则 N 为限制性元素; (3)如果  $Si:DIP < 10$  且  $Si:DIN < 1$ , 则 Si 为限制性元素。Brown 等 1979年, Nelson 等 1990年通过对营养盐吸收动力学的研究,提出  $Si = 2 \mu mol/L$ ,  $DIN = 1 \mu mol/L$ ,  $P = 0.1 \mu mol/L$  为浮游植物生长所需的最低阈值。

早期对限制性营养元素的研究都是通过小规模营养强化实验来完成的,这种方法至今仍然被频繁使用。其一般步骤是:向水样中添加不同种类的营养盐进行强化,并在原位或室内培养 24 h 或更长时间。然后分期测量细胞数量、 $C^{14}$  吸收率或叶绿素的变化情况,从而推断是何种营养盐限制了浮游植物的生长。

进入 70 年代以后,海淡水限制性营养盐研究的方法得到进一步发展。除了 Goldman 1972 年提出的  $C^{14}$  生物分析法,还有 Barlow 等 1973 年提出的连续培养法或批次培养营养强化法、Schelske 等 1971 年提出的聚乙烯围隔原位大规模营养强化法以及 Schindler 1971 年提出的(湖泊)生态系统整体营养强化实验。

1975年 Gerhart 做了四种方法的比较实验,结果表明,对短期的(4~30 h)小水体  $C^{14}$  生物分析方法的实验结果应予以谨慎对待;而围隔原位大规模营养强化法、自然生物种群批次培养法和较长时间  $C^{14}$  生物分析法的实验结果,则相互吻合。

进入 90 年代以后,在生物分析技术和卫星远红外遥感技术方面的快速发展,使营养盐的研究又进一步。利用惰性气体  $SF_6$  痕量检测技术与全球卫星定位系统(GPS)相结合,已有可能评估生态系统水平的营养强化效果。比如 Martin 等 1994 年在太平洋上进行的中尺度铁强化实验。

## 2 具限制作用的营养元素

### 2.1 常量元素的限制作用

Harvey 1926 年最早注意到,在英吉利海峡春季的硅藻大量繁殖期, N 和 P 以一定的比例同时减少。他认为这两种元素同时构成对植物生产力的限制。Redfield 1934 年将这一原理扩展到整个海洋。他认为,这些元素从海水中消耗的比例与它们在浮游植物体内出现的比例极为相似, N:P 原子比都是 15:1。Riley 等 1956 年报道,有些海区 N:P 比小于 15:1,甚至达到 8:1,从而认为 N 是海水中最重要的限制性元素。Ketchum 等在 1958 年也证实了这一论断。但是, Hentchel 1932 年、Stee mann 等 1957 年、Currie 1958 年、以及 Ryther 等 1959 年通过营养强化实验,证明 N、P 并非海水中初级生产力最基本的限制性元素。Thomas 1969 年发现,在赤道带远洋贫养水域, N 最可能成为限制性元素;而在赤道上升流区,不存在营养限制的问题。

在 70 年代,海洋地球化学家和海洋生物学家也在对海洋营养盐限制的观点上发生分歧。以 Redfield 为代表的海洋地球化学家认为,是 P 的可获得性限制了海洋有机物的净产量。由于 N 的获得可以通过生物固氮来解决,于是 N 化合物在海洋中逐渐积累,直到可利用的 P 耗尽为止。与之相反,以 Ryther 和 Dunstan 为代表的海洋生物学家 1971 年认为,在沿岸海域中, N 是藻类生长和富营养化的限制因子,因而减少 P 的排放并不能延缓沿岸带的富营养化。Goldman 等 1979 年指出,世界各大洋中可能不会出现严重的 P 限制。海洋生物学家普遍认为,从地质年代来看,固氮作用对海洋总体营养盐水平或平衡的调节

作用可能很重要;但从较短时间或局部来看,它显然是无效的<sup>[16]</sup>。

随着对限制性营养盐研究方法的日趋成熟,研究的地域范围也不断扩大。从这些研究成果来看,由于外源输入和内部周转情况的不同,各海区营养限制的地域差别十分明显。(1)一般来说,沿岸和较封闭海域易发生 P 限制,如 Estradal 1996 年以及 Zohary、Thingstad 报道地中海发生 P 限制<sup>[18, 19]</sup>,同样发生 P 限制的还有芬兰 Archipelago 海域<sup>[17]</sup>、亚得里亚海的中部和南部<sup>[20]</sup>等。(2)在水交换较好的外海和大洋上,多发生 N 限制,如 1993 年 Smith 等报道了北极冷水藻类主要受限于 N 元素, Si 为第二限制性元素。Mallin 等 1994 年报道,美国北卡罗莱那州海区 N 元素是主要限制性元素。同时, N 元素的限制作用也发生在波罗地海东北部<sup>[21, 22]</sup>、菲律宾西北部<sup>[23]</sup>、大堡礁海区<sup>[24]</sup>、夏威夷的 Kaneohe 湾<sup>[25]</sup>以及贫营养的南太平洋亚热带海域<sup>[26]</sup>。(3)在咸淡水交界的河口地带,较易出现几种营养盐的同时或交替限制。如 Hitchcock 和 Smayda 1977 年利用天然海水营养强化法培养硅藻 (*Skeletonocostatum*),对 Narragansett 湾湾口地区冬春季赤潮时期的水质进行了分析。结果表明,12 月上旬直到 2 月底,都没有发生营养限制。在 3 月份 N, P, Si 是主要限制性元素,维生素和微量金属元素的限制性次之。Fisher 等 1992 年研究了切萨皮克湾的营养限制情况,发现了 N, P 限制的季节性转变。随着冬春季淡水的大量输入,溶解无机 N 和可溶性活性 P 之比大于藻类体内的 N: P 比;碱性磷酸酶活性高;P 周转时间短而 N 周转时间长;用 P 强化后浮游植物生长速率提高,而用 N, Si 强化则无此效果。在夏季枯水期,恰恰相反,是 N 限制了藻类的生长。有证据显示, Si 在夏季被生物耗尽,从而可能抑制了藻类的大量繁殖。

Si 为限制性元素的报道近年来有所增多。Conley 等 1992 年研究了切萨皮克湾可溶性 Si 的年循环,指出是可溶性 Si 控制了春季赤潮中硅藻的产量,引起春季赤潮的衰落并导致植物组成的改变。这一时期所发生的叶绿素高沉降率可归结为 Si 缺乏所引起。这意味着可溶性 Si 的缺乏亦可控制浮游植物群落向底层的转移,并可作为切萨皮克湾季节性缺氧的参量。Officer 和 Ryther 1980 年, Conley 等 1993 年, Smayda 1990 年和 Ragueneau 等 1994 年报道,随着沿岸海水富营养化的发展, N: Si 和 P: Si 的比例升高,使 Si 限制的可

能性增加。不过 Si 的限制性常常伴随着硅藻水华的出现而发生,比如 1990 年 Nelson 报道,在南极 Ross 海西南部的硅藻繁盛期, Si 成为限制性元素。但也有很多例外情况,如 Dugdale 和 Wilkerson 1995 年认为在东太平洋赤道 HNLC(高营养盐低叶绿素)海区, Si 限制了新生产力。上升流所携带的 Si 决定了表层硅藻的生物量<sup>[27]</sup>。

关于中国海域营养盐的分布已有大量报道。刘瑞玉等 1992 年对胶州湾的营养盐及有关生态因子的研究颇为详尽,他认为胶州湾水域磷酸盐与无机氮含量中等稍低,并含有丰富的溶解有机氮,基本上能满足浮游植物的需要。再如宋树林 1994 年有关渤海海峡、沈志良等 1994 年关于胶州湾的研究和沈志良<sup>[2, 3]</sup>、张均顺<sup>[4]</sup>、周国法<sup>[5]</sup>、任玲<sup>[6]</sup>、何剑锋<sup>[7]</sup>、及 LIU 和 ZHANG<sup>[14]</sup>的报道。各个海区在不同的季节分别表现出了 N 限制<sup>[2, 8]</sup>、P 限制(胡明辉等 1989 年, Harrison 等 1990 年、沈志良<sup>[3]</sup>、丘耀文等<sup>[9]</sup>和 WONG<sup>[15]</sup>等的报道)、Si 限制(沈志良 1994 年、张均顺和沈志良<sup>[4]</sup>)或各种营养盐交替限制(赵卫红等<sup>[10]</sup>在烟台四十里湾的研究、崔毅等 1996 年对渤海海域的研究)的趋势<sup>[3]</sup>。

## 2.2 对微量元素限制性的研究

Gran 1931 年、Hart 1934 年、Harvey 1938 年最早发现 Fe 可能是海洋生产力的限制元素。Ryther 和 Guillard 在 1959 年发现 Sargasso 海域中各种微量元素(包括 Fe)具有限制性。Menzel 等 1961 年进一步证实了在 Sargasso 海域, Fe 是限制性元素。因为在 24 h 强化实验中,经 Fe 强化的样品生长率明显增加,只是随后又表现出 N, P 的限制性。Frantzer 和 Newell 1963 年发现在热带印度洋中, Fe 是限制性元素。Menzel 等 1963 年证实了前面的结论,并证明 Al 的存在可以使 Fe 的效果加倍。他们同时得出了一个重要的结论,即营养强化剂的添加可以决定浮游植物的群落组成。

Martin 等 1988 年发现,在南极和太平洋东北部的远洋海域中,尽管主要营养盐 N, P, Si 的浓度都很高,浮游植物的生长却仍然受到限制。随着微量可溶性 Fe 元素的加入,浮游植物对 N 的吸收和叶绿素的产量都明显增加。因而得出结论, Fe 是这些“富营养”海区的限制因子。1994 年 Martin 等又在太平洋赤道带进行了大规模的(64 km<sup>2</sup>)的 Fe 元素营养强化实验,用以验证“在其他各种营养盐含量丰富的大洋上, Fe 可能

限制了浮游植物的生长”这一假说。在周围海水中 Fe 浓度为 0.06 nmol/L 的情况下,使强化海区表层水的 Fe 浓度达到 4 nmol/L。结果,该海区植物的生物量增大了一倍,叶绿素含量增大了 2 倍,生产力增加了 3 倍。这说明 Fe 的限制作用决定了大洋中浮游植物的生产力和生物量。

自从 Martin 等 1994 年提出“Fe 假说”以后,Fe 等微量元素限制海洋初级生产力的研究逐渐成为这一领域的热点。Baar 等 1995 年通过直接观测南大洋海水中 Fe 含量不同的海区的不同初级生产力,发现在南极环流区,深水区的上升流携带足够的 Fe 以维持中等的初级生产力,但无法形成水华;而在富含 Fe 的极区周围,浮游植物在春天形成水华,大量消耗 CO<sub>2</sub>。这一情况说明 Fe 是该地区形成水华的关键因素。Cade 等 1996 年的研究证实了这一结论,并指出大气沉降也是 Fe 的来源之一。另外,Behrenfeld 1996 年、Boyd 1996 年、Bradley 1996 年在开放海域进行了现场实验,以验证 Fe 限制了 HNLC 海区的初级生产力。

Hutchins 等<sup>[28]</sup> 1998 年研究了海岸带上升流区 Fe 限制条件下,硅藻的生长及其 Si:N 的吸收比例。通过小水体的 Fe 营养强化实验,表明在加利福尼亚部分沿岸上升流区,浮游植物受到了 Fe 限制。浮游植物对 Si:N 的吸收比例在强化组比对照组高 2~3 倍。于是,受 Fe 限制的硅藻会将表层海水中的 Si 先于 N 而耗尽,引起第二性的 Si 限制。

Dufour 等<sup>[26]</sup> 1999 年在贫营养的南太平洋亚热带海域的 Tuamotu 群岛研究发现,海水中天然的维生素,Mo, Mn, Fe 和螯合剂足够维持浮游植物的生长,因而不存在限制性。

### 3 营养盐限制对初级生产力的影响

因为营养盐是植物维持正常生长所必需的,而植物对营养盐的需求又有一个最低的阈值,所以当环境营养盐浓度过低时,必然对植物产生各种各样的影响。Dugdale 1967 年、Eppley 等 1969 年、Mestrini 和 Bonin 1981 年、Tilman 等 1982 年、Sommer 1986 年认为,对营养盐的竞争是决定浮游植物优势种和浮游植物群落演替的主要机制之一。Frey 和 Small 1980 年认为,常量元素(N,P,Si 等)决定藻类的生产量,而微量元素对自然群落的种群结构有较大影响<sup>[29,30,31]</sup>。另外,营养限制能使浮游植物的某些代谢产物如脂类、氨基

酸、多糖和毒素的产量增加<sup>[32]</sup>,也能使底栖微藻细胞的成分改变<sup>[33]</sup>。

在微量元素的作用方面,Fe 元素受到格外注意。Duce 和 Tindale 1991 年报道 Fe 能促进浮游植物对营养盐的吸收。Martin 1990 年、Morel 1991 年、Falkowski 1992 年、Geider 和 La Roche 1994 年、Sunda 和 Huntsman 1995 年指出,缺 Fe 会使细胞显示出酶功能下降、细胞色素减少、细胞含 Fe 量降低等症状。Cullen 1995 年、Coale 等 1996 年指出 Fe 能限制浮游生物的生长率和生物量。

Fe 元素的缺乏通过影响植物细胞的生长而可能最终影响到群落组成。Morel 等 1991 年, Sunda 和 Huntsman 1995 年报道, Fe 对有较高“表面积:体积”比的小型浮游植物有选择性,因而缺 Fe 使较大浮游植物减少。Landry<sup>[34]</sup> 报道大西洋中部赤道海区 Fe 浓度远低于大型浮游植物的半饱和常数;而 Fe 在限制大型浮游植物的同时,也使现存优势种小型浮游植物达不到其最大生物量。Cavender Bares<sup>[35]</sup> 指出,在赤道太平洋的中尺度实验( IronEX II) 中, Fe 的加入使浮游植物量大大增加,特别是 > 10μm 的个体。研究 Fe 强化后的细胞状态和种群动力,发现有些种类是细胞叶绿素含量增加,有些种类是细胞数量增加;1 周后,浮游植物群落结构改变,大型硅藻占优势。

Sunda 等<sup>[36]</sup> 研究了 Fe 与光线、细胞大小等对海洋浮游植物生长的协同作用。通过浮游植物培养对比实验,发现在低光照条件下,浮游植物需要较多的细胞 Fe 来支持生长(由于光线较弱时,藻类为进行光合作用需要更多的含 Fe 氧化还原蛋白)。另外,Fe 限制还利于较小细胞的生长。因此,在真光层底部附近,浮游植物的生长可同时受到光和 Fe 的限制。

Takeida<sup>[37]</sup> 报道,在缺 Fe 条件下,浮游植物表现出对 NO<sub>3</sub> 吸收减少和细胞 C,N,P 水平降低的现象。通过 Fe 营养强化实验,Takeida 发现 Fe 限制还会引起硅藻吸收 Si 和 N,P 的比例的改变。从而可以推断,南大洋冰川中 C 和 Si 的沉积记录,是与在上一个冰川期从大气尘埃中输入的 Fe 数量变化的刺激下,浮游植物的生产力亦或浮游植物从大气中捕获的 CO<sub>2</sub> 数量的变化相一致的。

### 4 营养盐限制产生的原因

海域营养盐限制的原因是多方面的。首先,各

种元素的地化循环途径大多不同,有些属于气体型循环(如 N),循环性能比较完善;有些属于沉积型循环(如 P),循环性能较不完善<sup>[9, 38, 39]</sup>。其次,全球各海域地理位置和地质构造不同,使其营养盐状况各具特点。比如不同的地理纬度<sup>[40]</sup>、陆源输入<sup>[11, 41, 42]</sup>、海流运输<sup>[12, 13]</sup>、大气沉降和人类活动的影响<sup>[2, 3]</sup>等等,都极大地影响海区的营养盐含量和补充速度。再则,营养盐的限制作用又是相对于具体生物物种而体现的,同一种营养盐对不同物种的限制性也不相同,并且受到当时的光照、水温等多种因素的影响,如 Karl 等 1995 年的报道。

Smayda 1974 年通过天然海水加纯种生物 (*Thalassiosira pseudonana*) 的营养强化实验,提出了关于限制性营养盐的与传统观点截然不同的看法。他认为:(1)某种营养盐对浮游植物的生长或产量的限制作用会发生季节性变化;(2)营养盐的限制作用的强度随季节而不同;(3)通常是几种营养盐同时有限制作用,但限制强度各不相同;(4)限制性营养盐的组成随季节而变化;(5)营养限制的类型会发生季节性演替。

Schindler 1971 年、1974 年、1977 年提出了“湖泊整体模型”,并在此基础上指出,在河口湾地带之所以不可能形成最适于浮游植物生长的营养盐比例,是由于水在此处滞留的时间太短而此处的物理过程又太复杂。大气固氮和底泥返还的氮被迅速地冲入大海,使 N 在此处无法积累到淡水湖泊的浓度。Broecker 等 1982 年提出,海洋中由生物调节的固氮和氮流失反应相互拮抗,并与陆源营养输入、海洋环流和沉积物相互作用,使表底层海水中的可溶性无机营养盐和颗粒有机物总体循环的 N:P 比趋向于“地化平衡比”——即 Redfield 比 (N:P 原子比 = 16:1)。由于 P 不象 N 那样可以在海洋库和大气库之间进行交换,所以是 P 而不是 N 的输送限制了海洋整体有机物的净产量(和有机物的沉积)。Smith 1984 年通过综合有关文献和对一些海洋生态系统营养收支的研究提出, P 或 N 的限制性是相对水交换率和参与调节生态系统可获得的 N:P 比例的系统内部生化过程的常数。

Fisher 等 1988 年研究了切萨皮克湾、德拉华湾和哈得逊湾的营养盐情况。结果发现,切萨皮克湾营养盐转移的 N:P 比远高于浮游植物体内的 N:P 比 (2~6 倍),这表明脱氮作用在水体中转移 N 的过程

中与藻类的吸收形成了竞争。在切萨皮克湾和德拉华湾,在浊度较大而营养丰富的低盐河口地带,光线构成了浮游植物生长的限制;在盐度最高的水域形成了营养耗尽带,并特别表现出 P 的缺乏。而哈得逊湾由于吸收了大量来自纽约市的废水,未显示营养限制,营养的转移也无法估算。

Kemp 等 1990 年研究了切萨皮克湾半咸水区的  $\text{NH}_4$  循环和脱氮作用。2 年的观测结果表明,  $\text{NH}_4$  由底层释入上层水的量在 8 月份达到最大值,而通过沉积从水中输出的  $\text{NO}_3^-$  在 5 月达到高峰。在这一地区,估计年均脱氮速率在  $0.8 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ , 低于其他沿岸水域。特别是近期,由于富营养化程度的提高,使溶解氧降低而底质中硫化物增加。这可能进一步抑制了固氮和脱氮作用,使水体中的 N 无法有效输出。有机物分解产生的  $\text{NH}_4$  不再转变为  $\text{N}_2$ , 而是循环输送到上层水中用于初级生产。这一结果形成了一个正反馈环,使富营养化一旦开始便自行加速。

Magnien 等 1992 年研究了切萨皮克湾的外部营养来源、内部营养库及其与浮游植物生产的关系。发现由河流输入的 TN:TP 比 (29~51:1) 都远高于 Redfield 比值,而且 P 又大多以颗粒态输入。这样就使因沉积而失去的 P 量远高于 N 量,并且这一过程促使湾内 N:P 比高于输入值。寡盐水域和半咸水区是水体内部营养循环并向表层输入  $\text{NH}_4^+$  和 P 较显著的地区,这些营养物质的来源可能是靠近湾底处沉积的颗粒营养。河流输入和内部循环两个过程相结合,使半咸水区溶解的无机 N:P 比在夏末接近于 16:1;而在其它时间以及在低盐水区,这一比值却高出许多。所以总体来看,这一海区更可能是 P 限制而非 N 限制。

Boynton 等 1995 年研究了切萨皮克湾及其支流 N、P 的输入、变态及其在水中的运输。经过综合各种数据,发现该湾的年总 N 输入量(由陆地和大气输入)为  $4.3 \sim 29.3 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ , 总 P (TP) 输入量为  $0.32 \sim 2.42 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ , 分别比 200 年前增加了近 10 倍。从所获得的切萨皮克湾营养收支指标来看,通过 TP 的陆向交换和 TN 的向海输送,大致可以维持全年的 TN、TP 平衡。

Milone 等 1996 年研究了切萨皮克湾在营养限制条件下的浮游植物生产力。指出,当春季浮游生物量

达到全年最大时,其生长率受可溶性无机磷(DIP)的限制;而夏季当浮游植物生长率最高时,则受可溶性无机氮(DIN)的限制。尽管DIN和可溶性硅(DSi)的输入量大于DIP(原子比大于100),在该湾半咸水区,浮游植物生物量的积累却受限于河流的DIN供给;而春季硅藻赤潮的规模则由DSi的供给所决定。N依赖性的浮游植物生物量的季节性积累和特别高的年产量( $> 400 \text{ g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ ),是该湾N、P循环的速率和途径不同的结果,从而也显示出控制向半咸水区和湾口区输入N的数量的重要性。

## 5 讨论

自从Harvey 1926年发现海水中N:P=16:1以来,全世界对海洋中限制性营养盐的研究已有半个多世纪的历史了。这期间,伴随着研究领域的扩大和研究手段的更新,研究内容也不断丰富。在Redfield比值得到越来越多的认同并成为衡量营养盐限制性的尺度之后,几乎每年都有关于不同海区、不同营养盐限制的报道出现。事实上,在全球多数沿岸海区和像太平洋这样的开放水域,营养盐的限制是普遍现象<sup>[34]</sup>。在人们热衷于这种发现的同时,造成营养盐比例失调的原因与营养限制对浮游生物群落的影响又在更深层次上引起人们的兴趣,并在90年代成为又一研究热点。

从目前人们所掌握的证据来看,N、P、Si和Fe等营养盐都可能在不同时期、不同程度地成为某一海区初级生产力的限制因子。但是,由于各种营养盐的来源、其在有机体内的流转过程和分解矿化的过程,都具有很大的复杂性和不确定性,因而使这方面的研究普遍倾向于规律性的描述和定性的分析,而很少有定量的研究成果。尽管如此,一些发达国家还是投入了相当大的人力物力,积极致力于这方面的研究(比如美国对切萨皮克湾的研究)。从而对某些海域,在营养盐的周期性变动、营养盐的来源和转移、内部营养盐库、营养盐对浮游植物生长的限制以及营养限制条件下植物群落的演替等方面,都有了相当深入的理解和把握。Tyrrell等<sup>[16]</sup>更是立足于整个海洋,以模型揭示了N和P对于大生态系统初级生产力的短期限制和长期限制。这些知识,对于指导海区的环境资源保护、防止富营养化和赤潮的发生,都有重要的指导意义。

比较而言,亚洲、非洲等一些较不发达地区,在这

方面的研究还几乎是空白。我国很早就有一些学者从事过这方面的工作。但因资金、技术等方面的限制,目前来看尚处于起步阶段。为了更好地了解我国海区的营养盐收支情况,以利用它来指导和促进海洋环保和海水养殖业的发展,并在此基础上维护海域的可持续发展,我们还要做大量深入细致的工作。

## 参考文献

- 1 刘瑞玉等。胶州湾生态学和生物资源。北京:科学出版社,1992。66~92
- 2 沈志良。渤海湾及其东部水域的水化学要素,海洋科学集刊,1999,41:51~59
- 3 沈志良。胶州湾营养盐的现状和变化,海洋科学,1997,1:60~63
- 4 张均顺、沈志良。胶州湾营养盐结构变化的研究,海洋与湖沼,1997,28(5):529~535
- 5 周国法等。南极长城站附近海域营养盐和叶绿素a分布的初步分析,极地研究,1998,10(2):144~151
- 6 任玲等。胶州湾内外海水中营养盐的分布,青岛海洋大学学报,1999,29(4):692~697
- 7 何剑锋等。南极中山站近岸海水生态学研究报告4.海冰营养盐浓度的季节变化及其与生物量的关系,极地研究,1999,11(1):25~33
- 8 王勇、焦念志。北黄海浮游植物营养盐限制的初步研究,海洋与湖沼,1999,30(5):512~518
- 9 丘耀文等。大亚湾养殖水域沉积物-海水界面营养盐扩散通量,热带海洋,1999,18(3):84~90
- 10 赵卫红等。烟台四十里湾养殖水域营养盐的分布及动态变化,海洋科学,2000,24(4):31~34
- 11 王保栋。长江冲淡水的扩展及其营养盐的运输,黄渤海海洋,1998,16(2):41~47
- 12 王寿景、黄自强。台湾海峡夏季海水及某些营养盐水平通量,台湾海峡,1998,17(3):275~277
- 13 王保栋等。南黄海营养盐的平面分布及横向运输,海洋学报,1999,21(6):124~129
- 14 Liu S., Zhang J.. Chemical oceanography of nutrient elements in the Bohai Sea, Yellow Sea and East China Sea, Marine Science Bulletin, 2000, 2(2): 76~85
- 15 Wong G. T. F., et al.. Excess nitrate in the East China Sea, Estuarine, Coastal and Shelf Science, 1998, 46: 411~418
- 16 Tyrrell T.. The relative influence of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production, Nature, 1999, 400: 525~530

- 17 Kirrkala T. *et al.*. Variability of nutrient limitation in the Archipelago Sea, S W Finland, *Hydrobiologia*, 1998, **363** (1-3) : 117 ~ 126
- 18 Zohary T., Roberts R. D., Experimental study of microbial P limitation in the eastern, *Limnology and Oceanography*, 1998, **43**(3) : 387 ~ 395
- 19 Thingstad T.F., *et al.*. P limitation of heterotrophic bacteria and phytoplankton in the northwestern Mediterranean, *Limnology and Oceanography*, 1998, **43**(1) : 88 ~ 94
- 20 Allen J.I. *et al.*. An 1-D vertically resolved modelling study of the ecosystem dynamics of the middle and southern Adriatic Sea, *Journal of Marine Systems*, 1998, **18**(1-3) : 265 ~ 286
- 21 Maestrini S.Y., *et al.*. Nitrogen as the nutrient limiting the algal growth potential, for summer natural assemblages in the Gulf of Riga, eastern Baltic Sea, *Plankton Biology and Ecology*, 1999, **46**(1) : 1 ~ 7
- 22 Haenninen J., *et al.*. Trends and gradients in nutrient concentrations and loading in the Archipelago Sea, Northern Baltic, in 1970-1997, *Limnology and Oceanography*, 2000, **50**(2) : 153 ~ 171
- 23 Terrados J. *et al.*. Nutrient limitation of the tropical sea grass *Enhalus acoroides* (L.) Royle in Cape Bolinao, NW Philippines, *Aquatic Botany*, 1999, **65**(1-4) : 123 ~ 139
- 24 Udy J.W. *et al.*. Responses of seagrass to nutrient in the Great Barrier Reef, Australia, *Marine Ecology Progress Series*, 1999, **185** : 257 ~ 271
- 25 Larned S.T.. Nitrogen versus phosphorus limited growth and sources of nutrients for coral reef macroalgae, *Marine Biology*, 1998, **132**(3) : 409 ~ 421
- 26 Dufour P. *et al.*. Phytoplankton nutrient control in the oligotrophic South Pacific subtropical gyre (Tua motu Archipelago), *Marine Ecology Progress Series*, 1999, **179** : 285 ~ 290
- 27 Dugdale R.C., Wilkerson F.P., Silicate regulation of new production in the equatorial Pacific upwelling, *Nature*, 1998, **391** : 270 ~ 273
- 28 Hutchins D.A. and Bruland K.W. Iron limited diatom growth and Si : N uptake ratios in a coastal upwelling regime, *Nature*, 1998, **393** : 561 ~ 564
- 29 Philippart C.J.M., *et al.*. Long-term phytoplankton-nutrient interactions in a shallow coastal sea: Algal community structure, nutrient budgets, and denitrification potential, *Limnology and Oceanography*, 2000, **45**(1) : 131 ~ 144
- 30 Grover J.P.. Resource competition. Population and community biology series 19. Chapman and Hall. 1997.
- 31 Vrede K.. Effects of nutrients (phosphorus, nitrogen and carbon) and zooplankton on bacterioplankton and phytoplankton - a seasonal study, *Limnology and Oceanography*, 1999, **44**(7) : 1616 ~ 1624
- 32 Graneli E. *et al.*. Effect of nutrient ratios on harmful phytoplankton and their toxin production (NUTOX). In: Third European marine science and technology conference. European Commission DG 12 Science, Research and Development. Luxembourg, 1998, 99 ~ 103
- 33 Hillebrand H., Sommer U.. The nutrient stoichiometry of benthic microalgal growth: Redfield proportions are optimal, *Limnology and Oceanography*, 1999, **44**(2) : 440 ~ 446
- 34 Landry M.R. *et al.*. Iron and grazing constraints on primary production in the central equatorial Pacific: An EqPac synthesis, *Limnology and Oceanography*, 1997, **42**(3) : 405 ~ 418
- 35 CavenderBares K.K. *et al.*. Differential response of equatorial Pacific phytoplankton to iron fertilization, *Limnology and Oceanography*, 1999, **44**(2) : 237 ~ 246
- 36 Sunda W.G. and Huntsman S.A.. Interrelated influence of iron, light and cell size on marine phytoplankton growth, *Nature*, 1997, **390** : 389 ~ 392
- 37 Takeda S.. Influence of iron availability on nutrient consumption ratio of diatoms in oceanic waters, *Nature*, 1998, **393** : 774 ~ 777
- 38 Burdige D.J., Zheng S.. The biogeochemical cycling of dissolved organic nitrogen in estuarine sediments, *Limnology and Oceanography*, 1998, **43**(8) : 1796 ~ 1813
- 39 Corredor J.E. *et al.*. Nitrogen cycling and anthropogenic impact in the tropical interamerica seas, *Biochemistry*, 1999, **46**(1) : 163 ~ 178
- 40 Eye B., Balls P.. A comparative study of nutrient behavior along the salinity gradient of tropical and temperate estuaries, *Estuaries*, 1999, **22**(2A) : 313 ~ 326
- 41 Raymond P.A., Bauer J.E.. Riverine export of aged terrestrial organic matter to the North Atlantic Ocean, *Nature*, 2001, **409** : 497 ~ 500
- 42 Lampman G.G.. Spatial and temporal patterns of nutrient concentration and export in the tidal Hudson River, *Estuaries*, 1999, **22**(2A) : 285 ~ 296

(本文编辑:张培新)