

海洋蓝藻束毛藻的研究进展

Research development of marine cyanobacteria *Trichodesmium* spp.

张燕英, 董俊德, 王汉奎, 王友绍, 张 偲, 黄良民

(中国科学院 南海海洋研究所, 广东 广州 510301; 中国科学院 海南热带海洋生物实验站, 海南 三亚 572000)

中图分类号: S968.4

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096 (2007) 03-0084-05

远洋性海洋蓝藻束毛藻 (*Trichodesmium* spp.) 广泛分布于热带和亚热带贫营养盐海域的表层水面, 是所生存环境中初级生产力的主要贡献者, 它能在进行光合作用的同时将空气中游离的氮气转化成可利用的化合态氮, 从而减弱了氮营养对初级生产力的限制。

自从 20 世纪 60 年代发现海洋蓝藻束毛藻能够固定氮 (N_2) 以来^[1], 束毛藻的生物固氮作用引起了各国科学家的高度关注, 特别是近些年来, 许多贫营养盐海域的生物生产力都受到可吸收氮营养的限制, 同时海洋对大气中的温室气体二氧化碳的吸收也受到可利用氮的约束, 而束毛藻作为海洋中主要的固氮生物得到越来越多科学家的青睐^[2]。作者就最近几年来各国科学家对海洋蓝藻束毛藻的生物学特性、生态生理特征、生物固氮和光合能力以及生长限制性因子等研究作较全面的概述, 综合分析束毛藻在全球生物地球化学循环中对碳氮的贡献, 全面介绍束毛藻在海洋生态系统乃至全球生态环境中所起的重要作用。

1 束毛藻的生态学特性及对全球海洋生产力的贡献

束毛藻是丝状, 无异型胞的海洋蓝藻, 有时以单个藻丝存在, 但多数为多藻丝聚集成肉眼可见的束状群体^[3,4]。由于束毛藻细胞中以藻红蛋白为主要光合色素, 藻束的颜色从微黄到深红变化。束毛藻广泛分布于热带和亚热带海域的表层水面, 是海洋初级生产力的主要贡献者。由于它具有生物固氮能力, 因此又是海洋生态系统“新”氮源的主要供给者^[2]。

1.1 束毛藻主要的生态学特性

束毛藻主要分布在热带和亚热带贫营养盐海域的表层水面, 其环境特点为: 水团相对稳定, 水域营养盐浓度较低, 光的透过率较高。通常在边界涌流 (boundary current), 如墨西哥湾涌流, 黑潮涌流 (Kuroshio current) 和热带海域泻湖 (lagoon) 水域束毛藻的生物量较大^[5,6]。束毛藻能够在营养贫乏的表层水域有较高的生物量主要是因为: 束毛藻能够将空气中的氮气转化成化合态氮为自身提供营养^[7], 由于束毛藻细胞中含有气泡为其提供浮力使藻体能够浮于表层水域, 同时由于细胞具有特殊的光合结构, 使束毛藻能在光照度较强的透光层中生长繁殖^[5]。

中国东南沿海束毛藻主要分布在水深 0~50m 的表层海域, 群落密度随水深成减少趋势, 最大生物量一般出现在水深为 20~30m 的水域中, 且群落密度具有明显的季节性变化, 夏季群落密度可高达 1.0×10^7 束/ m^3 , 而冬季却很少见^[6]。Lugomela 等^[8]对坦桑尼

收稿日期: 2004-08-06; 修回日期: 2005-05-27

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目 (40006009); 中国科学院知识创新项目 (KSCX2-SW-132; KZCX3-SW-214); 中国科学院生态系统研究网络台站研究基金项目; 2004 年广东省科技计划项目; 中国科学院南海海洋研究所创新课题 (LYQY-200303); 广东省海洋药物重点实验室开放课题及中国科学院海洋研究所海洋生态与环境科学重点实验室开放基金项目

作者简介: 张燕英 (1980-), 女, 硕士研究生, 主要从事海洋生态、微藻培养及生态生理研究; 董俊德, 通讯作者, E-mail: dongjunde@vip.163.com



亚沿岸水域的束毛藻研究发现,束毛藻生物量受季风的影响比较明显。

在海洋真光层生态系统中束毛藻群落通常提供其他生物(如硅藻,甲藻,原生动物,水螅类,桡足类)生长的良好环境,并为其他生物提供有机营养^[8]。

1.2 束毛藻对全球海洋生物生产力的贡献

束毛藻固氮向表层水域输入新氮源具有重要的生态意义,它是碳素向深海输入的主要动力^[9]。由于束毛藻的生物固氮能力直接影响海洋的初级生产力水平,从而间接地在全球碳元素的生物地球化学循环中起重要的作用^[8-10]。

热带和亚热带北大西洋海域的调查资料显示:束毛藻(藻丝长 0.5~4 mm)是初级生产力的主要贡献者(约固定 CO_2 165 mg/($\text{m}^2 \cdot \text{d}$)),而且这一海域真光层中的氮大部分是通过束毛藻的生物固氮(~ 30 mg/($\text{m}^2 \cdot \text{d}$))输入的,超过由温跃层输入的氮量(主要是 $\text{NO}_3\text{-N}$)^[9]。在澳大利亚北部海域,束毛藻大量存在,是海洋浮游植物的优势种^[11]。Letelier 等^[12]报道在亚热带北太平洋海域束毛藻是主要的初级生产者,该水域所含的束毛藻藻丝最高时可达 7.4×10^4 束/ m^3 。Aqada 海湾夏季形成“层化”(stratification)阶段,束毛藻伴随“层化”的形成逐渐成为优势种,到了秋季在沿岸水域束毛藻形成水华,其密度大于 1.0×10^6 束/ m^3 ^[13]。

2 束毛藻的氮营养、代谢特征和固氮酶研究

2.1 氮营养、代谢特征

束毛藻不仅能将空气中的氮气转化成化合态的氮,而且它自身也和其他固氮生物一样能够利用化合态的氮(例如: NH_4^+ 、 NO_3^- 和溶解有机氮等)^[3,4,14,15]。在太平洋西北部,热带的北大西洋海域,加勒比海海域对束毛藻的研究一致认为:束毛藻在固氮的同时以很高的速率吸收环境中的 NH_4^+ ,一般对 NH_4^+ 的吸收量比其它含氮营养盐多^[14],而且白天对 NH_4^+ 的吸收率要超过固氮的速率,晚上当固氮速率为零时仍然吸收 NH_4^+ ,但是只在白天观察到对硝态氮有吸收能力^[14,16]。通常束毛藻对氮营养盐的吸收速率随着取样地点不同而不尽相同,但是与固氮速率成正相关性^[3]。

对从日本附近的黑潮暖流(Kuroshio current)中分离的束毛藻(*Trichodesmium* NIBB1067)进行实验室培养发现,藻种能在富含 NH_4^+ 、 NO_3^- 和尿素的培养

液中生长,但是其固氮酶的合成和固氮活性会受到抑制,甚至丧失固氮活性^[3]。

束毛藻的氮代谢主要是通过谷氨酸合成酶/谷氨酸酯合酶途径实现的^[17]。随着固氮酶活性的增强代谢酶的活性增强,在固氮速率达到最大值时,代谢酶的活性最强^[4]。谷氨酸(Gln)和谷氨酰胺(Glu)是氮代谢的主要产物,Mulholland 等^[3]的研究表明自然的束毛藻群落中当固氮速率最高时,Gln/Glu 达到最大值,所以细胞内 Glu 和 Gln 的浓度比可能是固氮酶活性的调控因子^[4]。

在北大西洋海域利用转移酶实验测定束毛藻谷氨酸盐合成酶的活性,细胞免疫标记研究的结果表明谷氨酸盐合成酶的浓度与固氮酶蛋白浓度变化呈正相关性,即晚上束毛藻细胞失去固氮活性时细胞内的固氮酶浓度和谷氨酸盐合成酶浓度都很低^[4]。Mulholland 等^[4]对热带北大西洋,加勒比海东部海域的束毛藻代谢研究发现:束毛藻细胞内的 Glu 和 Gln 库以及两库之间的比值与取样的深度有关,细胞内 Glu 和 Gln 的浓度一般在离水表面 5 m 深处最高,并随深度增加而降低。

2.2 束毛藻固氮酶研究进展

分子氮(N_2)在大气中大量存在,但是氮气不活泼,不能被生物直接利用,只能转化成氮化物(如硝酸盐和铵盐)才能被吸收利用^[18]。氮的转化是在固氮酶的作用下完成的,固氮酶是一种复杂的酶复合物,由两部分构成:铁蛋白和钼铁蛋白^[18]。化合态的氮从具有固氮酶的藻细胞中释放出来,被束毛藻自身和与其共生的生物吸收^[3]。从而减少了环境中含氮营养盐含量对束毛藻所生存海域的限制^[6]。

但是并不是所有的束毛藻细胞中都含有固氮酶,免疫学研究发现含有固氮酶具有固氮能力的细胞少于 10%~15%^[3,19],且一般沿藻丝中央连续分布。Ilana 等^[20]利用透射电子显微镜观察到与其他细胞相比,含有固氮酶的细胞内含有较多的细胞色素氧化酶,类囊体膜较厚,气泡数量较少,藻青素颗粒较小一些。研究表明具有固氮能力的细胞对二氧化碳的同化能力较差,这可能是一种保护性机制,具有固氮酶的细胞通过减少光合反应防止固氮酶因氧气作用而失去固氮活性^[21]。

束毛藻的固氮速率随取样的地点和时间不同而不相同^[4],固氮酶的合成速率和固氮能力呈明显的昼夜周期变化^[3],固氮酶的活性呈“钟”形曲线,最高峰



在中午,下午活性逐渐下降,晚上很少观察到有固氮能力^[4,22]。固氮的周期变化和光合固碳呈正相关性^[3]。束毛藻固氮具有内生节奏性,固氮作用通常只发生在有光照阶段,且固氮高峰一般在光周期的中间时刻^[23]。Lugomela 等^[8]的研究显示,大约从上午 10:00 开始固氮速率较高,通常持续到下午 4:00。对束毛藻 *T.thiebartii* 群落的固氮酶研究发现:固氮酶一般都在早上合成,下午进行修饰并逐渐失活,而到了晚上则完全失去固氮活性,固氮高峰一般发生在中午,这表明固氮酶的活性受到光照因子的调控^[3]。固氮酶的修饰和表达还受到氮营养的调节,多余的 NH_4^+ , Glu 和 Gln 对固氮酶起负反馈作用。固氮过程中谷氨酸合成酶(GS)在细胞中的分布和活性变化显示 GS 通过控制代谢物的积累引起的反馈抑制而直接或间接的对固氮过程起重要作用^[3,4]。

3 环境因素对束毛藻固氮和生长的限制

对束毛藻生长和固氮的限制因素了解较少,因为不同海域中营养盐含量和环境因素对束毛藻的影响作用不尽相同,而且同一海域在不同季节情况也有所变化。一般认为铁元素是主要限制因子,但仅仅铁元素本身又无法解释一些海域不受铁元素影响的情况^[24],所以束毛藻生长和固氮可能受到一系列环境因子的共同作用^[2,3,7,9,25,26]。

3.1 铁限制

铁在营养盐含量较高,叶绿素含量较低的海域对初级生产力起主要限制作用,铁主要通过大气的沉降作用进入海洋的真光层水域^[27],因此在大气沉降作用较小的海域铁元素成为主要的限制性因子。近年来的研究表明,就目前铁的大气沉降量来讲,铁为全球 75% 的海域中生物固氮的主要限制因子。如热带北大西洋海域,澳大利亚北部沿岸水域等^[1,2,18,25,27]。

在所有固氮生物中固氮酶包括两种蛋白:铁蛋白和钼蛋白,铁元素是固氮酶复合体的重要组成部分,铁的吸收利用直接影响固氮酶的合成和表达^[25],从而影响到束毛藻的生长和分布。实验室中利用乙炔还原法^[28]测定束毛藻的固氮速率,结果表明固氮速率与铁的生物吸收量密切相关,并且与细胞内的铁/碳摩尔比有直接关系,同时发现在铁限制范围内固氮速率与铁/碳比成正相关性^[26,29],这表明束毛藻的生长和固氮都受到铁的生物吸收量的影响^[25,29]。Ilana 等^[25]研究报告束毛藻细胞内的铁元素主要分布在光合结构

周围,铁元素对 PSI 的限制将直接影响到 PSI 的合成,进而影响到 ATP 的产生,从而限制束毛藻的光合作用,控制束毛藻的生物量和固氮率。

束毛藻的生理学研究进一步显示束毛藻能吸收并储存大量的分子态的铁,以维持最大生物量的需求^[29],这可能是束毛藻能够适应表层水域低铁元素输入量的一种适应机制。

3.2 磷元素对束毛藻的限制

近年来海域中磷营养盐对束毛藻生长和固氮的限制受到越来越多的关注^[7,29],由于束毛藻对磷元素的吸收与对氮元素的吸收密切相关,其氮磷摩尔比为 16:1,束毛藻本身能够利用空气中的氮气,而从深海输入的磷元素不能满足生物生长的需要,所以磷营养会成为生物量的限制因素。一般认为在铁元素含量较高时,磷元素在束毛藻生长和固氮过程中起主要限制作用,如 Serglo 等^[24]报道在大西洋中部海域中束毛藻群落的生长和固氮不受海域中铁的溶解量和藻体细胞中铁含量的影响,而是受藻体中磷含量的影响。

3.3 光照强度对束毛藻的限制

束毛藻一般生活在光照强度较高的环境中,其固氮速率也随光照强度呈上升趋势^[24],对束毛藻进行光和研究发现^[18,30],束毛藻的暗呼吸速率较高,其光补偿点较高,光照饱和参数较大,因此需要生活在光照强度较高的环境中才能满足生长的需要^[30]。束毛藻靠细胞内的气泡提供浮力使藻体浮游于表层海面,通常束毛藻的最大生物量一般出现在水深为 15 m 的水域中,其光照强度大约为海表面的 50%,一天中大部分时间的光照强度都能达到束毛藻的光照饱和点^[30]。

3.4 温度对束毛藻的限制

温度是影响束毛藻的分布和生物量的重要因素,一般认为 20 °C 是束毛藻正常生长的最低温度^[6],Lugomela 等^[8]在北大西洋海域的研究表明:束毛藻群落在水温 25~28 °C 时光和速率最高。而束毛藻水华也通常发生在水温 ≥ 25 °C 的热带或亚热带表层水域^[9]。Marc 等^[31]的研究发现:具有异型胞的固氮蓝藻在淡水和温带半封闭性海域占优势,而没有异型胞的固氮蓝藻束毛藻则在热带亚热带远洋性海域占优势,二者的主要区别是前者具有醌脂性的细胞膜。但是仅仅从温度方面考虑又很难解释台湾海峡黑潮径流海域束毛藻的季节性分布特点,因为那里的温度整年都在 24 °C 以上^[6]。所以,束毛藻的分布和生物量特点是一系列环境因子共同作用的结果。



4 束毛藻赤潮对生态环境的影响及束毛藻在生物地球化学循环中的作用

4.1 束毛藻是全球范围的重要赤潮种之一，对海洋生态环境有重要影响

束毛藻是重要的赤潮种，在世界许多海域如坦桑尼亚沿岸海域^[8]，澳大利亚 Heron 岛附近的大堡礁^[32]，中国南海海域等都发现有大型赤潮发生，束毛藻赤潮对碳、氮循环有重要的影响，发生赤潮时，水域的无机氮和有机氮的含量迅速增加，营养盐浓度的改变使浮游植物和浮游动物的群落结构发生改变。一方面引起浮游植物迅速生长，初级生产力大幅度增加，从而导致以浮游植物为食物的浮游动物大量繁殖。另一方面当有机氮浓度增加时会引起甲藻的迅速繁殖，有些甲藻含有毒素如具尾鳍藻，这就对环境中的其他生物造成不良影响。另外，有的束毛藻种类也能产生毒素^[8]，当它大量繁殖时可引起生态系统中的鱼类死亡，从而破坏原有的生态系统^[33]。

4.2 束毛藻在生物地球化学循环中的作用

近年来由于大量排放 CO₂，使大气中二氧化碳的浓度上升，形成所谓温室效应，影响了全球气候的变化，而海洋是 CO₂ 最大的吸收器，所以海洋对大气中二氧化碳的吸收引起科学家的重视^[10,34]。研究发现束毛藻固氮在全球的生物地球化学循环中起重要作用，固氮量与海洋对温室气体二氧化碳的吸收有直接关系^[5,9,35]。当固氮量增加时，会形成对气候的负反馈作用，因为海洋水域生态系统的初级生产者吸收利用的可溶性无机碳 (DIC) 和吸收的氮营养盐呈正相关性，消耗的碳氮摩尔之比定为 6.6 (即为 Redfield 比)，所以对大气中 CO₂ 的吸收也相应增加，据统计海洋对二氧化碳的吸收量为 1~2Gt/a。反过来，大气中二氧化碳的浓度升高会导致海平面的风速降低，使混合层的深度变浅，从而使固氮速度加快^[9,34,36]。

海洋真光层中氮营养的输入主要有两个来源：生物固氮和由上升流垂直输入的确态氮，两者在真光层对 CO₂ 的吸收中所起的作用不尽相同，与固氮相比，上升流垂直输入确态氮的同时伴随着二氧化碳和磷酸盐的大量输入，这就降低了对大气中二氧化碳的净吸收量。而通过生物固氮作用输入的氮则以 Redfield 比对应海洋真光层对大气中二氧化碳的净吸收量^[5,9]。

5 束毛藻固氮研究展望

在贫营养的热带和亚热带海域束毛藻固氮减轻

了氮营养对初级生产力的限制，但是关于非氮营养对束毛藻生物量和固氮活性的影响仍不甚清楚，因为不同海域或同一海域在不同季节营养盐的含量变化较大，实验室培养又很难达到与自然群落相同的条件。束毛藻的生物量和固氮量的进一步研究为合理估算全球海洋吸收空气中 CO₂ 的量和研究全球气候变化提供重要的理论依据，对合理评价全球海洋碳、氮平衡，了解海洋生物与海洋环境和全球气候变化的关系有重要意义。

参考文献：

- [1] Dugdale R C, Menzel D W, Ryther J H. Nitrogen fixation in Sargasso Sea[J]. *Deep-Sea Res*, 1961, 7:298-300.
- [2] Capone D G, Carpenter E J. Nitrogen fixation by marine cyanobacteria: historical and global perspectives[J]. *Bull Inst Oceanogr Monaco*, 1999, 19: 235-256.
- [3] Mulholland M R, Capone D G. The nitrogen physiology of the marine N₂-fixing cyanobacteria *Trichodesmium* spp.[J]. *Trends in Plant Science*, 2000, 5:148-153.
- [4] Mulholland M R, Capone D G. Nitrogen fixation, uptake and metabolism in natural and cultured populations of *Trichodesmium* spp.[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 1999, 188: 33-49.
- [5] Capone D G, Zehr J P, Paerl H W, et al. *Trichodesmium*, a globally significant marine Cyanobacterium[J]. *Science*, 1997, 276:1 221-1 229.
- [6] Chang J, Chiang K P, Gong G C. Seasonal variation and cross-shelf distribution of the nitrogen-fixing cyanobacterium, *Trichodesmium*, in southern East China Sea[J]. *Continental Shelf Research*, 2000, 20: 479-492.
- [7] Mulholland M R, Floge S, Carpenter E J, et al. Phosphorus dynamics in cultures and natural populations of *Trichodesmium* spp.[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2002, 239:45-55.
- [8] Lugomela C, Lyimo T J, Bryceson I, et al. *Trichodesmium* in coastal waters of Tanzania: diversity, seasonality, nitrogen and carbon fixation [J]. *Hydrobiologia*, 2002, 477: 1-13.
- [9] Karl D, Michaels A, Bergman B, et al. Dinitrogen fixation in the world's oceans[J]. *Biogeochemistry*, 2002, 57/58:47-98.
- [10] Boyd P W, Doney S C. Modeling regional responses by marine pelagic ecosystems to global climate change[J]. *Geophysical Research Letters*, 2002, 29(16): 1806, doi: 10.1029/2001GL014130.
- [11] Fu Fei-xue, Bell P R F. Effect of salinity on growth, pigmentation, N₂-fixation and alkaline phosphatase activity of cultured *Trichodesmium* sp.[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2003,257:69-76.

- [12] Letelier R M, Karl D M. Role of *Trichodesmium* spp. in the productivity of the subtropical North Pacific Ocean[J]. **Mar Ecol Prog Ser**[J] . 1996, 133:263-273.
- [13] Post A F, Dedej Z, Gottlieb R, *et al.* Spatial and temporal distribution of *Trichodesmium* spp. in the stratified Gulf of Aqaba, Red Sea[J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 2002, 239:241-250.
- [14] Mulholland M R, Shoemaker C, Ohki K, *et al.* Utilization of combined forms of N in cultures and natural populations of *Trichodesmium* spp.[J]. **Bull Inst Oceanogr Monaco**, 1999, 19: 279-285.
- [15] Kramer J G, Wyman M, Zehr J P, *et al.* Diel variability in transcription of the structural gene for glutamine synthetase(glnA) in natural populations of the marine diazotrophic cyanobacterium *Trichodesmium thiebautii*[J]. **Microbiology Ecology**, 1996, 21:187-196.
- [16] Chang J. Precision of different methods used for estimating the abundance of the nitrogen-fixing marine cyanobacterium, *Trichodesmium* Ehrenberg[J]. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 2000, 245: 215-224.
- [17] Carpenter E J, Bergman B, Dawson R, *et al.* Glutamine synthetase and nitrogen cycling in colonies of the marine diazotrophic cyanobacteria *Trichodesmium* spp.[J]. **Appl Environ Microbiol**, 1992, 58:3 122-3 129.
- [18] Ilana B F, Pernilla L, Paul F. Nitrogen fixation and photosynthetic oxygen evolution in cyanobacteria[J]. **Research in Microbiology**, 2003, 154: 157-164.
- [19] Carpenter E J, Romans K. Major role of the cyanobacterium *Trichodesmium* in nutrient cycling in the North Atlantic Ocean[J]. **Science**, 1991, 254: 1 356-1 358.
- [20] Ilana B F, Pernilla L, Chen Y B, *et al.* Segregation of nitrogen fixation and oxygenic photosynthesis in the marine cyanobacterium *Trichodesmium*[J]. **Science**, 2001, 294:1 534-1 537.
- [21] Lin Senjie, Sheri H, Pernilla L, *et al.* Whole-cell immunolocalization of nitrogenase in marine diazotrophic cyanobacteria, *Trichodesmium* spp.[J]. **Appl Environ Microbiol**, 1998, 64:3 052-3 058.
- [22] Chen Y B, Zehr J P, Mellon M T. Growth and nitrogen fixation of the diazotrophic filamentous nonheterocystous cyanobacterium *Trichodesmium* sp. IMS101 in defined media: evidence for a circadian rhythm[J]. **J Phycol**, 1996, 32:916-923.
- [23] Chen Y B, Benny D, Sabino Z, *et al.* Expression of photosynthesis genes in relation to nitrogen fixation in the diazotrophic filamentous nonheterocystous cyanobacterium *Trichodesmium* sp. IMS 101[J]. **Plant Molecular Biology**, 1999, 41:89-104.
- [24] Sergio A S, Adam B K, Christopher J G, *et al.* Phosphorus limitation of nitrogen fixation by *Trichodesmium* in the central Atlantic Ocean[J]. **Nature**, 2001, 411:66-69.
- [25] Ilana B F, Cullen J T, Shaked Y, *et al.* Iron availability, cellular iron quotas, and nitrogen fixation in *Trichodesmium* [J]. **Limnol Oceanogr**, 2001, 46(6): 1 249-1 260.
- [26] Adam K, Edward J C, Sergio A S W. Iron and marine nitrogen fixation: progress and future directions[J]. **Research in Microbiology**, 2002, 153 :255-262.
- [27] Lenes J M, Darrow B P, Cattrall C, *et al.* Iron fertilization and the *Trichodesmium* response in the West Florida shelf[J]. **Limnol Oceanogr**, 2001, 46(6): 1 261-1 277.
- [28] Marc S, Sacco T L, Frans H, *et al.* Nitrogenase activity in cyanobacteria measured by the acetylene reduction assay: a comparison between batch incubation and on-line monitoring[J]. **Environmental Microbiology**, 2001. 3(5): 343-351.
- [29] Adam B K. Iron requirements for dinitrogen- and ammonium-supported growth in cultures of *Trichodesmium* (IMS 101) : Comparison with nitrogen fixation rates and iron: carbon ratios of field populations[J]. **Limnol Oceanogr**, 2003, 48(5):1 869-1 884.
- [30] Carpenter E J, Till T. The marine planktonic cyanobacteria *Trichodesmium* spp.: photosynthetic rate measurements in the SW Atlantic Ocean[J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 1995, 118: 267-273.
- [31] Marc S, Filip J R M, Lucas J S. Temperature excludes N₂-fixing heterocystous cyanobacteria in the tropical oceans[J]. **Nature**, 2003, 425: 504-507.
- [32] Glibert P M, O'Neil J M. Dissolved organic nitrogen release and amino acid oxidase activity by *Trichodesmium* spp.[J]. **Bull Inst Oceanogr Monaco**, 1999, 19:265-272.
- [33] Kahru M, Leppanen J M, Rud O, *et al.* Cyanobacteria blooms in the Gulf of Finland triggered by saltwater inflow into the Baltic Sea[J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 2000, 207:13-18.
- [34] Karl D, Letelier R, Tupas L, *et al.* The role of nitrogen fixation in biogeochemical cycling in the subtropical North Pacific Ocean[J]. **Nature**, 1997, 388:533-538.
- [35] Paul G F, Richard T B, Victor S. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production [J]. **Science**, 1998, 281: 200-206.
- [36] Wasmund N, Voss M, Lochte K. Evidence of nitrogen fixation by non-heterocystous cyanobacteria in the Baltic Sea and re-calculation of a budget of nitrogen fixation[J]. **Mar Ecol Prog Ser**, 2001, 214: 1-14.

(本文编辑 : 张培新)