

温度对微食物网生物代谢的影响

张武昌^{1,2,3}, 赵苑^{1,2,3}, 董逸^{1,2,3}, 赵丽^{1,2,3}, 李海波^{1,2,3}, 肖天^{1,2,3}

(1. 中国科学院海洋研究所 海洋生态与环境科学重点实验室, 山东 青岛 266071; 2. 青岛海洋科学与技术国家实验室 海洋生态与环境科学功能实验室, 山东 青岛 266237; 3. 中国科学院海洋大科学研究中心, 山东青岛 266071)

摘要: 生态学代谢理论(metabolic theory of ecology, MTE)指的是生物的代谢速度随着温度的升高而增加, 随生物个体大小(即生物量)的增加而异速增长。根据 MTE 理论可预测异养过程与自养过程对温度的反应不同, 低温对异养代谢的抑制要明显; 而随着温度升高, 异养代谢升高的速度比自养代谢升高的速度要快。MTE 理论可以对海洋浮游微食物网生物的代谢研究进行理论指导, 用于解释一些低温造成的海洋浮游生态学现象, 以及预测全球变暖的影响。多年来人们一直根据 MTE 理论开展理论分析和实验检验, 发现低温会抑制细菌和微型浮游动物的生长, 并可以降低微型浮游动物的摄食率。春季高纬度海区的海水温度会抑制细菌的生长, 而浮游植物则几乎不受影响, 从而造成春季水华发生。温度和底物浓度是冷海(水温 $\leq 4^{\circ}\text{C}$)细菌生长率低的原因, 但在永冷海(周年温度 $\leq 4^{\circ}\text{C}$ 的海区, 包括极地海区和深海的大部分)中究竟是低温还是底物浓度限制了细菌的生长率仍被争论。全球变暖的预测认为本世纪海洋表层温度会升高 $2\sim 6^{\circ}\text{C}$ 。根据 MTE 理论, 温度升高对自养和异养过程的影响不同, 围隔实验证明全球变暖将导致水华与细菌、水华与微型浮游动物的时滞变小, 促进微型浮游动物对细菌和浮游植物的摄食, 改变有机物质自养生产和异养消耗之间的平衡, 使更多的物质和能量进入呼吸作用, 使得生态系统变得更加异养。但在温度升高对海洋细菌生长效率和细菌生物量变化的研究方面, MTE 理论还有一定的局限性, 需要进一步的理论分析和实验检验。

关键词: 微食物网; 代谢; 生态学代谢理论; 低温; 全球变暖

中图分类号: Q178.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2018)10-0137-09
DOI: 10.11759/hyxx20180723001

代谢是生物对物质和能量的处理过程, 生物的个体代谢速率与温度和个体大小有关: 生物的代谢速度随着温度的升高而增加, 随生物个体大小(即生物量)的增加而异速增长, 这一关系被称为生态学代谢理论(metabolic theory of ecology, MTE)^[1], 其具体关系为: 个体的代谢速率(I_{ind})与个体生物量(M)的 $3/4$ 指数幂成正比(异速增长理论)^[2-4], 与温度(T)的指数幂成正比^[5-6]: $I_{\text{ind}}=I_0\times M^{3/4}\times e^{-E/(kT)}$, 其中 I_{ind} 是个体的新陈代谢速率, I_0 是不依赖于个体大小的常数, M 是个体生物量, E 是活化能, k 是玻耳兹曼常数 (8.62×10^{-5} eV/K), T 是绝对温度。为消除个体大小的影响, 可以使用个体代谢速率(I_{ind})除以生物量(M), 得到单位体重代谢率($I_{\text{mass-specific}}$)与个体生物量和温度的关系^[1]: $I_{\text{mass-specific}}=I_0\times M^{-1/4}\times e^{-E/(kT)}$, 表明单位体重代谢率随体重的增加而减少, 生物的个体越大, 其能量利用效率越高。

根据 MTE 理论, 可预测异养过程与自养过程对

温度的反应不同, 这种差异主要是由于自养和异养过程活化能不同所导致。多项研究发现异养过程的活化能高于自养过程, 在 Allen 等^[7]的全球碳循环模型中, 生物异养过程的活化能约为 0.65 eV, 而自养过程的活化能约为 0.32 eV; López-Urrutia 等^[8]的研究得到的活化能分别为异养过程 0.56 eV 和自养过程 0.33 eV; 根据 Rose 等^[9]的综述, López-Urrutia^[10]估算

收稿日期: 2018-07-23; 修回日期: 2018-08-24

基金项目: 国家自然科学基金(41576164); 国家重点研发计划课题(2017YFA0603204); 国家自然科学基金-山东省联合基金(U1606404)
[Foundation: National Natural Science Foundation of China, No. 41576164; National Key R&D Programs of China, No. 41576164; National Key R&D Programs of China, No. 2017YFA0603204; National Natural Science Foundation of China-Shandong Province Joint Fund, No. U1606404]

作者简介: 张武昌(1973-), 男, 山东济南人, 汉族, 研究员, 博士, 从事海洋微食物网生态学研究, 电话: 0532-82898937, E-mail: wuchangzhang@qdio.ac.cn; 赵苑(1983-), 女, 并列第一作者, 山东青岛人, 汉族, 副研究员, 从事海洋微食物网生态学研究, 电话: 0532-82898714, E-mail: yuanzhao@qdio.ac.cn

出海洋异养生物的活化能为 0.64~0.84 eV, 自养生物的活化能为 0.39 eV; 根据大量实测数据, Regaudie-de-Gioux 等^[11]总结海洋异养过程活化能为 0.66±0.05 eV, 自养过程为 0.32±0.04 eV。由于异养代谢和自养代谢的活化能不同, 低温对异养代谢的抑制比对自养代谢的限制的阈值要高, 即异养生物的单细胞代谢速率比自养生物的代谢速率对温度的依赖性更强, 导致低温对异养代谢的抑制要明显; 而随着温度升高, 异养代谢升高的速度比自养代谢升高的速度要快。

尽管 MTE 理论的一些细节还存在争议, 但是它是海洋微型浮游食物网生态学研究的主线之一。自 20 世纪 70 年代以来, 海洋浮游微食物网生物的代谢研究围绕着低温是否对微食物网的异养过程造成抑制进行理论分析和实验测定; 进入 21 世纪之后, 随着全球变暖, 浮游微食物网代谢研究的热点是通过实验检验生态学代谢理论的预测。本综述将围绕这两个主题介绍温度对微食物网生物代谢的影响。

1 低温对微食物网生物代谢的影响

低温对自养和异养过程的影响最初源自对寒冷海区春季发生水华且渔业产量较高的思考。在这些寒冷海区, 春季水华可在水温-1.8℃至 2℃的海区发生^[12], 这些海区的渔业产量也很大, 为何会出现这样的现象是人们一直思考的问题。

1.1 低温对细菌生长的抑制

20 世纪 70 年代左右 Sorokin^[13]以及 Fedosov 等^[14]提出低温对细菌生长有抑制作用, 他们认为在寒冷水域, 低温(-1~2℃)使得有机物质的分解过程被抑制, 从而阻碍了细菌的生长。细菌在低温时可以存活, 但是在 6℃以下时, 细菌的异养代谢水平随温度降低而直线下降, 在-1.8℃则极低。低温同样对浮游植物有影响, 光合作用在 0℃以下受到抑制, 其速率直线降低, 并且比细菌代谢的降低速度更快^[12]。春季高纬度海区的海水温度通常较低(约-1.8~2℃), 会抑制细菌的生长, 而浮游植物则几乎不受影响, 从而造成春季水华发生, 例如波罗的海的春季浮游植物水华过后, 细菌的生物量并没有随之升高^[15], 而纽芬兰海域的水华在-1℃发生, 这时的细菌呼吸极低, 几乎不能测量^[16]。Pomeroy 等发表了一系列论文, 提出在 4℃以下细菌代谢和生长被抑制, 其程度大于浮游植物受抑制的程度, 导致初级生产进入呼吸代谢的

比例较小, 被浮游动物和底栖生物摄食的比例较大, 这是冷海鱼类生物量较大的原因^[12, 16-19], 这一观点被称为“冷海范式”(cold ocean paradigm)^[20], 其中冷海(cold ocean)是指水温≤4℃的海区^[21]。北半球陆架区的低温水华海区渔业产量较大, 可能是因为“冷海范式”造成大多数浮游植物生产力没有被微食物网消耗, 而是沉降到海底为底栖生物提供了丰富的食物, 或者被浮游动物摄食, 从而为鱼类提供了充足的饵料; 但在南半球, 低温水华带之下是深海, 渔业产量就较低^[12]。

随着冷海范式的提出, 对冷海范式的质疑也接踵而来。有研究发现极地海区细菌生长率和丰度与低纬度海区的结果较为相近^[22-24]。Pomeroy 等^[12]对此现象给出了两种可能的解释: (1)该现象是由培养条件不严格造成的结果误差, 细菌代谢在 0℃左右变化很大, 即使只有 1~2℃的差异其代谢率都会有较大的变化, 所以实际操作中, 温度难免会有小的变化, 很难精确测量特定温度下的代谢率; (2)底物浓度对代谢率产生影响, 在低温情况下如果底物浓度较高, 也可以维持细菌一定的生长率。

但是随着更多数据显示细菌丰度和生长率与低纬度大洋区域的相近, 冷海范式得到了否定^[20, 25]。目前学者们认为温度和底物浓度是高纬度海区细菌生长率低的原因^[21], 但在永冷海(permanently cold sea, 指周年温度≤4℃的海区, 包括极地海区和大部分深海)中究竟是低温还是底物浓度限制了细菌的生长率还正在争论。Kirchman 等^[26]比较了南北极海域与温带热带海洋的不同, 指出尽管部分研究发现极地海区的细菌生物量和生长率与温带和热带海洋相近, 但是极地的细菌生物量和生长率的平均值都明显低于温带和热带海洋, 造成这一差异的部分原因是低温, 而更重要的原因是极地海区的底物浓度较低。在深海溶解有机碳(dissolved organic carbon, DOC)的浓度较低, 这可能是细菌生长较低的主要原因^[27-28], 低温对深海细菌生长的抑制作用则研究很少。

1.2 低温对微型浮游动物生长的抑制

低温同样会抑制植食性和细菌食性的微型浮游动物的生长率。Rose 和 Caron^[9]整理了文献中培养实验得出的原生动物和浮游植物最大生长率和温度的关系, 发现温度>15℃时植食性原生动物的最大生长率大于或等于浮游植物的最大生长率; 随着温度降低, 植食性原生动物的最大生长率比浮游植物的最

大生长率降低得更快;在低温的高纬度海区,植食性原生动物的最大生长率低于浮游植物最大生长率的一半,这是高纬度海区春季低温时发生水华的另一个原因。在所有温度下,植食性原生动物的最大生长率都低于细菌食性原生动物的最大生长率, Rose 等^[29]证明在同一个异养鞭毛虫(*Paraphysomonas* spp.)种内,低温可以限制这种细菌食性原生动物的生长率。

Rose 等^[9]的观点得到了一些质疑,因为他们使用的文献培养实验结果并非来自极地海区。Franzè 等^[30]在北冰洋巴伦支海(Barents Sea)测定了纤毛虫和异养鞭毛虫的生长率,在 0℃左右,微型浮游动物的最大生长率与浮游植物的最大生长率接近,他们认为极地区域的微型浮游动物和浮游植物一样,对极地的极端条件有了适应。

1.3 低温对微型浮游动物摄食率的抑制

微型浮游动物对浮游植物的摄食通常使用稀释培养的方法来估计,已有的培养结果表明极地海区的微型浮游动物摄食率较低。在北极海区进行稀释培养的报道较少,仅有的几项研究均显示微型浮游动物对浮游植物的摄食率很低^[31-33],例如 Sherr 等^[32]的 40 次稀释培养中只有 20 次有明显摄食,摄食率最大仅为 0.16/d。在南极海区进行的稀释培养则相对较多^[34-39],绝大多数在 5℃以下进行的稀释培养都显示摄食率接近 0,意味着此时微型浮游动物几乎没有摄食,但也有例外,如 Pearce 等^[37]在南极半岛东部水温 < 1.8℃ 进行稀释培养,获得了较高的微型浮游动物对浮游植物摄食率(0.3~2.4/d), Yang 等^[39]也观察到南极阿蒙森海(Amundsen Sea)水华期间(水温 -1.8~ -0.36℃)的微型浮游动物摄食率较高。

除在极地海区进行稀释培养实验外,还可以通过比较非极地海区不同温度下的摄食率,研究低温对微型浮游动物摄食的抑制作用。Verity 等^[31]发现微型浮游动物的摄食率随温度的升高而增加,温度 < 0℃ 时,摄食率为 0.1~0.3/d,温度为 5~8℃ 时,摄食率为 0.2~0.5/d,类似的低温抑制效应在其他研究中也报道^[35, 40-42]。

微型浮游动物的摄食率低部分原因是低温对微型浮游动物的摄食有抑制作用,但浮游植物的群落不同也可能影响微型浮游动物的摄食率。Garzio 等^[35]在南极半岛西部进行的培养实验发现,微型浮游动物会选择性摄食较小的浮游植物(Pico-和 Nano-级浮游植物)而避免摄食大型硅藻,此外微型浮游动物还

可能优先摄食生长较快的浮游植物类群。Rose 等^[43]通过室内实验发现南极纤毛虫在 0℃ 时生长率低于 0.26/d,其单位体积摄食率受生理状态(饥饿或正常)的影响,在饥饿状态下,可以达到很高的摄食率,但是在正常状态下,摄食率很低。Stoecker 等^[44]则认为稀释培养可能导致较低的摄食率,水华浮游植物会产生对其他浮游植物生长有抑制作用的物质,在制备过滤海水的过程中,浮游植物细胞可能因为过滤而破碎,把这些物质释放到海水中,从而使得稀释培养得出的摄食率很低。

2 全球变暖对微食物网生物代谢的影响

全球变暖预测本世纪海洋表层温度会升高 2~6℃,北极地区变暖的速度是全球平均速度的 3 倍,是全球变暖最快的地区^[45]。根据 MTE 理论,温度升高对自养和异养过程的影响不同,可以据此预测升温对现有生态学现象的影响,并进行围隔实验来检验这些预测。

2.1 温度升高导致水华与细菌的时滞变小

与自养生物的代谢速率相比,单细胞异养生物的代谢速率对温度的依赖性更强。春季水华可以在很低的温度发生,而此时细菌受低温的抑制会更强,因此在浮游植物春季水华中,自养生产和异养分解过程在时间上是不耦合的,异养过程滞后于自养生产^[16, 46-47]。根据 MTE 理论,异养生物对升温的反应要快于自养生物,那么全球变暖导致的海水温度升高是否能减少浮游植物生长和细菌分解之间的时滞?

德国的 AQUASHIFT 计划在波罗的海基尔湾(Kiel Fjord)进行了非常系统的围隔实验以研究全球变暖对海洋生态系统的影响^[48]。在 AQUASHIFT 计划资助下 Hoppe 等^[49]研究了温度对春季水华期间浮游植物与细菌耦合关系的影响,该围隔实验包括对照组($\Delta T + 0^\circ\text{C}$)和 3 个升温组($\Delta T + 2^\circ\text{C}$ 、 $\Delta T + 4^\circ\text{C}$ 和 $\Delta T + 6^\circ\text{C}$)等共 4 个温度梯度,实验从 2 月起共进行 77 天,对照组的温度为当天基尔湾的 10 年(1993~2002)平均温度,在 2 月实验开始时为 2℃,每周至少测定 3 次初级生产力和细菌生产力。围隔实验结果表明随温度升高,初级生产力峰值出现的时间没有显著改变,而细菌生产力峰值出现的时间显著提前;没有升温时,细菌生产力和初级生产力峰值的时滞为 16 天,而温度升高 6℃ 时的时滞仅为 4 天,温度每升高

1°C, 时滞减少 2 天。该实验的结果支持了 MTE 理论的预测, 即环境升温使得细菌分解作用与浮游植物春季水华的耦合更加紧密。

2.2 温度升高导致水华与微型浮游动物的时滞变小

根据 MTE 理论, 浮游植物与微型浮游动物的最大生长率随温度的变化不同, 因此 Rose 等^[9]提出了如下假设: 当温度升高时, 微型浮游动物的最大生长率升高较快, 会缩短浮游植物水华和微型浮游动物丰度最大值之间的时间。

为验证上述假设, Aberle 等^[50-51]在 AQUASHIFT 计划资助下, 同样于基尔湾进行了围隔实验。实验自 2 月 6 日起持续至 3 月 26 日, 分为对照组($\Delta T+0^{\circ}\text{C}$)和升温组($\Delta T+6^{\circ}\text{C}$)两个温度梯度, 其中对照组的温度也设定为基尔湾的当日 10 年平均温度。实验发现升温组的微型浮游动物的生长率(0.25/d)大于对照组(0.12/d), 升温组的微型浮游动物生物量峰值比对照组大大提前, 温度升高 6°C, 微型浮游动物的丰度高峰期提前了 7~21 天, 即每升高 1°C, 生物量峰值提前 1.1~3.5 d, 该结果证明温度升高会缩短水华与微型浮游动物的时滞^[51]。但是 Calbet 等^[52]的研究没有发现升温使得水华和微型浮游动物高丰度时滞减小的现象。

2.3 温度升高对细菌生长效率的影响

细菌摄入的碳一部分用于生长, 一部分通过呼吸释放到环境中, 细菌生长效率(bacteria growth efficiency, BGE)是细菌生长利用的物质和摄入的物质的比值, 其中摄入的物质等于生长利用的碳和呼吸释放的碳的和, 因此细菌生长效率可以表示为 $BGE=P/(P+R)$, 其中 R 是呼吸率, P 是生长率。当温度升高时, 细菌生长率和呼吸率都随之升高, 温度对细菌生长效率的影响取决于温度对呼吸率和生长率的影响是否相同: 当两者受到的影响相同时, 细菌生长效率保持不变; 若生长率增加的程度比呼吸率增加的程度小, 细菌生长效率会降低, 反之细菌生长效率会升高。

海洋细菌的生长效率是否受温度的影响有两种不同的观点。Del Giorgio 等^[53]通过分析已有文献的资料, 认为细菌的生长效率主要是受底物的质量影响, 温度的影响很小。Huete-Stauffer 等^[54]通过进行升温培养实验, 发现细菌生长率对温度升高的反应与底物的质量有很大关系, 底物不能满足细菌的需要时, 其生长率不会随温度升高而升高, 底物供应

是细菌生长率的重要限制因子。Vázquez-Domínguez 等^[55]在西班牙地中海沿岸的 Blanes 湾进行海水升温培养实验, 实验组海水比对照组升温 2.7°C, 但细菌的生长效率并没有明显的变化。

第二种观点认为细菌生长效率与温度呈负相关性, Rivkin 等^[56]认为可以用关系式 $BGE=0.374[\pm 0.04]-0.0104[\pm 0.002]\times T$ 来表示细菌生长效率和温度的关系。Apple 等^[57]调查了切萨皮克湾(Chesapeake Bay)同一站位细菌生长效率的季节变化, 也发现温度越高细菌的生长效率越低, 这可能意味着与高纬度相比, 低纬度海区细菌摄入的碳有更大的比例被呼吸消耗, 而不是用于生长。

值得注意的是, 升温培养实验存在着一定的局限性。假设 21 世纪末海水温度升高 2°C, 而细菌以约 1/d 的速度繁殖生长, 从现在至本世纪末的过程中约有 30 万代细菌, 换句话说, 每一代细菌平均会经历 0.000007°C 的变化, 细菌将有足够的时间适应, 这么小的温度变化对生物几乎没有影响, 细菌在此漫长的升温过程中可能会适应新的环境。而培养实验则是立即升高 2°C 水温, 实验中温度的突然变化可能会对细菌产生根本不同的影响, 所以对升温实验的结果要谨慎考虑^[58]。

2.4 温度升高对微型浮游动物摄食的影响

温度升高促进了生物的代谢, 因此微型浮游动物的摄食率会因为升温而增高。在低温时, 加温能增加微型浮游动物对细菌的摄食率, 但是当环境温度超过一定数值后, 微型浮游动物的摄食就不再有明显的增加。Marrasé 等^[59]在美国马萨诸塞州的 Vineyard Sound 使用荧光标记细菌的方法测定微型浮游动物对细菌的摄食率, 将冬季海水从 5°C 加温至 20°C 后, 可使微型浮游动物对细菌的摄食率升高至与夏季相当的水平, 但是当环境温度超过 13~15°C, 加温的影响就不明显。Vaqué 等^[60]报道在 -1~5°C 之间, 微型浮游动物的摄食强度会随温度升高而增加。Vázquez-Domínguez 等^[61]报道在地中海西北部的 Blanes 湾, 在 2003 年 3 月到 2004 年 2 月(水温 12.5~25°C), 每月进行实验比较当月温度与升温 2.7°C 时微型浮游动物对细菌摄食率的影响, 发现升温增加了微型浮游动物对细菌的摄食率, 但是在寒冷的月份升温的影响较大。Lara 等^[62]于 2009 年 7 月在北极巴伦支海(水温为 -1.19°C)进行升温实验, 7 个温度梯度(温度范围 1~10°C)下微型浮游动物对细菌的摄食率在温

度升高 5.5℃时达到峰值,在更高升温的培养中不再升高。

微型浮游动物对浮游植物的摄食率也会因升温而增加, Rose 等^[63]报道将环境温度从 12℃升高至 16℃后,微型浮游动物对浮游植物的摄食率会从 0.49/d 升高到 0.84/d。此外还有研究发现在叶绿素浓度高(富营养)时,微型浮游动物对浮游植物的摄食率 m 和浮游植物生长率 μ 之间的比值 $m:\mu$ 会随温度升高而增加,当温度升高到一定数值后, $m:\mu$ 随温度升高而减小;叶绿素浓度低(寡营养)时, $m:\mu$ 随温度升高而持续减小^[64]。

2.5 温度升高使得生态系统更加异养

MTE 理论预测海洋初级生产力将随着温度升高而增加,而呼吸作用的增加速率比光合作用增加速率要大,因此生产与呼吸的比率将减小,从而改变有机物质自生产和异养消耗之间的平衡,使更多的物质和能量进入呼吸作用,系统会变得更加异养^[8, 11, 65-66],这一观点已经得到大量的报道验证。Harris 等^[67]计算发现光合作用的活化能比呼吸作用的活化能低,温度升高会导致呼吸作用升高的速度是初级生产力升高速度的 2 倍,当温度上升 4℃,初级生产增加 20%,异养代谢会增加 43%。在 Vázquez-Domínguez 等^[55]的升温实验中,细菌的生长效率没有改变,但是细菌的呼吸率和生长率都增加,意味着升温增加了细菌对碳的需求;Hoppe 等^[49]报道随温度升高,细菌生产比初级生产增加得快;德国基尔湾的围隔实验发现当温度升高 2~6℃,浮游生态系统吸收 CO₂ 的能力降低 31%^[68];在波罗的海北部,群落呼吸在升温 3℃后比原来高平均 2.6 倍^[69]。

加温实验表明热带和寒带细菌的呼吸作用对加温的反应不同。在热带泻湖的升温实验发现细菌的呼吸率随温度的升高而降低,在 38℃培养条件下的耗氧率比 23℃时低 25%^[70];而在寒带升温对细菌呼吸的促进作用有季节性, Vaquer-Sunyer 等^[45]在北极海区进行了四个季节的加温实验,发现在春季和夏季温度升高明显促进了呼吸作用,而秋冬季的升温则没有明显影响。

温度升高系统会变得更加异养的另一个表现是自养过程在混合营养生物代谢中的比例降低^[7],例如 Wilken 等^[71]发现在 13~21℃的培养条件下,淡水混合营养藻类棕鞭藻(*Ochromonas* sp.)自生长的贡献为 6%,在 33℃则降低至 2%。目前自然海区浮游

混合营养生物的异养情况尚无报道。

2.6 温度升高对细菌生物量的影响

MTE 理论预测由于随着温度升高,生物的代谢速率会增加,所以在饵料总量不变的情况下,高温时系统的承载力(carrying capacity)会变小^[72-73],因此海洋细菌的生物量将随着温度的升高而降低,因为相同的资源供应可以支持较少的具有更高代谢率的生物^[72]。根据 MTE 理论,若以 6℃温差和生物异养过程的活化能为 0.65 eV 进行粗略估计,细菌预计会减少 58%的丰度^[54],但实际研究的结果与这一预测并不完全一致。

Sarmento 等^[58]根据 MTE 理论预测在地中海西北部,若温度升高 2℃,细菌的生物量会降低 18.6%,该海区的升温速度约为 0.032℃/年,意味着细菌丰度大约会每年降低 3%,而在地中海西北部的 Blanes 湾的实际调查中,2003 至 2010 年期间观察到细菌丰度下降的趋势,大约每年丰度下降 10%,是理论预测的三倍^[58]。但在大西洋东北部的 Biscay 湾,发现 2002~2011 年连续观测期间春季平均温度上升了 1℃(平均 0.086℃/年),细菌的丰度每年增加 3%,个体体积每年变小 1%^[74]。

由于纬度不同,全球不同海区的水温有较大差异,比对不同温度海区的生物量变化情况可作为预测全球变暖影响的方法之一,称为空间换时间方法(space-for-time substitutions)。Li 等^[75]统计了全球不同海区的资料,发现在-2~15℃条件下,海洋细菌的丰度会随温度升高而增加,当温度高于 15℃后则相反,这一结果意味着 MTE 理论的温度升高将降低细菌生物量的预测仅适用于水温较高的海区(>15℃)。

海水升温培养实验的报道与 Li 等^[75]的分析结果相符。Lara 等^[62]在北冰洋进行了升温培养实验,发现从巴伦支海采集的海水(-1.19℃)升温到 5.5℃过程中,异养生物包括细菌、鞭毛虫、纤毛虫的丰度都显著增加;而使用从 Isfjorden 峡湾内取的海水(受到大西洋水影响,温度 6.2℃)进行升温实验,异养生物的增加就不明显,表明不同温度海水中的生物对升温的反应不同。Huete-Stauffer 等^[54]在 Biscay 湾进行了升温培养实验,海水初始温度为 12.7~21.2℃,大多数情况下升温培养后细菌的生物量保持不变,在少数情况下还出现了细菌生物量升高的情况。Morán 等^[76]的分析结果表明,在年平均表层温度<26℃的水域,温度升高 1℃将造成异养细菌的生物量增加。

这些实验结果与温度升高造成细菌生物量下降的预测并不相符,表明 MTE 理论也有一定的局限性。

自 MTE 理论提出以来,学者们已根据该理论开展了很多理论分析和实验检验,包括低温和全球变暖造成的海洋浮游生态学现象。已有的结果表明低温会抑制细菌和微型浮游动物的生长,并可以降低微型浮游动物的摄食率,而全球变暖将导致水华与细菌、水华与微型浮游动物的时滞变小,促进微型浮游动物对细菌和浮游植物的摄食,并使得生态系统变得更加异养。在温度升高对海洋细菌生长效率和细菌生物量变化的研究方面, MTE 理论还有一定的局限性,需要进一步的理论分析和实验检验。总之, MTE 理论的本质是认为环境能量控制着生物的代谢速率和个体(即生物量)大小,进而控制着物种数量的多少。使用 MTE 理论可以对海洋浮游微食物网生物的代谢研究进行理论指导,解释个体、种群和群落、以及生态系统等不同水平上的现象和问题。MTE 理论为研究海洋浮游微食物网的物质循环提供了可检验的预测,随着全球温度逐渐升高,利用该理论预测并检验微食物网生物的生态学现象具有广泛的发展空间和应用前景。

参考文献:

- [1] Brown J H, Gillooly J F, Allen A P, et al. Toward a metabolic theory of ecology[J]. *Ecology*, 2004, 85(7): 1771-1789.
- [2] Brody S, Procter R C, Ashworth U S. Growth and development with special reference to domestic animals. XXXIV, Basal metabolism, endogenous nitrogen, creatinine and neutral sulphur excretions as functions of body weight[J]. *University of Missouri Agricultural Experimental Station Residential Bulletin*, 1934, 220: 1-40.
- [3] Kleiber M. Body size and metabolism[J]. *Hilgardia*, 1932, 6: 315-353.
- [4] Kleiber M. Body size and metabolic rate[J]. *Physiological Reviews*, 1947, 27(4): 511-541.
- [5] Boltzmann L. Further Studies on the thermal equilibrium of gas molecules[J]. *Kinetic Theory*, 1966: 88-175
- [6] Gillooly J F, Brown J H, West G B, et al. Effects of size and temperature on metabolic rate[J]. *Science*, 2001, 293(5538): 2248-2251.
- [7] Allen A P, Gillooly J F, Brown J H. Linking the global carbon cycle to individual metabolism[J]. *Functional Ecology*, 2005, 19(2): 202-213.
- [8] López-Urrutia A, San Martín E, Harris R P, et al. Scaling the metabolic balance of the oceans[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(23): 8739-8744.
- [9] Rose J M, Caron D A. Does low temperature constrain the growth rates of heterotrophic protists? Evidence and implications for algal blooms in cold waters[J]. *Limnology and Oceanography*, 2007, 52(2): 886-895.
- [10] López-Urrutia Á. Comment: The metabolic theory of ecology and algal bloom formation[J]. *Limnology and Oceanography*, 2008, 53(5): 2046-2047.
- [11] Regaudie-De-Gioux A, Duarte C M. Temperature dependence of planktonic metabolism in the ocean[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2012, 26(1): GB1015.
- [12] Pomeroy L R, Wiebe W J. Energetics of microbial food webs[J]. *Hydrobiologia*, 1988, 159(1): 7-18.
- [13] Sorokin J I. On the role of bacteria in the productivity of tropical oceanic waters[J]. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 1971, 56(1): 1-48.
- [14] Fedosov M V, Ermachenko I A. On primary production in the Northwest Atlantic[J]. *Special Publication of the International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries*, 1969, 7: 87-93.
- [15] Legrand C, Fridolfsson E, Bertos-Fortis M, et al. Interannual variability of phyto-bacterioplankton biomass and production in coastal and offshore waters of the Baltic Sea[J]. *Ambio*, 2015, 44(Suppl 3): 427-438.
- [16] Pomeroy L R, Deibel D. Temperature regulation of bacterial activity during the spring bloom in Newfoundland coastal waters[J]. *Science*, 1986, 233(4761): 359-361.
- [17] Pomeroy L, Wiebe W. Energy sources for microbial food webs [J]. *Marine microbial food webs*, 1993, 7(1): 101-118.
- [18] Pomeroy L R, Macko S A, Ostrom P H, et al. The microbial food web in Arctic seawater - concentration of dissolved free amino-acids and bacterial abundance and activity in the Arctic-Ocean and in resolute passage[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1990, 61(1-2): 31-40.
- [19] Pomeroy L R, Wiebe W J, Deibel D, et al. Bacterial responses to temperature and substrate concentration during the Newfoundland spring bloom[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1991, 75: 143-159.
- [20] Rivkin R B, Anderson M R, Lajzerowicz C. Microbial processes in cold oceans. I. Relationship between temperature and bacterial growth rate[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 1996, 10: 243-254.
- [21] Pomeroy L R, Wiebe W J. Temperature and substrates as interactive limiting factors for marine heterotrophic bacteria [J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2001, 23(2): 187-204.
- [22] Fuhrman J A, Azam F. Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of British Columbia, Antarctica, and California[J]. *Applied and*

- environmental microbiology, 1980, 39(6): 1085-1095.
- [23] Hanson R, Lowery H, Shafer D, et al. Microbes in Antarctic waters of the Drake Passage: vertical patterns of substrate uptake, productivity and biomass in January 1980[J]. *Polar Biology*, 1983, 2(3): 179-188.
- [24] Hodson R E, Azam F, Carlucci A, et al. Microbial uptake of dissolved organic matter in McMurdo Sound, Antarctica[J]. *Marine Biology*, 1981, 61(2-3): 89-94.
- [25] Azam F, Smith D C, Hollibaugh J T. The role of the microbial loop in Antarctic pelagic ecosystems[J]. *Polar Research*, 1991, 10(1): 239-244.
- [26] Kirchman D L, Moran X A, Ducklow H. Microbial growth in the polar oceans - role of temperature and potential impact of climate change[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2009, 7(6): 451-459.
- [27] Arrieta J M, Mayol E, Hansman R L, et al. Dilution limits dissolved organic carbon utilization in the deep ocean[J]. *Science*, 2015, 348(6232): 331-333.
- [28] Jiao N, Legendre L, Robinson C, et al. Comment on "Dilution limits dissolved organic carbon utilization in the deep ocean"[J]. *Science*, 2015, 350(6267): 1483-1483.
- [29] Rose J M, Vora N M, Countway P D, et al. Effects of temperature on growth rate and gross growth efficiency of an Antarctic bacterivorous protist[J]. *The ISME journal*, 2009, 3(2): 252-260.
- [30] Franzè G, Lavrentyev P J. Microzooplankton growth rates examined across a temperature gradient in the Barents Sea[J]. *PLoS One*, 2014, 9(1): e86429.
- [31] Verity P G, Wassmann P, Frischer M E, et al. Grazing of phytoplankton by microzooplankton in the Barents Sea during early summer[J]. *Journal of Marine Systems*, 2002, 38(1-2): 109-123.
- [32] Sherr E B, Sherr B F, Hartz A J. Microzooplankton grazing impact in the Western Arctic Ocean[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2009, 56(17): 1264-1273.
- [33] Calbet A, Saiz E, Almeda R, et al. Low microzooplankton grazing rates in the Arctic Ocean during a *Phaeocystis pouchetii* bloom (Summer 2007): fact or artifact of the dilution technique?[J]. *Journal of Plankton Research*, 2011, 33(5): 687-701.
- [34] Landry M R, Brown S L, Selph K E, et al. Initiation of the spring phytoplankton increase in the Antarctic Polar Front Zone at 170°W [J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2001, 106(C7): 13903-13915.
- [35] Garzio L M, Steinberg D K, Erickson M, et al. Microzooplankton grazing along the Western Antarctic Peninsula[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2013, 70(3): 215-232.
- [36] Pearce I, Davidson A T, Thomson P G, et al. Marine microbial ecology off East Antarctica (30°~80°E): Rates of bacterial and phytoplankton growth and grazing by heterotrophic protists[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2010, 57(9-10): 849-862.
- [37] Pearce I, Davidson A T, Thomson P G, et al. Marine microbial ecology in the sub-Antarctic Zone: Rates of bacterial and phytoplankton growth and grazing by heterotrophic protists[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2011, 58(21-22): 2248-2259.
- [38] Safi K A, Brian Griffiths F, Hall J A. Microzooplankton composition, biomass and grazing rates along the WOCE SR3 line between Tasmania and Antarctica[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2007, 54(7): 1025-1041.
- [39] Yang E J, Jiang Y, Lee S. Microzooplankton herbivory and community structure in the Amundsen Sea, Antarctica[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2016, 123: 58-68.
- [40] Calbet A, Landry M R. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems[J]. *Limnology and Oceanography*, 2004, 49(1): 51-57.
- [41] Caron D A, Dennett M R, Lonsdale D J, et al. Microzooplankton herbivory in the Ross Sea, Antarctica[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2000, 47(15-16): 3249-3272.
- [42] Landry M R, Calbet A. Microzooplankton production in the oceans[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2004, 61(4): 501-507.
- [43] Rose J M, Fitzpatrick E, Wang A, et al. Low temperature constrains growth rates but not short-term ingestion rates of Antarctic ciliates[J]. *Polar Biology*, 2013, 36(5): 645-659.
- [44] Stoecker D K, Nejstgaard J C, Madhusoodhanan R, et al. Underestimation of microzooplankton grazing in dilution experiments due to inhibition of phytoplankton growth[J]. *Limnology and Oceanography*, 2015, 60(4): 1426-1438.
- [45] Vaquer-Sunyer R, Duarte C M, Santiago R, et al. Experimental evaluation of planktonic respiration response to warming in the European Arctic Sector[J]. *Polar Biology*, 2010, 33(12): 1661-1671.
- [46] Bird D F, Karl D M. Uncoupling of bacteria and phytoplankton during the austral spring bloom in Gerlache Strait, Antarctic Peninsula[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 1999, 19(1): 13-27.
- [47] Lignell R. Fate of a phytoplankton spring bloom: sedimentation and carbon flow in the planktonic food web in the northern Baltic[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1993, 94: 239-252.
- [48] Sommer U, Adrian R, Bauer B, et al. The response of temperate aquatic ecosystems to global warming: novel insights from a multidisciplinary project[J]. *Marine*

- Biology, 2012, 159(11): 2367-2377.
- [49] Hoppe H-G, Breithaupt P, Walther K, et al. Climate warming in winter affects the coupling between phytoplankton and bacteria during the spring bloom: a mesocosm study[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2008, 51: 105-115.
- [50] Aberle N, Bauer B, Lewandowska A, et al. Warming induces shifts in microzooplankton phenology and reduces time-lags between phytoplankton and protozoan production[J]. *Marine Biology*, 2012, 159(11): 2441-2453.
- [51] Aberle N, Malzahn A M, Lewandowska A M, et al. Some like it hot: the protozooplankton-copepod link in a warming ocean[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2015, 519: 103-113.
- [52] Calbet A, Sazhin A F, Nejstgaard J C, et al. Future climate scenarios for a coastal productive planktonic food web resulting in microplankton phenology changes and decreased trophic transfer efficiency[J]. *PLoS One*, 2014, 9(4): e94388.
- [53] Del Giorgio P A, Cole J J. Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1998, 29(1): 503-541.
- [54] Huete-Stauffner T M, Arandia-Gorostidi N, Diaz-Perez L, et al. Temperature dependences of growth rates and carrying capacities of marine bacteria depart from metabolic theoretical predictions[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2015, 91(10): fiv111.
- [55] Vázquez-Domínguez E, Vaqué D, Gasol J M. Ocean warming enhances respiration and carbon demand of coastal microbial plankton[J]. *Global Change Biology*, 2007, 13(7): 1327-1334.
- [56] Rivkin R B, Legendre L. Biogenic carbon cycling in the upper ocean: effects of microbial respiration[J]. *Science*, 2001, 291(5512): 2398-2400.
- [57] Apple J K, Del Giorgi P A, Kemp W M. Temperature Regulation of Bacterial Production, Respiration, and Growth Efficiency in a Temperate Salt-marsh Estuary[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2006, 43(3): 243-254.
- [58] Sarmiento H, Montoya J M, Vazquez-Dominguez E, et al. Warming effects on marine microbial food web processes: how far can we go when it comes to predictions?[J]. *Philosophical transactions of the Royal Society of London Series B, Biological sciences*, 2010, 365(1549): 2137-2149.
- [59] Marrasé C, Lim E L, Caron D A. Seasonal and daily changes in bacterivory in a coastal plankton community[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1992, 82(3): 281-289.
- [60] Vaqué D, Guadayol Ò, Peters F, et al. Differential response of grazing and bacterial heterotrophic production to experimental warming in Antarctic waters[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2009, 54(1): 101-112.
- [61] Vázquez-Domínguez E, Vaqué D, Gasol J M. Temperature effects on the heterotrophic bacteria, heterotrophic nanoflagellates, and microbial top predators of the NW Mediterranean[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2012, 67(2): 107-121.
- [62] Lara E, Arrieta J M, Garcia-Zarandona I, et al. Experimental evaluation of the warming effect on viral, bacterial and protistan communities in two contrasting Arctic systems[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2013, 70(1): 17-32.
- [63] Rose J M, Feng Y, Gobler C J, et al. Effects of increased pCO₂ and temperature on the North Atlantic spring bloom. II. Microzooplankton abundance and grazing[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2009, 388: 27-40.
- [64] Chen B, Landry M R, Huang B, et al. Does warming enhance the effect of microzooplankton grazing on marine phytoplankton in the ocean?[J]. *Limnology and oceanography*, 2012, 57(2): 519-526.
- [65] Kvale K F, Meissner K J, Keller D P. Potential increasing dominance of heterotrophy in the global ocean[J]. *Environmental Research Letters*, 2015, 10(7): 074009.
- [66] O'gorman E J, Pichler D E, Adams G, et al. Impacts of warming on the structure and functioning of aquatic communities[J]. *Advances in Ecological Research*, 2012, 47: 81-176.
- [67] Harris L A, Duarte C M, Nixon S W. Allometric laws and prediction in estuarine and coastal ecology[J]. *Estuaries and Coasts*, 2006, 29(2): 340-344.
- [68] Wohlers J, Engel A, Zöllner E, et al. Changes in biogenic carbon flow in response to sea surface warming[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(17): 7067-7072.
- [69] Panigrahi S, Nydahl A, Anton P, et al. Strong seasonal effect of moderate experimental warming on plankton respiration in a temperate estuarine plankton community[J]. *Estuarine, coastal and shelf science*, 2013, 135: 269-279.
- [70] Pires A P F, Guariento R D, Laque T, et al. The negative effects of temperature increase on bacterial respiration are independent of changes in community composition[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2014, 6(2): 131-135.
- [71] Wilken S, Huisman J, Naus-Wiezer S, et al. Mixotrophic organisms become more heterotrophic with rising temperature[J]. *Ecology Letters*, 2013, 16(2): 225-233.
- [72] Savage V M, Gillooly J F, Brown J H, et al. Effects of body size and temperature on population growth[J]. *The American Naturalist*, 2004, 163(3): 429-441.
- [73] Anderson-Teixeira K J, Vitousek P M. *Ecosystems*[C]. // Sibly R M, Brown J H, Kodric-Brown A. *Metabolic ecology: a scaling approach*. UK: John Wiley & Sons, 2012: 99-111
- [74] Morán X A, Alonso-Saez L, Nogueira E, et al. More,

- smaller bacteria in response to ocean's warming?[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2015, 282(1810): 20150371.
- [75] Li W K W, Head E J H, Glen Harrison W. Macroecological limits of heterotrophic bacterial abundance in the ocean [J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 2004, 51(11): 1529-1540.
- [76] Morán X A G, Gasol J M, Pernice M C, et al. Temperature regulation of marine heterotrophic prokaryotes increases latitudinally as a breach between bottom-up and top-down controls[J]. Global Change Biology, 2017, 23(9): 3956-3964.

Effects of temperature on the biological metabolism of microbial food web

ZHANG Wu-chang^{1, 2, 3}, ZHAO Yuan^{1, 2, 3}, DONG Yi^{1, 2, 3}, ZHAO Li^{1, 2, 3},
LI Hai-bo^{1, 2, 3}, XIAO Tian^{1, 2, 3}

(1. Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Laboratory for Marine Ecology and Environmental Science, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266237, China; 3. Center for Ocean Mega-Science, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China)

Received: Jul. 23, 2018

Key words: microbial food web; metabolism; metabolic theory of ecology; low temperature; global warming

Abstract: The metabolic theory of ecology (MTE) refers to the increase in the metabolic rate of a living being with increases in temperature and individual size (i.e., biomass). According to MTE, the responses of the heterotrophic and autotrophic processes to temperature are different. There could be obvious inhibition of heterotrophic metabolism due to low temperature. With increasing temperature, the increase in heterotrophic metabolism is faster than autotrophic processes. MTE can provide theoretical guidance for studying the metabolism of the marine microbial food web to explain the phenomenon of marine planktonic ecology caused due to low temperature, and to predict the impact of global warming. Scientists have been conducting theoretical analysis and experimental tests based on MTE, and found that low temperature could inhibit the growth of bacteria and microzooplankton, as well as reduce the feeding rate of microzooplankton. In spring, the temperature in the high latitude sea area inhibits the growth of bacteria, whereas the phytoplankton remains almost unaffected, resulting in spring blooms. Temperature and substrate concentration are the reasons for the low bacterial growth rate in the cold sea (water temperature $\leq 4^{\circ}\text{C}$). However, the question of whether the low temperature or the low substrate concentration limits the growth rate of bacteria in the permanently cold sea (annual temperature $\leq 4^{\circ}\text{C}$, including the polar sea and most of the deep sea) has still been debated. Global warming predictions suggests that the ocean surface temperature will increase by $2\sim 6^{\circ}\text{C}$ by the end of this century. Enclosure experiments have confirmed that global warming will lead to shorter time lag between phytoplankton bloom and bacteria and microzooplankton maximum, stimulating the feeding of microzooplankton on bacteria and phytoplankton. Global warming will change the balance between autotrophic production and heterotrophic consumption of organic matter, which allows the entry of more substances and energy into cellular respiration, resulting in a more heterotrophic ecosystem. MTE has some limitations in the investigation of the growth of marine bacteria and the changes in bacterial biomass with increasing temperature, which will require further theoretical analysis and experimental testing.

(本文编辑: 罗 璇 丛培秀)