

海洋浮游植物薄层的研究进展

王云峰^{1,2,3}, 颜 天^{1,2,3}, 于仁成^{1,2,3,4}, 张清春^{1,2,3}, 孔凡洲^{1,2,3}, 周名江¹

(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试点国家实验室 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; 4. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 浮游植物薄层是指位于水体次表层、厚度从几厘米到几米的高丰度浮游植物分布层。与大洋相比, 在河口、海湾和近海的浮游植物薄层往往分布浅、强度大, 具有明显的时空变化。浮游植物薄层的形成和维持不仅受到层化、楔入、剪切等物理过程的调控, 也与浮游植物的生长、聚集及浮游动物的差异化捕食等生物生态学过程有关, 目前围绕浮游植物薄层的形成机制已提出了趋旋俘获等假说。浮游植物薄层对其生长、繁殖、防御等具有重要意义, 有的浮游植物薄层聚集了大量的有毒有害藻, 与有害藻华的发生关系密切。深入研究浮游植物薄层的成因, 将为阐明有害藻华的发生机制和有效监测提供重要依据。

关键词: 浮游植物薄层; 海洋生态; 有害藻华

中图分类号: P76

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2020)07-0086-10

DOI: 10.11759/hyxx20200120004

早在 20 世纪 60 年代, 就有研究表明水体中的浮游植物分布是不均匀的, 多呈斑块状分布^[1]。无论是在水面还是水下, 在水平方向上还是垂直方向上, 都有呈斑块分布的浮游植物。水平方向上的浮游植物斑块大的可长达数千公里, 小的只有几厘米。在我国长江口邻近海域, 表层海水中的东海原甲藻(*Prorocentrum donghaiense*)藻华长达上千公里, 宽达几十公里, 形成巨大的浮游植物斑块, 并且藻细胞密度极高, 每立方米海水中有数十亿个藻细胞, 导致海水呈酱油色。在垂直方向上, 浮游植物斑块通常出现在海面及海面以下几十米内, 这主要是由于浮游植物的生长需要光照支持。另外, 大型河口输入的营养盐也是促使表层海水中浮游植物生长形成大的斑块的重要原因^[2]。长江口邻近海域的大面积甲藻藻华主要是由长江携带输入的大量营养盐支持形成的。小的浮游植物斑块则主要是由浮游植物和小尺度化学或水文过程相互作用形成的^[3]。

在水体垂直方向上, 浮游植物在次表层的斑块状分布有时呈薄层状, 可称之为浮游植物薄层。浮游植物薄层因高丰度的浮游植物存在于薄的水层中, 成为一种特殊的生态现象, 其成因受到密切关注。自浮游植物薄层被发现以来的五十年里, 针对性地开展了大量研究工作, 也发现了浮游植物薄层与有害

藻华之间的密切联系。“全球有害藻华生态学与海洋学研究计划(GEOHAB)”的核心项目之一“层化水体中的有害藻华”中, 浮游植物薄层是关键的研究内容^[4]。针对我国近海浮游植物薄层现象, 在过去的近二十年间我国研究者也进行了观测和研究, 初步分析了其与有害藻华形成的联系。

本文综述了海洋浮游植物薄层的发现过程、时空分布特征、形成机制和生态学意义, 并对我国近海的浮游植物薄层问题进行了简要总结, 以期深入理解浮游植物薄层和有害藻华的关系, 探索有害藻华生态学与海洋学研究中新的研究方向和研究方法。

收稿日期: 2020-01-20; 修回日期: 2020-03-09

基金项目: 国家自然科学基金面上基金(41076071); 中澳健康海洋合作项目(2016YFE0101500); 国家科技基础资源调查专项(2018FY100200); 中国科学院海洋大科学研究中心重点部署项目(COMS2019Q05); 国家重点基础研究发展计划(973)项目(2010CB428700, 2001CB409700)

[Foundation: National Natural Science Foundation of China, No. 41076071; the Sino-Australian Centre for Healthy Coasts, No. 2016YFE0101500; Science & Technology Basic Resources Investigation Program of China, No. 2018FY100200; Key Deployment Project of Centre for Ocean Mega-Research of Science, Chinese Academy of Science, No. COMS2019Q05; National Basic Research Program of China (973) Program, No. 2010CB428700, No. 2001CB409700]

作者简介: 王云峰(1973-), 男, 山东烟台人, 博士, 主要从事海洋生态研究, E-mail: yfwang@qdio.ac.cn; 颜天, 通信作者, 研究员, E-mail: tianyan@qdio.ac.cn

1 浮游植物薄层的发现

浮游植物薄层(Thin Phytoplankton Layers, TPLs)是一种比较独特的现象,是指位于水体次表层、厚度在几厘米到几米的浮游植物薄层^[4-8],是浮游植物斑块的一种。GEOHAB 针对浮游植物薄层提出的判别指标包括:①水平方向上有连贯性;②以最大强度一半计算的薄层厚度小于 3 米;③薄层强度须高于背景值 5 倍以上^[4]。这些指标为浮游植物薄层研究提供了基础依据,可以让研究人员在不同时间和地点开展的薄层观测更具可比性。在研究中,通常采用叶绿素荧光计对浮游植物薄层进行观测,因此,浮游植物薄层有时也称为叶绿素薄层或叶绿素荧光薄层等。

浮游植物薄层有别于海洋观测中常见的次表层叶绿素最大层现象。次表层叶绿素最大层厚度可达数十米,而且垂直变化梯度较小。与之相比,浮游植物薄层厚度仅有数厘米到几米,垂直方向梯度变化很强,薄层中的浮游植物细胞密度远高于背景值。有些浮游植物薄层由次表层叶绿素最大层发展而来^[9-10]。同时,浮游植物薄层也不同于其他短时出现的小尺度(厘米级)浮游植物聚集现象。浮游植物薄层与“煎饼”形态相似,水平与垂直方向的浮游植物密度横纵比常超过 1 000,持续时间几个小时到几周。而小尺度的浮游植物斑块横纵比常接近,通常仅持续几分钟时间。

浮游植物薄层的发现是海水取样方法和观测仪器不断改进的结果。在海洋观测中,通常采用浮游植物网和采样瓶采集浮游植物样品,采样深度间隔至少在 5 米以上,缺乏足够的空间分辨率。因此,发现的浮游植物斑块通常尺度较大,难以捕捉到强烈、尖锐的浮游植物薄层信号,甚至完全漏掉浮游植物薄层^[5]。光学传感器叶绿素荧光计的使用在浮游植物薄层观测中发挥了重要作用。浮游植物细胞中含有叶绿素,经特定波长的激发光作用后可以产生荧光,其强度能够反映浮游植物的生物量。1967 年,Strickland 通过连续下放潜水泵,并用叶绿素活体荧光法对连续泵到甲板上的海水进行实时测量,第一次观测到了水体中浮游植物薄层的存在^[11]。将叶绿素荧光计直接布放在水下进行原位测量,在持续提高荧光计数据采集频率后,研究者们发现了更多的浮游植物薄层分布现象。Derenbach 等用有微尺度分辨率的荧光仪连续观测水体中的浮游植物,能够观测到

10 厘米级深度差别的浮游植物荧光变化,结果显示浮游植物荧光强度的垂直变动很大,显示有明显的浮游植物薄层分布现象^[12]。随着激光荧光计的发展,荧光仪已经达到厘米级分辨率^[13]。通过在锚系阵^[9]、自主水下航行器(autonomous underwater vehicles, AUV)^[14]、拖体^[15]、自主水下滑翔机^[16]等原位观测平台上装配高分辨率、高采样频率的荧光计的应用,观测到了更多的浮游植物薄层现象。近年来,包括光学传感器^[17]、声学传感器^[18]、水下成像^[19]和机载激光雷达^[20]等更多的新技术在浮游植物薄层观测中得以应用。在采样方面,Lunven 等针对浮游植物薄层设计的间隔 20 厘米的多采样瓶采样装置,已能够较好地实现薄层中的浮游植物样品的采集^[21]。

2 浮游植物薄层的特征

随着观测能力的提升,已在全球许多河口(estuary)^[5, 21]、海湾(bay, embayment, fjord, inlet)^[22-23]、近海^[24]和大洋^[16]海域观测到浮游植物薄层现象。在美国华盛顿东桑德湾(East Sound)^[22]、加州蒙特雷湾(Monterey Bay)^[23]、切萨皮克湾^[24]、乔治亚浅滩^[25]、新泽西近海^[26]、华盛顿与俄勒冈近海^[20]、夏威夷近海^[27]、法国河口和近海^[21]、西班牙近海^[28]、葡萄牙近海^[29]、英国近海^[11]、挪威近海^[29]、丹麦近海^[30]、希腊塞尔迈湾^[31]、以色列亚喀巴湾^[32]、智利麦哲伦海峡^[33]、日本海湾^[9, 34]、中国香港澳背塘湾^[35]、中国东海^[36]和菲律宾宾海^[16]、波罗的海^[37]、黑海^[38]、北大西洋^[39],都有薄层观测的记录。其中,在美国加州蒙特雷湾、华盛顿东桑德湾、法国、西班牙和英国近海等海域进行过较系统的观测和研究。据已有研究推测,浮游植物薄层可能是海洋中比较普遍的现象,目前对浮游植物薄层的时空分布、强度变化及薄层中浮游植物种类组成等特征等认识也越来越多。

2.1 浮游植物薄层的空间分布特征

浮游植物薄层在水平尺度上差异很大,可以长达几米到几百米,甚至数千公里^[8-9],宽度可达几米到几十公里。在日本八代湾(Yatsushiro)观察到的浮游植物薄层长约 10 公里^[9],在菲律宾海观测到了长达 75 公里的薄层^[16]。在连接北海和波罗的海的卡特加特海峡和斯卡格拉克海峡,观测到的薄层长达数百公里^[40]。由于观测浮游植物薄层的传统方法是用仪器在水柱上的垂向观测,在水平方向上取得的信息相对较少。也有通过水下自主航行器来取得更多

关于薄层水平方向上的信息^[16]。

与大洋相比,在河口、海湾和近海的浮游植物薄层往往分布较浅,强度也更大。在近海海域,浮游植物薄层主要分布在水下几米到十几米深处;在大洋海域薄层出现的水深更深。在距纽芬兰岛几百公里的西北大西洋中,浮游植物薄层分布在水下 30 米深处^[41]。在菲律宾海,浮游植物薄层出现在水下 130 米深处^[16]。

2.2 浮游植物薄层随时间的变化特征

追踪浮游植物薄层从形成到消亡的过程非常困难,需要长时间的海上观测和大量的取样工作。已有研究表明,浮游植物薄层出现的时间与其当地海域浮游植物的生长有关。在温带海域,浮游植物薄层主要出现在春季和秋季。浮游植物薄层能持续存在几个小时到几周^[8, 40]。如在蒙特雷湾观测到的浮游植物薄层仅持续了几个小时^[42],而在日本八代湾附近半封闭的海湾中观测到的浮游植物薄层持续了 1.5~2 天^[9],在华盛顿东桑德湾中观测到的浮游植物薄层持续了数天^[43],在卡特加特海峡和斯卡格拉克海峡观测到的薄层持续时间长达数周^[40]。

浮游植物薄层会周期性出现,在许多海域已连续多年观测到浮游植物薄层现象^[5-6, 30-31]。浮游植物薄层的出现频率随海域位置和时间而变化。在华盛顿东桑德湾,3 个航次采集到的 120 个水体剖面荧光谱中,有 54% 存在薄层现象^[8]。在红海的亚喀巴湾,两周期间采集到的 456 个剖面谱中,有 21% 存在薄层现象^[32]。在英吉利海峡西部采集到的 52 个剖面谱中,18 个有浮游植物薄层分布^[10]。有的浮游植物薄层存在强烈的昼夜变化。在蒙特雷湾为期三周的观测期间,采集了 632 个剖面荧光谱,其中白天采集的数据中仅有 2% 存在薄层,而在夜间采集的数据中有 29% 存在薄层^[44]。Turnside 用机载激光雷达测量了 8 万公里的海域,发现在俄勒冈和华盛顿近海,9 天时间里薄层出现了 19% (白天) 和 6% (晚上);相比之下,在阿拉斯加科迪亚克岛附近,在三周的时间里,仅有 1.6% (白天) 和 0.2% (夜间) 观测到浮游植物薄层^[20]。即便在同一海域,浮游植物薄层出现的频率也有很大变化。在美国蒙特雷湾,2002、2005 和 2006 年的采样周期,浮游植物薄层出现的频率分别为 87%、56% 和 21%^[42]。对该海域浮游植物薄层的观测结果表明,2002 和 2003 年薄层水平平均长度约为 7 公里,而 2006 和 2008 年平均长度仅有 1 公里。推测薄层

长度的变化与 2004 年后浮游植物优势类群从硅藻转变为甲藻有关^[42]。

2.3 浮游植物薄层的强度变化特征

浮游植物薄层的强度是指薄层中浮游植物的丰度或生物量,通常薄层中浮游植物丰度显著高于海水中的背景值, GEOHAB 报告中建议对薄层的判别指标之一即为薄层强度为背景值 5 倍以上^[4]。不同海域观测到的浮游植物薄层强度差别很大,有的薄层中浮游植物生物量极高,叶绿素 *a* 含量通常在 10 $\mu\text{g/L}$ 左右,有的海域可高达 42.3 $\mu\text{g/L}$ ^[9],个别海域甚至超过 150 $\mu\text{g/L}$ ^[45],相应的藻细胞密度约有 10^7 个/L。有的薄层中浮游植物密度并不高,但也显著高于海水中的背景值。在波罗的海观测到的鳕藻(*Dinophysis* spp.)薄层,藻细胞密度可以达到 10^5 个/L,是薄层外海水细胞密度的几十到几百倍^[37]。

2.4 薄层中的浮游植物种类组成特征

浮游植物薄层大多是由能够主动游动的浮游植物种类形成^[30-32]。能够自主游动的浮游植物主要是鞭毛藻类,一些藻种具有几乎完全相同的鞭毛^[46],大多数甲藻具有两条不同的鞭毛进行游动和转向^[47]。许多鞭毛藻类能够进行昼夜垂直迁移,在夜间移动到营养盐丰富、摄食压力较低的深水区,而白天则移动到光线充足的表层海水中^[42]。在能够形成有害藻华的浮游植物中,超过 90% 的藻种可以自主游动^[48]。不能自主游动的浮游植物种类,如硅藻,也有形成薄层的记录^[42]。

在同一水体中,浮游植物和浮游动物会形成错落分布的不同薄层,甚至不同类群的浮游植物也会在不同水深处形成薄层^[49]。Lunven 等采水分析的结果表明,硅藻和甲藻就分布在不同的薄层中^[21]。有些浮游植物薄层是由有毒有害藻种形成的。许多研究记录了由有毒有害种形成的薄层,如凯伦藻(*Karenia mikimotoi*, 或称 *Gyrodinium aureolum*)^[30]、亚历山大藻(*Alexandrium fundyense*)^[50]、原甲藻(*Prorocentrum minimum*)^[24]、鳕藻^[31]、拟菱形藻(*Pseudo-nitzschia australis*)^[45]和金色藻(*Chrysochromulina polyepcis*)^[40]等。

3 浮游植物薄层的成因

随着对浮游植物薄层研究的不断增加,对薄层成因的认识也越来越深入,目前已有多种对浮游植物薄层形成机制的假设和看法。理解浮游植物薄层形成的机制,对于预测浮游植物薄层的形成过程和

生态效应极其重要^[51]。研究发现,不仅楔入(intrusion)、剪切(shear)^[7]、湍流和对流等物理过程影响浮游植物薄层的形成,浮游植物的聚集、生长和浮游动物的差异捕食等生物学过程也具有重要作用^[7],综合多种因素,有研究提出了浮游植物薄层形成的趋旋俘获(gyrotatic trapping)假说^[51]。

3.1 影响浮游植物薄层形成的物理过程

浮游植物薄层通常出现在层化水体中^[52],薄层深度与温度跃层、盐度跃层、密度跃层或营养盐跃层密切相关^[8, 50],许多浮游植物薄层位于密度跃层上方^[8, 31]。水体层化与水体中的混合层变化直接相关。混合层是指从海水表面到温跃层之间的水体,其变化受到日光辐射、风、潮汐、径流输入等诸多因素影响。在冬季,受强风和表层水温下降影响,混合层不断增强、加深;在夏季,随着表层海水升温,混合层变弱,水体层化加强。强烈层化水体混合过程较弱,有利于浮游植物薄层形成^[9]。推测层化过程在浮游植物薄层形成中可能具有双重作用,首先,下沉的浮游植物细胞到达密度跃层后,浮力使其停留在此,不断累积形成薄层;其次,层化抑制了垂向上的湍流扩散,也有利于薄层的形成。

许多研究表明,当含有更高密度浮游植物的水团从次表层楔入时,容易形成浮游植物薄层。如果楔入水团中的营养盐丰富,还可以通过诱导浮游植物生长促使薄层的形成。在河口区,底层高盐水团和表层低盐水团相遇时,容易形成盐楔,垂向密度差异抑制了混合过程,导致强烈的水体层化,形成明显的盐楔边界。同时,表层低盐水团往往营养盐丰富,有利于浮游植物的生长。因此,在河口区盐楔中通常有浮游植物薄层现象^[34]。此外,绕岛流^[53]和受地形影响的锋面^[54]等也能形成楔入。在爱尔兰南面西尔特海的锡利群岛(Scilly Isles)附近海域,富含硝酸盐的深层海水遇到岛屿后,从深处向表层涌升形成密度跃层,诱导浮游植物薄层出现^[53]。在北海多格河岸,潮汐锋与海底作用,诱导深层海水楔入温跃层,从而产生高强度的浮游植物薄层^[54]。

在水平流速随深度急剧改变的海域,水体的剪切作用也会诱导浮游植物薄层出现^[8, 42, 55]。由于不同深度处的水平流速不同,形成剪切作用,导致浮游植物斑块在剪切作用下产生应变(strain),形成薄层。Ryan在2003年的研究发现,蒙特雷湾记录的薄层大部分与水体剪切作用有关^[55]。Dekshenieks等研究认

为,大潮期间层内剪切作用增强时,东桑德湾的浮游植物薄层最薄^[8]。此外,剪切作用也会阻碍浮游植物的垂直迁移,促使薄层形成^[51]。由于浮游植物、浮游动物、细菌或海洋雪的颗粒性质差异,运动能力不同,剪切作用可以使其形成不同的薄层。剪切应变通常不会增加薄层中的浮游植物细胞密度,只是改变薄层属性,使其上下部分的藻细胞密度变得更低。此外,剪切作用也会改变水体稳定性,诱导湍流形成,从而导致薄层分散。

3.2 影响浮游植物薄层形成的生物过程

浮游植物能够通过浮力调节,主动控制其在水体中的深度。因此,浮力变化会影响浮游植物薄层的形成。浮游植物具有多种机制进行浮力调节,如气体空泡、碳水化合物压载或胞内离子置换等。海洋中的浮游植物密度通常都在 $1.03\sim 1.20\text{ g/cm}^3$ 的范围内^[56]。对能够自主游动的浮游植物而言,浮力作用对其垂向迁移的影响往往可以忽略,但对于不具有自主游动能力的浮游植物来说,浮力调节是影响其垂向分布的重要因素^[56]。通过浮力调节,这些浮游植物也可以进行周期性垂直迁移。如根管藻(*Rhizosolenia* spp.)每3~5天就可以完成一个垂直迁移周期^[57],束毛藻(*Trichodesmium*)也可以通过浮力调节迁移到深水区^[58]。

对具有自主游动能力的浮游植物,游动聚集是其形成薄层的重要机理,这一过程受到光周期、营养盐浓度梯度和盐度梯度等诸多环境因素的影响。光周期是影响浮游植物垂直迁移的重要因素。有报道表明红色赤潮藻(*Akashiwo sanguinea*)在日落前5~6 h开始向下迁移,在日出前3~4 h开始向上迁移^[42]。这一现象非常常见,可能与光照的调控作用或细胞周期有关。营养盐浓度梯度也会调节浮游植物的垂向迁移。实验结果表明,在硝酸盐充足时,塔玛亚历山大藻(*Alexandrium tamarense*)没有任何垂向迁移迹象,但水柱上部的硝酸盐耗尽时,塔玛亚历山大藻开始向营养盐跃层处进行迁移^[59]。研究发现一些浮游植物薄层出现在与特定营养浓度相对应的深度,比如,在蒙特雷湾红色赤潮藻(*Akashiwo sanguinea*)的叶绿素峰值与 $3\text{ }\mu\text{mol/L}$ 硝酸盐等浓度线的深度基本一致^[60];缅甸湾的芬迪湾亚历山大藻(*Alexandrium fundyense*)薄层位于硝酸盐和亚硝酸盐总浓度为 $1\text{ }\mu\text{mol/L}$ 的深度^[50],研究中还发现另一部分种群则位于接近表层附近,推测是种群内异步迁移的结果^[61]。也就是说,当浮游植物无法在24 h内完成一次垂直迁移周期时,细胞的垂直迁移可能

会失去同步,导致水体中藻细胞丰度出现两个高峰,一个在近表层,一个在深处,藻细胞在其间迁移^[61]。盐度梯度对浮游植物的垂向迁移也有影响。室内实验发现,赤潮异弯藻(*Heterosigma akashiwo*)容易在盐度跃层处聚集形成薄层^[62],这一现象在自然海域也非常常见。

此外,浮游植物薄层处的营养盐等环境因子可能有利于特定浮游植物的原位生长,从而促进薄层形成^[63]。在日本八代湾,浮游植物薄层主要经由原位生长和聚集形成^[9]。浮游动物的差异化捕食也会影响浮游植物薄层的形成。当有毒的藻种聚集形成薄层时,能够避开浮游动物摄食,而位于薄层之外的无毒藻种丰度则会因浮游动物摄食而显著下降,从而进一步促使薄层的形成。

3.3 浮游植物薄层的趋旋俘获机制

针对浮游植物薄层成因,Durham等提出了趋旋俘获机制,并在实验室内进行了验证^[51]。浮游植物能够通过趋地性机制在与重力平行的方向上游动。有多种过程可以导致趋地性运动^[54],但遇到水平流时,剪切作用会对浮游植物细胞施加黏性的、去稳定的扭矩,导致细胞旋转运动,其方向由重力力矩和黏性力矩的平衡决定,这一过程被称为趋旋^[64]。水流通过剪切作用改变浮游植物的垂直迁移,使浮游植物趋旋而被俘获,从而触发了浮游植物薄层的形成^[51]。在卡特加特海峡和斯卡格拉克海峡,温跃层内存在长达数百公里的浮游植物薄层,推测可能是由于上层混合水和入侵水层间的剪切作用引起的浮游植物细胞的趋旋俘获所致^[41]。

4 浮游植物薄层的生态学意义

浮游植物薄层现象具有重要的生态学意义,对于浮游植物的生长、繁殖和防御具有积极作用,但也导致浮游植物的种间竞争,有利于浮游动物的摄食。

4.1 浮游植物薄层对浮游植物的积极作用

浮游植物薄层的形成在许多方面对浮游植物具有积极影响。首先,浮游植物薄层分布区可能是最适于其生长的区域,在营养盐跃层上方的薄层,浮游植物生长将不再受到表层海水中极低营养盐浓度的限制,也不会受到深层水体中的光照限制。其次,薄层的形成使浮游植物种群达到足够高密度,能够通过化学防御保护自身。这包括产生和释放化

学物质,诱使浮游动物和微型浮游动物躲开,甚至抑制或杀死摄食者。对某些浮游植物而言,薄层的形成可以改变其生存的微环境,并产生化学信号增加迁入率,或通过增加营养摄入、降低有毒金属的生物可得性、排出新陈代谢产物而改变微环境中水质状况等来提高生长率。最后,薄层中高密度的藻细胞也有利于具有复杂生活史的浮游植物进行繁殖,通过在有限的区域内产生足够多配子来确保交配成功率^[4, 52]。

4.2 浮游植物薄层对浮游植物的负面作用

浮游植物薄层也可能对薄层内的浮游植物造成不利影响。由于大量浮游植物聚集在薄层中,一旦化学防御不能起到有效作用,高密度的藻细胞会面临更大的摄食压力。同时,被细菌或病毒感染的机会也将大大增加。一些薄层所处的位置可能并不适合其生长,位于深层海水中的薄层难免受到光的限制,而薄层内高密度的藻细胞自身也会影响光的穿透,从而对薄层内的浮游植物产生光限制^[4, 42, 52]。

4.3 浮游植物薄层对生态系统的作用

浮游植物是海洋生态系统的基础,浮游植物的分布状况将显著影响诸多生态过程,如浮游动物的生长、繁殖和行为,以及食物网的传递效率等^[22]。浮游植物薄层藻类的高度聚集区,可能对薄层区微环境造成重要影响,改变薄层外部的营养盐分布,造成代谢产物累积,影响微生物的生长和有机质矿化过程等,进而影响重要生源要素等生物地球化学过程。Gentien等认为,浮游植物薄层的存在将大大改变对深海碳循环通量的估算^[52]。此外,浮游植物薄层中巨大的生物量甚至会影响海洋中的光学和声学信号传递^[22, 42]。

5 浮游植物薄层与有害藻华的关系

浮游植物薄层中的许多微藻是有毒有害藻类,与有害藻华的形成和危害息息相关^[30, 40]。

5.1 有毒有害藻类薄层与有害藻华形成的关系

研究表明,薄层中的有毒有害藻类对于有害藻华的形成具有重要作用。在美国切萨皮克湾的研究发现,微小原甲藻(*Prorocentrum minimum*)薄层的发展过程对藻华形成具有重要影响^[65]。微小原甲藻是

一种有害甲藻, 每年都会在切萨皮克湾口附近形成薄层, 并由湾口输送到湾底较浅的海域。在输送过程中, 薄层分布位置由深变浅, 缓解了光照限制, 促成了藻华的形成。藻华后期, 表层的藻华又被输送回湾口, 成为次年藻华形成的种源。Sellner 推测, 类似过程也是西班牙和瑞典近岸海域鳍藻藻华和英吉利海峡米氏凯伦藻藻华的可能成因^[66]。

此外, 高密度的有毒藻种形成薄层后, 产生较高浓度的化学防御物质有利于避开浮游动物, 从而降低浮游动物的摄食压力^[45]。Turner 等研究发现, 浮游动物会主动避开高密度的有毒藻类, 这可能是由于有毒藻本身会对浮游动物产生毒性效应, 从而改变浮游动物的摄食行为^[67]。在对拟菱形藻(*Pseudo-nitzschia*)的研究中也发现, 它所产生的软骨藻酸(Domoic acid, 简称 DA)会引起磷虾停止摄食^[45]。

5.2 有毒有害浮游植物薄层的危害效应

有毒有害藻类形成的薄层直接影响藻华的危害效应。部分有害藻华原因种能够产生藻毒素, 沿食物链在不同营养级生物间传递, 导致人类或海洋生态系统中高营养级生物的中毒和死亡。1927 年, 在美国蒙特雷和旧金山发生的食用贝类中毒事件^[68], 导致中毒的原因种为能够产生石房蛤毒素(Saxitoxin, STX)的链状亚历山大藻(*Alexandrium catenella*)。1991 年, 蒙特雷湾出现大量海鸟死亡事件, 原因是由拟菱形藻(*Pseudo-nitzschia*)产生的软骨藻酸, 一种能够导致记忆缺失性中毒的水溶性毒素^[69]。这一毒素还造成了加州海狮(*Zalophus californianus*)^[70]、驼背鲸和须鲸的中毒死亡事件^[71], 其中磷虾和植食性鱼类是软骨藻酸向高营养级捕食者传递的重要媒介生物^[71]。

薄层中高密度的有毒有害藻类提高了毒素在食物链的传递效率, 更容易对高营养级及海洋动物造成危害, 或者导致海产品染毒^[45]。1988 年, 在斯卡格拉克海峡和卡特加特海峡出现的金色藻薄层, 面积超过 75 000 平方公里, 严重破坏底栖生物群落, 导致大量鱼类死亡, 损失超过 1 000 万欧元^[72]。大规模暴发的藻华还改变了底栖生物群落结构, 导致海星生物量下降和贻贝生物量的增加。在许多中毒事件过程中无法检测到有毒藻, 或者在贝类染毒后未及时发现有毒藻, 都可能是由于有毒藻的薄层分布造成的。在美国华盛顿东桑德湾^[73]、缅因湾^[50]、加州蒙特雷湾^[23]、希腊沿海^[31]和波罗的海^[37]等都发现

了有毒藻类的薄层分布现象, 如东桑德湾的拟菱形藻(*Pseudo-nitzschia*)薄层^[73], 以及希腊西北部爱琴海的渐尖鳍藻(*Dinophysis acuminata*)薄层^[31]等。

5.3 有毒有害浮游植物薄层的监测

有害藻华过程中, 有毒有害藻类的薄层分布导致薄层外藻细胞密度极低, 显著增加了对有害藻华监测的难度。在美国缅因湾海域, 亚历山大藻藻华连续多年发生, 但藻细胞密度通常只有 10^3 个/L, 用采水观察等传统方法不易检出^[50]。但是, 在薄层中的亚历山大藻细胞密度可以达到 10^5 个/L。而对浮游植物薄层分布的认识, 将有助于提高对有害藻华监测和预警的针对性。

在对有毒藻和藻毒素的早期监测中, 大多针对贝类中累积的毒素进行监测, 很难对中毒事件进行早期预警^[70]。新的形态学或分子生物学方法的应用在很大程度上改进了对有毒藻华事件的早期预警能力, 但是取样点的设置会显著影响预警的准确性。一些有害藻华事件在初始阶段很难被观测到, 可能就是由于藻类在水体中的薄层分布特点所致。通过遥感或传统的采样分析方法难以实现对薄层中有毒有害藻类的检测^[8, 70], 但在有害藻华的形成过程中, 在次表层的浮游植物薄层往往发挥重要作用^[52], 是隐含的有害藻华现象^[45]。因此, 提高对浮游植物薄层的认识水平, 有利于提升对有害藻华的监测和预警能力。

6 中国近海的浮游植物薄层研究

目前, 我国的浮游植物薄层研究报道比较少。在香港东北部海域, 有研究发现多纹膝沟藻(*Gonyaulax polygramma*)在日出和日落前能够形成高密度薄层^[35]。在对东海大规模甲藻藻华研究中, 本团队也观测到了浮游植物薄层分布现象。2003 年 5 月 23 日, 在长江口邻近海域观测到了高强度的浮游植物薄层, 薄层位于 6 m 水深左右, 厚度仅有 30 cm, 薄层中叶绿素 *a* 含量高达 333 $\mu\text{g/L}$, 是已知叶绿素含量最高的薄层。通过采集薄层水样分析发现, 薄层中的浮游植物优势种是东海原甲藻(*Prorocentrum donghaiense*)。同一天在附近站位也观测到了类似的薄层现象。薄层的南北长度至少在 20 km 以上, 东西宽度超过 25 km。之后, 在长江口邻近海域执行赤潮 973 项目、科学院创新项目、基金委创新群体项目和藻华 973 项目期间^[36], 也多次观测到浮游植物薄层现象。类似现象在渤海海域也曾观测到。在今后研究中, 继续开展浮游

植物薄层研究, 揭示浮游植物薄层与有害藻华的关系, 对深入理解我国近海有害藻华的发生机理, 对有害藻华的监测预警能力的提高将会起到重要作用。

参考文献:

- [1] Cushing D H. Patchiness[J]. Rapports et Proces-Verbaux des Reunions/Conseil International pour Exploration de la Mer, 1962, 153: 152-164.
- [2] Levy M. The modulation of biological production by oceanic mesoscale turbulence[M]. Weiss J B, Provenzale A. Transport and Mixing in Geophysical Flows. Berlin: Springer-Verlag, 2008: 219-261.
- [3] Waters R L, Mitchell J G, Seymour J. Geostatistical characterisation of centimetre-scale spatial structure of in vivo fluorescence[J]. Marine Ecology Progress Series, 2003, 251: 49-58.
- [4] GEOHAB. Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms, GEOHAB Core Research Project: HABs in Stratified Systems[M]. Gentien P, Reguera B, Yamazaki H, et al. Paris, France, and Newark, Delaware, USA: SCOR and IOC, 2008: 1-59.
- [5] Donaghay P L, Rines H M, Sieburth J M. Simultaneous sampling of fine scale biological, chemical and physical structure in stratified waters[J]. Ergeb Limnology, 1992, 36: 97-108.
- [6] Cowles T J, Desiderio R A, Carr M. Small-scale planktonic structure: persistence and trophic consequences[J]. Oceanography, 1998, 11: 4-9.
- [7] Franks P J S. Thin layers of phytoplankton: a model of formation by near-inertial wave shear[J]. Deep-Sea Research I, 1995, 42 (1): 75-91.
- [8] Dekshenieks M M, Donaghay P L, Sullivan J M, et al. Temporal and spatial occurrence of thin phytoplankton layers in relation to physical processes[J]. Marine Ecology Progress Series, 2001, 223: 61-71.
- [9] Onitsuka G, Yoshikawa Y, Shikata T. Development of a thin diatom layer observed in a stratified embayment in Japan[J]. Journal of Oceanography, 2018, 74: 351-365.
- [10] Barnett M L, Kemp A E S, Hickman A E, et al. Shelf sea subsurface chlorophyll maximum thin layers have a distinct phytoplankton community structure[J]. Continental Shelf Research, 2019, 174: 140-157.
- [11] Strickland J D H. A comparison of profiles of nutrient and chlorophyll concentrations taken from discrete depths and by continuous recording[J]. Limnology and Oceanography, 1968, 13(2): 428-391.
- [12] Derenbach J B, Astheimer H, Hansen H P, et al. Vertical microscale distribution of phytoplankton in relation to the thermocline[J]. Marine Ecology Progress Series, 1979, 1: 187-193.
- [13] Cowles T J, Desiderio R A, Neuer S. In situ characterization of phytoplankton from vertical profiles of fluorescence emission spectra[J]. Marine Biology, 1993, 115: 217-222.
- [14] Steinbuck J, Stacey M, McManus M, et al. Observations of turbulent mixing in a phytoplankton thin layer: Implications for formation, maintenance, and breakdown[J]. Limnology and Oceanography, 2009, 54: 1353-1368.
- [15] Cheriton O M, McManus M A, Steinbuck J V, et al. Towed vehicle observations of thin layer structure and a low-salinity intrusion in Northern Monterey Bay, CA[J]. Continental Shelf Research, 2010, 30: 39-49.
- [16] Hodges B A, Fratantoni D M. A thin layer of phytoplankton observed in the Philippine Sea with a synthetic moored array of autonomous gliders[J]. Journal of Geophysical Research, 2009, 114: 1-15.
- [17] Twardowski M S, Sullivan J M, Donaghay P L, et al. Microscale quantification of the absorption by dissolved and particulate material in coastal waters[J]. Journal of Atmospheric and Oceanic Technology, 1999, 16: 691-707.
- [18] Holliday D V, Pieper R E, Greenlaw C F, et al. Acoustical sensing of small-scale vertical structures in zooplankton assemblages[J]. Oceanography, 1998, 11: 18-23.
- [19] Prairie J C, Franks P J S, Jaffe J S. Cryptic peaks: invisible vertical structure in fluorescent particles revealed using a planar laser imaging fluorometer[J]. Limnology and Oceanography, 2010, 55: 1943-1958.
- [20] Churnside J H, Donaghay P L. Thin scattering layers observed by airborne lidar[J]. Journal of Marine Science, 2009, 66: 778-789.
- [21] Lunven M, Guillaud J F, Youénu A, et al. Nutrient and phytoplankton distribution in the Loire River plume (Bay of Biscay, France) resolved by a new Fine Scale Sampler[J]. Estuarine Coastal and Shelf Science, 2005, 65: 94-108.
- [22] McManus M A, Alldredge A L, Barnard A H, et al. Characteristics, distribution and persistence of thin layers over a 48 hour period[J]. Marine Ecology Progress Series, 2003, 261: 1-19.
- [23] Sullivan J M, Donaghay P L, Rines J E B. Coastal thin layer dynamics: consequences to biology and optics[J]. Continental Shelf Research, 2010, 30: 50-65.
- [24] Tyler M A, Seliger H H. Annual subsurface transport of a red tide dinoflagellate to its bloom area: water circulation patterns and organism distributions in Chesapeake Bay[J]. Limnology and Oceanography, 1978, 23: 227-246.
- [25] Gallagher S M, Yamazaki H, Davis C S. Contribution of fine-scale vertical structure and swimming behavior to formation of plankton layers on Georges Bank[J]. Marine Ecology Progress Series, 2004, 267: 27-43.
- [26] Shroyer E L, Benoit-Bird K, Nash J D, et al. Stratification and mixing regimes in biological thin layers

- over the Mid-Atlantic Bight[J]. Limnology and Oceanography, 2014, 59: 1349-1363.
- [27] McManus M A, Sevadjan J C, Benoit-Bird K J, et al. Observations of thin layers in coastal Hawaiian waters[J]. Estuaries Coasts, 2012, 35: 1119-1127.
- [28] Velo-Suárez L, González-Gil S, Gentien P, et al. Thin layers of *Pseudo-nitzschia* spp. and the fate of *Dinophysis acuminata* during an upwelling-downwelling cycle in a Galician Ría[J]. Limnology and Oceanography, 2008, 53: 1816-1834.
- [29] Sjöqvist C O, Lindholm T J. Natural co-occurrence of *Dinophysis acuminata* (Dinoflagellata) and *Mesodinium rubrum* (Ciliophora) in thin layers in a coastal inlet[J]. J. Eukaryotic Microbiology, 2011, 58(4): 365-372.
- [30] Bjornsen P K, Nielsen T G. Decimeter scale heterogeneity in plankton during a pycnocline bloom of *Gyrodinium aureolum*[J]. Marine Ecology Progress Series, 1991, 73: 263-267.
- [31] Koukaras K, Nikolaidis G. Dinophysis blooms in Greek coastal waters (Thermaikos Gulf, NW Aegean Sea)[J]. Journal of Plankton Research, 2004, 26: 445-457.
- [32] Steinbuck J V, Genin A, Monismith S G, et al. Turbulent mixing in fine-scale phytoplankton layers: observations and inferences of layer dynamics[J]. Continental Shelf Research, 2010, 30: 442-455.
- [33] Ríos F, Kilian R, Mutschke E. Chlorophyll-*a* thin layers in the Magellan fjord system: the role of the water column stratification[J]. Continental Shelf Research, 2016, 124: 1-12.
- [34] Kasai A, Kurikawa Y, Ueno M, et al. Salt-wedge intrusion of seawater and its implication for phytoplankton dynamics in the Yura Estuary, Japan[J]. Estuarine Coastal and Shelf Science, 2010, 86: 408-414.
- [35] Lee, J H W, Hodgkiss I J, Wong K T M, et al. Real time observations of coastal algal blooms by an early warning system[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Sciences, 2005, 65: 172-190.
- [36] 戴鑫烽, 陆斗定, 夏平, 等. 2010-2011 年东海藻华高发区水体层化对东海原甲藻(*Prorocentrum donghaiense*)藻华的影响[J]. 海洋与湖沼, 2014, 45(2): 217-224.
- Dai Xinfeng, Lu Douding, Xia Ping, et al. Impact of water stratification on *Prorocentrum donghaiense* LU blooms in high-frequency HAB occurrence area of the east china sea in 2010-2011[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2014, 45(2): 217-224.
- [37] Carpenter E J, Janson S, Boje R, et al. The dinoflagellate *Dinophysis norvegica*: biological and ecological observations in the Baltic Sea[J]. European Journal of Phycology, 1995, 30: 1-9.
- [38] Kubryakov A A, Zatspein A G, Stanichny S V. Anomalous summer-autumn phytoplankton bloom in 2015 in the Black Sea caused by several strong wind events[J]. Journal of Marine Systems, 2019, 194: 11-24.
- [39] Farrell H, Gentien P, Fernand L, et al. Vertical and horizontal controls of a haptophyte thin layer in the Bay of Biscay, France[J]. Deep-Sea Research II, 2014, 101: 80-94.
- [40] Nielsen T G, Kiorboe T, Bjornsen P K. Effects of a *Chrysochromulina polylepis* subsurface bloom on the planktonic community[J]. Marine Ecology Progress Series, 1990, 62: 21-35.
- [41] Karabashev G S. Thin chlorophyll layer concomitant of the thermohaline intrusion in the confluence of the Gulf Stream and Labrador Current (a case study)[J]. Oceanologia, 2019, 61: 527-533.
- [42] Timmerman A H, McManus M A, Cheriton O M, et al. Hidden thin layers of toxic diatoms in a coastal bay[J]. Deep-Sea Research II, 2014, 101: 129-140.
- [43] Menden-Deuer S, Fredrickson K. Structure-dependent, protistan grazing and its implication for the formation, maintenance and decline of plankton patches[J]. Marine Ecology Progress Series, 2010, 420: 57-71.
- [44] Benoit-Bird K J, Cowles T J, Wingard C E. Edge gradients provide evidence of ecological interactions in planktonic thin layers[J]. Limnology and Oceanography, 2009, 54: 1382-1392.
- [45] McManus M A, Kudela R M, Silver M M, et al. Cryptic blooms: Are thin layers the missing connection?[J]. Estuaries and Coasts, 2008, 31: 396-401.
- [46] Polin M, Tuval I, Drescher K, et al. Chlamydomonas swims with two “gears” in a eukaryotic version of run-and-tumble locomotion[J]. Science, 2009, 325: 487-490.
- [47] Fenchel T. How dinoflagellates swim[J]. Protist, 2001, 152: 329-338.
- [48] Smayda T J. Harmful algal blooms: their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea[J]. Limnology and Oceanography, 1997, 42: 1137-1153.
- [49] Rines J E B, McFarland M N, Donaghay P L, et al. Thin layers and species-specific characterization of the phytoplankton community in Monterey Bay, California, USA[J]. Continental Shelf Research, 2010, 30: 66-80.
- [50] Townsend D W, Pettigrew N R, Thomas A C. On the nature of *Alexandrium fundyense* blooms in the Gulf of Maine[J]. Deep-Sea Research, 2005, 52: 2603-2630.
- [51] Durham W M, Kessler J O, Stocker R. Disruption of vertical motility by shear triggers formation of thin phytoplankton layers[J]. Science, 2009, 323: 1067-1070.
- [52] Gentien P, Donaghay P L, Yamazaki H, et al. Harmful algal blooms in stratified environments[J]. Oceanography, 2005, 18: 172-183.
- [53] Simpson J H, Tett P B, Argoteespinoza M L, et al. Mixing

- and phytoplankton growth around an island in a stratified sea[J]. *Continental Shelf Research*, 1982, 1: 15-31.
- [54] Pedersen F. The oceanographic and biological tidal cycle succession in shallow sea fronts in the North Sea and the English Channel[J]. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 1994, 38: 249-269.
- [55] Ryan J P, McManus M A, Paduan J D, et al. Phytoplankton thin layers caused by shear in frontal zones of a coastal upwelling system[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2008, 354: 21-34.
- [56] Kamykowski D, Reed R E, Kirkpatrick G J. Comparison of sinking velocity, swimming velocity, rotation, and path characteristics among six marine dinoflagellate species[J]. *Marine Biology*, 1992, 113: 319-328.
- [57] Richardson T L, Cullen J J, Kelley D E, et al. Potential contributions of vertically migrating *Rhizosolenia* to nutrient cycling and new production in the open ocean[J]. *Journal of Plankton Research*, 1998, 20: 219-241.
- [58] White A E, Spitz Y H, Letelier R M. Modeling carbohydrate ballasting by *Trichodesmium* spp.[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, 323: 35-45.
- [59] MacIntyre J G, Cullen J J, Cembella A D. Vertical migration, nutrition and toxicity in the dinoflagellate *Alexandrium tamarense*[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, 148: 201-216.
- [60] Ryan J P, McManus M A, Sullivan J M. Interacting physical, chemical and biological forcing of phytoplankton thin-layer variability in Monterey Bay, California[J]. *Continental Shelf Research*, 2010, 30: 7-16.
- [61] Ralston D K, McGillicuddy D J, Townsend D W. Asynchronous vertical migration and bimodal distribution of motile phytoplankton[J]. *Journal of Plankton Research*, 2007, 29: 803-821.
- [62] Grunbaum D. Peter principle packs a peck of phytoplankton[J]. *Science*, 2009, 323: 1022-1023.
- [63] Birch D A, Young W R, Franks P J S. Thin layers of plankton: formation by shear and death by diffusion[J]. *Deep-Sea Research I*, 2008, 55: 277-295.
- [64] Kessler J O. Hydrodynamic focusing of motile algal cells[J]. *Nature*, 1985, 313: 218-220.
- [65] Heil C A, Glibert P M, Fan C L. *Prorocentrum minimum* (Pavillard) Schiller: a review of a harmful algal bloom species of growing worldwide importance[J]. *Harmful Algae*, 2005, 4: 449-470.
- [66] Sellner K G, Doucette G J, Kirkpatrick G J. Harmful algal blooms: causes, impacts and detection[J]. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*, 2003, 30: 383-406.
- [67] Turner J T, Tester P A. Toxic marine phytoplankton, zooplankton grazers, and pelagic food webs[J]. *Limnology and Oceanography*, 1997, 42: 1203-1214.
- [68] Sommer H, Whedon W F, Kofoed C A, et al. Relation of paralytic shellfish poison to certain plankton organisms of the genus *Gonyaulax*[J]. *Archives of pathology*, 1937, 24(5): 537-559.
- [69] Work T M, Barr B, Beale A M, et al. Epidemiology of domoic acid poisoning in brown pelicans (*Pelecanus occidentalis*) and Brandt's cormorants (*Phalacrocorax penicillatus*) in California[J]. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 1993, 24: 54-62.
- [70] Scholin C A, Gulland F, Doucette G J, et al. Mortality of sea lions along the central California coast linked to a toxic diatom bloom[J]. *Nature*, 2000, 403: 80-84.
- [71] Lefebvre K A, Bargu S, Kieckhefer T, et al. From sanddabs to blue whales: the pervasiveness of domoic acid[J]. *Toxicon*, 2002, 40 (7): 971-977.
- [72] Gjosaeter J, Lekve K, Stenseth N C, et al. A longterm perspective on the *Chrysochromulina* bloom on the Norwegian Skagerrak coast 1988: a catastrophe or an innocent incident?[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2000, 207: 201-218.
- [73] Rines J E B, Donaghay P L, Dekshenieks M M, et al. Thin layers and camouflage: hidden *Pseudo-nitzschia* spp. (Bacillariophyceae) populations in a fjord in the San Juan Islands, Washington, USA[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, 225: 123-137.

Research progresses of thin phytoplankton layer in the ocean

WANG Yun-feng^{1, 2, 3}, YAN Tian^{1, 2, 3}, YU Ren-cheng^{1, 2, 3, 4}, ZHANG Qing-chun^{1, 2, 3}, KONG Fan-zhou^{1, 2, 3}, ZHOU Ming-jiang¹

(1. CAS 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, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao 266237, China; 3. Center for Ocean Mega-Science, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 4. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Received: Jan. 20, 2020

Key words: thin phytoplankton layer; marine ecology; harmful algae bloom

Abstract: The thin phytoplankton layer (TPL) refers to a high-biomass phytoplankton layer with a thickness from centimeters to meters present in subsurface waters. Compared to the TPL in the open ocean, those TPLs in estuaries, bays, and coastal oceans are generally located at shallow depths and have higher densities. The formation of a TPL is closely related to physical processes such as stratification, intrusion, and shearing. Biological processes like buoyancy, swimming, and *in situ* growth also play important roles. Mechanisms such as gyrotactic trapping have been proposed to explain the formation of a TPL. The formation of a TPL has significant ecological implications through regulation of the growth, reproduction, and defense of phytoplankton. Moreover, the TPL is closely related to the occurrence of harmful algal blooms (HABs), since a large number of toxic or harmful algae are present in TPLs. An in-depth study of TPLs will provide an important basis on which to clarify the mechanisms of HABs and to develop effective monitoring and early-warning capability against HABs.

(本文编辑: 赵卫红)