沙海蜇(*Nemopilema nomurai*)代谢及分解过程对水环境理化因子及浮游植物影响的研究*

郑　珊[1, 2]　孙晓霞[1, 2, 3①]

(1. 中国科学院海洋研究所 山东胶州湾海洋生态系统国家野外科学观测研究站, 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, 青岛 266071; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要　从上行控制角度, 通过野外采样和围隔培养实验, 研究了水母的代谢及分解过程对水体环境中 pH、溶解氧、营养盐组成的影响, 以及该过程中浮游植物的变化。实验结果表明, 沙海蜇在代谢过程中短时间内会大量消耗水体中的溶解氧(dissolved oxygen, DO), 使水体出现低氧和轻度酸化。代谢过程释放出大量营养盐, 使水体中的溶解无机氮(dissolved inorganic nitrogen, DIN)浓度在 24h 内增加为原来的 12 倍, 溶解无机磷(dissolved inorganic phosphorus, DIP)浓度增加了 40 多倍, 进而引起水体中叶绿素 *a*(chlorophyll *a*, chl *a*)浓度的增加。沙海蜇的分解过程使水体表现出明显的低氧(缺氧)和酸化现象。沙海蜇生物量越大, 分解时间越长, 对水体的改变程度越明显, 此外, 还释放出大量的营养盐并改变原有的营养盐结构, 可以刺激甲藻和绿藻的生长, 甚至可能引发藻华。

关键词　沙海蜇; 代谢过程; 分解过程; 浮游植物; 动态变化

中图分类号　Q178.53　　doi: 10.12036/hykxjk20170804001

近年来, 在全球变化和人类活动的影响下, 全球海域水母数量剧增, 水母暴发的现象越来越严重(Purcell et al., 2007)。自 20 世纪 90 年代起, 我国东海北部和黄海海域连年在夏季发生大型水母暴发的现象, 形成暴发的水母种类主要有沙海蜇(*Nemopilema nomurai*)、白色霞水母(*Cyanea nozakii*)、海月水母(*Aurelia aurita*)和多管水母(*Aequorea* sp.)等(程家骅等, 2005; 丁峰元和程家骅, 2005; 王世伟等, 2011; zhang et al., 2012)。其中, 以沙海蜇暴发次数最多, 影响范围也最为广泛(程家骅等, 2005)。

* 资助项目: 鳌山科技创新计划(2016ASKJ02-4); 国家重点基础研究发展计划课题(2014CB441504); 中国科学院战略性先导科技专项子课题(XDA11030204)。郑　珊, 女, 助理研究员, E-mail: zhengshan@qdio.ac.cn

① 通讯作者: 孙晓霞, 女, 研究员, 博士生导师, 主要从事海洋浮游生态学研究, E-mail: xsun@qdio.ac.cn

收稿日期: 2017-08-04, 收修改稿日期: 2017-08-21

沙海蜇属于刺胞动物门(Cnidari)、钵水母纲(Scyphozoa)、根口水母目(Rhizostomeae)、根口水母科(Rhizostomidae)、*Nemopilema* 属(Kishinouye, 1922), 广泛分布于西北太平洋沿岸海域。沙海蜇是水母类个体最大的种类之一, 成体最大伞径接近 2m, 湿重高达 300kg(Omori and Kitamura, 2004)。沙海蜇的暴发性增殖能够改变近海生态系统的结构和功能, 对渔业生产活动以及渔业资源的可持续发展有重大影响(Lynam et al., 2005; Uye, 2008; Pauly et al., 2009; 董婧等, 2012)。一方面, 沙海蜇摄食浮游动物, 是与鱼类争夺食物来源的有利竞争对手, 还能直接摄食鱼卵仔鱼, 从而对海洋生态系统中的浮游生物群落结构和鱼类的数量存在调控作用(Båmstedt et al., 1994, 1999; Purcell, 1997)。另一方面, 沙海蜇暴发形成大规模种群的同时也积累了大量的生物量, 因此也积累了大量的有机物。通过沙海蜇自身的代谢活动, 代谢产物会源源不断地释放到水体中。当沙海蜇种群消亡时, 积累的有机物通过分解作用在短时间内被释放入生态系统进行再循环(Titelman et al., 2006; West et al., 2009; 宋金明等, 2012; 李学刚等, 2012)。

沙海蜇可以通过摄食浮游动物从而调控浮游动物对浮游植物的摄食压力(下行控制), 最终影响与调控浮游植物生物量和群落结构, 对生态系统造成重要的影响(Sun et al., 2011)。当沙海蜇大量出现甚至暴发时, 沙海蜇通过摄食浮游动物减轻了浮游动物对浮游植物的摄食压力, 因此可能导致浮游植物数量增加, 在短期形成藻华。Lindahl 等(1983)认为, 在瑞典西海岸, 水母类的迅速增加导致整个生态系统中的食物网结构发生了变化, 可能是引起该海区赤潮形成的一个重要原因。

另外, 水母在新陈代谢过程中能释放大量营养盐, 刺激浮游植物生长甚至引起藻华的发生。更为严重的是, 水母暴发后, 大量水母死亡并分解, 释放出大量有机物和无机物, 极大程度上刺激了浮游植物的增殖和暴发。藻华发生也为生态系统带来了严重的影响。同时, 大量的营养盐释放改变了原有的营养盐结构, 营养盐限制情况被加剧或彻底改变。营养盐结构的变化则会导致浮游植物的群落结构和组成发生变化。水母在分解过程中氮(nitrogen, N)和磷(phosphorus, P)的大量释放, 可以使海水中的硅氮比(Si/N)和硅磷比(Si/P)下降, 可能限制了硅藻的生长而有助于有害鞭毛藻的生长, 从而使近岸水体的富营养化加剧(Officer, 1980)。

Kremer(1977)对栉水母(*Mnemiopsis leidyi*)的代谢产物的比例研究表明, 在其代谢产物中, 溶解有机碳(dissolved organic carbon, DOC)占了含碳代谢产物的 38%, 溶解有机氮(dissolved organic nitrogen, DON)占含氮代谢产物的 46%, 溶解有机磷(dissolved organic phosphorus, DOP)占含磷代谢产物的 28%。水螅水母(*Cladonema californicum*)的含氮代谢产物中, DON 的比例大约为 50%(Costello, 1991)。但是实验处理过程可能导致水母分泌黏液增加, 因此会人为地增加有机成分比例(Kremer, 1977)。Shimauchi 和 Uye(2007)并未在海月水母的代谢产物中检测到有机 N 和 P 的存在。

常见的无机代谢产物主要为铵盐和尿素。其中, 尿素是甲壳类等浮游动物的主要代谢产物(Miller and Glibert, 1998), 但是在水母的代谢产物中, 尿素的含量可以忽略不计(Kremer, 1975); 铵盐是主要无机氮产物(Kremer, 1982; Matsakis, 1992; Nemazie et al., 1993)。水母的铵盐代谢速率为 77~2639μmol NH_4^+g/C·d(Schneider, 1990)。除了铵之外, 水母也释放出少量氮氧化物(NO_x), 大约占所有释放的 DIN 的 2%以下(Welsh and Castadelli, 2004; Southwell et al., 2008)。

P 相比于 N 占水母元素相对构成比例较

低, 其代谢量相对较少, 但是磷酸盐仍是重要的无机代谢产物, 对于水体中的磷循环有重要的补充作用。根据发表的数据, 海月水母代谢产物 N∶P 摩尔比为 6.9~11.4(Schneider, 1989; Shimauchi and Uye, 2007), 马赛克水母(*Catostylus mosaicus*)为 8.7(Pitt et al., 2009), 栉水母为 7.4(Kremer, 1975)。可见, 在水母的代谢产物中, N∶P 摩尔比均低于 Redfield 值 16∶1(Redfield et al., 1963)。

由于沙海蜇体型巨大, 常常分布于次表层水体, 不易于捕捉活体, 因此对沙海蜇的活体代谢特征研究尚无报道。关于沙海蜇消亡的研究多集中于实验室内模拟沙海蜇消亡过程环境参数的变化(宋金明等, 2012; 李学刚等, 2012; 马清霞等, 2012; 曲长凤等, 2016), 缺乏现场围隔实验的报道, 特别是针对沙海蜇消亡对浮游植物变化影响的研究。本文以沙海蜇为研究对象, 依托于水母 973 航次, 进行了沙海蜇代谢与分解现场实验, 探讨了沙海蜇代谢与死亡分解过程中水体 pH、DO、营养盐的动态变化以及对浮游植物的影响。这对探讨水母暴发及消亡过程机制以及生态效应有重要的参考价值。

1　材料与方法

1.1　采样站位

依托国家 973 计划“中国近海水母暴发的关键过程、机理及生态环境效应”, 于 2012 年 6 月搭载“北斗号”调查船, 在黄、东海海域进行了大面调查观测, 调查站位如图 1 所示。以往调查结果显示, I 断面为沙海蜇高发断面, 因此在 I 断面选取沙海蜇生物量高的站位 I3(23.00°N, 123.00°E)进行现场实验。

1.2　实验材料

现场实验用的沙海蜇选自 I3 站位手抄网(网口直径 500mm, 网孔径 10mm)获得的体型完整、大小接近且活动状态良好的个体, 平均伞径和湿重分别为(250.0±10.0)mm 和(0.72±0.11)kg。实验所用的海水取自 I3 站位的表层, 在实验开始之前用 200μm 筛绢过滤去除掉大型浮游动物。

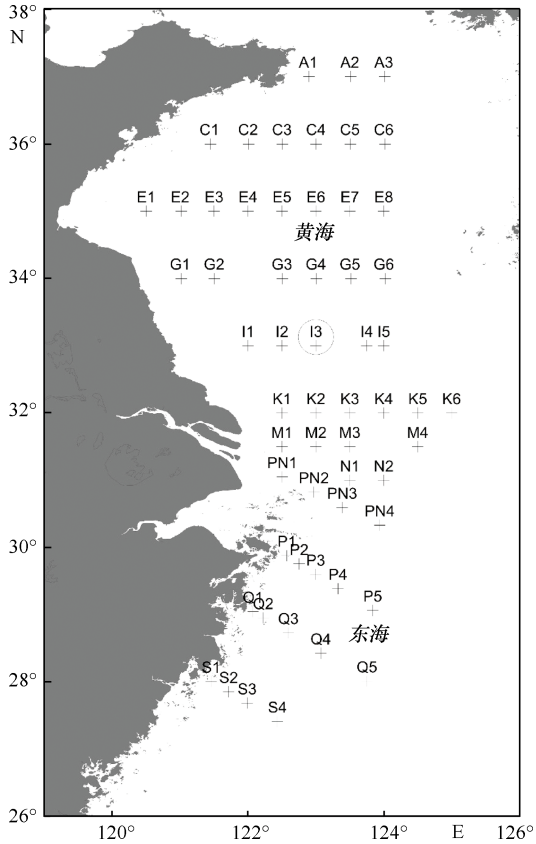

图 1　调查站位图(圈注 I3 站为现场实验站位)
Fig. 1　Sampling stations in the study area

1.3　实验方法

1.3.1　沙海蜇的代谢实验　　采用容积 65L 的白色塑料圆桶(直径 480mm, 高 480mm), 每个圆桶中加入 50L 处理过的海水和沙海蜇。为了保证正常的光照, 所有圆桶均不做遮挡处理。

实验共设置 2 个处理: (1)空白对照组, 不加沙海蜇); (2)实验组, 所加沙海蜇湿重为(0.720±0.110)kg。每个处理设置 3 个重复。实验持续 24h, 培养过程中以流动海水控制水温, 平均温度为(22±1)°C。

从培养开始计时, 分别于 0、4、8、12 和

24h 测定水体中的溶解氧(dissolved oxygen, DO)和 pH。叶绿素 *a*(chlorophyll *a*, chl *a*)和营养盐的采集、保存及测定均依照海洋调查规范(GB12763.6-2007)(国家技术监督局)进行。另取出 150mL 水样以鲁格氏碘液固定后用于浮游植物镜检。

沙海蜇代谢过程中 DIN 和 DIP 的平均释放速率根据以下公式计算:

$$\text{DIN(或 DIP)的平均释放速率} = [(C_t - C_0)V]/(G \times t),$$

式中, C_t 为采样时水体中 DIN(或 DIP)的浓度(μmol/L), C_0 为实验开始时 DIN(或 DIP)的初始浓度(μmol/L), V 为采样时的水体体积(L), G 为水母的质量(kg), t 为实验时间(h)。

1.3.2 沙海蜇的分解实验　将体型大小接近状态良好的沙海蜇进行死亡处理后, 用于实验。实验共设置 3 个处理: (1)空白对照组, 不加沙海蜇; (2)实验组 A, 所加入沙海蜇湿重为(0.320±0.050)kg; (3)实验组 B, 所加入沙海蜇湿重为(0.605±0.105)kg。每个处理设置 3 个重复。实验持续 12 天, 培养过程中温度为(22±1)°C。

从培养开始计时, 分别于 0、4、8、12、24、48、72、96、120、168 和 360h 测定水体中的溶解氧 DO 和 pH。温度、DO 和 pH 采用手提式多参数测试仪(Multi 340i, WTW 公司, 德国)现场测定。chl *a* 和营养盐的采集、保存及测定均依照海洋调查规范(GB12763.6-2007)(国家技术监督局)进行。另取出 150mL 水样以鲁格氏碘液固定后用于浮游植物镜检。

2 结果

2.1 沙海蜇代谢对理化因子与浮游植物的影响

2.1.1 对海水中 DO 和 pH 的影响　如图 2 所示, 整个实验过程中, 对照组的 DO 和 pH 几乎无变化。统计检验结果表明, 实验组的 DO 变化与对照组有极显著差异($P<0.01$), 实验组的 pH 变化与对照组有显著差异($P<0.05$)。实验组的 DO 从开始就出现明显的下降, 24h 后下降至 1.43mg/L; 实验组的 pH 从开始就出现明显的下降, 24h 后下降至 7.88, 比实验开始时下降了 0.61。这说明沙海蜇在代谢过程中大量消耗海水中的溶解氧, 使水体出现低氧现象。通过计算得出沙海蜇的耗氧率(oxygen consumption rate, OCR)为 9.64mgO_2/(kgWW·h), 其中 WW 代表湿重(wet weight)。另外, 沙海蜇代谢使海水出现酸化现象。

2.1.2 对海水营养盐结构的影响　从图 3 可以看出, 沙海蜇在代谢过程中释放出大量 DIN(NH_4^+-N 与 NO_x-N 的总和)和 DIP(PO_4^{3-}-P), 对水体有显著的富营养化作用。实验进行到 24h 时, 实验组的 DIN 浓度高达 251.13μmol/L, DIP 浓度也达到 16.89μmol/L。

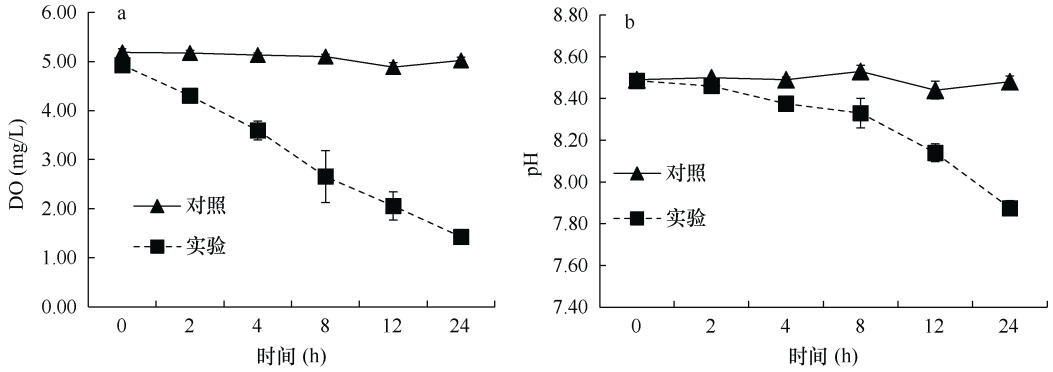

图 2　沙海蜇代谢中海水中溶解氧(DO, mg/L)(a)和 pH(b)的变化

Fig. 2　Variations of DO (mg/L) (a) and pH (b) in seawater during the metabolism of *Nemopilema nomurai*

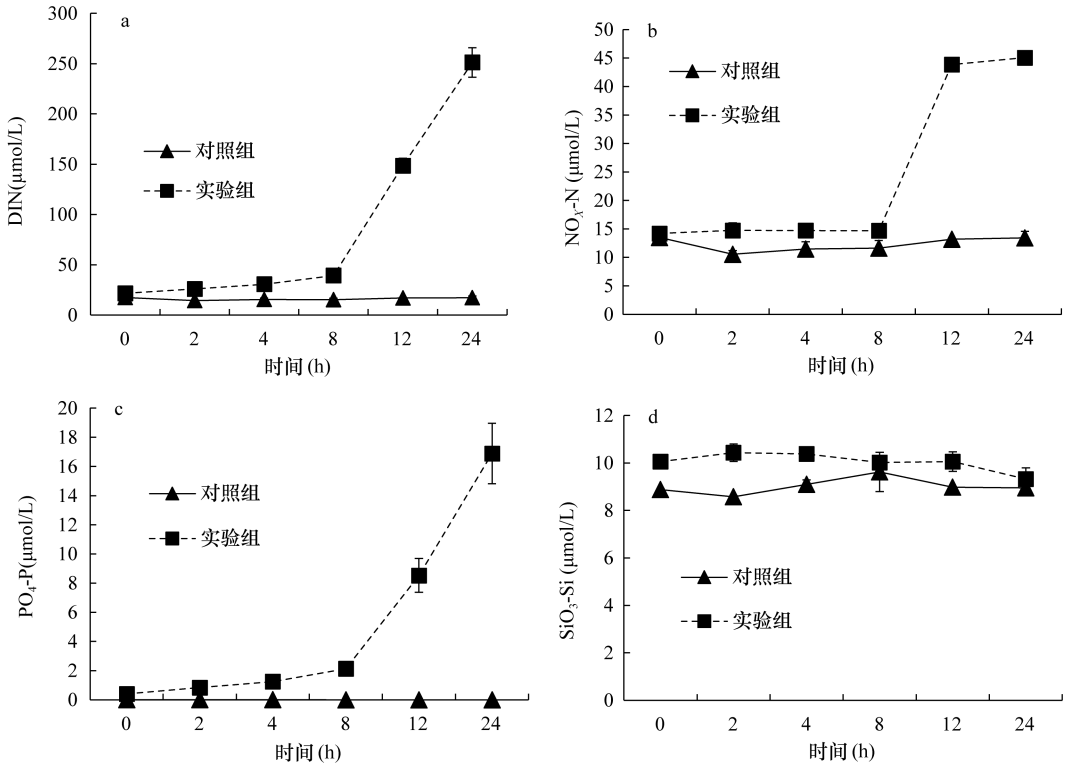

图 3　沙海蜇代谢过程海水中 DIN、DIP 和 SiO_3-Si 的变化(单位: μmol/L)

Fig. 3　Variations of DIN, DIP and SiO_3-Si in seawater during the metabolism of *N. nomurai* (unit: μmol/L)

注: a. NH_4-N, b. NO*x*-N, c. PO_4-P, d. SiO_3-Si

计算得出, 24h 内 DIN 的平均释放速率为 683.07μmol/(kg·h), NH_4^+-N 占 DIN 的 86.5%以上, DIP 的平均释放速率为 49.06μmol/(kgWW·h)。

由于海水中的磷酸盐含量很低, 整个实验过程中空白对照组的 N/P 比大于 100, 远大于 Redfield 值 16∶1, Si/N 比约为 0.5, 小于 1∶1, 营养盐结构比例失衡, 水体处于严重的磷限制。由图 4 可见, 沙海蜇代谢释放出大量 N 和 P, 使海水中的营养盐结构发生了显著的变化。N/P 比由最初的 56.2∶1 逐渐下降至 14.93∶1。由于水体中 DIN 的含量显著增加, 硅酸盐并未发生明显变化, 因此 Si/N 比显著下降, 表现为硅限制加剧。

2.1.3　代谢过程中海水 chl *a* 浓度及浮游植物的变化　　如图 5 所示, 水体中的 chl *a* 浓度表现为上升, 由实验开始的 0.73μg/L 升至 1.36μg/L。浮游植物水样的镜检结果显示(图 6), 甲藻丰度较高(占 80%以上), 优势种为东海原甲藻(*Prorocentrum donghaiense*)、亚历山大藻 (*Alexandrium* sp.) 和锥状斯氏藻 (*Scrippsiella trochoidea*)等。但在实验前后, 甲藻和硅藻的丰度和比例并没有明显变化(P>0.05)。

2.2　沙海蜇分解对理化因子与浮游植物的影响

2.2.1　分解过程观察　　实验开始后的 2 天内, 沙海蜇并无明显变化, 水体逐渐变浑浊。2 天后, 沙海蜇的个体开始破碎, 水体中出现沙海蜇碎片, 且水体越来越浑浊, 颜色逐渐变成棕色并散发出恶臭。实验组 A 中沙海蜇量相对较少, 5 天以后观察不到沙海蜇碎片, 表示沙海蜇完全分解, 此时恶臭减弱, 水体颜色

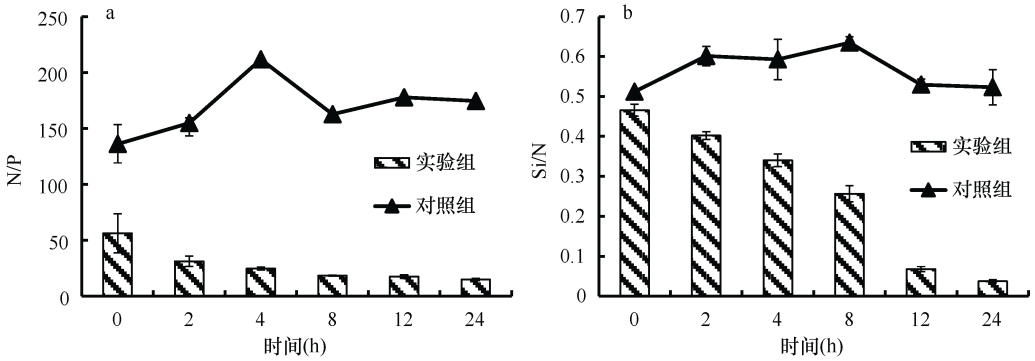

图 4　沙海蜇代谢过程海水中 N/P 比(a)和 Si/N 比(b)的变化

Fig. 4　Variations of N/P ratio (a) and Si/N ratio (b) in seawater during the metabolism of *N. nomurai*

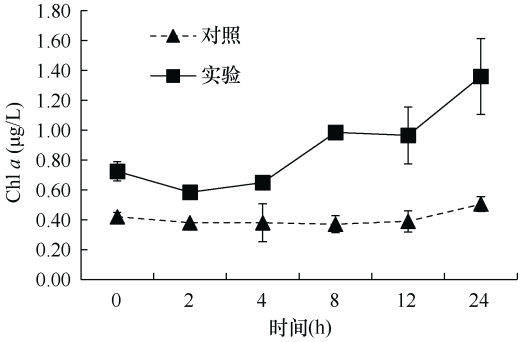

图 5　沙海蜇代谢过程海水中 chl *a* 浓度(μg/L)的变化

Fig. 5　Variations of chl *a* (μg/L) in seawater during the metabolism of *N. nomurai*

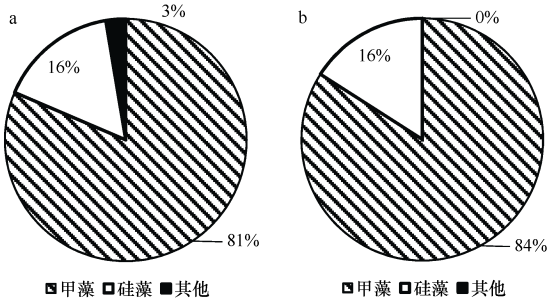

图 6　沙海蜇代谢过程中甲藻和硅藻的丰度($\times10^3$cell/L)变化

Fig. 6　The abundance of dinoflagellates and diatoms ($\times10^3$cell/L) during the metabolism of *N. nomurai*

变浅；到第 7 天时水体变绿，圆桶内壁上也覆盖了一层绿色。实验组 B 放入的沙海蜇量相对较多，完全分解的时间比 A 组长，在第 7 天时分解完全，第 12 天时水体也变为绿色。

2.2.2　海水 DO 的变化　实验过程中，沙海蜇的分解使海水中 DO 出现剧烈变化。实验开始时海水的 DO 为 6.50mg/L。从图 7 可知，对照组的 DO 变化较小，尤其是在 96h 之前，水体中 DO 仅下降了 0.60mg/L。96~360h 才发生了程度相对较大的变化。对于两个实验组，沙海蜇在分解后的 0~12h 内，水体的 DO 并未发生很显著的变化。直到 24h 后，两组的 DO 才出现了较为明显的下降，而且下降的程度越来越剧烈。实验组 A 加入沙海蜇的量相对较少，在 72h 时，其 DO 达到最低值 2.44mg/L，相比初始值下降了 4.06mg/L，随后出现回升，并于 96h 达到与对照组持平，之后继续上升并在 120h 达到最高值 11.62mg/L，之后又出现了下降，直至 360h 实验结束，A 组 DO 值仍高于对照组；而实验组 B 由于沙海蜇的量较多，分解时间较长，DO 一直下降，直到 120h 达到最低值 0.14mg/L，相比初始值下降了 6.36mg/L，之后出现回升，在 168h 恢复到对照组水平后继续升高，直到 360h 实验结束时高于对照组。通过计算得到，沙海蜇在分解过程中对 DO 的消耗速率为 9.92~12.57mgO_2/(kgWW·h)

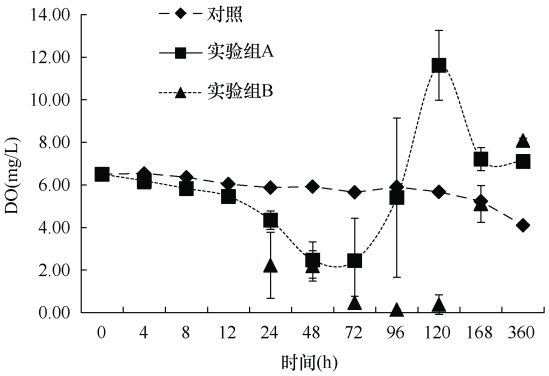

图 7　沙海蜇分解过程中溶解氧(DO, mg/L)的变化

Fig. 7　Variations of DO (mg/L) in seawater during the decomposition of *N. nomurai*

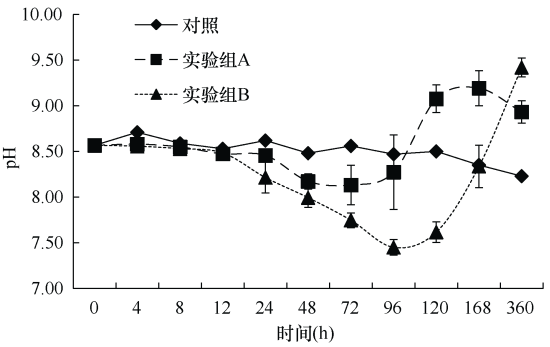

图 8　沙海蜇分解过程中 pH 的变化

Fig. 8　Variations of pH in seawater during decomposition of *N. nomurai*

2.2.3　pH 的变化　　整个实验过程中, 沙海蜇的分解使水体中的 pH 显著下降, 说明对水体有显著的酸化作用。实验开始时海水的 pH 为 8.57。从图 8 可知, 对照组的 pH 变化较小, 在 0~120h 水体中 pH 一直维持在 8.50 左右, 120~360h 出现一定程度的下降, 360h 降至 8.23。两个实验组的实验结果显示, 在沙海蜇分解后的 0~12h 内, 水体 pH 有轻微下降, 直到 12h 后, 两组的 pH 才出现了较为明显的下降, 且下降的程度越来越剧烈。实验组 A 在 72h 时 pH 达到最低值 8.13, 相比初始值下降了 0.44, 随后出现回升, 在 96h 达到与对照组接近水平, 之后继续上升并在 168h 达到最高值 9.19, 随后又出现了下降, 直至 360h 实验结束, 实验组 A 的 pH 仍高于对照组。而实验组 B 由于添加沙海蜇的量较多, 分解时间较长, pH 一直下降直到 96h 达到最低值 7.45, 相比初始值下降了 1.12, 之后出现回升, 在 168h 恢复到对照组水平后继续升高, 直到 360h 实验结束时高于对照组, 此时 pH 为 9.42。

2.2.4　DIN 和 DIP 的变化　整个实验过程中, 沙海蜇的分解释放出大量营养盐, 使水体中 DIN 和 DIP 出现了显著的变化。从图 9 可知, 对照组 DIN 和 DIP 浓度水平很低, 在整个实验周期内都未有明显变化, 而两个实验组水体中的 DIN 和 DIP 浓度持续增加。实验组 A 中 DIN 和 DIP 的浓度均在 96h 达到最高值, 分别为初始浓度的 3.7 倍和 21.4 倍, 随后两者浓度均逐渐降低, 到实验结束时低于对照组水平; 而实验组 B 中的 DIN 和 DIP 浓度的最高值则出现于 120h, 分别达到初始值的 15.7 倍和 3.8 倍, 之后逐渐降低, 到实验结束时仍高于对照组水平。DIN 的释放速率为 156.31~354.02μmol/(kgWW·h), NH_4-N 占 DIN 的 73.09%~99.60%; PO_4-P 的释放速率为 7.31~17.01μmol/(kgWW·h)。

沙海蜇分解过程中释放出大量营养盐, 使水体中的营养盐结构比例发生了明显改变(图 10)。海水中的磷酸盐含量很低, N/P 比极高, 远远超过 16∶1, 水体处于极度磷限制。Si/N 比约为 0.6, 小于 1∶1。实验组 A 的 N/P 比在实验开始的 24h 内由最初的 160∶1 降至 33∶1, 随后逐渐升至 90∶1; 实验组 B 的 N/P 比变化程度更显著, 由最初的 264∶1 骤降至 24∶1, 以后缓慢下降至 16∶1。两个实验组的 Si/N 比则显示出较为一致的变化, 从最初的 0.5∶1 降至 0.05∶1。这说明沙海蜇分解过程中大量营养盐的释放严重影响了水体的营养盐结构比例, 可以加剧营养盐失衡或者缓解营养盐失衡的状况。

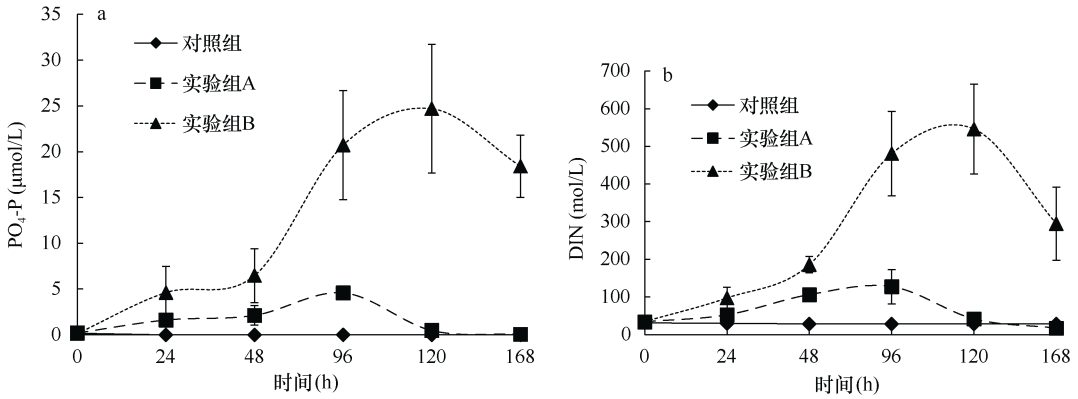

图 9　沙海蜇分解过程中 DIP(a)和 DIN(b)的变化(单位: μmol/L)

Fig. 9　Variations of DIP (a) and DIN (b) in seawater during the decomposition of *N. nomurai* (unit: μmol/L)

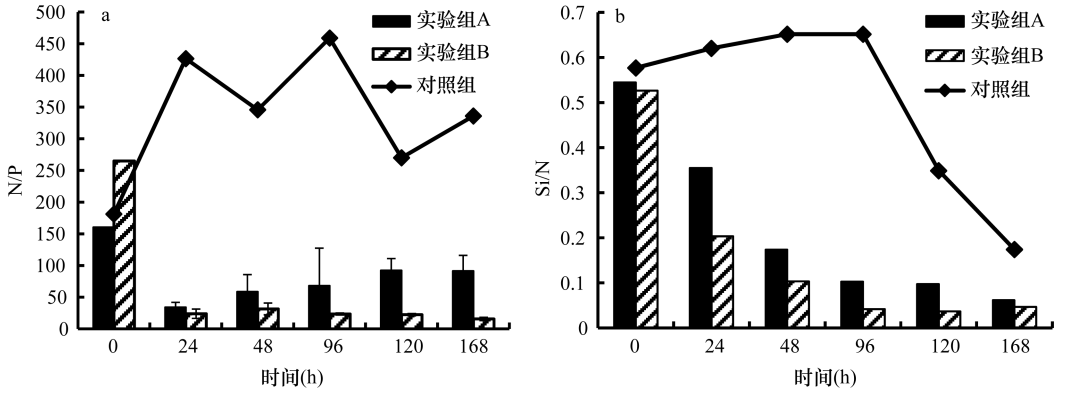

图 10　沙海蜇分解过程海水中 N/P 比(a)和 Si/N 比(b)的变化

Fig. 10　Variations of N/P ratio (a) and Si/N ratio (b) in seawater during the decomposition of *N. nomurai*

2.2.5　chl *a* 浓度的变化　　整个实验过程中，沙海蜇的分解使水体中的 chl *a* 浓度显著增加。实验开始时海水中的 chl *a* 浓度为 0.57μg/L。从图 11 可知，对照组的 chl *a* 浓度变化较小；实验组 A 在实验开始的 0~72h 后，水体中的 chl *a* 浓度由初始值 0.57μg/L 开始逐渐缓慢增加，在 72~96h 内出现剧增，从 1.98μg/L 陡增至 14.61μg/L，随后逐渐下降，直到 360h 降至 1.78μg/L；而实验组 B 的 chl *a* 浓度变化与实验组 A 不同，在 0~120h 出现一定程度的下降，至 120h 时降至 0.23μg/L，之后又出现大幅度增加，至实验结束达到 16.25μg/L。

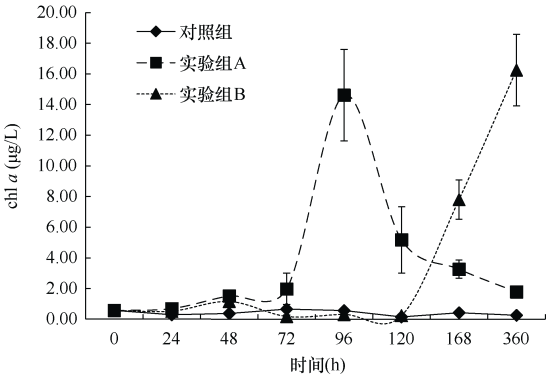

图 11　沙海蜇分解过程中叶绿素 *a* 浓度(μg/L)的变化

Fig. 11　Variations of chl *a* (μg/L) in seawater during the decomposition of *N. nomurai*

3　讨论

3.1　沙海蜇代谢过程对浮游植物的影响

从代谢实验结果看, 水体中 DO、pH 和营养盐的动态变化出现在 8h 后, 说明沙海蜇的代谢能够使水体出现低氧和酸化现象, 但是存在时滞效应。

沙海蜇在代谢过程中消耗海水中的氧气, 使水体表现出低氧和酸化现象。实验结果显示沙海蜇在 24 小时内消耗了实验水体中 DO 的 80%, 使水体表现为缺氧状态。当沙海蜇大量出现时, 其正常代谢消耗对水体中的 DO 影响很大, 可能会导致与 DO 相关的海洋生物发生变化, 甚至影响整个生态系统的稳定(Song, 2010)。

由于原来水体中的营养盐浓度较低, 沙海蜇在代谢过程中释放的营养盐大大提高了水体中营养盐的浓度, 其释放出的大量 DIN 和 DIP, 对水体有显著的促富营养化作用。沙海蜇的代谢活动能使水体中的 DIN 浓度在 24h 内增加为原来的 12 倍, DIP 浓度增加 40 多倍。

沙海蜇的代谢过程不但能增加海水中营养盐的浓度, 还可能从很大程度上改变原有的营养盐结构。在本研究中, 实验水体原本处于营养盐结构严重失衡的状态, N/P 比远远高于 Redfield 值 16∶1, Si/N 比也小于 1∶1, 处于极端磷限制状况。沙海蜇代谢释放出大量 N 和 P, 使海水中的 N/P 比由最初的 56.2∶1 逐渐下降至 14.93∶1, 而 DIN 含量的显著增加则导致 Si/N 比显著下降, 表现为明显的硅限制。原本失衡的 N/P 比逐渐下降趋于平衡, 使水体的磷限制状况得到了很大缓解。

营养盐的浓度的增加导致了 chl *a* 浓度的明显增加, 但小型浮游植物的数量并没有明显增加, 我们推测导致 chl *a* 浓度增加的主要是微型浮游植物和微微型浮游植物。

3.2　沙海蜇分解过程对浮游植物的影响

沙海蜇在细菌的作用下初步分解, DO 逐渐被消耗, 致使水体出现低氧或者缺氧的现象(Titelman et al., 2006; Pitt et al., 2009)。同时细菌的分解作用使大量酸性有机物被释放到水体中, 导致 pH 降低, 水体酸化程度加剧。随后, 释放出来的大量酸性有机物被细菌分解为中性的无机物(如 NH_4^+等)以及 CO_2 气体逸出, 从而使 pH 逐渐上升(Pitt et al., 2009; West et al., 2009)。而随着 pH 的上升, 水体中的溶解 CO_2 也相应增加。这有利于浮游植物光合作用的进行, 进而增加了 O_2 的释放量, 对水体中 DO 的回升有一定贡献。除了溶解 CO_2 之外, 分解作用产生的大量无机营养盐也刺激了浮游植物生长, 使浮游植物数量显著增加, 甚至引发藻华, 进一步加速了 O_2 的释放。此时, 水体中的 DO 和 pH 都远远高于正常水平。

最后, 由于营养盐的大量消耗, 浮游植物的生长速度得到控制, 浮游植物数量逐渐减少, 水体中的 DO 和 pH 都逐渐恢复到正常水平。

3.3　沙海蜇的生物量对分解时间以及过程的影响

本研究表明, 沙海蜇的生物量越大, 分解时间越长, 对水体 DO、pH、营养盐的影响程度越大, 各项指标恢复到之前的水平需要的时间也越长。

实验组 A 的沙海蜇完全分解时间为 5 天, 实验组 B 中添加沙海蜇的量约为实验组 A 的两倍, 其完全分解时间为 7 天。

在所有指标中, DO 与 pH 的变化与恢复较为同步。在实验结束之前, 两个实验组的 DO 和 pH 都完成了从下降到恢复至对照组水平这一变化周期, 其中实验组 A 完成这一变化周期历时 4 天, 而实验组 B 则历时 7 天。

营养盐的变化周期略长。实验组 A 的 DIN 和 DIP 浓度从最初的剧增到恢复至对照组水平一共用了 5 天, 而实验组 B 直至实验结束仍未降至初始水平。

Chl *a* 的浓度变化周期更长。实验组 A 的

chl *a* 浓度在历经峰值后下降，直到实验结束仍未降至原有水平；而实验组 B 直到实验结束时仍未进入下降期。

因此，我们认为当沙海蜇大量出现并死亡，其暴发时的种群和生物量的大小对分解过程的持续时间和对环境的改变程度有重要的影响。种群越大，生物量越大，其分解历时越久，对水体的缺氧程度和酸化程度改变越明显，对生态系统中的浮游动物和底栖生物等危害越大。

3.4 沙海蜇分解的上行控制效应

水母在暴发及消亡过程中，通过释放大量营养盐改变了海水原有的营养盐浓度及结构，致使浮游植物群落结构发生变化，甚至可能引发藻华。

沙海蜇在分解过程中释放出大量营养盐，不但大大增加了海水中营养盐的浓度，而且从很大程度上改变了原有的营养盐结构。曲长凤等(2016)的实验结果表明，沙海蜇死亡分解的溶解态氮主要以 NH_4^+-N 为主，溶解态磷主要以 PO_4^{3-}-P 为主。沙海蜇分解过程中释放出的 DIN 和 DIP，使得水体中的 N/P 比和 Si/N 比发生了显著变化。实验水体原本处于极端磷限制的营养盐结构失衡状态，而由于沙海蜇分解导致无机磷的大量释放，原本失衡的 N/P 比逐渐下降趋于平衡，使水体的磷限制状况得到了很大改善，刺激了东海原甲藻(*Prorocentrum Donghaiense*)和波吉卵囊藻(*Oocystis borgei*)的大量增殖并引发藻华。岑竞仪等(2012)发现在海南清澜港的水母暴发区由于 NH_4^+-N 和 PO_4^{3-}-P 的含量显著高于非暴发区，导致热带骨条藻(*Skeletonema tropicum*)的赤潮发生。

此外，藻华的发生可以为微型浮游动物提供充足的食物。水母在分解过程中释放的溶解有机物(dissolved organic matter, DOM)可以被细菌吸收利用(Pitt et al., 2009)，细菌的繁殖可以为异养微型鞭毛虫提供食物，进而使其被纤毛虫摄食(Uye, 2011)。鞭毛虫和纤毛虫等微型浮游动物是联系微食物环和经典食物链的纽带，可以直接被水母捕食利用(Morais et al., 2015)。相比于其他大型浮游动物，以微型浮游生物为基础的食物网更适合水母类的繁殖(张芳等, 2009; Zheng et al., 2015)。

4 结论

通过沙海蜇代谢与分解的现场实验，分析了沙海蜇的代谢及分解过程中水体 pH、DO 变化，营养盐的动态变化以及叶绿素 *a* 浓度和浮游植物的变化。

(1) 沙海蜇的代谢过程在短时间内大量消耗水体中的 DO，使水体表现出明显的低氧现象。其代谢过程使水体表现出轻度酸化现象。沙海蜇代谢过程释放出大量的营养盐并改变原有的营养盐结构，使水体中的 DIN 浓度在 24h 内增加为原来的 12 倍，DIP 浓度增加了 40 多倍，引起水体中 chl *a* 浓度的增加。

(2) 沙海蜇的分解过程使水体表现出明显的低氧(缺氧)和酸化现象。其分解过程的动态变化与生物量有关。生物量越大，分解时间越长，对水体的改变程度越明显。沙海蜇分解过程还释放出大量的营养盐并改变原有的营养盐结构，可以刺激水体中浮游植物的生长，甚至引发藻华。浮游植物的增殖暴发为纤毛虫的丰度增加提供了充足的食物基础。

致谢 本研究中开展现场实验和样品采集与分析得到了中国科学院海洋研究所胶州湾海洋生态系统研究站和浮游动物研究组的各位老师、同学以及“北斗号”考察船全体工作人员的支持，谨致谢忱。

参 考 文 献

岑竞仪，欧林坚，吕淑果等，2012. 海南清澜港水母暴发期间浮游生物生态特征研究. 海洋与湖沼，43(3): 595—601

程家骅，丁峰元，李圣法等，2005. 东海区大型水母

数量分布特征及其与温盐度的关系. 生态学报, 25(3): 440—445

丁峰元, 程家骅, 2005. 东海区夏、秋季大型水母分布区渔业资源特征分析. 海洋渔业, 27(2): 120—128

董　婧, 孙　明, 赵　云等, 2012. 中国北部海域灾害水母沙蜇(*Nemopilema nomurai*)及其它钵水母繁殖生物学特征与形态比较. 海洋与湖沼, 43(3): 550—555

李学刚, 李　宁, 马清霞等, 2012. 沙海蜇(*Nemopilema nomurai*)模拟消亡过程中. 海洋与湖沼, 43(3): 507—512

马清霞, 李　宁, 李学刚等, 2012. 模拟研究沙海蜇消亡过程中海水 pH 变化及对海水酸化的影响. 海洋科学, 36(12): 12—18

曲长凤, 宋金明, 李　宁等, 2016. 海水中沙海蜇消亡对水体碳、氮、磷的释放与补充. 应用生态学报, 27(1): 299—306

宋金明, 马清霞, 李　宁等, 2012. 沙海蜇(*Nemopilema nomurai*)消亡过程中海水溶解氧变化的模拟研究. 海洋与湖沼, 43(3): 502—506

王世伟, 张光涛, 孙　松等, 2012. 2011 年夏季胶州湾三种大型水母的种群动态研究. 海洋与湖沼, 43(3): 471—479

张　芳, 孙　松, 李超伦, 2009. 海洋水母类生态学研究进展. 自然科学进展 , 121—130

Båmsted U, Martinussen M B, Matsakis S, 1994. Trophodynamics of the two scyphozoan jellyfishes, *Aurelia aurita* and *Cyanea capillata*, in western Norway. ICES Journal of Marine Science, 51(4): 369—382

Båmstedt U, Nejstgaard J C, Solberg P T, et al., 1999. Utilisation of small-sized food algae by *Calanus finmarchicus* (Copepoda, Calanoida) and the significance of feeding history. Sarsia, 84(1): 19—38

Costello J, 1991. Complete carbon and nitrogen budgets for the hydromedusa *Cladonema californicum* (Anthomedusa: *Cladonemidae*). Marine Biology, 108: 119—128

Kishinouye K, 1922. Echizen Kuarge (*Nemopilema nomurai*). Dobutsugaku Zasshi, 34:343—346 (in Japanese)

Kremer P, 1975. Excretion and body composition of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz): comparisons and consequences. In 10th European Symposium on Marine Biology, Ostend: Belgium, 351—362

Kremer P, 1977. Respiration and excretion by the ctenophore *Mnepiopsis leidyi*. Marine Biology, 44(1): 43—50

Kremer P, 1982. Effect of food availability on the metabolism of the ctenophore *Mnemiopsis mccradyi*. Marine Biology, 71(2): 149—156

Lindahl O, 1983. On the development of a *Gyrodinium aureolum*, occurrence on the Swedish west coast in 1982. Marine Biology, 77(2): 143—150

Lynam C P, Heath M R, Hay S J, et al., 2005. Evidence for impacts by jellyfish on North Sea herring recruitment. Marine Ecology Progress Series, 298: 157—167

Matsakis S, 1992. Ammonia excretion rate of *Clytia* spp. hydromedusae (Cnidaria, Thecata): effects of individual dry weight, temperature and food availability. Marine Ecology Progress Series, 87: 55—63

Miller C, Glibert P, 1998. Nitrogen excretion by the calanoid copepod *Acartia tonsa*: results of mesocosm experiments. Journal of Plankton Research, 20: 1767—1780

Morais P, Para M P, Marques R, et al., 2015.What are jellyfish really eating to support high ecophysiological condition? Journal of Plankton Research, 37(5): 1036—1041

Nemazie D A, Purcell J E, Glibert P M, 1993. Ammonium excretion by gelationous zooplankton and their contribution to the ammonium requirements of microplankton in Chesapeake Bay. Marine Biology, 116(3): 451—458

Officer C B, Ryther J H, 1980. The possible importance of silicon in marine eutrophication. Marine Ecology Progress Series, 3(1): 83—91

Pauly D, Graham W M, Libralato S, et al., 2009. Jellyfish in ecosystems, online databases, and ecosystem models. Hydrobiologia, 616(1): 67—85

Pitt K A, Welsh D T, Condon R H, 2009. Influence of jellyfish blooms on carbon, nitrogen and phosphorus cycling and plankton production. Hydrobiologia, 616(1): 133—149

Purcell J E, 1997. Pelagic cnidarians and ctenophores as predators: selective predation, feeding rates and effects on prey populations. Annales De Linstitute Oceanographique, 73(2): 125—137

Purcell J E, Uye S, Lo W T, 2007. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. Marine Ecology Progress Series, 350: 153—174

Redfield A C, Ketchum B H, Richards F A, 1963.The influence of organisms on the composition of

seawater. In Hill, M. N. (ed.), The Sea, Vol. 2. Interscience, NewYork: 26—77

Schneider G, 1989. The common jellyfish *Aurelia aurita*: standing stock, excretion and nutrient regeneration in the Kiel Bight, Western Baltic. Marine Biology, 100(4): 507—514

Schneider G, 1990. A comparison of carbon based ammonia excretion rates between gelatinous and non-gelatinous zooplankton: implications and consequences. Marine Biology, 106(2): 219—225

Shimauchi H, Uye S I, 2007. Excretion and respiration rates of the scyphomedusa *Aurelia aurita* from the Inland Sea of Japan. Journal of Oceanography, 63(1): 27—34

Southwell M W, Popp B N, Martens C S, 2008. Nitrification controls on fluxes and isotopic composition of nitrate from Florida Keys sponges. Marine Chemistry, 108(1—2): 96—108

Sun X X, Wang S W, Sun S, 2011. Introduction to the China jellyfish project. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 29(2): 491—492

Titelman J, Riemann L, Sørnes, T A, et al., 2006. Turnover of dead jellyfish: stimulation and retardation of microbial activity. Marine Ecology Progress Series, 325: 43—58

Uye S I, 2011. Human forcing of the copepod–fish–jellyfish triangular trophic relationship. Hydrobiologia, 666(1): 71—83

Uye S, 2008. Blooms of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai*: a threat to the fisheries sustainability of the East Asian Marginal Seas. Plankton and Benthos Research, 3(S1): 125—131

Welsh D T, Castadelli G, 2004. Bacterial nitrification activity directly associated with isolated benthic marine animals. Marine Biology, 144(5): 1029—1037

West E J, Welsh D T, Pitt K A, 2009. Influence of decomposing jellyfish on sediment oxygen demand and nutrient dynamics. Hydrobiologia, 616(1): 151—160

Zhang F, Sun S, Jin X, et al., 2012. Associations of large jellyfish distributions with temperature and salinity in the Yellow Sea and East China Sea. Hydrobiologia, 690(1): 81—96

Zheng S, Sun X X, Wang Y T, et al., 2015. Significance of different microalgal species for growth of moon jellyfish ephyrae, *Aurelia* sp.1. Journal of Ocean University of China, 14(5): 823—828

Studies on Phytoplankton Dynamics during Metabolism and Decomposition of Jellyfish *Nemopilema nomurai*

ZHENG Shan[1, 2], SUN Xiao-Xia[1, 2, 3*]

(1. *Jiaozhou Bay Marine Ecosystem Research Station*, *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* 266071, *China*; 3. *University of Chinese Academy of Sciences*, *Beijing* 100049, *China*)

*Corresponding author, Email: xsun@qdio.ac.cn

Abstract We studied the bottom-up regulation of phytoplankton by jellyfish during respiration and decomposition. Results suggested that, in 24 hours, seawater acidification and hypoxia occurred during the respiration of *Nemopilema nomurai*. Meanwhile, inorganic nutrients regenerated by *N. nomurai* substantially increased the seawater concentrations of DIN (NH_4^+-N and NO_x-N) and DIP (PO_4^{3-}-P); this led to an increase in chlorophyll *a* concentration. The decomposition of *N. nomurai* resulted in significant oxygen deficiency and acidification of the seawater, and this became more severe when the biomass of *N. nomurai* was increased. Numerous inorganic nutrients were released into the seawater; the structures of inorganic nutrients changed significantly, and dinoflagellates and chlorophyta bloomed.

Key words *Nemopilema nomurai*; Metabolism; Decomposition; Phytoplankton; Dynamics