

# 海洋初级生产力的结构\*

焦念志 王 荣

(中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

**提要** 海洋初级生产力的研究发展到今天, 其内涵和信息已不是一个简单的量值所能表达得了的, 必须建立起一个能够反映其生态学意义的关于生产力结构的概念。在这个概念中, 初级生产力的结构归纳为以下4个方面: (1)组分结构, 即不同类群生产者(包括自养微生物、各类浮游植物等)对初级生产力贡献的比例; (2)粒级结构, 即不同粒级( $< 2\mu\text{m}$ ,  $2-20\mu\text{m}$ ,  $> 20\mu\text{m}$ )生产者对初级生产力贡献的比例; (3)产品结构, 即初级生产产品中颗粒有机碳(POC)和溶解有机碳(DOC)的分配比例; (4)功能结构, 即新生产力占总初级生产力的比例。

**关键词** 初级生产力 海洋生态 浮游植物 新生产力

海洋初级生产力是一个人们所熟知的基本概念。自1952年 Steemann Nielsen 建立<sup>14</sup>C示踪法以来, 世界各大洋和重点海区都进行过大量观测, 积累了大批的资料, 并对全球的海洋初级生产力分布作出了基本的估计。过去的工作对了解海洋生态系统的结构和功能以及指导海洋生物资源的开发和利用曾作出了巨大贡献。但近年来, 新技术、新方法的应用导致了一系列的重大发现和进展, 使许多传统的理论和观念受到了挑战。海洋初级生产力内涵的不断丰富和扩展, 要求有更细致、更精确的概念加以表达, 而恰当的概念的归纳和概括, 无疑会对促进研究向系统化和深入化发展。为此, 我们在总结前人工作和依据我们初步研究结果的基础上, 提出了海洋初级生产力结构的概念。

## 1 新进展新发现要求建立新理论新概念

**1.1 总初级生产力中包括功能不同的两部分** 新生产力(new production)概念的提出, 将总初级生产力划分为新生和再生(regenerated)两部分, 而只有新生部分才是向高层次营养级的净输出, 新生产力占总初级生产力的比例称之为 $f$ 比(Eppley, 1989)。这个概念完全不同于净初级生产力, 这种划分实际上是初级生产力的功能划分(Quinones et al., 1991)。新生产力与初级生产力有着必然的联系, 但又有着自身的变化规律。如,  $f$ 比与初级生产力的关系在不同地区通常呈正相关, 而同一海区的不同时间则往往呈负相关(Knauer et al., 1990)。初级生产力的这种划分, 使群落净生产力有了大致的估计, 也使生态系统能流分配有了基本的定量描述。更重要的是, 新生产力的水平, 在很大程度上代表了海洋的净固碳能力, 而后者反映了海洋对大气中 $\text{CO}_2$ 进而对全球气候变化的调节能力(SCOR, 1990), 这使得初级生产力的这种功能性划分具有更广泛、更深刻的意

\* 中国科学院海洋研究所调查研究报告第2199号。国家自然科学基金资助, 39200022号。  
收稿日期: 1992年3月18日; 接受日期: 1992年12月8日。

义。

**1.2 初级生产力的水平**不仅与生产者种类组成有关,还与其粒级组成有关。过去,由于采样方法(如,浮游植物拖网)和观测方法(如,光学显微镜)的限制,人们一直认为个体较大的硅藻和甲藻是浮游植物的优势类群。新近研究表明,在大多数情况下,初级生产力的主要贡献来自那些被人们忽略掉的微细类群(nano phytoplankton,  $< 20\mu\text{m}$ ; picophytoplankton,  $< 2\mu\text{m}$ ) (Stockner et al., 1986; Probyn et al., 1990)。这些个体极小的种类常具有很小的营养吸收半饱和常数(Garside et al., 1991),因而能在营养竞争中取胜。它们不仅在生物量上常常占有优势,而且能量转换效率也高(Stockner et al., 1986),构成了生态系能流网中具有特殊意义的一环(Probyn et al., 1990)。分粒级测定初级生产力已成为研究海区生产特征的一个重要手段。

**1.3 初级生产的产品**有两种不同的形态。初级生产的产品不仅以颗粒有机碳(POC)形式存在,还有相当部分(5%—46%) (Sondergaard et al., 1985; Zlotnik et al., 1989; 焦念志等<sup>1)</sup>, 1992)直接以溶解有机碳(DOC)的形式释放到水中。最近,采用高温催化氧化法测得的海洋DOC比以往方法测得的DOC量值要高得多。进一步研究发现,应用荧光方法可将海洋DOC分为二类(Mopper et al., 1991)。第一类对化学、光化学反应敏感,也就是以往方法测到的那部分DOC;第二类对化学、光化学方法不敏感,也就是新发现的那部分DOC。前者主要是经过长期分解而难以被生物再利用的腐植性DOC(humic DOC),而后者主要是新近产生并可被微生物迅速再利用的新DOC(new DOC) (Mopper et al., 1991)。新DOC在真光层中的含量要比腐植性DOC高得多,在真光层之下则迅速减少(Bacastow et al., 1991)。可见,新DOC的来源之一便是光合作用的释放产物。这种光合作用过程中释放出的DOC被称之为PDOC(Moloney et al., 1991)。海水中自由生活的异养细菌(free-living heterotrophic bacteria)可将大部分PDOC迅速转化为自身生物量而再次形成POC,从而使这部分碳可进入较高层次营养级(Scaria, 1988)。以往的<sup>14</sup>C法通常只测定了初级生产者POC,而漏掉了PDOC,因而所得的结果是初级生产力的偏低估计。

**1.4 微生物也是生产者**。在传统的模式中,微生物的角色只是分解者。其实,微生物既是分解者又是生产者。首先,自养微生物是地地道道的初级生产者,在picoplankton类群对初级生产力的贡献中蓝细菌(syanobacteria)占有很大比重(Stockner et al., 1986)。其次,自由生活的异养微生物可将PDOC再次转化为POC,从而被称之为二次生产者(secondary producer) (Scaria, 1988)。微生物在海洋生态系,特别是上层生态系(epi-pelagic ecosystem)中的作用是举足轻重的。它们在生物量上可比浮游植物大2—3倍,占生命、非生命POC总量的26%—62% (Cho et al., 1990)。微生物类群不仅在生物量上不可忽视,而且在生态功能上也极富特殊性:①微生物细胞极小(0.2—0.6 $\mu\text{m}$ )是非沉降性POC(non-sinking POC),这部分POC与f比负相关(Cho et al., 1988);②微生物对贫营养条件的适应能力常比浮游植物强得多,而且大部分不受光的限制(Li et al., 1991);③微生物生产力的初级消费者是原生动物,这部分物流通过后者才能

1) 焦念志等,1993,胶州湾初级生产光动力学及产品结构。

到达后生动物,从而形成了微生物食物环 (microbial food loop) (Michaels et al., 1988)。

上述几方面的发现和进展,大大开阔了人们的视野,极大地丰富了初级生产力的内涵,同时也表明,这种内涵绝不是以往哪一个简单的量值所能够表达的。因为:①初级生产力的总额来自不同类群生产者的分量,而不同类群生产者的生产性能是不一样的。同样一份产品,由于其“原料”不同(如,对  $\text{NO}_3^-$  和  $\text{NH}_4^+$  的选择差异<sup>1)</sup>)和“生产周期”(转换效率)不同 (Suttle et al., 1990),其生态意义也就不同。②不同粒级生产者所形成的生产力的能流途径不同 (Moloney et al., 1991) (图 1),而不同粒级生产者对初级生产力的贡献随海区的变化而变化。因而,即使总初级生产力相同的两个海区也很可能具有不同的食物网和群落组成。③初级生产力在不同产品形式 (POC, PDOC) 上的分配同样决定了不同传递途径上的能流规模,并影响到初级生产力的利用效率和生源要素的再循环过程 (Bacastow et al., 1991; Sharp, 1991)。④总初级生产力相同的两个海区,新生产力水平可能很不相同 (Knaev et al., 1990)。这表明海区的生态条件不同,初级生产力在生态系中的作用和功能也不同。总之,相同的初级生产力数值可能包含着不同的信息,这些宝贵的信息对于描述生态系的环境特征、能流途径、营养关系以及动态功能具有极其重要的意义,对于生物资源的开发利用也具有重要的参考价值 (Moloney et al., 1985)。

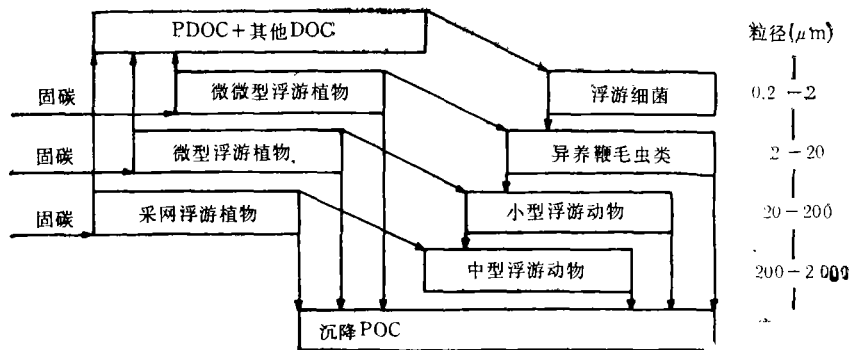


图 1 浮游生物碳流模型示意图 (仿 Moloney et al., 1991)

Fig. 1 A diagram of carbon flow model of micro plankton community (redrawn from Moloney et al., 1991)

## 2 初级生产力结构概念的内容和意义

基于上述认识,作者认为有必要建立一种能够表达初级生产力内涵的概念,以加深对初级生产过程的认识和理解,并阐明初级生产力在生态系中的作用和功能。在参阅大量国内外已有文献资料和进行了初步实验研究的基础上,我们认为,采用“初级生产力结构”这个术语是较为适宜的,并将其归纳为以下 4 方面内容:①初级生产力的组分结构,即不同类群生产者(包括自养微生物、各类浮游植物等)对初级生产力贡献的比例;②初级生产力的粒级结构,即不同粒级生产者 ( $0.2-2$ ,  $2-20$ ,  $>20\mu\text{m}$ ) 对初级生产力贡献的

1) 焦念志等,1992,海洋浮游生物氮吸收动力学及其粒级特征。

比例;③初级生产力的产品结构,即初级生产产品中 POC,DOC 的分配比例;④初级生产力的功能结构,即总初级生产力中新生产力所占的比例(即  $f$  比)。简言之,初级生产力的结构包括组分结构、粒级结构、产品结构和功能结构。有了总初级生产力水平的数据,再附之以表征其结构的 4 组比例,就可以比较全面地刻画和表达初级生产力的内涵和信息了。

强调初级生产力结构(而不是生产者结构)的重要性还在于,这是一个生态学(而不是生物学)概念,有利于用生态学的观点和方法解决问题。例如,浮游植物(特别是毫微型和微微型种类)和微生物的定性、定量是非常困难的,而且单凭生物量也难以反映它们对生态系的贡献;但通过它们的生产力可以较容易地将二者的作用区分开来。又如,食物网基础环节的定性、定量是困难和费时的,而初级生产力的粒级结构则可以宏观地给出能流传递的明确路径和量值。再如,“生态系结构和功能”研究的意义和重要性是众所周知的,但真正涉及到物流结构和能流规模的工作却不多。初级生产力的功能结构可以给出上层生态系物质净输出的估计值,是关于生态系功能的一个定量描述。此外,生源要素的生物地球化学循环是一个极其复杂的过程,而生物是其中最活跃、最关键的环节。初级生产力结构的 4 组比例,实际上给出了主要生源要素在基础生物环节上的基本参数和在真光层中循环的次数[循环次数  $n = (1 - f)/f$ ]。

### 3 结语

初级生产力的研究发展到今天,它的任务已不再是单纯地提供量值,而必须研究其结构。这不仅是学科发展的需要,也是实际应用的需要(如,生物生产过程研究,全球海洋通量研究等)。从目前技术条件看,开展这方面研究也是完全可行的。如, $^3\text{H}$ , $^{13}\text{C}$ , $^{14}\text{C}$ , $^{15}\text{N}$  同位素技术;光合产品 POC, DOC 测定技术;粒级分离技术;微生物生产力技术等在国外已比较成熟。国内也已开始了有关方面的工作(如,分粒级测定初级生产力、新生产力, PDOC 测定等)。本文旨在抛砖引玉,希望在有关学者们的共同努力下,建立起关于初级生产力结构的比较系统、完善的认识或理论。

### 参 考 文 献

- Bacastow, R. & Maier-Reimer, E., 1991, Dissolved organic carbon in modeling ocean new production, *Global Biogeochem. Cycles*, 5(1): 71—85.
- Cho, B. C. & Azam, F., 1990, Biogeochemical significance of bacterial biomass in the ocean's euphotic zone, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 63: 253—259.
- Cho, B. C. & Azam, F., 1988, Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior, *Nature*, 332 (6 163): 441—443.
- Eppley, R. W., 1989, New production: history, methods, problems, In *Productivity of the Ocean: Present and Past*, ed. by Berger, W. H. et al., John Wiley & Sons Ltd, pp. 85—97.
- Garside, C. & Glover, H. E., 1991, Chemiluminescent measurements of nitrate kinetics 1. *Thalassiosira pseudonana* (clone 3H) and neritic assemblages, *J. plank. Res., Suppl.*, 13: 5—19.
- Probyn, T. A. et al., 1990, Size-fractionated measurements of nitrogen uptake in aged upwelled waters: implication for pelagic food webs, *Limnol. Oceanogr.*, 35(1): 202—210.
- Knauer, G. A., Redalje, D. G., Harrison, W. G. et al., 1990, New production at the VERTEX time-series site, *Deep-Sea Research*, 37(7): 1121—1134.
- Li, W. K. W. & Dickie, P. W., 1991, Light and dark  $^{14}\text{C}$  uptake in dimly-lit oligotrophic waters: relation to bacterial activity, *J. Plank. Res. Suppl.*, 13: 29—44.
- Michaels, A. F. & Silver, M. W., 1988, Primary production, sinking fluxes and the microbial food web, *Deep-Sea Res.*, 35: 473—490.

- Moloney C. F. & Field, J. G., 1985, Use of particle-size data to predict potential pelagic fish yields of some southern African areas, *S. Afr. J. Mar. Sci.*, **3**: 119—128.
- Moloney, C. L. & Field, J. G., 1991, The size-based dynamics of plankton food webs, *J. Plankton Res.*, **13**(5): 1 003—1 092.
- Mopper, K., Schultz, C. A. & Park, Y. C., 1991, Fluorescence profiling as a possible tool for studying the nature and water column distribution of DOC components, *In Background Paper Prepared for the Workshop on "The Measurement of Dissolved Organic Carbon and Nitrogen in Natural Waters"*, Seattle, WA, pp. 1—12.
- Quinones, R. A. & Platt, T., 1991, The relationship between the *f*-ratio and the *P*: *R* ratio in the pelagic ecosystem, *Limnol. Oceanogr.*, **36**(1): 211—213.
- Scaria, D., 1988, On the role of bacteria in secondary production, *Limnol. Oceanogr.*, **33**(5): 220—224.
- SCOR, 1990, JGOFS science plan, *JGOFS Reports*, **5**: 1—51.
- Sharp, J. H., 1991, Review of carbon, nitrogen, and phosphorus biogeochemistry, *Review of Geophysics*, Suppl. (1991): 648—657.
- Stockner, J. G. & Antia, N. J., 1986, Algal picoplankton from marine and fresh water ecosystems: a multidisciplinary perspective, *Can. J. Fish. Aqu. Sci.*, **43**: 2 472—2 503.
- Suttle, C. A., Fuhrman, J. A. & Capore, D. G., 1990, Rapid ammonium cycling and concentration dependent partitioning of ammonium and phosphate: implication for carbon transfer in plankton communities, *Limnol. Oceanogr.*, **35**(2): 424—433.
- Sondergaard, M., Riemann, B. & Forgensen, N. O. G., 1985, Extracellular organic carbon (EOC) released by phytoplankton and bacterial production, *OIKOS*, **45**: 323—332.
- Zlotnik, I. & Dubinsky, Z., 1989, The effect of light and temperature on DOC excretion by phytoplankton, *Limnol. Oceanogr.*, **34**: 831—839.

## THE STRUCTURE OF MARINE PRIMARY PRODUCTIVITY\*

Jiao Nianzhi, Wang Rong

(*Institute of Oceanology, Academia Sinica, Qingdao, 266071*)

### ABSTRACT

Great progresses have been made in the field of marine primary productivity study during the past years. At the present time, it seems to be essential to study the primary productivity not only by measuring its magnitude but also by studying its structure if we are to have a good understanding of the energy flow of a marine pelagic ecosystem. The "structure" includes four categories: 1. the component structure—contributions of different producers (phytoplankton, autotrophic bacteria); 2. the particle size structure—contributions of different size grades (pico-, nano-, and netplankton); 3. the products structure—the ratio of photosynthetically produced POC to DOC; 4. the function structure—the ratio of new production to regenerated production.

**Key words** Primary productivity/production Marine ecology Phytoplankton  
New production

\* Contribution No. 2199 from the Institute of Oceanology, Academia Sinica.