

热带西太平洋 M4 海山超微型浮游生物 的生态分布特点*

赵燕楚^{1, 2, 3} 赵 丽^{1, 2, 4} 董 逸^{1, 2, 4} 张武昌^{1, 2, 4}
李学刚^{1, 2, 4} 赵 苑^{1, 2, 4}① 肖 天^{1, 2, 4}①

(1. 中国科学院海洋生态与环境科学重点实验室(中国科学院海洋研究所) 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 青岛 266237; 3. 中国科学院大学 北京 100049; 4. 中国科学院海洋大科学研究中心 青岛 266071)

摘要 获取并分析了 2017 年 8 月热带西太平洋 M4 海山水体中的超微型浮游生物样品, 根据流式细胞术的散射光和荧光信号, 检测到 M4 海山各水层中普遍存在四个超微型自养浮游生物类群(聚球藻、原绿球藻、微微型真核浮游生物、微型真核浮游生物)和两个超微型异养原核生物类群(低核酸含量和高核酸含量异养原核生物)。聚球藻丰度高值出现在 100m 以浅; 原绿球藻和微微型真核浮游生物丰度高值区在深层叶绿素最大值附近(75—150m); 微型真核浮游生物和异养原核生物分布范围较广, 150m 以浅丰度较高。异养原核生物的生物量(1.68—11.25 $\mu\text{gC/L}$)高于自养浮游生物(0.05—6.02 $\mu\text{gC/L}$)的生物量。在超微型自养浮游生物中, 原绿球藻生物量在 100—150m 水层占优势(53.83% \pm 6.32%), 微型真核浮游生物的生物量在 75m 以浅(58.62% \pm 8.53%)和 200—300m 水层占优势(46.18% \pm 7.82%)。在异养原核生物中, 高核酸含量异养原核生物的生物量所占百分比(61.05% \pm 3.98%)高于低核酸含量异养原核生物(38.95% \pm 3.98%), 然而在海山附近 DCM 层低核酸含量异养原核生物比例最高可达 58.64%。冗余分析表明, 超微型浮游生物的丰度与温度呈正相关, 与深度和营养盐呈负相关关系。在 M4 海山超微型自养浮游生物分布没有明显的“海山效应”, 但海山的存在会对异养原核生物两个类群生物量的比例产生影响。

关键词 超微型浮游生物; 丰度; 生物量; M4 海山; 西太平洋
中图分类号 Q938.1 **doi:** 10.11693/hyhz20191200268

超微型浮游生物(ultraplankton, $<10\mu\text{m}$)包括全部的微微型浮游生物(picoplankton, $0.2\text{—}2\mu\text{m}$)和部分微型真核浮游生物(nanoeukaryotes, $2\text{—}20\mu\text{m}$, NEUK), 是海洋微食物网的重要组成部分(Murphy *et al.*, 1985)。根据营养类型, 微微型浮游生物主要为微微型自养浮游生物和微微型异养浮游生物, 前者主要包括聚球藻(*Synechococcus*, SYN)、原绿球藻(*Prochlorococcus*, PRO)、微微型真核浮游生物(picoeukaryotes, PEUK); 微微型异养浮游生物主要包括细菌和古菌, 二者合

称异养原核生物(heterotrophic prokaryotes, HP)(Campbell *et al.*, 1997)。根据核酸含量的高低, 异养原核生物又分为低核酸含量异养原核生物(low nucleic acid content heterotrophic prokaryotes, LNA)和高核酸含量异养原核生物(high nucleic acid content heterotrophic prokaryotes, HNA) (Gasol *et al.*, 1999)。微型真核浮游生物多样性非常高, 大洋中主要由普林藻纲、硅藻纲、青绿藻纲、浮生藻纲、隐藻纲的浮游生物组成(Xu *et al.*, 2018)。尽管超微型浮游生物的体积较小, 但它们数量巨大、

* 国家科技基础资源调查专项, 2017FY100803 号; 国家重点研发计划, 2017YFA0603204 号; 国家自然科学基金项目, 41806178 号, 91751202 号。赵燕楚, 博士研究生, E-mail: z18306421151@163.com

通信作者: 赵 苑, 副研究员, E-mail: yuanzhao@qdio.ac.cn; 肖 天, 博士生导师, 研究员, E-mail: txiao@qdio.ac.cn
收稿日期: 2019-12-20, 收修改稿日期: 2020-03-16

分布广泛, 因此是海洋生物量和生产力的主要贡献者, 也是海洋生态系统物质和能流的主要承担者 (Azam *et al.*, 2007)。在寡营养海域超微型浮游生物对总浮游植物生物量的贡献可达 90%, 对初级生产力的贡献可达 80% (Li *et al.*, 1983; Agawin *et al.*, 2000)。此外, 在大洋中它们可以通过形成聚集体或被微型浮游动物或更高营养级的中型浮游动物摄食, 通过粪便和尸体的沉降, 从表层向深海输送碳 (Richardson *et al.*, 2007); 也可以通过微型生物泵将溶解有机碳转化为惰性有机碳, 在储碳过程中发挥重要作用 (Jiao *et al.*, 2010)。

海山是指自海底升高 1000m, 且不露出海面的地形隆起 (Rogers, 1994)。海山和洋流的相互作用会形成内波、上升流、泰勒柱、涡旋等物理过程, 这些物理过程可能会导致海山区初级生产力和浮游生物生物量升高, 从而支撑较高的鱼类和底栖生物量, 这一现象被称为“海山效应” (Dower *et al.*, 1996; 张武昌等, 2014)。目前, 海山区浮游生态学研究比较少, 海山对浮游生物的影响也没有一致结论。在热带西太平洋 Y3 和 M2 海山研究中, 初级生产力、叶绿素 *a*、微食物网生物等都没有在山顶附近发现升高的现象 (张文

静等, 2016; 代晟等, 2017; 赵丽等, 2017)。Sime-Ngando 等 (1992) 在东太平洋亚北极的 Cobb 海山发现纤毛虫生物量升高。

热带西太平洋表层水温较高、营养盐含量低、受北赤道流影响, 水文环境较为复杂; 此外全球约一半的海山位于太平洋, 其中大多数在热带西太平洋海域 (Yesson *et al.*, 2011), 然而目前对该海域的海山调查研究较少。因此, 本研究选取了位于热带西太平洋的 M4 海山, 采用流式细胞术对 0—300m 水层超微型浮游生物的丰度、生物量及分布特点进行了调查, 以期了解 M4 海山超微型浮游生物的分布特征及与环境因子之间的关系, 为深入了解海山区浮游生态特点提供依据。

1 材料与方法

1.1 调查站位

2017 年 8 月 7 日—9 月 5 日乘“科学号”调查船在热带西太平洋 M4 海山 (10.3°—10.9°N, 139.9°—140.4°E) 进行样品采集, 共设 A、B 两个断面, 分别为东西向和南北向, 交叉于海山顶 (图 1)。海山山顶距海面 57m, 10 号站最深 (5999m)。

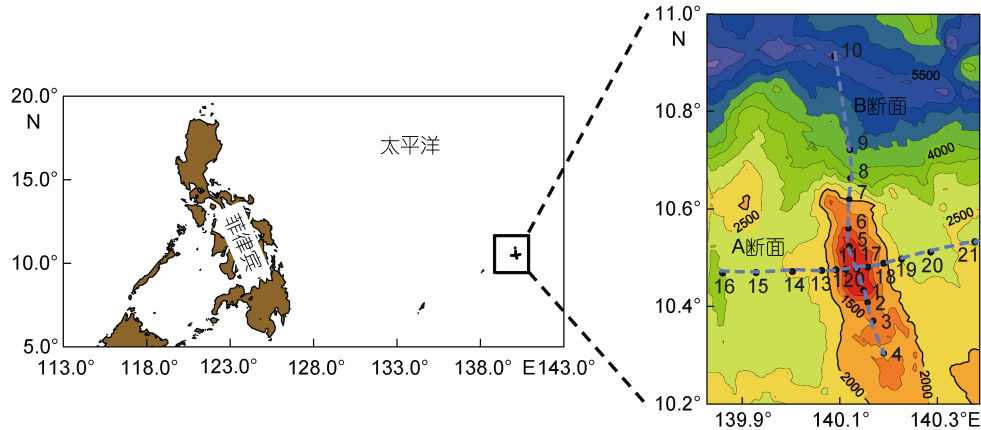


图 1 M4 海山采样站位图

Fig.1 Sampling stations in M4 Seamount
注: 等值线表示深度(m)

1.2 理化参数的测定

用 CTD (Sea-Bird SBE 9, Sea-Bird 公司, 美国) 及附带的叶绿素浊度传感器 (WET Labs 公司, 美国) 测量各站表层到 300m 的温度、盐度、水深和叶绿素 *a* 荧光值。按海洋调查规范测定营养盐浓度: 在各水层采集水样 250mL, 用 0.7 μ m Whatman GF/F 滤膜过滤后装入 250mL 高密度聚乙烯瓶, 用体积分数为 2% 的氯仿固定后于 -20 $^{\circ}$ C 中保存, 用 QuAAtro 连续流动分

析仪 (SEAL 公司, 德国) 分析测定溶解无机氮 (DIN) 和磷酸盐 (PO_4^{3-})。其中 DIN 浓度为硝酸盐 (NO_3^-)、亚硝酸盐 (NO_2^-) 和铵盐 (NH_4^+) 的浓度总和。

1.3 超微型浮游生物样品采集及测定

在各水层采集海水 4mL, 加入 10% 多聚甲醛固定, 终浓度为 1% (V/V), 在室温下避光固定 20min 后放于液氮罐中保存, 用于超微型浮游生物丰度的检测。在实验室内将样品在室温下避光融化, 用流式细

胞仪(BD FACSJazz, 美国)检测。分析超微型自养浮游生物时, 取 2mL 样品, 加入 2 μ m 荧光微球溶液(Polysciences, 美国)作为标准内参, 上机检测 3min。根据前向、侧向散射光(与细胞的大小、密度和形态有关)以及红色、橙色荧光信号(与叶绿素、藻红蛋白有关), 可检测到四个超微型自养浮游生物类群(SYN, PRO, PEUK, NEUK)。对于超微型异养原核生物, 取 50 μ L 样品, 加入 250 μ L TE (Tris-EDTA, 100mmol/L Tris-Cl, 10mmol/L EDTA, pH=8.0, Sigma, 美国)缓冲溶液稀释, 再加入 4 μ L 的 SYBR Green I 染料(Molecular Probes, 美国)避光染色 20min 后上机检测 30s。根据侧向散射光和绿色荧光(与核酸含量有关)信号, 可检测两个异养原核生物类群(LNA 和 HNA)。

1.4 生物量

超微型浮游生物的生物量是由丰度乘以单个细胞的碳转换系数得到。SYN、PRO、PEUK、NEUK、HP (LNA 和 HNA) 的转换系数分别为: 250、49、671、3498、20fgC/cell (Campbell *et al.*, 1997; Girault *et al.*, 2013)。

1.5 数据处理与分析

用 Surfer 13 和 Origin 8.5 软件分析超微型浮游生物的垂直分布情况。用 CANOCO for Window 4.5 进行冗余分析(Redundancy analysis, RDA), 研究超微型浮游生物丰度与环境因子之间的相关性, 其中超微型浮游生物丰度的数据经过以 10 为底的对数转换。

2 结果

2.1 水文环境

M4 海山 0—300m 的水温范围在 9.68—31.00 $^{\circ}$ C, 由表层至 300m 水层, 温度逐渐降低(图 2)。盐度范围在 33.00—35.13, 平均值为 34.27 \pm 0.45。等温线和等盐线在山顶处出现下凹(图 2), 在 100—200m 水层可观察到温度和盐度跃层。营养盐 DIN 和 PO₄³⁻的平均值分别为 5.55 \pm 3.00 μ mol/L 和 0.19 \pm 0.30 μ mol/L, 两者的垂直分布趋势一致, 即 200m 以浅浓度较低, 200m 以深逐渐升高, 在东西方向山顶附近 DIN 和 PO₄³⁻等值线上凸(图 2)。

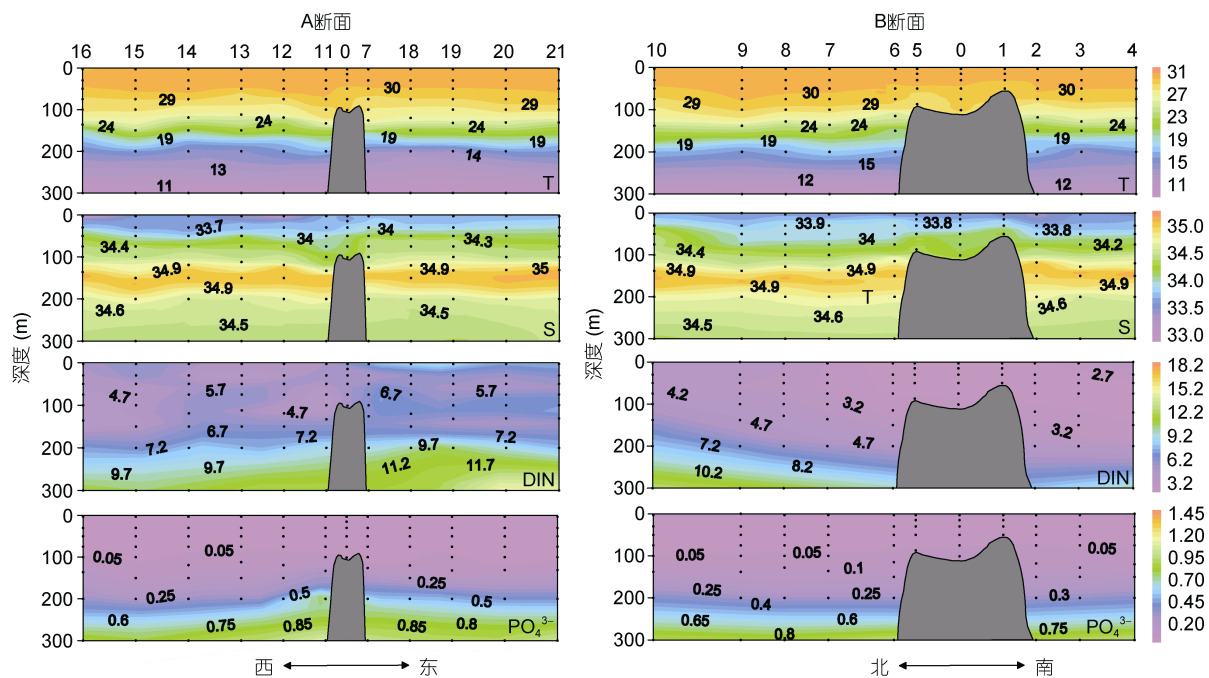


图 2 M4 海山 A、B 断面温度(T , $^{\circ}$ C)、盐度(S)、营养盐浓度(DIN, PO₄³⁻, μ mol/L)垂直分布

Fig.2 Vertical distributions of temperature (T , $^{\circ}$ C), salinity (S), nutrient concentrations (DIN, PO₄³⁻, μ mol/L) along Transects A and B in M4 Seamount

2.2 超微型浮游生物各类群丰度的分布及其与环境因子的关系

叶绿素 a 荧光高值分布在 75—200m 水层, 深层叶绿素最大值(Deep Chlorophyll Maximum, DCM)位于 100—150m 水层, 与温度和盐度跃层的深度相近

(图 3)。SYN 的丰度范围在(0.01—1.49) $\times 10^3$ cells/mL, 平均值为(0.54 \pm 0.40) $\times 10^3$ cells/mL, 其垂直分布的高值区在 0—100m 水层之间。PRO 是丰度最高的超微型自养浮游生物, 丰度变化范围在(0.09—153.89) $\times 10^3$ cells/mL, 平均值为(18.06 \pm 30.24) $\times 10^3$ cells/mL。

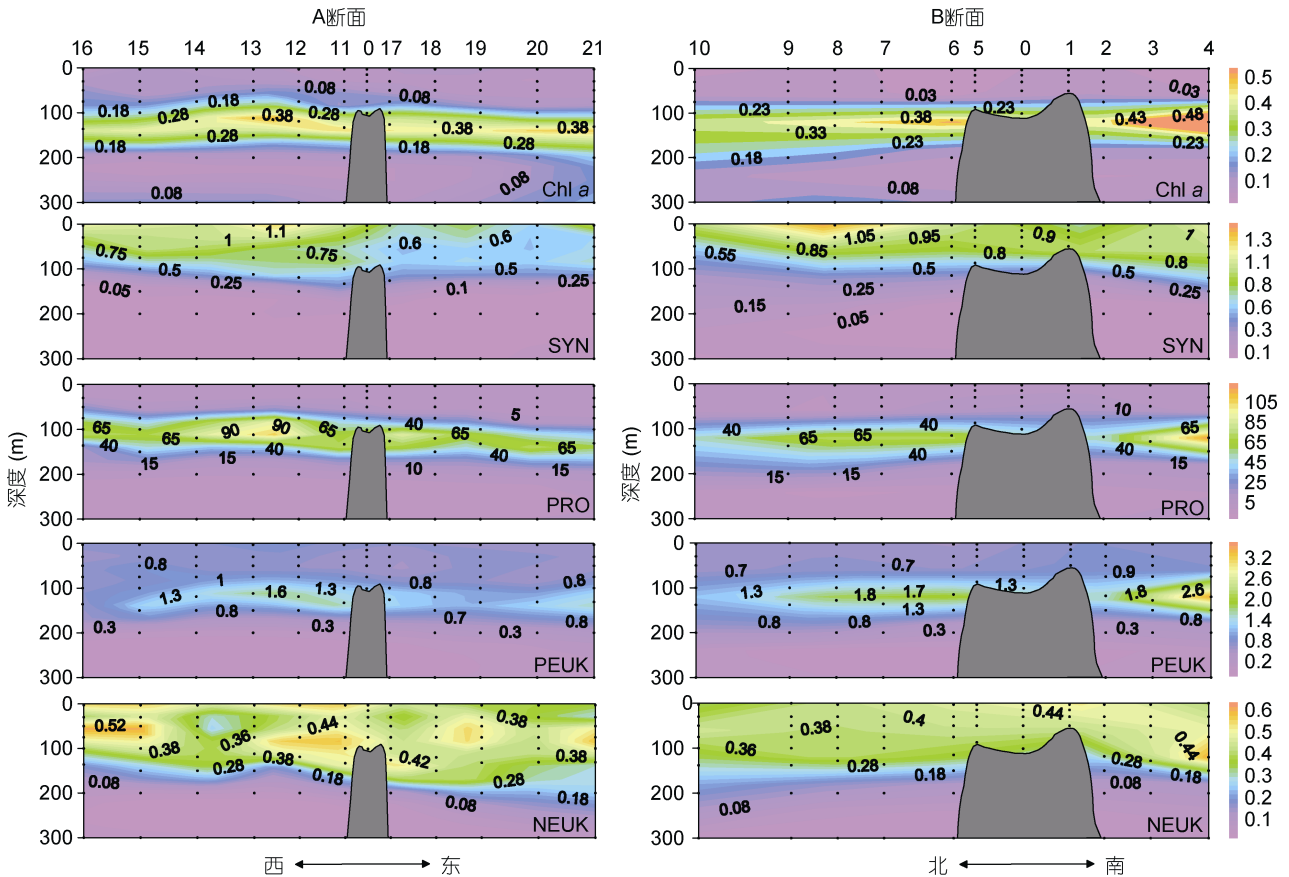


图3 M4海山A、B断面叶绿素 a 荧光值(chl a), 聚球藻(SYN, $\times 10^3$ cells/mL)、原绿球藻(PRO, $\times 10^3$ cells/mL)、微微型真核浮游生物(PEUK, $\times 10^3$ cells/mL)、微型真核浮游生物(NEUK, $\times 10^3$ cells/mL)丰度垂直分布

Fig.3 Vertical distributions in *in-situ* chlorophyll a fluorescence (chl a) and abundances of *Synechococcus* (SYN, $\times 10^3$ cells/mL), *Prochlorococcus* (PRO, $\times 10^3$ cells/mL), picoeukaryotes (PEUK, $\times 10^3$ cells/mL), and nanoeukaryotes (NEUK, $\times 10^3$ cells/mL) along Transects A and B in M4 Seamount

PRO的垂直分布与叶绿素 a 荧光相似, 丰度的高值分布在75—150m 水层之间。PEUK 的丰度范围在 $(0.00—3.51) \times 10^3$ cells/mL, 平均值为 $(0.73 \pm 0.55) \times 10^3$ cells/mL。PEUK 的垂直分布趋势与PRO类似, 丰度高值都位于DCM层附近, 但PEUK的高值区略深于PRO, 主要在100—150m 水层。NEUK 丰度远低于其它超微型自养浮游生物, 丰度变化范围在 $(0.00—0.65) \times 10^3$ cells/mL, 平均值为 $(0.31 \pm 0.19) \times 10^3$ cells/mL。NEUK 的垂直分布范围比较广, 从表层至150m 水层丰度都较高, 在站点10、19、20、21丰度高值可深达200m (图3)。

HP 是丰度最高的超微型浮游生物, 丰度范围在 $(0.73—7.32) \times 10^5$ cells/mL, 平均值为 $(4.07 \pm 1.94) \times 10^5$ cells/mL, 比超微型自养浮游生物高约两个数量级。HP 的丰度在200m 以浅较高, 最高值位于150m 以浅水体。在各站均检测到LNA 和HNA 两个异养原核生物类群。LNA

和HNA 的丰度平均值分别为 $(1.56 \pm 0.74) \times 10^5$ cells/mL 和 $(2.51 \pm 1.25) \times 10^5$ cells/mL, 它们的垂直分布与总HP 一致, 高值区均位于150m 水层以浅(图4)。LNA/HNA 的比值范围在0.31—1.41, 平均值为 0.65 ± 0.17 。LNA/HNA 的比值在DCM 层显著高于其它水层。此外, 在DCM 层60 个采样点中有7 个该比值超过了1(即LNA 的丰度高于HNA), 这7 个采样点分别在站点2、3、10、16、18 (图4)。

M4 海山超微型浮游生物丰度与环境因子之间的RDA 分析结果显示, 第一和第二轴共解释了75.9% 的超微型浮游生物的变化, 以及99.7% 的超微型浮游生物与环境因子的关系(图5)。SYN、NEUK、PEUK、LNA、HNA 与温度呈正相关关系, 与深度、 PO_4^{3-} 、DIN 呈负相关关系; PRO 与叶绿素 a 荧光值呈正相关关系。LNA 占总异养原核生物的百分比与叶绿素 a 荧光值呈正相关关系。

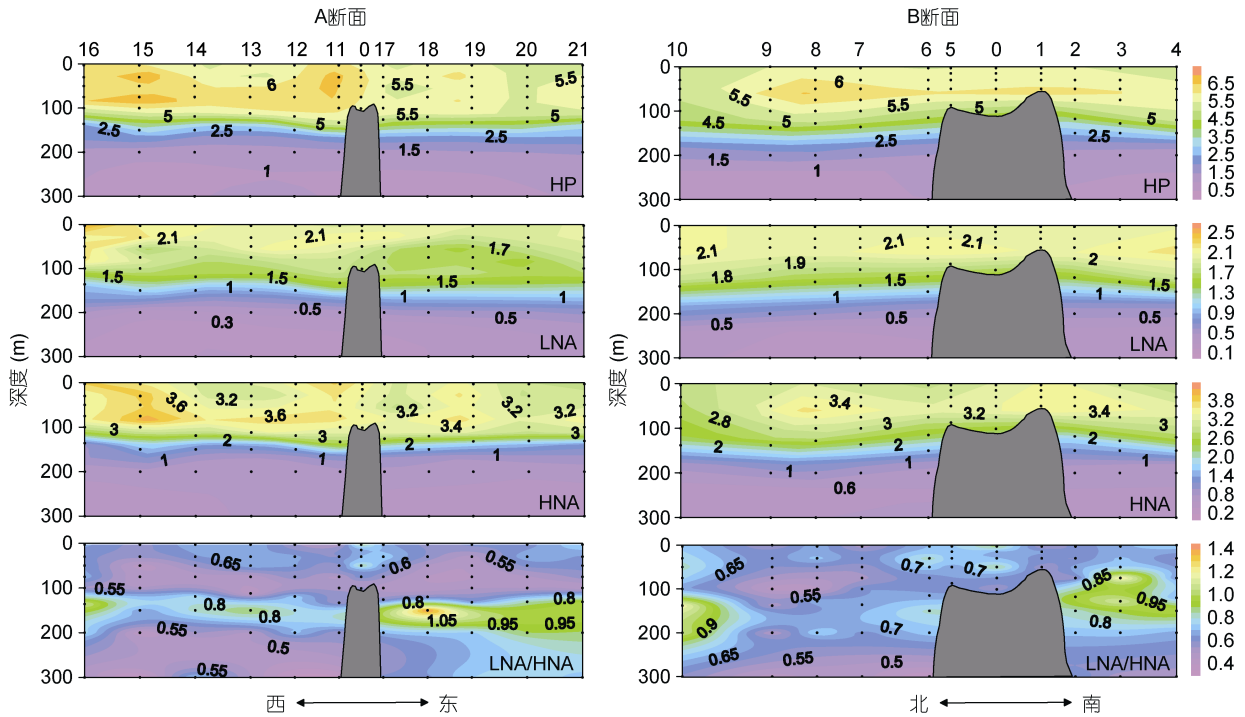


图 4 M4 海山 A、B 断面总异养原核生物(HP, $\times 10^5$ cells/mL)、低核酸含量异养原核生物(LNA, $\times 10^5$ cells/mL)、高核酸含量异养原核生物(HNA, $\times 10^5$ cells/mL)丰度、低核酸含量与高核酸含量异养原核生物丰度比值(LNA/HNA)垂直分布

Fig.4 Vertical distributions in abundances of total heterotrophic prokaryotes (HP, $\times 10^5$ cells/mL), low nucleic acid content heterotrophic prokaryotes (LNA, $\times 10^5$ cells/mL), high nucleic acid content heterotrophic prokaryotes (HNA, $\times 10^5$ cells/mL), and the ratio of low and high nucleic acid content heterotrophic prokaryotes abundances (LNA/HNA) along Transects A and B in M4 Seamount

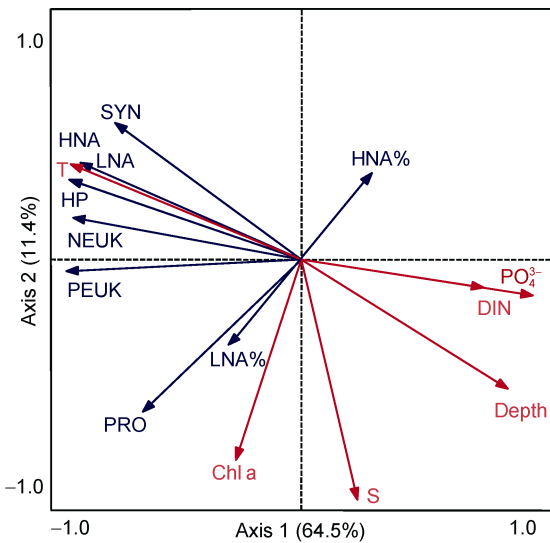


图 5 300m 以浅超微型浮游生物与环境因子之间的冗余分析

Fig.5 Redundancy analysis between ultraplankton and environmental parameters in the upper 300m water column
注: 深蓝色箭头表示超微型浮游生物; 红色箭头表示环境因子

2.3 超微型浮游生物各类群生物量及百分比

超微型浮游生物总生物量平均值为 $11.23 \pm 5.20 \mu\text{gC/L}$, 最高值为 100m 水层的 $16.31 \mu\text{gC/L}$, 最低值为 300m

水层的 $1.73 \mu\text{gC/L}$, 其中异养原核生物的生物量远高于超微型自养浮游生物。

超微型自养浮游生物的生物量范围在 $0.05\text{—}6.02 \mu\text{gC/L}$ 之间, 平均值为 $2.69 \pm 1.92 \mu\text{gC/L}$ 。130m 以浅生物量随深度增加逐渐升高, 130m 以深生物量随深度增加逐渐降低(图 6)。超微型自养浮游生物各类群有不同的垂直分布模式, 生物量的主要贡献者在不同水层发生变化。75m 以浅随深度增加 SYN 生物量逐渐降低, PRO 逐渐升高, PEUK 和 NEUK 生物量分布比较均匀; NEUK 在超微型自养浮游生物中所占百分比最高为 $58.62\% \pm 8.53\%$, 其次是 PEUK 为 $20.22\% \pm 2.68\%$, SYN 和 PRO 所占百分比比较低分别为 $8.75\% \pm 2.19\%$ 和 $12.41\% \pm 13.28\%$ 。100—150m (DCM) 水层中 SYN 生物量极低, PRO 和 PEUK 明显升高, NEUK 略有降低; PRO 的生物量超过 NEUK, 在超微型自养浮游生物中占优势($53.83\% \pm 6.32\%$)。DCM 以深(200—300m)各类群生物量都明显下降, NEUK 是生物量的主要贡献者($46.18\% \pm 7.82\%$)。

HP 生物量范围为 $1.68\text{—}11.25 \mu\text{gC/L}$, 平均值为 $8.54 \pm 3.28 \mu\text{gC/L}$ 。100m 以浅 HP 生物量相对较高, 100m 以深生物量随深度增加逐渐降低。在 HP 中 LNA

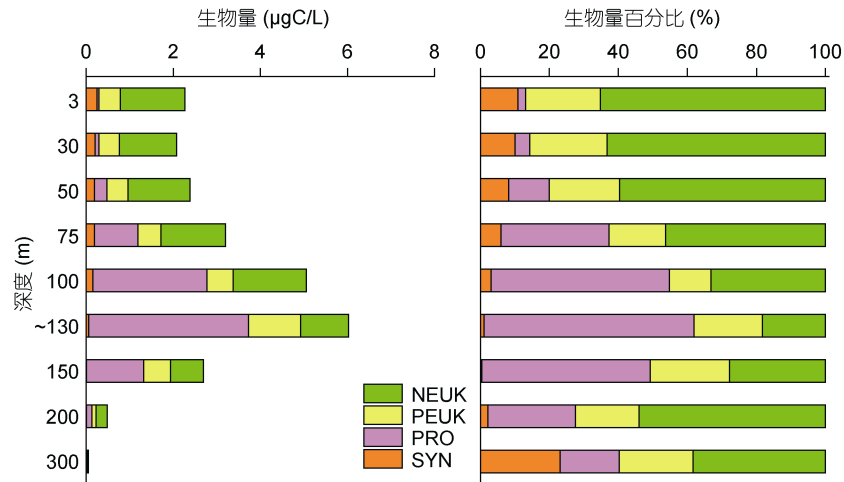


图 6 M4 海山超微型自养浮游生物的生物量及百分比的垂直分布

Fig.6 Vertical distributions of autotrophic ultraplankton biomass and percentage in M4 Seamount

和 HNA 生物量平均值分别为 $3.29 \pm 1.22 \mu\text{gC/L}$ 和 $5.25 \pm 2.32 \mu\text{gC/L}$, 二者的垂直分布与总 HP 一致。LNA 在总异养原核生物中所占百分比范围在 34.18%(300m)—46.59%(150m), 平均值为 $38.95 \pm 3.98\%$; HNA 百分比范围在 53.41%(150m)—65.82%(300m), 平均值为 $61.05 \pm 3.98\%$, 总体来说 LNA 所占的比例低于 HNA(图 7)。

3 讨论

3.1 M4 海山超微型自养浮游生物生物量的分布及影响因素

本研究中超微型浮游生物各类群的丰度与以往大洋中报道的结果具有可比性。M4 海山 SYN、PRO、PEUK、NEUK、HP 丰度值与热带和亚热带西太平洋、

热带西太平洋 Y3 和 M2 海山、亚热带北太平洋 ALOHA 站、大西洋北部环流等海域检测值相近, 略低于北太平洋副热带环流西部和赤道太平洋海域(表 1)。

超微型自养浮游生物中生物量的主要贡献者因海域等不同而发生变化。在低纬度海域 PRO 和 PEUK 对总生物量贡献较大, SYN 和 NEUK 相对较小。Painter 等(2014)在亚热带北大西洋东部(26.2°N , 31.1°W)研究发现 100m 以浅 PRO 是生物量的主要贡献者, 其次是 PEUK; 在 100—150m 水层 PRO 的贡献有所下降, 但仍高于 PEUK; 在 150—200m 水层 PEUK 生物量的贡献超过 PRO。在亚热带北太平洋 ALOHA 站位($22^\circ45'\text{N}$, 158°W), 表面混合层(0—50m)、DCM 层($114 \pm 18\text{m}$)、DCM 层以深(120—175m)PRO 生物量的贡献都要高于其他自养类群(Campbell *et al.*,

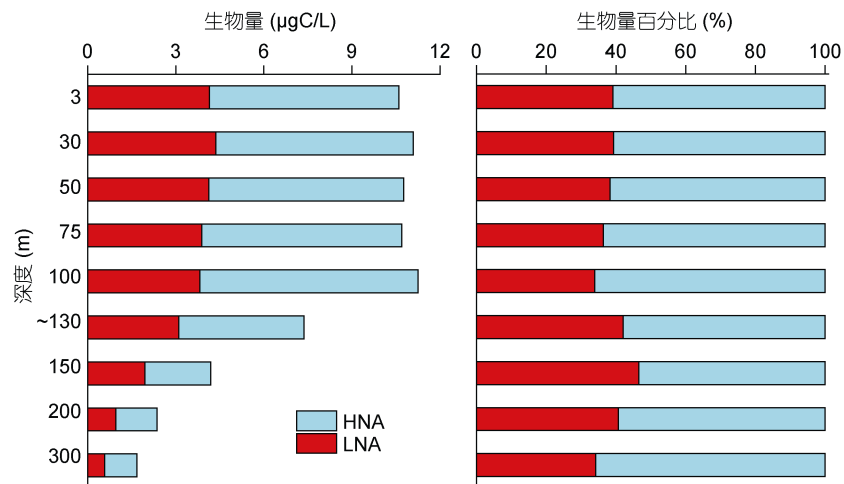


图 7 M4 海山低核酸含量和高核酸含量异养原核生物的生物量及百分比的垂直分布

Fig.7 Vertical distributions of low and high nucleic acid content heterotrophic prokaryotes in biomass and percentage in M4 Seamount

表 1 不同海区超微型浮游生物丰度的比较
Tab.1 Comparison in abundance of ultraplankton in different regions of the global oceans

研究海区	经纬度	SYN ($\times 10^3$ cells/mL)	PRO ($\times 10^3$ cells/mL)	PEUK ($\times 10^3$ cells/mL)	NEUK ($\times 10^3$ cells/mL)	HP ($\times 10^5$ cells/mL)	参考文献
西太平洋 M4 海山	10.3—10.9°N, 139.9—140.4°E	0.01—1.49 (0.54±0.40)	0.09—153.89 (18.06±30.24)	0.00—3.51 (0.73±0.55)	0.00—0.65 (0.31±0.19)	0.73—7.32 (4.07±1.94)	本研究
热带和亚 热带西太 平洋	2—23°N, 121—130°E	0.15—63	0.12—100	0.03—2.8		0.2—12.8	Liang <i>et al</i> , 2017
西太平洋 Y3 海山	8.7—9.1°N, 137.6—138°E	0.84±0.56	42.18±46.42	1.99±1.54		3.16±0.90	赵丽等, 2017
西太平洋 M2 海山	11.1—11.5°N, 139.1—139.6°E	0.88±0.29	23.89±43.15	1.21±1.06		3.73±0.82	赵丽等, 2017
北太平洋 副热带环 流西部	13.25—33.6°N, 141.5°E	1.94—27.3	2.05—434	0.05—11.5	0.7—3	<5—29	Girault <i>et al</i> , 2013
赤道太 平洋	0°N, 145°E—160°W	最大值 26	最大值 180	最大值 10			Matsumoto <i>et al</i> , 2004
赤道太平 洋(西部 暖池)	0°N, 167°E	<1.5±0.1	最大值 190	最大值 2.3			Blanchot <i>et al</i> , 2001
亚热带北 太平洋 ALOHA 站	22°45'N, 158°W	最大值 1.1—6.3	最大值 140—320	最大值 0.7—6.2	最大值 0.003—0.14	0.9—7.4	Campbell <i>et al</i> , 1997
大西洋北 部环流	29°21.24'N, 6°26'—48°55'W			最大值 3	最大值 0.54		Tarran <i>et al</i> , 2006

1997)。然而, 一些研究发现在高纬度海域 NEUK 对总生物量的贡献也较高。Tarran 等(2001)在东北大西洋(36°42'—59°18'N, 19°12'—20°12'W)100m 以浅研究发现 NEUK 的生物量贡献最高, 可达 61.20%。Van Oostende 等(2017)在靠近亚北极(54°N, 20°W)的北大西洋发现 NEUK 对微型型和微型自养浮游生物的贡献高达 86%。本研究结果显示在热带西太平洋 M4 海山(10.3—10.9°N, 139.9—140.4°E), NEUK 在 75m 以浅(58.62%)和 200—300m 水层(46.18%)也是生物量的主要贡献者, 100—150m 水层生物量的主要贡献者是 PRO。

温度、光照和营养盐等环境因子是影响 PRO 和 NEUK 生物量分布的重要因素。M4 海山位于寡营养的热带海域, 光照较强, 表层水温达到 30°C; 水体长期存在物理分层, 上层营养盐含量较低。由于 PRO 的光系统 II 的热敏感性, 其适宜的生长温度高于 15°C; 在表层水中强光照对 PRO 的生长有抑制作用(Otero-Ferrer *et al*, 2018)。因此, 温度适宜, 光照较弱

且营养盐含量相对较高的 DCM 层更适合 PRO 的生长。NEUK 生物多样性较高, 能够适应不同的光照、温度等环境条件(Marie *et al*, 2010)。此外, NEUK 细胞体积较大, 碳含量高。这两方面因素共同导致 NEUK 生物量在表层和深层占优势。RDA 研究结果显示超微型自养浮游生物(SYN, PEUK, NEUK)与营养盐呈负相关关系, 一是由于超微型自养浮游生物体积小, 在寡营养环境中更有竞争优势; 二是深层海水中的营养盐含量较高, 但温度低、光照弱不利于超微自养浮游生物的生长, 温度和光照是深层海域中主要的限制因素(Agawin *et al*, 2000)。

3.2 LNA 和 HNA 生物量比例的变化及影响因素

根据流式细胞术的绿色荧光和侧向散射光通常可以将水生生态系统中的异养原核生物分为 2 或 3 个类群(Gasol *et al*, 1999; Girault *et al*, 2015)。本研究中, 我们检测到 2 个具有相似的侧向散射光, 不同荧光强度的类群: LNA 和 HNA。从淡水到咸水、寡营养到富营养等多种环境中都有 LNA 和 HNA 的报道

(Nishimura *et al*, 2005; Otero-Ferrer *et al*, 2018)。LNA 和 HNA 的生态效应有差异。HNA 细胞体积较大, 通常被认为是生长活跃的细菌, 能够对捕食压力和营养盐变化做出迅速反映。而最初的研究认为 LNA 可能是不活跃或者已经死亡的细菌(Gasol *et al*, 1999), 后来研究表明在一些寡营养环境中, LNA 也具有代谢活性, 是异养原核生物的重要组成部分, 对碳生物量有重要贡献(Zubkov *et al*, 2001; Jochem *et al*, 2004)。海洋 LNA 和 HNA 的类群组成也有显著差异, HNA 主要由红杆菌、拟杆菌和 SAR116 组成, 而其他群体如 SAR11 和 SAR86 是 LNA 主要组成部分(Vila-Costa *et al*, 2012)。目前对这两个类群的生态作用分析研究有限, 有待于深入研究。

根据以往报道, 不同海域中异养原核生物的优势类群不同。HNA 通常在高生产力的近岸海域占优

势, 如南澳大利亚大陆架上升流区、地中海沿岸、加利福尼亚沿岸上升流区(Gasol *et al*, 1999; Paterson *et al*, 2012; Otero-Ferrer *et al*, 2018)。LNA 通常在北太平洋、大西洋中部等寡营养大洋环境中占优势(Li *et al*, 1995; Girault *et al*, 2015)。本研究中, 各站位 HNA 生物量百分比平均值为 61.05%, 远高于 LNA, 与近岸研究结果比较相似(表 2), 但在 DCM 层内, LNA 生物量的比例明显升高, 尤其是在海山附近可高达 58.64%。这种 DCM 层内 LNA 占优势的情况在地中海西北部也有出现。Scharek 等(2007)在地中海西北部表层和 DCM 层中 LNA 和 HNA 的生长率和被摄食率研究发现, 表层 HNA 的生长率和被摄食率均显著高于 LNA, 而 DCM 层 LNA 的生长率和被摄食率高于 HNA, 但差异并不显著; HNA 是表层水体中活性较高的组成部分, LNA 在 DCM 层较为活跃。

表 2 不同海区低核酸含量和高核酸含量异养原核生物占总异养原核生物百分比的比较

Tab.2 Comparison in percentage of low and high nucleic acid contents of heterotrophic prokaryotes in different regions of the global oceans

研究海区	经纬度	亚群数量	LNA%	HNA%	参考文献	
西太平洋 M4 海山	10.3—10.9°N, 139.9—140.4°E	2	23.66—58.51 平均值 38.95	41.49—76.34 平均值 61.05	本研究	
北太平洋	13.25—33.6°N, 141.5°E	3	47—63		Girault <i>et al</i> , 2015	
大洋	西南大西洋	13—25°S, 28—42°W	2	54.83	45.17	Andrade <i>et al</i> , 2007
	西南大西洋	13—25°S, 28—42°W	2	59	41	Andrade <i>et al</i> , 2003
	北大西洋中部	25—55°N, 0—60°W	2	64	36	Li <i>et al</i> , 1995
	热带和亚热带大西洋	30°N—30°S, 10—50°W	2	59	41	Otero-Ferrer <i>et al</i> , 2018
	地中海沿岸		2	~45	~55	Gasol <i>et al</i> , 1999
	西北地中海	43°25'N, 7°52'E	2	42.9	57.1	Winter <i>et al</i> , 2009
	澳大利亚大陆架	37°20'—38°S, 139°12'—139°48'E	3		上升流区: 84.3—93.4	Paterson <i>et al</i> , 2012
近岸	加利福尼亚沿岸上升流	42°N, 4°E	2	37	63	Otero-Ferrer <i>et al</i> , 2018
	瓜纳巴拉湾	22°41'—22°57'S, 43°02'—43°16'W	2	7—45 平均值 22	58—93 平均值 78	Andrade <i>et al</i> , 2003
	深圳近海		2	17.07—74.03	25.97—82.93	李建洋等, 2017

异养原核生物的分布受环境和生物两方面因素的影响。M4 海山是一座典型的浅海山, 山顶距海面约 57m。已有研究表明浅海山与海流的相互作用会产生水文动态变化, 产生内波、上升流、涡旋、泰勒柱等, 如在东北太平洋 Cobb 海山、西北太平洋 Minami-Kasuga 海山、西南印度洋六座海山(Genin *et al*, 1985; Dower *et al*, 1992; Read *et al*, 2017)。虽然目前没有关于 M4 海山环流的直接数据, 但 Ma 等(2019)在 M4 海山(即该文中的 C4 海山)观察到了营养盐等值线在山顶附近有明显的抬升, 说明营养盐存在一个自下而上的抬升过程;

同时与远离 M4 海山的参考站位相比, 海山区营养盐的浓度较高。这些现象表明 M4 海山可能存在将低高温营养盐的深层水带到浅层的局部扰动或上升流。水文条件的变化会对 LNA、HNA 生长产生影响。Andrade 等(2007)在西南大西洋(13—25°S, 28—42°W)19°S 以南的区域发现 LNA 占优势, 并认为这与该地区存在涡旋和上升流有关。因此在 M4 海山上升流的存在可能是海山附近 LNA 生物量比例升高的原因之一。此外, 病毒的侵染、裂解也会对异养原核生物亚群的比例产生影响。已有实验证明 HNA 更容易受到病毒的侵染、

裂解(Bonilla-Findj *et al*, 2009)。在 M4 海山区浮游病毒的丰度在海山站显著高于大洋站(Zhao *et al*, 2020), 可能会导致海山站 HNA 死亡率较高, 从而表现为 LNA 生物量的比例升高。

3.3 M4 海山对超微型浮游生物的影响

M4 海山超微型自养浮游生物和异养原核生物各类群均没有发现丰度和生物量有明显升高或等值线波动现象, 即没有观察到明显的“海山效应”; 而海山影响了异养原核生物两个类群生物量的比例, LNA 的比例在海山附近升高。以往研究表明, 少数情况下在海山区能够观察到高叶绿素浓度、高浮游植物丰度等现象, 但这些现象也只是短暂的或季节性的(Rogers, 2018)。Genin 等(1985)在 Minami-Kasuga 海山进行三次调查, 只有第一次在海山上观察到冷堆、叶绿素浓度增加以及高浮游动物生物量。此外, 海山并非对所有的浮游生物都能产生影响。Mendonça 等(2012)对东北大西洋 Seine 和 Sedlo 海山的微生物类群调查发现: 在 Seine 海山的水体中, 只在春季观察到大的自养生物(除 PRO 外)在山顶和海山站升高; 在 Sedlo 海山的水体中, 尽管超微型浮游生物的生物量较低, 但在夏季山顶和海山区有其峰值存在。海山区浮游生物的分布受采样时间、山顶距海面的深度、山体的形状、洋流的强度和稳定性、周围水体的温度、盐度以及营养盐等多种因素的影响。因此, 海山对超微型浮游生物的分布影响需要更多的调查进一步验证。

4 结论

本研究发现 M4 海山超微型自养浮游生物的生物量的主要贡献者随水深发生变化。NEUK 在 75m 以浅和 200—300m 水层是主要贡献者, PRO 在 100—150m 水层是主要贡献者。超微型自养浮游生物各类群分布没有明显的“海山效应”。在异养原核生物中 HNA 生物量所占百分比高于 LNA, 然而海山附近 DCM 层内 LNA 生物量比例明显升高。海山的存在会对异养原核生物两个类群生物量的比例产生影响。目前海山区超微型浮游生物的研究比较少, 海山对超微型浮游生物的影响还需要更深入系统的研究。

参 考 文 献

代 晟, 孙晓霞, 梁俊华等, 2017. 2016 年春季西太平洋 M2 海山浮游植物粒级结构与初级生产力研究. 海洋与湖沼, 48(6): 1456—1464
 李建洋, 赵 月, 谢宁栋等, 2017. 深圳近海表层浮游细菌分布特征及其环境影响因素. 生态学报, 37(24): 8567—8577

张文静, 孙晓霞, 陈芸燕等, 2016. 2014 年冬季热带西太平洋雅浦 Y3 海山浮游植物叶绿素 *a* 浓度及粒级结构. 海洋与湖沼, 47(4): 739—747
 张武昌, 于 莹, 李超伦等, 2014. 海山区浮游生态学研究. 海洋与湖沼, 45(5): 973—978
 赵 丽, 赵燕楚, 王超锋等, 2017. 热带西太平洋 Y3 和 M2 海山微食物网主要类群生态分布与比较. 海洋与湖沼, 48(6): 1446—1455
 Agawin N S R, Duarte C M, Agustí S, 2000. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. Limnology and Oceanography, 45(3): 591—600
 Andrade L, Gonzalez A M, Araujo F V *et al*, 2003. Flow cytometry assessment of bacterioplankton in tropical marine environments. Journal of Microbiological Methods, 55(3): 841—850
 Andrade L, Gonzalez A M, Rezende C E *et al*, 2007. Distribution of HNA and LNA bacterial groups in the Southwest Atlantic Ocean. Brazilian Journal of Microbiology, 38(2): 330—336
 Azam F, Malfatti F, 2007. Microbial structuring of marine ecosystems. Nature Reviews Microbiology, 5(10): 782—791
 Blanchot J, André J M, Navarette C *et al*, 2001. Picophytoplankton in the equatorial Pacific: vertical distributions in the warm pool and in the high nutrient low chlorophyll conditions. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 48(1): 297—314
 Bonilla-Findji O, Herndl G J, Gattuso J P *et al*, 2009. Viral and flagellate control of prokaryotic production and community structure in offshore mediterranean waters. Applied and Environmental Microbiology, 75(14): 4801—4812
 Campbell L, Liu H B, Nolla H A *et al*, 1997. Annual variability of phytoplankton and bacteria in the subtropical North Pacific Ocean at station ALOHA during the 1991-1994 ENSO event. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 44(2): 167—192
 Dower J, Freeland H, Juniper K, 1992. A strong biological response to oceanic flow past Cobb seamount. Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers, 39(7—8): 1139—1145
 Dower J F, Mackas D L, 1996. “Seamount effects” in the zooplankton community near Cobb Seamount. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 43(6): 837—858
 Gasol J M, Zweifel U L, Peters F *et al*, 1999. Significance of size and nucleic acid content heterogeneity as measured by flow cytometry in natural planktonic bacteria. Applied and Environmental Microbiology, 65(10): 4475—4483
 Genin A, Boehlert G W, 1985. Dynamics of temperature and chlorophyll structures above a seamount: an oceanic experiment. Journal of Marine Research, 43(4): 907—924
 Girault M, Arakawa H, Barani A *et al*, 2013. Distribution of ultraphytoplankton in the western part of the North Pacific subtropical gyre during a strong La Niña condition: relationship with the hydrological conditions. Biogeosciences, 10(9): 5947—5965
 Girault M, Arakawa H, Barani A *et al*, 2015. Heterotrophic

- prokaryote distribution along a 2300 km transect in the North Pacific subtropical gyre during a strong La Niña conditions: relationship between distribution and hydrological conditions. *Biogeosciences*, 12(11): 3607—3621
- Jiao N Z, Herndl G J, Hansell D A *et al*, 2010. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: long-term carbon storage in the global ocean. *Nature Reviews Microbiology*, 8(8): 593—599
- Jochem F J, Lavrentyev P J, First M R, 2004. Growth and grazing rates of bacteria groups with different apparent DNA content in the Gulf of Mexico. *Marine Biology*, 145(6): 1213—1225
- Li W K W, Jellett J F, Dickie P M, 1995. DNA distributions in planktonic bacteria stained with TOTO or TO-PRO. *Limnology and Oceanography*, 40(8): 1485—1495
- Li W K W, Rao D V S, Harrison W G *et al*, 1983. Autotrophic picoplankton in the tropical ocean. *Science*, 219(4582): 292—295
- Liang Y T, Zhang Y Y, Zhang Y *et al*, 2017. Distributions and relationships of virio- and picoplankton in the epi-, meso- and bathypelagic zones of the Western Pacific Ocean. *FEMS Microbiology Ecology*, 93(2): fw238
- Ma J, Song J M, Li X G *et al*, 2019. Environmental characteristics in three seamount areas of the Tropical Western Pacific Ocean: Focusing on nutrients. *Marine Pollution Bulletin*, 143: 163—174
- Marie D, Shi X L, Rigaut-Jalabert F *et al*, 2010. Use of flow cytometric sorting to better assess the diversity of small photosynthetic eukaryotes in the English Channel. *FEMS Microbiology Ecology*, 72(2): 165—178
- Matsumoto K, Furuya K, Kawano T, 2004. Association of picophytoplankton distribution with ENSO events in the equatorial Pacific between 145°E and 160°W. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 51(12): 1851—1871
- Mendonça A, Aristegui J, Vilas J C *et al*, 2012. Is there a seamount effect on microbial community structure and biomass? The case study of Seine and Sedlo Seamounts (Northeast Atlantic). *PLoS One*, 7(1): e29526
- Murphy L S, Haugen E M, 1985. The distribution and abundance of phototrophic ultraplankton in the North Atlantic. *Limnology and Oceanography*, 30(1): 47—58
- Nishimura Y, Kim C, Nagata T, 2005. Vertical and seasonal variations of bacterioplankton subgroups with different nucleic acid contents: possible regulation by phosphorus. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(10): 5828—5836
- Otero-Ferrer J L, Cermeño P, Bode A *et al*, 2018. Factors controlling the community structure of picoplankton in contrasting marine environments. *Biogeosciences*, 15(20): 6199—6220
- Painter S C, Patey M D, Tarran G A *et al*, 2014. Picoeukaryote distribution in relation to nitrate uptake in the oceanic nitracline. *Aquatic Microbial Ecology*, 72(3): 195—213
- Paterson J S, Nayar S, Mitchell J G *et al*, 2012. A local upwelling controls viral and microbial community structure in South Australian continental shelf waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 96: 197—208
- Read J, Pollard R, 2017. An introduction to the physical oceanography of six seamounts in the southwest Indian Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 136: 44—58
- Richardson T L, Jackson G A, 2007. Small phytoplankton and carbon export from the surface ocean. *Science*, 315(5813): 838—840
- Rogers A D, 1994. The biology of seamounts. *Advances in Marine Biology*, 30: 305—350
- Rogers A D, 2018. The biology of seamounts: 25 years on. *Advances in Marine Biology*, 79: 137—224
- Scharek R, Latasa M, 2007. Growth, grazing and carbon flux of high and low nucleic acid bacteria differ in surface and deep chlorophyll maximum layers in the NW Mediterranean Sea. *Aquatic Microbial Ecology*, 46: 153—161
- Sime-Ngando T, Juniper K, Vézina A, 1992. Ciliated protozoan communities over Cobb Seamount: increase in biomass and spatial patchiness. *Marine Ecology Progress Series*, 89: 37—51
- Tarran G A, Heywood J L, Zubkov M V, 2006. Latitudinal changes in the standing stocks of nano- and picoeukaryotic phytoplankton in the Atlantic Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 53(14—16): 1516—1529
- Tarran G A, Zubkov M V, Sleigh M A *et al*, 2001. Microbial community structure and standing stocks in the NE Atlantic in June and July of 1996. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 48(4—5): 963—985
- Van Oostende N, Fawcett S E, Marconi D *et al*, 2017. Variation of summer phytoplankton community composition and its relationship to nitrate and regenerated nitrogen assimilation across the North Atlantic Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 121: 79—94
- Vila-Costa M, Gasol J M, Sharma S *et al*, 2012. Community analysis of high- and low-nucleic acid-containing bacteria in NW Mediterranean coastal waters using 16S rDNA pyrosequencing. *Environmental Microbiology*, 14(6): 1390—1402
- Winter C, Kerros M E, Weinbauer M G, 2009. Seasonal and depth-related dynamics of prokaryotes and viruses in surface and deep waters of the northwestern Mediterranean Sea. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 56(11): 1972—1982
- Xu D P, Sun P, Zhang Y Z *et al*, 2018. Pigmented microbial eukaryotes fuel the deep sea carbon pool in the tropical Western Pacific Ocean. *Environmental Microbiology*, 20(10): 3811—3824
- Yesson C, Clark M R, Taylor M L *et al*, 2011. The global distribution of seamounts based on 30 arc seconds bathymetry data. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 58(4): 442—453
- Zhao Y C, Zhao Y, Zheng S *et al*, 2020. Virioplankton distribution in the tropical western Pacific Ocean in the vicinity of a seamount. *Microbiology Open*, doi: 10.1002/mbo3.1031

Zubkov M V, Fuchs B M, Burkill P H *et al*, 2001. Comparison of cellular and biomass specific activities of dominant

bacterioplankton groups in stratified waters of the Celtic Sea. *Applied and Environmental Microbiology*, 67(11): 5210—5218

ECOLOGICAL DISTRIBUTION CHARACTERISTICS OF ULTRAPLANKTON IN M4 SEAMOUNT IN THE TROPICAL WESTERN PACIFIC OCEAN

ZHAO Yan-Chu^{1,2,3}, ZHAO Li^{1,2,4}, DONG Yi^{1,2,4}, ZHANG Wu-Chang^{1,2,4},
LI Xue-Gang^{1,2,4}, ZHAO Yuan^{1,2,4}, XIAO Tian^{1,2,4}

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

Abstract Ultraplankton samples collected in M4 Seamount of the tropical Western Pacific Ocean in August 2017 by CTD were analyzed in flow cytometry in laboratory. Autotrophic ultraplankton groups (*Synechococcus*, *Prochlorococcus*, picoeukaryotes, nanoeukaryotes) and two groups of heterotrophic prokaryotes (low and high nucleic acid content heterotrophic prokaryotes) were distinguished based on the scatter and fluorescence properties. High abundance of *Synechococcus* was observed in the upper 100m water column. *Prochlorococcus* and picoeukaryotes exhibited maximum abundance in the deep chlorophyll maximum (DCM) layer (75—150m). Nanoeukaryotes and heterotrophic prokaryotes were found abundant in wide distribution in the upper 150m water column. The biomass of heterotrophic prokaryote (1.68—11.25 $\mu\text{gC/L}$) was higher than that of autotrophic ultraplankton (0.05—6.02 $\mu\text{gC/L}$). For the autotrophic ultraplankton, *Prochlorococcus* biomass was dominant between 100—150m (53.83% \pm 6.32%), whereas nanoeukaryotes biomass was dominant in upper 75m (58.62% \pm 8.53%) and 200—300m layers (46.18% \pm 7.82%). For the heterotrophic prokaryotes, the percentage of high nucleic acid content heterotrophic prokaryotes biomass (61.05% \pm 3.98%) was higher than that of low nucleic acid ones (38.95% \pm 3.98%). However, the proportion of low nucleic acid content heterotrophic prokaryotes in DCM layer near seamount was up to 58.64%. In addition, as indicated in the redundancy analysis (RDA), the ultraplankton abundances were positively correlated to temperature and negatively correlated to depth and nutrients. No obvious “Seamount Effect” was observed in the distribution of autotrophic ultraplankton; however, the existence of M4 Seamount may affect the proportion of biomass of the two groups of heterotrophic prokaryotes.

Key words ultraplankton; abundance; biomass; M4 Seamount; Western Pacific