

胶州湾浮游生物群落 NH_4^+-N 的吸收与再生通量*

焦念志 王荣

(中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

提要 通过 4 个季节 (1991 年 11 月—1992 年 7 月) 的现场实验观测, 初步研究了胶州湾表层浮游生物群落的 NH_4^+-N 吸收、再生通量的有关问题。结果表明, NH_4^+-N 吸收、再生通量的季节变化为: 夏季 > 春、秋季 > 冬季; 周日变化为: 吸收通量在白天大于夜间, 再生通量夜间大于白天; 全年平均, 吸收通量为 $0.073 \mu \text{mol}/(\text{L} \cdot \text{h})$, 再生通量为 $0.053 \mu \text{mol}/(\text{L} \cdot \text{h})$, 再生通量始终小于吸收通量; NH_4^+-N 的周转时间最长为 16.34d (冬季), 最短为 0.68d (夏季); 吸收通量主要来自 Picoplankton (占总量的 46%—57%); NH_4^+-N 吸收具有光依赖性, 不同粒级的光依赖顺序为: Netplankton > Nanoplankton > Picoplankton。

关键词 氨吸收和氨再生 浮游生物 胶州湾

大量研究业已证明, 海洋环境中, 氮比其他营养元素更可能成为初级生产的限制因素。氨态氮 (NH_4^+-N) 既是主要氮源之一, 又是最重要的再生氮, 对于维持生态系营养循环, 起着举足轻重的作用。 NH_4^+-N 循环不仅关系到初级生产力水平, 而且影响到新生产力的水平。浮游生物是 NH_4^+-N 生物循环的主要承担者, 也是生源要素生物地球化学循环的关键环节。因而, 浮游生物群落 NH_4^+-N 的吸收与再生通量, 成为生物海洋学家所关注的焦点之一。这方面国外已有不少研究成果, 但在许多关键性问题上 (如, 吸收、再生通量的季节变化、周日变化及其与光照条件的关系, 吸收与再生通量的相对大小等), 文献报道的结论差异很大 (Glibert, 1982, 1991; Cochlan, 1986; Dodds et al., 1991; Glibert & Garside, 1992)。这固然有研究者人为因素之差, 而更重要的原因是不同海区各有自己的特点。由于受到工作条件和测试手段的限制, 国内尚未见这方面的研究报道。胶州湾是中国科学院野外生态网络站之一, 已经开展的全面生态调查也急需填补有关氮循环的资料。本文利用 ^{15}N 同位素示踪和同位素稀释法, 通过 4 个季节的现场观测, 对胶州湾浮游生物群落中 NH_4^+-N 的吸收与再生通量进行了初步探讨。

1 材料与方 法

胶州湾位于 $35^\circ 55' - 36^\circ 18' \text{N}$, $120^\circ 05' - 120^\circ 25' \text{E}$, 面积 423km^2 , 平均水深约 7m, 是一个典型的温带半封闭型海湾。湾四周分布着青岛市、胶州市和胶南市, 人口密集, 工农业生产和生活排污造成较高的营养输入。

* 中国科学院海洋研究所调查研究报告第 2186 号。
国家自然科学基金委资助项目, 39200022 号。
收稿日期: 1992 年 11 月 30 日; 接受日期: 1993 年 1 月 14 日。

现场实验点为胶州湾中心和湾口,即中国科学院生态网络设置的 5 号站¹⁾和 10 号站。分别于 1991 年 11 月,1992 年 2 月、5 月和 7 月,进行了秋、冬、春、夏 4 个季节的现场培养实验。用 5L Niskin 采水器采集表层 0.5m 处水样,采上后立即用 202 μm 的筛绢过滤以除去大型浮游动物的干扰[自然状况下大型浮游动物的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 再生相对不重要 (Glibert, 1982; Dodds, et al., 1991)]。水样分装于 1L 或 5L (用于分粒级实验,见后) 的硬质磨口玻璃瓶中,视现场 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 浓度加入 0.5—1.0 $\mu\text{mol/L}$ 丰度为 95.26% 的 ($^{15}\text{NH}_4$) $_2\text{SO}_4$ 示踪剂,于玻璃钢水槽中流水控温培养 4—6h。光动力学实验的培养瓶,用透光率为 1%,5%,15%,30%,50% 系列(秋季)或 2%,7%,25%,50% 系列(春季)的中性布袋遮光。培养完毕后立即过滤以终止生物活动。一般样品用事先灼烧过 (500 $^\circ\text{C}$, 5—6h) 的 Whatman GF/F 玻璃纤维滤膜在不超过 0.03MPa 压力下抽滤;分粒级样品首先用 20 μm 筛绢和 2 μm Nuclepore 滤膜预过滤,再用 Whatman GF/F 过滤,以将颗粒样品划分为 <2 μm (Picoplankton, 超微型浮游生物),2—20 μm (Nanoplankton, 微型浮游生物)和 20—200 μm (Netplankton, 网采浮游生物) 3 个粒级。培养水样滤毕后用相当于现场盐度的 NaCl 水溶液涮洗,以除去残留在滤膜上的无机氮。所有实验均做两个平行样。

^{15}N 同位素丰度用离子质谱法测定(焦念志等,1993)。颗粒有机氮和水中 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 浓度用同位素稀释法同时由离子质谱计 (ST-IMS 88) 测得。

单独计算吸收率时采用 Grunseich 的公式(转引自 Dugdale 和 Wilkerson, 1986),同时计算吸收率与再生率时,采用 Laws (1984) 修正的 Blackburn-Caperon 模型。

$\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收光动力学参数按 Michaelis-Menten 方程 (MacLaac & Dugdale, 1972) 计算。

文中所使用的符号定义: u 为 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的吸收通量, $\mu\text{mol}/(\text{L}\cdot\text{h})$; u_L 为光照条件下的 u ; u_D 为黑暗条件下的 u ; r 为 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的再生通量, $\mu\text{mol}/(\text{L}\cdot\text{h})$; S 为介质 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 浓度, $\mu\text{mol/L}$; PON 为颗粒有机氮含量, $\mu\text{mol/L}$; a_d 为介质 ^{15}N 丰度, %; a_p 为颗粒有机氮 ^{15}N 丰度, %; V 为 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的比吸收率, h^{-1} ; V_L 为光照条件下的 V ; V_D 为黑暗条件下的 V ; V_m 为 V 的理论极大值; I 为光照强度, $\mu\text{E}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 或 % I_0 ; I_0 为现场水面的 I ; K_I 为光吸收半饱和常数,即 $V = \frac{1}{2}V_m$ 时的 I , % I_0 ; u/PON 为吸收周转率, h^{-1} ; r/PON 为再生周转率, h^{-1} ; r/u 为再生、吸收通量比; S/u 为周转时间, d。

2 结果

2.1 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收与再生通量的季节变化

自 1991 年秋季至 1992 年夏季 4 个季节的现场实验观测结果 (表 1) 表明,胶州湾浮游生物群落 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的吸收与再生通量有着明显的季节变化,以夏季为最高 [u, r 分别达 0.205 和 0.179 $\mu\text{mol}/(\text{L}\cdot\text{h})$], 冬季为最低 [u, r 分别为 0.019 和 0.002 $\mu\text{mol}/(\text{L}\cdot\text{h})$], 春、秋两季则基本持平 [u, r 春、秋两季分别为 0.036, 0.015 和 0.031, 0.015 $\mu\text{mol}/(\text{L}\cdot\text{h})$]。再生通量与吸收通量之比的季节

1) 文内数据未经特别标明者,均系 5 号站之测定结果。

变化也遵循类似趋势。在夏季, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 可满足吸收需求的 87%; 在冬季, 则只有 11%; 春秋两季为 50% 弱。可见, 再生通量随季节变动的幅度更大。其中, 除生物组成差异等原因外, 最主要的原因可能在于温度对浮游动物代谢活动的影响。

2.2 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的周转速率与周转时间的季节变化 由表 1 可知, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的吸收周转速率在秋、冬、春 3 季相差不大, 而夏季则显著高于其他季节(高出 7—9 倍)。 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的再生周转速率季节差异分明, 周转速率最高的夏季是冬季的 77 倍, 是春秋两季的 17 倍。吸收周转速率与再生周转速率季节变化规律的显著区别在于冬季。冬季相对较高的吸收周转速率, 是由于较低的生物量 ($\text{PON} = 3.16 \mu \text{mol/L}$) 和全年最高的介质 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 浓度 ($S = 7.45 \mu \text{mol/L}$) 所造成的。

$\text{NH}_4^+\text{-N}$ 周转时间的长短, 取决于 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 库的大小和吸收通量的高低。由于冬季较高的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 库和较低的吸收通量, 使得冬季周转时间最长, 达半月之久。与此相反, 夏季较低的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 浓度和较高的吸收通量, 使得周转时间仅为十几个小时。秋季和春季周转时间居中, 约为 4—5d。

表 1 胶州湾浮游生物群落 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收与再生通量、周转速率和周转时间的季节变化¹⁾

Tab. 1 Seasonal observations of $\text{NH}_4^+\text{-N}$ uptake and regeneration flux, turn over rate and turn over time by the microplankton assemblages in the Jiaozhou Bay

季节	u	r	r/u	PON	u/PON	r/PON	S	S/u
秋	0.031	0.015	0.48	5.46	0.0056	0.0027	3.70	4.97
冬	0.019	0.002	0.11	3.16	0.0061	0.0006	7.45	16.34
春	0.036	0.015	0.42	5.16	0.0070	0.0029	4.05	4.69
夏	0.205	0.179	0.87	3.84	0.0535	0.0466	3.36	0.68

1) u, r 为昼夜两次测定之均值。

表 2 胶州湾浮游生物 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的光吸收与暗吸收

Tab. 2. Light/dark uptakes of $\text{NH}_4^+\text{-N}$ by micro plankton assemblages in the Jiaozhou Bay

季节	秋		冬		春	
	5#	10#	5#	10#	5#	10#
u_L	0.028	0.039	0.027	0.012	0.030	0.042
u_D	0.011	0.021	0.018	0.007	0.022	0.034
u_D/u_L	0.39	0.54	0.67	0.58	0.73	0.81

2.3 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收、再生通量与光照条件的关系 光照是影响浮游生物生命活动和代谢机能的重要环境因子。胶州湾浮游生物的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收显示了比较明显的光依赖性(表 2), 暗吸收通量与光吸收通量之比变化在 39%—81% 之间。不同透光率下的吸收速率见表 3。表 3 中 100% I_0 组的吸收率反而低于某些遮光组, 表明强的直射光对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的吸收有抑制作用。除 100% I_0 组之外的其他组的吸收率显示了随透光率增加而增加的

表 3 胶州湾浮游生物 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收率随光强的变化¹⁾Tab. 3 Light-dependence of $\text{NH}_4^+\text{-N}$ uptake by microplankton assemblages in the Jiaozhou Bay

1991 年秋季	I $V(\times 10^{-3})$	$1\%I_0$	$5\%I_0$	$15\%I_0$	$30\%I_0$	$50\%I_0$	$100\%I_0$
		2.52	3.30	3.88	5.86	6.05	4.27
1992 年春季	I $V(\times 10^{-3})$	$2\%I_0$	$7\%I_0$	$25\%I_0$	$50\%I_0$	$100\%I_0$	
		6.86	9.75	11.37	11.30	3.91	

1) 实验期间 $I_0(\text{秋})=1200-1246\mu\text{E}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, $I_0(\text{春})=1090-1390\mu\text{E}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

表 4 胶州湾浮游生物在不同光强下 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的再生通量¹⁾Tab. 4 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ regeneration fluxes by microplankton assemblages at different light density in the Jiaozhou Bay

I	$2\%I_0$	$7\%I_0$	$25\%I_0$	$50\%I_0$	$100\%I_0$
r	0.019	0.013	0.017	0.015	0.016
r/u	0.64	0.31	0.35	0.31	0.95

1) 实验期间 $I_0 = 1090-1390\mu\text{E}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

趋势,对这些数据按 Michaelis-Menten 方程计算响应于光照强度的半饱和常数 K_I 和理论最大吸收率 V_m 。在 1991 年秋季, $K_I = 4.93\%I_0$, $V_m = 0.00656\text{h}^{-1}$; 相应的最大吸收通量 $u_m = 0.033\mu\text{mol}/(\text{L} \cdot \text{h})$ 。在 1992 年春季, $K_I = 1.25\%I_0$, $V_m = 0.01163\text{h}^{-1}$; 相应的 $u_m = 0.050\mu\text{mol}/(\text{L} \cdot \text{h})$ 。Woelf 线性式 $I/V = K_I/V_m + I/V_m$ 的相关系数,在两季分别为 0.986 和 0.999,说明 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收的光动力学可以由 Michaelis-Menten

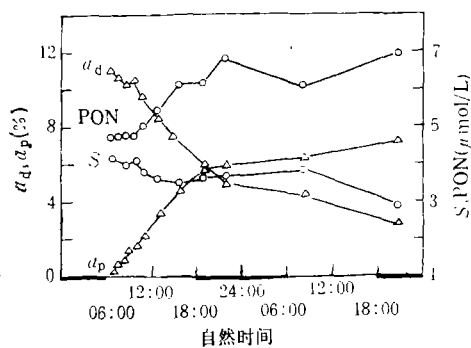


图 1 胶州湾浮游生物群落 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 周日吸收、再生实验中 a_p , a_d , S , PON 随时间的变化 (1992 年 5 月)(黑线示夜间)

Fig. 1 Time-dependent coupling of a_d , a_p , S and PON in the diel experiment of $\text{NH}_4^+\text{-N}$ uptake and regeneration by microplankton assemblages in the Jiaozhou Bay (May, 1992) (Black bars indicate the night period)

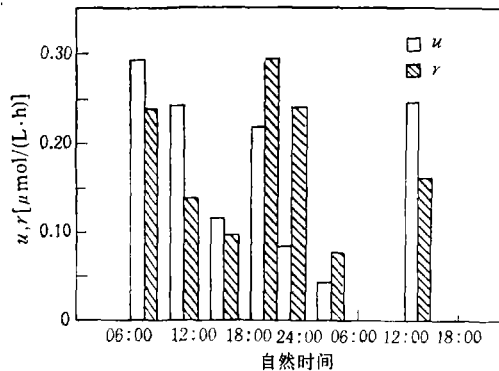


图 2 胶州湾浮游生物群落 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收与再生通量的周日变化 (1992 年 5 月)

Fig. 2 Diel periodicity of $\text{NH}_4^+\text{-N}$ uptake and regeneration fluxes by microplankton assemblages in the Jiaozhou Bay (May, 1992)

方程很好地描述。上述结果表明,光对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收的影响,在低光强下表现为促进作用,而在高光强下表现为抑制作用。较低的 K_I 反映了在真光层底部仍有较大的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收,而 100% I_0 的抑制作用表明最大吸收率不会出现在最表层,而是在其之下。

$\text{NH}_4^+\text{-N}$ 再生通量(1992年春季)没有显示出随光强变化的明显趋势,见表 4。

2.4 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收、再生通量的周日变化 周日变化实验于 1992 年春季,在 5 号站进行。实验过程中 S , PON , a_d , a_p 的变化情况如图 1 所示。白天时间内, a_p 基本呈线性上升, a_d 则基本呈线性下降; PON 有明显增加; S 有所下降。这表明: ① 在短时间内吸收是基本稳定的。② 培养开始时的 PON 不等于培养之后的 PON (在计算吸收率时应注意公式的选择)。③ PON 增加量与 S 减少量不符,说明有其他氮源同时被吸收和存在 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 再生。进入夜间后上述变化明显减缓,而到次日晨则 S 略有增加, PON 稍有下降,可见夜间吸收通量降低而再生通量增大。第二个白天又呈现前一天的基本趋势,但除 S 下降较大外,其他指标变幅较小,这暗示着可能出现 ^{15}N 再生。

由上述实验数据分时间段计算所得的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收、再生通量的周日变化规律,如图 2 所示。其最突出的特点是,白天 $u > r$, 夜间 $u < r$ 。从绝对数量看, u 白天大于夜间,而 r 基本上是夜间高于白天。从总的轮廓看, u , r 似乎存在着周期性的变化规律,即由高峰到低谷,再由低谷到高峰。

2.5 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收通量的粒级特征 于 1992 年 2 月、5 月在 5 号站进行了吸收通量的分粒级测定。Picoplankton, Nanoplankton 和 Netplankton 在吸收通量和对光照条件的反应上显示了不同的特点(表 5)。 PON , 无论冬季还是春季,都是 Picoplankton 占优势(占总量的 46%—57%); Nanoplankton 和 Netplankton 基本相等,约占 21%—28%。在吸收速率上,光照条件下 Netplankton 和 Nanoplankton 具有比 Picoplankton 更高的吸收率;在黑暗条件下, Netplankton 的吸收速率锐减, V_D/V_L 只有 5%—9%; Nanoplankton 的吸收速率的光暗变化较小, V_D/V_L 为 57%—91%; 而 Picoplankton 的 V_D/V_L 未显示出固定的规律。从总的吸收通量来看 Picoplankton > Nanoplankton > Netplankton。也就是说, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的吸收通量主要来自较小型的浮游生物类群。

1992 年春季所做的分粒级 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收光动力学实验更清楚地描述了不同粒级浮游生物对光照条件的依赖性(表 6)。用除去有光抑制作用的 100% I_0 组的其他数据,求 Michaelis-Menten 方程的参数,得到 Picoplankton 的 K_I 为 1.87% I_0 , V_m 为 0.0135 h^{-1} ; Nanoplankton 的 K_I 为 2.26% I_0 , V_m 为 0.0179 h^{-1} ; Netplankton 的 K_I 为 15.99% I_0 , V_m 为 0.0091 h^{-1} 。可见,不同粒级 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收对光照的依赖性顺序为 Netplankton > Nanoplankton > Picoplankton。这暗示,真光层底部的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收、夜间水柱中的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收,主要由较小型的浮游生物所为。

3 讨论

3.1 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收、再生通量的季节变化 影响 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 循环的因素是多方面的,如,种类组成、生物量、介质浓度、光照温度等。胶州湾 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收、再生通量的季节变化规律与生物量 (PON)、介质浓度 (S) 并不一致,说明这种变化的机制主要在于种类组成和环境(特别是温度)调节。由于生态条件的复杂性,各海区的季节变化规律可能很不一样。如,与胶州湾处于相似纬度的切萨皮克湾 (Chesapeake Bay) 的最大吸收率出现在春

表 5 胶州湾不同粒级浮游生物 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的吸收通量
Tab. 5 Size-fractionated $\text{NH}_4^+\text{-N}$ uptake fluxes by microplankton assemblages in the Jiaozhou Bay

季节	指标	Picoplankton	Nanoplankton	Netplankton
冬季	PON	2.13	0.79	0.81
	$V_L(\times 10^{-3})$	9.99	14.14	22.13
	$V_D(\times 10^{-3})$	9.44	12.29	0.74
	μ_L	0.021	0.011	0.018
	μ_D	0.020	0.010	0.001
	μ_D/μ_L	0.95	0.091	0.05
春季	PON	2.00	1.21	1.11
	$v_L(\times 10^{-3})$	6.36	11.50	9.82
	$v_D(\times 10^{-3})$	13.07	6.96	1.04
	μ_L	0.013	0.014	0.011
	μ_D	0.026	0.008	0.001
	μ_D/μ_L	2.00	0.57	0.09

表 6 胶州湾不同粒级浮游生物在不同光照条件下的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收速率¹⁾
Tab. 6 Size-fractionated $\text{NH}_4^+\text{-N}$ uptake rates by microplankton assemblages at different light densities in the Jiaozhou Bay

I		$2\%I_0$	$7\%I_0$	$25\%I_0$	$50\%I_0$	$100\%I_0$
V ($\times 10^{-3}$)	Pico-	13.0	10.4	11.3	13.4	2.2
	Nano-	6.9	15.5	16.2	16.9	2.8
	Net-	1.0	2.6	5.9	6.8	2.5

1) 培养期间 $I_0 = 1090-1390 \mu\text{E}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

季,最大再生率出现在夏季 (Glibert et al., 1991)。迄今有关 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 循环季节变化的唯一比较一致的结论,是冬季低于其他季节 (Glibert, 1982; Cochlan, 1986; Glibert, 1991; Dodds et al., 1991; Glibert & Garside, 1992)。

3.2 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的循环速率与规模 胶州湾 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的最大吸收、再生通量分别为 $0.205, 0.179 \mu \text{mol}/(\text{L} \cdot \text{h})$, 最小吸收、再生通量分别为 $0.019, 0.002 \mu \text{mol}/(\text{L} \cdot \text{h})$ 。这个能流规模低于切萨皮克湾 (Glibert et al., 1991; Glibert & Garside, 1992)。而 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的周转时间最长为 16.34d, 最短为 0.68d, 这个周转速率要低于纬度更高些 (约为 41°N) 的长岛湾 (Long Island Sound) (Suttle et al., 1990)。这意味着, 胶州湾有一个相对较大的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 库。事实上, $S = 3.36-7.45 \mu \text{mol}/\text{L}$, 可见 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 是比较富足的。相对较大的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 库和相对较小的循环通量, 反映了生物活性的降低 (其原因可能在于水质污染, 如石油、重金属及其他有害物质)。

3.3 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 循环与光照强度、光暗周期的关系 胶州湾 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 再生与光照强度的关系不大, 周日最大再生率出现在夜间。这与大多数研究者的结论一致 (Glibert, 1982;

Wheeler et al., 1989; Glibert et al., 1991)。由于 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 再生主要来自较小型 ($<200\mu\text{m}$) 的浮游动物 (Glibert, 1982; Dodds et al., 1991), 这种昼夜差异可能与它们的活动节律有关。

$\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收对光照的需求与否是最有争议的问题之一。人们早就认识到氮吸收与碳吸收不同步 (MacLaac & Dugdale, 1972; Owens et al., 1986), 不少研究者甚至在夜间观察到 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的最大吸收 (Owens et al., 1986; Miyasaki et al., 1987; Glibert et al., 1991)。这种现象被认为是对白天光合作用碳积累的平衡补偿 (Owens et al., 1986; Miyasaki et al., 1987)。胶州湾的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收, 表现了比较明显的光依赖性, 而且吸收速率随光强的变化可用 Michaelis-Menten 方程很好地描述, 这与 MacLaac 等(1972)的结论相同。周日变化白天吸收高于夜间吸收, 再次表现出对光的需求性, 这与 Miyasaki 等(1987)、Wheeler 等(1989)的结果是一致的。作者认为, 最大吸收率出现时间是多种因素相互作用的综合结果, 不能简单地据以得出 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收对光依赖与否的结论。 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收速率不仅与胞内碳水化合物的积累有关, 而且还与介质中 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的可得性有关。曾有研究表明, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收在贫营养海区主要受 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 可得性限制, 而在富营养海区则主要受光照限制 (MacLaac & Dugdale, 1972)。在前种情况下, 由于夜间 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 再生增强使介质浓度升高可引起吸收率的增大。这在表面上看来是夜间吸收大于白天, 吸收对光照无依赖性, 而实际上却是 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 可得性的限制掩盖了光的限制。这一点可由本文同时进行的光、暗吸收实验结果得到证明。胶州湾 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 库相对较大, 因而显示了较强的光依赖性。有关 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收的控制机理, 有待于进一步的深入研究。但可以认为, 影响吸收速率的因素至少有以下几方面: 光照、温度、胞内碳积累、介质 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 可得性等。本文实验中的另一现象是强光照对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收有抑制作用, 同时进行的 ^{14}C 吸收系列也有类似现象(另文发表), 可见这是由于光照过强对生物活性产生抑制所致。

3.4 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 循环中不同粒级浮游生物的作用 十几年前 Picoplankton 的发现使人们对浮游生物视野大为开阔, 最近分粒级研究浮游生物生命活动的结果更令人耳目一新。许多研究业已证明, 较大型的浮游动物 (如甲壳类) 在氮循环中的作用是相对次要的, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的再生主要来自较小型的类群 ($<200\mu\text{m}$) (Glibert, 1982; Dodds, et al., 1991), 故本文只研究了小于 $202\mu\text{m}$ 者的再生。这部分的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 再生为 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收提供了重要的氮源, 特别是夏季占吸收需求量的 87%, 构成了 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 循环的主流。

在吸收通量方面, 本文进一步区分 Pico-, Nano- 和 Net-plankton 3 个粒级进行测定的结果表明, 过去被人们忽略掉的 Picoplankton 是吸收通量的主要承担者, 其次是 Nanoplankton, 而过去研究最多的 Netplankton 的吸收通量仅占总量的 1/5—1/4。不仅如此, 3 个粒级吸收通量对光照的反应也很不相同。Netplankton 的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收具有强烈的光依赖性, 暗吸收只有光吸收的 5%—9%, 而 Nanoplankton 特别是 Picoplankton 受光照条件的影响则小得多。这个结果与 Probyn 等人(1990)在 Benguela 上升流生态系观察到的现象非常吻合。3 个粒级 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收光半饱和常数表明, 真光层底部的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收主要来自 Nano- 特别是 Picoplankton。

另外, 我们所做的其他分粒级现场实验结果(另文发表)表明不同粒级的浮游生物在

氮源选择和吸收动力学方面都有各自的特点。可见,分粒级研究浮游生物的生命活动,对于了解生态系中能流、物流的分配、去向,以及生源要素的生物地球化学循环都具有重要意义。

4 结语

本文通过 4 个季节的现场实验研究,初步探讨了胶州湾表层浮游生物群落 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收、再生通量的有关问题,基本结论如下。

4.1 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收通量、再生通量的季节变化均是:夏季 > 春、秋季 > 冬季;再生通量变化幅度 > 吸收通量变化幅度。

4.2 全年中吸收通量均大于再生通量,夏季再生 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 可满足吸收需求的 87%,春、秋季可满足 42%—48%,冬季则只能满足 11%。

4.3 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的周转时间最长为 16.34d(冬季),最短为 0.68d(夏季)。周转速率较慢。

4.4 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收对光有依赖性,暗吸收占光吸收的 39%—81%,但过强光照对吸收有抑制作用。 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 再生与光照条件之间未发现确定的关系。

4.5 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收与再生存在昼夜差别,白天吸收通量 > 再生通量,夜间再生通量 > 吸收通量。

4.6 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收通量主要来自粒径小于 $2\mu\text{m}$ 的 Picoplankton(占总量的 46%—57%)。Nano-plankton, 特别是 Picoplankton 的作用相对次要。

4.7 不同粒级浮游生物 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收对光照条件要求不同,其光依赖性顺序为: Netplankton > Nanoplankton > Picoplankton。较小的种类对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 具有更强的竞争力。

参 考 文 献

- 焦念志、王荣、黄庆文,1993,离子质谱法测定海洋新生产力的研究,海洋与湖沼,24(1): 65—71。
- Cochlan, W. P., 1986, Seasonal study of uptake and regeneration of nitrogen on the Scotia Shelf. *Cont. Shelf Res.*, 5(5): 555—577.
- Dodds, W. K. et al., 1991, Seasonal uptake and regeneration of inorganic nitrogen and phosphorus in a large oligotrophic lake: size-fractionation and antibiotic treatment, *J. Plankton Res.*, 13(6): 1339—1358.
- Dugdale, R. C. and Wilkerson, F. P., 1986, The use of ^{15}N to measure nitrogen uptake in eutrophic oceans; experimental consideration, *Limnol. Oceanogr.*, 31(4): 673—689.
- Glibert, P. M., 1982, Regional studies of daily, seasonal and size fraction variability in ammonium remineralization. *Mar. Biol.*, 70: 209—222.
- Glibert, P. M. et al., 1991, Time-dependent coupling of inorganic and organic nitrogen uptake and regeneration in the plume of Chesapeake Bay estuary and its regulation by large heterotrophs, *Limnol. Oceanogr.*, 36(5): 895—909.
- Glibert, P. M. and Garside, C., 1992, Diel variability in nitrogenous nutrient uptake by phytoplankton in the Chesapeake Bay plume, *J. Plankton Res.*, 14(2): 271—288.
- Laws, E., 1984, Isotope dilution models and mystery of the vanishing N, *Limnol. Oceanogr.*, 29(2): 379—386.
- Maclaac, J. J. and Dugdale, R. C., 1972, Interaction of light and inorganic nitrogen in controlling nitrogen uptake in the sea, *Deep-Sea Res.*, 19: 209—232.
- Miyasaki, T. et al., 1987, Diel changes of uptake of inorganic carbon and nitrogen by phytoplankton, and the relationship between inorganic carbon and nitrogen uptake in Lake Nakamura, Japan, *J. Plankton Res.*, 9(3): 513—524.
- Owens, N. J. P. et al., 1986, Nutrient cycling studies in Carmarthen Bay: phytoplankton production, nitrogen assimilation and regeneration, *Mar. Biol.*, 93: 329—342.
- 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.

- Suttle, C. A. et al., 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.
- Wheeler, P. A. and Kirchman, D. L., 1986, Utilization of inorganic and organic nitrogen by bacteria in marine systems, *Limnol. Oceanogr.*, **31**(5): 998—1009.
- Wheeler, P. A. et al., 1989, Diel periodicity in ammonium uptake and regeneration in the subarctic Pacific: Implication for interactions in microbial food web, *Limnol. Oceanogr.*, **34**(6): 1025—1033.

AMMONIUM UPTAKE AND REGENERATION FLUXES OF THE MICROPLANKTON ASSEMBLAGES IN THE JIAOZHOU BAY*

Jiao Nianzhi Wang Rong

(Institute of Oceanology, Academia Sinica, Qingdao 266071)

ABSTRACT

The results from a series of four cruises (Nov. 1991—Jul. 1992) to examine fluxes of ammonium uptake and regeneration of microplankton assemblages in the Jiaozhou Bay are presented. The seasonal variations of the uptake and regeneration fluxes were in the order: summer > spring/autumn > winter, the annual fluctuation of regeneration flux was more obvious than that of uptake flux. The diurnal pattern was characterized by higher uptake in the daytime and higher regeneration during the night. Averaged uptake and regeneration fluxes on an annual scale were 0.073 and 0.053 $\mu\text{mol}/(\text{L}\cdot\text{h})$ respectively. Regeneration fluxes were always less than uptake fluxes throughout the year, regenerated ammonium met 87%, 42%—48% and 11% of the uptake demand in summer, spring/autumn, and winter respectively. The longest turnover time was 16.34 d being found in winter, and the shortest turnover time was 0.68 d occurred in summer. The uptake flux was contributed mainly by the smallest fraction—picoplankton, nanoplankton came the second, and netplankton the last. Ammonium uptake was to some extent depend on light, but forceful direct irradiation has a negative effect on it. Ammonium regeneration, on the other hand, was not sensitive to light availability. The extents of light-dependence of ammonium uptake by different size fractions were in the order; netplankton > nanoplankton > picoplankton.

Key words Ammonium uptake and regeneration Microplankton Jiaozhou Bay

* Contribution No. 2186 from the Institute of Oceanology, Academia Sinica.