

# 海洋初级生产过程中原核生物和真核生物的作用\*

焦念志 王荣 李超伦 吉鹏

(中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

**摘要** 于1992年8月—1993年5月, 运用生物抑制剂方法和 $^{14}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ 同位素示踪方法研究胶州湾表层水中小于 $200\mu\text{m}$ 的浮游生物群落中原核生物和真核生物对初级生产力的贡献, 以及在硝态氮( $\text{NO}_3^--\text{N}$ )、氨态氮( $\text{NH}_4^+-\text{N}$ )和氨基酸氮( $\text{AA}-\text{N}$ )吸收中的作用。结果表明, 原核生物在总初级生产力中占有相当比重(16.38%—41.00%)。  $\text{NO}_3^--\text{N}$ 主要由真核生物所吸收(64.86%—87.28%), 而  $\text{NH}_4^+-\text{N}$  和  $\text{AA}-\text{N}$  则主要由原核生物所吸收(分别占总吸收量的47.61%—71.28%和48.15%—80.54%)。

**关键词** 原核生物 真核生物 初级生产力 氮吸收

新近研究证明, 海洋初级生产力并非仅由浮游植物所提供, 其中相当比重的贡献来自于一类颗粒极小的原核微生物, 特别是 *Cyanobacteria* (Krupatkina, 1990)。另一方面, 对海洋环境中营养盐的吸收也绝非仅限于初级生产者, 异养原核生物在其中的作用不可低估 (Wheeler et al., 1986)。原核生物的作用不仅影响到初级生产力的量值, 而且关系到初级生产力的功能。例如, *Cyanobacteria* 代表的那部分生产力, 由于颗粒极小, 要经过比一般浮游植物更多的环节才能进入较高层次的营养级; 而异养细菌对营养盐的吸收除了对初级生产者造成竞争以外, 还对以 $^{15}\text{N}$ 示踪为基础的新生产力观测造成误差 (Laws, et al., 1985)。因而, 查明原核生物和真核生物在初级生产过程中的作用, 对于认识初级生产力的结构(焦念志等, 1993), 正确估计新生产力的水平 (Eppley, 1989), 进而比较全面、客观地了解生态系统中的物质生产和能流循环均具有重要意义, 这方面国内尚未见研究报道, 国外已有较多工作成果, 但通常都是分别研究蓝细菌和异养细菌, 缺乏二者之间的直接比较。本文运用生物抑制技术和 $^{14}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ 同位素示踪技术同时观测原核、真核生物在碳同化、氮吸收过程中各自的贡献大小, 提供了一组比较系统的野外现场观测资料, 初步揭示了胶州湾初级生产过程中原核生物和真核生物的作用。

## 1 材料与方法

**1.1 采样** 分别于1992年8月、11月, 1993年2月、5月于胶州湾中心采表层0.5m水样, 经 $200\mu\text{m}$ 筛绢过滤除去较大型浮游生物后用于观测或实验。

\* 中国科学院海洋研究所调查研究报告第2381号。国家自然科学基金资助, 39200022号。  
中国生态系统研究网络胶州湾生态站在出海条件方面给予大力支持, 谨志谢忱。  
收稿日期: 1993年9月4日, 接受日期: 1994年7月18日。

**1.2 生物抑制试验** 分别用氯霉素、放线酮作为原核生物和真核生物的代谢抑制剂 (Wheeler et al., 1986; Dodds et al., 1991), 以 1, 3, 5, 10, 25, 50, 80, 100, 150mg/L 的浓度梯度进行抑制试验, 以  $^{14}\text{C}$  吸收、 $^{15}\text{NH}_4^+-\text{N}$  吸收为指标考察抑制效果。

**1.3 现场培养实验** 根据预试验结果取原核抑制剂为 5mg/L, 真核抑制剂为 50mg/L (1992 年 8 月、11 月) 或 85mg/L (1993 年 2 月、5 月)。加入抑制剂后, 在流水控温模拟现场条件下预培养 2h ( $^{15}\text{N}$  实验组) 或 2.5—3h ( $^{14}\text{C}$  实验组), 加入  $2\mu\text{Ci}$  的  $^{14}\text{C}$  或  $1\mu\text{mol/L}$  的  $^{15}\text{N}$  示踪剂培养 4h 左右。每种水样都设有对照组, 以供与抑制组比较。

**1.4 样品处理及同位素测定** 培养完毕后样品的分级、过滤等处理, 以及  $^{14}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$  同位素的测定和 C, N 吸收速率的计算方法, 同焦念志等 (1993)。

**1.5 营养盐测定**  $\text{NH}_4^+-\text{N}$  和  $\text{NO}_3^--\text{N}$  分别按次氯酸钠氧化法和铜镉还原法在 Technicon AA-II 自动分析仪上测得。AA-N 限于实验条件未能实测, 根据其他近岸海区的测定结果 (黄丽东等, 1991), 本文以 AA-N 含量为  $0.5\mu\text{mol/L}$  用于计算。

**1.6 C:N 吸收比** 以 C 吸收与  $\text{NH}_4^+-\text{N}$  和  $\text{NO}_3^--\text{N}$  吸收之和的比值求得, 以原子吸收比表示。

## 2 结果

**2.1 生物抑制剂效果** 不同梯度浓度下的抑制效果非常明显, 见图 1。对于加氯霉素组, 当剂量在 1—3mg/L 时,  $^{14}\text{C}$  吸收率与对照组无明显差异, 当剂量达到 5mg/L 时  $^{14}\text{C}$  吸收迅速下降, 此后直到剂量为 10mg/L, 基本保持不变, 当剂量为 25mg/L 时则  $^{14}\text{C}$  吸收率几乎降至零。 $\text{NH}_4^+-\text{N}$  的吸收也有类似的变化趋势。显然, 剂量低于 3mg/L 时, 原核生物基本上未被抑制; 达到 5mg/L 左右时原核生物基本上被抑制, 在 5—10mg/L 之间出现一个比较明显的平台, 表明此期原核已全面抑制, 但真核的  $^{14}\text{C}$  吸收并未受多大影响, 当剂量超过 25mg/L 时  $^{14}\text{C}$  吸收再度下降, 表明此时真核生物的代谢活动也受到了影响, 可见, 氯霉素作为选择抑制剂的范围应在 5—10mg/L 之间。以  $^{15}\text{N}$  吸收为指标也得到了近似的结果, 进一步证明了氯霉素这种抑制效果。对于加放线酮组,  $^{14}\text{C}$  吸收率随浓度的变化也呈现出类似氯霉素组的变化曲线, 不过出现平台的剂量范围大大推后了; 从图

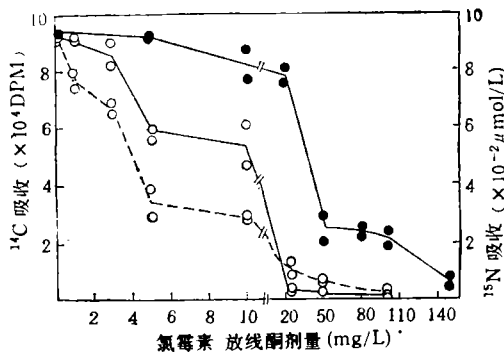


图 1 选择抑制剂对原核生物和真核生物  $^{14}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$  吸收的效果

Fig. 1 Effect of antibiotic treatment on  $^{14}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  uptakes by prokaryotic and eukaryotic organism in Jiaozhou Bay, Qingdao

—为  $^{14}\text{C}$  吸收曲线, ---为  $^{15}\text{N}$  吸收曲线; ○为加氯霉素组, ●为加放线酮组。

1 中可见放线铜剂量取 50—100mg/L 较为合理。

**2.2 碳吸收结果** 分别从  $>20\mu\text{m}$ ,  $>2\mu\text{m}$  和  $>0.2\mu\text{m}$  3 个粒级段考察原核、真核自养生物的光合作用速率。4 个季节的现场实验结果(表 1) 表明, 在  $>20\mu\text{m}$  的粒级范围内, 光合作用的 90.36%—96.31% 由真核生物完成, 而原核生物的贡献仅为 3.69%—9.64%。在  $2\mu\text{m}$  以上范围内, 光合作用的 71.76%—89.90% 由真核生物承担; 10.10%—28.24% 的分量来自原核生物。当考查 0.2—200 $\mu\text{m}$  整个小型浮游生物群落时, 真核生物的贡献下降至 59.00%—83.62%, 而原核生物的贡献则上升到 16.38%—41.00%。比较不同粒级范围下真核生物与原核生物对光合作用的贡献比例可知, 较大粒级的光合生物绝大部分是真核生物即各类浮游植物, 而较小粒级中则含有相当比重的原核生物组分。此外, 从不同季节的光合作用速率和两类组分所占比例的变化可见, 真核生物对光合作用近而对初级生产力贡献最大的季节是春季, 这时总初级生产力达到最高; 而原核生物对初级生产力贡献最大的季节是夏季, 这是一年当中初级生产力的又一个峰值期。

表 1 胶州湾中心表层水中真核、原核生物对碳同化的贡献

Tab. 1 Contributions of eukaryote and prokaryote to total carbon assimilation in surface water in the center of Jiaozhou Bay, Qingdao

季 节	粒 级 ( $\mu\text{m}$ )	真 核 生 物		原 核 生 物		总 和 [ $\mu\text{g}/(\text{L} \cdot \text{h})$ ]	对 照 组 [ $\mu\text{g}/(\text{L} \cdot \text{h})$ ]
		[ $\mu\text{g}/(\text{L} \cdot \text{h})$ ]	(%)	[ $\mu\text{g}/(\text{L} \cdot \text{h})$ ]	(%)		
夏 季	$>20$	1.350	90.36	0.144	9.64	1.494	1.463
	$>2$	2.402	71.76	0.945	28.24	3.347	3.061
	$>0.2$	3.864	59.00	2.268	41.00	6.132	5.805
秋 季	$>20$	0.665	96.31	0.025	3.69	0.690	0.450
	$>2$	1.784	86.96	0.268	13.04	2.052	1.305
	$>0.2$	2.097	71.34	0.842	28.66	2.939	2.376
冬 季	$>20$	1.659	91.20	0.160	8.80	1.819	1.650
	$>2$	2.733	89.90	0.307	10.10	3.040	2.958
	$>0.2$	3.344	83.62	0.655	16.38	3.999	3.749
春 季	$>20$	1.755	95.90	0.075	4.10	1.83	4.100
	$>2$	3.945	83.43	0.783	16.57	4.728	7.069
	$>0.2$	5.706	74.84	1.919	25.16	7.625	9.410

**2.3 N 吸收结果** 4 个季节的现场实验结果表明, 原核生物和真核生物对 3 种不同 N 源的吸收有着显著的差异, 见表 2。NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 主要由真核生物吸收 (64.86%—87.28%), 而 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 特别是 AA-N 则主要由原核生物吸收, 所占比例分别为 47.61%—71.28% 和 48.15%—80.54%。从季节变化来看, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 的吸收最大值出现在春季, 这显然与真核生物的光合作用活性(表 1) 是一致的, 此时真核生物对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 的吸收占两类生物对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 总吸收量的 87.28%。NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 的吸收在春、夏季出现峰值, 此时, 原核生物的吸收比例分别为 71.28% 和 61.93%, 从绝对量上看, 真核生物的 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 吸收在夏季达到峰值, 而原核生物的 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N 吸收在春、夏季都很高。AA-N 的总吸收量在春、夏季要比其他季节高得多, 这与原核生物的吸收比例高峰完全一致。真核生物对 AA-N 的吸收比例在秋、冬季较高, 但此时绝对吸收量并不高, 其绝对吸收高峰值出现在春季; 而春季真核

表 2 胶州湾中心表层水中真核、原核生物对氮吸收的贡献

Tab. 2 Contributions of eukaryote and prokaryote to nitrogen uptakes in surface water in the center of Jiaozhou Bay, Qingdao

季节	氮源	真核生物		原核生物		总和	对照组
		[ $\mu\text{mol}/(\text{L}\cdot\text{h})$ ]	(%)	[ $\mu\text{mol}/(\text{L}\cdot\text{h})$ ]	(%)		
夏季	$\text{NH}_4^+-\text{N}$	0.0418	38.07	0.0679	61.93	0.1098	0.1230
	$\text{NO}_3^--\text{N}$	0.0024	64.86	0.0013	35.14	0.0037	0.0038
	AA-N	0.0029	22.48	0.0100	77.52	0.0129	0.0118
秋季	$\text{NH}_4^+-\text{N}$	0.0114	52.39	0.0103	47.61	0.0217	0.0244
	$\text{NO}_3^--\text{N}$	0.0006	66.67	0.0003	33.33	0.0009	0.0008
	AA-N	0.0010	35.71	0.0018	64.29	0.0028	0.0026
冬季	$\text{NH}_4^+-\text{N}$	0.0115	34.85	0.0215	65.15	0.0330	0.0319
	$\text{NO}_3^--\text{N}$	0.0016	79.66	0.0004	20.34	0.0020	0.0022
	AA-N	0.0014	51.85	0.0013	48.15	0.0027	0.0021
春季	$\text{NH}_4^+-\text{N}$	0.0290	28.72	0.0721	71.28	0.1011	0.1114
	$\text{NO}_3^--\text{N}$	0.0055	87.28	0.0008	12.72	0.0063	0.0057
	AA-N	0.0041	19.46	0.0168	80.54	0.0209	0.0201

表 3 胶州湾中心表层水中真核生物和原核生物的 C:N 吸收比

Tab. 3 C:N uptake ratio in eukaryote and prokaryote in surface water in the center of Jiaozhou Bay, Qingdao

季节	真核生物	原核生物
夏季	7.29	2.73
秋季	14.58	6.62
冬季	16.80	2.49
春季	13.78	2.19
年平均	13.11 $\pm$ 4.08	3.51 $\pm$ 2.09

生物对 AA-N 吸收量占 AA-N 总吸收量的比例却最低,可见 AA-N 主要被原核生物所吸收。与原核生物 C 吸收季节变化比较可知,原核生物的  $\text{NH}_4^+-\text{N}$ , AA-N 吸收中有相当部分是异养微生物所为,特别是春季。

**2.4 C:N 吸收比** 真核生物和原核生物的 C:N 吸收比具有显著的差异(表 3)。前者最大值出现于冬季(16.80),最低值出现于夏季(7.29);而后者最大值出现于秋季(6.62),最小值出现于春季(2.19)。原核生物如此低的 C:N 吸收比显然是由异养细菌所造成的,因为它大量吸收  $\text{NH}_4^+-\text{N}$ , AA-N, 但却不吸收无机碳。从 C:N 吸收比的季节变化来看, N 吸收比 C 吸收随温度的变化更大些。

### 3 讨论

**3.1 生物抑制技术** 海洋浮游生物群落中,真核生物和原核生物在颗粒大小上有重迭(如 Picoplankton 中的相当部分为原核生物),功能上有交叉(如蓝细菌在结构上属细菌,在功能上更象浮游植物),一般的定性定量方法很难反映出二类生物在生态过程中的作用。选择性生物代谢抑制剂给我们提供了区分 2 类生物功能的有效手段。氯霉素是原核

生物的广谱抗菌剂,它可抑制原核生物 70S 核糖体的功能,从而阻止原核蛋白质的合成,而放线酮是真核生物的广谱抗生素,它可抑制 80S 核糖体的功能从而阻止细胞质蛋白的合成 (Vazques et al., 1974)。这两种抗生素已被证明是 N 吸收实验的良好选择性生物抑制剂 (Wheeler et al., 1986; Dodds et al., 1991)。对于 C 同化试验,本文实施了更长 (2.5—3h) 的预培养期,试验结果总地看来二类处理的 C 同化速率之和略高于对照组,但其抑制作用规律性很明显,说明这两种抗生素对碳水化合物合成具有间接的抑制作用,对于比较真核和原核生物的 C 同化是行之有效的。宁修仁等 (1992) 在用氨基青霉素和放线酮作生物抑制剂观测蓝细菌增长和原生动物的摄食的研究中也得到了关于抑制效果的类似结论。文献报道的两种抑制剂的使用量为 5—100mg/L。本文的试验结果表明氯霉素的单位抑制效果远高于放线酮,用于现场实验的剂量与 Wheeler 等 (1986) 以及宁修仁等 (1992) 的使用剂量相似。C, N 吸收实验中二类抑制剂处理组之和与不作任何处理的对照组数据无显著性差异,证明了方法的有效性。

**3.2 真核和原核生物在初级生产过程中的作用** 本文的实验结果表明,自养原核生物对初级生产力的贡献不可忽视,而异养原核生物在 N 吸收中的作用举足轻重。自养原核生物提供的生产力占总量的 16.38%—41.00%,这在 Picoplankton 粒级中占的比例为 36.29%—64.71%,平均为  $46.93\% \pm 12.10\%$ 。可见 Picoplankton 所提供的生产力中近一半的贡献来自原核生物。在  $>2\mu\text{m}$ , 甚至  $>20\mu\text{m}$  粒级范围中仍然观测到原核 C 吸收,从蓝细菌细胞颗粒大小来看似乎是无法解释的,这小部分原核 C 吸收可能源于原核细胞集合体 (如,粘附于其他颗粒表面等) 以及方法本身 (如,分级过滤等) 的误差。本研究中 AA-N 未能实测,根据文献数据 (黄丽东等, 1991) 假设其含量为  $0.5\mu\text{mol/L}$ , 用于 AA-N 吸收速率的计算,因而所得数据不能用作绝对吸收量。但用于原核生物和真核生物的相对比较还是有效的。本文结果表明, AA-N 主要被原核生物所利用。这与前人的结果是一致的 (Wheeler et al., 1986; Keil et al., 1989)。同样,  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  也是主要由原核生物所吸收。从 C:N 吸收比值来看,大多数情况下,原核生物的 C:N 吸收比小于其细胞组成 C:N 比 (3.5) (Williams, 1983)。显然,原核生物中有相当比例的组分是异养成分,它们不吸收无机碳,但吸收无机氮,因而使得整个原核生物类群的 C:N 吸收比都降了下来。异养细菌一般是首先利用 AA-N 作为 N 源 (Keil et al., 1989), 但它对  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的吸收看来并不是作为 AA-N 缺乏下的替代 N 源,本文中 原核生物对  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的吸收占  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  吸收总量的 47.61%—71.28%, 与其他研究结果 (Laws et al., 1985; Owen et al., 1986; Wheeler et al., 1986; Dodds et al., 1991) 类似。可见  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  是异养细菌的主要 N 源之一。本文的结果还表明,浮游植物可利用部分 AA-N, 而细菌可利用少量  $\text{NO}_3^-\text{-N}$ , 这方面分别与 Wheeler 等 (1986) 和 Painter (1970) 的结论相同。

**3.3 一些生物海洋学概念和方法受到冲击** 海洋浮游群落中真核生物和原核生物的相互作用使得生态学研究更为复杂和困难。例如,异养细菌对  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  的大量利用势必会给  $^{15}\text{N}$  法测得的新生产力数据带来负误差。所幸的是,新生产力概念的另一个假设前提——硝化作用只在真光层之下进行——也不严格,加之异养细菌也利用的部分  $\text{NH}_4^+\text{-N}$ , 由此产生的正误差或许对上述负误差起到一定的弥补作用,但显然二者是难以保持平衡的。此外,原核生物对无机氮源 (特别是  $\text{NH}_4^+\text{-N}$ ) 的大量利用还可能使应用 Redfield

C:N 比从C同化率估计N同化率这一途径失效 (Weeler et al., 1986)。因而,了解海区真核生物和原核生物在 C,N 生产过程中的作用对于正确理解和恰当使用有关概念和方法也是非常必要的。

### 参 考 文 献

- 宁修仁、D. 沃洛,1992,英吉利海峡蓝细菌增长速率和被摄食速率的测定,海洋学报,14: 84—93。
- 黄丽东、吴瑜端,1991,闽南—台湾浅滩渔场溶解游离氨基酸的分布特征,闽南—台湾浅滩上升流区生态系研究,海洋出版社(北京),218—223。
- 焦念志、王荣,1993,海洋初级生产力结构,海洋与湖沼,24(4): 344—349。
- 焦念志、王荣、黄庆文,1993,<sup>15</sup>N-示踪离子质谱法测定海洋新生产力,海洋与湖沼,24(1): 65—71。
- Dodds, W. K., Prisu, J. C. & Ellis, B. K., 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.
- Eppley, R. W., 1989, New production: history, method, problems, *In Productivity in the Ocean: Present and Past*, John Wiley & Sons Limited (New York), pp. 86—97.
- Keil, R. B. & Kirchman, D. L., 1989, Role of heterotrophic bacteria in regulating ammonium utilization, new production and CO<sub>2</sub> cycling, in OCEANS, 1989, *The Global Ocean*, 1: 292.
- Krupatkina, D. K., 1990, Estimates of primary production in oligotrophic waters and metabolism of picoplankton: a review, *Mar. Microb. Food Web.*, 4(1): 87—101.
- Laws, E. A., Harrison, W. G. & DiTullio, G. R., 1985, A comparison of nitrogen assimilation rates based on <sup>15</sup>N uptake and autotrophic protein synthesis, *Deep-Sea Res.*, 32: 85—95.
- Owens, N. J. P., Mantoura, R. F. C., Burkill, P. H. et al., 1986, Nutrient cycling studies in Carmarthen Bay: phytoplankton production, nitrogen assimilation and regeneration, *Mar. Biol.*, 93: 329—342.
- Painter, H. A., 1970, A review of literature on inorganic nitrogen metabolism in microorganisms, *Wat. Res.* 4: 393—450.
- Vazquez, P. A., North, B. B. & Stephens, G. C., 1974, Amino acid uptake by marine phytoplankters, *Limnol. Oceanogr.*, 19: 249—259.
- Williams, P. J., 1983, Bacterial production in the marine food chain: The emperor's new suit of clothes, *In Flow of Energy and Materials in Marine Ecosystems: Theory and Practice*, ed. by Plenum, pp. 271—299.
- Wheeler, P. A. & Kirchman, D. L., 1986, Utilization of inorganic and organic nitrogen by bacteria in marine systems, *Limnol. Oceanogr.*, 31: 998—1009.

## THE ROLES OF PROKARYOTE AND EUKARYOTE IN MARINE PRIMARY PRODUCTION PROCESSES\*

Jiao Nianzhi, Wang Rong, Li Chaolun, Ji Peng  
(*Institute of Oceanology, Academia Sinica, Qingdao 266071*)

### ABSTRACT

Contributions of prokaryote and eukaryote to total microplankton assemblages less than 200 $\mu$ m in primary production and nitrogen uptakes were studied seasonally by antibiotic treatment and  $^{14}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$  tracer techniques in the central part of Jiaozhou Bay from Aug. 1992 to May 1993. The results showed that prokaryotic organisms played a not ignorable role in primary production processes, accounting for 16.38%—41.00% of the total primary production, 47.61%—71.28% of  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  uptake and 48.15%—80.54% of AA-N uptake. The bulk of  $\text{NO}_3^-\text{-N}$ , on the other hand, was uptaken mainly by eukaryotic organism (64.86%—87.28%). Some concepts and methods associated with nitrogen uptake by prokaryote are also discussed.

**Key words** Prokaryote Eukaryote Primary production Nitrogen uptake

\* Contribution No. 2381 from the Institute of Oceanology, Academia Sinica.