

# 南极普里兹湾边缘浮冰区微型浮游动物的摄食及其氮的排泄\*

李超伦 孙 松 吉 鹏 张光涛 张武昌

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

**提要** 于 1998—1999 年夏季在南极普里兹湾边缘浮冰区利用稀释培养实验进行了微型浮游动物对浮游植物的摄食现场实验研究,同时对微型浮游动物的氮氮产生率进行了推算。结果表明,微型浮游动物的日摄食量为  $5.1-25.0\text{mgC}/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$ ,占浮游植物现存量的 10%—65%,对初级生产力的摄食压力也较大(34%—100%)。利用微型浮游动物的摄食率推算得出其氮产生率为  $0.44-1.75\text{mg}/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$ ,达到维持现场初级生产所需氮氮的 6.8%—53.6%。由此可见,微型浮游动物在南极夏季边缘浮冰区海洋生态系统中,特别是对浮游植物的生产和归宿起着十分重要的调控作用。

**关键词** 微型浮游动物 摄食 氮氮产生率 普里兹湾

**学科分类号** Q958.885.3

虽然南大洋与世界其它大洋相比,具有相对较高的硝酸盐、磷酸盐和硅酸盐等,但是其初级生产力却很低。一般认为,南大洋初级生产力水平较低是由于水温很低、光照少、水层稳定、缺少铁等微量元素以及浮游动物摄食等造成的。近来研究结果显示,微型浮游动物的摄食在南极海洋生态系统动态变化中起着十分重要的作用,在对浮游植物的摄食压力中承担着重要的角色,是海洋初级生产的重要调控因子之一(Burkill *et al.*, 1995)。但是已经开展的研究主要是在南大西洋及南极半岛周围海域进行的(Lancelot *et al.*, 1993; Mathot *et al.*, 1992),而在南极大陆附近海域和东南极印度洋海区开展较少。

南大洋氮盐水平较高,主要是指硝酸盐,而氮氮等有机氮含量较低。然而有机氮对于海洋初级生产来说也是至关重要的。南大洋有机氮的来源主要是浮游动物的排泄物。了解其中微型浮游动物的贡献大小对于深入研究南大洋生源要素的地化循环十分重要。南极普里兹湾及其邻近的南印度洋区是国际南大洋生态系统动力学研究计划(SO-GLOBEC)的重点研究海区之一。因此,本文现场测定了南极夏季普里兹湾及其邻近海域微型浮游动物对浮游植物的摄食压力,同时推算其氮氮产生率和对于初级生产力的贡献。

## 1 材料与方 法

### 1.1 实验时间与站位

调查于 1998 年 12 月—1999 年 1 月进行。分别于陆缘冰区、冰间湖、浮冰区及其以

\* 中国科学院“九五”重大 A 资助项目, KZ951-A1-205 号; 国家“九五”科技攻关资助项目, 98-927-01-02 号。李超伦, 男, 出生于 1969 年 8 月, 博士, E-mail: lichaolun@sina.com

收稿日期: 2000-02-25, 收修改稿日期: 2000-06-08

北浮冰区边缘 4 个站点上进行了现场培养实验研究(图 1)。

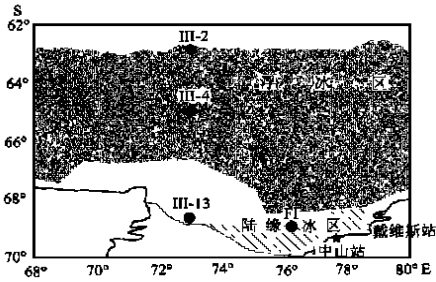


图 1 现场培养实验站位图

Fig. 1 Map showing the positions of in situ culture experiments

## 1.2 微型浮游动物对浮游植物摄食压力的测定

微型浮游动物对浮游植物摄食压力利用稀释培养实验测得。

稀释法的原理: 稀释法最早由 Landry 等 (1982) 提出, 现已成为研究微型浮游动物摄食的标准方法。假设海水中浮游植物的生长率为  $k$ , 动物的摄食率为  $g$ , 浮游植物处于指数增长期, 培养前浓度为  $P_0$ , 培养后浓度为  $P_t$ , 那么  $P_t = P_0 e^{(k-g)t}$ 。将过滤海水与现场海水按一定比例混合, 稀释度  $d$  为海水体积与混合后总体积的比值。在混合海水中,

浮游植物的生长率  $k$  不会改变, 浮游动物的摄食率却因动物数量的减少而按比例降低, 变为  $d \times g$ 。培养时间  $t$  以后,  $P_t = P_0 e^{(k-d \times g)t}$ 。因此, 监测培养前和培养后混合海水中浮游植物浓度的变化, 只要两个稀释度就能求出  $k$  和  $g$ 。

微型浮游动物对浮游植物现存量和初级生产力的摄食压力(分别用  $P_i$  和  $P_p$  表示), 可以用下列公式求出:

$$P_i = 1 - e^{-gt} \times 100\%$$

$$P_p = (e^{kt} - e^{(k-g)t}) / (e^{kt} - 1)$$

具体方法如下: 按 JGOFS WP(Burkill *et al.*, 1990) 方法进行操作。采水器采水 40L, 采水深度为水下 2m。GF/F 滤膜(滤孔直径为 0.7—0.9  $\mu$ m) 过滤 20L, 200  $\mu$ m 分样筛过滤 20L。磨口玻璃瓶(3L) 经 10% 盐酸浸洗 10h 以上, 使用前用现场海水冲洗。将过滤海水和 200  $\mu$ m 过滤海水按 0□1、1□3、1□1、3□1 的比例混合装于磨口玻璃瓶中, 每个比例设 2 个平行样。磨口玻璃瓶 4 个一箱装在塑料筐中, 塑料筐用绳索吊在采水深度培养 24h(如果不是连续站, 船不抛锚, 就在甲板上水浴控温培养)。培养前和培养后, 每瓶采水 250ml, GF/F 滤膜过滤, 滤膜零下 20℃ 速冻保存, 一个月内测定叶绿素  $a$  浓度。叶绿素  $a$  测定方法为: 用 90% 丙酮[水: 丙酮( $V \square V$ ) = 1□9] 于 -20℃ 避光萃取 24h, 用 Turner II 型荧光光度计测定叶绿素的浓度, 计算方法按王荣(1986)。

## 1.3 微型浮游动物有机氮产生率的计算

微型浮游动物有机氮产生率依照 Landry(1993) 的公式进行计算:

$$E_N = (AE_N \times I_C \times N \square C_{PP}) - (I_C \times GGE_C \times N \square C_{MZ})$$

其中,  $E_N$  是氨氮产生率 [  $\text{gNH}_4\text{-N} / (\text{L} \cdot \text{d})$  ],  $AE_N$  是微型浮游动物氮同化系数,  $I_C$  是微型浮游动物单位时间碳摄食量,  $N \square C_{PP}$  是浮游植物氮碳比,  $GGE_C$  是微型浮游动物体碳增长率,  $N \square C_{MZ}$  是微型浮游动物氮碳比。那么微型浮游动物总有机氮排泄率 ( $E_{TN}$ ) 为:

$$E_{TN} = [(1 - AE_N) \times I_C \times N \square C_{PP}] + E_N$$

其中,  $I_C$  为培养实验中微型浮游动物摄食率 ( $g$ ) 与现场浮游植物浓度的乘积。计算  $E_N$  所需的部分系数本次实验没有直接测定, 而是根据文献获得。本文假定  $N \square C_{PP}$  平均为

16 □ 106 (Redfield, 1958),  $N \square C_{MZ}$  为 1 □ 4 (Gifford, 1991),  $GGE_C$  为 0.30 (Straile, 1997),  $AE_N$  平均为 0.9 (Verity, 1985)。

微型浮游动物产生的氨氮对于初级生产力的贡献 ( $R$ ) 为:

$$R = \frac{E_N}{(PP) \times (C \square Chla) \times (N \square C_{PP})} \times 100\%$$

其中 ( $PP$ ) 为初级生产力。

## 2 结果

本次调查时间为南极夏季, 研究海区位于普里兹湾及以北邻近海区, 为典型边缘海冰区 (Margin Ice Zone): 它包括从密集但已融化的海冰区, 通过弥散的小浮冰区到受海冰融化影响的无冰开阔海区。陆缘冰的北部处在  $69^{\circ}05' S$ , 此以北为浮冰区, 大约在  $68^{\circ}56' - 67^{\circ}44' S$  之间有一开阔水域——冰间湖区, 浮冰区北部边界凹凸不平, 在  $62^{\circ} - 64^{\circ} S$  左右。实验所选站位分别位于不同冰况的代表海区 (表 1)。

表 1 实验时间、站位和环境状况

Tab 1 The time and position of the culture experiments and their environmental condition

站号	时间(年.月.日)	经度( $^{\circ}E$ )	纬度( $^{\circ}S$ )	表层水温( $^{\circ}C$ )	环境特征
FI	1998.12.16	76.253	68.938	-2.0	岸边陆缘冰区
III-2	1998.12.22	73.026	62.908	-1.0	浮冰区北部边缘(浮冰 < 10%)
III-4	1998.12.19	73.029	65.017	-1.1	浮冰区(浮冰 50%)
III-13	1999.01.12	73.000	68.867	1.7	冰间湖

不同站位之间, 表层水体中的叶绿素  $a$  浓度差别较大; 最高值出现在位于冰间湖区的 III-13 站 ( $4.10 \text{ mg/m}^3$ ); 最低值位于浮冰区北部边缘的 III-2 站 ( $0.33 \text{ mg/m}^3$ ); III-4 站和 FI 站的表层叶绿素  $a$  浓度分别为  $0.41 \text{ mg/m}^3$  和  $0.29 \text{ mg/m}^3$ 。各测站叶绿素  $a$  浓度无明显纬向分布规律。

分别于 4 个测站上进行的微型浮游动物摄食实验的结果见图 2。其中 III-4 站实验失败(虽然实验结果显示浮游植物的变化趋势与其他站位的实验结果一致, 但是根据公式推算出的生长率为负值)。由实验结果可以看出, 不同海区浮游植物的生长率分别为: 陆冰缘区 (FI)  $1.1976/\text{d}$ 、浮冰区 (III-2)  $2.5972/\text{d}$ 、冰间湖区 (III-13)  $0.1055/\text{d}$ 。另外, 在所有实验站位上, 微型浮游动物对浮游植物均保持着一定的摄食压力, 只是摄食强度有所变化 (表 2)。微型浮游动物对初级生产力的摄食压力最小值位于 III-2 站 (34%), 而在 III-13 站高达 100%; 对浮游植物现存量的摄食压力在 III-13 站最小, 只有 10%, 而在 FI 可达 65%。按照叶绿素  $a$  与碳的比值为 1 □ 50 和现场海水表层叶绿素  $a$  浓度推算, 微型浮游动物的日摄食率为  $5.1 - 25.0 \text{ mgC}/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$ 。

依照 Landry (1993) 的计算公式, 微型浮游动物在普里兹湾陆冰缘区 (FI)、冰间湖 (III-13) 和浮冰区边缘 (III-2) 的氨氮产生率分别为  $0.57$ 、 $1.25$  和  $0.35 \text{ mg}/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$ , 与现场表层海水中氨氮浓度进行比较, 分别占到 18.9%、9.9% 和 10%。对初级生产力的贡献分别为 30.5%、53.6% 和 6.8%。在普里兹湾陆冰缘区 (FI)、冰间湖 (III-13) 和浮冰区边缘 (III-2) 总有机氮产生率为  $0.80$ 、 $1.75$  和  $0.44 \text{ mg}/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$ 。

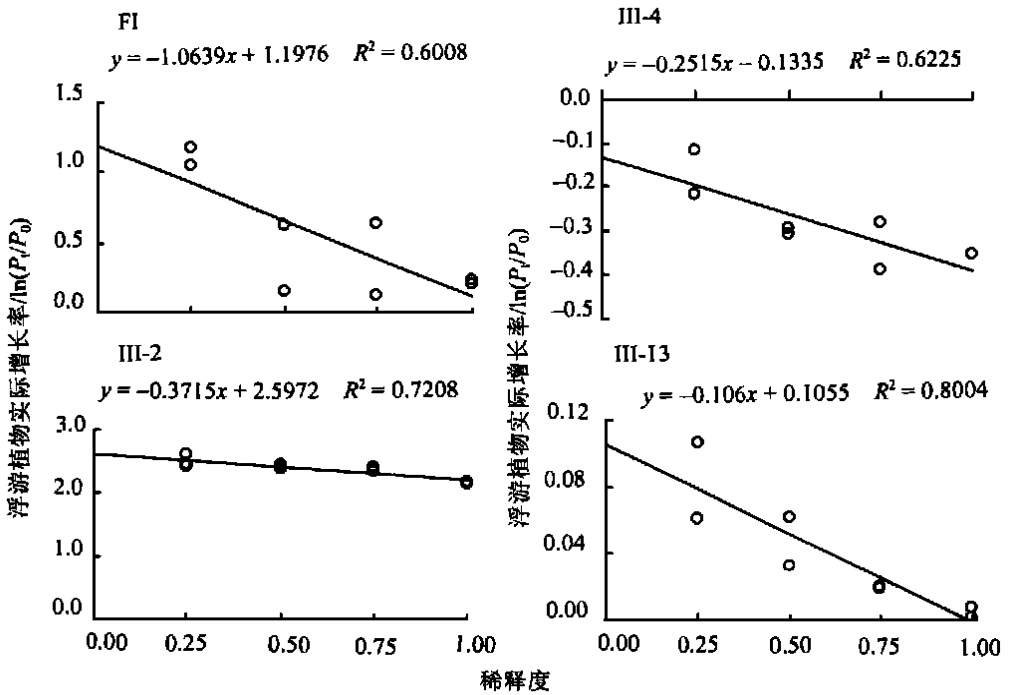


图2 稀释培养实验结果

Fig. 2 The results of the dilution culture experiments

稀释度为海水体积与混合后总体积的比值

表2 微型浮游动物摄食率及摄食压力

Tab. 2 Ingestion rate and grazing impact of microzooplankton on phytoplankton based on the dilution technique

站位	培养温度(°C)	表层叶绿素 <i>a</i> 浓度( $\text{mg}/\text{m}^3$ )	日摄食率 [ $\text{mgC}/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$ ]	摄食压力(%)	
				初级生产力	现存量
FI	- 2.0	0.29	9.40	94	65
III- 2	- 1.0	0.33	5.10	34	31
III- 13	1.5	4.10	20.5	100	10

表3 微型浮游动物氮产生率及其对初级生产力的贡献

Tab. 3 N- excretion rate of microzooplankton and its contribution to the N required for phytoplankton primary production

站位	氮产生率	总有机氮产生率	对初级生产力 的贡献(%)
	[ $\text{mg}/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$ ]	[ $\text{mg}/(\text{m}^3 \cdot \text{d})$ ]	
FI	0.57	0.80	30.5
III- 2	0.35	0.44	6.8
III- 13	1.25	1.75	53.6

### 3 讨论

从本实验结果可以看出, 南极夏季普里兹湾边缘海冰区微型浮游动物对浮游植物的潜在的摄食压力十分巨大, 因此进一步证实微型浮游动物在南大洋边缘海冰区生物生长

过程中起着十分重要的作用(Burkill *et al.*, 1995; Mathot *et al.*, 1992; Lancelot *et al.*, 1993)。已有的关于南大洋边缘海冰区食物链(网)动态变化的一些研究结果认为,正在融化的海冰边缘水域原生动物的生长繁殖与浮游植物同步进行,虽然微型浮游动物的摄食不一定能阻止浮游植物形成“水华”,但是其控制着浮游植物“水华”的形成和初级产品的种类组成(Lancelot *et al.*, 1993; Froneman *et al.*, 1996a)。研究发现,微型浮游动物的数量可以达到浮游植物生物量的 40% (Becquevort *et al.*, 1992),并且在“水华”期微型浮游动物的摄食压力可以超过初级生产力(Mathot *et al.*, 1992; Lancelot *et al.*, 1993)。水层中 nano- 和 pico- 级浮游植物的消减主要归功于微型浮游动物的摄食,而大型浮游动物(如南极大磷虾等)的摄食和自身沉降在其中的贡献很小(Burkill *et al.*, 1995; Froneman *et al.*, 1996b; Lancelot *et al.*, 1993)。

Mathot 等(1992)对南极微型浮游动物的研究结果表明,海冰下的微型浮游动物的摄食强度较低[ $< 0.001 - 0.18 \text{gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ],一般小于初级生产力的 10%;而在海冰融化的水域,微型浮游动物的摄食率可以达到  $0.8 - 1.3 \text{gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ,对初级生产力潜在的摄食压力平均为 30%,有时可以超过 100%。Burkill 等(1995)在 Bellingshausen Sea 边缘海冰区的研究发现,微型浮游动物的日摄食率为  $0.021 - 3.300 \text{gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ,对初级生产力的摄食压力为 21%—217%。Garrison(1991)根据已有的关于南极微型浮游动物的研究结果,推算出南大洋的初级产品中 41% 被微型浮游动物所利用。本文作者在普里兹湾的研究结果显示,微型浮游动物对初级生产力的摄食压力为 34%—100%,在表层的摄食率为  $5.1 - 25.0 \text{mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ,处于上述研究结果变化范围以内。

虽然微型浮游动物对浮游植物具有十分巨大的摄食压力,但事实上海洋中浮游植物的数量并未大量减少。原因可能有以下几个方面:首先,稀释实验测得的是微型浮游动物最大摄食潜力,忽略了实验过程中浮游植物的自然死亡以及容器效应等对浮游植物造成的影响;其次,培养试验前实验海水经过 200 m 筛绢过滤,可能将一些较大的藻类滤除掉,虽然这些大型单胞藻可能无法被微型浮游动物所摄食,并不影响稀释实验的结果,但是对于自然海区中浮游植物实际现存量的摄食压力将会高估;再者,自然环境中饵料浓度的限制和大中型浮游动物对微型浮游动物的摄食压力等因素也可能会对微型浮游动物的摄食产生影响。关于大中型浮游动物对微型浮游动物的摄食研究在中低纬度已有报道,认为大中型浮游动物通过对微型浮游动物的摄食间接的提高了海洋初级生产力(Callbet *et al.*, 1999),但是对南大洋海区知之甚少(Pierce *et al.*, 1992)。

另外,了解海洋生态系统中浮游动物代谢产生的氮化合物占浮游植物对营养盐需求量中的比例的生态意义十分重要,特别是在寡营养海区,浮游动物的代谢产率直接影响到整个海洋生产力的大小(Banse, 1995)。虽然南大洋属于相对高营养盐海区,硝酸盐丰富,但是其新生产力在初级生产力中的比例却很低(Smith *et al.*, 1990)。因此,作为浮游植物生长所需氮盐的另一个重要来源——浮游动物产生的氨氮变得十分重要。本次调查中,从利用摄食率推算的微型浮游动物的氨氮产生率在初级生产力所需氮盐中的比例可以看出,微型浮游动物在陆缘冰区以及冰间湖区的贡献相对较大(30.5%—53.6%),而在浮冰融化后的北部海区贡献较小(6.8%)。

总之,本实验研究证实,在普里兹湾夏季边缘浮冰区生态系统中,微型浮游动物对于

海洋初级生产的调控、物质循环和能量流动的途径以及生源要素的再生都起着十分重要的作用。微型浮游动物是该海域浮游植物的主要消费者,其作用已经超过了传统浮游动物关键种(如南极磷虾等)。因此,今后必须重新评价微型浮游动物的地位,必须将磷虾、中型浮游动物和微型浮游动物综合考虑,才能对该海区生态系统的生物生长过程和动态变化有一个全面深入的认识。

### 参 考 文 献

- 王 荣, 1986. 荧光法测定海洋浮游植物色素计算公式的修正. *海洋科学*, 10(3): 1—5
- Banase K, 1995. Zooplankton: pivotal role in the control of ocean production. *ICES J Mar Sci*, 52: 265—277
- Beccquevort S, Mathot C, Lancelot C, 1992. Interactions in the microbial community of the marginal ice zone of the north-western Weddell Sea through size distribution analysis. *Polar Biology*, 12: 211—218
- Burkill P H, Edwards E S, Sleight M A, 1995. Microzooplankton and their role in controlling phytoplankton growth in the marginal ice zone of the Bellingshausen Sea. *Deep-Sea Res II*, 42: 1277—1290
- Burkill P H, Head E, Franz G, Lenz M *et al*, 1990. Grazing by Microzooplankton. In: SCOR/JGOFS Report No. 6; Core Measurement Protozoa. Reports of the Core Measurement Working Groups, 31—37
- Callet A, Landry M R, 1999. Mesozooplankton influences on the microbial food web: direct and indirect trophic interactions in the oligotrophic open ocean. *Limnol Oceanogr*, 44: 1370—1380
- Froneman P W, Perissinotto R, 1996a. Microzooplankton grazing and protozooplankton community structure in the Southern Atlantic and in the Atlantic sector of the Southern Ocean. *Deep-Sea Res I*, 43: 703—721
- Froneman P W, Perissinotto R, McQuaid C D, 1996b. Dynamics of microplankton communities at the ice-edge zone of the Lazarev Sea during a summer drogoue study. *J Plankton Res*, 18: 1455—1470
- Garrison D L, 1991. An overview of the abundance and role of protozooplankton in Antarctic waters. *J Mar Systems*, 2: 317—331
- Gifford D J, 1991. The protozoan-metazoan trophic link in pelagic ecosystems. *J Protozoology*, 38: 81—86
- Lancelot C, Mathot S, Veth C *et al*, 1993. Factors controlling primary phytoplankton ice-edge blooms in the marginal ice-zone of the northwestern Weddell Sea during sea ice retreat 1988: field observations and mathematical modelling. *Polar Biology*, 13: 377—387
- Landry M R, 1993. Predicting excretion rates of microzooplankton from carbon metabolism and elemental ratios. *Limnol Oceanogr*, 38: 468—472
- Landry M R, Hassett H P, 1982. Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton. *Mar Biol*, 67: 283—288
- Mathot S, Dan dois J, Lancelot C, 1992. Gross and net primary production in the Scotia-Weddell Sea sector of the Southern Ocean during spring 1988. *Polar Biology*, 12: 321—332
- Pierce R W, Turner J T, 1992. Ecology of planktonic ciliates in marine foodwebs. *Rev Aquatic Sci*, 6: 139—181
- Redfield A G, 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, 46: 205—222
- Smith W O, Neko D M, 1990. Phytoplankton growth and new production in the Weddell Sea marginal ice zone in the austral spring and autumn. *Limnol Oceanogr*, 35: 809—821
- Straile D, 1997. Gross growth efficiencies of protozoan and metazoan zooplankton and their dependence on food concentration, predator-prey weight ratio, and taxonomic group. *Limnol Oceanogr*, 42: 1375—1385
- Veity P G, 1985. Grazing, respiration, excretion, and growth rates of tintinnids. *Limnol Oceanogr*, 30: 1268—1282

## HERBIVOROUS ACTIVITY AND NITROGEN EXCRETION OF MICROZOOPLANKTON IN THE MARGINAL ICE ZONE OF THE PRYDZ BAY, ANTARCTIC

LI Chao-lun, SUN Song, JI Peng, ZHANG Guang-tao, ZHANG Wu-chang  
(*Institute of Oceanology, The Chinese Academy of Sciences, Qingdao, 266071*)

**Abstract** Based on the dilution technique, microzooplankton herbivorous activity was carried out in the marginal ice zone of the Prydz Bay during the austral summer, 1998—1999. The microzooplankton excretion of nitrogen derived from phytoplankton was also estimated. Results showed that the herbivorous rates of the microzooplankton were between 5.1—25.0 mgC/(m<sup>3</sup>·d), equal to 10%—65% of the phytoplankton stock. The microzooplankton grazing pressure on the primary production was high (34%—100%). Excretion of phytoplankton-derived nitrogen by microzooplankton varied between 0.44—1.75 mg/(m<sup>3</sup>·d), which could potentially supply 6.8%—53.6% of phytoplankton nitrogen demand. These results support the idea that herbivorous microzooplankton are important in determining the production and fate of phytoplankton in marginal ice zone of the Prydz Bay.

**Key words** Microzooplankton    Grazing    Nitrogen excretion    Prydz Bay

**Subject classification number**    Q958.885.3