

南海北部及台湾海峡夏季自养与异养区域的分布*

王娜, 林伟, 陈炳章, 黄邦钦

福建省海陆界面生态环境重点实验室、滨海湿地生态系统教育部重点实验室, 厦门大学, 福建 厦门 361102

摘要: 采用黑白瓶方法, 在 2012 年夏季测定了台湾海峡及南海北部 16 个站位群落总的初级生产力(gross primary production, GPP)和群落呼吸(community respiration, CR), 总的初级生产力 GPP 水柱积分平均值为 $106.6 \pm 7.51 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ (mean \pm SE, 以下同), 群落呼吸 CR 平均为 $131.1 \pm 5.95 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 净群落生产力(net community production, NPP)变化范围为 $-179.0 \sim 377.6 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ (中值为 $-40.4 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)。受上升流的影响, 琼东海域呈现明显的自养状态。在珠江口, 由于珠江冲淡水的流入, 该区域也呈现自养状态。相反, 台湾海峡近岸以及粤东近岸均为异养区域。由此可见, 异养区域的群落呼吸并不是完全由本地初级生产力决定, 有机碳在空间上的输送对海洋浮游生物群落新陈代谢的影响可能极为重要。

关键词: 黑白瓶法; 群落呼吸; 自养; 异养

中图分类号: Q178.53; P735 文献标识码: A 文章编号: 1009-5470(2014)04-0061-08

Metabolic states of the Taiwan Strait and the northern South China Sea in summer 2012

WANG Na, LIN Wei, CHEN Bing-zhang, HUANG Bang-qin

Fujian Provincial Key Laboratory for Coastal Ecology and Environment Studies and Key Laboratory of the Ministry of Education for Coastal and Wetland Ecosystem, Xiamen University, Xiamen 361102, China

Abstract: We investigated the metabolic states of plankton communities in the Taiwan Strait and the northern South China Sea by measuring gross primary productivity (GPP), community respiration (CR) and bacterial production (BP) at 16 stations in these areas. GPP averaged $106.6 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ with a standard error of $7.51 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. CR averaged $131.1 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ with a standard error of $5.95 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. Net community productivity varied from -179.0 to $377.6 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ with a median value of $-40.4 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. Our results showed that the area affected by Qiongdong upwelling was autotrophic. In the areas affected by the Pearl River discharge, the plankton community was also autotrophic. By contrast, other areas including the Taiwan Strait nearshore waters and the South China Sea open waters were heterotrophic. Therefore, community respiration was not entirely determined by the local primary productivity in the study areas. Our results suggest that the spatial transport of organic carbon plays an important role in determining the metabolic state of the plankton community.

Key words: light and dark bottle method; community respiration; metabolic state

海洋浮游生物代谢状态是影响海洋生态系统碳循环的重要因子。海洋浮游生物群落总初级生产力(gross primary production, GPP)是支持整个海洋生

态系统的主要物质能量来源, 将无机碳转变为有机碳(即吸收二氧化碳), 同时产生氧气; 而群落呼吸(community respiration, CR)则是初级生产的逆过程,

收稿日期: 2013-05-29; 修订日期: 2014-01-07。林强编辑

基金项目: 厦门大学基础创新科研基金(2011121007、2012121058); 中国科学院南海海洋研究所热带海洋环境国家重点实验室开放课题(LTO1103); 海洋公益性行业科研专项经费项目(201105021-03)

作者简介: 王娜(1989~), 女, 甘肃省平凉市人, 硕士, 主要从事海洋浮游生物群落呼吸研究。E-mail: wna1989.happy@163.com

通信作者: 陈炳章。Email: bzchen2011@xmu.edu.cn.

*感谢厦门大学胡建宇教授、朱佳和孙振宇工程师提供温盐数据, 谢聿原提供以 ^{14}C 方法测得的初级生产力数据, 王磊提供叶绿素 a 数据, 黄旭光给予有益建议。

将有机碳转化为无机碳(即释放二氧化碳),消耗氧气。净群落生产力(net community production, NCP)=GPP - CR,是影响海气(包括氧气和二氧化碳)交换和碳输出的重要影响因子(Duarte, et al, 2013)。如果 $NCP > 0$, 即总的初级生产速率大于呼吸消耗速率($GPP > CR$), 则海洋生物群落呈现自养状态, 成为二氧化碳的汇和氧气的源, 并有较大的向真光层以下输出碳的潜能。相反, 如果 $NCP < 0$, 则海洋生物群落呈现异养状态, 成为二氧化碳的源和氧气的汇(Duarte, et al. 2009)。

del Giorgio, et al(1997)首先发现在贫营养区域细菌呼吸超过浮游植物初级生产力, 这种不平衡状态表明, 在贫营养海区, 生物群落成为二氧化碳的源。因此, del Giorgio, et al(1997)提出全球大面积的开阔大洋可能处于异养状态。但是, 贫营养海区是否呈现异养状态还没有得到定论。从此之后, 关于贫营养海区呈现自养还是异养状态的争议不断(Duarte, et al, 1998; Duarte, et al, 2005; Williams, 1998; Williams, et al, 2004; Aranguren-Gassis, et al, 2012)。近期的 Annual Review of Marine Science (2013年第5卷)刊登了两篇有关此问题的综述文章, 探讨了支持两种相对立观点的各种不同证据(Duarte, et al. 2013; Williams, et al. 2013)。Williams, et al (2013)认为这些贫营养海域处于净自养状态, 即浮游生物总的初级生产力(GPP)大于群落呼吸(CR)。相反, Duarte, et al(2013)认为这些贫营养海域呈现异养状态, 呼吸速率超过了总初级生产力。因此, 初级生产力和群落呼吸在贫营养的开阔大洋是否平衡还是一个悬而未决的问题。

南海是毗邻西太平洋最大的边缘海。在北部的陆架区, 南海受珠江冲淡水的影响。但在中央海盆区, 海水呈现热带贫营养大洋的特征(即高温、较浅的混合层深度和较低的叶绿素和营养盐水平)(Wong, et al, 2007)。目前关于南海群落呼吸尤其是海盆区群落呼吸的研究数据极少(Yuan, et al, 2011a)。本研究通过经典的黑白瓶法, 并配以高精度的溶解氧滴定技术, 首次对台湾海峡及南海北部海洋浮游生物群落的 GPP 以及 CR 进行测定。通过群落代谢因子测量, 初步划分南海北部自养与异养区域, 以了解南海北部碳收支状况。

1 材料与方 法

1.1 研究区域和样品采集

2012 年 7 月和 8 月分别搭载“延平 2 号”、“东方

红 2 号”科考船, 在台湾海峡以及南海北部近岸(图 1)进行了两个航次观测。在台湾海峡布设 6 个采样站位(图 1 中绿色点标记), 南海北部布设 10 个采样站位(图 1 中红色点标记)。两个航次总共采样站位为 16 个(图 1)。由于人力的限制, 每个站位采集 2 或 3 层水, 采样层次的设定主要为表层水 2~3m、光照强度为 20%左右的水层、叶绿素最大值 (deep chlorophyll maximum, DCM)层。主要的检测项目有海水浮游生物总初级生产力(GPP)、群落呼吸(CR)、细菌生产力(bacterial production, BP)、细菌丰度(bacterial abundance, BA)。海水深度、温度、盐度数据由船载自容式 CTD 仪(Seabird SBE 911 CTD profiler)获取。

1.2 样品采集与处理

1.2.1 溶解氧的测定

根据 24 小时培养后白瓶和黑瓶中溶解氧的差异可以测得产生的氧和消耗的氧。用 Niskon 采水器采集水样, 采集的海水经过硅胶管的引流装入已经用酸泡过的 10L PC 桶中。

表层水的培养主要在甲板上进行, 采取流动循环体系, 较好地模拟现场海水的温度及光照。其余深度水样则需在温度和光照可控的培养箱中进行培养, 并使用纱网遮光模拟现场光强。

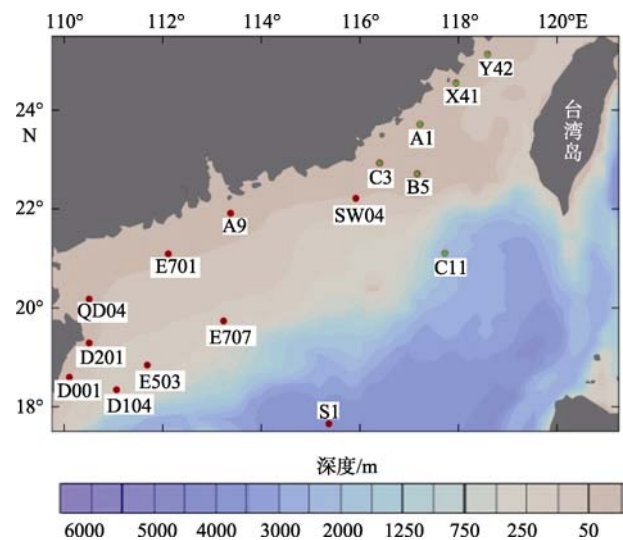


图 1 研究区域及采样站位

绿色点表示台湾海峡采样站位, 红色点表示南海北部采样站位。

Fig. 1 The study area and sampling stations

实验中, 每层水初始样白瓶、黑瓶分别设定 5 个重复样。对于深度超过 200m 的站位设定 7 个重复样。用硅胶管将海水缓慢的引流到体积约 60mL 的 BOD 瓶(生化需氧量瓶, 每个 BOD 瓶体积事先通过称重差值法精确测定, 误差小于 0.01%)中, 装瓶

的过程中要不断地让水溢流, 溢流水的体积大约是瓶中水样体积的 2~3 倍。装瓶后, 每个瓶子都需要用水封住口, 防止空气流入而影响测量的结果。装完所有瓶后, 初始瓶即刻用 Winkler 试剂(MnCl_2 终浓度为 $3\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$, NaI 终浓度为 $4\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$, NaOH 终浓度为 $8\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)固定, 白瓶和黑瓶则在培养 24 小时后固定。培养过程中, 黑瓶需要用铝箔纸包住, 保证黑暗的环境。固定后静置 6~8 小时以上, 利用 Metrohm 848 滴定仪, 采用 Winkler 法自动检测滴定终点体系, 测定瓶中溶解氧的浓度(Oudot, et al, 1988; Serret, et al, 1999)。

群落呼吸(CR)值可以通过黑瓶和初始瓶中平均溶解氧的差值得出。通过培养后白瓶和黑瓶中溶解氧浓度的差异计算出总初级生产力(GPP)值。净群落初级生产力(NCP)可以通过白瓶和初始瓶中平均溶解氧的差值得到, 或者通过总初级生产力(GPP)与群落呼吸(CR)的差值得到。

初始瓶、白瓶、黑瓶各重复样之间的变异系数(coefficient of variation, CV)的平均值分别为 0.22%、0.49%、0.36%。GPP 和 CR 的标准误差 SE 的均值分别为 0.55 和 $0.41\text{mmol O}_2\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{d}^{-1}$, 即 GPP 和 CR 的平均检出限分别为 1.10 和 $0.82\text{mmol O}_2\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{d}^{-1}$ 。

1.2.2 细菌生产力的测定

取现场海水 1.8mL 分装在 4 支 2 mL 的离心管

中。每支离心管中分别加入 $10\mu\text{L}$ 的 ^3H -leucine(终浓度 $4.65\mu\text{mol Leu}\cdot\text{L}^{-1}$)。其中一支管中立即加入 $100\mu\text{L}$ 100%的三氯乙酸 (Trichloroacetic acid, TCA)结束细菌生产作为控制对照组。其余三支管用铝箔纸包住放入与现场温度相同的培养箱中进行培养。培养 2 小时后, 每支管中加入 $100\mu\text{L}$ 100%TCA 终止培养。

培养结束后, 用 $0.2\mu\text{m}$ 的 PC 膜过滤样品。用 5%TCA 和 80%的乙醇分别淋洗 2~3 遍。将过滤好的膜包起来放入-20 的冰箱保存。带回实验室后, 将膜置于闪烁瓶中, 加入 5mL 的闪烁液, 48 小时后置于闪烁计数仪进行测定(Kirchman, 1993)。最后, 通过公式 $\text{Biomass production} = \text{Leu Incorporation} \times 0.37 \text{ kg C} \cdot \text{mol}^{-1} \text{ Leu}$ (表 1)将吸收的亮氨酸转换为以碳为单位生物量。本研究中细菌生产力的平均值为 $0.41\text{mg C} \cdot \text{m}^{-3}\cdot\text{d}^{-1}$ 。其中, 转换因子 0.37 是根据之前 7 次现场实验得到的均值, 具体做法: 采集现场海水, 将经过 $1\mu\text{m}$ PC 膜过滤的海水用 $0.2\mu\text{m}$ PC 膜过滤的海水稀释至 10%, 置于聚碳酸酯瓶中培养。最大培养持续 48 小时, 期间每隔 4 或 6 个小时测定细菌丰度和细菌生产力。将每个时间点累积增加的细菌生物量和细菌生产力进行线性回归(Bjornsen, et al, 1991), 得到亮氨酸的吸收和以碳为单位的细菌生产力的转换系数(conversion factors, CF, 即斜率)(表 1)。

表 1 吸收的亮氨酸和细菌生产力之间转换因子估算

Tab. 1 Estimates of conversion factors relating leucine incorporation and bacterial production

日期	经度	纬度	深度/m	叶绿素/ $(\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1})$	转换系数/($\text{kg C}\cdot\text{mol}^{-1} \text{ Leu}$)
2009-08-07	115°E	21°N	0	0.18	0.64
2009-08-11	116°E	18°N	0	0.14	0.91
2010-01-12	116°E	18°N	0	0.19	0.31
2011-05-01	120°E	21°48'N	0	0.12	0.48
2011-05-05	122°18'E	20°30'N	0	ND	0.22
2011-05-07	118°E	18°N	0	0.09	0.25
2011-05-07	118°E	18°N	75	0.49	0.20
几何平均					0.37

注: ND表示没有数据。

1.2.3 其他因子的测定

细菌丰度(BA)的测定: 取现场海水 1mL 注入 2mL 的离心管中, 加入 $20\mu\text{L}$ 20%的多聚甲醛 (Paraformaldehyde, PFA)固定, 贮存在-80 冰箱, 带回实验室后, 解冻移去 $300\mu\text{L}$ 样品同时加入 $30\mu\text{L}$ Sybrgreen 染色, 将染色的样品放入流式细胞仪测定(Marie, et al, 1997)。叶绿素 a 用高效液相色谱仪测定(Furuya, et al, 1998)。细菌呼吸 (Bacterial respiration, BR)按照 $\text{BR} = [\text{BP}/(0.374 - 0.0104T)] -$

BP 计算得出(Rivkin, et al, 2001)。其中, T 表示现场温度。

1.3 数据处理

水柱初级生产力、呼吸和净初级生产力主要在同样的采样深度进行积分, 而不是全深度的积分, 积分后的标准误差按照以下公式计算:

$$\sigma_{\text{integral}} = \frac{1}{2} \sqrt{[\sum (Z_{i+1} - Z_i)^2 (\sigma_{i+1}^2 + \sigma_i^2)]}$$

其中 σ 是标准误差, Z 是采样深度, i 为水层层次。所

有平面分布图以及相关分析采用 Surfer 10 和 R 软件进行。

2 结果

2.1 物理和生物环境因素

夏季南海北部水温变化范围为 $24.8 \sim 30.5^{\circ}\text{C}$ ，平均为 28.5°C 。台湾海峡水温较南海偏低。夏季珠江口附近(A9)以及整个A断面的水温较低。自珠江口向

西南方向水温不断升高，在西南方向出现高温。琼东近岸水温较南海其他区域低(图2a)。

由于珠江径流的影响，A9站盐度出现低值。自河口向外海盐度逐渐增加。夏季平均盐度为 32.9‰ ，盐度的变化范围为 $29.1\text{‰} \sim 34.0\text{‰}$ (图2b)。琼东上升流出现地方盐度普遍较高。台湾海峡近岸靠近河流输入的区域盐度较该海区其他站位低。

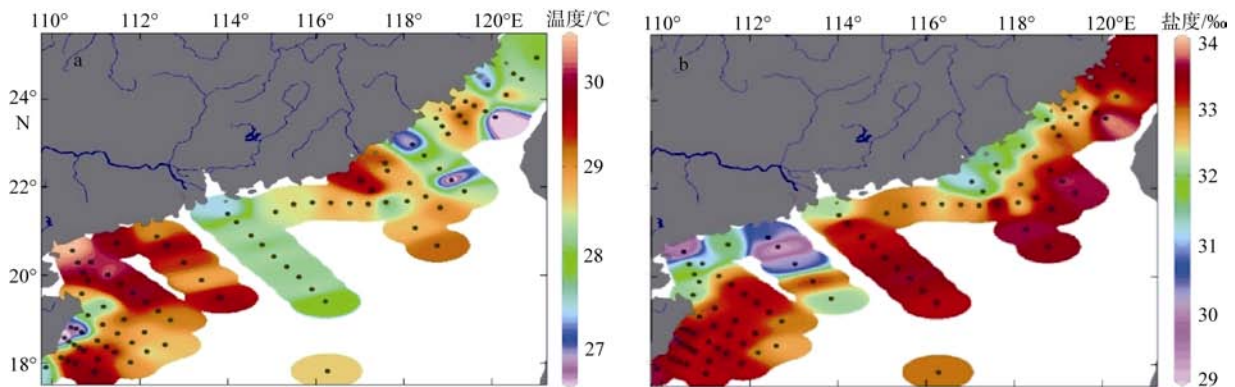


图2 南海北部表层温度(a)和盐度(b)分布图

Fig. 2 The distribution of temperature (a) and salinity (b) in the northern South China Sea

夏季南海北部表层叶绿素a浓度范围 $0.05 \sim 2.77 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ ，平均浓度 $0.53 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ 。在珠江口(A9)附近海域叶绿素a浓度较高，并且这种高叶绿素浓度自珠江口向西南方向移动，使得珠江口西南方向海域的叶绿素值较其他站位高。S1站叶绿素浓度最低。台湾海峡的叶绿素浓度普遍较高(图3)。

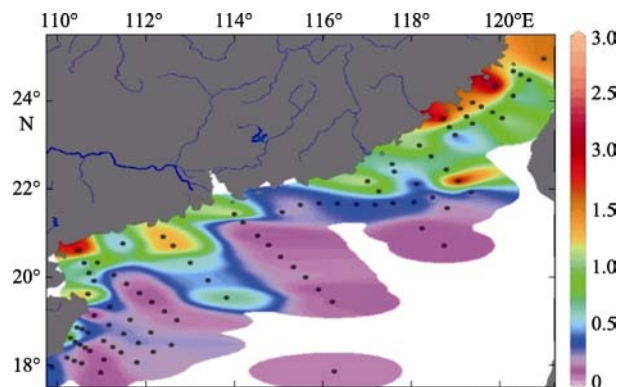


图3 南海北部表层叶绿素a浓度(单位: $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)分布

Fig. 3 The distribution of Chlorophyll a concentration (units: $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) in the northern South China Sea

2.2 群落代谢速率

水柱积分 GPP 空间分布如图 4a。水柱积分 GPP 的变化范围 $12.4 \sim 484.2 \text{ mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ，平均为 $106.6 \text{ mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 。最高值出现在珠江口附近(A9站)，最小值出现在台湾海峡的B5站。GPP空间分布显示台湾海峡总的初级生产力相对于南海较低。在靠近河口、近岸以及上升流出现的海区，总初级生产力较高。

水柱积分后，台湾海峡的群落呼吸值普遍较南海群落呼吸值高(图4b)。其变化范围为 $29.0 \sim 248.4 \text{ mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ，平均值 $131.1 \text{ mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 。SW04站呼吸最高，台湾海峡B5站呼吸最低。珠江口(A9)附近群落呼吸(CR)偏低。GPP和CR的空间分布显示，群落呼吸(CR)和总初级生产力(GPP)基本呈现相反的分布趋势，即GPP相对较低的海域CR较高(除了个别站位)。上述分布图显示CR分布相对于GPP分布比较均匀，各站位间CR差值不大。相反，GPP在空间上分布差异很大。

NCP变化范围为 $-179.0 \sim 377.6 \text{ mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 。从NCP的分布图可以看出，NCP的值一般小于0，大多数呈现异养状态。南海近岸以及琼东上升流出现区域呈现自养状态，台湾海峡以及粤东近岸则全部呈现异养状态。由于珠江口附近的A9站出现GPP高值，A9站的净初级生产力NCP也出现高值，这表明珠江口呈现自养状态。D001站受琼东上升流的影响也呈现自养(图4c)。

细菌生产力(BP)水柱积分后变化范围 $3.4 \sim 14.6 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ (图4)，平均值为 $8.6 \text{ mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 。BP在空间上的分布基本均匀，变化范围较小(图4d)。表层细菌生物量变化范围为 $4.44 \times 10^{12} \sim 2.58 \times 10^{13} \text{ cells}\cdot\text{m}^{-2}$ (图4f)。

最大呼吸速率出现在南海近岸站E701，最小呼吸速率出现在台湾海峡的Y42站。水柱细菌呼吸变化范围为 $2.77 \sim 15.16 \text{ mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 。平均呼吸

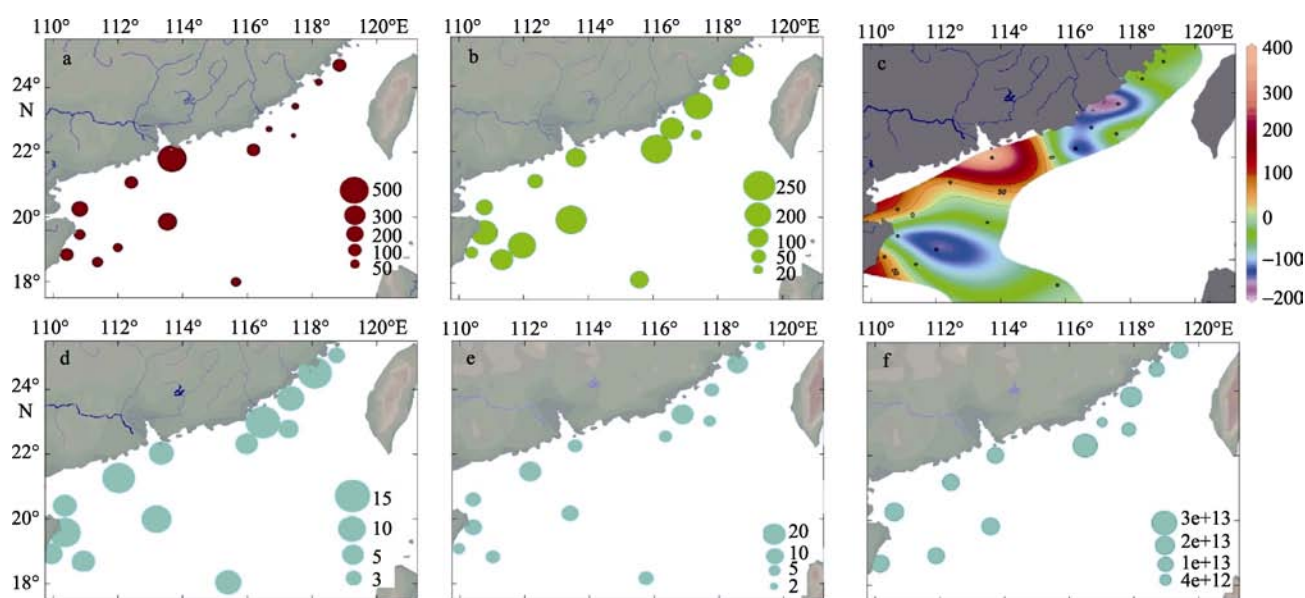


图4 水柱积分 GPP、CR、NCP、BP、BR 和 HB 空间分布

a. 水柱积分GPP分布(单位: $\text{mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$); b. 水柱积分CR分布(单位: $\text{mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$); c. 水柱积分NCP分布(单位: $\text{mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$); d. 水柱积分BP分布(单位: $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$); e. 水柱积分BR分布(单位: $\text{mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$); f. 表层细菌丰度分布(单位: $\text{cells} \cdot \text{m}^{-2}$)

Fig. 4 Spatial distributions of a. integrated GPP (units: $\text{mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$); b. integrated CR (units: $\text{mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$); c. integrated NCP (units: $\text{mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$); d. integrated BP (units: $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$); e. integrated BR (units: $\text{mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$), and f. HB (units: $\text{cells} \cdot \text{m}^{-2}$)

速率为 $8.08 \text{ mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 。细菌呼吸 BR(图 4e)的空间分布比较均匀, 表 1 中的数据显示细菌呼吸速率比群落呼吸速率低 10 倍左右。

3 讨论

总初级生产力(GPP)和群落呼吸(CR)相关性分析(图5)显示, 群落呼吸和总初级生产力间相关性不明显。该结果说明, 群落呼吸并不是完全由当地初级生产力所供应, 河流输入、当地的半稳定溶解有机碳的再矿化以及具有高生产力海区的输入等外来有机碳可以补偿异养区域群落的呼吸消耗。细菌呼吸和群落呼吸之间相关性分析(图6)显示: 细菌呼吸在群落呼吸中所占的比例小于50%, 这说明群落呼吸中细菌可能不是主要的贡献者, 其他浮游动植物呼吸的贡献也不容忽视。虽然河口区初级生产力较

高, 群落呼吸值却较低。这种初级生产力和群落呼吸之间的不耦合说明浮游植物产生的溶解有机物和群落呼吸的消耗在时间和空间上存在一定滞后效应 (Sherr, et al, 1996)。

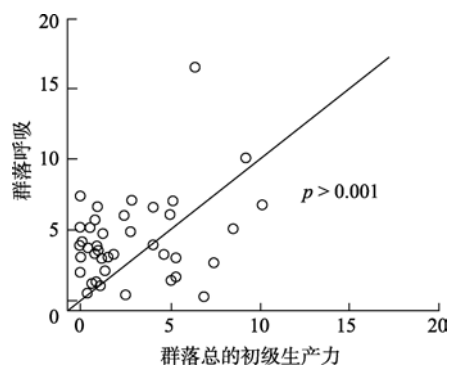


图5 群落总初级生产力和群落呼吸的相关性

Fig. 5 The correlation between GPP and CR

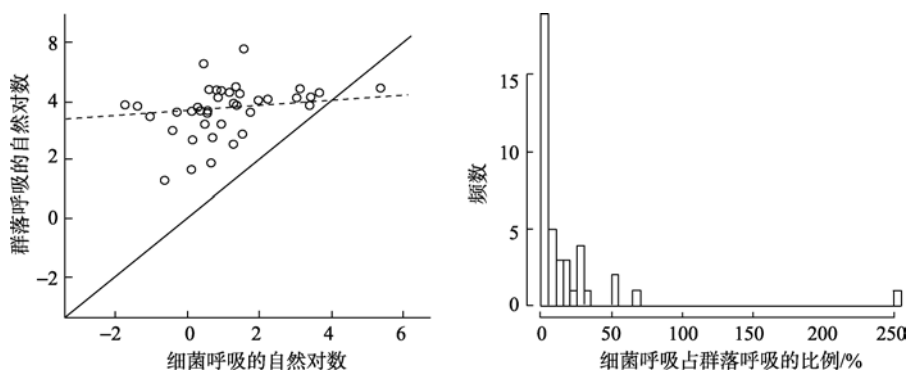


图6 细菌呼吸和群落呼吸的相关性及细菌呼吸占群落呼吸的比例

Fig. 6 The correlation between BR and CR

Cai, et al(2007)提到南海北部珠江口附近, 由于珠江冲淡水的流入, 使得该海区夏季呈现高温低盐、高叶绿素a的情况。然而, 本次研究中发现在珠江口附近的A9站以及整个A断面出现低温, 而自珠江口向西南方向温度升高, 盐度降低。一般认为珠江冲淡水在夏季自珠江口流出后向东北方向流动。然而, 由于采样期间台风在珠江口以北登陆后, 以珠江口为参照形成了东北风, 在风应力的作用下, 使得来自陆源性的珠江冲淡水向西南方向偏移, 从而在珠江口西南方向形成了高温低盐的现象。同时由于台风的搅动, A断面达到垂直上的混合引起垂直温盐结构的变化, 形成了A断面低温高盐的现象。在风应力的作用下, 含有大量营养物质的冲淡水向西南方向偏移, 浮游植物迅速增长使得叶绿素a的分布趋势和温度相同, 即在珠江口附近及其西南方向海区出现高值。较多的浮游植物为更高营养级的浮游动物提供了大量的食物来源(Li, et al, 2006)。浮游动植物的快速增长, 使浮游动植物的呼吸成为群落呼吸的主要贡献者。

细菌生产力(BP)整体空间分布比较均匀。从空间分布可以看出细菌生产力(BP)和盐度的分布存在负相关($p < 0.05$), 并且和叶绿素a($p < 0.05$)的分布呈现正相关, 即在盐度比较低的近岸以及河口处, 细菌生产力相对较高。在叶绿素a较高的海区, 细菌生产力较高, 这一结果和Yuan, et al(2010)一文中提到的结论相似。BP和叶绿素a分布趋势一致, 说明细菌能够利用浮游植物分泌出的溶解有机物进行生长。综上所述, BP分布不仅受叶绿素a的影响, 而且营养盐对其分布也有影响(López-Urrutia, et al, 2007)。其中营养盐对细菌生产力的影响和Yuan, et al(2011b)提到细菌生产力(BP)对 PO_4 添加的响应结论相似。将细菌呼吸和细菌生产力以碳为单位计量[其中 $\text{BR}(\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}) = \text{BR}(\text{mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}) \times 12 \text{g} \cdot \text{mol}^{-1}$](Ducklow, et al, 2000), 可见细菌呼吸较细菌生产力高10倍左右, 说明细菌所利用的溶解有机物中大部分被呼吸消耗, 而只有小部分用于自身生长。

之前研究显示在贫营养海区溶解无机营养物的利用是限制GPP的主要因素(Marañón, et al, 1999), 在受营养物限制的海区, 初级生产力GPP相对较低。同时, 来自外来溶解有机物质(dissolved organic matter, DOM)的减少可以降低群落呼吸CR。因此, 在叶绿素浓度较高的台湾海峡, 由于营养盐的缺乏限制了GPP(胡俊, 2009), 该海区GPP值相对较低。同时, 由于台湾海峡相对较高的温度导致群落呼吸CR的增加(Vosjan, et al, 1991; Yager, et al, 1999; Rivkin, et al, 2001; Apple, et al, 2006; Hoppe, et al, 2008;

Kritzberg, et al, 2010; Vaquer-Sunyer, et al, 2010), 这种低GPP高CR的现象使得台湾海峡呈现异养。

冲淡水带入大量的营养物质, 导致珠江口附近海区总初级生产力出现最大值, GPP超过了CR, 使得该区域呈现自养, 成为碳源。Aristegui, et al(2002)认为生产力GPP的变化控制着从异养到自养的转变过程而不是群落呼吸CR控制这一过程。从初级生产力GPP和群落呼吸CR的空间分布可以看出GPP的变化较CR的大, 而营养物质是限制GPP的主要因素。因此, NCP的变化随GPP的变化而变化, 也就是说, 营养物质的限制是导致异养状态的主要因素。因此, 受琼东上升流(具有低温高营养盐特征)的影响, 使得这些受上升流影响的海区也呈现自养。同样地, 在珠江口附近也出现自养, 并且这种自养状态向西南方向延伸。然而, Serret, et al(2006)认为异养状态并不是一直和营养物质的缺乏有关, NCP并不是总随着GPP的变化而变化, 群落呼吸CR的变化在海洋水生生物代谢平衡中起重要作用。NCP的空间分布显示(图4c), 在台湾海峡近岸以及粤东近岸都出现净异养情况。造成这一现象的原因可能是台湾海峡外源溶解有机物DOM的输入使CR超过了GPP(Serret, et al, 2006), 导致该区域 $\text{NCP} < 0$ 。台湾海峡呈现异养状态, 说明有机碳严重缺失, 外来碳的输入对于维持该海区的生态平衡极其重要。

本次研究中南海北部较高的呼吸速率表明这些海域需要较多的碳来维持生物的代谢平衡。然而, 异养情况下有机碳呈现缺失状态。将本次试验中利用溶解氧(dissolved oxygen, DO)变化测得的GPP和以 ^{14}C 的方法测得的初级生产力(primary production, PP; 由厦门大学黄邦钦教授组谢聿原博士提供)做相关性分析(图7), 结果显示两种方法测得的初级生产力显著相关($p < 0.001$), 表明利用溶解氧滴定技术测得的GPP结果是可信的。

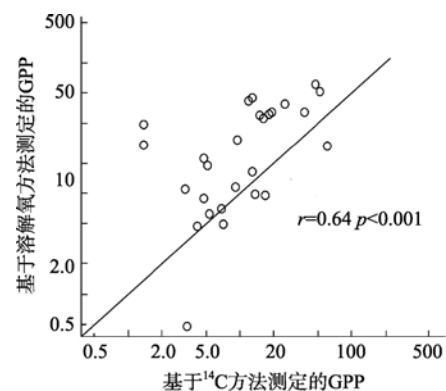


图7 GPP测定方法的误差

Fig. 7 Methodological bias in measuring GPP

对群落呼吸以及生产力的研究揭示, 冲淡水带入的大量无机营养盐导致受冲淡水影响海域呈现自养; 同理, 琼东上升流区域也呈现自养。相反, 由于外来 DOM 输入, 在粤东近岸以及台湾海峡都出现净异养。

异养区域群落呼吸的维持并不是完全由当地初级生产力提供, 有机碳在时间和空间尺度上的运输对于区域自异养状态影响很大。本研究限于南海北部近岸和夏季, 进一步明晰南海的自异养状态还需要更多调查研究。

参考文献

- 胡俊. 2009. 台湾海峡南部浮游植物类群组成及其对上升流的响应研究[D]. 厦门: 厦门大学: 24.
- APPLE J K, DEL GIORGIOP A, KEMP W M. 2006. Temperature regulation of bacterial production, respiration, and growth efficiency in a temperate salt-marsh estuar [J]. *Aquat Micro Ecol*, 43(3): 243–254.
- ARANGUREN-GASSIS M, SERRT P, FERNÁNDEZ E, et al. 2012. Balanced plankton net community metabolism in the oligotrophic North Atlantic subtropical gyre from Lagrangian observations[J]. *Deep Sea Res*, 68: 116–122.
- ARÍSTEGUI J, HARRISON W G. 2002. Decoupling of primary production and community respiration in the ocean: implications for regional carbon studies[J]. *Aquat Micro Ecol*, 29: 199–209.
- BJORNSEN P K, KUPARINEN J. 1991. Determination of bacterioplankton biomass, net production and growth efficiency in the Southern Ocean[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 71: 185–194.
- CAI Y, NING X, LIU CHENG-GANG, et al. 2007. Distribution pattern of photosynthetic picoplankton and heterotrophic bacteria in the Northern South China Sea[J]. *Plankton Res*, 49 (3): 282–298.
- DEL GIORGIO P A, COLE J J, CIMBLERIS A. 1997. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems [J]. *Nature*, 385: 148–151.
- DUARTE C M, AGUSTI S. 1998. The CO₂ balance of unproductive aquatic ecosystems[J]. *Science*, 281: 234–236.
- DUARTE C M, PRAIRIE Y T. 2005. Prevalence of heterotrophy and atmospheric CO₂ emissions from aquatic Ecosystems[J]. *Ecosystems* 8: 862–870.
- DUARTE C M, REGAUDIE-DE-GIOUX A. 2009. Thresholds of gross primary production for the metabolic balance of marine planktonic communities[J]. *Limnol Oceanogr*, 54(3): 1015–1022.
- DUARTE C M, REGAUDIE-DE-GIOUX A, ARRIETA J M, et al. 2013. The oligotrophic ocean is heterotrophic[J]. *Annu Rev Mar Sci*, 5: 551–569.
- DUCKLOW H W, DICKSON M L, KIRCHMAN D L, et al. 2000. Constraining bacterial production, conversion efficiency and respiration in the Ross Sea, Antarctica, January-February, 1997[J]. *Deep Sea Res*, 47: 3227–3247.
- FURUYA K, HAYASHI M, YABUSHITA Y. 1998. HPLC determination of phytoplankton pigments using N, N-dimethylformamide [J]. *Oceanogr*, 54: 199–203.
- HOPPE H G, BREITHAUP T, WALTHER K, et al. 2008. Climate warming in winter affects the coupling between phytoplankton and bacteria during the spring bloom: A mesocosm study[J]. *Aquat Microb Ecol*, 51(2): 105–115. doi: 10.3354/ame01198.
- KIRCHMAN D L. 1993. Leucine incorporation as a measure of biomass production by heterotrophic bacteria[M] // KEMP P F, SHERR B F, SHERR E B, et al. *Hand book of methods in aquatic microbial ecology*. Boca Raton: Lewis Publishers: 509–512.
- KRITZBERG E S, DUARTE C M, WASSMANN P. 2010. Changes in Arctic marine bacterial carbon metabolism in response to increasing temperature [J]. *Polar Biol*, 33: 1673–1682. doi: 10.1007/s00300-010-0799-7.
- LI W K W, HARRISON W G, HEADE J H. 2006. Coherent sign switching in multiyear trends of microbial plankton[J]. *Science*, 311: 1157–1160.
- LÓPEZ-URRUTIA Á, MORÁN X A G. 2007. Resource limitation of bacterial production distorts the temperature dependence of oceanic carbon cycling [J]. *Ecology*, 88(4): 817–822.
- MARAÑÓN E, HOLLIGAN P M. 1999. Photosynthetic parameters of phytoplankton from 50°N to 50°S in the Atlantic Ocean[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 176: 191–203.
- MARIE D, PARTENSKY F, JACQUET S, et al. 1997. Enumeration and cell cycle analysis of natural populations of marine picoplankton by flow cytometry using the nucleic acid stain SYBR Green [J]. *Appl Environ Microbiol*, 63: 186–193.
- OUDOT G, GERARD R, MORIN P. 1988. Precise shipboard determination of dissolved oxygen (Winkler procedure) for productivity studies with a commercial system [J]. *Limnol Oceanogr*, 33 (1): 146–150.
- RIVKIN R B, LEGENDRE L. 2001. Biogenic carbon cycling in the upper ocean: Effects of microbial respiration [J]. *Science*, 291(5512): 2398–2400. doi:10.1126/science.291. 5512.2398.
- SERRET P, FERNÁNDEZ E, SOSTRES J A, et al. 1999. Seasonal compensation of microbial production in a temperate sea [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 187: 43–57.
- SERRET P, FERNÁNDEZ E, ROBINSON C, et al. 2006. Local production does not control the balance between plankton photosynthesis and respiration in the open Atlantic Ocean[J]. *Deep Sea Res*, 53: 1611–1628.
- SHERR E B, SHERR B F. 1996. Temporal offset in oceanic production and respiration processed implied by seasonal changes in atmospheric oxygen: the role of heterotrophic microbes[J]. *Aquat Microb Ecol* 11: 91–100.
- VAQUER-SUNYER R, DUARTE C M, WASSMANN P, et al. 2010. Experimental evaluation of planktonic respiration response to warming in the European Arctic Sector[J]. *Polar*

- Biol, 33: 1661–1671.
- VOSJAN J H, OLANCZUKNEYMAN K M. 1991. Influence of temperature on respiratory ETS-Activity of microorganisms from Admiralty Bay, King George Island, Antarctica [J]. *Neth J Sea Res*, 28(3): 221–225.
- WILLIAMS P J L B. 1998. The balance of plankton respiration and photosynthesis in the open oceans[J]. *Nature*, 394: 55–57.
- WILLIAMS P J L B, MORRIS P J, KARL D M. 2004. Net community production and metabolic balance at the oligotrophic ocean site, station ALOHA[J]. *Deep Sea Res* 51: 1563–1578.
- WILLIAMS P J L B, QUAY P D, WESTBERRY T K, et al. 2013. The Oligotrophic Ocean is autotrophic [J]. *Annu Rev Mar Sci*, 5: 16.1–16.15.
- WONG G T F, KU T L, MULHOLLAND M, et al. 2007. The South East Asian time-series study (SEATS) and the biogeochemistry of the South China Sea—An overview[J]. *Deep Sea Res, Part* —Topical Studies in Oceanography, 54: 1434–1447.
- YAGER P L, DEMING J W. 1999. Pelagic microbial activity in an arctic polynya: testing for temperature and substrate interactions using a kinetic approach [J]. *Limnol Oceanogr*, 44(8): 1882–1893.
- YUAN X C, YIN K D, HARRISON P J, et al. 2010. Bacterial production and respiration in sub-tropical Hong Kong waters: influence of the Pearl River discharge and sewage impacts [J]. *Aquat Microb Ecol*, 58: 167–179.
- YUAN X C, YIN K D, HARRISON P J, et al. 2011a. Variations in apparent oxygen utilization and effects of P addition on bacterial respiration in subtropical Hong Kong waters [J]. *Estuar Coast*, 34: 536–543.
- YUAN X C, YIN K, CAI W J, et al. 2011b. Influence of seasonal monsoons on net community production and CO₂ in subtropical Hong Kong coastal waters[J]. *Biogeosciences*, 8: 289–300.