

2008 年夏季白令海陆架区微微型浮游植物分布及环境相关性分析

张芳¹, 何剑锋¹, 林凌^{1,2}, 光应芝^{1,3}, 马玉欣^{1,4}

(1. 中国极地研究中心 国家海洋局极地科学重点实验室, 上海 200136; 2. 华东师范大学 生命科学学院, 上海 200241; 3. 中国海洋大学 化学化工学院, 山东 青岛 266100; 4. 同济大学 环境科学与工程学院, 上海 200136)

摘要: 利用 2008 年夏季我国第 3 次北极科学考察资料, 基于流式细胞技术, 对白令海北部陆架区的微微型浮游植物丰度、细胞大小(碳含量)、色素浓度的分布特征进行了分析, 并对该类群的环境适应性进行了研究。结果表明, 微微型浮游植物中仅含聚球藻和真核藻, 其丰度范围分别为 $0.14 \times 10^6 \sim 2.69 \times 10^6$ 和 $0.23 \times 10^6 \sim 12.49 \times 10^6$ 个/ dm^3 。聚球藻的叶绿素 a 和藻红蛋白含量、微微型真核藻的叶绿素 a 含量与类群丰度以及微微型真核藻的类胡萝卜素含量与细胞大小间均存在同向变化趋势。两类藻偏向于喜温嗜淡型, 更适合在寡营养环境中保持较高的丰度, 但能在高营养盐浓度下形成相对较高的碳含量。越接近陆地, 细胞越小, 丰度越大, 碳含量及 FL2/FL3 越低; 所处层位越深、纬度越高, 则细胞越大, 碳含量及 FL2/FL3 越高。北极气温升高和径流量的增加有利于陆架区微微型浮游植物类群丰度的增加。

关键词: 白令海; 微微型浮游植物; 流式细胞术; 环境相关性

中图分类号: 0657.32; Q949.2

文献标志码: A

文章编号: 0253-4193(2011)02-0134-12

1 引言

微微型浮游植物(pico-phytoplankton)含原绿球藻、聚球藻及微微型真核藻, 是寡营养海域中的一类重要初级生产者, 在部分海域对光合生物量的贡献率可超过 90%^[1]。它们的粒径小($< 2 \mu\text{m}$), 数量大(可达 10^9 个/ dm^3), 对环境变化高度灵敏, 能通过群落结构、丰度、细胞大小以及色素含量的调整迅速应对环境变化^[2-3]。高纬海区低温、高光辐射、海冰消长以及陆源淡水输入等使得陆架海区具有较大的环境变动性。相对于低纬海区, 在高纬海区特别陆架区生存的微微型浮游植物在其分布及生理适应性等方面有很大的独特性, 而相关研究却相对较少^[3-4]。

流式细胞仪(flow cytometer, FCM)(BD 公司, 美国)的应用极大地推进了对该类群的研究^[5]。流式细胞术可对不同粒径的微微型浮游植物予以分类, 并可对细胞颗粒进行计数, 同时还可对单个细胞的散射光及色素荧光强度进行检测^[6]。散射光强度可用以指示细胞大小及碳含量, 而荧光强度则可用以指示细胞的平均色素(通常为叶绿素及/或藻胆色素)含量^[7-8], 并可作为代表类胡萝卜素^[9-10]含量的指代。FCM 多应用于浮游植物的丰度检测^[5], 而将其光学参数作为生理指标的分析则相对较少^[10]。除此之外, 各类散射光及荧光(特别是不同荧光参数间的比值)在浮游植物分类方面的应用得到广泛关注^[8, 11-12], 但极少涉及微微型浮游植物^[8, 11]。

本文基于 FCM 获得的微微型浮游植物丰度及

收稿日期: 2010-08-06; 修订日期: 2011-02-20。

基金项目: 国家自然科学基金(41076130); 中国极地科学战略研究基金项目(2008209); 极地科学青年创新基金项目(JDQ200802); 国家海洋局青年基金项目(2010116); 国家海洋局海洋生态系统与生物地球化学重点实验室开放研究基金(LMEB200902)。

作者简介: 张芳(1980—), 女, 山东省沾化县人, 助理研究员, 博士, 从事极地海洋生态学。E-mail: zhangfang@pric.gov.cn

散射和荧光参数,研究了亚北极白令海北部陆架区的浮游植物分布及其生理参数与环境因子间的对应关系,并对其类别和来源进行了初步界定。

2 材料与方法

2.1 研究海区与站位布设

2008年夏季我国第3次北极科学考察在白令海北部陆架区圣劳伦斯岛南、北向设置了NB和BS两个径向断面(61°29′~64°21′N,168°00′~174°32′W)共10个站位(图1及表1),依托“雪龙”

船考察平台进行了环境数据和样品的分层采集。

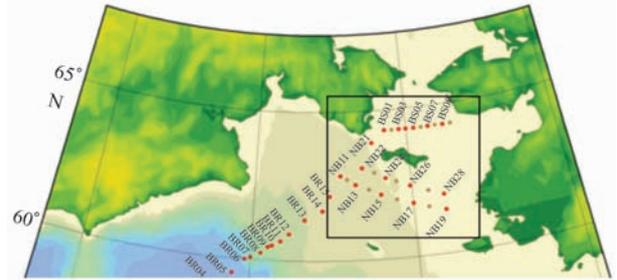


图1 样品采集站位图

表1 水样采集的站位与时间(2008年)

站位	北纬	西经	采样时间
NB11	62°52.900′	174°31.900′	7月24日15:34
NB13	62°34.285′	173°34.390′	7月24日20:06
NB15	62°12.137′	171°59.214′	7月25日01:55
NB17	61°49.892′	170°00.104′	7月25日08:10
NB19	61°29.755′	168°00.895′	7月25日15:30
BS01	64°20.124′	171°29.460′	7月26日21:23
BS03	64°20.165′	170°29.819′	7月27日01:40
BS04	64°19.867′	170°00.658′	7月27日08:10
BS05	64°19.868′	169°29.830′	7月27日11:21
BS07	64°20.067′	168°29.774′	7月27日15:51
BS09	64°19.942′	167°30.146′	7月27日19:20

2.2 环境数据采集

温度与盐度剖面由船上配备的海鸟911 plus CTD读取。各站位依据深度利用CTD配备的24瓶10L梅花采水器分3~7层采水,各取500mL水样经0.45 μm醋酸纤维滤膜过滤后依Grasshoff等^[13]的方法用SKALAR SCAN⁺⁺型营养盐自动分析仪对营养盐(NO₃⁻-NO₂⁻, NH₄⁺, PO₄³⁻)进行测定。

2.3 样品采集与分析

采水层位与营养盐和叶绿素采样层位相同,用预先经稀酸浸泡并冲洗烘干的棕色PEB瓶采集100mL水样,由50 μm孔径的筛绢预滤,取3mL滤液于5mL离心管中,加入多聚甲醛以及戊二醛混合固定剂至终浓度1%,黑暗固定15min后放入液氮罐中速冻30min,然后转移至-80℃超低温冰箱保存^[14]。样品带回国内实验室后常温解冻,取

1mL于Falcon上样管中,用配有488nm激发灯管(15mW)的BD FACSCalibur FCM对样品进行分析。样品测速为60 μL/min,测量时间为3min。微微型浮游植物细胞的数量、侧向散射角(SSC)、橙色荧光(FL2, 575 ± 21 nm)和红色荧光(FL3, >650 nm)均由Cell Quest软件进行分析。聚球藻SSC相对较小,橙色荧光相对较强,能够明显地与微微型真核浮游植物分离。

2.4 数据分析

将导出的聚球藻与微微型真核浮游植物的各光学参数以公式 $y = \log_{10} x + 1$ 进行线性转换,并对细胞丰度及光学数据进行离散度(相对标准偏差, RSD)及差异显著性分析(ANOVA)。然后对细胞丰度与温盐、营养盐间的差异性进行Pearson相关性分析(软件SPSS 16.0),其中包括光学参数组与

环境因子组之间的典型相关性进行分析(CCA, 软件 Canoco for Windows 4.5)。

3 结果

3.1 微型浮游植物丰度及光学参数的分布变化

聚球藻仅分布于5个站位的10个水层,丰度变化范围为 0.14×10^6 个/ dm^3 至 2.69×10^6 个/ dm^3 (NB19-10 m)。由此可见,丰度相对较低且差异较大。总体上呈东高西低的趋势(图2),其

中 NB19 站位的各层丰度均较高 ($> 2.35 \times 10^6$ 个/ dm^3)。微微型真核藻分布于所有站点和水层,丰度的变化范围为 0.23×10^6 至 12.49×10^6 个/ dm^3 , 同样呈现东高西低的趋势(图2)。丰度峰值出现在10 m,次峰在30 m水层。NB19 站位的丰度较高 ($11.53 \times 10^6 \sim 12.49 \times 10^6$ 个/ dm^3), 而 BS01 站位丰度较低 ($0.9 \times 10^6 \sim 1.2 \times 10^6$ 个/ dm^3), 两站的垂直变化均不明显。

聚球藻和微微型真核浮游植物各光学参数的

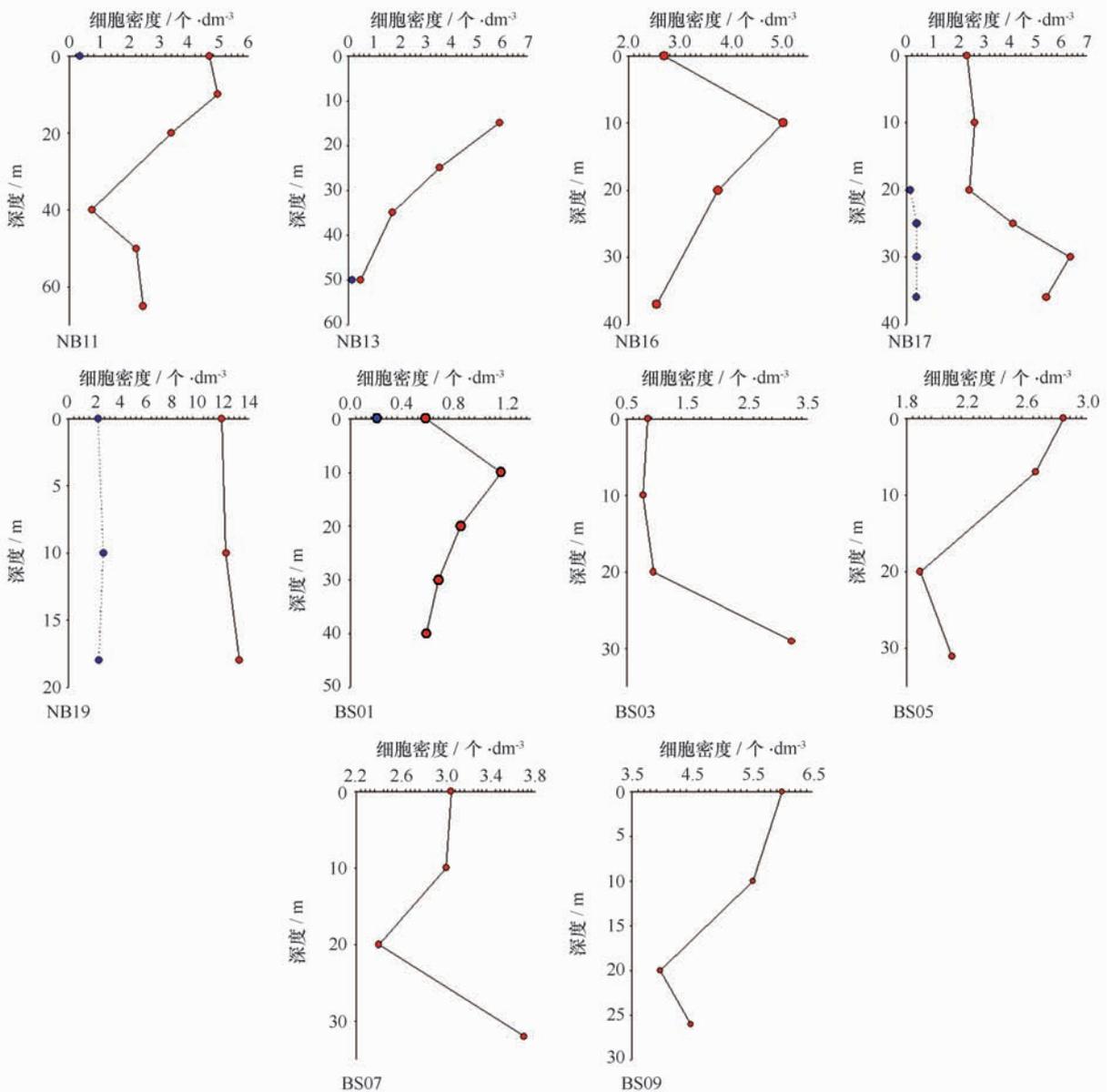


图2 各站位聚球藻与微微型真核藻的丰度垂直分布

—●— 真核藻; ···●··· 聚球藻

分布均无显著性差异($P>0.05$),除 NB13,BS05 和 BS07 站位外,所有光学参数强度的垂直剖面均呈随深度先增后减的趋势(图 3)。微微型真核藻(Euk)FL3(叶绿素 a)的峰值通常出现在 10~30 m 的次表层,而 SSC(细胞大小及碳含量)峰值通常出现在更深的层位(20~50 m)。FL2(类胡萝卜素)含量相对较低($FL2<0.46$, $FL3>1.81$),两者比值 $FL2/FL3$ 为 0.13~0.24)。聚球藻(Syn)的分布较为离散,但 NB17 和 NB19 站位三类光学参数的垂直分布与微微型真核藻类似。

由于该藻的藻红蛋白含量较高而叶绿素含量相对较低^[13],其 FL2 值略小于 FL3($FL2/FL3$ 为 0.79~0.98)。两类浮游植物各光学参数分布的差异性较大($RSD>10\%$,表 2),相对于真核藻和聚球藻的 SSC 略小(约为真核藻的 0.96),FL3 较低(约为真核藻的 0.82),FL2 较高(约为真核藻的 4.5 倍), $FL2/FL3$ 较高(约为真核藻的 5.2 倍);聚球藻的三个光学参数变化均较大,而 $FL2/FL3$ 的比值却相对稳定($RSD=6\%$)。

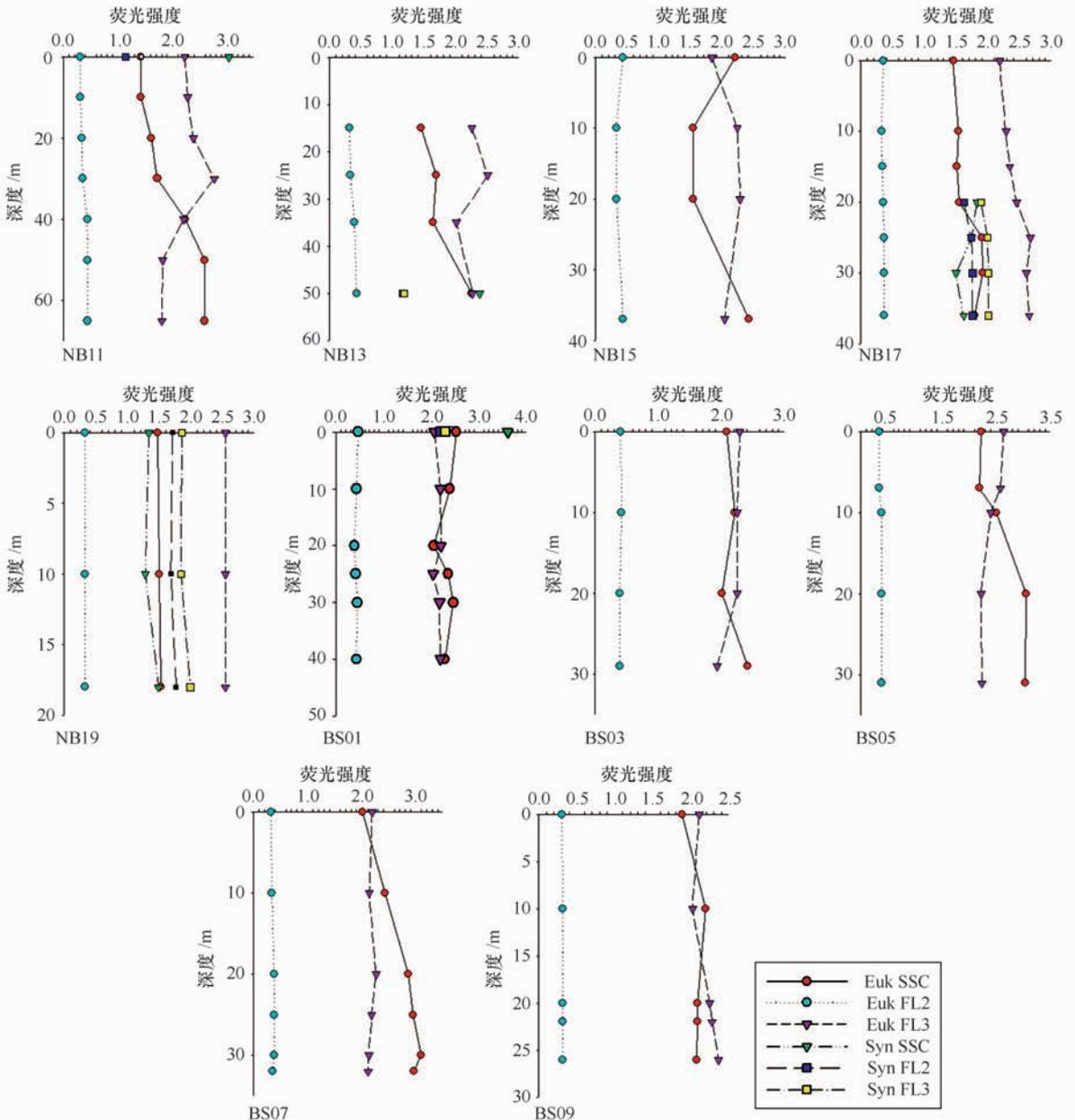


图 3 各站位聚球藻与微微型真核藻的光学参数分布

3.2 微微型浮游植物丰度及光学参数与环境因子的关系

表 3 和 4 给出了聚球藻和微微型浮游植物丰度及光学参数与环境因子间相关性分析结果。由表 3 可见,聚球藻丰度与温度呈显著正相关性 ($P < 0.05$),与盐度呈极显著负相关性 ($P < 0.01$),与三

种营养盐 ($\text{NO}_3^- - \text{NO}_2^-$, NH_4^+ , PO_4^{3-}) 及氮磷比 (N/P) 均无明显相关性 ($P > 0.05$)。SSC 与盐度、 $\text{NO}_3^- - \text{NO}_2^-$, NH_4^+ 及氮磷比呈显著正相关性 ($P < 0.05$),而与温度、 PO_4^{3-} 不相关 ($P > 0.05$)。FL2 和 FL3 与所有环境因子均无明显的相关性 ($P > 0.05$)。

表 2 聚球藻与微微型真核藻的丰度及光学参数特征

	聚球藻, $n=10$					微微型真核藻, $n=44$				
	细胞丰度/ 10^6 个 dm^{-3}	SSC	FL2	FL3	FL2/FL3	细胞丰度/ 10^6 个 dm^{-3}	SSC	FL2	FL3	FL2/FL3
平均值	0.93	1.98	1.65	1.85	0.89	3.39	2.06	0.37	2.25	0.17
RSD	112%	40%	18%	17%	6%	83%	23%	13%	10%	20%

表 3 聚球藻的丰度及光学参数与环境因子间的差异显著性分析

	$n=10$	P	N	NH_4	N/P	T	盐度
细胞丰度	Pearson 相关性显著 (2 尾)	-0.425 0.221	-0.375 0.285	-0.370 0.293	-0.369 0.294	0.705 ¹⁾ 0.023	-0.924 ²⁾ 0.000
SSC	Pearson 相关性显著 (2 尾)	0.599 0.067	0.727 ¹⁾ 0.017	0.698 ¹⁾ 0.025	0.716 ¹⁾ 0.020	0.016 0.964	0.745 ¹⁾ 0.013
FL2	Pearson 相关性显著 (2 尾)	0.119 0.744	0.192 0.595	0.195 0.589	0.214 0.552	-0.123 0.736	0.010 0.978
FL3	Pearson 相关性显著 (2 尾)	-0.105 0.774	-0.022 0.952	-0.023 0.950	-0.001 0.997	-0.091 0.803	-0.041 0.911

注:1) 在 0.05 水平相关性显著(2 尾); 2) 在 0.01 水平相关性显著(2 尾)。

表 4 微微型真核藻的丰度及光学参数与环境因子间的差异显著性分析

	$n=44$	P	N	NH_4	N/P	T	盐度
细胞丰度	Pearson 相关性显著 (2 尾)	-0.532 ¹⁾ 0.000	-0.519 ¹⁾ 0.000	-0.486 ¹⁾ 0.001	-0.539 ¹⁾ 0.000	0.454 ¹⁾ 0.002	-0.691 ¹⁾ 0.000
SSC	Pearson 相关性显著 (2 尾)	0.543 ¹⁾ 0.000	0.537 ¹⁾ 0.000	0.615 ¹⁾ 0.000	0.625 ¹⁾ 0.000	-0.431 ¹⁾ 0.003	0.697 ¹⁾ 0.000
FL2	Pearson 相关性显著 (2 尾)	0.870 ¹⁾ 0.000	0.822 ¹⁾ 0.000	0.829 ¹⁾ 0.000	0.795 ¹⁾ 0.000	-0.621 ¹⁾ 0.000	0.571 ¹⁾ 0.000
FL3	Pearson 相关性显著 (2 尾)	-0.450 ¹⁾ 0.002	-0.432 ¹⁾ 0.003	-0.477 ¹⁾ 0.001	-0.401 ¹⁾ 0.007	0.067 0.668	-0.382 ²⁾ 0.010

注:1) 在 0.01 水平相关性显著(2 尾); 2) 在 0.05 水平相关性显著(2 尾)。

微微型真核藻丰度与温度呈显著的正相关 ($P < 0.01$),与盐度、三种营养盐 ($\text{NO}_3^- - \text{NO}_2^-$, NH_4^+ , PO_4^{3-}) 及氮磷比均呈显著的负相关 ($P < 0.01$);除温度与 FL3 不相关外 ($P > 0.05$),其余环境因子均

与 FL3 呈显著的负相关 ($P < 0.01$);SSC 与 FL2 均与温度呈显著负相关 ($P < 0.05$),而与其他环境因子均呈极显著正相关 ($P < 0.01$) (表 4)。

相关性分析^[14]表明(图 4),环境因子对聚球藻

和微型型真核藻的三个光学参数的分布存在很明显的相互作用^[15]。对聚球藻而言(图 4a),三种营养盐($\text{NO}_3^- - \text{NO}_2^-$, NH_4^+ , PO_4^{3-})间具有很好的正相关;它们与盐度之间同样均存在正相关,但与温度的相关性不明显;温度与盐度间呈负相关。两坐标轴可以完全解释光学参数的站位-水层分类与环境因子间的关系(第 1 坐标轴与第 2 坐标轴对光学参数与环境因子关系的解释度分别为 99.2%和 0.8%,两者之和可达 100%)。环境因子对光学参数影响从大到小相对为营养盐、盐度、温度。环境因子对光学参数的综合作用将聚球藻分为四类(图 4a),各类的光学参数及其环境影响因子如表 5a 所示,总体而言,聚球藻的分布与站位-水层的环境相关,除第 4 组的分布明显受营养盐的影响外,环境因子对其他

三组的影响均不十分明显。对微型型真核藻而言(图 4b),三种营养盐($\text{NO}_3^- - \text{NO}_2^-$, NH_4^+ , PO_4^{3-})间营养盐与盐度之间同样存在明显的正相关,但两者均与温度无明显相关性。两坐标轴同样可以完全解释光学参数的站位-水层分类与环境因子间的关系(第 1 坐标轴与第 2 坐标轴对光学参数与环境因子关系的解释度分别为 95.5%和 4.5%,两者之和同样可达 100%)。环境因子对光学参数分类的影响率由大到小顺序为营养盐、盐度、温度。总体而言,微型型真核藻的分布同样与站位-水层的环境构成相关,由于其分布更加广泛,光学参数与环境因子间的关系更加复杂,共可获得 12 类具有各自光学特征的组群(表 5)。

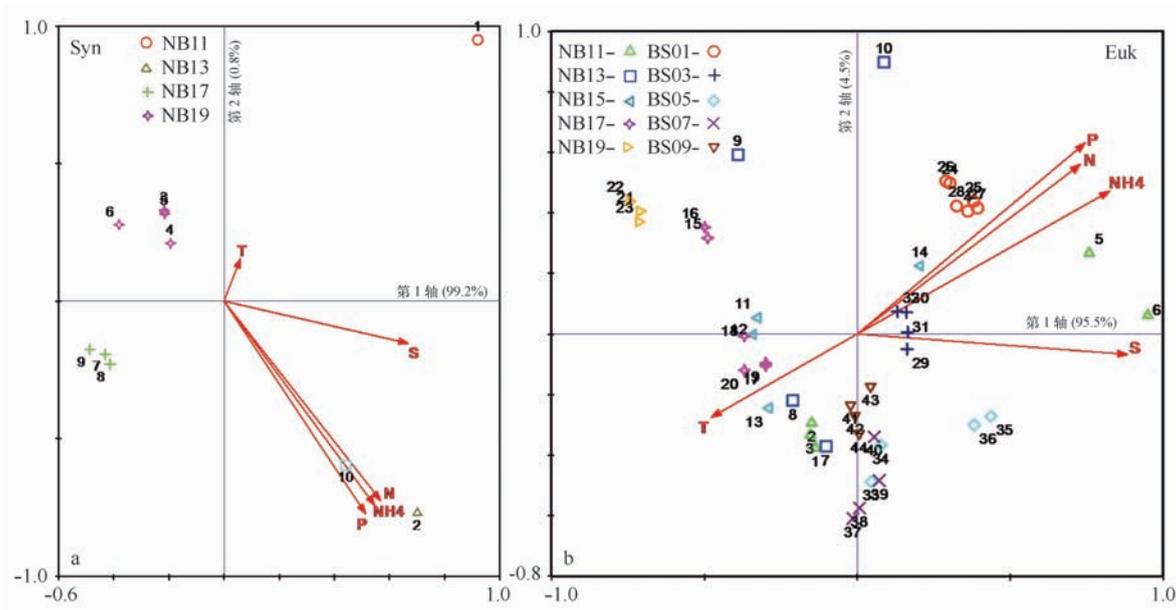


图 4 光学参数分布与环境因子关系的 CCA 分析图
a. 聚球藻, b. 微型型真核藻

表 5 微型型浮游植物的站位-水层分类及生理生态参数描述

a. 聚球藻

组	站位-水层分布	族群光学参数描述 ¹⁾	环境影响因素描述
1	NB11-0 m	SSC 较大,但 FL2, FL3 及 FL2/FL3 均处于最低值(0.76)	略受温度与盐度的影响
2	NB17-20,25,30,36 m	SSC, FL2, FL3 及 FL2/FL3 均为中值	略受温度影响
3	NB19-0,10,18 m	SSC 相对较小, FL2, FL3 相对较少, FL2/FL3 比值相对较高(0.907±0.012)	略受营养盐的影响
4	NB13-50 m, BS01-0 m	色素比值大于 0.95 SSC 相对较大, FL2, FL3 与 SSC 变化呈正相关。 BS01-0 m 三类光学参数均处于最高值	主要受营养盐控制,其次受盐度影响

注:1)光学参数的比较依据其平均值变化。

续表 5

b. 微型真核藻

组	站位-水层分布	族群光学参数描述 ¹⁾	环境影响因素描述
1	BS03-0 m BS03-10 m BS03-20 m BS03-29 m	SSC 适中(2.18), FL3 适中(2.18), FL2 较高(0.40), FL2/FL3 较高(0.19)	主要受盐度和营养盐影响, 盐度等于营养盐($\text{NH}_3 > \text{NO}_3 - \text{NO}_2 > \text{P}$)
2	NB11-50 m NB11-65 m	SSC 相对较大(2.59), FL3 较低(1.82), FL2 较高(0.44), FL2/FL3 较高(0.24)	主要受营养盐和盐度影响, 营养盐($\text{NH}_3 > \text{NO}_3 - \text{NO}_2 > \text{P}$)大于盐度
3	BS01-0 m BS01-10 m BS01-30 m BS01-40 m NB15-37 m	SSC 相对较大(2.34), FL3 最低(2.16), FL2 较高(0.43), FL2/FL3 较高(0.24)	主要受营养盐影响,可能受盐度影响, 营养盐($\text{P} > \text{NH}_3 > \text{NO}_3 - \text{NO}_2$)大于盐度
4	NB13-50 m	SSC 相对较大(2.24), FL3 适中(2.26), FL2 较高(0.43), FL2/FL3 较高(0.19)	受所有环境因子的影响均不强,略受营养盐影响,可能受盐度影响,营养盐($\text{P} > \text{NH}_3 > \text{NO}_3 - \text{NO}_2$)远大于盐度
5	NB13-35 m	SSC 相对较小(1.63), FL3 较小(2.00), FL2 略高(0.39), FL2/FL3 较高(0.20)	受所有环境因子的影响均不强,略受温度和营养盐影响,温度大于营养盐($\text{P} > \text{NH}_3 > \text{NO}_3 - \text{NO}_2$)
6	NB17-0 m NB17-10 m	SSC 最小(1.49), FL3 略低(2.23), FL2 略低(0.34), FL2/FL3 略低(0.15)	受所有环境因子的影响均不强,略受温度和营养盐影响,温度大于营养盐
7	NB19-0 m NB19-10 m NB19-18 m	SSC 最小(1.50), FL3 较大(2.54), FL2 略低(0.33), FL2/FL3 略低(0.14)	受所有环境因子的影响均不强,略受温度和营养盐影响,温度远大于营养盐
8	NB11-0 m NB11-10 m NB11-20 m NB13-15 m NB13-25 m NB15-0 m NB15-10 m NB15-20 m NB17-20 m NB17-25 m NB17-30 m NB17-36 m	SSC 较小(1.62), FL3 较大(2.41), FL2 略低(0.34), FL2/FL3 略低(0.14)	主要受温度影响,略受盐度影响,可能受营养盐影响,温度远大于盐度(营养盐)

续表 5

组	站位-水层分布	族群光学参数描述(均值) ¹⁾	环境影响因素描述
9	BS05-0 m BS05-7 m	SSC 相对较大(2.21), FL3 适中(2.60), FL2 略低(0.34), FL2/FL3 最低(0.13)	受所有环境因子的影响均不强,略受温度与盐度影响, 温度等于盐度
10	BS07-0 m BS09-0 m BS09-20 m BS09-26 m	SSC 相对较大(2.21), FL3 较低(2.11), FL2 略低(0.34), FL2/FL3 最低(0.13)	主要受温度和盐度的影响, 温度等于盐度
11	BS07-10 m BS09-10 m	SSC 相对较大(2.31), FL3 适中(2.60), FL2 略低(0.34), FL2/FL3 最低(0.13)	受所有环境因子的影响均不强,略受温度与盐度影响, 温度等于盐度
12	BS05-20 m BS05-31 m BS07-20 m BS07-32 m	SSC 最大(2.98), FL3 略低(2.21), FL2 略低(0.32), FL2/FL3 略低(0.15)	受所有环境因子的影响均不强,略受温度与盐度影响, 盐度大于温度

注:1)是光学参数的比较依据其平均值变化。

4 讨论

4.1 微型浮游植物的流式光学参数及其与丰度的关系

两种浮游植物的光学参数(SSC, FL2 及 FL3)具有明显不同的变化关系,表明这些参数能够独立应对环境变化,且不同色素在浮游植物碳合成中作用各异,且与浮游植物类群相关^[15, 18]。由于聚球藻的叶绿素 a 及藻红蛋白更多地被作为光捕获色素(辅助色素)存在,并不直接参与有机物的合成^[18],故两种色素的变化并不会引起细胞大小及碳含量的明显变化($P > 0.05$, $n = 10$)。两种色素间存在显著的同向变化趋势($P < 0.01$, $r_{FL2-FL3}^2 = 0.96$, $n = 10$),表明它们对环境的变化具有较统一的应对性,其比值变化较稳定(RSD < 10%),可以作为区分其他浮游植物类群的依据^[19]。

类胡萝卜素是真核藻内重要的光保护及光捕获色素^[9],其含量的升高能显著增加微型真核藻细胞体积(胞内碳含量)($P < 0.01$, $r_{SSC-FL2}^2 = 0.59$, $n = 44$),同时会伴随着叶绿素 a 含量的下降($P < 0.01$, $r_{SSC}^2 = -0.41$, $R_{FL2}^2 = -0.47$, $n = 44$)。叶绿素 a 是真核藻进行光合作用的基本色素,即可作为光捕获色素存在,又可直接参与光合反应以合成有机物,

在研究中用该色素功能均无法解释上述异常关系,但是我们发现该色素与微型真核藻类群丰度的变化呈极显著的正相关($P < 0.01$, $r^2 = 0.39$, $n = 44$),即胞内叶绿素 a 含量的增加伴随着群落丰度的提高;细胞大小(碳含量)和类胡萝卜素含量^[8]的增加($P < 0.01$, $r_{SSC}^2 = -0.42$, $r_{FL2}^2 = -0.64$, $n = 44$)伴随着群落丰度下降。因此,我们推断调查海域的微型真核浮游植物类群丰度及叶绿素含量与细胞大小(胞内碳含量)间存在“竞争”关系:群落丰度越高,细胞越小,碳含量越少,类胡萝卜素含量越少,而叶绿素含量则越高;反之亦然。

4.2 微型浮游植物的丰度分布及其与环境因子的关系

聚球藻的丰度值与北极其他海域无明显差异($10^5 \sim 10^6$ 个/dm³)^[20-21],其分布与所在的经纬度及所处的水层有关(见图 3)随着纬度的增加,其丰度逐渐减少,而垂直分布的峰值逐渐从较深层次(10 和 30 m)转向表层;与较低纬度相比,这种变化更加显著^[7]。这表明尽管处于夏季,低温仍是限制聚球藻生长的重要因子。调查海域的聚球藻多为耐寒型,而非嗜寒型^[21]。为了“享受”到更高的温度,它们宁愿冒着被紫外线伤害的危险,更多地分布于较浅水层,从而保持一定的群落丰度^[21]。

白令海域微微型真核藻的分布同样符合北极高纬海区的分布特点,其峰值多位于水层上部($<30\text{ m}$),且同样具有明显的空间异质^[4,7]。与北极/亚北极海域($40^{\circ}\sim 55^{\circ}$ 及 $70^{\circ}\sim 71^{\circ}\text{N}$)相比^[3-4],本研究海域内微微型真核藻的丰度变化相对较小;尽管由于采样两个断面仅有 2 个纬度差($62^{\circ}\sim 64^{\circ}\text{N}$),其丰度峰值出现的水层并没有明显的差异,但丰度仍呈现出随纬度增加而下降的趋势。该类群的丰度同样与温度存在明显的正相关($P<0.01$, $r^2=0.454$),同时相对于白令海更低纬海域,该海区的峰值分布相对较浅($<40\text{ m}$, $40^{\circ}\sim 55^{\circ}\text{N}$)^[7]。因此,尽管微微型真核藻的丰度与温度的相关性低于聚球藻,但该类生物仍同属耐寒型,而非嗜寒型。

盐度对两类浮游植物的丰度存在十分显著的负相关($P<0.01$),即盐度越低,群落丰度越高,这与北极高纬陆架海区(波弗特海)浮游植物的分布特点相似^[4];离陆地越近,两类浮游植物的丰度越高。这些均表明淡水输入很可能影响着这两类浮游植物类群的分布,即它们的很大部分可能为陆源性,因而更适合在温暖的低盐水中生存^[4,15]。它们对低温的耐受性会逐渐被海水对流及浮游动物摄食所消耗^[20]。两类浮游植物已被证实可作为北极高纬海区($>70^{\circ}\text{N}$)大西洋水团—北冰洋水团及大西洋水团—太平洋水团变化的指示因子^[6,8]。白令海峡地处太平洋与北冰洋交界处,两类生物对两种水团的变化是否具有指示作用则需进一步研究。

营养盐是浮游植物合成胞内化学物质的重要来源。夏季寡营养海域表层海水中含量较低的营养盐通常成为限制浮游植物生长的主要因素,但这种限制作用对营养盐利用率较高的微微型浮游植物而言并不明显^[22-23]。本研究海域中两类浮游植物的丰度与营养盐浓度均存在较特殊的负相关,相对而言,微微型真核藻的这种负相关性更显著($P<0.01$)。相对于北极更高纬度的开阔海域^[21],本研究海域中的营养盐含量较高 [$\text{NO}_3^- - \text{NO}_2^-$ 为 $(4.08 \pm 5.89)\ \mu\text{mol}/\text{dm}^3$, NH_4^+ 为 $(1.50 \pm 1.70)\ \mu\text{mol}/\text{dm}^3$, PO_4^{3-} 为 $(1.05 \pm 1.7)\ \mu\text{mol}/\text{dm}^3$], 而 N/P 值总体很低 (3.95 ± 2.90), 远低于 Redfield 比值 ($16:1$), 为非常严重的低 N/P 区域, 但在 N/P 高于 7 的站位和水层 (BS01 站位的 7 个水层及 BS03 站位的 3 个上部水层), 丰度明显较低 ($P<0.01$)。这说明该生物类群更能在寡营养 (尤其是低氮) 海域中保持较高丰度; 磷限制 ($\text{N}/\text{P}>7$) 更能限制该类群的生

长^[17,24]。此外在这几个 N/P 高于 7 的站位和水层, 盐度相对较高 ($32.6\sim 32.9$ 大于平均值 32.1), 同样不利于微微型浮游植物的生长, 双重压力使该区成为微型浮游植物丰度最低值区。这一研究结果与 Alvin 等^[1]的结论不一致, 他们认为在北极高纬海区, 营养盐不能成为真正的限制因子, 而本文研究结果表明营养盐浓度和比例均能成为微微型浮游植物生长的限制因子。不过聚球藻的丰度变化与 Alvin 等^[1]结果相符, 这主要归因于低温的限制。

4.3 微微型浮游植物的光学参数分布及与类群丰度和环境因子的关系

与类群丰度的变化相反, 微微型真核浮游植物的光学参数对环境变化的灵敏度要高于聚球藻。除温度、盐度及三类营养盐外, 光照也是影响微微型浮游植物细胞大小(碳含量)、胞内藻红蛋白(聚球藻)或类胡萝卜素(微微型真核藻)及叶绿素 a 合成的重要环境因子(见图 3)。相对而言, 叶绿素 a 更易在较浅水层(光照波长较短)合成, 而藻红蛋白或类胡萝卜素更易在较深水层(光照波长较长)合成。浅层水的细胞相对较小(碳含量相对较少), 而深层水的细胞相对较大(碳含量相对较高)。这与白令海区较低纬度超微型浮游植物的研究结果一致^[10]。

盐度、 $\text{NO}_3^- - \text{NO}_2^-$, NH_4^+ 及 N/P 的增高均有助于聚球藻细胞体积增大(碳含量的增高) ($P<0.05$), 而两类色素对三种环境参数的变化均无明显反应 ($P>0.05$), 这也是其比值能维持恒定而对胞内碳含量变化无明显影响的原因。真核藻对环境因子的变化具有明显不同的反应, 低温、高盐、高营养及高 N/P 似乎更有利于其细胞体积的增大(碳含量的增高)及类胡萝卜素的合成。除温度对叶绿素 a 的合成影响不明显外, 低盐、低营养及低 N/P 均有利于该色素的合成。相对而言, 各环境因子对叶绿素 a 的影响大于对其他两类生理参数的影响, 即叶绿素 a 的合成更加稳定(见表 3)。因此, 高营养盐浓度, 特别是高氮浓度更有利于这两类浮游植物形成高 C/Chl a 值, 这一点与通常认为的高光照、寡营养海域易形成高 C/Chl a 的结论恰好相反^[8,11]。相对于真核藻, 聚球藻的碳含量对营养盐的依赖性更强 (r^2 均更高), 但由于其叶绿素对营养盐的依赖很弱, 而微微型真核藻的叶绿素 a 与营养盐的浓度呈反比, 故真核藻的 C/Chl a 可更灵敏地反映出营养盐的限制作用^[11], 这与真核藻类群丰度可灵敏地反映营养盐限制的结论相一致。

CCA分析可以明确地给出不同类群与环境因子间的关系(见图4),根据各类群的光学特点,并可指出某一类光学参数对哪种环境因子的变化最灵敏(见表3)。总体而言,环境因子的综合作用对光学分类的影响并不大,而各类群均以微妙的变化反映着环境的变迁。尽管真核藻的组成复杂^[25],对环境的变动更加灵敏,但两类藻均呈现如下分布特征:越接近陆地,细胞越小,碳含量越低,而藻红蛋白(类胡萝卜素)与叶绿素a的比值(FL2/FL3)越低;所处层位越深,纬度越高,则细胞越大,碳含量越高,色素比也越高。因此,这两类藻可以通过增大细胞体积及藻胆色素或类胡萝卜素含量的方式来应对温度及光照的下降。各光学参数对于各环境因子变化的灵敏度也不同,真核藻的SSC对盐度的变化最灵敏,在低盐度的NB17站位,其值甚至低于聚球藻,即比聚球藻具有更小的细胞尺寸及碳含量,而真核藻的FL3对温度的变化尤为灵敏,在小于-1.5℃下叶绿素含量(NB13)甚至可能低于~-1℃(NB17)存活的聚球藻。真核藻的

FL2(FL2/FL3)可灵敏地反映出营养盐浓度,尤其是NO₃⁻浓度的变化,当NO₃⁻的浓度高于10 pmol/dm³时,FL2值可超过0.4,FL2/FL3可超过0.24,其中NB13-50 m及BS01-0 m处的聚球藻(FL2/FL3最高)及NB11-50 m,NB11-65 m,NB15-0 m处的微微型真核藻值得进一步研究(FL2及FL2/FL3最高,而FL3最低)。

根据上述两类微微型浮游植物的分布和生理特性推断,由于北极环境的快速变化,特别是北极陆架区淡水径流量的增加和上层海水盐度的下降,将导致该海域微微型浮游植物丰度的增加,从而影响到整个浮游生态系统的结构和功能。这一结论与在北冰洋陆架区的监测结果相一致^[26]。

致谢:感谢“雪龙”船提供考察平台。感谢中国第3次北极考察物理海洋观测提供温、盐基础数据及海洋化学观测组提供营养盐数据!

参考文献:

- [1] CAMPBELL L, NOLLA H A, VAULOT D. The importance of prochlorococcus to community structure in the central North Pacific Ocean [J]. *Limnol Oceanogr*, 1994, 39(4): 954—961.
- [2] HOFFMANN L J, PEEKEN I, LOCOCHE K, et al. Different reactions of Southern Ocean phytoplankton size classes to iron fertilization [J]. *Limnol Oceanogr*, 2006, 51(3): 1217—1229.
- [3] ZHANG Y, JIAO N, HONG N. Comparative study of picoplankton biomass and community structure in different provinces from subarctic to subtropical oceans [J]. *Deep-Sea Res II*, 2008, 55(14-15): 1605—1614.
- [4] WALERON M, WALERON K, VINCENT W F, et al. Allochthonous inputs of riverine picocyanobacteria to coastal waters in the Arctic Ocean [J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 2007, 59(2): 356—365.
- [5] HOFSTAAT J W, DE VREEZE M E J, VAN ZEIJL W J M, et al. Flow cytometric discrimination of phytoplankton classes by fluorescence emission and excitation properties [J]. *J Fluorescence*, 1991, 1: 249—265.
- [6] OLSON R J, ZETTLER E R, ANDERSON O K. Discrimination of eukaryotic phytoplankton cell types from light scatter and autofluorescence properties measured by flow cytometry [J]. *Cytometry*, 1989, 10(5): 636—643.
- [7] LIU H, SUZUKI K, MINAMI C, et al. Picoplankton community structure in the subarctic Pacific Ocean and the Bering Sea during summer 1999 [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2002, 237(3): 1—14.
- [8] GUTIUTIRREZ-RODRIGUEZ A, LATASA M, ESTRADA M, et al. Carbon fluxes through major phytoplankton groups during the spring bloom and post-bloom in the northwestern Mediterranean Sea [J]. *Deep-Sea Res: I*, 2010, 57(4): 486—500.
- [9] NETTO A T, CAMPOSTRINI E, OLIVEIRA J, et al. Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves [J]. *Scientia Horticulturae*, 2005, 104(2): 199—209.
- [10] MENDOZA H, DE LA JARA A, FREIJANES K, et al. Characterization of *Dunaliella salina* strains by flow cytometry: a new approach to select carotenoid hyperproducing strains [J]. *Electronic J Biotech*, 2008, 11(4): 1—13.
- [11] CELLAMARE M, ROLLAND A, JACQUET S. Flow cytometry sorting of freshwater phytoplankton [J]. *J Appl Phycol*, 2010, 22(1): 87—100.
- [12] ZHANG F, SU R, HE J, et al. Identifying phytoplankton in seawater based on discrete excitation-emission fluorescence spectra [J]. *J Phycol*, 2010, 46(2): 403—411.
- [13] GRASSHOFF K, EHRHARDT M, KREMING K. *Methods of Seawater Analysis 3ed*[M]. Germany Wainheins. 1999:600.
- [14] BALFOORT H W, SNOEK J, SMITS J R M, et al. Automatic identification of algae: Neural network analysis of flow cytometric data

- [J]. *J Plankton Res.* 1992, 14(4): 575—589.
- [15] ZAKHIA F, JUNGLBUT A-D, TATON A, et al. Cyanobacteria in cold ecosystems[M]//MARGESIN R, et al. *Psychrophiles: from Biodiversity to Biotechnology.* Berlin Springer-Verlag, 2008: 121—134.
- [16] ANTONIADES D, DOUGLAS M S V, SMOL J P. Benthic diatom autecology and inference model development from the Canadian High Arctic Archipelago [J]. *J Phycol.* 41(1): 30—45.
- [17] SAINDON D. Quantifying the magnitude of nutrient limitation on phytoplankton in Kings Bay, Florida, USA[D]. University of Florida, 2005.
- [18] BEUTLER M, WILSHIRE K H, MEYER B, et al. A fluorometric method for the differentiation of algal populations in vivo and in situ [J]. *Photosyn Res.* 2002, 72(1): 39—53.
- [19] YENTSCH C S, PHINNEY D A. Spectral fluorescence: an ataxonomic tool for studying the structure of phytoplankton populations [J]. *J Plankton Res.* 1985, 7(5): 617—632.
- [20] VINCENT W F, BOWMAN J P, RANKIN L M, et al. Phylogenetic diversity of picocyanobacteria in arctic and antarctic ecosystems [M]//BELL C, BRYLINSKY M, JOHNSON-GREEN M. 2000: 317—322.
- [21] GARNEAU M-È, VINCENT W F, ALONSO-S EZ L, et al. Prokaryotic community structure and heterotrophic production in a river-influenced coastal arctic ecosystem [J]. *Aquat Microb Ecol.* 2006, 42: 27—40.
- [22] VELDHUIS M J W, CUCCI T L, SIERACKI M E. Cellular DNA content of marine phytoplankton using two new fluorochromes: taxonomic and ecological implications [J]. *J Phycol.* 1997, 33(3): 527—541.
- [23] VELDHUIS M J W, TIMMERMANS K R, CROOT P W, et al. Picophytoplankton: a comparative study of their biochemical composition and photosynthetic properties [J]. *J Sea Res.* 2005, 53(1-2): 7—24.
- [24] REDFIELD A C. On the proportions of organic derivations in sea water and their relation to the composition of plankton[M]//James Johnstone Memorial Volume. Liverpool: University Press of Liverpool, 1934: 177—192.
- [25] HAMILTON A K, LOVEJOY C, GALAND P E, et al. Water masses and biogeography of picoeukaryote assemblages in a cold hydrographically complex system [J]. *Limnol Oceanogr.* 2008, 53(3): 922—935.
- [26] LI W K W, MACLAUGHLIN F A, LOVEJOY C, et al. Smallest algae thrive as the Arctic Ocean freshens[J]. *Science*, 2009, 326(5952): 539.

Distribution of picophytoplankton and environmental correlation analysis in Bering Sea shelf during the summer of 2008

ZHANG Fang¹, HE Jian-feng¹, LIN Ling^{1,2}, GUANG Ying-zhi^{1,3}, MA Yu-xin^{1,4}

(1. State Oceanic Administration Key Laboratory for Polar Science, Polar Research Institute of China, Shanghai 200136, China; 2. College of Life Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China; 3. College of Chemistry and Chemical Engineering, Ocean University of China, Qingdao 266100, China; 4. School of Environmental Science and Engineering, Tongji University, Shanghai 200092, China)

Abstract: The abundance, cell size (cellular carbon content), and cellular pigments of picophytoplankton on the shelf area of the north Bering Sea (61°29′~64°21′N, 168°00′~174°32′W) were analyzed by flow cytometry (FCM). A statistical analysis was used to study the response of the picophytoplankton to environmental changes. *Synechococcus* and picoeukaryotes were the only type of the picophytoplankton community; and their respective cell abundance was $0.01 \times 10^6 \sim 2.69 \times 10^6$ and $0.47 \times 10^6 \sim 13.20 \times 10^6$ cells/dm³. The chlorophyll a, phycoerythrin, and the cell size (cellular carbon content) had the same changing trend with the change of environmental factors. Comparatively, the chlorophylls a and the cell abundance, and the carotenoids and the cell size (cellular carbon content) of the picoeukaryotes had the same changing trends, respectively. Both salinity and nutrients had significant influence on the cellular carbon content and the ratio of carotenoids to chlorophylls a of picoeukaryotes. High nutrient concentration was prone to in-

duce high ratio of cellular carbon content to chlorophylls a. Both *synechococcus* and *picoeukaryotes* preferred relatively high temperature and low salinity; and were easily to form high cell abundance in oligotrophic water, whereas in seawaters with relatively high nutrient concentration were prone to form cells with high cellular carbon content. The cell abundance of *picoeukaryotes* decreased intensely when the nitrogen-phosphorus ratio greater than 7. The cell abundance was relatively high, whereas the cell size (cellular carbon content) and the phycoerythrin-chlorophyll a ratio were relatively small. Comparatively, the cell size (cellular carbon content) and the phycoerythrin-chlorophyll a ratio were relatively large and the cell abundance was relatively low when the picophytoplankton was at relatively deep water layers and high latitudes. The ascending of the water temperature and the increase of the inflows of freshwater from the continent can increase both the abundance and the variety of picophytoplankton on the continental shelf of the north Bering Sea.

Key words: Bering Sea; picophytoplankton; flow cytometry; environmental relationship