

太湖梅梁湾春季浮游植物初级生产力^{*}

张运林^{1,2}, 秦伯强¹, 陈伟民¹, 陈宇炜¹, 高 光¹

(1: 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京 210008)

(2: 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘 要: 用黑白瓶测氧法对梅梁湾春季浮游植物初级生产力的变化特征进行研究, 探讨了初级生产力的日变化、垂直变化、区域分布、浮游植物现存量与初级生产力的关系以及不同曝光时间对 $P-I$ 曲线的影响。结果表明, 梅梁湾浮游植物初级生产力存在明显的日变化, 最大值出现在 10:00–14:00; 初级生产力在梅梁湾分布呈现为从湾内向湾口逐渐递减的趋势; 除表层水受光抑制影响使其生产力相对较低外, 初级生产力随水深的增加而降低; 初级生产力与叶绿素 a 存在显著的正相关, 用水柱层平均叶绿素 a 浓度来估算初级生产力比用表层叶绿素 a 浓度来估算要更为精确; 短的曝光时间往往带来高的初级生产力和同化系数。

关键词: 太湖; 初级生产力; 叶绿素 a; $P-I$ 曲线; 同化系数

Phytoplankton Primary Production in Spring Meiliang Bay, Lake Taihu

ZHANG Yunlin^{1,2}, QIN Boqiang¹, CHEN Weimin¹, CHEN Yuwei¹ & GAO Guang¹

(1: *Nanjing Institute of Geography & Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, P. R. China*)

(2: *Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, P. R. China*)

Abstract: The variation features of phytoplankton primary production in spring in Meiliang Bay of Lake Taihu is studied by means of dark and light bottle method (Winkler method). The aim is to study the daily change, vertical profile, region distribution of primary production, the relationship between chlorophyll-a and primary production, and the influence of incubation periods on photosynthesis-irradiance curves. The results show that primary production of phytoplankton in Meiliang Bay presents a significant daily variation with a maximum during 10:00–14:00, accounting for 60% of daily primary production. The value of primary production during a 24h incubation period is largely lower than the sum of a 4h incubation period. It is suitable to calculate the daily total primary production using the value during 10:00–14:00. Primary production decreases from inner Meiliang Bay to outer Meiliang Bay due to the difference of chlorophyll-a and concentration of nutrients. Primary production basically decreases with the increase of water depth with an exception at surface layer water due to photoinhibition. A significant positive linear relationship is found between primary production and concentration of chlorophyll-a of surface layer water, concentration of chlorophyll-a in a water column. It is obvious that primary production can be precisely estimated with concentration of chlorophyll-a in a water column. Shorter light incubation time always causes high primary production and assimilation number.

Keywords: Lake Taihu; primary production; chlorophyll-a; $P-I$ curve; assimilation number

湖泊初级生产过程是碳、氮、磷等生源要素的生物地球化学循环和湖泊生态系统的能量流、物质流的基础, 影响到湖泊生物资源量的变动及湖泊生态系统的结构和功能。浮游植物初级生产力是水体生物生产力的基础, 是湖泊生态系统食物网的结构与功能的基础环节。湖泊初级生产过程十分复杂, 不仅受光照、温度、营养盐、浮游植物生物量等环境因子影响, 不同的测定方法和手段得到的测定结果也有差异。目前的常用方法有黑白瓶测氧法、C 同位素法、叶绿素法等。黑白瓶测氧法简便易行, 应用广泛, 但其曝光时间和曝光时段会影响初级生产力测定结果^[1, 2]。尽管不少作者对太湖的初级生产力进行了一些探讨^[3–5], 但关于曝光时间对初级生产力的日变化及 $P-I$ 曲线影响的研究尚未见报道。本文通过在梅梁湾不同站点进行不同曝光

^{*} 中国科学院知识创新工程项目 (KZCX1–SW–12)、国家自然科学基金 (40071019) 联合资助。2003–09–16 收稿; 2003–11–20 收修改稿。张运林, 男, 1976 年生, 博士研究生; E-mail: ylzhang@niglas.ac.cn.

时段及曝光时间初级生产力的测定,以了解梅梁湾湖泊初级生产力的日变化特征、区域分布、垂直变化,并探讨曝光时间长短对 $P-I$ 曲线影响。

1 材料与方法

1.1 实验概况

实验于 1998 年 5 月 17 - 20 日在梅梁湾 2[#] 点进行 (图 1)。初级生产力用黑白瓶测氧法测定,据研究^[6-9],再考虑到梅梁湾水体生产量较高,曝光 24 h 可能会低估实际初级生产力,因而在 5 月 17 日、18 日、20 日对 2[#] 点水样从 10:00 - 14:00 曝光 4 h 测定初级生产力,5 月 20 日将梅梁湾 3[#]、5[#] 及 6[#] 点水样都取到 2[#] 点测定初级生产力,曝光时段也为 10:00 - 14:00,目的是为了探讨初级生产力的区域分布。同时为了研究初级生产力的日变化特征,在 5 月 19 日则分为 6:00 - 10:00、10:00 - 14:00、14:00 - 18:00、6:00 - 18:00、6:00 - 次日 6:00 几个时段曝光测定 2[#] 点初级生产力。挂瓶深度分别为 0、0.2、0.4、0.6、0.8、1.0 m,挂瓶水样为各层水的混合水样,采样时固定初始溶解氧。同时测定水温、透明度、光合有效辐射强度、叶绿素 a 含量、pH 值、COD 及氮、磷营养盐浓度。光强的测定选用美国 LI-COR 公司的水下光量子仪,叶绿素 a 采用分光光度法测量。其他指标的测定参见文献^[10]。



图 1 测点位置

Fig. 1 Distribution of sampling points

1.2 水柱叶绿素 a

由下式求得:

$$C_t = \sum_{i=1}^{n-1} \frac{C_i + C_{i+1}}{2} (D_{i+1} - D_i) \quad (1)$$

式中, C_t 为水柱叶绿素 a 浓度, C_i 为第 i 层的叶绿素 a 浓度, D_i 为第 i 层的深度, n 为取样层次数 ($1 \leq i \leq n-1$)。

1.3 同化系数

同化系数定义为光合作用率与叶绿素 a 浓度的比值:

$$P^B = PR / Chla \quad (2)$$

式中, P^B 为同化系数 ($\text{mg}/(\text{mg} \cdot \text{h})$), PR 为光合作用率 ($\text{mg}/(\text{L} \cdot \text{h})$), $Chla$ 为叶绿素 a 浓度 (mg/L)。

1.4 光动力学模型

本文主要选取以下 2 种光动力学模型来探讨 $P-I$ 关系^[11,12], 其中 (3) 式体现光抑制现象, (4) 式则反映的是光饱和现象。

$$P^B = \alpha \exp(-\alpha I / P_m^B e) \quad (3)$$

$$P^B = P_m^B \tanh(\alpha I / P_m^B) \quad (4)$$

式中, P^B 为同化系数 ($\text{mg}/(\text{mg} \cdot \text{h})$), P_m^B 为最大同化系数 ($\text{mg}/(\text{mg} \cdot \text{h})$), α 为低光照条件下光饱和曲线的斜率 ($\text{mg}/(\text{mg} \cdot \text{h})$), I 为光照强度 ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)。

2 结果与分析

2.1 初级生产力日变化

由表 1 可知,曝光 12 h 和 24 h 计算得到的日初级生产力往往偏低。其结论大致为:分时段曝光的累积初级生产力 > 全白天曝光 > 24 h 曝光,分时段曝光的累积初级生产力是 24 h 曝光的初级生产力的 1.5 倍。戎克文等^[9]在武汉东湖也发现类似的现象,赵文等在池塘和围隔中进行的 7 段挂瓶试验也表明连续曝光 24 h 的测定结果显著低于每次曝光 2 h 的全天累积结果^[1]。由此可见,在富营养化的梅梁湾,如继续采用连续曝光 24 h 方法测定浮游植物初级生产力将使测定结果显著偏低,从其日变化来看,水柱毛初级生产力最高出现在中午前后,其值比上午和下午的总和还要大。用黑白瓶法测定初级生产力在 10:00 - 14:00 曝光 4 h 较合适,其值大约占浮游植物初级生产力的日总量的 60%。

从垂直分布来看,各层水的光合作用率在中午时刻最大,并明显大于其他时刻,反映了光强对初级生产

过程的影响. 6:00–10:00、14:00–18:00、6:00–18:00 的光合作用率差异不大,6:00–第二日 6:00 的光合作用率则明显下降(1.0 m 处除外). 从各水层浮游植物光合作用率周日变化曲线所包围的面积来看,0–0.6 m 以上水层日生产量较高,1 m 以下水柱日生产力明显降低(图 2).

表1 不同曝光时段和曝光时间的水柱初级生产力

Tab. 1 Primary production of water column during different incubation period

时段	6:00–10:00	10:00–14:00	14:00–18:00	6:00–18:00	6:00–次日 6:00
水柱初级生产力(g/(m ² ·h))	0.252	0.576	0.224	0.275	0.111
占全天累积初级生产力比(%)	23.95	54.75	21.30	78.42	63.31
占白天初级生产力比(%)	30.55	69.82	27.15	100	80.73
占全天初级生产力比(%)	37.84	86.49	36.63	123.87	100

2.2 叶绿素 a 与初级生产力区域分布

5 月 20 日在梅梁湾 2[#]、3[#]、5[#]、6[#] 各点测定的初级生产力分别是 2.27、3.59、1.90、8.56 g/(m²·d),最大值出现在梅梁湾底河口湖区,最小值出现在湾口湖区,大致呈现从湾内向湾口逐渐递减的趋势. 比较同期表层叶绿素 a 的浓度,其值分别为 18.0、18.0、16.8、92.4 μg/L,除 6[#] 点叶绿素 a 浓度明显上升外其他各点差异很小,计算得到的水柱层平均叶绿素 a 浓度与初级生产力的分布更为一致,其值分别为 25.7、41.2、29.8、118.8 μg/L.

2.3 初级生产力垂直分布

从 5 月 20 日不同点位初级生产力及 2[#] 点不同时间的初级生产力的垂直分布来看,其最大初级生产力基本上都出现在 0.2 m 深度处,这是由于初级生产力的测定集中在 10:00–14:00,表层光抑制现象导致初级生产力相对较低,随深度增加光强的减弱,初级生产力明显下降(图 3),当光强衰减至 1% 的真光层底部,其初级生产力就已很低. 分区域、分时间的初级生产力结果表明,6[#] 点的初级生产力值最大,其衰减也相对最强烈,2[#] 点 19 日的初级生产力最大,并且 17、19、20 日 3 天初级生产力的垂直分布惊人的相似. 根据太湖湖泊生态系统研究站气象观测资料及实时测定的光强数据,5 月 17–20 日天气比较接近,均为晴朗无云天气,只是光照强度的大小稍有差异.

2.4 叶绿素 a 与初级生产力的关系

蔡后建^[3]、杨顶田^[5] 等人都在太湖根据各自实验数据建立起初级生产力与叶绿素浓度之间的经验关系,但由于不同湖区不同季节浮游植物的种群结构、功能以及各种物理、化学和地理学等环境因素的差异等原因,浮游植物光合作用碳固定能力存在较大的差异. 为此,根据 1998 年 5 月份梅梁湾初级生产力实验数据进行回归分析,建立了春季梅梁湾初级生产力(PP)与表层叶绿素 a 浓度($PP = 0.0148C_1 + 0.061, R^2 = 0.85, n = 11, P < 0.0001$),水柱层平均叶绿素 a 浓度($PP = 0.0126C_i - 0.039, R^2 = 0.94, n = 11, P < 0.0001$)的数学经验关系,通过显著性检验发现两者均存在显著的正相关关系,但由水柱层平均叶绿素 a 浓度来估算湖泊初级生产力比用表层叶绿素 a 浓度估算湖泊初级生产力更为精确.

2.5 不同曝光时间的 P-I 曲线

从图 4 可知,(3)式能很好描述在强光作用下,同化系数随光强的增加而降低,反映了强光对浮游植物生长的抑制作用,而(4)式则反映在强光作用下同化系数接近极限值,对应了光饱和现象. 但无论基于(3)式还是(4)式得到的 P-I 曲线都能反映出初级生产力、同化系数与曝光时间密切相关. 短的曝光时间往往带来高的同化系数和初级生产力,比较 4 h 和 12 h 曝光时间的 P-I 曲线可以发现,当光强低于 150 μmol/(m²·s)时,曝光时间的长短几乎对 P-I 曲线没什么影响,低光照条件下光饱和曲线的斜率相差不大,随

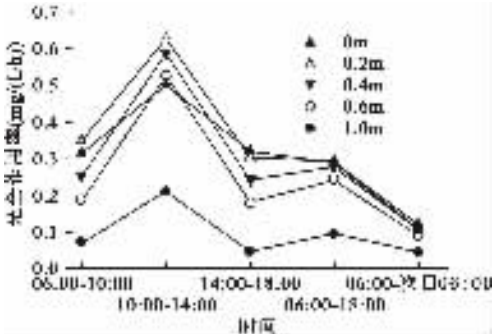


图2 不同水层光合作用率的日变化
Fig. 2 Daily variation of photosynthesis rate at different water layer on May 19

随着光强的增加,短的曝光时间很明显的带来初级生产力和同化系数的显著上升,最大同化系数随曝光时间的长短而相差很大. 相比于曝光 4 h 和 12 h,曝光 24 h 时无论光饱和曲线的斜率还是最大同化系数都差异显著. 另外,从同化系数的数值来看,其值一般均大于海洋里的结果^[13,14],但与一些内陆湖泊、河口区及海湾的研究结果较为一致^[2, 15].

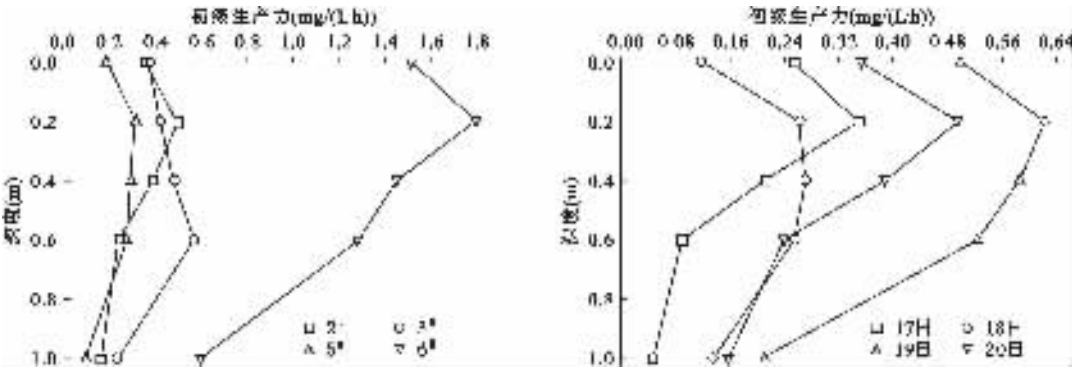


图3 不同点位、不同时间的初级生产力垂直分布

Fig.3 Vertical profiles of primary production at different stations and time

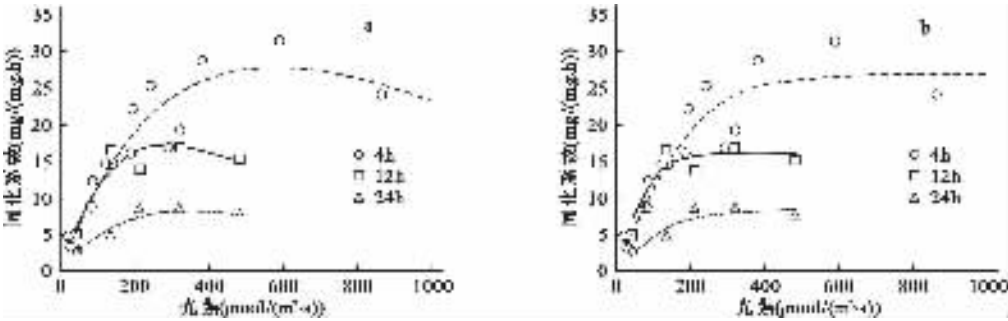


图4 基于不同光动力学模型的不同曝光时间的 $P-I$ 曲线(a; (3)式; b: (4)式)

Fig.4 $P-I$ curves of different incubation time based on different photosynthesis models (a; Eqs(3); b; Eqs(4))

3 讨论

3.1 光强和温度对初级生产力日变化的影响

同一天内,温度、营养盐、浮游植物现存量、滤食性动物差异较小,初级生产力的日变化受光照的影响最大. 就整个水柱而言,初级生产力随光照增强而增大,在中午 10:00 – 14:00 光照最强,此时初级生产力占一天累积总量的份额也最大,约为 60%. 就表层水而言,中午前后光照最强时经常会出现光抑制现象,除此之外一般初级生产力随水深增加而下降,这与赵文等^[1]、阎喜武等^[16]等结果相一致,与张运林等在室内模拟得到强光作用下初级生产力最大值出现在 0.2 m 处的结论也较为一致^[17]. 除了光照之外,水温在浮游植物初级生产力日变化中扮演第二重要角色,19 日 6:00 – 18:00 水温在 22.8 – 25.4℃,10:00 – 14:00 时水温也正处于浮游植物最适生长温度,温度叠加在光强上致使中午时刻初级生产力最大.

3.2 初级生产力区域差异的原因分析

由于初级生产力的测定都在 2# 点附近进行,光照和温度等环境因子的变化是一样的,初级生产力的差异主要体现在不同点位浮游植物生物量和营养盐浓度上. 从叶绿素 a 浓度来看,6# 点叶绿素 a 浓度为其他各点的 4 – 5 倍,而其初级生产力也显著增加,为其他各点的 2 – 4 倍,2#、5# 点叶绿素 a 浓度相差很小,不存

在显著性差异,其初级生产力也差异不大,3[#]点叶绿素 a 浓度比 2[#]、5[#]有所上升,其对应的初级生产力也有所增加.从营养盐浓度来看,无论是 COD、DO、TP,还是 TDP、TDN,6[#]点与 2[#]、3[#]、5[#]都存在显著性差异,其值显著要大,反映到初级生产力上其值也明显要高(表 2).

表 2 5 月 19 日各站点营养盐及生物量参数($\bar{X} \pm SD$)

Tab. 2 Calculationsof nutrients and chlorophyll a of different stations in Meiliang Bay, May 19

点位	pH	COD (mg/L)	DO (mg/L)	TP (mg/L)	TDP (mg/L)	PO ₄ -P (mg/L)	TDN (mg/L)	Chla (μg/L)
2 [#]	8.51 ± 0.12	4.54 ± 0.41	9.07 ± 0.74	0.032 ± 0.009	0.029 ± 0.033	0.003 ± 0.0004	2.80 ± 0.30	16.96 ± 2.73
3 [#]	8.64 ± 0.10	4.25 ± 0.25	9.70 ± 0.90	0.046 ± 0.011	0.014 ± 0.011	0.002 ± 0.001	2.70 ± 0.24	20.37 ± 2.20
5 [#]	8.61 ± 0.11	4.25 ± 0.12	9.15 ± 0.53	0.043 ± 0.021	0.012 ± 0.013	0.001 ± 0.002	2.77 ± 0.18	14.33 ± 1.67
6 [#]	8.36 ± 0.28	8.46 ± 0.37	12.05 ± 2.93	0.147 ± 0.087	0.096 ± 0.076	0.002 ± 0.001	4.23 ± 0.67	83.41 ± 20.80

将 5 月 17 - 20 日 10:00 - 14:00 在不同站点观测到初级生产力与 TDP、TDN 进行线性回归得到: $PP = 0.0603TDP + 0.0007$ ($R^2 = 0.79, n = 7, P < 0.01$), $PP = 1.198TDN + 2.304$ ($R^2 = 0.76, n = 7, P < 0.05$).由此可见,初级生产力与 TDP、TDN 浓度呈显著正相关,梅梁湾浮游植物初级生产力的区域异质性很大一部分来自于营养盐浓度的差异.

3.3 曝光时间对 P-I 曲线的影响

不同的曝光时间带来的 P-I 曲线差异显著,探讨其影响原因主要来自 3 方面.首先是摄食性动物的捕食压力,曝光 12 h 和 24 h 在清晨、傍晚以及夜间由于光强的原因其相当一部分时间浮游植物的光合作用率没有达到最适光合作用率,而此时浮游动物的摄食压力依然存在,浮游植物产生的初级生产力很大一部分被摄食性动物吞噬掉.其次,光抑制作用扮演了一个重要角色,尽管浮游植物光抑制现象的机制非常复杂和不甚明了^[18],但可知的是光抑制随时间而变化^[19].浮游植物细胞暴露在短时间的强光作用下可能不会出现光抑制,其能达到最大光合作用率,但这个过程非常短,随曝光时间的增加,光化学能量转化水平则有所下降达稳定水平维持数十分钟到几个小时,之后随曝光时间继续增加光合作用率则显著下降^[20].曝光 12 h 和 24 h 很长一段时光合作用率处于一种较低水平,这大大降低了浮游植物的初级生产力.最后则来自黑白瓶本身的影响,由于黑白瓶是密封的,瓶内的 CO₂ 无法与外界进行交换,而瓶内的 CO₂ 量又有限,当 CO₂ 量很低时它自然而然就抑制了浮游植物光合作用,加之长时间曝光瓶壁内外都有大量附着物,瓶壁效应增强,这样也会严重影响浮游植物的光合作用,导致测定结果大大偏低.

4 结语

1998 在梅梁湾进行的初级生产力测定显示浮游植物生物现存量 and 初级生产力均具有明显的空间区域性特征.光动力学和线性回归模型结果表明光、叶绿素 a 和营养盐是限制梅梁湾初级生产力的主要因素.但关于初级生产力的模式及过程还需要今后更深入的研究,尤其是初级生产力粒级结构将是今后研究的重要方面之一,便于更透彻理解初级生产力结构动态变化及其控制过程,探讨微型和微微型浮游生物在浮游植物自然群落生物量和生产力中的贡献率,获得对太湖微食物网的结构与功能更加深入的了解.

5 参考文献

[1] 赵文,董双林,张兆琪等.盐碱池塘浮游植物初级生产力日变化的研究.应用生态学报,2003,14(2):234-236.

[2] Macedo M F, Duarte P, Ferreira J G. The influence of incubation periods on photosynthesis-irradiance curves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2002, 274: 101-120.

[3] 蔡后建,陈宇炜,蔡启铭等.太湖梅梁湾口浮游植物初级生产力及其相关因素关系的研究.湖泊科学,1994,6(4):340-347.

[4] 陈宇炜,高锡云,Dokulil M.太湖梅梁湾浮游植物动态及其初级生产力周年变化的研究.见:蔡启铭主编.太湖环境生态研究(一).北京:气象出版社,1998:98-108.

[5] 杨顶田,陈伟民,陈宇炜等.太湖梅梁湾水体中初级生产力的光学检验.湖泊科学,2002,14(4):363-368.

- [6] Kolmakov V I, Gayevskiy N A, Dubovskaya O P, *et al.* Contribution of phytoplankton of the euphotic and disphotic zones to the primary production of a fresh water body. *Hydrobiological Journal*, 2003, **39**(1): 3 – 14.
- [7] 赵 文, 邢 辉, 安立会. 不同粒径浮游植物对淡水初级生产力的作用. 大连水产学院学报, 2001, **16**(3): 157 – 162.
- [8] 赵 文, 董双林, 李德尚等. 盐碱池塘浮游植物初级生产力的研究. 水生生物学报, 2003, **27**(1): 47 – 54.
- [9] 戎克文, 王 骥, 倪乐意. 武汉东湖典型湖区浮游植物初级生产量的周年动态及近 30 年来的变化趋势. 见: 刘健康主编. 东湖生态学研究(二). 北京: 科学出版社, 1995: 165 – 177.
- [10] 黄祥飞主编. 湖泊生态调查观测与分析. 北京: 中国标准出版社, 1999.
- [11] Webb W L, Newton M, Starr D. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: A mathematical model. *Oecologica*, 1974, **17**: 281 – 291.
- [12] Harding L W Jr, Pr zelin B B, Sweeney B M, *et al.* Primary production as influenced by diel periodicity of phytoplankton-photosynthesis. *Marine Biology*, 1982, **67**: 179 – 186.
- [13] Renk H, Ochocki S, Kurzyk S. *In situ* and *simulated in situ* primary production in the Gulf of Gdańsk. *Oceanologia*, 2000, **42**(2): 263 – 282.
- [14] 孙 军, 刘东艳, 柴心玉等. 1998 ~ 1999 年春季渤海中部及其邻近海域叶绿素 a 浓度及初级生产力估算. 生态学报, 2003, **23**(3): 517 – 526.
- [15] Hinojosa F D, Castro G G, Zavala J A S, *et al.* The effect of vertical mixing on primary production in a bay of the Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1997, **45**: 135 – 148.
- [16] 阎喜武, 何志辉. 虾池浮游植物初级生产力的研究. 水产学报, 1997, **21**(3): 288 – 295.
- [17] 张运林, 秦伯强, 陈伟民等. 悬浮物浓度对水下光照和初级生产力影响. 水科学进展, 2004, **15**(5): 615 – 620.
- [18] Prasil O, Adir N, Ohad I. Dynamics of photosystem; II. Mechanism of photoinhibition and recovery processes. In: Barber J R Ed. The photosystems: structure, function and molecular biology. New York: Elsevier, 1992: 295 – 348.
- [19] Harris G P & Lott J N A. Light intensity and photosynthetic rates in phytoplankton. *J Fish Res Board Can*, 1973, **30**: 1771 – 1778.
- [20] Falkowski P G & Raven J A. Aquatic Photosynthesis. London: Blackwell, 1997: 375.