

学校编码: 10384
学号: 33120141151697

密级_____

廈門大學

硕士学位论文

台湾海峡分粒级浮游植物光合参数
的调控机制研究

Controlling mechanism of size-specific photosynthetic
parameters of phytoplankton in the Taiwan Strait

刘浩然

指导教师姓名: 黄邦钦 教授
专业名称: 环境科学
论文提交日期: 2017年04月
论文答辩时间: 2017年05月

2017年04月

厦门大学学位论文原创性声明

本人呈交的学位论文是本人在导师指导下，独立完成的研究成果。本人在论文写作中参考其他个人或集体已经发表的研究成果，均在文中以适当方式明确标明，并符合法律规范和《厦门大学研究生学术活动规范（试行）》。

另外，该学位论文为（ ）课题（组）的研究成果，获得（ ）课题（组）经费或实验室的资助，在（ ）实验室完成。（请在以上括号内填写课题或课题组负责人或实验室名称，未有此项声明内容的，可以不作特别声明。）

声明人（签名）：

年 月 日

厦门大学学位论文著作权使用声明

本人同意厦门大学根据《中华人民共和国学位条例暂行实施办法》等规定保留和使用此学位论文，并向主管部门或其指定机构送交学位论文（包括纸质版和电子版），允许学位论文进入厦门大学图书馆及其数据库被查阅、借阅。本人同意厦门大学将学位论文加入全国博士、硕士学位论文共建单位数据库进行检索，将学位论文的标题和摘要汇编出版，采用影印、缩印或者其它方式合理复制学位论文。

本学位论文属于：

（ ） 1. 经厦门大学保密委员会审查核定的保密学位论文，
于 年 月 日解密，解密后适用上述授权。

（ ） 2. 不保密，适用上述授权。

（请在以上相应括号内打“√”或填上相应内容。保密学位论文应是已经厦门大学保密委员会审定过的学位论文，未经厦门大学保密委员会审定的学位论文均为公开学位论文。此声明栏不填写的，默认为公开学位论文，均适用上述授权。）

声明人（签名）：

年 月 日

摘 要.....	V
ABSTRACT.....	VII
第 1 章 绪 论	1
1.1 浮游植物光合作用	1
1.2 浮游植物的粒级结构	2
1.3 浮游植物光合参数的研究意义	4
1.4 不同粒级浮游植物的光合参数	7
1.5 中国海分粒级初级生产力的研究现状	8
1.6 本论文研究的科学问题与主要内容	10
第 2 章 研究海区概况、实验材料与方法	12
2.1 研究海区概况	12
2.1.1 海底地形	12
2.1.2 风场特性	13
2.1.3 海流系统	13
2.1.4 浮游植物生物量	15
2.2 材料与方法	16
2.2.1 调查站位	16
2.2.2 实验方法	17
第 3 章 台湾海峡分粒级初级生产力的季节变化	22
3.1 研究海区的环境与生态参数	22
3.1.1 非生物因子	22
3.1.2 生物因子	24
3.2 台湾海峡分粒级积分叶绿素 <i>a</i> 的季节变化	26
3.3 台湾海峡分粒级积分初级生产力的季节变化	28

3.4 台湾海峡分粒级同化系数的季节变化.....	30
3.5 讨论.....	34
3.5.1 台湾海峡初级生产力的季节变化规律.....	34
3.5.2 台湾海峡初级生产力的限制因子.....	35
3.6 小结.....	37
第 4 章 台湾海峡分粒级光合参数的季节变化.....	38
4.1 台湾海峡分粒级浮游植物光合参数的季节变化.....	39
4.1.1 光合参数 P_m^B 的变化特征.....	39
4.1.2 光合参数 α 的变化特征.....	40
4.1.3 光合参数 E_k 的变化特征.....	41
4.1.4 光合参数的垂直变化特征.....	43
4.2 讨论.....	44
4.2.1 台湾海峡浮游植物光合参数的季节变化规律.....	44
4.2.2 台湾海峡浮游植物光合参数的限制因子.....	46
4.3 小结.....	52
第 5 章 总结与展望.....	54
5.1 主要结论.....	54
5.2 创新点.....	55
5.3 不足之处.....	56
5.4 未来研究的展望.....	56
参考文献.....	57
致谢.....	65

Contents

Abstract in Chinese	V
Abstract in English	VII
Chapter 1 Introduction	1
1.1 The photosynthesis process of phytoplankton	1
1.2 The size structure of phytoplankton	2
1.3 The photosynthetic parameters of P-E curve	4
1.4 The size-specific photosynthetic parameters	7
1.5 Distribution of size-specific primary production in China sea	8
1.6 Objectives and contents of this study	10
Chapter 2 The study area, materials and method	12
2.1 Brief introduction to the study area	12
2.1.1 The underwater terrain	12
2.1.2 The monsoon	13
2.1.3 The current system	13
2.1.4 The biomass of phytoplankton	15
2.2 Materials and method	16
2.2.1 Study stations	16
2.2.2 Experimental method	17
Chapter 3 The seasonal variation of depth-integrated primary production in the Taiwan Strait	22
3.1 Environment and ecological parameters of study area	22
3.1.1 The abiotic environment parameters	22
3.1.2 The biotic environment parameters	24
3.2 The seasonal variation of depth-integrated Chl <i>a</i> in the Taiwan Strait	26
3.3 The seasonal variation of depth-integrated primary production in the Taiwan Strait	28
3.4 The seasonal variation of assimilation numbers in the Taiwan Strait	30
3.5 Discussion	34
3.5.1 The seasonal variation of depth-integrated primary production in the Taiwan Strait	34

3.5.2 The constrains on the seasonal variation of depth-integrated primary production in the Taiwan Strait	35
3.6 Summary	37
Chapter 4 The seasonal variation of photosynthetic parameters in the Taiwan Strait	38
4.1 The seasonal distribution of size-specific photosynthetic parameters in the Taiwan Strait	39
4.1.1 The variation of photosynthetic parameter P_m^B	39
4.1.2 The variation of photosynthetic parameter α	40
4.1.3 The variation of photosynthetic parameter E_k	41
4.1.4 The vertical distribution of photosynthetic parameters	43
4.2 Discussion	44
4.2.1 The seasonal variation of photosynthetic parameters in the Taiwan Strait ..	44
4.2.2 The constrains on the seasonal variation of photosynthetic parameters in the Taiwan Strait	46
4.3 Summary	52
Chapter 5 Conclusions and prospects	54
5.1 Main conclusions	54
5.2 Highlights	55
5.3 Problems	56
5.4 Prospects of future work	56
References	57
Acknowledgement	65

摘要

在海洋生态系统中,浮游植物通过光合作用驱动生态系统的物质和能量流动,同时对全球碳循环以及气候的调控具有重要意义。不同粒径浮游植物具有不同的光合作用特征和生态功能,因此,对浮游植物分粒径组成和光合特性的研究有助于深入分析海洋生态系统的结构和功能。本研究以台湾海峡为主要研究海域,分别于2015年11月、2016年3~4月、2016年7月以及2016年8月共4个航次通过对分粒径(>2 μm 和<2 μm) P-E曲线的观测,并结合环境与生态参数包括温度、光强以及浮游植物群落结构等数据,探究了在季风驱动下台湾海峡分粒径初级生产力和浮游植物光合参数的季节变化以及调控机制。取得的主要结果如下:

(1) 在秋季、春季以及夏季,真光层水柱积分初级生产力的变化范围分别为242.7~1174.1 $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ 、171.4~1000.0 $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ 和129.3~4328.3 $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ 。积分初级生产力与真光层内积分叶绿素 a 浓度显著正相关($p < 0.001$),与>2 μm 浮游植物生物量所占的比例呈显著正相关($p < 0.001$)。真光层水柱积分叶绿素 a 以及初级生产力的粒径结构均存在明显的季节变化,在秋季>2 μm 的浮游植物占主导地位,在春季<2 μm 的浮游植物比例增加,而在夏季,除了近岸受物理过程影响的站位外,其余站位表现为<2 μm 的浮游植物占主导地位。

(2) 浮游植物同化系数与其粒径结构显著相关,在秋季,同化系数与>2 μm 浮游植物生物量比例呈显著负相关($p < 0.05$),而在夏季,则呈显著正相关($p < 0.01$)。与春、夏季相比,浮游植物光合参数 P_m^B 和 α 在秋季最高,这可能是由于秋季太阳光强最弱,在低光适应下,浮游植物往往表现为产生更多的光合色素以及酶促反应物(ATP, NADPH),从而造成在短时间测量得到P-E曲线的 P_m^B 和 α 的增加,另外, P_m^B 以及 α 在不同粒径间没有显著的差异,这可能是由于两个粒径的浮游植物同时受限于PSI以及PSII过程。在春季, P_m^B 和 α 均表现为<2 μm 浮游植物的更高,这可能与由于打包效应的存在,即<2 μm 的浮游植物拥有更高的叶绿素吸光系数有关。在夏季, α 在粒径间没有显著的差异,表明在夏季对光的吸收不是制约浮游植物光合作用主要因素,而 P_m^B 则表现为>2 μm 浮游植物的更高,这可能是>2 μm 的浮游植物有更高的PSII效率或者营养盐的存储能力。

E_k 在所有的航次中均表现为 $>2 \mu\text{m}$ 的浮游植物显著高于 $<2 \mu\text{m}$ 的浮游植物, 这可能是因为打包效应的存在, $<2 \mu\text{m}$ 的浮游植物达到饱和光强需要更小的光强。浮游植物光保护色素随太阳光强的递增迅速增加, E_k 与光保护色素的占比呈显著正相关。此外, 在秋季, 两个粒级的 P_m^B 和 α 均没有在垂直方向上表现出显著变化; 而在春夏季, 两个粒级的 P_m^B 和 α 则在垂直方向上均随光学深度的递增而减小 (P_m^B : $p < 0.05$, α : $p < 0.05$, 秋季; P_m^B : $p < 0.001$, α : $p < 0.001$, 夏季, 多因素方差分析), 这表明浮游植物对层化水体以及混合水体不同环境下的光适应机制。

(3) 浮游植物光合参数 P_m^B 和 α 随海表水温以及海表光强表现出不同的变化趋势, α 随海表水温变化不明显, 这可能由于 α 表征浮游植物的光化学过程, 并不直接受温度影响, 同时 α 随海表光强的变化表现出明显的粒级间的差异, 这可能是 $<2 \mu\text{m}$ 的浮游植物胞内吸光色素随光强含量变化引起的。在环境因子季节变化显著的台湾海峡, 海表水温或者海表光强可能是浮游植物光合特性的很好的指示因子。在台湾海峡, 浮游植物群落的演替可能是决定浮游植物光合特征差异的一个重要原因, 在春、秋季以及夏季富营养海域, 浮游植物光合参数与硅藻的比例没有显著相关, 但是在夏季寡营养海域, $<2 \mu\text{m}$ 的浮游植物光合参数与原绿球藻的比例呈显著的负相关 (P_m^B : $p < 0.05$, α : $p < 0.05$)。

关键词: P-E 曲线; 初级生产力; 光合参数; 浮游植物粒级结构; 台湾海峡

Abstract

In the marine ecosystem, the phytoplankton photosynthesis in the sunlit layer drive the transmission of substance and energy in the ecosystem. The photosynthesis of phytoplankton play a critical role in global carbon cycles and regulating the earth's climate. Size structure is an important biological feature of the phytoplankton. The study of size structure and photosynthetic physiology of phytoplankton contribute to the further analysis of the structure and function of marine ecosystem. In this study, size-fractionated ($>2\ \mu\text{m}$ and $<2\ \mu\text{m}$) photosynthesis-irradiance experiments coupling temperature, irradiance, phytoplankton community structure were conducted in the temperate monsoon-driven Taiwan straits during November 2015, March-April 2016, July 2016 and August 2016, respectively. Our study explored the seasonal variability and control on size-dependent photosynthetic parameters of phytoplankton in the temperate monsoon-driven Taiwan Strait. The main results were:

(1) The depth-integrated primary production in the euphotic layer ranged from $242.7 \sim 1174.1\ \text{mg C m}^{-2}\ \text{d}^{-1}$ in autumn, $171.4 \sim 1000.0\ \text{mg C m}^{-2}\ \text{d}^{-1}$ in spring and $129.3 \sim 4328.3\ \text{mg C m}^{-2}\ \text{d}^{-1}$ in summer, respectively. The depth-integrated primary production showed positive correlation with the euphotic layer depth-integrated Chl *a* ($p < 0.001$). Moreover, the depth-integrated primary production was significantly correlated with the contribution of $>2\ \mu\text{m}$ phytoplankton biomass to total biomass ($p < 0.001$). The size-dependent euphotic layer depth-integrated Chl *a* and primary production revealed obviously seasonal variation in the Taiwan Strait. The $>2\ \mu\text{m}$ size phytoplankton contributed mostly of depth-integrated Chl *a* and primary production during autumn, the contribution of $<2\ \mu\text{m}$ size phytoplankton increased during spring, moreover, $<2\ \mu\text{m}$ size phytoplankton contributed most of biomass and primary production except the coastal stations which influenced by physical process during summer.

(2) The phytoplankton assimilation numbers were significantly correlation with the phytoplankton size structure, assimilation numbers were positive correlated to $>2\ \mu\text{m}$ phytoplankton contribution to total biomass in summer ($p < 0.01$), whereas showed negative relationship in spring ($p < 0.05$). P_m^B and α showed the highest value during autumn cruise, which might associated to the lowest irradiance during autumn and

low-light acclimation accelerating the phytoplankton photosynthetic pigment synthesis and enzymatic reactants (ATP, NADPH). In addition, the P_m^B and α^B were similar in size during autumn, which might correspond to the constrain to PSI and PSII in both size phytoplankton. P_m^B and α of pico-phytoplankton were greater than large phytoplankton during spring, which might in related to the package effect that $< 2 \mu\text{m}$ phytoplankton own the higher light absorption coefficient. However, The P_m^B of $> 2 \mu\text{m}$ phytoplankton sustained higher than pico-phytoplankton and α was similar in size in summer, suggesting the absorption of irradiance might not the effect that constrain the photosynthesis and the higher P_m^B might associated to the higher PSII efficiency or the higher nutrient storage ability of $>2 \mu\text{m}$ phytoplankton. The E_k of $>2 \mu\text{m}$ phytoplankton was significantly greater than the pico-phytoplankton, which may indicate that causing the package effect, the pico-phytoplankton have lower irradiance requirements than large size class phytoplankton to saturate photosynthesis. In addition, the APP index increased with the irradiance, and E_k showed positive correlation to the APP index. In autumn cruise, the P_m^B and α demonstrated no significantly discrepancy in optical depth, whereas both size of P_m^B and α was decreased with optical depth increased in spring and summer (P_m^B : $p < 0.05$, α : $p < 0.05$, Spring; P_m^B : $p < 0.001$, α : $p < 0.001$, Summer, Mutil-ANOVA Analysis), suggesting the distinct photoacclimation mechanism in mixing water and stratification water.

(3) The variation of P_m^B and α in related to temperature and irradiance demonstrated distinct tendency. The leas clear variation of α in relate to temperature, indicating that α represent the photochemical process and not direct influenced by temperature. In addition, α revealed size-related difference variation with irradiance, which might associated with the variation with phytoplankton pigments. Temperature or irradiance might be a good indicator of phytoplankton photosynthetic performance in Taiwan Strait. The P_m^B and α of $>2 \mu\text{m}$ phytoplankton showed no significantly correlation with diatom to total Chl *a* rate in eutrophic autumn, spring and summer stations in our results, however, The P_m^B and α of $<2 \mu\text{m}$ size class in oligotrophic summer stations were significantly negatively correlated with the concentration of *prochlorococcus* to total Chl *a* (P_m^B : $p < 0.05$, α : $p < 0.05$), suggesting the phytoplankton community structure might be an important control on the phytoplankton photosynthetic performance in Taiwan Strait.

Key Words: P-E curve; Primary production, Photosynthetic parameters, Phytoplankton size-related structure; Taiwan Strait.

厦门大学博硕士学位论文摘要库

第1章 绪论

1.1 浮游植物光合作用

在海洋生态系统中，能量的流动开始于浮游植物的光合作用过程，浮游植物通过光合作用制造有机物驱动着整个海洋生物泵的运行，海洋中的初级生产力 (primary production) 主要由浮游植物的光合作用过程完成。浮游植物的光合作用涉及到一系列复杂的化学过程，但总的可以概括如下：



其中星号代表氧气的释放是来源于水的脱羟基步骤，而并非是来源于二氧化碳，这个步骤包括两部分：光反应系统 II (photosystem II) 以及光反应系统 I (photosystem I)：



光合作用的暗反应过程为：



光合作用光反应是暗反应的基础，光反应阶段为暗反应阶段提供能量 (ATP) 以及还原剂 (NADPH)，暗反应过程的受核酮糖二磷酸羧化酶 (RuBisCO) 调控，而暗反应产生的 ADP 和 Pi 为光反应合成 ATP 提供原料。

海洋初级生产力是描述海洋生态系统的重要参数，是反映区域性海洋贫瘠或肥沃的重要指标，是海洋生态学研究的重要内容之一。在全球尺度上的研究结果表明海洋初级生产力在时间以及空间上存在极大的变化，海洋中的浮游植物占不到 1% 地球上自养生物量，却贡献了全球将近一半 (大约 50 Pg C a^{-1}) 的初级生产力 (图 1.1) (Field *et al.*, 1998)。另一方面，浮游植物由于其快速的周转时间对环境的变动极为敏感 (Falkowski *et al.*, 1998)，因此在复杂而多变的海洋环境下，对浮游植物光合作用及初级生产力的研究不但对理解海洋生态学、海洋生物地球化学循环具有极为重要的意义，而且为全球气候变化、海洋资源利用开发以及海洋生态环境保护提供了重要的理论依据。

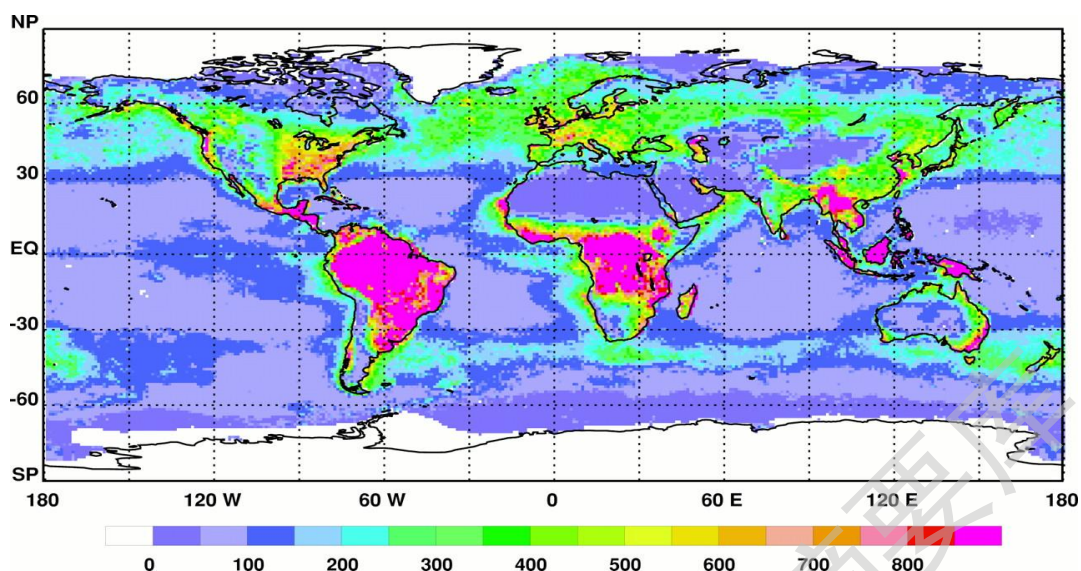


图 1.1 在全球尺度上，VGPM 模型计算的年平均净初级生产力
($\text{g C m}^{-2} \text{a}^{-1}$) (Field *et al.*, 1998)

Fig. 1.1 Global annual NPP ($\text{g C m}^{-2} \text{a}^{-1}$) calculated from the VGPM model
(Field *et al.*, 1998)

1.2 浮游植物的粒级结构

粒级结构是浮游植物群落重要的生态学特征，浮游植物粒级结构的研究对理解海洋生态系统的结构和功能具有重要的意义。在浮游植物粒级结构的划分标准上，通常以 $>20 \mu\text{m}$ 为小型浮游植物 (microphytoplankton)，以 $2 \sim 20 \mu\text{m}$ 为微型浮游植物 (nanophytoplankton)，以 $<2 \mu\text{m}$ 为微微型浮游植物 (picophytoplankton) (Sieburth *et al.*, 1978)。另外，浮游植物的粒级结构与浮游植物群落的类群组成密切相关，通常来说硅藻和甲藻的平均粒级最大，而蓝藻的平均粒级最小，研究表明浮游植物类群组成以及浮游植物细胞的粒级大小对光合作用速率有很大的解释度，硅藻有最高的单位细胞光合作用速率，而蓝藻的单位细胞光合作用速率最低 (Marañón, 2015) (图 1.2)。

光照是调控浮游植物光合作用的重要因素之一，不同类群的浮游植物光合作用以及生长所需的光照有显著的不同 (Richardson *et al.*, 1983)。浮游植物对光照的吸收能力与打包效应有关，打包效应是指细胞内色素间的层叠结构导致的吸光能力的降低，其强弱与浮游植物的粒级大小呈负相关 (Bricaud *et al.*, 1995)，因此相较于大粒级的浮游植物，小粒级的浮游植物对于光照的吸收效率更高。

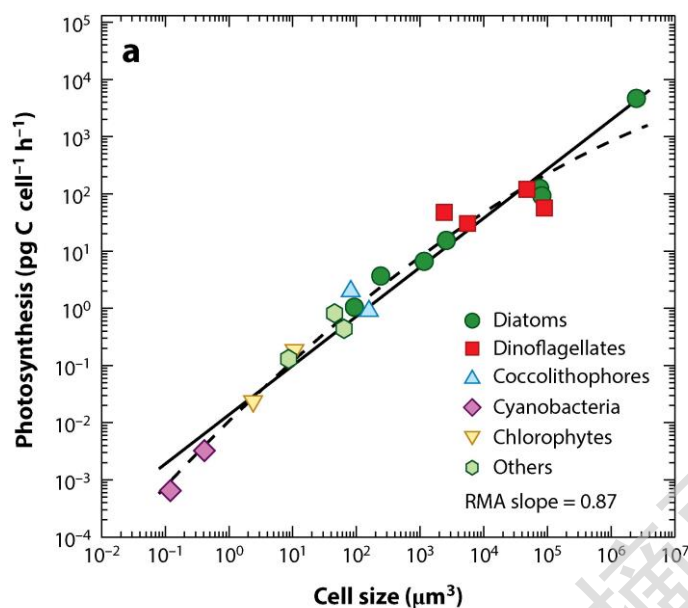


图 1.2 浮游植物的粒径大小与光合作用速率的关系 (Marañón, 2015)

Fig. 1.2 The relationship between phytoplankton size and cell-specific photosynthetic rate, the resulting linear fits is $y = 0.87x - 1.86$ ($r^2 = 0.96$, $n=20$, $p < 0.001$) (Marañón, 2015)

就营养盐的吸收而言，因为更高的表面积与体积的比值，小粒径浮游植物对于营养盐的吸收有更高的亲和力，因此微型浮游植物通常在寡营养海域处于优势地位；而大粒径的浮游植物（例如硅藻）则经常在光照以及营养盐充足的中纬度海域的春季爆发。

不同粒径浮游植物的生态学特征如表 1.1 所示，在主要微型浮游植物处于优势地位的海域，海洋初级生产力通常较为贫瘠，初级生产力将主要进入微食物网，通过食物链的传递作用间接输出生产力，初级生产力主要在真光层内再循环；而在大粒径浮游植物处于优势地位的海域，初级生产力通常较高，大粒径浮游植物生产的能量和物质主要进入经典食物网，另外由于大粒径浮游植物更高的沉降速率，初级生产力的主要归宿则主要是输送至深层水 (Marañón, 2009, Richardson *et al.*, 2007)。

总之，浮游植物的粒径结构是浮游植物对生态环境的适应的结果，浮游植物的粒径大小不仅关系到浮游植物本身的新陈代谢以及生态行为，还与浮游植物的类群组成、生态系统的碳流途径以及营养结构密切相关 (Margalef, 1978)，浮游

植物粒级结构的划分有助于进一步分析和理清海洋生态系统的结构和功能,对当前的研究具有相当重要的意义。

表 1.1 不同粒级浮游植物的生态学以及生物地球化学特征 (Marañón, 2009)

Table 1.1 General ecological and biogeochemical properties of phytoplankton in different size class (Marañón, 2009)

处于优势的浮游植物	小粒级	大粒级
总生物量	低	高
总初级生产力	低	高
营养级之间主要的传递途径	微食物网	经典食物链
浮游植物主要损耗过程	原生动物捕食	沉降以及后生动物捕食
生产/呼吸	~ 1	> 1
<i>f</i> -ratio 以及 <i>e</i> -ratio	5 ~ 15%	> 40%
初级生产力的主要归宿	真光层内再循环	输出到深层水

f-ratio: 新生产力/总生产力; *e*-ratio: 输出生产力/总生产力

1.3 浮游植物光合参数的研究意义

在过去的半个多世纪里,对海洋浮游植物光合作用的研究已经成为了生物海洋学研究中的一个重要目标。早期的现场研究结果就已表明海洋初级生产力在时间上以及空间上都存在有极大的变化 (Nielsen, 1952), 当时对于这种观测结果的解释是浮游植物生物量极大的时空变化。因为叶绿素 *a* 比较容易测量以及是光合作用的主要场所并且在海洋自养生物细胞内广泛存在, 所以就以叶绿素 *a* 来表征自养生物量。通过叶绿素 *a* 将初级生产力进行归一化处理, 浮游植物生物量对光合作用表现的影响就大为降低, 因此通过这种变换可以使观测其它浮游植物光合作用的影响因素成为可能 (表 1.2)。

Degree papers are in the "[Xiamen University Electronic Theses and Dissertations Database](#)". Full texts are available in the following ways:

1. If your library is a CALIS member libraries, please log on <http://etd.calis.edu.cn/> and submit requests online, or consult the interlibrary loan department in your library.
2. For users of non-CALIS member libraries, please mail to etd@xmu.edu.cn for delivery details.

厦门大学博硕士学位论文摘要库