

台湾海峡上升流区浮游植物对营养盐添加的响应

王玉珏¹, 洪华生^{1,*}, 王大志¹, 黄邦钦¹, 张 钊²

(1. 厦门大学 近海海洋环境科学国家重点实验室, 厦门 361005; 2. 福建海洋研究所 厦门 361012)

摘要: 2006 年 6 月在台湾海峡近岸上升流区通过表层水体营养盐添加的现场培养实验, 研究该海区营养盐限制情况及其浮游植物水华产生的主要影响因素。对营养盐、叶绿素 a 浓度和浮游植物细胞丰度进行了测定, 结果表明, 实验中不存在明显的硅限制; 氮磷营养盐均存在明显的限制, 且氮限制情况更为严重。营养盐添加后, 冰河拟星杆藻 (*Asterionellopsis glacialis*) 等硅藻迅速生长成为优势藻种, 其对氮磷的利用机制有所不同。对氮营养盐采取吸收后迅速同化利用, 相较于硝酸盐的补充, 氨氮补充条件下优势硅藻更易迅速生长并迅速死亡; 对磷营养盐的利用则由于体内磷库的存在, 采用迅速吸收后贮存在体内慢慢消耗利用的机制。氮营养盐的补充是上升流期间浮游植物水华产生的主要因素。

关键词: 台湾海峡; 上升流; 营养盐添加; 浮游植物; 水华

文章编号: 1000-0933 (2008) 03-1321-07 中图分类号: Q143 文献标识码: A

Response of phytoplankton to nutrients addition in the upwelling regions of the Taiwan Strait

WANG Yu-Jue¹, HONG Hua-Sheng^{1,*}, WANG Da-Zhi¹, HUANG Bang-Qin¹, ZHANG Fan²

1 State Key Laboratory of Marine Environmental Science, Xiamen 361005, China

2 Fujian Institute of Oceanography, Xiamen 361012, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28 (3): 1321 ~ 1327.

Abstract: *In situ* incubation experiments of nutrients addition to surface water from the upwelling region in the Taiwan Strait were conducted to investigate nutrient limitation of this area and the main factors that caused the phytoplankton bloom in June, 2006. Variation of nutrients, Chl-a concentration and phytoplankton species density were analyzed. The results showed no clear limitation by silicon, however clear nitrogen and phosphate limitations were found, and nitrogen limitation was more serious than phosphate limitation. Diatoms, such as *Asterionellopsis glacialis* grew immediately to become the dominant species after nutrients were added. Different mechanisms were used to explain the assimilation of nitrogen and phosphate by these dominant diatoms. Nitrogen was taken up and assimilated immediately after it was added. Ammonium addition resulted in rapid growth and die-out of the dominant diatoms compared with that of nitrate addition. However, because of the phosphate pool inside phytoplankton, the added phosphate was taken up quickly and stored, then assimilated slowly. The results suggest that nitrogen supply was the main factor that caused the phytoplankton bloom in the Taiwan Strait during the upwelling in 2006.

基金项目: 国家自然科学基金重点基金资助项目 (40331004)

收稿日期: 2007-04-24; 修订日期: 2007-11-07

作者简介: 王玉珏 (1978-), 女, 山东潍坊人, 博士生, 主要从事海洋生物地球化学研究. E-mail: wyj418@xmu.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hshong@xmu.edu.cn

致谢: 感谢延平二号的所有船员。

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 40331004)

Received date: 2007-04-24; **Accepted date:** 2007-11-07

Biography: WANG Yu-Jue, Ph.D. candidate, mainly engaged in marine biochemistry. E-mail: wyj418@xmu.edu.cn

<http://www.ecologica.cn>

Key Words: Taiwan Strait; upwelling; nutrients addition; phytoplankton; bloom

营养盐是海洋浮游植物所必需的成分,海水中某种营养盐含量过低往往对浮游植物生长形成限制。不同海区浮游植物对营养盐的响应时间不尽相同,营养的供应状况会对浮游植物的群落结构产生调节作用,在一定程度上改变浮游植物的粒级结构^[1]。氮磷营养盐在环境中存在的水平和形态直接控制着浮游植物种群结构、更替、生物量和生产力等^[2,3]。多年来氮磷营养盐对浮游植物的调控作用一直是人们研究的热点^[4~8]。氮磷营养盐组成对一些赤潮藻如中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*)^[9,10],东海原甲藻(*Prorocentrum donghaiense*)^[11],新月菱形藻(*Nitzschia clostetum a*)等^[10]的影响作用近年来在实验室内部得到了充分研究。国内现场的研究工作则多集中在对长江口及其邻近海域^[12,13]。

台湾海峡介于东海与南海之间,受东亚季风影响敏感,夏季海峡南部在西南季风的引导下产生近岸上升流^[14]。低温,高盐的上升流带来丰富的营养盐,影响浮游植物数量及其种群结构,大大提高了初级生产力,导致近岸发生季节性的水华^[15,16]。但是目前为止,对于近岸水体何种营养盐起着主要的限制作用;上升流到来时,不同营养盐的补充对浮游植物生长及种群更替的具体影响作用尚未确定。Olli等^[17],Heiskanen等^[18]以及Hillebrand与Sommer^[19]曾强调,增长评估法是研究营养盐限制浮游植物生长的最佳方法,其研究手段主要是营养盐添加实验^[20]。本文亦采用该法进行现场培养实验,通过对台湾海峡上升流区表层水体进行氮磷等营养盐的添加,对该海区营养盐的限制情况及其对浮游植物的调控作用进行探讨。

1 材料与方法

1.1 采样站位

现场培养实验于2006年6月20日到6月26日在“延平二号”福建海洋科学调查船上进行。在台湾海峡近岸站点(117.9754°E, 23.5095°N)取表层(约3m)水进行实验。该站点水深36m,水温25.58,盐度33.11‰,叶绿素a(Chl-a)浓度0.88 μg/L,硝酸盐浓度为零,亚硝酸盐浓度为0.02 μmol/L,氨氮浓度为0.58 μmol/L,磷酸盐浓度为零,硅酸盐浓度为2.77 μmol/L。

1.2 现场培养方法

采用20L聚乙烯培养桶(美国Nalgene公司)培养,培养桶用稀盐酸浸泡24h后MilliQ水洗净,用前用现场培养海水润洗。取表层海水用200 μm的筛网过滤后分装到培养桶中,培养体积18L。培养桶置于体积为100L的水槽内,水槽中使用流动海水浴保持培养介质的温度与现场海水温度相近。培养以自然日光光照,每天摇动培养瓶3~4次以保持培养介质中气体溶解量和防止生物聚集。实验共包括6组:M1空白对照组,M2添加硝酸盐8 μmol/L组,M3添加氨氮8 μmol/L组,M4添加磷酸盐1 μmol/L组,M5同时添加硝酸盐8 μmol/L和磷酸盐1 μmol/L组,M6连续添加硝酸盐和磷酸盐组(每天取样后添加硝酸盐8 μmol/L和磷酸盐1 μmol/L)。

每天8:00取水样测定实验参数,包括:Chl-a浓度,营养盐(硝酸盐,氨氮,磷酸盐,硅酸盐)浓度,浮游植物细胞丰度。Chl-a浓度用GF/F膜过滤后采用荧光法现场测定^[21];营养盐用0.45 μm的醋酸纤维滤膜过滤后现场用国标规定的方法测定^[22];浮游植物细胞丰度现场取200 ml水样,加入2 ml卢格氏试剂固定用10 μm的筛绢富集至10 ml后取100 μl在倒置荧光显微镜下进行细胞计数^[23,24]。

2 结果及讨论

2.1 叶绿素a和营养盐浓度变化

6个实验组中叶绿素a的浓度均呈现出先上升后下降的趋势,在第2或第3天达最大值(图1)。M1中虽然未添加任何营养盐,但水体中存在的营养盐可导致浮游植物的生长。该结果与Heip等对围隔实验的研究结果一致,即由于浮游植物的生长,围隔内即使不加营养盐也会形成浮游植物水华^[25,26]。Rosenberg^[27]提出当氨氮和硝酸盐同时出现在介质中时,浮游植物优先吸收氨氮,而当两者分别加入时彼此吸收几乎相等,在我们的实验中也发现同样的现象,单独添加两种氮源的M2和M3中叶绿素a的变化趋势和浓度最大值均比较

一致,都是在第 2 天上升到较高值 (M2: $2.48\mu\text{g/L}$; M3: $2.35\mu\text{g/L}$),该高值维持一天,在第 4 天迅速下降。两组中添加氮源浓度相同,故叶绿素 a 最大值浓度相差不大。比较两组中营养盐浓度的变化发现,两组中氮源浓度的变化趋势也基本一致,均在添加前 1~2d 迅速下降,之后下降趋势减缓,最终约下降至初始添加值的一半 (图 2、图 3)。表明该培养过程中浮游植物可同时利用硝酸盐和氨氮两种氮源,且吸收情况比较一致。M4 中尽管添加的磷酸盐在前两天内被迅速耗尽 (图 4),但其叶绿素 a 浓度最大值仅为 $1.31\mu\text{g/L}$,远小于 M2 和 M3 中的最大值,仅略高于 M1。与 M2 和 M3 相同,同时添加氮磷营养盐的 M5 和 M6 中叶绿素 a 浓度的变化趋势及最大值均相差不大。其变化均为前两天迅速上升达到最大值 (M5: $5.77\mu\text{g/L}$; M6: $5.13\mu\text{g/L}$),之后迅速下降至低值。

M6 虽然为连续添加,即总添加的营养盐的浓度高于 M5,但由于两者中浮游植物的生长均已经达到了环境容纳量, M6 中继续添加营养盐时,培养体积所限,浮游植物不再继续生长,叶绿素 a 浓度不再增加。这符合侯继灵提到的当营养盐浓度达一定数值时, (硝酸盐约 $9\mu\text{mol/L}$,磷酸盐约 $0.6\mu\text{mol/L}$)继续添加营养盐对浮游植物的生长没有明显的促进作用。这也解释了 M6 中硝酸盐和磷酸盐浓度在培养后期出现的高值现象以及 M5 中磷酸盐浓度的最低值仍占初始添加值的约一半。

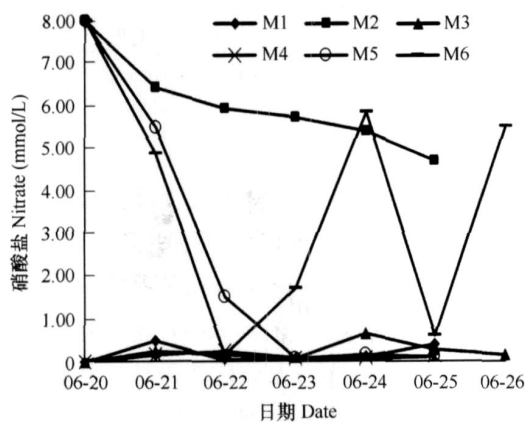


图 2 培养实验中硝酸盐浓度的变化
Fig. 2 Nitrate in the culture experiments

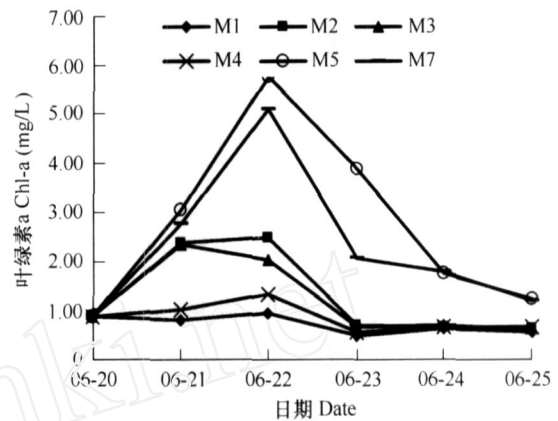


图 1 培养实验中叶绿素 a 浓度的变化
Fig. 1 Chl-a in the culture experiments

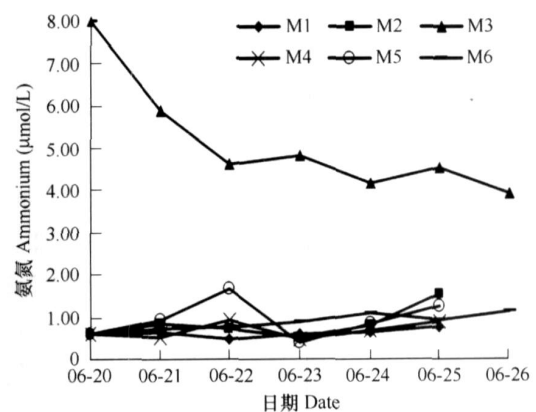


图 3 培养实验中氨氮浓度的变化
Fig. 3 Ammonium in the culture experiments

M5 与 M2 中添加硝酸盐的浓度相同 (均为 $8\mu\text{mol/L}$),但叶绿素 a 浓度最大值后者明显低于前者,表明后者在生长后期虽然足够的氮源,但由于受到磷的限制而抑制了浮游植物的生长。这也进一步解释了 M2 和 M3 中培养后期氮源浓度仍维持了约初始浓度的一半而 M5 中添加的硝酸盐在第二天就被耗尽的现象。比较 M5 和 M4,两组中初始添加同样浓度的磷酸盐, M5 中磷酸盐虽然仅降至约初始添加值的一半,但叶绿素 a 浓度最大值达到了 $5.77\mu\text{g/L}$;而 M4 中添加的磷酸盐虽然在两天内被迅速耗尽,但叶绿素 a 浓度最高值仅略高于 M1,远低于其它 4 组的值,说明在 M4 中浮游植物生长受到了明显的氮限制。研究表明,增加无机氮和无机磷会提高叶绿素的含量和初级生产力^[27],与 M1 比较,其它 5 个实验组均由于营养盐的添加而导致浮游植物的生长和叶绿素含量的提高,表明该海域水体中同时存在氮磷两种营养盐的限制。但 M4 中叶绿素含量的

侯继灵. 不同氮源和铁对浮游植物生长的围隔实验研究,硕士学位论文,中国海洋大学,2006年.

提高远低于 M2和 M3,表明氮限制情况更为严重。在 6组个实验组中硅酸盐浓度在 M2,M3和 M6中浓度先下降后上升再下降,而在 M1,M4和 M5中则呈现先下降后上升。根据后面的浮游植物细胞丰度分析结果,培养过程中硅藻大量生长成为优势种,实验组中硅藻的死亡可能引起介质中硅酸盐浓度的上升。但在整个培养过程中,六个实验组中硅酸盐的最低浓度都高于 $1.5\mu\text{mol/L}$,表明在培养过程中不存在硅酸盐限制的情况(图 5)。实验中 M1,M3,M4中检测到的微量的硝酸盐(图 2),除 M2外其它 5个实验组中检测到的氨氮(图 2)以及 M1~M3中检测到的微量的磷酸盐主要由两个因素引起的:一为浮游植物死亡分解而将营养盐释放到周围介质中,另外培养过程中异氧细菌的再矿化作用亦为一重要因素。

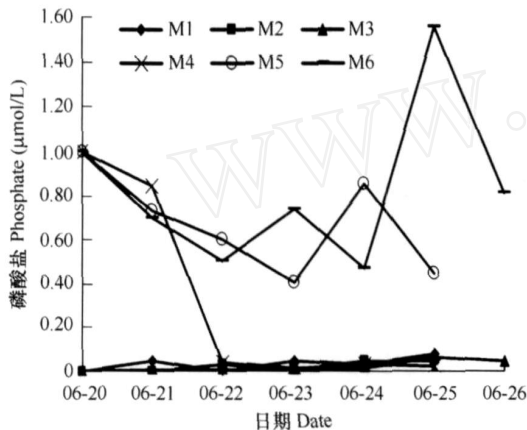


图 4 培养实验中磷酸盐浓度的变化

Fig. 4 Phosphate in the culture experiments

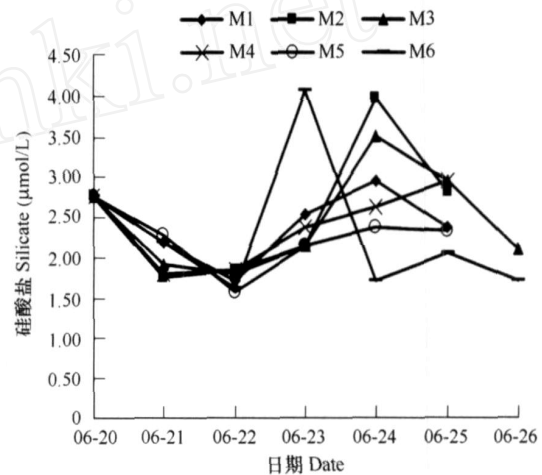


图 5 培养实验中硅酸盐浓度的变化

Fig. 5 Silicon in the culture experiments

2.2 浮游植物细胞丰度的变化

增加无机氮和无机磷会提高叶绿素的含量和初级生产力,浮游植物增加形成水华,改变浮游植物群落结构,甚至引起位于较高营养级的浮游动物群落数量和群落结构的变化^[26]。台湾海峡夏季上升流期间,营养盐的补充导致冰河拟星杆藻(*Asterionellopsis glacialis*),中肋骨条藻(*Skeletonema costatum*),角毛藻(*Chaetoceros* spp.)等硅藻迅速生长成为优势种。采用现场培养添加营养盐的方法来模拟上升流到来时浮游植物种群结构的变化,对初始优势藻种冰河拟星杆藻,角毛藻,伪菱形藻(*Pseudo-nitzschia* spp.)及非优势藻种的细胞丰度进行统计,结果如图 6所示。在 6个实验组中,冰河拟星杆藻均在培养的第二天就迅速生长成为优势藻种,此外角毛藻虽然不如冰河拟星杆藻的优势明显,但在培养过程中的细胞丰度也明显高于其它藻种。海区中活性硅酸盐的含量是海区中硅藻和甲藻竞争的关键所在,如前所述,在该研究中未发现硅酸盐的限制(图 4),丰富的硅酸盐导致硅藻在该海区中的优势地位。富营养条件下,浮游植物演替顺序与初始优势种有关^[26],海洋中一般是硅藻占优势,富营养条件下先形成硅藻水华,然后出现甲藻水华。该结果进一步证明了这点,该海区的初始优势种为硅藻,培养过程中添加营养盐后硅藻迅速生长成为优势种。

2.2.1 冰河拟星杆藻和角毛藻细胞丰度变化

在 6个实验组中,冰河拟星杆藻细胞丰度变化最为明显,均呈现先上升后下降趋势,最大值也远远高于其它的藻种,表明在该环境中,冰河拟星杆藻更具被竞争优势,是实验中叶绿素浓度变化的决定因素。营养盐的加入可以促进浮游植物生长,加速演替过程。由于浮游植物的生长,围隔内即使不加营养盐也会形成浮游植物水华^[26]。在 M1中,尽管未添加营养盐,初始优势种冰河拟星杆藻亦迅速上升,但增长程度低于营养盐添加组,最大细胞数仅达 415个/ml。M4中冰河拟星杆藻的最大细胞数略高于空白对照组,为 490个/ml,在其它各组中星杆藻的最大细胞数相差不大,约 1000个/ml左右。表明相比磷酸盐的添加,氮源的添加是造成其迅速生长的主要原因。

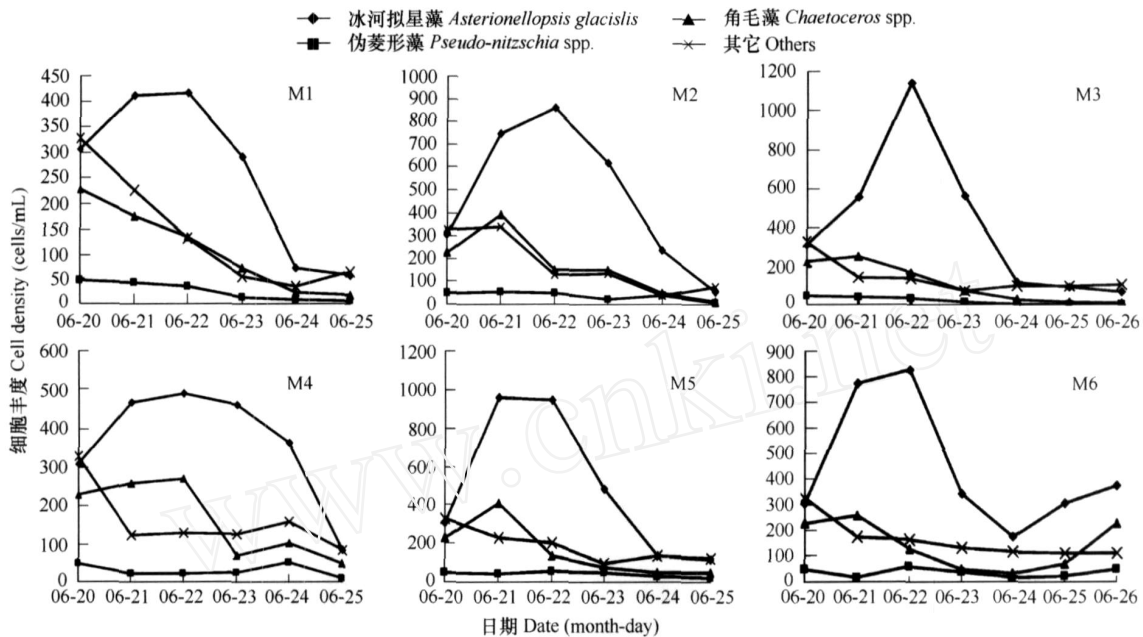


图 6 培养实验中浮游植物细胞丰度的变化

Fig. 6 Cell density of phytoplankton in culture experiments

Kuenzler提出藻类对营养盐的吸收的“奢侈消费”能力。即长时间处于贫营养盐环境中的藻体,转移到正常培养液中会迅速消耗介质中的营养盐,并在体内积累后慢慢利用^[28]。Hydes等亦指出,营养盐的供求状况会影响浮游植物的成分组成^[29]。藻细胞可分结构部分,功能部分,存贮部分,其中存贮部分的P含量远高于细胞平均比例。对冰河拟星杆藻,发现其对磷的利用存在该“奢侈消费”的现象,在M4中,磷酸盐在两天内被迅速耗尽,而冰河拟星杆藻的细胞丰度变化则呈现缓慢上升后维持一段时间再缓慢下降的趋势,表明其对磷的利用采用了吸收后在体内贮存后慢慢同化的机制,即在体内存在磷库,培养后期主要靠内部磷库维持缓慢生长。尽管Joseph等提出一些藻体中存在内部氮库来缓解外界营养盐浓度的变动^[30],Dortch等也提到了中肋骨条藻体内存在氮库^[31]。但在冰河拟星杆藻中没有观察到氮库的存在。M5,M6中氮源在两天内被迅速吸收并被同化,由于未在体内贮存,培养后期因氮的缺乏而迅速衰亡。王朝晖等通过对日本星杆藻(1990年更名为冰河拟星杆藻)的研究亦发现,由冰河拟星杆藻产生的水华过程中,营养盐的消耗特别是溶解无机氮的耗尽是冰河拟星杆藻消退的主要原因^[32]。由于本实验中冰河拟星杆藻为影响叶绿素a浓度的主要因素,故可认为,氮源的补充和消耗是该海区水华产生和消亡的主要影响因素。比较M2和M3则发现,同样条件下,相较于硝酸盐,冰河拟星杆藻对氨氮的响应更加迅速,衰亡也更加迅速,这可以从两种氮源的同化过程来进行解释。浮游植物吸收的硝酸盐在体内通过硝酸还原酶(NR),亚硝酸还原酶(NiR)和谷氨酰胺合成酶(GS)等氮的同化酶的作用下由硝酸盐转化成亚硝酸盐,转化成氨氮再进一步转化为有机氮。而氨氮在被浮游植物吸收进体内后可在谷氨酰胺合成酶的作用下直接转化为有机氮^[33],即添加氨氮后,冰河拟星杆藻可更为直接,迅速的利用氨氮生长分裂,同样,在氨氮耗尽后也更为迅速的衰亡。

角毛藻细胞丰度的变化除去在M1中呈直线下降外,在其它5个实验组中与冰河拟星杆藻的变化趋势相似,呈现先上升后下降的规律。受冰河拟星杆藻的抑制,角毛藻在未添加营养盐M1中,未出现细胞丰度上升现象且在其它5个实验组中的细胞丰度最高值亦远低于冰河拟星杆藻。角毛藻对氮磷营养盐的利用策略与冰河拟星杆藻基本相近。

2.2.2 伪菱形藻和其它藻种细胞丰度变化

伪菱形藻作为初始优势藻种在6个实验组中细胞丰度初始变化不大,后期下降。表明在同样的环境中,伪菱形藻由于缺乏竞争优势而被冰河拟星杆藻和角毛藻抑制,未能大量生长。其它浮游植物的丰度在M1~

M4 4个实验组中呈现先下降,后期有上升的趋势,而在 M5, M6中则先下降,后基本稳定。M1~M4中,培养初期现场海水环境及营养盐的添加为冰河拟星杆藻等硅藻创造了有利的条件而迅速成为优势种,抑制了其它藻种的生长,导致其它藻种丰度下降。培养后期,随着优势种的衰退和介质中营养盐浓度、组成的变化,低营养盐的环境使得一些甲藻开始占据竞争优势,故后期其它藻种丰度趋于平稳或上升。在 M5, M6中浮游植物的生长已经达到环境容量,且 M6中连续添加的营养盐不利于小型甲藻的竞争。该现象已经被研究者多次证实, Magarlef指出浮游植物季节演替规律:演替初期,营养盐充足,大型硅藻占优势,后期营养盐不足,能活动的大型甲藻占优势^[34]。Grice等的围隔实验结果也说明围隔体内初期发生的是硅藻水华,随后鞭毛藻兴起,最后发生了棱角藻(*Ceratium fusus*)的水华^[35]。

3 结论

(1) 2006年夏季台湾海峡上升流区浮游植物的生长同时存在氮磷两种营养盐的限制,氮营养盐的限制较磷营养盐更为严重,不存在明显的硅酸盐限制。

(2) 营养盐补充初期冰河拟星杆藻等硅藻迅速生长分裂为优势种,随着营养盐的耗尽该优势种迅速衰退,后期一些甲藻开始占优势。

(3) 2006年台湾海峡上升流区氮营养盐的补充是导致冰河拟星杆藻等硅藻迅速生长成为优势藻种的主要因素,即氮营养盐的补充和消耗是导致上升流期间水华产生和消退的主要因素。

(4) 上升流区水华期间的优势硅藻藻种对氮磷营养盐的利用存在不同的机制。对氮营养盐采取迅速吸收并同化利用,不同氮源的利用速率有所差别,相较于硝酸盐的补充,氨氮补充条件下优势硅藻更易迅速生长并迅速死亡。对磷营养盐的利用则由于体内磷库的存在,采用迅速吸收后贮存在体内慢慢消耗的利用机制。

References:

- [1] Jacobsen A, Egge J K, Heindal B R. Effects of increased concentration of nitrate and phosphate during a spring bloom experiment in mesocosm. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1995, 187: 239-251.
- [2] Chen J F, Xu N, Wang C H, *et al*. Dynamics of *Pseudo-nitzschia* spp. and environmental factors in Daya Bay, the South China Sea. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2002, 22 (6): 744-748.
- [3] Xu N, Chen J F, Wang C H, *et al*. Dynamic analyses on algal bloom events in Daya Bay of Guangdong Province. A study of relationship between algal bloom and nutrients. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2001, 21 (4): 400-404.
- [4] Ryther J H and Dunstan W M. Nitrogen, Phosphorus, and eutrophication in the coastal marine environment. *Science*, 1971, 171: 1008-1013.
- [5] Falkowski P G, Barber R T, Smetacek V. Biogeochemical control and feedbacks on ocean primary production. *Science*, 1998, 281: 200-206.
- [6] Cappellen P V and Ingall E D. Redox stabilization of inorganic and organic phosphorus compounds as nutrients by eukaryotic microalgae: a multidisciplinary perspective, part 1. *Critical Reviews in Microbiology*, 1984, 10 (4): 317-391.
- [7] Thingstad T F, Krøm M C, Mantoura R F, *et al*. Nature of phosphorus limitation in the ultraoligotrophic eastern Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 1995, 117: 299-306.
- [8] Thingstad T F, Zweifel U L, Rassoulzadegan F P. Limitation of heterotrophic bacteria and phytoplankton in the northwest Mediterranean. *Limnology and Oceanography*, 1998, 43 (1): 88-94.
- [9] Liu D Y, Sun J, Chen Z T. Effect of N/P ratio on the growth of a red tide diatom *Skeletonema costatum*. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2004, 2: 39-44.
- [10] Wang X L, Deng N N, Zhu C J. Effect of nutrients (phosphate and nitrate) composition on the growth of HAB algae. *Periodical of Ocean University of China*, 2004, 34 (3): 453-460.
- [11] Li R X, Zhu M Y, Wang Z L, *et al*. Mesocosm experiment on competition between two HAB species in East China Sea. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14 (7): 1049-1054.
- [12] Liu Y, Cao Z R, Huang B Q, *et al*. Phytoplankton growth response to nutrients addition in typical sea area in Yellow Sea and East China Sea. *Journal of Xiamen University*, 2004, 43 (s): 147-152.
- [13] Fang T, Li D J, Yu L H, *et al*. Effect of irradiance and phosphate on growth of nanophytoplankton and picophytoplankton. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26 (9): 2784-2790.
- [14] Shang S S, Zhang C Y, Hong H S, *et al*. Hydrographic and biological changes in the Taiwan Strait during the 1997-1998 El Niño winter. *Geophysical Research Letters*, 2005, 32: L11601.
- [15] Pennington J T and Chavez F P. Seasonal fluctuations of temperature, salinity, nitrate, chlorophyll and primary production at station H3/M1 over

- 1989-1996 in Monterey Bay, California. *Deep-Sea Research*, 2000, 47: 947-973.
- [16] Hong H S, Qiu S Y, Ruan W Q, *et al*. Minnan-Taiwan Bank fishing ground upwelling ecosystem study. In: Hong H S, Qiu S Y, Ruan W Q, *et al* eds. *Minnan-Taiwan Bank Fishing Ground Upwelling Ecosystem Study*. Beijing: Science Press, 1991. 1-10.
- [17] Olli K, Heiskanen A S, Sepp J J. Development and fate of *Eutreptiella gymnastica* bloom in nutrient-enriched enclosures in the coastal Baltic Sea. *Journal of Plankton Research*, 1996, 18 (9): 1587-1604.
- [18] Heiskanen A S, Tamminen T, Gundersen K. Impact of planktonic food web structure on nutrient retention and loss from a late summer pelagic system in the coastal northern Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, 145: 195-208.
- [19] Hillebrand H and Sommer U. Response of epilithic microphytobenthos of the western Baltic Sea to *in situ* experiment with nutrient enrichment. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, 160: 35-46.
- [20] Wang Y, Jiao N Z. Research methods for nutrient bottom-up effect on phytoplankton growth. *Marine Science*, 2000, 24 (11): 16-18.
- [21] Yentsch C S and Menzel D W. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Research*, 1963, 10: 221.
- [22] Parsin T R, Maita Y, Lalli C M. *A manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis*. New York: Pergamon Press, 1984. 7-9.
- [23] Guo Y J and Qian S B. *Flora algarum marinarum sinicanum*. Beijing: Science Press, 2003.
- [24] Hasle G R and Tomas C R. *Marine Diatoms*. In: Tomas C R ed. *Identifying marine phytoplankton*. San Diego: Academic Press, 1997. 43-45.
- [25] Heip C. Eutrophication and zoobenthos dynamics. *Ophelia*, 1995, 41: 113-136.
- [26] Chen S, Zhu M Y, Ma Y, *et al*. Study of the effects of eutrophication on marine ecosystem by mesocosm experiments. *Advance in Earth Sciences*, 1999, 14 (6): 571-576.
- [27] Rosenberg G, Probyn T A, Mann K H, *et al*. Nutrient uptake and growth kinetics in brown seaweeds: Response to continuous and single additions of ammonium. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1984, 80: 125-146.
- [28] Kuenzler E J and Ketchum B H. Rate of phosphorus uptake by *Phaeodactylum tricornutum*. *Biological Bulletin*, 1962, 123: 134-145.
- [29] Hydes D J, Kelly-Gerrey B A, Le Gall A C, *et al*. The balance of supply of nutrients and demands of biological production and denitrification in a temperate latitude shelf sea—a treatment of the southern North Sea as an extended estuary. *Marine Chemistry*, 1999, 68: 117-131.
- [30] Joseph L, Villareal T A, Lipschultz F. A high sensitivity nitrate reductase assay and its application to vertically migrating *Rhizosolenia mats*. *Aquatic Microbial Ecology*, 1997, 12: 95-104.
- [31] Dortch Q, Ahmed S I, Packard T T. Nitrate reductase and glutamate dehydrogenase activities in *Skeletonema costatum* as measures of nitrogen assimilation rates. *Journal of Plankton Research*, 1979, 1: 169-186.
- [32] Wang C H, Qi Y Z, Xu N, *et al*. Population dynamics of *Asterionella Japonica* and its relationship with environmental factors in Daya Bay. *China Environmental Science*, 2004, 24 (1): 32-36.
- [33] Douglas G C. The marine microbial nitrogen cycle. In: David L K ed. *Microbial ecology of the oceans*. New York: A John Wiley & Sons NC. publication, 2000. 461.
- [34] Magarlef R. Succession in marine population. *Plant Science*, 1963, 2: 137-188.
- [35] Grice G D and Reeve M R. *Marine mesocosm biological and chemical research in experimental ecosystems*. New York: Springer-Verlag, 1982. 430.

参考文献:

- [2] 陈菊芳, 徐宁, 王朝晖, 等. 大亚湾拟菱形藻 (*Pseudonitzschia* spp.) 种群的季节变化与环境因子的关系. *环境科学学报*, 2002, 22 (6): 744~748.
- [3] 徐宁, 陈菊芳, 王朝晖, 等. 广东大亚湾藻类水华的动力学分析. 藻类水华与营养元素的关系研究. *环境科学学报*, 2001, 21 (4): 400~404.
- [9] 刘东艳, 孙军, 陈宗涛, 等. 不同氮磷比中对肋骨条藻生长特性的影响. *海洋湖沼通报*, 2002, 2: 39~44.
- [10] 王修林, 邓宁宁, 祝陈坚, 等. 磷酸盐、硝酸盐组成对海洋赤潮藻生长的影响. *中国海洋大学学报*, 2004, 34 (3): 453~460.
- [11] 李瑞香, 朱明远, 王宗灵, 等. 东海两种赤潮生物中间竞争的围隔实验. *应用生态学报*, 2003, 14 (7): 1049~1054.
- [12] 刘媛, 曹振瑞, 黄邦钦, 等. 东、黄海典型海区浮游植物对营养盐添加的响应. *厦门大学学报*, 2004, 43 (增): 147~152.
- [13] 方涛, 李道季, 余立华, 等. 光照和营养盐磷对微型及微微型浮游植物生长的影响. *生态学报*, 2006, 26 (9): 2784~2790.
- [16] 洪华生, 丘书院, 阮五崎, 等. 闽南-台湾浅滩渔场上升流区生态系统研究概述. 见: 洪华生, 丘书院, 阮五崎等编. *闽南-台湾浅滩渔场上升流区生态系统研究*. 北京: 科学出版社, 1991. 1~10.
- [20] 王勇, 焦念志. 营养盐对浮游植物生长的上行效应的研究方法. *海洋科学*, 2000, 24 (11): 16~18.
- [23] 郭玉洁, 钱树本. *中国海藻志*. 北京: 科学出版社, 2003.
- [26] 陈尚, 朱明远, 马艳. 富营养化对海洋生态系统的影响及其围隔实验研究. *地球科学进展*, 1999, 14 (6): 571~576.
- [32] 王朝晖, 齐雨藻, 徐宁, 等. 大亚湾日本星杆藻种群动态及其与环境因子的关系. *中国环境科学*, 2004, 24 (1): 32~36.