

第 15 卷第 2 期
2003 年 6 月

极地研究
CHINESE JOURNAL OF POLAR RESEARCH

Vol. 15 , No. 2
June 2003

南极海冰区冰藻类群及生长过程

何剑锋^{1,2} 王桂忠¹ 李少菁¹ 蔡明红²

(1. 厦门大学海洋系, 福建厦门 361005; 2. 中国极地研究中心, 上海 200129)

摘要 本文总结了国际上对南极冰藻类群及其生理生态特性的多年研究成果, 结合我国科学家在南极长城站以及在戴维斯和中山站的越冬研究, 阐述了南极海冰区的冰藻类群及其形成机理, 对冰藻的形成、存活、旺盛和消亡过程进行讨论, 并对大洋浮冰区和近岸固定冰区冰藻类群的生态特性进行对比, 提出了今后有待进一步深入研究的领域。

关键词 南极 海冰 冰藻 生长过程

冰藻在南极海冰区生态系统中起着重要作用(张坤城、吕培顶, 1986a; 王自磐、迪克曼, 1993; Thomas and Dieckmann, 2002)。在南大洋海冰区的初级总产量中, 冰藻的直接贡献额超过 20%, 并且贡献额占 50% 以上的春季冰缘水华与冰藻的在融冰期间的“播种作用”存在一定的相关性(Legendre *et al.*, 1992)。

同时, 冰藻对光的吸收会影响进入冰下水柱的总辐照度和光谱组成(Soo Hoo *et al.*, 1987; Arrigo *et al.*, 1991), 从而抑制冰下浮游植物的生长并增加浮游动物在覆冰期间对冰藻的依赖。冰藻也是南大洋食物链中关键物种——南极大磷虾在冬季的重要食物来源(e.g. Marschall, 1988; Stevens, 1995; Fach *et al.*, 2002)。大磷虾(Hamner *et al.*, 1983; Stretch *et al.*, 1988; Daly, 1990)、桡足类(Hoshiai *et al.*, 1987)和端足类(Richardson and Whitaker, 1979)能活跃地摄食海冰底部的冰藻, 在浮冰区, 它们甚至可以直接生活在充满海水的浮冰卤道和缝隙中, 把海冰作为摄食地和逃避捕食者的庇护所(Syvertsen and Kristiansen, 1993; Schnack-Siel et al., 2001; Swadling, 2001)。因而冰藻在维持南大洋食物链中起着至关重要的作用。

目前已有大量与冰藻有关的研究, 但多数集中在春-夏季冰藻水华期间, 而对秋季、特别是冬季过程的研究仍然有限。本文综合各国在南极已有的研究, 并结合对我国长城站近岸海冰生态学研究以及在戴维斯和中山站的越冬研究结果, 对南极海冰区不同的冰

[收稿日期] 2003 年 5 月收到来稿, 2003 年 6 月收到修改稿。

[基金项目] 国家自然科学基金项目(30270112; 40006010)资助。

[作者简介] 何剑锋, 男, 1968 年生。现为中国极地研究中心副研究员, 厦门大学在职博士生, 主要从事极地海洋生态学研究。

藻类群、产量及其形成机理进行说明,并对冰藻的形成、生存、生长和消亡的整个兴衰过程进行分析,以求对冰藻的生态特征有一个更为全面的了解。

1 主要冰藻类群

按所处空间位置划分,冰藻类群可分为冰表、冰内、冰底和冰下四大类(图1),其中最富生产力的类群均形成于环境条件较优的春-夏季、与海水有很好交换的冰层。

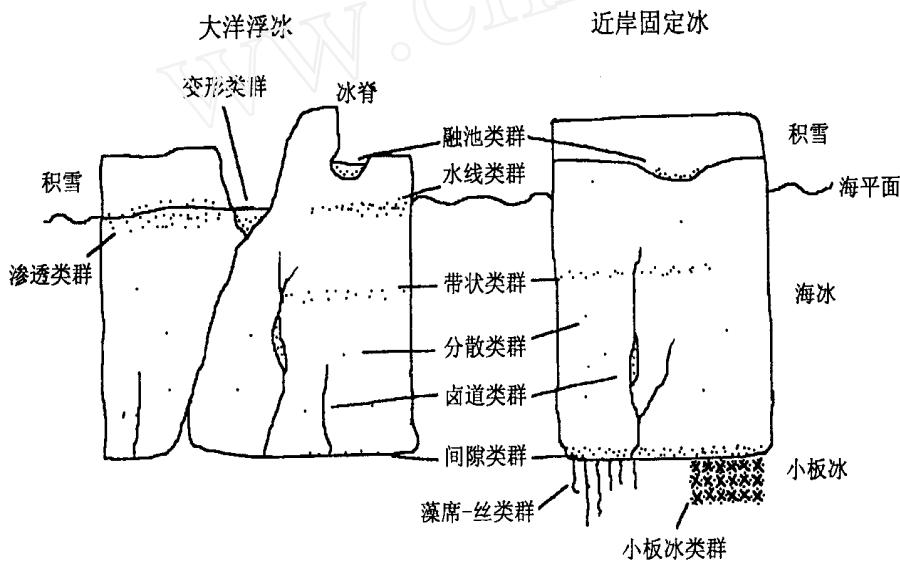


图1 南极主要冰藻类群示意图(根据 Horner *et al.*, 1992 修改)

Fig. 1 Schematic representation of algal assemblages found in Antarctic sea ice(modified from Horner *et al.*, 1992)

1.1 冰表类群 (surface assemblage)

指形成于海冰表层的类群,包括渗透类群、变形类群和融池类群三种类型。

1.1.1 渗透类群 (infiltration assemblage)

海冰对积雪的承载超过一定负荷,使海冰上表面降至海平面以下而造成海水渗入,在冰-雪界面形成一个多孔的结构,在春季环境条件适合于藻类生长的小生境中,原有或随海水进入的藻类迅速生长,形成数十厘米厚的有色层。通常在积雪厚度超过海冰厚度的 $1/4$ — $1/2$ 时,就可能导致该类群的形成(Ackley *et al.*, 1990)。该类群主要出现在浮冰区,在纬度较低的我国长城站附近的长城湾内固定冰中也发现有这一类群(吕培顶等,1991),而高纬近岸固定冰区因受南极冰盖下降风的影响,海冰表面积雪较少而难以形成这一类群。威德尔海浮冰区约有一半的海冰存在这一类群(Ackley *et al.*, 1990),叶绿素 a 浓度可比冰下水柱中的高出3个数量级,达 424 mg m^{-3} 或更高,占海冰和水柱真光层总生物量的77%(Syvertsen and Kristiansen, 1993; Hass *et al.*, 2001)。由于高产和分布

广泛,该类群成为海冰群落初级产量的最大贡献者(Legendre *et al.*, 1992)。

1.1.2 变形类群(deformation assemblage)

变形类群是由于海冰受到外力破坏作用而产生重叠、倾斜等变形,冰块的重叠会形成冰脊(pressure ridge),并导致交叠区下方冰块的上表面受海水入侵或直接浸没在海水之中;或海冰正好沿冰脊或在冰脊附近裂解,海冰受冰脊重力作用会出现倾斜,冰脊附近表面可能降至水平面以下而导致海水入侵。如果环境条件合适,受海水入侵的局部区域会形成水华,使海冰变色。藻类密度可比未受海水入侵的海冰或附近无冰水域高出 1—2 个数量级,比冰下海水高出 2—3 个数量级(Kottmeier and Sullivan, 1990)。

1.1.3 融池类群(melt pool assemblage)

融池类群是由于海冰上表层融化、海水溢入,或是两者的共同作用所形成,在南极海冰区较为少见。1982 年 1 月曾报道在凯西站附近存在融池类群,上方的积雪完整,融池深达 15 cm,池底冰藻丰度为 $2.8 \times 10^6 \text{ cell l}^{-1}$,初级生产力为 $363 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (McConville and Wetherbee, 1983)。

该类群与变形类群存在明显差别。变形类群总是伴随着冰脊而出现,处于海平面或海平面以下,受高盐海水的入侵,生境盐度较高;融池类群处于海平面以上,由于溶入了冰雪融化水,生境盐度较低。

1.2 冰内类群(interior assemblage)

指出现在海冰内部的类群,主要包括水线类群、带状类群、卤道类群和分散类群四种类型。

1.2.1 水线类群(freeboard assemblage)

出现在夏末冰区,也可能在其它季节出现在高温、高辐照度的北部冰缘区。它总是出现在海平面附近冰层,距海冰上表面约 10—30cm,故称水线类群。受高温影响,海冰上表层的温度随之升高而导致卤水外排,当下行至海平面附近时,由于重力趋动作用消失,盐卤将在该层聚集。由于温、盐、营养盐的增加以及光照的季节性增强,导致藻类在该冰层生长,而藻类的吸热会使海冰局部融化,从而在这一区域形成多孔冰层,而海冰的其余部位仍保持完整(Ackley and Sullivan, 1994)。该类群的产量略高于冰表类群,叶绿素 *a* 浓度高达 425 mg m^{-3} (Kottmeier and Sullivan, 1990; Kristiansen and Syvertsen, 1990),但出现面积低于冰表类群。尽管水线类群与渗透类群均出现在海平面附近,由于水线类群形成于海冰内部,渗透类群形成于冰-雪界面,两者有本质区别。

1.2.2 带状类群(band assemblage)

源于当年冰的秋季冰底水华(Hoshiai, 1977; Ackley *et al.*, 1979; McConville and Wetherbee, 1983)或多年冰上一年度的春季冰底水华(Grossi and Sullivan, 1985),随着海冰的继续生长,该类群被包容在海冰之中。在浮冰区如果当年冰能在夏季得以较为完整的保留,在出现水线类群的冰层也容易出现秋季水华(Ackley *et al.*, 1996),因而也可能在该层出现带状群落。它们在浮冰区不常见(McConville and Wetherbee, 1983; Syvertsen and Kristiansen, 1993)。虽然在近岸固定冰区广泛分布,但受冬季恶劣环境条件的影响,细胞缺乏活性,生物量随着时间的推移逐渐下降(Hoshiai, 1981; McConville and Wetherbee, 1983; 何剑锋,陈波, 1995)。在长城湾发现的该类群具有较强的活性(吕培顶等,

1991),可能与该海区相对较为有利的环境条件有关。

1.2.3 卤道类群(brine channel assemblage)

卤道是指在温度和内部压力的作用下,在海冰内部形成的允许卤水在冰中垂直活动的长的垂直管道。卤道类群主要形成于春季,随着气温的升高,海冰内部温度的上升使卤道扩大并相互形成网络,网络最终与冰下水柱相通,藻类在卤道中生长形成类群。它也包括形成于海冰缝隙和冰孔中的类群。目前专门针对卤道类群的研究并不多,通常与分散类群合在一起进行研究。

1.2.4 分散类群(diffuse assemblage)

分散类群是指分布在冰晶间隙(颗粒冰,crystal ice)或冰晶内部(柱状冰,column ice)卤水泡内的冰藻类群,伴随着海冰的形成而出现,出现在海冰的所有层次,受生长空间和营养盐等因素的制约,生物量较低。在浮冰区该类群的叶绿素 a 浓度平均不超过 10 mg m^{-3} (Ackley *et al.*, 1979; Clarke and Ackley, 1984; Garrison and Buck, 1989),生物量高值出现在春季(Garrison and Buck, 1989),表明该类群维持着一定的活性;而在近岸固定冰区,中山站的研究结果表明,该类群的叶绿素 a 浓度通常低于 5 mg m^{-3} ,并且生物量在秋季较高,随着季节的推移而逐步下降(何剑锋,陈波,1995)。但在麦克默多站附近的海冰上表层会在春初出现一个小型冰藻水华,50 cm 上表层的初级产量峰值高达 $12.4 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ (Stoecker *et al.*, 2000)。

1.3 冰底类群(bottom assemblage)

包括冰底数厘米和冰下小板冰层内出现的类群。该类群主要分布在与海岸相连的固定冰区,面积仅为南极冰区总面积的1%—2%,因而尽管其生物量是所有类群中最高的,冰底类群在海冰区冰藻总产量中所占的份额不大。该类群主要包括间隙类群和小板冰类群两类。

1.3.1 间隙类群(interstitial assemblage)

它通常仅出现在柱状冰冰底数厘米的骨架层中(skeleton layer),在麦克默多海峡其厚度可达20 cm。由于其主要形成于冰底骨架层亚结构中冰板与冰板之间的卤水层中,故名间隙类群。该类群在近岸固定冰区生物量极高,而且通常存在秋季和春季两个水华,其中秋季水华叶绿素 a 浓度可达 995 mg m^{-3} (Hoshiai, 1981),春季水华则普遍超过 2000 mg m^{-3} (陈兴群,迪克曼,1989;Bartsch, 1989;Spindler *et al.*, 1990;何剑锋,陈波,1995)或 500 mg m^{-2} (Riaux-Gobin *et al.*, 2000)。浮冰区间隙类群的叶绿素 a 浓度低于 9 mg m^{-2} (Dieckmann *et al.*, 1990; Trevena *et al.*, 2000),这主要是因为浮冰区海冰上表面的覆雪通常较厚,加上冰表和冰内类群生物量本身就较高,吸收了大量的光线,使得抵达冰底的光辐照度很低,难以形成真正的水华。

1.3.2 小板冰类群(platelet ice assemblage)

在部分近岸海冰区,在柱状冰冰底会出现厚达数十厘米乃至数米的结构疏松的小板冰(platelet ice),藻类在其间生长而成为初级产量的高产区。小板冰主要由于冰架形成的过程冷水的作用而形成,在罗斯海和威德尔海近岸冰区最为常见。冰架下海水的温度由于冰架的重力作用而达到负压情况下的冰点,当海水上升至冰架边缘时,在温度不变的情况下将由于减压而导致过冷,现场的成核作用会导致冰晶的形成。它可形成于200 m以下

的水柱中,并在上升过程中富集水柱中的藻类(Dieckmann *et al.*, 1986)。小板冰冰层中的生物量主要集中在与冰底相连的十几厘米厚的部分(Arrigo *et al.*, 1993, 1995)。尽管小板冰类群中单位体积的生物量通常低于间隙类群,但由于小板冰厚度最高可达数米,其单位面积的生物量远高于间隙类群。罗斯海小板冰类群的叶绿素 *a* 浓度高达 770 mg m^{-2} (Grossi *et al.*, 1987; Arrigo *et al.*, 1990),甚至富集了冰柱总生物量的 89%—99% (Arrigo *et al.*, 1993),而威德尔海由于冰表面积雪较厚,小板冰类群的叶绿素 *a* 浓度要明显低于前者(210 mg m^{-2}) (Guenther and Dieckmann, 1999)。

1.4 藻席 - 丝类群(mat-strand assemblage)

主要出现在冰底无小板冰层的近岸固定冰区(McConville and Wetherbee, 1983; Watanabe, 1988; 何剑锋,陈波,1995),伴随春季冰底水华而出现,链状的藻丝附着在冰底并挂入冰下水柱,长度在几厘米至几十厘米不等,最长可达近 1 m (Ackley and Sullivan, 1994),从而在冰 - 水界面形成密集的席状藻层。它的存在主要依赖于冰下水柱、特别是冰 - 水界面平静的水体环境,由于其主体存在于冰 - 水界面的水柱部分,也称为冰下类群(sub - ice assemblage)。该类群与冰底间隙类群在优势种组成上存在较强的相似性,可视为冰底类群在冰下的延伸。春季冰藻水华期间冰底优势种主要是呈链状群体藻种(何剑锋和陈波,1995),由于冰底类群的生长受冰内空间的限制,而向水柱方向的生长则不受空间的限制,导致链状群体不断向水柱方向生长而成为藻丝。

2 冰藻兴衰过程

南大洋的海冰绝大部分为当年冰,因而冰藻将随着秋季海冰的形成而产生,在来年夏季随着海冰的融化而消亡。以下就当年冰冰藻的兴衰过程进行简要的介绍。

2.1 冰藻的形成(秋季)

在海冰形成过程中,水柱中的藻类会主动或被动结合入冰,新结合入冰的藻类其生理特性与浮游植物极为类似,部分藻类适应了海冰内部的生境而成为真正意义上的冰藻(Lizotte and Sullivan, 1992; Grossmann and Gleitz, 1993)。冰藻的最初形成机制主要有以下几种:

(1) 水柱中冰晶(颗粒冰)形成后在上升的过程中对水柱中藻类的滤集(Clarke and Ackley, 1984; Gleitz and Thomas, 1993)。该作用机制已得到普遍认可,并为实验室模拟实验所证实(Garrison *et al.*, 1983, 1989)。

(2) 水柱中藻类作为冰晶核形成冰晶,然后随着冰晶的上升凝结而结合入冰(Ackley, 1982)。目前对该机制仍有异议(Parker *et al.*, 1985),因为有研究表明水中的颗粒物并无成核作用,冰晶本身也无粘附特性(Reimnitz *et al.*, 1993)。

(3) 由于波浪作用水柱中的藻类被随波带入冰层并最终滞留在冰中,该机制已得到实验室模拟实验的证实(Shen and Ackermann, 1990; Weissenberger and Grossmann, 1998)。

(4) 底栖藻类通过底冰(anchor ice)上升到表面(Bunt and Lee, 1970)。通过底冰的富集方式将使底栖生物有可能进入海冰,但一起带入的海底沉积物会增加海冰浊度,从而影响冰藻的生长。该机制仅限于近岸浅水海区。

(5) 柱状冰在向下生长过程中包容了冰-水界面的海水,从而使海水中的藻类滞留在冰中。但由于柱状冰在形成的过程会因为排盐而把冰中的藻类排入冰下水柱(Clarke and Ackley, 1984),该方式的富集能力有限。

(6) 具活动能力的藻种(如羽纹硅藻)主动进入海冰(张坤城,吕培顶,1986b; Syvertsen and Kristiansen, 1993)。目前尚不清楚该机制在冰藻类群形成过程中的作用程度。

在海冰的形成过程中,不同的环境条件会导致不同类型冰晶的形成,从而导致对生物不同的作用效果(王自磐、迪克曼,1993),而冰藻物理学富集过程在很大程度上依赖于结冰期间的水文和天气状况(Gleitz and Thomas, 1993)。对海冰形成过程的模拟研究表明,藻类在进入海冰后其活性将下降,在二周后重新回升并形成一个有别于浮游植物类群的新类群,而海冰所能提供的生存空间大小以及藻类对海冰环境的生理适应能力是决定冰藻类群的两大重要因素(Gleitz and Thomas, 1993)。

2.2 冰藻秋季水华的形成

在海冰形成后,通常会出现一个短暂的秋季水华(Hoshiai, 1981; Watanabe and Satoh, 1987; Fritsen et al., 1993),但由于海冰发育和结构的差异,浮冰区和固定冰区水华的形成机理有所不同。在浮冰区,颗粒冰占有优势,水华主要由物理富集作用形成,新冰中的叶绿素a浓度可达水柱的50倍(Garrison et al., 1986, 1989; Grossmann and Gleitz, 1993)。但生长因素不能完全排除,至少部分藻种在结合入冰后能生存并进行光合作用(Gleitz and Thomas, 1993; Fritsen et al., 1993; Garrison and Thomsen, 1993; Mock, 2002)。如果当年冰在夏季不曾完全融化而成为二年冰,则在冰表渗透类群以及冰内水线类群出现的层次,往往容易在秋季冻结及以后的一个短时期内形成一个水华,它的形成是由于降温引起的排盐作用导致了冰内卤水与冰下海水的对流,使得冰内的营养盐得以补充,从而促进了冰藻的生长(Ackley et al., 1996)。

在近岸固定冰区,秋季水华主要源于冰藻的现场生长。对中山站近岸冰芯的地层学剖面的分析表明,颗粒冰通常仅分布在海冰上表层2—4.5 cm(何剑锋等, 1996),而冰藻水华则出现在厚达约50 cm海冰的冰底,因而可排除海冰形成过程中颗粒冰的物理学富集作用,而期间冰底藻类优势种在上层水柱中浓度并不高(何剑锋,陈波,1999),由其它物理富集作用所形成的可能性也不大。

2.3 冰藻在冰中的生存(冬季)

由于冬季冰下水柱中的叶绿素a浓度通常低于 1 mg m^{-3} (Fukuchi et al., 1984; Brightman and Smith, 1989; Cochlan et al., 1993),因而即使存在物理学富集作用,其效果也不明显。

进入冬季后,冰藻的生长率、光合作用速率和细胞ATP均呈下降的趋势,贮存并利用内生碳库,异养能力大大增强,光辐照度在其中所起的作用比温、盐更大(Palmisano and Sullivan, 1982)。尽管如此,冰藻对暗光的适应使得在极低的光辐照度水平也能进行光合作用,并能承受冬季现场的低温和高盐(Bartsch, 1989)。实验结果显示,冰藻在-7°、115psn以及-10°、145psn条件下不再生长,但至少可存活6周,并在缓慢转移到更为正常状况时能迅速恢复生长。

对冬季南极浮冰区的研究显示,冬季浮冰冰-雪界面和海冰内部均有冰藻生长,其叶

绿素 *a* 浓度均明显高于冰下水柱的浓度 (Stevens, 1995; Melnikov, 1998), 颗粒冰层营养盐被利用的迹象明显 (Dieckmann *et al.*, 1991)。而近岸冰区冬季期间的环境条件远比浮冰和冰缘区恶劣, 冰藻活性很低, 处于衰亡状态 (Perrin *et al.*, 1987); 对中山站近岸海冰区的调查也表明, 叶绿素 *a* 在叶绿素 *a* 和脱镁色素中的比例普遍低于 50%, 与秋季和春季的大于 80% 形成显明对照, 并且固定冰层中的叶绿素 *a* 浓度随着时间而逐步下降, 一直延续到春季 (何剑锋, 陈波, 1995), 表明至少在海冰分裂成浮冰块之前, 海冰内部的冰藻并没有表现出明显的活性。

2.4 冰藻的旺发(春末或夏初)

冰藻水华的形成在浮冰和近岸固定冰区同样存在明显差异。在浮冰区, 冰藻水华主要集中在海冰表层和海冰内部, 而近岸固定冰区以冰底和冰下类群为主 (Garrison and Buck, 1987)。浮冰区冰表和冰间水华的形成在很大程度上依赖于海水的入侵, 在海冰上表层形成了一个适合藻类迅速生长的小生境。而浮冰区海冰表面较厚的积雪和上表层高生物量的冰藻类群会通过影响进入海冰下层的光合作用有效光辐照度和光谱组份而制约冰底类群的发育。固定冰区尽管期间气温回升, 海冰仍将维持完整状态, 冰表和冰间藻类的旺发仍受高盐和有效生长空间的限制, 缺乏有效的营养盐补充, 因而随着春季光照的增强, 水华并没有出现在冰表和冰内, 而是出现在与海水有较好交换条件、能得到营养盐补充的海冰冰底骨架层。从浮冰和固定冰区水华形成的层次表明, 海冰生境与外部海水间的水体交换对水华的形成起着决定性的作用。

浮冰区的春-夏季冰藻水华主要出现在冰表的渗透类群和变形类群, 以及冰内水线类群, 其中以渗透类群最为普遍; 在固定冰区存在两种情况: 在大型冰架附近, 如罗斯海和威德尔海的近岸固定冰区, 由于冰底冰小板层的存在, 往往出现冰底间隙和小板冰类群, 生物量可达 300 mg m^{-2} , 凝结冰-小板冰界面的叶绿素 *a* 浓度可超过 6500 mg m^{-3} (Arrigo *et al.*, 1995); 而在其它冰底缺少冰小板层的固定冰区, 一般存在冰底间隙类群和冰下藻席-丝类群, 生物量通常不超过 100 mg m^{-2} (Hoshiai, 1981; 何剑锋, 陈波, 1995)。

2.5 冰藻的释放(夏季)

在浮冰区, 生物量主要集中在海冰的表层和内部, 因而冰藻将随着海冰的融化而逐步释放。由于海冰融化形成密度跃层以及非常有利的光、温条件, 导致冰缘浮游植物水华的形成。浮冰区的冰藻对冰缘水华具有播种作用 (e.g. Garrison *et al.*, 1987; Ligowski *et al.*, 1988), 但作用程度将受海冰群落结构 (Kuosa *et al.*, 1992; Lizotte, 2001)、水文状况 (Scharek, 1991; Scharek *et al.*, 1994) 和水柱中的捕食压力 (Scharek *et al.*, 1994) 等诸多因素的影响。部分调查显示冰藻的播种作用不明显, 从海冰中释放的冰藻不具活性或倾向于迅速沉降 (Riebesell *et al.*, 1991; Ligowski *et al.*, 1992), 设置于威德尔海北部的短期沉积物捕集器收集到了典型的冰藻 (Gersonde and Wefer, 1987)。

在近岸固定冰区, 海冰底部有色层对光能的吸收, 导致该疏松层的融化和有色层的消失要早于海冰开裂 (Eicken *et al.*, 1991; Zeebe *et al.*, 1996)。由于冰下水柱无风浪影响, 尚未形成类似于冰缘区的密度跃层, 这些均不利于冰藻在水柱中的停留。同时冰底群落以链状群体为主, 在释放入水后往往迅速沉降, 从而为底栖动物群落提供丰富的食物 (McMinn, 1996)。在浅层捕集器所捕获的藻类组成与海冰中的极为相似 (Leventer and

Dunbar, 1987)。通过潜水现场观察到了在夏季期间有大量的冰藻聚集体(直径大于1cm)离开海冰冰底沉降至海底(Sasaki and Hoshiai, 1986; Marchant *et al.*, 1996)。

3 结语

目前对冰藻类群和兴衰过程已有较多的了解,但以下问题仍有待今后进一步深入研究:(1)全球变化对冰藻类群分布范围及初级产量的影响。气温升高是否会增加浮冰区不同冰藻类群的种类组成、分布范围和初级产量?(2)冬季浮冰区的冰藻活性及其在年初级产量中的贡献。尽管研究显示冬季期间的浮冰区冰藻产量不可忽视,但目前仅限威德尔海浮冰区极为有限的研究,整体贡献额尚无法量化。

参考文献

- 王自磐, G 迪克曼(1993):南极海冰区生态特征及其在南极生态系中的作用, 南极研究(中文版), 5(1), 1—14。
- 吕培顶, 张坤城, 黄凤鹏, 渡边研态郎(1991):南极乔治王岛长城湾沿岸固定冰中有色层生态观察, 南极研究(中文版), 3(3), 56—61。
- 何剑锋, 陈波(1995):南极中山站近岸海冰生态学研究。1992年冰藻生物量的垂直分布及季节变化, 南极研究(中文版), 7(4), 53—64。
- 何剑锋, 陈波(1999):南极中山站近岸海冰生态学研究。冰藻优势种的季节变化以及与冰下浮游植物的关系, 极地研究, 9(3), 82—191。
- 何剑锋, 陈波, 吴康(1996):南极中山站近岸海冰的发育及结构特征, 第五届全国冰川冻土学大会论文集(下册), 甘肃文化出版社, 1009—1016。
- 张坤城, 吕培顶(1986a):南极冰藻的生态学观察, 南极科学考察论文集(3), 49—59。
- 张坤城, 吕培顶(1986b):南极海冰中冰藻层的形成, 南极科学考察论文集(3), 60—65。
- 陈兴群, G 迪克曼(1989):南极威德尔海陆缘固冰区叶绿素a 及硅藻的分布, 海洋学报, 11(4), 501—509。
- Ackley SF, Buck KR and Taguchi S(1979):Standing crop of algae in the seaice of the Weddell Sea region, *Deep-Sea Res.*, 26, 269—282.
- Ackley SF(1982):Ice scavenging and nucleation: two mechanisms for incorporation of algae into newly formed sea ice, *EOS Trans. A m. Geophys. Union*, 63, 47.
- Ackley SF, Lange M and Wadhams P(1990):Snow cover effects on Antarctic sea ice thickness, In: *Sea Ice Properties and Processes*, Ed. by Ackley SF and Weeks WF, *CRREL Monogr.*, 90—1, 300.
- Ackley SF and Sullivan CW(1994):Physical controls on the development and characteristics of Antarctic sea ice biological communities: A review and synthesis, *Deep-Sea Res.*, 41, 1583—1604.
- Ackley SF, Fritsen CH, Lytle VI and Sullivan CW(1996):Freezing driven upwelling in Antarctic sea ice biological systems, *Proc. NIPR Symp. Polar Biol.*, 9, 45—59.
- Arrigo KR, Dieckmann GS, Gosselin M and Sullivan CW(1990):Studies on the nutrient status in the sea ice and underlying platelet layer, *Antarct. J. U. S.*, 25, 185—188.
- Arrigo KR, Sullivan CW and Kremer JN(1991):A bio-optical model of Antarctic sea ice, *J. Geophys. Res.*, 96, 10581—10592.

- Arrigo KR, Robinson DH and Sullivan CW(1993) :A high resolution study of the platelet ice ecosystem in McMurdo Sound , Antarctica : phytosynthetic and bio-optical characteristics of a dense microalgal bloom , *Mar. Ecol. Prog. Ser.* , 98 , 173 —185.
- Arrigo KR et al. (1995) :High resolution study of the platelet ice ecosystem in McMurdo Sound , Antarctica : biomass , nutrient , and production profiles within a dense microalgal bloom , *Mar. Ecol. Prog. Ser.* , 127 , 225 —268.
- Bartsch A(1989) :Sea ice algae of the Weddell Sea (Antarctica) : Species composition , biomass , and ecophysiology of selected species , *Ber. Polarforsch.* , 63 , 1 —110.
- Brightman RI and Smith WO(1989) :Photosynthesis-irradiance relationships of Antarctic phytoplankton during austral winter , *Mar. Ecol. Prog. Ser.* , 53 , 143 —151.
- Bunt JS and Lee CC(1970) :Seasonal primary production in antarctic sea ice at McMurdo Sound in 1967 , *J. Mar. Res.* , 28 , 304 —320.
- Clarke DB and Ackley SF(1984) :Sea ice structure and biological activity in the Antarctic marginal ice zone , *J. Geophys. Res.* , 89C , 2089 —2095.
- Cochlan WP , Martinez J and Holm-Hansen O(1993) :RACER: Primary production in Gerlache Strait , Antarctica , during austral winter , *Antarct. J. U. S.* , 28 (5) , 172 —174.
- Daly KL(1990) :Overwintering development , growth , and feeding of larval Euphausia superba in the Antarctic marginal ice zone , *Limnol. Oceanogr.* , 35 , 1564 —1576.
- Dieckmann GS , Rohardt G , Hellmer H and Kipfstuhl J(1986) :The occurrence of ice platelets at 250m depth near the Filchner Ice Shelf and its significance for sea ice biology , *Deep-Sea Res.* , 33 , 141 —148.
- Dieckmann GS , Sullivan CW and Garrison DL(1990) :Seasonal standing crop of ice algae in pack ice of the Weddell Sea , Antarctica , *EOS Trans. Am. Geophys. Union* , 71 , 79.
- Dieckmann GS , Lange MA and Ackley SF(1991) :The nutrient status in sea ice of the Weddell Sea during winter : effects of sea ice texture and algae , *Polar Biol.* , 11 , 449 —456.
- Eichen H , Ackley SF , Richter-Menge JA and Lange MA(1991) :Is the strength of sea ice related to its chlorophyll content ? , *Polar Biol.* , 11 , 347 —350.
- Fach BA , Hofmann EE and Murphy EI(2002) :Modeling studies of antarctic krill Euphausia superba survival during transport across the Scotia Sea , *Mar. Ecol. Prog. Ser.* , 231 , 187 —203.
- Fritsen CH , Mordy CW and Sullivan CW(1993) :Primary production in the Weddell Sea pack ice during the austral autumn , *Antarct. J. U. S.* , 28(5) , 124 —126.
- Fukuchi M , Tanimura A and Ohtsuka H(1984) :Seasonal change of chlorophyll a under fast ice in Lützow-Holm Bay , Antarctica , *Nem. Natl Inst. Polar Res.* , special issue , 32 , 51 —59.
- Garrison DL , Ackley SF and Buck KR(1983) :A physical mechanism for establishing algal populations in frazil ice , *Nature* , 306 , 363 —365.
- Garrison DL , Ackley SF and Buck KR(1986) :Sea ice microbial community studies in the Antarctic , *Bioscience* , 36 , 243 —250.
- Garrison DL and Buck KR(1987) :Surface layer sea ice assemblages in Antarctic pack ice during the austral spring : environmental conditions , primary production and community structure , *Mar. Ecol. Progr. Ser.* , 75 , 161 —172.
- Garrison DL , Buck KR and Fryxell GA(1987) :Algae assemblages in antarctic pack ice and in ice-edge plankton , *J. Phycol.* , 23 , 564 —572.
- Garrison DL and Buck KR(1989) :The biota of Antarctic pack ice in the Weddell Sea and Antarctic Peninsula regions , *Polar Biol.* , 10 , 211 —219.
- Garrison DL , Close AR and Reimnitz E(1989) :Algal concentrated by frazil ice : evidence from laboratory experiments and field measurements , *Antarct. Sci.* , 1 , 313 —316.
- Garrison DL and Thomsen HA(1993) :Polarstern "ANTX/3" austral autumn in the ice 1992 : sea-ice community studies , *Antarct. J. U. S.* , 28(5) , 126 —128.

- Gersonde R and Wefer G(1987) :Sedimentation of biogenic siliceous particles in Antarctic waters from the Atlantic sector , *Mar. Micropaleontol.* , 11 , 311 —332.
- Geitz M and Thomas DN(1993) :Variation in phytoplankton standing stocks , chemical composition and physiology during sea ice formation in the southeastern Weddell Sea , Antarctica , *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* , 173 , 211 —230.
- Grossi SM and Sullivan CW(1985) :Sea ice microbial communities . The vertical zonation of diatoms in an Antarctic fast ice communities , *J. Phycol.* , 21 , 401 —409.
- Grossi SM , Kottmeier ST , Moe RL , Taylor GT and Sullivan CW(1987) :Sea ice microbial communities . Growth and primary production in bottom ice under graded snow cover , *Mar. Ecol. Prog. Ser.* , 35 , 153 —164.
- Grossmann S and Gleitz M(1993) :Microbial responses to experimental sea ice formation : Implications for the establishment of Antarctic sea ice communities , *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* , 173 , 273 —289.
- Guenther S and Dieckmann GS(1999) :Seasonal development of algal biomass in snow-covered fast ice and the underlying platelet layer in the Weddell Sea , Antarctica , *Antarct. Sci.* , 11 , 305 —315.
- Hamner WM , Hamner PP , Strand SW and Gilmer RW(1983) :Behavior of antarctic krill , *Euphausia superba* : chemoreception , feeding , schooling , and molting , *Science* , 220 , 433 —435.
- Hass C , Thomas DN and Bareiss J(2001) Surface properties and processes of perennial Antarctic sea ice in summer , *J. Glaciol.* , 47 , 613 —625.
- Horner et al. (1992) :Ecology of sea ice biota 1. Habitat , terminology , and methodology , *Polar Biol.* , 12 , 417 —427.
- Hoshiai T(1977) :Seasonal change of ice communities in the sea ice near Syowa Station Antarctica. In : Dunbar MJ (ed) *Polar Oceans. Proc. SCOR/ SCAR Polar Oceans Conference* , Montreal , May 1974 , Arctic Institute of North America , Calgary , 307 —317.
- Hoshiai T(1981) :Proliferation of ice algae in the Syowa Station area , Antarctica , *Nem. Natl Inst. Polar Res.* , Ser. E , 34 , 1 —12.
- Hoshiai T , Tanimura A and Watanabe K(1987) :Ice algae as food of an Antarctic ice-associated copepod , *Paralabidocera Antarctica* (I. C. Thompson) , Proc. NIPR Symp. *Polar Biol.* , 1 , 105 —111.
- Kottmeier ST and Sullivan CW(1990) :Bacterial biomass and production in pack ice of Antarctic marginal ice edge zones , *Deep—Sea Res.* , 37 , 1311-1330.
- Kuosa H , Norrman B , Kivi K and Brandini F(1992) :Effects of Antarctic sea ice biota on seeding as studied in aquarium experiments , *Polar Biol.* , 12 , 333 —339.
- Kristiansen S and Syvertsen EE(1990) :Sea ice algae in the Weddell Sea during austral spring 1988 , *EOS* , *Trans. Am. Geophys. Union* , 71 , 79.
- Legendre PR et al. (1992) :Ecology of sea ice biota 2 , Global significance , *Polar Biol.* , 12 , 429 —444.
- Leventer A and Dunbar RB(1987) :Diatom flux in McMurdo Sound , Antarctica , *Mar. Micropaleontol.* , 12 , 49 —64.
- Ligowski R , Lipski M and Zielinski K(1988) :Algae of drifting sea ice north of Elephant Island (BIOMASS , October1986) , *Polish Polar Res.* , 9 , 217 —229.
- Ligowski R , Godlewski M and Lukowski A(1992) :Sea ice diatoms and ice edge planktonic diatoms at the northern limit of the Weddell Sea pack ice , Proc. NIPR Symp. *Polar Biol.* , 5 , 9 —20.
- Lizotte MP and Sullivan CW(1992) :Photosynthetic capacity in microalgae associated with Antarctic pack ice , *Polar Biol.* , 12 , 497 —502.
- Lizotte MP(2001) The contributions of sea ice algae to Antarctic marine primary production , *Amer. Zool.* , 57 —73.
- Marchant HJ , Watanabe K and Kawachi M(1996) :Marine snow in Antarctic coastal waters. Proc. NIPR Symp. *Polar Biol.* , 9 , 75 —83.
- Marschall HP(1988) :The overwintering strategy of antarctic krill under the pack-ice of the Weddell Sea , *Polar Biol.* , 9 , 129 —135.
- McConville MJ and Wetherbee R(1983) :The bottomice microalgal community from annual ice in the inshore waters of east Antarctica , *J. Phycol.* , 19 , 431 —439.

- McMinn A(1996) : Preliminary investigation of the contribution of fast-ice algae to the spring phytoplankton bloom in Ellis Fjord , eastern Antarctica , *Polar Biol.* , 16 , 301 —307.
- Melnikov IA(1998) Winter production of sea ice algae in the western Weddell Sea , *J. Marine Syst.* , 17 , 195 —205.
- Mock T(2002) : In situ primary production in young Antarctic sea ice , *Hydrobiologia* , 470 , 7 —132.
- Palmisano AC and Sullivan CW(1982) : Physiology of sea ice diatoms 1. response of three polar diatoms to a simulated summer-winter transition , *J. Phycol.* , 18 , 489 —498.
- Parker LV *et al.* (1985) : Ice nucleation activity of antarctic marine microorganisms , *Antarct. J. U. S.* , 20 , 126 —128.
- Perrin RA , L ÜPeiding and Marchant HJ (1987) : Seasonal variation in marine phytoplankton and ice algae at a shallow antarctic coastal site , *Hydrobiologia* , 146 , 33 —46.
- Reimnitz E *et al.* (1993) : Interaction of rising frazil with suspended particles: tank experiments with application to nature , *Cold Reg. Sci. Technol.* , 21 , 117 —135.
- Riaux-Gobin C *et al.* (2000) : Nutrients , algal biomass and communities in land-fast ice and seawater off Adelie Land (Antarctica) , *Antarct. Sci.* , 12 , 160 —171.
- Richardson MG and Whitaker TM(1979) : An Antarctic fast-ice food chain : Observations on the interaction of the amphipod Pontogoneia antarctica Chenerue with ice-associated microalgae , *Br. Antarct. Surv. Bull.* , 47 , 107 —115.
- Riebesell L , Schloss I and Smetacek V(1991) : Aggregation of algae released from melting sea ice : implications for seeding and sedimentation , *Polar Biol.* , 11 , 239 —248.
- Sasaki H and Hoshiai T(1986) : Sedimentation of microalgae under the Antarctic fast ice in summer , Mem. Natl Inst. *Polar Res.* , Spec. Issue , 40 , 45 —55.
- Scharek R (1991) : Development of phytoplankton during the late-winter/ spring transition on the eastern Weddell Sea (Antarctica) , *Ber. Polarforsch* , 94 , 195.
- Scharek R , Smetacek V , Fahrbach E , Gordon LI , Rohardt G and Moore S(1994) : The transition from winter to early spring in the eastern Weddell Sea , Antarctica : plankton biomass and composition in relation to hydrography and nutrients , *Deep-Sea Res.* , 41 , 1231 —1250.
- Schnack-Schiel SB *et al.* (2001) : The occurrence of the copepods *Stephos longipes* (Calanoida) and *Drescheriella glacialis* (Harpacticoida) in summer sea ice in the Weddell Sea , Antarctica , *Antarct. Sci.* , 13 , 150 —157.
- Shen HT and Ackermann NL (1990) : Wave-induced sediment enrichment in coastal ice cover. In: Sea Ice Properties and Processes , Ed. by Ackley SF and Weeks WF , CRREL Monogr. , 90 —1 , 300.
- SooHoo LB *et al.* (1987) : Spectral light absorption and quantum yield of photosynthesis in sea ice microalgae and a bloom of *phaeocystis pouchetii* from McMurdo Sound , Antarctica , *Mar. Ecol. Prog. Ser.* , 116 , 1 —13.
- Spindler M , Dieckmann GS and Lange MA(1990) : Seasonal and geographic variations in sea ice community structure of the Weddell Sea , Antarctica , In: Antarctic Ecosystems , Ed. by Kerry KR and Hempel G , *Ecological Change and Conservation* , Springer , New York , 129 —135.
- Stretch JJ *et al.* (1988) : Foraging behaviour of antarctic krill *Euphausia superba* on sea ice microalgae . *Mar. Ecol. Prog. Ser.* , 44 , 131 —139.
- Stevens JE(1995) : Antarctic pack ice ecosystem , *BioScience* , 45 , 128 —132.
- Stoecker DK *et al.* (2000) : Primary production in the upper sea ice , *Aquat. Microb. Ecol.* , 21 , 275 —287.
- Swadling KM(2001) : Population structure of two Antarctic ice-associated copepods , *Drescheriella glacialis* and *Paralabidocera antarctica* , in winter sea ice , *Mar. Biol.* , 139 , 597 —603.
- Syvertsen EE and Kristiansen S(1993) : Ice algae during EPOS , Leg 1 : assemblages , biomass , origin and nutrients , *Polar Biol.* , 13 , 61 —65.
- Thomas DN and Dieckmann GS(2002) : Ocean science-Antarctic Sea ice-a habitat for extremophiles , *Science* , 295 , 641 —644.
- Trevena AJ *et al.* (2000) : Profiles of DMSP , algal pigments , nutrients and salinity in pack ice from eastern Antarctica , *J. Sea Res.* , 43 , 265 —273.

- Watanabe K and Satoh H(1987) :Seasonal variations of ice algal standing crop near Syowa Station , East Antarctica , in 1983/84 , *Bull Plankt. Soc. Jpn.* , 34 , 143—164.
- Watanabe K(1988) :Sub-ice microalgal strands in the Antarctic coastal sea ice near Syowa Station , *Jpn. J. Phycol.* , 36 , 221—229.
- Weissenberger J and Grossmann S(1998) :Experimental formation of sea ice : importance of water circulation and wave action for incorporation of phytoplankton and bacteria , *Polar Biol.* , 20 , 178—188.
- Zeebe RE et al. (1996) :Modeling the heating and melting of sea ice through light absorption by microalgae , *J. Geophys. Res.* , 101 , 1163—1181.

A REVIEW OF THE ICE AL GAL ASSEMBLAGES AND THEIR LIVE HISTORY IN THE ANTARCTIC SEA-ICE ZONE

He Jianfeng^{1,2} , Wang Guizhong¹ , Li Shaojing¹ and Cai Minghong²

(1. Oceanography Department , Xiamen University , Xiamen 361005 , China;

2. Polar Research Institute of China , Shanghai 200129 , China)

Abstract

Combining with the research results obtained from the Great Wall and Zhongshan Stations of China , the thesis reviews the different ice algal assemblages occurring in the Antarctic sea ice and their formation , survival , growth and disappearance , compares the difference between the pack and fast sea-ice zones and brings forward some scientific questions which are needed for further research.

There are surface , interior , bottom and sub-ice assemblages within ice , and each composes of some types. Because of their different physical characteristics , the surface and interior assemblages are important in the pack ice whereas the bottom and subice assemblages are more important in the fast ice. There are typical fast ice algal assemblages in the fast ice zone near Zhongshan Station , but with its relatively lower latitude and more favorable environment , the fast ice near the Great Wall Station has some characteristics similar with those of pack ice. There are several mechanisms of phytoplankton incorporated into new ice , including the active movement of some algal species like pennate diatoms. Frazil ice can collect phytoplankton in the upper water column and cause high biomass within new ice in the pack ice zone , but the autumn ice algal bloom in the bottom of the fast ice occurs through the short period growth. The activities are lower during the winter. In spring the ice algae may act as "seeds "in the ice edge depending on the ice algal community structure , environmental factors and grazing pressure within the upper water column. But in the fast ice zone , ice algae trend to sink quickly to the sea floor.

Many studies have been done about the ice algal assemblages , but the studies on the ice

algal assemblages in winter pack ice are still few. Furthermore, the influence of global change on ice algal assemblages should be paid much attention to in the further.

Key words Antarctic, sea ice, ice algae, live history