

密级

学校编码: 10384 学号: 22420070153567

唇の大学

博士学位论文

南海典型海区浮游植物群落结构的时空变 动及其对中尺度物理过程的响应

The Spatio-temporal Variation of Phytoplankton Community Structure and Its Responses to Mesoscale Physical Processes in the South China Sea

王磊

指导教师姓名: 黄邦钦 教授 专 业 名 称: 海洋生物学 论文提交日期: 2012年11月 论文答辩时间: 2012年12月

2012年11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 H

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

目	录
ы	×

	目 录
	摘 要V
	缩略语中英文对照表·······XI
	第一章 绪论
	1.1 生物海洋学研究背景1
	1.2 浮游植物在海洋生物地球化学过程中的重要作用4
	1.3 浮游植物群落结构表征方法及其研究进展
	1.4 浮游植物功能群及其研究进展
	1.5 浮游植物群落结构对中尺度过程响应研究进展
	1.6 南海浮游植物研究进展及本研究目的和意义
	第二章 研究海区及主要方法
	2.1 南海典型海区概况
	2.2 航次情况简介35
	2.3 研究方法36
	2.4 数据统计分析方法47
	第三章 南海北部海区浮游植物群落结构的时空变化
	3.1 前言49
	3.2 航次及采样站位50
	3.3 结果50
4	3.4 讨论
	3.5 小结
	第四章 南海北部海区浮游植物功能群的分布特征
	4.1 前言97
	4.2 数据分析方法
	4.3 结果99
	4.4 讨论

4.5 小结
第五章 南海浮游植物群落结构对中尺度涡旋的响应124
5.1 前言
5.2 航次及采样站位
5.3 结果126
5.4 讨论
5.5 小结150
第六章 珠江冲淡水和近岸上升流影响下的浮游植物群落结构153
6.1 前言153
6.2 航次及采样站位154
6.3 结果154
6.4 讨论167
6.5 小结
第七章 南海浮游植物功能群与颗粒有机碳输出通量的耦合175
7.1 前言175
7.2 数据分析方法176
7.3 结果177
7.4 讨论
7.5 小结193
第八章 总结与展望195
8.1 主要结论
8.2 特色与创新
8.3 不足之处
8.4 研究展望
参考文献
附 录
致 谢

Contents

Contents in ChineseI
Contents in EnglishIII
Abstract in ChineseV
Abstract in EnglishVIII
Abbreviations XI
Chapter 1 Introduction1
1.1 Brief review of biological oceanography study1
1.2 The important role of phytoplankton in the marine biogeochemical
processes4
1.3 Advances in the study methods of phytoplankton5
1.4 Advances in the study on Phytoplankton Functional Types15
1.5 Progress in the study on the response of phytoplankton to the meso-scale
physical process22
1.6 Progress in the study of phytoplankton in the South China Sea and the
goals of the present study28
Chapter 2 Study area and methods32
2.1 Introduction of the South China Sea
2.2 Introduction of the cruises
2.3 Methods
2.4 Statistics and analyse methods47
Chapter 3 Spatio-temporal variations of phytoplankton community
in northern South China Sea49
3.1 Introduction49
3.2 Cruises and stations50
3.3 Results
3.4 Discussion78
3.5 Conclusions94
Chapter 4 Distribution of Phytoplankton Functional Types (PFTs) in
the northern South China Sea97
4.1 Introduction97

4.2 Analysing methods98
4.3 Results99
4.4 Discussion114
4.5 Conclusions121
Chapter 5 Response of phytoplankton community to the meso-scale
eddies in the South China Sea124
5.1 Introduction
5.2 Cruises and stations
5.3 Results126
5.4 Discussion ······141
5.5 Conclusions150
Chapter 6 Combination effects of the Pearl River plume and coastal
upwelling on the phytoplankton community in summer153
6.1 Introduction153
6.2 Cruises and stations154
6.3 Results154
6.4 Discussion167
6.5 Conclusions172
Chapter 7 Coupling correlation between the PFTs and POC flux in
the South China Sea175
7.1 Introduction ·······175
7.2 Analysing methods176
7.3 Results177
7.4 Discussion188
7.5 Conclusions
Chapter 8 Summary195
8.1 Conclusions of the dissertation195
8.2 Highlights of the dissertation202
8.3 Problems and deficiency204
8.4 Prospect for future work204
References206
Appendix232

摘要

于 2007 年 7 月至 2011 年 6 月通过 7 个现场航次,以 HPLC 光合色素 -CHEMTAX 分析技术为主要研究方法,对南海典型海区浮游植物群落结构和生 物量进行了现场观测。充分结合物理、化学数据,以浮游植物生物量与群落结构 的时空变动及其调控因子为着眼点,从"南海浮游植物群落结构、生物量和生产 力受主要物理、化学因子调控,显示出明显的时空变化和演替,从而引起南海浮 游植物的生物泵效率也存在着时空差异,同时,浮游植物对中尺度过程的响应增 加了这种差异的复杂性"这一科学假设出发,针对南海浮游植物群落结构与有机 碳输出这一科学问题的四个方面进行研究: 1. 南海北部海区浮游植物群落结构 和生物量的时空变化及其主要调控因子; 2. 南海北部海区浮游植物功能群的分 布特征; 3. 南海浮游植物群落结构和生物量对中尺度过程(涡旋和珠江冲淡水) 的响应及其机制; 4. 南海主要浮游植物功能群与颗粒有机碳输出通量的耦合关 系。通过上述研究内容,以期解决南海浮游植物如何在时空尺度上变动及其调控 因子和南海浮游植物功能群的生物泵效率及其影响因子的关键科学问题,并为南 海海洋生物地球化学研究提供可供参考的科学依据和相关资料。主要研究结果如 下:

方法学上,在以 HPLC-CHEMTAX 为研究方法,在定性定量分析浮游植物 群落结构上提出了适用于南海 CHEMTAX 运算的原则及注意事项:1. 样品单元 划分以光强或深度为划分标准,以色素比值的垂直分布为依据;2. 色素初始比 值的选取采用以 Dv-Chl *a* 优化的 Mackey *et al.* (1996)在南大洋的比值矩阵,选 取 13 种色素划分为 9 个类群;3. 采用迭代运算的基本方法,根据运算结果一般 选取第 4~5 次的结果;4. 采用色素和生物量回归的方法来对结果进行检验和判 断。同时,通过将 CHEMTAX 与 Uitz *et al.* (2006)的模型算法相比较,提出了色 素比值是影响分析结果差异的主要因素。

南海北部海区浮游植物群落结构和生物量的时空变化, TChl a 生物量存在 着明显的时空变化。南海北部浮游植物 TChl a 生物量在秋、冬季高于春、夏季, 且自近岸向海盆逐渐降低。浮游植物群落结构的季节演替表现为从春、夏季原绿 球藻 (Prochlorococcus) 和聚球藻 (Synechococcus) 向秋、冬季硅藻生物量较高

V

转化的模式。在春季, 定鞭金藻 8 型成为过渡类群, 而秋季青绿藻则有较高的生物量。空间变化上, 近岸硅藻——陆架定鞭金藻——陆坡和海盆区聚球藻和原绿球藻是主要的变化趋势。通过 PCA 和 CCA 分析可以看出, 优势类群从硅藻和青绿藻——定鞭金藻——聚球藻和原绿球藻演替。温度和 N、P 营养盐浓度等是影响 NSCS 浮游植物群落结构的主要因子。

浮游植物生物量和群落结构对中尺度涡的响应,3 个反气旋式涡旋(暖涡) 之间在生物量和群落组成上无明显差别,但暖涡边缘生物量明显高于中心区和参 考站位,浮游植物分布呈现3种不同类型。生物量在边缘:中心:参考约为7:5:2。 暖涡边缘产生的亚中尺度涌升使营养盐跃层抬升,更有利于浮游植物生长,尤其 是硅藻和甲藻生物量明显提高。暖涡边缘在营养盐跃层以上由于涡动作用,侧向 传输至暖涡中心的寡营养盐水,引起暖涡中心聚球藻和原绿球藻与暖涡边缘保持 一致的分布。部分未被消耗的营养盐支持了定鞭金藻8型和青绿藻等类群的少量 生长。通过将其与西太传入的暖涡相比较,进一步证明了边缘亚中尺度涌升的作 用及侧向传递,可见起源不同并不会在暖涡浮游植物生物量和群落结构方面起到 最关键的作用。

对于南海西部气旋式涡旋(冷涡)来说,真光层积分 TChl a 生物量在冷涡中 心和边缘都显著的增高,表层生物量在冷涡中心显著升高了~1.5 倍,但在叶绿素 最大层却无显著差别。在冷涡中心,不同类群浮游植物的垂直分布体现了 3 种特 征。冷涡表层聚球藻生物量明显升高,叶绿素最大层的硅藻和青绿藻也明显升高, 而定鞭金藻 8 型和原绿球藻则明显降低。这主要是由于营养盐利用和真光层变浅 所致。湄公河冲淡水在冷涡外围,并未对生物量和群落结构造成影响。

夏季珠江冲淡水和近岸上升流影响下的浮游植物群落结构,珠江冲淡水影响 区域浮游植物 TChl a 生物量明显增加,新生的冲淡水中表层 TChl a 生物量较高, 而老化的冲淡水中次表层 TChl a 生物量较高。营养盐吸收的上行效应引起了冲 淡水核心区浮游植物从硅藻向聚球藻转变,从而为微型浮游动物提供了丰富的食 物,因而达到较高的丰度和物种组成多样性。而浮游动物的增加又增加了其对浮 游植物的摄食压力,通过下行效应降低了冲淡水区的 TChl a 生物量。

近岸上升流区是研究海区 TChl a 生物量最高的区域, 硅藻是上升流区的绝对优势类群, 占总生物量的 80%~85%。通过对不同水团浮游植物生物量和群落 结构的分析可以看到, 近岸上升流区 TChl a 生物量最高, 冲淡水影响区次之。

VI

在冲淡水——上升流——南海水中存在着硅藻和聚球藻——硅藻——原绿球藻 和定鞭金藻的群落结构差别。上升流影响区域 ΔDIN: ΔDIP 为 16.7,与 Redfield ratio 一致。而在冲淡水中 ΔDIN: ΔDIP 为 61.3±8.7。不同的浮游植物类群存在着 N,P 营养盐吸收上的差别,而 N,P 营养盐的外源补充和在水体中自身的再生 和循环又会导致浮游植物群落结构的转变,因此二者之间存在着相互作用的动态 关系。

浮游植物群落结构与颗粒有机碳输出通量的耦合,南海北部海区浮游植物 TChl a 与积分初级生产力 (Voss, et al.)呈现显著正相关关系,其中夏季和冬季相 关性尤为明显。Nano-粒级生物量百分比在 30%~50% 的情况下,一般具有较高 的 IPP。定鞭金藻 8 型和青绿藻都与 IPP 表现出显著的正相关性。南海北部海区 POC 输出通量与 IPP 的比例多数都在 10%或以下,夏季和秋季个别点可达到 20%~50%。而对于积分新生产力 (INP) 和 POC 输出通量之间的关系,南海秋季 比值较高,而在夏、冬季这一比值基本在 40%~50% 之间。冬季真光层底部主要 是以定鞭金藻 8 型为优势类群,其与生物泵效率的负相关性说明其沉降效率较 低,因而可能存在即使 *f*-ratio 较高,但转化效率较低,从而降低 POC 输出通量 的情况。

通过分粒级原位泵在 300 m 和 500 m 发现了存在聚球藻的特征色素玉米黄素 (Zeaxanthin) 和原绿球藻特有的二乙烯基叶绿素 a (Dv-Chl a),由此得到了 Nano-和 Pico-粒级浮游植物会通过聚集、打包作用等,形成较大颗粒从而提高沉降速 率的直接证据。1~10 μm的深层样品中发现岩藻黄素比例增加,而相对应的 Micro-级浮游植物的比例也有所增加 (30%~50%),这一现象的原因可能是由于破碎作 用所致。同时证明了冬季在下降流作用的陆架泵具有侧向传送的现象。

关键词: 浮游植物,南中国海,光合色素,功能群,中尺度物理过程,颗粒有机碳通量

VII

Abstract

The technology of high performance liquid chromatography combined with CHEMTAX software to define the phytoplankton community structure was applied in 7 cruises study carrying out during July, 2007~June, 2011 in the South China Sea (SCS). The hypothesis was that as the distribution and community composition of phytoplankton in the SCS was spatio-temporal variable, the primary production and the processes of the biological pump was also variable, especially, under the influence of high frequency meso-scale physical processes (eg. Eddy, river plume and coastal upwelling). So the scientific question had been processing from 4 portions in the present study, that was, 1. The distribution of phytoplankton in the SCS; 2. The spatio-temporal variation of major Phytoplankton functional types (PFTs) in the SCS; 3. The response of phytoplankton community to the meso-scale physical process in the SCS; 4. The coupling correlation between the PFTs and the particles organic carbon (POC) fluxes in the SCS. Through the research contents above, the regularity, controlling factors, and the potential mechanism was aimed to be acquired. The main results below:

Methodology, giving the procotol of CHEMTAX running and optimizing for the SCS HPLC-CHEMTAX study. As 1. Samples grouping followed the depth, might be best in optical attenuation means; 2. 13 kinds of pigments were applied to the adjusting ratios in Mackey *et al.* (1996) to acquire the 9 groups of phytoplankton composition; 3. Successive running was necessary and picked up the results when the ratios convergence after the $4^{\text{th}} \sim 5^{\text{th}}$ running; 4. Linear regression between the "ture" and "estimated" values was used to test the consistency of the results. CHEMTAX's results were also compared to the model results of Uitz *et al.* (2006).

The spatio-temporal variation of phytoplankton community in the NSCS, The TChl *a* biomass was significantly higher in fall or winter than in spring or summer, in which the higher biomass seasons dominated by Diatoms comparing to *Prochlorococcus* and *Synechococcus* in warmer seasons. Haptophytes_8 in spring and Prasinophytes in fall were two intermediate populations. Diatoms- Haptophytes_8-*Prochlorococcus* and *Synechococcus* succession was remarkable from coast to offshore basin. The temperature, N and P nutrients were the major factors influenced the distribution patterns and biomass. The response of phytoplankton to the meso-scale eddies, there were no significant difference in phytoplankton biomass and composition among the three anti-cyclonic eddies (ACEs). Taking each ACE individually, the biomass at edge: center: reference was ~7:5:2. The submesoscale upwelling at the eddies' edge made where the profit for Diatoms and Dinoflagellate. The upper layer was almost occupied by *Prochlorococcus* and *Synechococcus* no matter in/out the ACEs. Analogy to the former studies and a Rossby-wave eddy through the Luzon Strait to the NSCS shelf in winter suggested the origin was not the primary effective factors for the variation of phytoplankton community composition.

The deep chlorophyll a maximum layer (DCML) showed a dome structure, and the TChl a concentration at the cyclonic eddy (CE2) center was almost equivalent to the biomass outside. But there were 1.3-fold and 2.2-fold higher TChl a biomass at water column average inventory of euphotic zone and at surface, respectively. Three distribution patterns of different phytoplankton communities were sorted by their vertical feudal distinction. The enhancement of *Synechococcus* at the surface, Diatoms and Prasinophytes at the DCML were the key contribution to the increasing of water column biomass. Although the hydrological and nutrient signals of CE2 was not so obviously at the surface, the TChl a and all the different phytoplankton population had remarkable responses to CE2. That might be the results of the combination effect of water mixing and nutrients depleted by phytoplankton.

The combination effects of Pearl River plume and coastal upwelling to the phytoplankton community in summer 2008, the enhancement in TChl *a* biomass was obviously at the surface and subsurface for vigorous and old-aged plume, respectively. Community succession was from Chlorophytes at the estuary to the Diatoms at the plume and to the *Synechococcus* at the old-aged plume. Bottom-up and top-down took effects simultaneously.

The Diatoms dominated 80~85% biomass in the upwelling, comparing to ~50% in the plume, which might be the results of nutrients utilizing difference. The status of Δ DIN: Δ DIP was about 16.7 in the upwelling and 61.3±8.7 in the plume implied that phytoplankton in the plume might consume the non-DIP nutrient.

The coupling correlation between PFTs and POC Flux, positive correlation was constructed between TChl *a* and integrated primary production (Voss, *et al.*), especially with higer IPP under the $30\% \sim 50\%$ Nano-fractional phytoplankton biomass. POC Flux/IPP was below 10% at most of the status, but increased to $20\% \sim 50\%$

somehow in summer or fall. The POC Flux/INP was higher in fall than the 40%~50% in summer or winter. The predominance of Haptophytes_8 in winter might play the leading role in high *f*-ratio but low POC Fluxes, as its low settling effciency.

The evidence of Pico- and Nano- phytoplankton's sinking to the 300 m and 500 m was obtained using the size-fractional *in situ* pumps. It was the results of the repackaged effect or aggregated. However, 30%~50% Micro-size phytoplankton in the 1~10 µm samples in the deep water indicated that the broking down of the larger particles existing and also the lateral transmission from the continiental shelf under the dynamic downwelling in winter.

Key Words: Phytoplankton, South China Sea, Photosynthetic Pigments, Functional Types, Meso-scale Physical Process, Particles Organic Carbon Flux

缩略语中英文对照表

缩略词	英文全称	中文全名
19'-but-fuco	19'-butanoyloxyfucoxanthin	19'-丁酰基氧化岩藻黄素
19'-hex-fuco	19'-hexanoyloxyfucoxanthin	19'-己酰基氧化岩藻黄素
Acar	α-carotene	α-胡萝卜素
ACE	Anticyclonic eddy	反气旋式涡旋
Allo	Alloxanthin	别藻黄素
Bcar	β-carotene	β-胡萝卜素
CCA	Canonical correspondence	典范对应分析
	analysis	
CE	Cyclonic eddy	气旋式涡旋
CHEMTAX	Chenotaxonomy	化学分类法
Chl a	Chlorophyll a	叶绿素 a
Chl b	Chlorophyll <i>b</i>	叶绿素 b
$\operatorname{Chl} c_{1+} c_2$	Chlorophyll c ₁₊ c ₂	叶绿素 c1+ c2
Chl c ₃	Chlorophyll c ₃	叶绿素 c3
DCML	Deep Chlorophyll <i>a</i> Maximum	叶绿素最大层
	Layer	
Diad	Diadinoxanthin	硅甲藻黄素
Diat	Diatoxanthin	硅藻黄素
DIN	Dissolved inorganic nitrogen	溶解无机氮
Dino	Dinoxanthin	甲藻黄素
DIP	Dissolved inorganic phosphorus	溶解无机磷
DMF	Dimethyl formamide	二甲基酰胺
DMS	Dimethyl sulfoxide	二甲基硫
DMSP	Dimethyl sulfoniopropionate	二甲基硫丙酸
DO	Dissolved oxygen	溶解氧
DOC	Dissolved organic carbon	溶解有机碳

Dv-Chl a	Dinivyl chlorophyll a	二乙烯基叶绿素 a
Dv-Chl b	Dinivyl chlorophyll b	二乙烯基叶绿素 b
Fuco	Fucoxanthin	岩藻黄素
FCM	Flow cytometry	流式细胞仪
GAMs	Generalized additive models	广义加法模型
HNLC	High nutrients low chlorophyll <i>a</i>	高营养盐-低叶绿素
HPLC	High performance liquid	高效液相色谱
	chromatography	
Lute	Lutein	叶黄素
MWE	Mode-water eddy	模式水
Neo	Neoxanthin	新黄素
NO ₂	Nitrite	亚硝酸盐
NO ₃	Nitrate	硝酸盐
NSCS	Northern South China Sea	南海北部
PCA	Principal components analysis	主成分分析
Peri	Peridinin	多甲藻素
PO4 ³⁻	Phosphate	磷酸盐
POC	Particles organic carbon	颗粒有机碳
Pras	Prasinoxanthin	青绿藻黄素
SEATS	Southeast Asia Time-series Study	东南亚时间序列观测
SiO ₃ ²⁻	Silicate	硅酸盐
t _R	Retention time	保留时间
TSA-FISH	Tyramide signal amplification	基于酪胺信号放大的
	fluorescence in situ hybridization	原位荧光杂交
Viola	Violaxanthin	堇菜黄素
Zea	Zeaxanthin	玉米黄素

第一章 绪 论

1.1 生物海洋学研究背景

海洋占地球总表面积约 71% (~3.6×10⁸ km²),蕴含水量约占全球总水量的 97% (~1.37 billion km³),平均深度 3,796 m,提供了约 85% 的水产品产量。同时 海水中含有丰富的化学物质资源,现已发现 80 多种海水化学物质,可提取利用 的达 50 多种 (Garrison, 2007)。另外,海洋油气资源、海水淡化、海洋矿藏和海 洋药物资源等也是海洋开发利用的重要价值和目标。因此,研究海洋的自然现象、 变化规律及其与大气圈、岩石圈、生物圈的相互作用以及开发、利用和海洋保护 的海洋科学学科自 19 世纪初期初步发展以来,越来越受到重视并迅猛发展。

现代海洋科学是基础性科学与应用性技术结合的研究体系。海洋科学的基础 性科学过程基本由物理海洋学、化学海洋学、生物海洋学和海洋地质学四个组成 部分构成,他们互相之间是彼此依存、交叉渗透的关系。海洋生物地球化学 (marine biogeochemistry)即是研究海洋地球化学与生物学交叉结合的学科 (Abraham, 2007),近年来越来越被国内外海洋科学研究工作者所重视。其研究内 容小至分子结构的变化、大至陆地-海洋-大气之间的物质输送,时间上从几秒钟 的生理生化反应到几百万年的海洋沉积物特性,可见其研究的时空尺度跨度之 大、内容极为丰富、过程尤为复杂。其发展大致分为四个阶段:1.化学计量学 与原始模型 (1970 年以前),关注点主要是深海大洋化学物质的分布、大洋环流 的解释等;2.GEOSECS (Geochemical Ocean Section Study)的十年研究(上世纪 70 年代),是化学海洋学迅速发展的时期;3.上层海洋动力学过程的速率研究(上 世纪 80 年代),多粒径颗粒物的沉降与再矿化等;4.对上层海洋动力学过程速率 的综合性研究(上世纪 90 年代至今),如JGOFS (Joint Global Ocean Flux Study) 计划关注全球尺度上控制碳及其他生源要素通量变化的生物地球化学过程 (Garrison, 2007; Libes, 2009)。

生物海洋学作为海洋生物地球化学研究的核心组成部分,其研究内容主要是 在海洋生物种群在时间和空间分布状态,以及各生物群落之间和环境间相互作用 方面,其基本目标是研究海洋生物物种的分布、丰度、生产力及其控制过程 (Lalli & Richard, 1997; Miller & Wheeler, 2012)。自 19 世纪末的 100 多年以来,生物海

1