

文章编号: 1001-8166(2005)09-0939-07

海洋浮游植物群落的比生长率*

孙 军¹, 宁修仁²

(¹·中国科学院海洋研究所海洋环境与生态重点实验室 山东 青岛 266071 ;

²·国家海洋局第二海洋研究所 浙江 杭州 310012)

摘 要 :系统地介绍了海洋浮游植物群落比生长率(μ)及其相关概念。介绍和比较分析了研究 μ 的细胞分裂周期法、生物化学指示物法、模型法和去除摄食者稀释法这4类方法,推荐去除摄食者稀释法作为中国近海 μ 研究的重要方法。比较各海区 μ 的分布规律,初步发现: μ 与群落物种组成密切相关; μ 在大洋低于近岸; μ 在近岸中等营养高于富营养水域;小粒径浮游植物 μ 高于大粒径浮游植物。但还有很多未知的情况,尤其是在中国海区此类工作还很薄弱,需加强,为更深入了解海洋生态系统奠定基础。

关 键 词 :浮游植物;比生长率;群落;初级生产力;生物量

中图分类号:Q948.1 文献标识码:A

海洋浮游植物是海洋生态系统中最重要初级生产者,其生物量和生产力的变化,在很大程度上会影响整个海洋生态系统的结构和功能。近年的各种大型国际海洋综合研究项目的结果表明,浮游植物在碳通量^[1]、云反照率(cloud albedo)^[2]和海水光通量与热通量^[3]上影响着全球气候。浮游植物的所有这些作用都是和它的初级生产过程和生长密切相关的,所以研究浮游植物的生长具有重要的意义^[4-6]。

1 海洋浮游植物比生长率及其相关概念

长期以来一直困扰海洋学家的一个问题就是浮游植物自然群落生长率的测定问题。一般海洋浮游植物的“生长率”是由下式计算的:

$$\mu = \frac{1}{C_t} \frac{dC_t}{dt}$$

其中, C_t 是 t 时刻浮游植物生物量, dC_t/dt 是光合作用速率。 μ 就是通常我们所说的“生长率”,实际上 μ 应该叫做比生长率,它的单位是 d^{-1} 。 μ 是一个参

量,是变化的。而初级生产力则是比生长率与生物量的乘积。由上式可以看出浮游植物比生长率、生物量和初级生产力这三者存在的必然联系。浮游植物的比生长率之所以难估算主要是由于:浮游植物的群落生物量很难测算;初级生产力的大部分以溶解有机态的形式流失,这也造成初级生产力与群落生长率很难形成线性相关。

单一的浮游植物种群的“生长率”是比较容易确定的。绝大多数的浮游植物单一种群的生长是符合指数增长模型的:

$$N_t = N_0 e^{\mu t}$$

其中, N_t 是 t 时刻浮游植物生物量, N_0 是初始浮游植物生物量, t 是生长的时间; μ 是比生长率。当浮游植物的种群在最合适的环境条件下生长时, μ 就成为一个不变的参数,一般称为最大比生长率 μ_{max} 或内禀生长率(intrinsic growth rate)。每一个浮游植物物种的最大比生长率是不同的,这对许多浮游植物物种可以共存于同一水体中是很重要的^[7]。

与浮游植物比生长率相关的还有一个概念,就

* 收稿日期 2004-06-07;修回日期 2005-05-30。

* 基金项目:国家自然科学基金项目“胶州湾浮游植物对透明胞外聚合物产量的贡献研究”(编号:40306025);国家自然科学基金重点项目“南海基础生产力结构的物理—生物海洋学耦合过程及其对碳循环的影响”(编号:90211021)资助。

作者简介:孙军(1972-),男,甘肃华亭人,研究员,主要从事海洋浮游生物生态学研究。E-mail: sunjun@ms.qdio.ac.cn

是倍增时间,它是指浮游植物种群生物量增加一倍所需要的时间。它的计算如下式:

$$t_d = \frac{\ln 2}{\mu}$$

其中 t_d 是倍增时间。

曾经一些生物海洋学家在讨论浮游植物的生长时常用每天倍增的次数作为浮游植物生长的指标^[8],也称为“ μ' ”,但它等于 $\frac{\mu}{\ln 2}$ 。

如果要精确估算比生长率,需要对生物量有一个精确的测量,但实际研究中也要考虑精确测量的可操作性。涉及浮游植物比生长率估算的生物量测量类型主要有:细胞丰度、叶绿素 a 、干重、种群体积、颗粒碳、颗粒氮、颗粒磷、ATP、类胡萝卜素、蛋白质、糖、脂肪、热值等^[9]。这些生物量指标中最常用的是细胞丰度和叶绿素 a ,但由于现今生态系统动力学研究普遍用碳作为折算单位,所以这些生物量指标都要折算为相当的碳单位。由于这些生物量指标向碳转换的难度,尤其是从细胞丰度向细胞碳含量的转换^[10],这样就增加了生物量研究的难度,随之也增加了浮游植物生长研究的难度。

在自然水体中浮游植物的生长除受到自身内禀生长率的控制外,还受其它多种因素的控制,这些因素主要是摄食、沉降、竞争、生理死亡、寄生和种群迁出等。所有这些因素又受到光照和温度以及营养盐等外界强制函数的控制。所以就浮游植物的群落比生长率来说是很复杂的,其数学模式表达如下:

$$\mu = \sum_{i=1}^n (\mu_{\max} - g_i - s_i - c_i - d_i - p_i - l_i)$$

其中, μ_{\max} 是第 i 种浮游植物的最大比生长率, g_i 是第 i 种浮游植物的摄食损失率, s_i 是第 i 种浮游植物的沉降损失率, c_i 是第 i 种浮游植物的竞争损失率; d_i 是第 i 种浮游植物的自然或生理死亡损失率, p_i 是第 i 种浮游植物的寄生损失率, l_i 是第 i 种浮游植物的由于平流运输或湍流造成的种群迁出损失率。在现场实验模拟的情况下主要考虑物种的最大比生长率和浮游动物的摄食损失率就行了。

2 海洋浮游植物比生长率测定方法

尽管海洋浮游植物群落生长率测定比较复杂,但归纳起来有以下 4 类测算方法:细胞分裂周期法;生物化学指示物法;模型法和稀释法(去除摄食者培养法)^[11]。

2.1 细胞分裂周期法

这种方法是基于浮游植物细胞周期生长的模式,是离散种群模型的一个假说。如果浮游植物种群中正在分裂细胞在整个种群中的比例已知的話,就可以应用下式求出浮游植物的比生长率^[12-14]。

$$\mu = \frac{\ln(1+f)}{t_d}$$

其中 t_d 是细胞分裂周期时间,比如 2 次有丝分裂的期间, f 是未分裂细胞占整个种群的比例。

这种方法由于比较复杂和繁琐,使用的人不多。Rivkin^[15-17] 近年来经常使用这种方法来估算真核藻类的比生长率。这种方法通常是将同位素标记的胸腺嘧啶脱氧核苷加入浮游植物的自然群落中进行培养,然后将不同种的细胞分离出来,通过同位素的测量,用以检测正在分裂细胞占种群的比例。另外, Rivkin^[15] 还尝试用同位素标记的锗检测硅藻细胞硅质壁的周转速率,或同位素标记氨基酸来估算正在分裂细胞占种群的比例。这种方法有其缺陷,首先,需要花费大量的时间,将每个细胞挑出来是相当费时费力的,而且挑出的细胞由于同位素含量很低,液闪计数需要相当长的时间,其次,这种方法很难检测 $<10 \mu\text{m}$ 的浮游植物种的比生长率,最后,也是最重要的,这种方法在将物种比生长率(species-specific growth rate)转换为群落比生长率时存在困难,而且,这种方法会低估浮游植物的比生长率^[18]。

尽管有以上缺点,但人们依然愿意使用这个方法,主要是其准确率和精确率比较高。近来有人使用更为精确的模型去估算浮游植物比生长率^[19,20]:

$$\mu = \frac{1}{m t_d} \sum_{i=1}^m \ln(1+f_i)$$

其中 t_d 是细胞分裂周期时间, m 是固定时间间隔的次数, f_i 是第 i 次取样中,未分裂细胞占整个种群的比例。这个模型主要有 2 个缺陷:细胞分裂周期的确定需要进行单种纯培养;与自然种群存在一定的差异^[20]。基于以上原因,有人怀疑此方法的可行性^[21]。于是,另外一个改进方法就是使用简单的浮游植物细胞分裂周期信号标记物,比如成对细胞出现的频率或细胞高浓度 DNA 含量等^[22-24]。这种改进的好处之一就是不需要进行浮游植物培养,根据现场浮游植物群落细胞分裂周期信号的检测就可以估算出群落的比生长率^[24-29]。

2.2 生物化学指示物法

这一类方法应用同位素标记浮游植物的叶绿素^[30]、类胡萝卜素^[31]或蛋白质^[32]等来估算浮游植

物的比生长率。其中叶绿素的标记法使用最多^[33]。它可以同时估算比生长率和 C Chl-a 的比率。

Laws^[33] 和 Redalje^[34] 提供了 Redalje-Laws 叶绿素法详细的原理和数学描述, 其中的变量和参量描述见表 1^[35]。

表 1 Redalje-Laws 叶绿素法估算比生长率所需变量
Table 1 The variables used in the calculation of the specific growth rate, using the Redalje-Laws procedure

变量	单位	描述
C	μg C / (样品 · h)	培养期间 C 的固定
μ	h ⁻¹	比生长率
1.05	无量纲	同位素分辨率
A'	Dpm / 样品	总颗粒物中 ¹⁴ C 放射性
C _p	μg C / 样品	培养结束后浮游植物中 C 含量
I'	Dpm μg C ⁻¹	溶解无机碳的比放射性
R _{chl}	Dpm μg C ⁻¹	叶绿素 a 中碳的比放射性
t	h	培养的时间

同用 ¹⁴C 方法测定初级生产力类似, 将培养后的浮游植物群落分为 2 份: 其中一份用来估算总浮游植物群落的放射性 A' 结合溶解无机碳的比放射性 I' 应用下式可以获取初级生产力:

$$C = \frac{1.05A'}{I' t}$$

另外一份用来测定叶绿素 a 中碳的比放射性, 通常用薄层层析 (TLC) 或高效液相 (HPLC) 的方法将叶绿素 a 组分分离并测定叶绿素 a 中碳的比放射性 (R_{chl}'), 这样培养结束后浮游植物中 C 含量就可以由下式求出: C_p = $\frac{A'}{R_{chl}'}$ 根据浮游植物的指数生长模型可以推出如下公式来计算比生长率:

$$\mu = \frac{-\ln \left(1 - \frac{1.05R_{chl}'}{I'} \right)}{t}$$

注意上式的单位是 h⁻¹, 它的假设条件是浮游植物处于稳态增长的状态, 也就是新增加的叶绿素 a 和其他浮游植物的含碳颗粒物分子具有相同的标记能力。但 Redalje^[36] 和 Goericke 等^[37] 证实这个假设的成立有一定的限制。当荫生浮游植物改变环境处于高光照射条件下后或阳生浮游植物处于阴暗条件下后, 其 C Chl-a 比率会降低或增高, 使得 Redalje-Laws 叶绿素法低估或高估比生长率。Goericke 等^[37] 的实验表明当培养浮游植物时叶绿素 a 的周转速率并不明显, 他们因此用一个更复杂的公式来计算比生长率, 同时他们推荐用一个长的培养周期

(24 h) 来估算比生长率。Jespersen 等^[38] 发现叶绿素 a 的标记速率要高于总浮游植物碳库, 这样 Redalje-Laws 叶绿素法会高估比生长率。

Redalje-Laws 叶绿素法是浮游植物比生长率测定较常用的方法, 应用此方法 Welschmeyer 等^[39]、Gieskes 等^[40] 和 Laws 等^[41] 等发现热带大洋寡营养盐海域中的浮游植物具有很高的比生长率。Gould 等^[35] 修改此方法, 首次测量了底栖硅藻的比生长率。

还可以修改 Redalje-Laws 叶绿素法来估算不同浮游植物类群的比生长率。如 Gieskes 等^[34] 通过标记并测定不同类胡萝卜素中 ¹⁴C 的放射性, 来应用 Redalje-Laws 法估算硅藻和蓝细菌的比生长率。Strom 等^[42] 应用上述改进法测定了亚北极太平洋区硅藻的比生长率。Goericke 等^[43] 详细地介绍和改进了类胡萝卜素标记法。Pinckney 等结合 ¹⁴C 标记法和 HPLC 法可以对不同类群浮游植物的比生长率进行精确和较快速的估算^[44, 45]。

D'itullio & Laws^[32] 拓展了一种可以测定浮游植物细胞蛋白质组分中放射性吸收量的方法, 这样就可以知道浮游植物细胞中的 C N 比率, Goldman^[46] 证实浮游植物细胞中的 C N 比率可以推测出浮游植物的相对比生长率 μ / μ_{ax} (relative specific growth rate)。应用上述的 Redalje-Laws 和 D'itullio-Laws 方法, Laws 等^[47] 发现在热带寡营养盐的涡旋中浮游植物的比生长率很高, 而且是接近最大比生长率的, 这就证实了在这些海域浮游植物的生长很大程度上依赖于浮游动物营养盐的再生速率^[48]。

2.3 模型法

Erppley^[49] 应用叶绿素的比生长速率或同化数与 C Chl-a 比率的关系可以估算浮游植物比生长率, 其表达如下:

$$\mu = \frac{1}{t} \log_2 \frac{C \text{ Chl-a} + \frac{C}{\text{Chl-a}}}{C \text{ Chl-a}}$$

这是一个相对较为简单的模型。其它的比生长率估算模型一般都有至少 9 个以上的参数, 而且是针对特定浮游植物生长环境条件下进行的模拟^[49-55]。大部分的模型是建立在海洋浮游植物的生长是稳态生长的假设之下, 这就说明这些模型大多是对物种的最大生长率的模拟。也有少数模型是应用动态模型来描述浮游植物的生长过程的^[50], 这一类的模型可以更真实地反映浮游植物随环境变化的生长情况, 但这些模型又存在复杂性和难以实现的缺点。总的来说, 应用模型法来研究海洋浮游植

物的比生长率虽然可以对很多生长过程,如光^[49-52]、温度^[8, 51-53]和营养盐^[54, 55]限制,以及一些有用的参数,如 C Chl-a 比率,有个较清楚的了解,但由于需要的参数过多,所以较少被应用于比生长率的研究。

2.4 稀释法(去除摄食者培养法)

稀释法针对现场中无法将浮游动物和浮游植物分离培养的情况下提出的一种测定浮游植物群落比生长率的方法,它根据改变摄食者的浓度而间接地测算出浮游植物比生长率的一种简洁方法^[72],其原理如下:

假设给定的浮游植物初始种群数量为 P_0 ,如果只考虑培养体系中浮游植物的生长只受浮游动物摄食的限制(其中浮游植物比生长率为 μ ,这里的比生长率实际上就是最大比生长率,浮游植物摄食率为 σ)。培养一段时间后,混合有浮游动物的浮游植物种群数量为 P_t ,那么浮游植物种群生长情况为:

$$P_t = P_0 \cdot e^{(\mu - \sigma)t}$$

如果将浮游动物原水样与无颗粒海水按一定比例(d)稀释,这样浮游动物的摄食率就会按一定比例下降,培养一段时间后,混合有 d 比例浮游动物的浮游植物种群数量为 P_{td} ,那么浮游植物种群生长情况为:

$$P_{td} = P_0 \cdot e^{(\mu - d\sigma)t}$$

其中,混合海水中浮游植物的比生长率 μ 不会改变,浮游动物的摄食率却因动物数量的减少而按比例降低,变为 $d\sigma$ 。这样通过比较不同稀释程度混合海水中培养的浮游植物种群数量变动就可以求出浮游动物的摄食率和浮游植物的比生长率,同时还可以得到浮游植物的净生长率 (μ (net growth rate), $\mu = \mu - \sigma$)。在实际操作时,为了结果的精确性,常常需要做多个稀释度和平行处理。不是直接对上述方程联合求解,而是对每个培养瓶进行浮游植物表观生长率 (Apparent Growth Rate, AGR) 计算,公式如下:

$$AGR = \frac{\ln(P_t/P_0)}{t}$$

同时计算每个培养处理的实际稀释因子 (Actual Dilution Factor, ADF) 如下:

$$ADF = \frac{P_0(X_1)}{P_0(X_0)}$$

其中, $P_0(X_1)$ 是初始培养处理中 X_1 组分的浮游植物现存量, $X_1 = 1 -$ 无颗粒水占培养水的比例, $P_0(X_0)$ 是初试培养处理中未稀释组分的浮游植物现存量。

最后应用最小二乘法计算 AGR 和 ADF 的线性回归方程,方程的截距为浮游植物的内禀生长率 (K) 斜率为浮游动物的摄食率。

这种方法简单易行,其主要的优点是可以现场操作。但是它的应用也有一定的限制,首先,它的应用是存在 3 个假设的前提: 现场浮游植物的生长是呈指数关系的,也就是尽管在很短的时间内生长率会有波动,但在一天的培养时间内它的平均值是指数关系的; 浮游植物生长率是非密度制约的,也就是浮游植物生长不会受营养盐的限制; 微型浮游动物对浮游植物的摄食率也是非密度制约的,在不同的稀释度下微型浮游动物摄食率不会发生变化^[56, 57]。其次,根据去除浮游动物的粒径大小,研究的浮游植物对象不是浮游植物全部粒径谱的生长情况。如通常是使用 200 μm 的筛绢滤除掉 $>200 \mu\text{m}$ 的浮游动物,但同时也去除了 $>200 \mu\text{m}$ 的浮游植物。最后,如果使用集团测量生物量就很难获得物种或各类群浮游植物的比生长率。

尽管有以上的缺点,这种方法还是现在浮游植物比生长率研究最常用的方法^[56-64]。除了最基本的方法外,很多人进行了改进。如 Gallegos 等^[58]利用稀释法和 ^{14}C 标记实验估算 C Chl-a 比率, Strom 等^[42]利用 HPLC 精确分析浮游植物色素组分, Brown 等^[59]应用流式细胞仪分析微微型浮游植物, Wolfe 等^[60]测定细胞内 DMSP, 以获取更为准确的比生长率。

3 海洋浮游植物比生长率分布的概况

一般来说,近岸富营养的海域浮游植物比生长率就明显高于大洋寡营养的海域,在大洋中浮游植物群落比生长率很少会超过 0.5/d,而在近岸往往会超过 0.5/d,甚至超过 1/d。如 Eppley^[6]研究发现,在马尾藻海和南加利福尼亚流等寡营养水域,浮游植物的“比生长率”平均为 0.357/d,而在秘鲁海流、西南非洲和西阿拉伯海等海域,浮游植物的“比生长率”平均为 0.82/d。

但在近岸水域这样一个小的范围内,却是离岸越远浮游植物的比生长率越高^[61],这是和浮游植物对营养盐的需求与利用情况有关的。离岸越近浮游植物可获得的营养盐越充足,其对营养盐的竞争压力越小,较为适中的比生长率就足以满足浮游植物的生长需求。而离岸越远浮游植物对营养盐的竞争越激烈,浮游植物只有通过提高比生长率来满足生长的需求。Edwards 等^[62]在阿拉伯海和 Stelfox-

Widdicombe 等^[63] 在北海的实验都符合上述的情况。当然最终决定浮游植物群落比生长率的是其物种组成。近岸大细胞浮游植物在群落中比重高,根据 Rubner 定律^[65],大细胞浮游植物的生长率要小于小细胞浮游植物。这样近岸大细胞为主的浮游植物群落的比生长率就要小于离岸小细胞为主的浮游植物群落。Rivkin 等^[64]证实,在自然群落中浮游植物的小粒级的聚球藻(*Synechococcus*)就具有比其他浮游植物高出许多的比生长率。

4 中国近海海洋浮游植物比生长率研究展望

浮游植物群落比生长率的研究对正确估算海区初级生产力具有重要的意义。通过以上的比较研究我们认识到海区浮游植物群落比生长率主要是由组成群落的各不同生物学特性浮游植物物种所决定的,它受到光线、温度、营养盐以及物种自身的生活史影响。中国对海洋浮游植物比生长率的研究还很薄弱,尤其是现场浮游植物群落的实测数据还很少,这种现状不利于我们对海洋生态系统的深入了解,今后需要在此方面加大研究的力度。具体有以下关键科学问题需要解决:

(1) 在各近海区浮游植物群落比生长率及其季节分布缺乏基本状况的了解,建议使用稀释法进行现场研究。对东海黑潮区和南海海盆区等大洋海域,使用高分辨率的比生长率研究方法如同位素标记细胞生化组分析法。

(2) 对中国近海浮游植物关键物种的比生长率进行实验室和现场的研究,为估算中国近海浮游植物群落比生长率奠定基础。

(3) 在浮游植物群落比生长率的基础上,了解浮游植物初级生产其它重要相关参数如碳生物量和 C:Chl 比率等,进一步对中国近海初级生产力进行准确估算。

(4) 但我们需要明白的是,现在所有测定的浮游植物比生长率都是对颗粒态碳通量过程的研究,如何准确估算海洋浮游植物溶解态的“生产率”也是今后研究的重要方向之一。

参考文献(References):

[1] Sarmiento J L, Toggweiler J R, Najjar R. Ocean carbon-cycle dynamics and atmospheric pCO₂ [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 1988, 325: 3-21.
[2] Charlson R J, Lovelock J E, Andreae M O, et al. Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate [J]. *Nature*, 1987, 326: 655-661.

[3] Sathyendranath S, Gouveia A D, Shetye S R, et al. Biological control of surface temperature in the Arabian Sea [J]. *Nature*, 1991, 349: 54-56.
[4] Fan Yuanbing, Pu Shushen. Research progress in oceanographic sciences of China relevant to global change [J]. *Advances in Earth Science*, 1998, 13(1): 62-71. [范元炳, 蒲书箴. 我国海洋科学领域的全球变化研究进展 [J]. *地球科学进展*, 1998, 13(1): 62-71.]
[5] Tang Qisheng, Su Jian. Study on marine ecosystem dynamics and living resources sustainable utilization [J]. *Advances in Earth Science*, 2001, 16(1): 5-11. [唐启升, 苏纪兰. 海洋生态系统动力学研究与海洋生物资源可持续利用 [J]. *地球科学进展*, 2001, 16(1): 5-11.]
[6] Chen Jianfang. New geochemical proxies in paleoceanography studies [J]. *Advances in Earth Science*, 2002, 17(3): 402-410. [陈建芳. 古海洋研究中的地球化学新指标 [J]. *地球科学进展*, 2002, 17(3): 402-410.]
[7] Sommer U. Competition and coexistence [J]. *Nature*, 1999, 402: 366-367.
[8] Eppley R W. Temperature and phytoplankton growth in the sea [J]. *Fishery Bulletin*, 1972, 70: 1063-1085.
[9] Lettley J W, Bonin D J, Maestrini S Y. Problems in estimating marine phytoplankton growth, productivity and metabolic activity in nature: an overview of methodology [J]. *Oceanography and Marine Biology (An Annual Review)*, 1983, 21: 23-66.
[10] Sun Jun, Liu Dongyan, Qian Shuben. Study on phytoplankton biomass I. Phytoplankton measurement biomass from cell volume or plasma volume [J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 1999, 21(2): 75-85. [孙军, 刘东艳, 钱树本. 浮游植物生物量研究 I 浮游植物生物量细胞体积转换法 [J]. *海洋学报*, 1999, 21(2): 75-85.]
[11] Furnas M. In situ growth rates of marine phytoplankton: Approaches to measurement, community and species growth rates [J]. *Journal of Plankton Research*, 1990, 12: 1117-1151.
[12] Swift E, Stuart M, Meunier V. The in situ growth rates of some deep-living oceanic dinoflagellates: *Pyrocystis fusiformis* and *Pyrocystis noctiluca* [J]. *Limnology and Oceanography*, 1976, 21: 418-426.
[13] Weiler C S, Chisholm S W. Phased cell division in natural populations of marine dinoflagellates from ship-board cultures [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1976, 25: 239-247.
[14] McDuff R E, Chisholm S W. The calculation of in situ growth rates of phytoplankton populations from fractions of cells undergoing mitosis: A clarification [J]. *Limnology and Oceanography*, 1982, 27: 783-788.
[15] Rivkin R B. Radioisotopic method for measuring cell division rates of individual species of diatoms from natural populations [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1986, 51: 769-775.
[16] Rivkin R B, Seliger H H. Liquid scintillation counting for ¹⁴C uptake of single algal cells isolated from natural samples [J]. *Limnology and Oceanography*, 1981, 26: 780-785.
[17] Rivkin R B, Voytek M A. Cell division rates of eucaryotic algae measured by tritiated thymidine incorporation into DNA: Coincident measurements of photosynthesis and cell division of individual species of phytoplankton isolated from natural populations [J].

- Journal of Phycology, 1986, 22: 199-205.
- [18] Vaulot D. Estimation of phytoplankton division rates by the mitotic index method: The fixax approach revisited [J]. Limnology and Oceanography, 1992, 37: 644-649.
- [19] Braunwarth C, Sommer U. Analyses of the in situ growth rates of Cryptophyceae by use of the mitotic index technique [J]. Limnology and Oceanography, 1985, 30: 893-897.
- [20] Campbell L, Carpenter E J. Diel patterns of cell division in marine *Synechococcus* spp. (Cyanobacteria): Use of the frequency of dividing cells technique to measure growth rate [J]. Marine Ecology Progress Series, 1986, 32: 139-148.
- [21] Lin S J, Chang J, Carpenter E J. Can a non-terminal event of the cell cycle be used for phytoplankton species-specific growth rate estimation? [J]. Marine Ecology Progress Series, 1997, 151(1-3): 283-290.
- [22] Chang J, Carpenter E J. Species-specific phytoplankton growth rates via diel DNA synthesis cycles. II. DNA quantification and model verification in the dinoflagellate *Heterocapsa triquetra* [J]. Marine Ecology Progress Series, 1988, 44: 287-296.
- [23] Antia A N, Carpenter E J, Chang J. Species-specific phytoplankton growth rates via diel DNA synthesis cycles. III. Accuracy of growth rate measurement in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum* [J]. Marine Ecology Progress Series, 1990, 63: 273-279.
- [24] Chang J, Dam H G. The influence of grazing on the estimation of phytoplankton growth rate via cell cycle analysis: Modeling and experimental evidences [J]. Limnology and Oceanography, 1993, 38: 202-212.
- [25] Carpenter E J, Chang J. Species-specific phytoplankton growth rates via diel DNA synthesis cycles. I. Concept of the method [J]. Marine Ecology Progress Series, 1988, 43: 105-111.
- [26] Chang J, Carpenter E J. Species-specific phytoplankton growth rates via diel DNA-synthesis cycles. IV. Evaluation of the magnitude of error with computer-simulated cell-populations [J]. Marine Ecology Progress Series, 1990, 65: 293-304.
- [27] Chang J, Carpenter E J. Species-specific phytoplankton growth rates via diel DNA synthesis cycles. V. Application to natural populations in Long Island Sound [J]. Marine Ecology Progress Series, 1991, 78: 115-122.
- [28] Chang J, Carpenter E J. Active growth of the oceanic dinoflagellate *Ceratium teres* in the Caribbean and Sargasso Seas estimated by cell cycle analysis [J]. Journal of Phycology, 1994, 30: 375-381.
- [29] Binder B J, DuRand M D. Diel cycles in surface waters of the equatorial Pacific [J]. Deep-Sea Research II, 2002, 49: 2601-2617.
- [30] Redalje D G, Laws E A. A new method for estimating phytoplankton growth rates and carbon biomass [J]. Marine Biology, 1981, 62: 73-79.
- [31] Geskes W W, Kraay G W. Estimating the carbon-specific growth rate of the major algal species in eastern Indonesian waters by ^{14}C labeling of taxon-specific carotenoids [J]. Deep-Sea Research II, 1989, 36: 127-139.
- [32] DiTullio G R, Laws E A. Diel periodicity of nitrogen and carbon assimilation in five species of marine phytoplankton: Accuracy of methodology for predicting N-assimilation rates and N/C composition ratios [J]. Marine Ecology Progress Series, 1986, 32: 123-132.
- [33] Laws E A. Improved estimates of phytoplankton carbon based on ^{14}C incorporation into chlorophyll a [J]. Journal of Theoretical Biology, 1984, 110: 425-434.
- [34] Redalje D G. The labeled chlorophyll a technique for determining photoautotrophic carbon specific growth rates and biomass [A]. In: Kemp P F ed. Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology [C]. Boca Raton: Lewis Publishers, 1993. 563-572.
- [35] Gould D G, Gallagher E D. Field measurement of specific growth rate, biomass and primary production of benthic diatoms of Savin Hill Cove, Boston [J]. Limnology and Oceanography, 1990, 35: 1757-1770.
- [36] Redalje D G. Phytoplankton carbon biomass and specific growth rates determined with the labeled chlorophyll a technique [J]. Marine Ecology Progress Series, 1983, 11: 217-225.
- [37] Goericke R, Welschmeyer N A. The chlorophyll-labeling method: measuring specific rates of chlorophyll a synthesis in cultures and in the open ocean [J]. Limnology and Oceanography, 1993, 38: 80-95.
- [38] Jespersen A M, Nielsen J, Riemann B, et al. Carbon-specific phytoplankton growth rates: A comparison of methods [J]. Journal of Plankton Research, 1992, 14: 637-648.
- [39] Welschmeyer N A, Lorenzen C J. Carbon-14 labeling of phytoplankton carbon and chlorophyll a carbon: Determination of specific growth rates [J]. Limnology and Oceanography, 1984, 29: 135-145.
- [40] Geskes W W, Kraay G W. Flonction and physiological differences between the shallow and the deep nanophytoplankton community in the euphotic zone of the open tropical Atlantic revealed by HPLC analysis of pigments [J]. Marine Biology, 1986, 91: 567-576.
- [41] Laws E A, Redalje D J, Haas L W, et al. High phytoplankton growth and production rates in oligotrophic Hawaiian coastal waters [J]. Limnology and Oceanography, 1984, 29: 1161-1169.
- [42] Strom S L, Welschmeyer N A. Pigment specific rates of phytoplankton growth and microzooplankton grazing in the open subarctic Pacific Ocean [J]. Limnology and Oceanography, 1991, 36: 50-63.
- [43] Goericke R, Welschmeyer N A. The carotenoid-labeling method: Measuring specific rates of carotenoid synthesis in natural phytoplankton communities [J]. Marine Ecology Progress Series, 1993, 98: 157-171.
- [44] Pinckney J L, Millie D F, Howe K E, et al. Flow scintillation counting of ^{14}C -labeled microalgal photosynthetic pigments [J]. Journal of Plankton Research, 1996, 18: 867-880.
- [45] Pinckney J L, Tammi L R, David F M, et al. Application of photopigment biomarkers for quantifying microalgal community composition and in situ growth rates [J]. Organic Geochemistry, 2001, 32: 585-595.
- [46] Goldman J. On phytoplankton growth rates and particulate C/N/P ratios at low light [J]. Limnology and Oceanography, 1986, 31: 358-363.
- [47] Laws E A, DiTullio G R, Redalje D J. High phytoplankton growth and production rates in the North Pacific subtropical gyre [J]. Limnology and Oceanography, 1987, 34: 905-918.
- [48] Goldman J C, McCarthy J J, Peavey D G. Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in oceanic waters [J]. Nature, 1979, 279: 210-215.
- [49] Steele J H. Environmental control of photosynthesis in the sea

- [J]. *Limnology and Oceanography*, 1962, 7 :137-150.
- [50] Geider R J, Machtyre H L, Kana T M. A dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: Responses of the balanced growth rate and the chlorophyll a: Carbon ratio to light, nutrient limitation, and temperature [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, 148 :187-200.
- [51] Parker A. Empirical functions relating metabolic processes in aquatic systems to environmental variables [J]. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1972, 31 :1 550-1 552.
- [52] Lehman J T, Botkin D B, Likens G E. The assumptions and rationale of a computer model of phytoplankton population dynamics [J]. *Limnology and Oceanography* 1975, 20 :343-364.
- [53] Bierman Jr V J. Mathematical model of the selective enhancement of blue green algae by nutrient enrichment [A]. In: Canale R P. ed. *Modelling Biochemical Processes in Aquatic Ecosystems* [C]. Ann Arbor: Ann Arbor Sciences, 1976. 1-31.
- [54] Bannister T T. Quantitative description of steady state, nutrient-saturated algal growth, including adaptation [J]. *Limnology and Oceanography*, 1979, 24 :76-96.
- [55] Laws E A, Bannister T T. Nutrient- and light-limited growth of *Thalassiosira fluviatilis* in continuous culture, with implications for phytoplankton growth in the oceans [J]. *Limnology and Oceanography*, 1980, 25 :457-473.
- [56] Landry M R, Hassett R P. Estimating the grazing impact of marine microzooplankton [J]. *Marine Biology*, 1982, 67 :283-288.
- [57] Landry M R, Kishitein J, Constantinou J A. A refined dilution technique for measuring the community grazing impact of microzooplankton, with experimental tests in the central equatorial Pacific [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1995, 120 :53-63.
- [58] Gallegos C L, Vant W N. An incubation procedure for estimating carbon-to-chlorophyll ratios and growth irradiance relationships of estuarine phytoplankton [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, 138 :275-291.
- [59] Brown S L, Landry M R, Barber R T, et al. Picoplankton dynamics and production in the Arabian Sea during the 1995 Southwest Monsoon [J]. *Deep-Sea Research Part II*, 1999, 46(8-9) :745-768.
- [60] Wolfe G V, Levasseur M, Cantin G, et al. DMSF and DMS dynamics and microzooplankton grazing in the Labrador Sea: Application of the dilution technique [J]. *Deep-Sea Research Part I*, 2000, 47(12) :2 243-2 264.
- [61] Sun Jun, Liu Dongyan, Wang Zongling, et al. Microzooplankton herbivory during red tide frequent occurrence period in Spring in the East China Sea [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(7) :1 073-1 080. [孙军, 刘东艳, 王宗灵, 等. 春季赤潮频发期东海微型浮游动物摄食研究[J]. *应用生态学报*, 2003, 14(7) :1 073-1 080.]
- [62] Edwards E S, Burkill P H, Stelfox C E. Zooplankton herbivory in the Arabian Sea during and after the SW monsoon, 1994 [J]. *Deep-Sea Research Part II*, 1999, 46(3-4) :843-863.
- [63] Stelfox-Widdicombe C E, Archer S D, Burkill P H, et al. Microzooplankton grazing in *Phaeocystis* and diatom-dominated waters in the southern North Sea in spring [J]. *Journal of Sea Research*, 2004, 51(1) :37-51.
- [64] Rivkin R B, Putland J N, Anderson M R, et al. Microzooplankton bacterivory and herbivory in the NE subarctic Pacific [J]. *Deep-Sea Research II*, 1999, 46 :579-2 618.
- [65] Bertalanffy L von. Metabolic types and growth types [J]. *American naturalist*, 1951, 85 :111-117.

M ARINE PHYTOPLANKTON SPECIFIC GROW TH RATE

SUN Jun¹, NING Xiu-ren²

(1. Key Laboratory of Marine Ecology & Environmental Science, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Second Institute of Oceanography, State Oceanic Administration, Hangzhou 310012, China)

Abstract: The concept of marine phytoplankton community specific growth rate (μ) and its related concepts were discussed. The four basic methods for estimating μ , frequency of dividing cells, biochemical indices, model approaches, and dilution incubations without grazers were reviewed, among them the dilution method was recommended as standard method for preliminary investigations of μ in China seas. After preliminary comparing and analyzing the μ around the world, we found that (1) μ depends on taxa composition of target phytoplankton community, (2) μ is relatively higher in offshore waters than in open seas and oligotrophic waters, (3) μ is even higher in mesotrophic areas than in eutrophic areas in offshore waters, and (4) μ is higher in small-cell-dominated community than in big-cell-dominated community. Many things still poorly understand and more studies on μ are needed in China.

Key words: Phytoplankton; Specific growth rate; Community; Primary productivity; Biomass.