

现代对浮游动物排泄磷的研究概况

杞 桑

(暨南大学生物系)

磷是浮游植物重要的营养元素之一。人们很早就认识到,浮游植物的产量,在一定程度上受到水环境中磷含量的制约。

天然水体中的磷有两个主要的来源。一方面是由于机械的因素,例如降雨时,水流将部分土壤中的磷冲刷并携带至池塘、河流、湖泊和海洋中;人工对水体施肥也属这方面的作用。另一方面为生命活动的结果:死亡的有机体经过微生物的分解,将生物组织中的磷重新释放到水中。活的有机体在代谢过程中也排出一部分磷。显然,由于降雨形成的水流,尤其是人工施

肥,在比较短的时间内就能向水体补充大量的磷。生物体的分解与排泄则是缓慢的、经久不息的过程。生物因素不会改变水中磷的总含量,但却能改变水环境中磷从一种化学结构转变成另一种化学结构的循环速率。浮游动物在代谢过程中排出的磷,对于水中磷的循环起着重要的作用。

早在三十年代就已发现,在海洋浮游植物生长季节,海水中有机和无机状态的磷之间常在迅速交换。在分析这现象时,很自然地想到,浮游动物是直接或间接地摄食浮游植物的。浮游动物的产量受制于浮游植物

的丰歉程度。其次,大多数浮游动物具有昼夜垂直移栖水层的习性。浮游植物吸收磷后,通过浮游动物的垂直移栖,使磷在水中得以重新分布。从这意义上说,浮游动物既受浮游植物的制约,又反过来对浮游植物所必须的磷起着转化和搬运的作用。两者之间构成矛盾统一的关系。加德纳 (Gardiner, 1937) 通过实验证实浮游动物取食浮游植物后,迅速排出可供浮游植物利用的溶解状态的磷化合物。这对阐明水体中磷的循环具有重要的生态意义。但问题并没有得到进一步的研究。直至 50 年代后期,对浮游动物排泄磷的研究才重新受到注意。

50 年代以来,天然水体中生物资源的蕴藏量、变动规律、可供开发利用的程度、以及拟定合理的措施将环境污染对水生生物的影响限制在最小的程度等问题,受到许多方面的关注并投入很大的力量进行调查研究。其中心内容,就是水体生产力。评价水体生产力,基本的环节是对初级与次级生产力的估计。与此同时,新的分析技术和先进的仪器不断出现,越来越扩大和加深人们对水环境的理化性质的认识。在这情况下,浮游动物排泄磷的问题的研究,开始进入新的阶段。1955 年,马歇尔及奥尔 (Marshall & Orr, 1955) 用同位素 ^{32}P 研究了一种海洋桡足类磷的排泄情况,发现桡足类在摄食一段时间后,磷就很快地被排出体外。不久,库欣 (Cushing, 1959) 重复了加德纳的实验,发现排出的磷比加德纳的结果约大 10 倍。斯特尔 (Stelle, 1959) 在评论他们的工作时指出,这可能是由于库欣实验的动物处于食物较丰富的环境所致。换句话说,磷的排泄与浮游动物摄食程度有关。在饥饿时,可能由于排泄作用而使体中磷的损失达 50%。但是,马丁 (Martin, 1968) 在一研究报告中指出,在浮游植物丰富的情况下,浮游动物磷的排泄率即降低。他认为这是因为浮游动物体中的脂肪被积累起来,或者是用于产卵,或者两者兼有;反之,在浮游植物短缺时,体中的脂肪不断被用作能源,结果磷的排泄率即增加了。因此,在浮游植物茂盛的季节里,浮游动物所提供的磷只是浮游植物需要量的一小部分。只是在浮游植物贫乏时,浮游动物所排出的磷才超过浮游植物的需要量,从而使浮游植物及时获得磷的补充,浮游植物产量由此而逐渐得以恢复。

然而,浮游动物所排出的磷究竟能在多大程度上提供浮游植物的需要呢?这是一个十分复杂的问题,要对这问题作出定量的回答,首先要对浮游植物的产量进行估计。估计浮游植物的方法很多,其中赖瑟和延特奇 (Ryther & Yentsch, 1957) 提出下列的关系式:

$$P = \frac{R}{k} (\text{Chp} \alpha) 3.7$$

P 为光合作率, R 为每天相对光合作用量 (Daily

relative photosynthesis), k 为平均透明度, $\text{Chp} \alpha$ 为平均叶绿素量。光合作用量系以每天每平方米所产生的碳的克数表示(克-碳/米²/天)。知道了每天产生的碳量,即可用磷和碳的比率求得磷的量。巴洛和毕晓普 (Barlow & Bishop, 1965) 对卡尤嘎 (Cayuga) 湖实验得出的结果平均为 $P:C = 1:170$ 。依据此关系,该湖在夏季以枝角类为主的上层浮游动物所排出的磷足够供应浮游植物的需要。哈格雷夫和吉恩 (Hargrave & Geen, 1968) 按 $P:C = 1:40$ 计算,要维持巴拉斯得奥尔 (Bras d'Or) 湖和莫利森 (Morrison) 湖夏季浮游植物每天每平方米所需的溶解无机磷分别为 7.5 毫克和 15 毫克。前者浮游动物的排泄量可够浮游植物的需要,后者则仅能供应其需要量的 20%。哈里斯 (Harris, 1959) 报道浮游动物排出的磷仅为浮游植物需要量的 1/2。波默罗伊等 (Pomeroy et al, 1963) 得出的结果为 1/3—1/10。甘特和布拉茨卡 (Gant & Blazka, 1974) 在对乌干达的一个湖泊中浮游动物年排泄量与磷的输入量估计时指出,两者之比约为 2.7。可见,各作者得出的数值出入很大,原因可能是多方面的。就浮游动物的个体状况而言,不同的发育时期磷的排出量也不一样。正在产卵的雌性哲镖水蚤 (*Calanus*), 较不产卵的个体排泄率低,这似乎表明前者对食物的利用率较高^[10]。

被浮游植物吸收的磷,通过浮游动物转化成能被浮游植物再次利用的磷化合物,其循环速率也与动物的种类,个体大小和生理状态有密切关系。个体越小,代谢率越高,磷在动物体内滞留的时间越短。例如,体重为 12 克的瓣鳃类,体中总磷更新的时间为 438 天。体重 0.6 毫克的端足类,约需 31 小时。但体重仅为 0.4×10^{-3} 微克的纤毛虫,只需 14 分钟^[6]。哲镖水蚤 (*Calanus*) 约经 20 天即排出全部的总磷。浮游动物磷的排泄速率与体重(干)的关系为:

$$R = A \cdot W^B$$

R 为排泄速率 (微克原子-磷/克/小时), W 为体重(干), A 和 B 为常数。

显然,在磷的循环过程中,将有一部分磷存在于动物的粪便中而暂时沉积于水底。因此,通过浮游动物的转化,毕竟会损失一部分磷。对营养生成层测定的结果,估计有 2% 的总磷含于粪便颗粒中而形成沉积。这种估计可能会偏低,但与一般认为浮游动物对磷的转化率是相当高的看法,并没有太大的矛盾。

浮游动物所排出的磷是什么化学结构,这也是一个重要的问题,里格勒 (Rigler, 1961) 发现大型蚤 (*Daphnia magna*) 排出的磷均为正磷酸盐。用同位素方法得出的结果是,在粉红蚤 (*Daphnia rosea*) 所释放出的可溶性磷中,有 95% 为正磷酸盐。但用常规的钼兰法,测得的磷酸盐仅为 60%^[11],这种差异被认为是历时较长的实验中,由于磷酸盐的再循环而使结果

偏低。相反,有的实验所得出的结果不是无机磷酸盐为主,而是可溶性有机磷占75%。

浮游动物排泄磷,与动物本身的各种因素有关,而且受到倏忽多变的环境条件的影响,加上实验方法各有所不同,使结果不易进一步分析比较,彼得和里格勒(Peter & Rigler, 1973)将若干主要的因素综合成一回归方程:

$$E = 0.0286e^{(0.0387T + 0.00001C - 3.34P)W^{-0.383}}$$

E 为磷的排泄率, T 为温度, C 为食物浓度, P 为食物中磷的含量, W 为动物重量。该作者认为,此模式对于那些短期的实验,理论与实验所得的结果是拟合的。彼得(Peter, 1975)曾对此进一步从理论上探讨,但至今尚未见到被其他人所采用。

和其他科学实验一样,在浮游动物排泄磷的研究中,由于方法、条件和实验动物的不同,结果往往相差悬殊,有时竟达千倍。争论难免就由此而产生了。在一些较早的实验中,曾在培养动物的水中加入抗生素以抑制细菌对磷的消耗,后来此法被认为不可靠。而用同位素方法所测得的结果较高,提高了精确度。然而有人认为,尽管如此,目前尚缺乏足够的证据否定在这方面的研究中继续使用常规的钼兰法^[1]。除了方法之争外,一些新概念也出现了。例如,在温跃层以上的浮游植物,其营养物质的供应,可能更多地是依赖于浮游动物所排出的磷。对于那些微型的浮游生物,如异营养性的原生动物,除直接作为某些水生动物的饵料基础外,可能更重要的是它们是磷的转化者。还有,由于细菌对磷有很大的吸附力,浮游动物吞食细菌,实际上也部分地吞食了自身排出的磷。这些都对水体中磷的循环提供新的基础理论,使我们对浮游动植物之间的复杂关系,比传统的说法有了新的认识,给今后水体生产力的研究增加了新的内容。

参 考 文 献

- [1] Barlow, J. P. & J. H. Bishop., 1965, *Limnol. Oceanog.* 10 (Suppl.): R15—R24.
- [2] Bishop, J. W. & J. P. Barlow., 1975, *Ibid.* 20 (1): 148—149.
- [3] Cushing, D. H., 1959, *Min. Agr. Fishery Invest.*, London Ser. II, 6: 1—40.
- [4] Gant, G. G. & P. Blazka., 1974, *Limnol. Oceanog.* 19(2): 313—325.
- [5]* Gardiner, A. C., 1937, *J. Caonseil. Conseil Perm. Intern. Xploreation Mer.*, 12: 144—146.
- [6] Hargrave, B. T. & G. H. Geen., 1968, *Limnol. Oceanog.* 13(2): 332—342.
- [7] Harris, E. 1959, *Bull. Bingham Oceanog. Collect.* 17: 31—65.
- [8] Jahannes, R. E., 1964, *Science*, 146: 923—924.
- [9] Marshall, S. M. & A. P. Orr., 1955, *The Biology of A Marine Copepod Calanus finmarchicus* Gunnerus, Oliver and Boyd, London, 188p.
- [10] ———— 1961, *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 41: 463—483.
- [11] Martin, J. H., 1968, *Limnol. Oceanog.*, 13(1): 63—71.
- [12] Peter, R. & D. Lean., 1973, *Ibid.* 18(2): 270—279.
- [13] Peter, R. H. & F. H., Rigler, 1973, *Ibid.* 18(6): 821—837.
- [14] Peters, R. H., 1975, *Ibid.* 20(3): 858—859.
- [15] Pomeroy, L. R. et al., 1963, *Ibid.* 8: 50—55.
- [16] Rigler, F. H., 1961, *Ibid.* 6(2): 165—174.
- [17] Ryther, J. H. & C. S. Yentsch, 1957, *Ibid.* 2: 281—294.
- [18] Stelle, J. A., 1959, *Biol. Rev. Camb Phil. Soc.* 34: 129—158.

* 原文未见。