

異營浮游細菌在海洋生態系統內之功能與生長控制機制

夏復國

一、序論

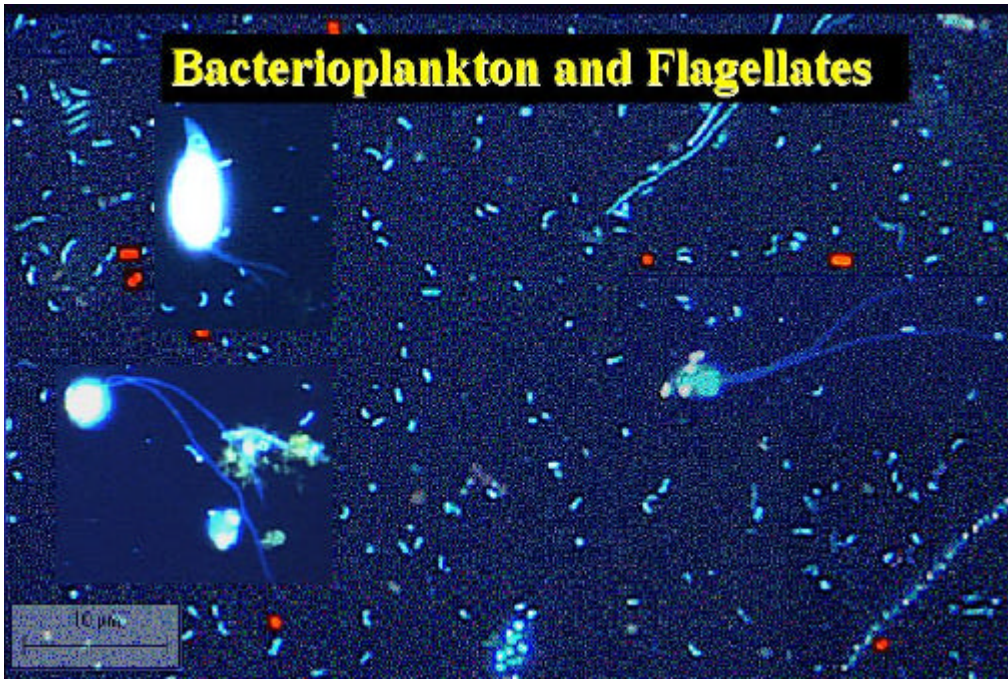
小時候，常常在夜空下數著天上的星星，心中不禁狐疑著，為什麼數也數不完？這個問題的答案，卻從來沒有認真地去探索過。如今在螢光顯微鏡下計數著海水樣品內的星星 - 異營浮游細菌(圖一；以下簡稱異浮菌) - 不但成為例行工作，而有關為什麼它們的數目及生長率會因地因時而不同，反而成為這十數年來我苦苦尋思的重要課題。

二、異浮菌的定義與量測

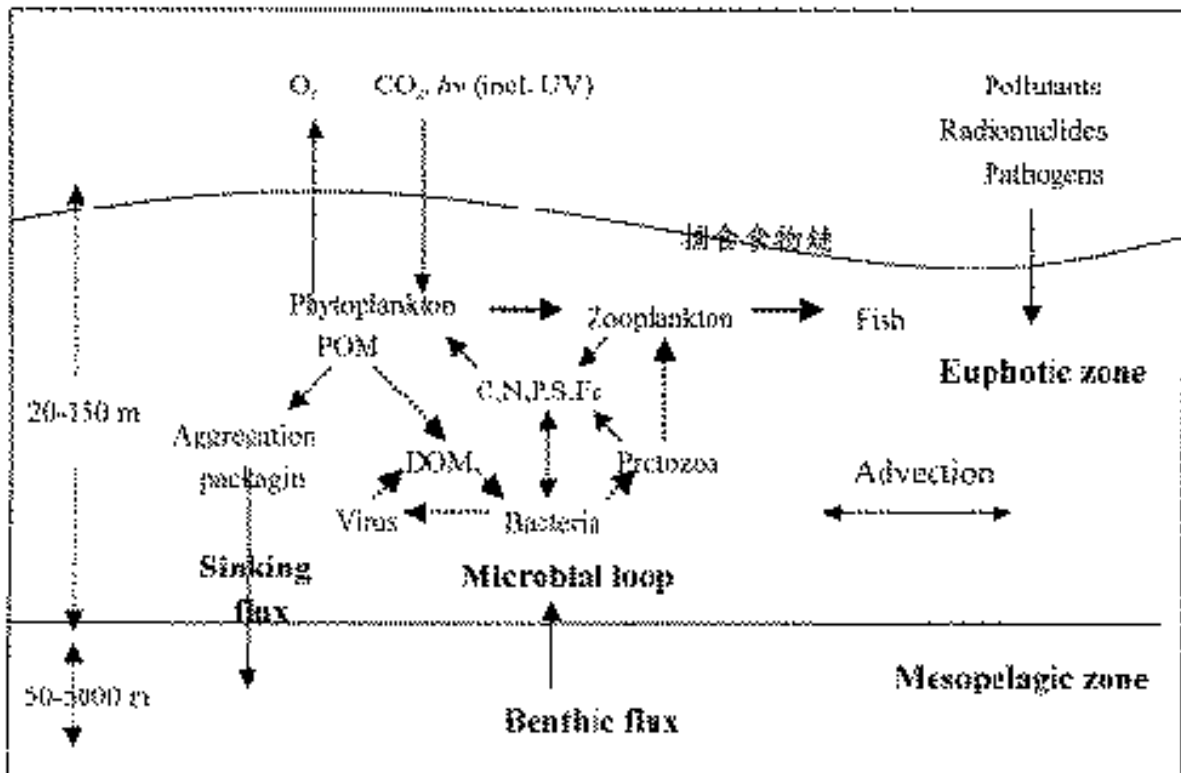
異浮菌是單細胞的原核生物，大小在 $1-2 \mu$ (10^{-6} m)之間。如不將濾過性病毒視為生物，異浮菌是海洋中單位容積內數目最多的生物，每毫升中可有 10^5 (大洋貧養區) - 10^9 (河口優養區)隻。異浮菌必需仰賴其它生物所產生的溶解態有機物質(DOM)用以生存(長)，因此長久以來被定義為分解者。在 70 年代以前，因受限於測量技術，異浮菌在水域生態學的範疇內並不受到重視，它們被認定是數目少且活性不高的一群。隨著螢光顯微鏡計數法[11]及 ^3H -胸腺嘧啶[8]吸收法的發展，異浮菌在微生物生態的研究舞台上，開始展現另一全新的風貌。目前，異浮菌的數目大多都是以 DNA 或 RNA 染劑在螢光顯微鏡下計數，所得之數目(cell/L)乘以“細胞-碳含量”轉換係數 (CCF; 2.0×10^{15} gC/cell) 變成以碳為單位之異浮菌生物量(BB; $\mu\text{gC/L}$)；生產力則是將 ^3H -胸腺嘧啶(thymidine)注入活體水樣培養後，經閃爍計數器(scintillation counter)測其吸收率 (TdR; pM/h)，最後再將經“TdR-細胞合成率”轉換係數 (TCF; 1.18×10^{18} cell/mol TdR; [8])變成以碳為單位之異浮菌生產力 ($\mu\text{gC/L/h}$)。將 BP 除以 BB 即得異浮菌的置換率 ($B\mu$; d^{-1})，三者之關係 $BP = BB \times B\mu$ 。以全球平均而言，異浮菌生產力與浮游植物初級生產力的比值約為 20% [5]。

三、異浮菌的生態角色

近年來海洋中“微生物環” [1,12]的研究顯示，異浮菌也會被異營原生動物(纖毛蟲、鞭毛蟲)攝食，將生物源 DOM 進一步傳遞回捕食食物鏈(grazing food-chain)之內。海洋系統中，異浮菌生長所需 DOM 的供給可以有好幾個來源(圖二)，包括浮游植物的泌液作用、浮游動物的“濫食”作用、水中生物的排泄物、以及由生物死亡後與受病毒感染後分解所釋放出來的有機質 [6]。在近岸海域，非生物源的外部輸入像是河川輸入或是底泥沉積物的再懸浮，也都可提供支持異浮菌生長所需的 DOM。在遠離陸地影響的大洋中，在較長時間(季節性的)或較大空間(跨越不同水域系統)的尺度中，浮游植物的初級生產力常常被認定是主宰異浮菌生長時空變異的主因[3,4]。但在環境中 DOM 的碳氮(或磷)比高於異浮菌本身碳氮(或磷)比的狀況下，異浮菌也可能轉而吸收無機 NH_4 (或 PO_4)，而與浮游植物競爭無機營養鹽[16-18]，使得細菌在氮(或磷)的生地化循環中扮演著或為“吸收者”與或為“釋出者”的雙重角色(圖二)，[7] (Azam, 1998)。截至今日，微生物生態學者仍然不易去定量在不同的水域系統中，由生物源與非生物源 DOM 供應各自在異浮菌的生長上貢獻了多少的比重 問題的癥結就在於 DOM 供應源的高度複雜性。尤有甚者，其他的外在控制因子如溫度、無機營養鹽(NH_3 , PO_4) 等，可能同時影響異浮菌的生長。在研究環境因子對 BP 的影響時，需注意到不同的因子會做用在不同的“成分”之上。例如原生動物的捕食(bacterivory)及病毒感染(viral lysis)多是直接影響 BB，物理因子(如水溫，紫外線)及生長所需基質(如 DOM, NH_3 , PO_4 , Fe^{+2})的供應率則是多作用於 $B\mu$ 。在海洋有機碳的儲量中，溶解態有機碳(DOC)占了 90% (其餘為顆粒態有機碳)以上，而異浮菌又是 D O C 的 唯 一



圖一 螢光顯微鏡下的異營浮游細菌。大型具鞭毛者為雙鞭毛虫(dinoflagellate)，多為異營菌的捕食者。
照片來源：百慕達生物研究站(BBSR)網站資料。



圖二 海洋中元素循環與微生物環(microbial loop)示意圖 (改繪自 Azam 1998)。

消耗者，一般相信無論在大尺度(全球)或小尺度(地區性)的水域生態系中，異浮菌在調節有機碳的累積、輸出以及轉化等作用中都扮演了極為重要的角色[2,3,10]。因此，除了環境因子如何調控異浮菌生長的研究外，異浮菌在海洋無機碳及有機碳循環中所扮演的角色以及它們與全球氣候變遷之間的關聯，亦是晚近倍受關切的議題之一。以下擬就筆者在東海及黑潮所得之研究心得，做較為深入的探討。

四、異浮菌在東海陸棚的時空分佈及控制機制

陸棚區雖然約只佔全球海洋面積的 12%，但卻具有較高的新生產力與輸出生產力，使得它在全球碳通量的循環上佔據了重要的地位([21]及其引用文獻)。此外，由於海岸邊緣多為人口集中之處，且陸棚區多有河川注入，相較於大洋，陸棚也是最容易受到人為干擾的生態系。東海陸棚是世界上最大的陸棚生態系之一。由於有大量的淡水輸入，特別是長江水的注入，使得東海陸棚在物理(包括溫度、鹽度)及化學(包括無機營養鹽與 DOM)等水文狀況，都有極為明顯的梯度變化[23]。而位於長江中游，正在興建中的三峽大壩(Three Gorges Dam)，將於西元 2009 年完工啟用，屆時會對東海陸棚中的生地化循環造成何種衝擊，是我們極度關心的課題[9]。

東海陸棚區冷水期(冬季與春季)，陸棚內、外側分別受到“低溫、富含無機營養鹽”的長江沖淡水與“高溫、貧無機營養鹽”的黑潮所影響。異浮菌的生產力(BP)及置換率(B_{μ})在陸棚內側主要是受到水溫所支配； B_{μ} 的 Q_{10} 值(溫度每升高 10 °C，反應速率改變的倍數；3.1-3.3)與先前在台灣東北海域[17-20]及美國 Chesapeake Bay 河口區[13-15]幾乎完全一致，顯示異浮菌 B_{μ} 對溫度的反應確有共通性且其生長所需基質(DOM)的供應不虞匱乏。但在陸棚外側，BP 及 B_{μ} 與浮游植物初級生產力互成正相觀，意味著它們的變化主要是受到了 DOM 的供應率所控制。基於上述的研究結果，我們認為在暖水季節(夏季與秋季)時，當整個陸棚中的水溫不再成為限制因子的情況之下，細菌的生長(B_{μ})會受到 DOM 的供應速率所控制。因此

預期應該會觀察到 BP 及 B_{μ} 與初級生產力(PP)之間會呈現正相關的情況。當 B_{μ} 與 PP 出現正相關時，傳統的解釋幾乎都是認為異浮菌的生長是受到浮游植物有機基質(DOM)排放率的控制[3]，但在東海的案例中[21]，我們提出另一種可能的解釋，異浮菌與浮游植物的生長可能同時受到 NH_3 供應率的限制，在共同變化(co-variation)的狀況下，在空間的分佈互成正相關。

五、異浮菌在東海陸棚有機碳循環中的重要性

以碳循環觀點而言，自營性生物(浮游植物及藍綠藻)是海洋中將無機碳轉化為有機碳的惟一途徑(初級生產力, PP)。大略分之，有機碳產物以顆粒態及溶解態二種型式存在於水體之中。它們最終的命運有三：沈降或運送至深海中埋藏(此亦稱之為 biological pumping 生物幫浦作用)，或經異營分解作用轉化為無機碳。因此 PP 與 BP 的比值約略可以做為某一水域系統是無機碳的源(source)或匯(sink)的指標。在綜合數個大洋系統之研究成果，Ducklow[5]認為 BP:PP 的全球平均比值不應超過 25%。東海陸棚內 BP:PP 的平均比值在 17-20%之間[19]。經由二種不同模式的運算[22]，異浮菌有機碳的消耗率分別為 430 及 482 $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ；反觀東海陸棚所量測的年平均 PP 約在 400-500 $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ 左右[9]。此一結果顯示東海陸棚在異浮菌的作用下，可能不會是一個無機碳強而有力的匯。另一個令人關切的議題是，東海內側近岸陸棚區內的異浮菌生產力，在冷水期(冬春季)時是受到水溫的控制。如果全球氣溫持續上昇，異浮菌在冷水期的有機碳消耗率可以預期的會隨之提昇；如果有機碳的合成率(即 PP)不隨全球氣溫上昇而增加，那麼東海(及全球其它近岸水域)會越來越傾向變成一個無機碳源的系統。

六、結語

由古至今，海洋在政治、經濟、人文各個層面都有著極端重要的功能。台灣四處環海，具有不同風貌的海域系統，包括珊瑚礁、紅樹林河口、岩岸、沙岸、海底熱泉、湧升流及大洋(黑潮)等。在全球氣候變遷及環境資源永續

經營的雙重要務之下，海洋基礎研究的重要性實不容吾等予以忽視。筆者自 1993 年返國服務以來，全程參與國內數個海洋整合型計劃，深切體會海洋研究確有其“原罪” - 耗錢、耗事且受限於天候。這些困窘在國科會長年的支持及國內海洋學者的合力衝刺下，台灣的海洋研究已成功地揚聲於國際舞台。已於 2000 年『陸棚研究；Cont. Shelf Res.』專刊中發表了 13 篇本土的研究成果。此外，2002 年『深海研究；Deep-Sea Res.』專刊亦將付梓，其內容及篇幅更勝於前者。即雖如此，如欲將海洋基礎研究成果進一步擴展到實際的應用與管理(application & management)層面，政府設立國家級的專職統籌機構，亦屬刻不容緩之工作。

參考文獻

- [1] F. Azam, T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gray, L. A. Meyer-Reil and F. Thingstad *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10**, 257 (1983).
- [2] C. A. Carlson, H. W. Ducklow and A. F. Michaels, *Nature* **371**, 405 (1994).
- [3] J. J. Cole, S. Findlay and M. L. Pace, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **43**, 1 (1988)
- [4] P. Conan, C. T. Turley, E. Stutt, M. Pujo-Pay and F. V. Wambeke, *Aquat. Microb. Ecol.*, **17**, 131 (1999).
- [5] H. W. Ducklow, *FEMS Microb. Ecol.*, **30**, 1 (1999).
- [6] H. W. Ducklow, and C. A. Carlson, In K. C. Marshall (ed.) *Advance in microbial ecology*, NY, Plenum. p.113 (1992).
- [7] J. A. Fuhrman, In Falkowski, P. G. and A. D. Woodhead (eds). *Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea*, NY, Plenum. p. 361 (1992).
- [8] J. A. Fuhrman and F. Azam, *Mar. Biol.*, **66**, 109 (1982).
- [9] G. C. Gong, F. K. Shiah, K. K. Liu, Y. H. Wen and M. H. Liang, *Cont. Shelf Res.*, **20**, 411 (2000).
- [10] D. A. Hansell, and C. A. Carlson, *Global Biogeochem. Cycles*, **12**, 443 (1998).
- [11] J. E. Hobbie, R. J. Daley and S. Jasper, *Appl. Environ. Microbiol.*, **33**, 1225 (1977).
- [12] L. R. Pomeroy, *BioScience* **24**, 499 (1974).
- [13] F. K. Shiah and H. W. Ducklow, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **103**, 297 (1994).
- [14] F. K. Shiah and H. W. Ducklow, *Limnol. Oceanogr.*, **39**, 1243 (1994).
- [15] F. K. Shiah and H. W. Ducklow, *Limnol. Oceanogr.* **40**, 55 (1995).
- [16] F. K. Shiah, S. J. Kao and K. K. Liu, *Bull. Mar. Sci.*, **63**, 795 (1998).
- [17] F. K. Shiah, *Aquat. Microb. Ecol.*, **17**, 239 (1999).
- [18] F. K. Shiah, G. C. Gong and K. K. Liu, *Aquat. Microb. Ecol.*, **17**, 247 (1999).
- [19] F. K. Shiah, K. K. Liu, S. J. Kao and G. C. Gong, *Cont. Shelf Res.*, **20**, 459 (2000).
- [20] F. K. Shiah, G. C. Gong, T. Y. Chen and C. C. Chen, *Aquat. Microb. Ecol.*, **22**, 155 (2000).
- [21] F. K. Shiah, T. Y. Chen, G. C. Gong, C. C. Chen, K. P. Chiang and J. J. Hung, *Aquat. Microb. Ecol.*, **23**, 273 (2001).
- [22] F. K. Shiah, G. C. Gong and C. C. Chen, *Deep-Sea Res.*, (accepted) (2002).
- [23] G. T. F. Wong, S. Y. Chao, Y. H. Li and F. K. Shiah, *Cont. Shelf Res.*, **20**, 335 (2000).