

南海內波引發營養鹽輸入對異營性細菌增長之研究

夏復國，陳宗岳

中央研究院環境變遷研究中心

摘要

本研究第一次經由現場調查證明了南海內波對異營性細菌活性增長的影響。南海是個絕佳研究內波的區域，它分別擁有上舉型內波，下沉型內波，以及無內波影響三個區域。我們把後面兩個區域定義為控制組。本研究在這三個不同物理條件的區域於 2009 年至 2012 年期間進行了九次 24 小時周期的調查。現場調查顯示最小深度平均細菌生產力 (IBP; $\sim 1.0 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) 與比生長速率 (IB μ ; $\sim 0.1 \text{ d}^{-1}$) 相當接近。而上舉型內波區域的 IBP ($6\text{-}12 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) 與 IB μ ($0.55\text{-}1.13 \text{ d}^{-1}$) 的最大值高於控制組 (IBP $1.7\text{-}2.1 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$; IB μ $0.13\text{-}0.24 \text{ d}^{-1}$) 有五倍之多。東沙西北站的兩次重複現場調查顯示了截然不同結果。第一次調查 (NW1) 期間屬於退潮期，而 IB μ 的表徵接近對照組；然而第二次調查 (NW2) 期間屬於漲潮期，而 IB μ 的表徵則接近上舉型內波組。這個發現顯示異營型細菌的活性可能與潮汐週期有關。

紀念 KK

1993 年的 9 月踏進了 KK 的實驗室，開始了我在東海陸棚生地化研究的 post-doc 生涯。我是 KK 的也是海洋學門的第一個 post-doc。在相識的 22 年的歲月裡，KK 對我研究及人生觀各個層面的影響無疑是巨大的。KK 是個熱愛科學及生活的人，他對主內生活的追求更是不遺餘力。有他在的地方就像是有一團“活水”流過，總是令人如沐春風的感受到生活及生命的悸動。KK 走了。這是一個大家不願相信，卻又不得不接受的事實。此時此刻，我的心中浮現出的是《提摩太後書 4 之 7 節》中所說話：「那美好的仗我已經打過了；當跑的路我已經跑盡了；所信的道我已經守住了；從此以後，有公義的冠冕為我存留」。KK，安心上路。

引言

南海是世界上少數有顯著內波現象的區域。當海水進入呂宋海峽往西邊的陸棚移動時就會在北南海形成內波。內波在形成之際會在深水區域以下沉型內波的形式存在，然而在進入水深小與兩倍混合層深度的淺水區域時就會轉以上舉型內波的形式存在，這個深度在北南海約略是 100 公尺左右。從生物的角度來看，上舉型內波的存在意味著有”新的”營養鹽輸入的可能性，進而影響這個區域的生物量及其活性。

內波如何影響浮游植物生長從 1970 年代開始就在科學界引起廣泛的注意。然而，內波是否會影響異營性細菌生態一直到現今都沒有得到確切的證據。在南海這個內波頻發的區域，王等人 (2012) 觀察到東沙環礁的西北方有一處高葉綠素濃度的區域，同時把這個現象歸因於上舉型內波注入新的營養鹽造成的結果。潘等人 (2012) 從南海的衛星影像也發現上舉型內波發生的區域其葉綠素濃度要比其他區域要來得高。因此，我們推測在上舉型內波發生的區域異營性細菌的生物量及其活性會因為初級生產力的提高抑或是無機營養鹽的輸入而有所提升。

異營性細菌屬於單細胞原核生物，在海洋中主要以溶解態有機物為食物來源。異營性細菌在水域生態系一般被認為是分解者，也就是營養鹽的再生者。然而，在 1980 年代以後的一些研究顯示在貧養環境下，細菌會直接利用營養鹽而與浮游植物競爭限制營養鹽。因此，水體中無機營養鹽的可利用性可能會直接控制異營性細菌的活性，從而影響到溶解態有機碳動力學。

海洋中異營性細菌的生長週期跨距相當大，近岸河口區域大約只需要數個小時，而貧營養鹽的大洋則需要數個星期。一般來說，經過生物量標準化之後的比生長速率主要受到生長要素包括有機物，無機營養鹽，溫度所控制，而與其被捕食的壓力較無相關。由於伴隨著潮汐週期而來的內波及其帶來的營養鹽輸入會造成水體中物理及生物特性的改變，因此本研究在不同潮汐及內波條件下進行日夜週期調查及營養鹽添加實驗來探討異營性細菌的生長。

材料與方法

本研究與 2009 年至 2012 年利用 5 個航次在北南海的七個站位點進行了九次日夜週期的調查 (圖一)。西北站位於東沙環礁西北約 53 公里處，底深約為 250 公尺。根據 Lynett and Liu (2002) 與 Chao et al. (2006) 的研究，這個站位的內波影響主要是透過”波與波”或是”波與地形”的交互作用所產生的。我們在研究期間造訪西北站兩次，第一次調查 (NW1) 是處於退潮期；而第二次調查 (NW2) 則是處於漲潮期。另外我們在東沙環礁東方 (ES1 & ES2) 及南方 (SS1 & SS2) 受到內波影響的淺水區域個選擇了各兩個站位進行調查，這些站位的底深都在 110 公尺以內。以上這些站位我們定義為上舉型內波站。此外，我們選擇了東南亞長期時間序列觀測站 (ST; 18°N, 116°E) 作為對照組。ST 站底深大於 3800 公尺，過去的研究顯示這個區域沒有受到內波的影響。本研究在此站進行了兩次調查 (ST1 & ST2)。為了直接觀察內波的訊號，我們選擇了在東沙環礁東方底深約為 1000 公尺處放置錨錠，並將此站命名為 ED。ED 站錨錠的設置方式為在水深 500 公尺以淺選取九個深度每隔 5 分鐘紀錄水溫的變化。

在進行日夜週期調查時，每隔 2-3 小時利用科學絞機收集一次水樣，絞機上掛載有壓力計、溫度計、鹽度與螢光探針以及水下光度計同時紀錄各項水文參數。在實測水文參數方面，我們進行了營養鹽 (包括硝酸鹽與磷酸鹽) 及葉綠素濃度的測量。在異營性細菌參數方面，我們則進行了細菌生物量的直接計數與細菌生產力的測量。

結果與討論

從錨錠的資料顯示，ED 站的確受到下沉型內波的影響 (圖二)。內波在 ED 站的振幅高達 300 公尺，同時使得同一水層水體的溫度變化有 8 °C 之多。錨錠的結果也證實了本研究的站位的確位於內波傳遞的路徑上，從而推斷此路徑上的淺水區域會受到上舉型內波的影響。

我們將各項參數深度平均的最大值、最小值以及平均值表示在圖三。結果顯示磷酸鹽、葉綠素及溶解態有機碳濃度無論是平均值或是範圍在對照組及內波組

都沒有顯著差異。在異營性細菌參數方面，ST 站的深度平均生物量 (IBB; $>12 \text{ mgC m}^{-3}$) 高於其他各站 ($\leq 10 \text{ mgC m}^{-3}$) 20% 以上。深度平均生產力 (IBP) 與深度平均比成長速率 (IB μ) 的最小值在各站並無顯著差異，而其值分別為 $\sim 1.0 \text{ mgC m}^{-3}$ 與 $\sim 0.1 \text{ d}^{-1}$ 。除了西北 NW1 之外，上舉型內波組最大 IBP ($>10 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) 與最大 IB μ ($>1 \text{ d}^{-1}$) 高於對照組的最大 IBP ($\sim 2 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) 與最大 IB μ ($\sim 0.2 \text{ d}^{-1}$) 有五倍之多。這樣的結果顯示必定存在著某些原因使得上舉型內波組的最大 IBP 與 IB μ 比對照組來的高。眾所周知，溫度與營養物質的供應是影響細菌生長的兩個重要因子。北南海上層水體的水溫都高於 20°C ，而過去的研究顯示當水溫超過 20°C 時，溫度就不會再是細菌生長的限制因子。當排除了溫度因子之後，我們就想探討是否有額外的營養物質輸入。梁 (2012) 發現溶解態有機碳在東沙環礁內的濃度雖然高達 $176\text{-}266 \text{ }\mu\text{MC}$ ，不過對細菌的可利用性相當地低。梁 (2012) 同時發現環礁內有相對較高的硝酸鹽 ($1.63\text{-}2.58 \text{ }\mu\text{MN}$)，但是卻受到極為嚴重的磷限制 ($\text{N/P} = 29\text{-}42$)。再者環礁內的海水一旦與環礁周圍的南海水交換，這些高硝酸鹽、高溶解態有機碳的礁內海水很快就會被稀釋掉，因此由環礁內海水提供營養物質的假設可以忽略不計。

排除了由東沙環礁內海水提供營養物質的可能性之後，唯一剩下額外營養物質的輸入源就是來自於上舉型內波了。上舉型內波可能”直接”或是”間接”影響細菌生長。上舉型內波通過時會將混合層底下高營養鹽的海水帶至上層水體，直接提供異營性細菌生長所需。這些額外輸入的營養鹽同時也會促進上層水體的初級生產力，而浮游植物行光合作用的同時，也會釋放大量易於利用的溶解態有機碳，從而間接地刺激細菌的生長。

由於內波經常伴隨著潮汐而來，越接近大潮越有機會形成振幅較大的內波。西北站的兩次調查顯示，退潮期採樣的 NW1，其 IB μ 接近對照組的表徵；而漲

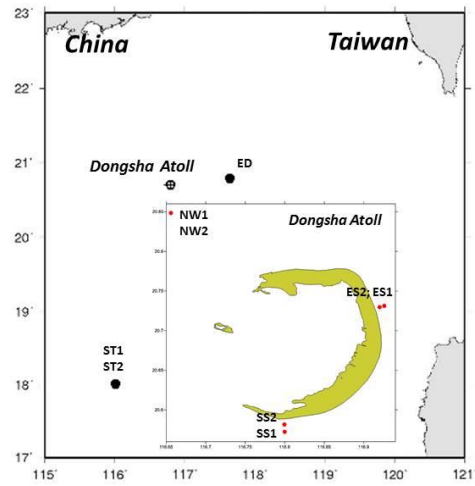
潮期採樣的 NW2，其 IB μ 則與其他內波站位的表徵相似。因此我們推測此處細菌的生長應與潮汐週期相關。

結論

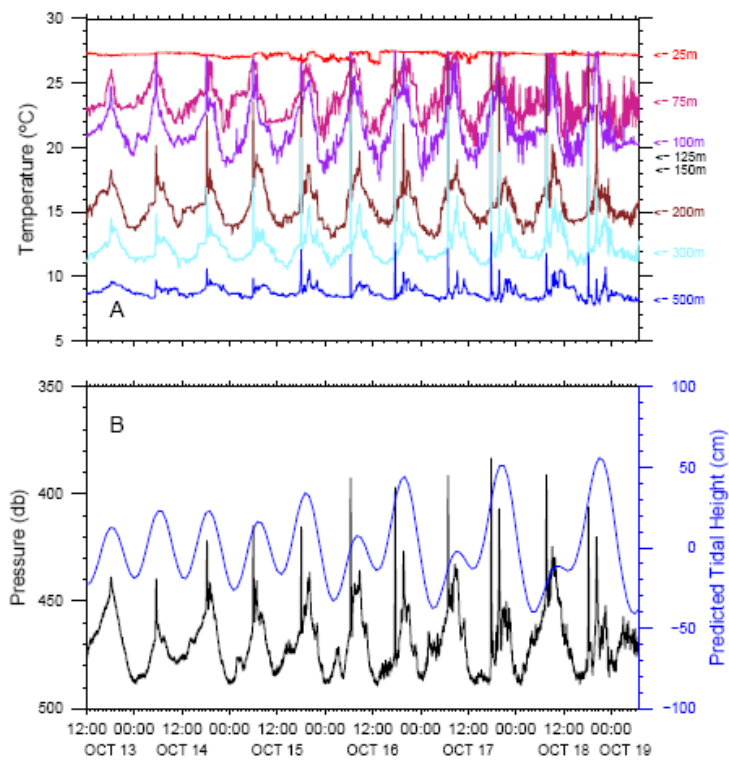
本研究首次在北南海觀察到上舉型內波對異營性細菌生產力與比生長速率的刺激。由內波帶來的”新營養鹽”不僅可以直接供給細菌生長所需，也可以透過刺激光合作用間接地提高細菌的生長。同時我們也發現到了潮汐週期可能也會影響到異營性細菌參數的表徵。任何沒有考慮到潮汐週期的採樣，可能都會誤導我們對結果判斷。由於內波在南海是一種大尺度的物理現象，其影響到的初級生產力與細菌生產力可能都會改變這個區域的有機碳通量結構，而這個方面的研究到目前還是屬於一個未知的領域，值得未來繼續探索。

參考文獻

- Chao, S.-Y., Shaw, P.-T., Hsu, M.-K., and Yang, Y.-J. (2006) Reflection and diffraction of internal solitary waves by a circular island. *J Oceanogr* **62**: 811-823
- Liang, C.-H. (2012) Temporal-spatial variation of heterotrophic bacterioplankton production and its growth controlling factor in Dong-Sha Atoll. Master Thesis, Institute of Marine Environmental Chemistry and Ecology, National Taiwan Ocean University, Keelung, Taiwan, p. 55
- Lynett, P.J., and Liu, P.L.-F. (2002) A two-dimensional, depth-integrated model for internal wave propagation over variable bathymetry. *Wave Motion* **36**: 221-240
- Pan, X., Wong, G.T.F., Shiah, F.-K., and Ho, T.-Y. (2012) Enhancement of biological productivity by internal waves: observations in the summertime in the northern South China Sea. *J Oceanogr* **68**: 427-437
- Wang, Y.-H., Dai, C.-F., and Chen, Y.-Y. (2007) Physical and ecological processes of internal waves on an isolated reef ecosystem in the South China Sea. *Geophy Res Lett* **34**: L18609

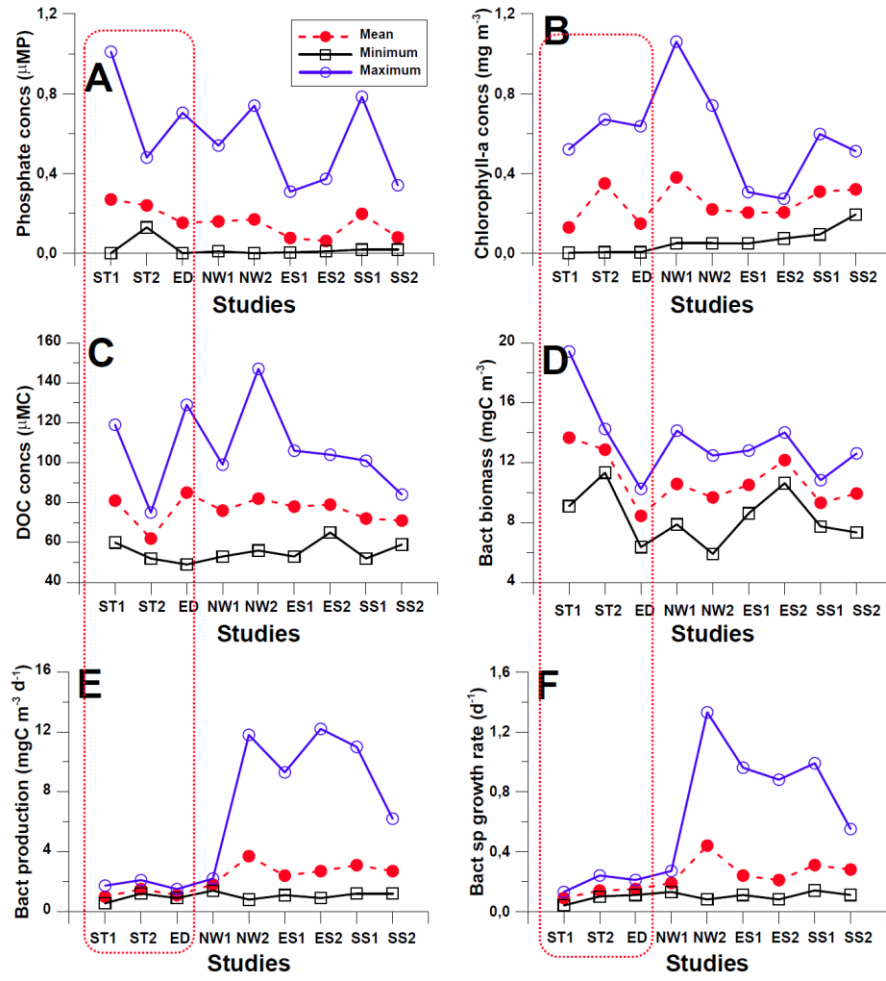


圖一、北南海及東沙環礁週邊採樣站位圖。



圖二、ED 站錨錠資料。(A) 各水層水溫；(B) 500 公尺壓力計的水壓變化 (黑線)

與奧勒岡潮汐模式模擬之潮高 (藍線)。



圖三、各參數深度平均的最大值、最小值於平均值。紅色虛線框住的站位為對照組。