

海洋浮游植物与渔业碳汇计量

孙军^{1,2}

(¹ 碳汇渔业实验室, 青岛 266071)

(² 天津科技大学海洋科学与工程学院, 300457)

摘要 探讨了海洋浮游植物与渔业碳汇的关系, 重点介绍了其与渔业碳汇计量相关的参数: 浮游植物初级生产力、碳生物量、比生长率和比摄食率, 对于每种参数简要介绍其原理及常用方法。本质上, 渔业碳汇是浮游植物碳汇过程的一个重要分支, 其碳汇测算等同于生态系统中关于浮游植物颗粒态有机碳通量的测算。

关键词 浮游植物 渔业碳汇 初级生产力 碳生物量 比生长率 摄食率

中图分类号 Q 178.1 **文献识别码** A **文章编号** 1000-7075(2013)01-0090-07

Carbon calculation on marine phytoplankton and its related fishery carbon sink

SUN Jun^{1,2}

(¹ Carbon-Sink Fisheries Laboratory, Qingdao 266071)

(² College of Marine Science and Engineering, Tianjin University of Science and Technology, 300457)

ABSTRACT The connection between marine phytoplankton and fishery carbon sink is discussed in this paper. Furthermore, the phytoplankton related fishery carbon sink parameters, including phytoplankton primary productivity, carbon biomass, specific growth rate and its grazing mortality rate by microzooplankton, are highlighted. For each parameter, its common measuring methods were briefly described. Essentially, the fishery carbon sink is a major branch of phytoplankton carbon sink, and its calculation and measurement is the same as that of carbon flux of marine ecosystem.

KEY WORDS Marine phytoplankton Fishery carbon sink Primary productivity
Carbon biomass Specific growth rate Specific grazing rate

自工业革命以来, 由于人为活动造成的全球大气 $p\text{CO}_2$ 升高, 导致的一系列全球气候变化及全球生物圈层面的各种反应, 对人类的生活和生存造成了较大的影响(IPCC 2007)。针对大气 $p\text{CO}_2$ 的增高, 各国政府和人民意识到问题的严重性及紧迫性, 科研人员和政府部门提出一系列解决方案, 主要包括各种工业工程手段、地球生态工程手段和社会发展的碳节能减排措施等。随着全球大气 $p\text{CO}_2$ 升高问题被逐渐重视和相关研究的深入, 人们发现海洋深处才是 CO_2 的最终归宿, 因此关于海洋碳循环的研究日益活跃。

目前对于海洋碳循环的基本认识主要基于海洋对大气 CO_2 的调节能力, 分为物理泵(Physical pump)和生

国家重点基础研究发展计划项目(2011CB409804 和 2009CB421202)、海洋公益性行业科研专项(201105021-03)和国家自然科学基金项目(41176136)共同资助

收稿日期: 2012-10-11; 接受日期: 2013-01-20

作者简介: 孙军(1972-), 男, 教授, 主要从事海洋浮游植物生态学研究。E-mail: phytoplankton@163.com, Tel: (022)60601116

物泵(Biological bump)两个主要过程。物理泵是一个生物地球化学概念,是将溶解无机碳通过物理化学过程从海洋表层传输到海洋体系中的过程,又称溶解泵(Solubility pump)。通过光合作用将无机碳固定为有机物,之后在食物网内的转化、物理混合、输送及重力沉降等一系列生物为介质的,将碳从海洋真光层传输到海洋体系中的过程合并称为生物泵。

随着研究的深入,人们逐渐认识到海洋碳循环中非常快速和重要的物理泵过程是不可干预的,从而寄希望于通过对生物泵的干预最终达到封存由人类活动所增加的大气CO₂。比较有名的就是基于John Martin“铁盐假说”(Iron hypothesis)的施铁实验,学者们认为向缺铁的大洋加入少量的铁盐可以促进浮游植物的初级生产力和生物泵过程,这样可以将CO₂封存入深海(Martin 1990)。但是这个方案经过多次试验受到了严重的质疑,主要的问题在于即使施铁试验促进了表层海水的初级生产,但是自然水体仍然很难将新增的有机碳向大洋深层输送(Adhiya *et al.* 2001)。

尽管基于铁盐假说的施铁实验并没有从根本上解决人为干预的生物碳汇问题,但是最近又出现了以近海生物资源开发利用为调控途径的生物碳汇措施尝试。这一思想体系最早由唐启升提出(唐启升 2011),经过大家的广泛讨论,得到业界绝大多数人的认可,目前正在全国推广实施中(肖乐等 2010)。作者就渔业碳汇相关的浮游植物计量学方法进行简要论述,综述了渔业碳汇相关浮游植物计量方法,包括浮游植物碳生物量、比生长率、初级生产力和比摄食率测定方法等,以期抛砖引玉,促进该学科的发展。

1 浮游植物与渔业碳汇量值

浮游植物通过光合作用将海水中CO₂固定成为有机碳,是为海洋生态系统的碳汇(Marine ecosystem carbon sink)过程。进入生态系统的有机碳,再经过浮游植物死亡沉降和以浮游动物为主的各营养级消费者摄食后粪球打包沉降作用,或各种海洋生物死亡后的有机碎屑沉降,汇总为从海洋表层向真光层以下深层海洋的有机碳输出,该过程称为有机碳的生物泵,或软组织泵(Soft Tissue Pump),是生物泵的主要部分,即海洋生物碳汇的主要途径。在没有人为干预的海洋生态系统中,浮游植物所产生的生态系统碳汇只有其中很少部分(1/1000~1/100)会最终通过生物泵到达大洋深处被长久封存(Sequestration)下来(Trujillo *et al.* 2011)。浮游植物形成的海洋生态系统碳汇绝大部分会经过各级消费者和分解者——海洋细菌(真菌)的分解和再矿化作用,释放为水体中的CO₂,再次进入食物链循环系统(孙军 2011)。

但是,自从人类产生以来,一直在对海洋生态系统进行着越来越显著的改造运动,渔业就是其中一项重要活动,其对海洋碳循环的意义在于,部分截断海洋生态系统中食物链,将浮游植物形成的海洋生态系统碳汇直接移出,形成一种新的生物碳汇形式,又称为渔业碳汇(Fishery carbon sink)。这一概念的提出具有重要意义,促使我们从生态系统概念框架到方法学层面,对人为干预的海洋生态系统碳循环进行重新的考量和评估。

海洋浮游植物处于海洋生态系统营养阶层的底层,而渔业生物往往处于食物链的高层或顶层。通过全程食物网关系,浮游植物和渔业生物成为海洋碳循环与生物碳汇的重要组成部分。大部分的海洋浮游植物生产的有机碳经过长短不一的食物链进入顶级海洋生物,这些碳在食物网中流动的过程中会逐渐损失,因此海洋生物碳汇最大量的部分处于浮游植物一端,到渔业生物会根据食物链的长短和各营养级之间的生态转换效率,最终归结到不同量级的渔业碳汇中。不同渔业生态系统中浮游植物群落以及渔业食物链组成结构不同,最终的渔业碳汇量值是不同的,但是最初的浮游植物生物碳汇量对整个渔业碳汇量的值具有重要影响。

对于渔业生物来说,生态系统中的颗粒有机碳是其食物的主要来源,因此与颗粒有机碳生产相关的浮游植物碳固定过程,及其计量方法就显得尤为重要。

2 海洋生物碳汇总量

海洋生物群落的总碳汇输入实际上就是初级生产力,因此浮游植物初级生产力是海洋渔业碳汇最重要的参数,它的测算方法有很多,先看一下其机制。

浮游植物初级生产力其实质是自然群落增长的结果。这里面有两层含义,从有机碳的生产来看,主要为颗粒态有机碳(POC)积累,其次还有一小部分是溶解有机碳(DOC)积累,DOC生产在热带海区会占到相对较多的比重,大约在30%;从POC生产来看,一部分是浮游植物细胞本身大小的增长,另一部分主要还是浮游植物

种群的增殖。由于浮游植物是以无性生殖的二分裂为主,因此,其种群增长动力学公式如下:

$$C_t = C_0 e^{\mu t} \text{ 或 } \mu = \frac{1}{t} \frac{dC_t}{dt}$$

式中, C_t 是 t 时刻浮游植物生物量, C_0 是初始时刻浮游植物生物量, dC_t/dt 是光合作用速率, μ 是比生长率,它的单位是 d^{-1} 。 μ 是一个参量,是会变化的。在一个平衡生长体系中,通俗说就是稳定的生态系统中,群落的初级生产力则是比生长率与生物量的乘积。这里面有两个重要的参数, C_0 和 μ ,就是以下分别要论述的浮游植物碳生物量和比生长率。

3 浮游植物初级生产力测算

浮游植物的初级生产力测算是一个经典命题,目前为止还没有完全解决。基于光合作用的原理,从测氧(O)和测碳(C)两个方面着手有很多直接方法,也有一些间接方法,本文只给一个简单框架和基本的几个方法,具体可以参考相关教科书或文献(Strickland *et al.* 1968; Kramer *et al.* 1992; Knap *et al.* 1996; 孙军 2003)。

测氧法是最经典方法,直到最近的JGOFS标准操作手册中还推荐此方法,该方法的关键是氧气测定的准确性,操作较为简便。国际上海水溶解氧的测定是以Winkler于1888年建立其后经Strickland等(1968)修订的方法为主。其他方法还有:微气体定量分析、质谱法和气谱法(Hansen 1999)。另外一种比较重要的方法就是¹⁸O的测定,应用¹⁸O方法可以比测氧法和¹⁴C法更精确地测量海洋初级生产力(Reid *et al.* 1990)。

¹⁴C法是最常用的方法,但是由于放射性的缘故,及不能排除细菌和光呼吸的影响,也是最受质疑的方法。该方法的主要程序是:首先将一定数量的碳酸氢盐或碳酸盐(¹⁴C)加入到已知CO₂总量的海水中,经过一段时间的培养,测定浮游植物的¹⁴C含量就可以计算出浮游植物的光合作用速率。海洋初级生产力为:

$$P_p = \frac{(N_s - N_b) \cdot C}{t \cdot A}$$

式中 P_p 即初级生产力, N_s 是样品有机¹⁴C含量, N_b 是空白样品有机¹⁴C含量,C是海水中的CO₂总量,t是培养时间,A是加入到样品中的¹⁴C量。

叶绿素法就是用叶绿素a浓度进行初级生产力估算,是获得海域初级生产力的主要方法之一,由于近年来水色卫星被用于海洋初级生产力的研究,这种方法就尤显重要。主要有三类:第一类是Ryther-Yentsch经验模式(Ryther *et al.* 1957),中国海区经常使用的Cadée模式就是基于此模式,这其中较重要的就是碳同化系数,它标志着浮游植物光合作用能力的大小各海区是不一样的。第二类是生态学数理统计模式,它通过计算海水中光的透射和浮游植物光合作用响应,寻找出初级生产力与支配它的各项因子之间的数理关系,然后根据已掌握的有关因子的资料计算出生产力。第三类是遥感模式。由于一般的调查手段是很难完成海洋初级生产力的大面积观测,只有通过卫星观测反演初级生产力才能完成,所以此类的研究是今后研究的重点。此类模式介绍也较多,大致分为两种,一种是先反演叶绿素,再根据叶绿素浓度与初级生产力的相关关系来反演初级生产力,另一种是直接进行初级生产力的反演。

海洋初级生产者浮游植物在海洋中是以颗粒物形式存在,其形式、变化和沉降等过程都会与初级生产过程有关,所以海洋初级生产力的研究就可以从和这些过程相关的其他方面进行估算。例如,通过颗粒有机通量进行了海洋初级生产力的估算(Berger 1989),沉积物硅藻壳体中Ba/Si的比值也可指示海洋生产力(汪品先 1994),应用微型浮游动物摄食稀释法实验估算初级生产力(Moigis *et al.* 2003)等。

4 浮游植物碳生物量计量

浮游植物碳生物量(Carbon biomass)是另外一个重要的参数,它是海区生物碳汇的基础,浮游植物的碳生物量测算是个经典而复杂的工作,可以根据浮游植物生物量的不同参数进行转换(孙军 2004)。浮游植物碳生物量,目前为止除了单细胞分离培养后可以直接测量,对于自然种群无法直接测量,因为很难将浮游植物从其他生物种群和有机碎屑中分离出来。常见的碳测量方法有:CHN元素分析仪高温催化氧化法、辅助湿法氧化法、电阻法、电导法、臭氧化发光和非分散红外吸收法等。下面介绍两种常用的浮游植物自然种群碳估算

方法。

4.1 叶绿素 a 估算法

根据“碳/叶绿素 a 比值”(C : Chl- a)这样转换关系,可以直接将水体中实测的叶绿素 a 浓度转换为浮游植物碳含量。这是一个无量纲的值,因此直接可以将叶绿素 a 浓度单位用于碳含量单位。通常 C : Chl- a 的值介于 1~300 之间,常见近岸水体中此比值介于 20~80,一般浮游植物生长迅速的水体该值偏小,例如在水华区、河口区等,而在开阔大洋该比值则较高,近海环境相对稳定的水体中该值偏高(Banse 1977)。我们在中国近海已经做过一些初步的工作,一般来说近岸水体这一比值稳定在 40~50,超过 200m 等深线的开阔海中,可以用 80(孙 军等 2009)。

该方法的优点是快速简便。叶绿素 a 是应用非常广泛的生态参数,测定方法多,规范准确,卫星遥感使得该参数可以进行大面积实时监测。但是,由于叶绿素 a 这一参数本身的局限性:随环境因素变化大、变动快、数据分辨率低、不能了解生物群落的微细结构等,使得叶绿素 a 估算法计算浮游植物碳生物量时受到很大的局限性。

4.2 细胞体积估算法

Mullin 等(1966)最早于 1966 年发现了浮游植物细胞体积与碳含量之间有很好的相关性,后来 Strickland、Eppley、Smayda 等著名浮游植物生态学家纷纷提出自己的经验公式,然后,国外许多浮游植物生理学家进行了大量浮游植物细胞体积和碳含量之间关系的研究,并取得了很好的结果(孙 军等 1999)。最后,大多数工作者分析发现浮游植物细胞体积和碳含量的关系具有稳定性。这样,可以利用浮游植物细胞体积与各种转换生物量(Conversion biomass)的关系,将浮游植物细胞计数资料转换为碳含量。该方法被正式列入了联合国教科文组织的《浮游植物手册》(Phytoplankton Manual)中。随后,波罗地海海洋环境保护委员会 1988 年制订的生物调查规范(BMEPC-HC1988)(Baltic Marine Environmental Protection Commission 1988),1992 年欧洲共同体科学、研究与发展委员会制订的欧洲河口区联合调查规范(JEEP92)(Kramer et al. 1992)等都将此方法作为碳生物量计算基本方法。中国海域浮游植物细胞体积转换生物量及相关研究正处于初步阶段(孙军等 1999;Sun et al. 2003;孙 军 2004)。

细胞体积转换生物量方法的关键是选用测算浮游植物细胞体积适当的方法,另外,浮游植物细胞体积转换成生物量的经验公式也是很重要的。各海区浮游植物的群落组成和生理状态都是有差别的,所以研究本地海域浮游植物生物体积和转换生物量的经验公式是十分必要的。现在的研究都是处于资料积累阶段,随着资料的增多,更准确的经验模型才能提出。目前相对成熟的一些的计算方法为:

$$C = aV^b \text{ 或 } \log_{10} C = a + b \cdot (\log_{10} V)$$

式中, V 为细胞体积(μm^3), C 为每个细胞碳含量,用皮克(pg)表示, a 和 b 分别为常数。对中国海区,推荐使用 Eppley 方法(孙 军等 1999),硅藻: $\log_{10} C = 0.76 \cdot (\log_{10} V) - 0.352$; 非硅藻: $\log_{10} C = 0.94 \cdot (\log_{10} V) - 0.60$,也可以采用我们综合其他模型后统计的经验公式: $\log_{10} C = 0.7656 \cdot (\log_{10} V) - 0.3259$, 细胞体积则建议使用几何体积模型进行批量估算(Sun et al. 2003)

5 浮游植物比生长率

根据以上的论述,在精确测算出浮游植物生物量的基础上,可以获得不同生长时期的比生长率,当浮游植物的种群在最合适的环境条件下生长的话,浮游植物比生长率(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,这是生态系统初级生产力多样性的基础。涉及浮游植物比生长率估算的生物量测量类型除了碳生物量之外还有细胞丰度、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(孙 军 2004)。

自然水体中浮游植物的生长除了受到自身内禀生长率的控制外,还受摄食、沉降、竞争、生理死亡、寄生和种群迁出等的影响。基本上这些因素同时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:

$$\mu = \sum_{i=1}^m (\mu_{imax} - g_i - s_i - d_i - p_i - l_i)$$

式中, μ_{imax} 为第 i 种浮游植物的最大比生长率, g_i 为第 i 种浮游植物的摄食损失率, s_i 为第 i 种浮游植物的沉降损失率, c_i 为第 i 种浮游植物的竞争损失率, d_i 为第 i 种浮游植物的自然或生理死亡损失率, p_i 为第 i 种浮游植物的寄生损失率, l_i 为第 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。这样复杂的控制背景难以进行现场实验模拟, 在实际工作中, 通常进行背景简化, 只考虑物种的最大比生长率和浮游动物的摄食损失率两个因素。

浮游植物比生长率归纳起来有以下四类测算方法: 细胞分裂周期法、生物化学指示物法、模型法和去除摄食者培养法, 这个参数的详细介绍请参考有关文献(孙军等 2005), 在此仅作简要描述。

5.1 细胞分裂周期法

该方法基于浮游植物细胞周期生长的模式是离散种群模型的这样一个假说。在浮游植物种群中正在分裂细胞占整个种群的比例已知的情况下, 应用下式可以求出浮游植物的比生长率(McDuff *et al.* 1982)。

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

式中, t_d 为细胞分裂周期时间, 其本质是两次有丝分裂的期间, f 为未分裂细胞占整个种群的比例。

这种方法可以在物种水平上精确测算浮游植物的生长率, 但是操作繁琐, 也存在着低估自然种群的生长率等缺点, 限制了其应用。近来有人使用更为精确的模型去估算浮游植物比生长率(Braunwarth *et al.* 1985):

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

式中 t_d 为细胞分裂周期时间, m 为固定时间间隔的次数, f_i 为第 i 次取样中未分裂细胞占整个种群的比例。

5.2 生物化学指示物法

该方法应用同位素标记浮游植物的叶绿素、类胡萝卜素或蛋白质等来估算浮游植物的比生长率。以标定叶绿素 a 方法为例(Laws 1984):

与 ^{14}C 方法测定初级生产力类似, 将培养后的浮游植物群落分为两份: 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。

$$\Delta C = \frac{1.05A^*}{I^* t}$$

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(μ):

$$\mu = \frac{\ln\left(1 - \frac{1.05R_{chl}^*}{I^*}\right)}{t}$$

5.3 模型法

Eppley(1972) 应用叶绿素的比生长速率或同化数与 $\text{C : Chl-}a$ 比率的关系可以估算浮游植物比生长率, 其表达如下:

$$\mu = \frac{1}{\delta t} \log 2 \frac{\text{C : Chl-}a + \frac{\delta C}{\text{Chl-}a}}{\text{C : Chl-}a}$$

式中, δt 为变化的时间, δC 经过一段时间后变化的碳量。

5.4 稀释法

稀释法是通过稀释摄食者的密度间接测量出浮游植物比生长率的一种方法。这种方法适用因摄食者粒径较小,无法与被摄食者分离而设计的一种方法(Landry *et al.* 1995)。

假设给定的浮游植物种群或群落生长只受摄食者捕食的限制,如果将摄食者原水样与无颗粒海水按一定比例(d)稀释,这样摄食者的比摄食率就会按一定比例下降,培养一段时间后,混合有 d 比例摄食者的浮游植物种群生物量为 P_{ad} ,那么浮游植物种群生长情况为:

$$P_{ad} = P_0 \cdot e^{(\mu-d \times g)t}$$

式中, P_0 为浮游植物初始生物量, P_t 为浮游植物培养 t 时刻后的生物量,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,浮游动物比摄食率为 g 。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样处理。

6 浮游植物摄食者的比摄食率

浮游植物初级生产的碳在通过食物链向上层渔业资源生物传递的时候,会发生逐级的递减,每一营养级生物对下一营养级生物的摄食同化效率是不一样的,这是渔业碳汇研究的主要工作内容。

浮游植物向上一营养级的生物,如浮游动物、贝类和仔稚鱼,输出碳的过程可以通过比摄食率来进行估算。由于浮游植物很小,对它的摄食多为滤食方式,因此可以用滤水率来表示比摄食率。

自然浮游植物种群或群落经过一段时间后,其种群或群落的生物量可以用积分方程 $P_t = P_0 e^{(\mu-g)t}$ 获得。其中, P_0 是初始时刻浮游植物的生物量, P_t 是 t 时刻后浮游植物的生物量, μ 是比生长率, g 是比摄食率。这其中获取比摄食率的方法很多,可以归结为两大类(孙军等 2004)。一类是根据浮游植物自然种群的比生长率,测算出了浮游植物种群的变化后,间接折算出上一营养级生物的比摄食率(Cushing 1976)。另一类是进行现场实验,通过增加或是稀释浮游植物的摄食者的培养实验获得一定海区特定浮游植物摄食者群落的比摄食率,常用的方法如直接计量法(Frost 1972)和稀释法(Landry *et al.* 1995)等。

尽管渔业碳汇研究中,与浮游植物相关的几个核心参数是初级生产力、碳生物量、比生长率和比摄食率,其测算比较繁杂,但是也可以从比较粗放的角度去考虑一些生态系统层面的相关问题。

1)在一个海水渔业体系中,无论投饵与否,渔业碳汇的量值不会超过浮游植物的初级生产量。在一个自然生态系统中浮游植物碳生物量现存量已知的基础上,可以粗略估算 1 周年的总初级生产为现存量的 45 倍(Falkowski *et al.* 1998)。另外,在一般海洋生态系统中,从浮游植物到食草动物的生态转化效率为 10%,再往上每层的生态转化效率亦是如此(Trujillo *et al.* 2011)。因此,可以根据水体中浮游植物的初级生产量及生态系统中食物链长短(营养级)计算出最终的碳汇量值。举例有 1 000t 的浮游植物初级生产量,转化为 100t 的食草动物,最终会转化为 10t 的第三级营养阶层渔业生物。

2)可以改变海水渔业体系中食物网的复杂度来改变渔业碳汇的量值,缩短食物链则可增加渔业碳汇量,例如,可以养殖直接摄食浮游植物的贝类。

3)适当提高渔业生物的生态转化效率,也能提高渔业碳汇,这可以通过培育新品种或品系来解决。

渔业碳汇是一个崭新的领域,很多科学和技术问题亟待研究。本质上,渔业碳汇是浮游植物碳汇过程的一个重要分支,其碳汇测算等同于生态系统中关于浮游植物颗粒态有机碳通量的测算。但在研究过程中,不能忽略海洋生态系统的强大自我调节能力,以及浮游植物在其中的重要作用。

参 考 文 献

- 孙军,刘东艳,钱树本.1999.浮游植物生物量研究 I.浮游植物生物量细胞体积转化法.海洋学报,21(2):75-85
- 孙军,刘东艳,王宗灵,朱明远.2004.浮游动物摄食在赤潮生消过程中的作用.生态学报,24(7):1514-1522
- 孙军,宁修仁.2005.海洋浮游植物群落的比生长率.地球科学进展,20(9):939-945
- 孙军,宋书群.2009.东海春季水华期浮游植物生长与微型浮游动物摄食的研究.生态学报,29(12):6429-6438
- 孙军.2003.第 14 章:海洋生物的初级生产力.相建海(主编).中国国情系列丛书——中国海情,北京:开明出版社,197-215

- 孙军. 2004. 浮游植物细胞体积和表面积模型及其转换生物量. 见:中国海洋大学博士研究生学位论文, 1-171
- 孙军. 2011. 海洋浮游植物与生物碳汇. 生态学报, 31(18): 5372-5378
- 唐启升. 2011. 碳汇渔业与又好又快发展现代渔业. 江西水产科技, (2): 5-7
- 汪品先. 1994. 古海洋学. 地球科学进展, 9(4): 94-96
- 肖乐, 刘禹松. 2010. 碳汇渔业对发展低碳经济具有重要和实际意义碳汇渔业将成为新一轮渔业发展的驱动力——专访中国科学技术协会副主席, 中国工程院院士唐启升. 中国水产, (8): 4-8
- Adhiya J, Chisholm SW. 2001. Is ocean fertilization worth pursuing as a carbon sequestration option? A White Paper Prepared for the Center for Environmental Initiatives at MIT 1-58
- Banse K. 1977. Determining the carbon-to-chlorophyll ratio of natural phytoplankton. Marine Biology 41: 199-212
- Berger WH, Smetacek VS, Wefer G. (eds). 1994. Productivity of the Ocean: Present and Past, Chichester: John Wiley 1989, 1-470
- Braunwarth C, Sommer U. 1985. Analyses of the in situ growth rates of Cryptophyceae by use of the mitotic index technique. Limnology and Oceanography 30: 893-897
- Cushing DH. 1976. Grazing in Lake Erken. Limnology and Oceanography 21: 349-356
- Eppley RW. 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. Fishery Bulletin 70: 1063-1085
- Falkowski, Paul G, Barber RT, Smetacek VV. 1998 Biological controls and feedbacks on ocean primary production. Science 281: 200-206
- Frost BW. 1972. Effect of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. Limnology and Oceanography 17: 805-825
- Hansen HP. 1999. Determination of oxygen. In: Grasshoff K, Kremling K, and Ehrhardt M. (eds) Methods of Seawater Analysis. (3rd edition) New York: Wiley-Vch 75-89
- IPCC. 2007. Climate Change 2007: The physical science basis / Solomon S, Qin D, Manning M, et al. (eds) Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge: Cambridge University Press 1-996
- Knap AH, Michaels A, Close AR and 2 others. 1996. Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) Core Measurements. JGOFS report No 19. Reprint of the IOC Manual and Guides No 29 1-210
- Kramer KJM, Warwick RM, Brockmann UH. 1992. Manual of sampling and analytical procedures for tidal estuaries, TNO, Delft: Electronic Publishing Centre 149-150
- Landry MR, Kirshtein J, Constantinou J. 1995. A refined dilution technique for measuring the community grazing impact of microzooplankton, with experimental tests in the central equatorial Pacific. Marine Ecology Progress Series 120: 53-63
- Laws EA. 1984. Improved estimates of phytoplankton carbon based on ¹⁴C incorporation into chlorophyll a. Journal of Theoretical Biology 110: 425-434
- Martin JH. 1990. Glacial-interglacial CO₂ change: The iron hypothesis. Paleoceanography 5: 1-13
- McDuff RE, Chisholm SW. 1982. The calculation of in situ growth rates of phytoplankton populations from fractions of cells undergoing mitosis: a clarification. Limnology and Oceanography 27: 783-788
- Moigis AG, Gocke K. 2003. Primary production of phytoplankton estimated by means of the dilution method in coastal waters. Journal of Plankton Research 25(10): 1291-1300
- Mullin MM, Sloan PR, Eppley RW. 1966. Relationship between carbon content, cell volume, and area in phytoplankton. Limnology and Oceanography 11: 307-311
- Reid PC, Lancelot C, Gieskes WWC and 2 others. 1990. Phytoplankton of the North Sea and its dynamics: A review. Journal of Sea Research 26 (2-4): 295-331
- Ryther JH, Yentsch CS. 1957. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. Limnology and Oceanography 2(2): 281-286
- Strickland JDH, Parsons TR. 1968. A practical handbook of seawater analysis. Ottawa: Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada 167: 1-311
- Sun J, Liu DY. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. Journal of Plankton Research 25(11): 1331-1346
- Trujillo AP, Thurman HV. 2011. Essentials of Oceanography. (10th ed). Pearson Prentice Hall & Pearson Education USA, 1-551