

全球变化下的西北太平洋氮循环：源汇格局与多界面通量

万显会^{1*}, 赵秧秧², 沈辉³, 王为磊¹, 王焱¹, 张家旋¹, 盛华夏⁴, 修鹏¹, 曹知勉¹, 史大林¹

1. 厦门大学海洋与地球学院, 厦门大学海洋生物地球化学全国重点实验室, 厦门 361105

2. Department of Geosciences, Princeton University, Princeton, NJ 08544, USA

3. School of Biological Sciences, University of Oklahoma, Oklahoma, OK 73019, USA

4. 福建省鹭江创新实验室, 厦门 361105

* 联系人, E-mail: wanxh@xmu.edu.cn

2025-11-06 收稿, 2026-01-18 修回, 2026-02-14 接受, 2026-02-26 网络版发表

国家自然科学基金重大研究计划(92258302)和国家重点研发计划(2023YFF0805001, 2025YFF0517302)资助

摘要 氮是海洋初级生产过程的重要限制性营养盐, 调控有机质生产、生物泵运转与碳封存. 因此, 氮的输入、周转与迁出对海洋生态健康与全球气候至关重要. 与此同时, 全球变化正在快速改变海洋环境, 对氮循环造成深刻且复杂的影响. 西北太平洋是全球气候的重要调节器, 也是受全球变化影响导致升温与酸化最为快速的海区之一. 本文聚焦西北太平洋氮循环关键过程(大气沉降、生物固氮、硝化作用及氮移除等)这一主线, 系统梳理剖析该海域氮的源汇格局、动力过程及其调控机理; 并总结分析全球变化下升温与酸化对生物固氮、浮游植物氮吸收、硝化与氧化亚氮生成等过程的影响及其效应. 未来研究应围绕多界面氮素通量、多尺度氮循环过程和多元素代谢耦合, 采用多学科、多手段、多要素综合的范式, 以提升对全球变化下西北太平洋氮循环过程及其气候效应的认知与预测能力, 在海洋多尺度、跨圈层物质循环领域取得新突破.

关键词 氮循环, 源汇格局, 界面通量, 全球变化, 西北太平洋

氮是生命体不可或缺的基本元素, 其在地表系统的迁移转化对生态系统健康与全球气候具有举足轻重的作用. 海洋是地表系统最大的活性氮储库, 但是氮在全球海洋的分布极不均匀. 在开阔水域, 氮是初级生产过程中最重要的限制性营养盐^[1], 调控海洋有机质生产、生物泵运转与碳封存^[2]. 海洋中氮的生物地球化学循环是由一系列微生物介导的多个动力过程组成的复杂网络, 不同的氮过程对于温度、pH、溶解氧、光照等环境条件均有最适范围, 且对上述环境条件的变化响应十分敏感. 因此, 海洋环境变化将对各个氮循环过程造成不同的影响, 从而可能改变氮的收支平衡和生态系统过程, 并反馈于全球气候系统^[3].

西北太平洋泛指北太平洋第三岛链以西海域, 是全球海洋系统中独具特色的复杂海区, 在纬向上横跨人为活动密集的边缘海—强劲的西边界流黑潮—开阔太平洋洋盆, 在经向上纵跨寡营养盐的北赤道和北太平洋副热带流涡区(NPSG)—中纬度混合区—富营养盐的亚北极流涡区. 由于西北太平洋丰富的洋流系统、活跃的动力过程和剧烈的环境梯度, 造就了其陆—海—气多界面极为活跃的物质交换和能量传输, 在调控全球热量分布与碳、氮等关键元素循环上发挥极为关键的作用^[4]. 与此同时, 西北太平洋也是受人类活动和全球变化影响最为显著的海区之一. 由于副热带模态水形成与生物泵的作用, 西北太平洋每年吸收约250

引用格式: 万显会, 赵秧秧, 沈辉, 等. 全球变化下的西北太平洋氮循环: 源汇格局与多界面通量. 科学通报

Wan X, Zhao Y, Shen H, et al. Nitrogen cycle in the Northwest Pacific: from source-sink structure to multi-interface fluxes (in Chinese). Chin Sci Bull, doi: 10.1360/CSB-2025-5754

Tg C的二氧化碳(CO₂),是全球海洋的重要碳汇区^[5].然而,大量热量与CO₂的输入使西北太平洋成为全球海洋中升温、酸化和脱氧最为显著的海区之一,对海洋生态系统过程和生物地球化学循环造成了深刻、复杂的影响^[6].

西北太平洋不仅是国际上海洋动力、生物地球化学和气候变化的热点研究区,更是我国进军深海的门户和突破地球系统多圈层互作研究的绝佳选区^[7].自20世纪80年代以来,国际科学界在西北太平洋实施了热带海洋与全球大气研究计划(TOGA)、西北太平洋海洋环流与气候试验(NPOCE)等多个国际大科学计划.我国也高度重视在西太平洋的研究,近期部署了“黑潮延伸体海气相互作用与气候变化”、国家自然科学基金重大研究计划“西太平洋地球系统多圈层相互作用”等一系列科学计划,一大批研究成果正在快速涌现,显著提升了我们对西北太平洋环流、海气物质交换、生物地球化学循环等过程的认知,也催生了一系列新的科学问题.本文首先回顾西北太平洋开阔大洋氮循环的历史研究,重点梳理该海区氮的源汇格局、关键界面通量和主要氮过程速率的时空变异特征;进一步总结人类活动与全球变化协同作用下,快速变化的海洋环境对西北太平洋关键氮循环过程的影响;最后,就当前研究存在的重大科学问题提出讨论和展望,以期促进海洋氮循环与全球变化领域的研究.

1 西北太平洋氮的外源输入

1.1 大气氮沉降

大气沉降是人为源活性氮进入海洋的重要途径之一,对海洋新氮供给具有重要贡献^[8].当前由大气

沉降输入全球海洋的氮通量已达38~96 Tg N a⁻¹,是工业革命前的4~10倍;在局地其对表层海洋贡献的活性氮与次表层涌升供给的活性氮通量相当^[8,9].东亚是全球人口最为稠密、人为活动最为活跃的区域,随着亚洲经济的快速增长,东亚大陆人为污染物的排放量持续上升;自1981年至20世纪90年代中期,西北太平洋气溶胶氮浓度也显著上升^[10].进入21世纪以来,随着东亚国家污染物减排政策的实施,气溶胶氮浓度趋于稳定^[11].例如,基于东海岛Uljin站2004~2016年时间序列观测,溶解无机氮(DIN)干沉降通量基本稳定,约为82.19 μmol N m⁻² d⁻¹^[12],与临近日本海的通量(90.41 μmol N m⁻² d⁻¹)相当^[13];Uljin站湿沉降通量在2011~2016年期间亦维持在约131.51 μmol N m⁻² d⁻¹^[14].基于现有观测数据,西北太平洋的DIN干沉降通量为5.8~479.1 μmol N m⁻² d⁻¹^[12,15~19],中位数为48.1 μmol N m⁻² d⁻¹(图1(a));而DIN湿沉降通量则显著大于干沉降通量($p < 0.001$),达29.7~570.7 μmol N m⁻² d⁻¹^[12,20,21],中位数为133.3 μmol N m⁻² d⁻¹(图1(b), (c)).相较于DIN沉降通量,溶解有机氮(DON)的沉降通量研究数据较少;但现有个别报道指出,在西北太平洋开阔海区春季的沉降通量贡献亦可占同期总氮沉降量的17%~30%^[18].

在空间上,氮的大气沉降通量总体呈现自近岸向远洋指数递减的分布特征^[16],陆架边缘海的DIN沉降通量为西北太平洋开阔海域的3~6倍^[22].在140°E以西和以东区域,DIN的平均沉降通量分别约为34和15 μmol N m⁻² d⁻¹^[15].在季节上,大气沉降亦展现出强烈的波动.由于干沉降主要受控于区域源排放,氮氧化物(NO_x)排放通量在春季达到一年中的峰值^[23].在西北太平洋副热带区,春季气溶胶中DIN浓度是夏季的

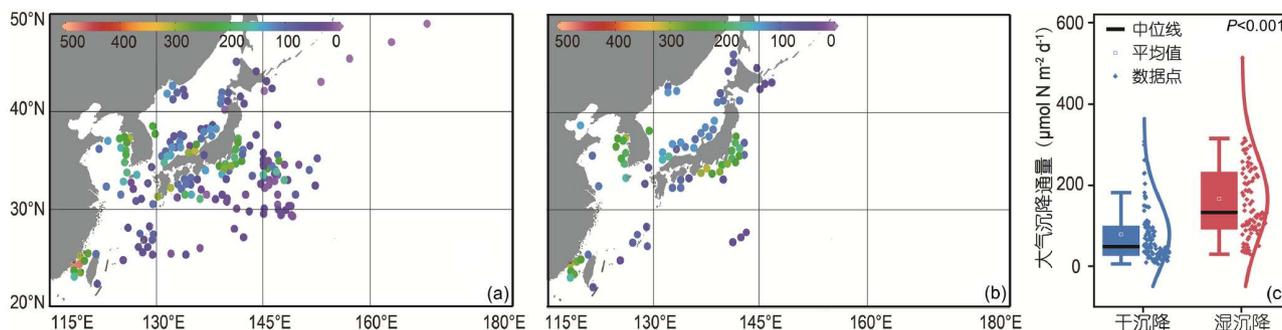


图1 西北太平洋大气溶解无机氮的沉降通量观测结果. (a) 大气干沉降^[12,15~19]; (b) 大气湿沉降^[12,20,21]; (c) 干湿沉降通量的统计分布对比图
Figure 1 Atmospheric deposition flux of dissolved inorganic nitrogen in the Northwest Pacific. (a) Dry deposition^[12,15~19]; (b) wet deposition^[12,20,21]; (c) statistical comparison between wet and dry deposition

10倍,其气溶胶中硝酸盐(NO_3^-)在春季的沉降通量可达 $40 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$,而夏季则下降至不足 $5 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ^[23].与干沉降有所不同,湿沉降季节变异主要受降水频率与强度调控,夏秋季节通常高于春季.如在Uljin站沿岸长期监测中,7~11月湿沉降氮通量约为干季的两倍,湿沉降年均贡献可占总氮沉降量的58%以上^[12];在亚北极区,夏季湿沉降亦可高达 $119 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ^[24].综合考虑研究区的空间与季节变异特点,按照 140°E 东西两侧平均沉降通量分别为34和 $15 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$ 估算(研究区总面积约3600万 km^2),本研究区DIN总沉降通量约为 4Tg N a^{-1} ,这一通量略低于基于模式模拟得到的氮沉降通量 6Tg N a^{-1} ^[25].需要注意的是,该估算是基于有限的观测数据,尤其是在开阔大洋观测数据数据十分有限;在季节覆盖上,秋冬季观测数据明显不足;极端天气(如强降水和海雾)难以被充分捕捉,导致湿沉降数据较少;在氮素组分上,有机氮的观测数据稀缺,其对于区域氮沉降的贡献尚有待精准量化.上述原因共同导致了西北太平洋氮沉降通量的估算仍存在较大不确定性.

大气氮沉降不仅刺激了寡营养盐海区的初级生产,而且能够通过有机质沉降与再生过程传递至海洋次表层,改变次表层营养盐之间的计量关系和结构,显著增大了次表层氮亏损(N^*)值^[26],并进一步对海洋内部的氮、碳循环产生显著影响^[27].在北太平洋开阔大洋观测到氮吸收速率在沙尘事件后增加了25%,新生产力提高了4倍,表明大气氮沉降刺激了浮游植物生长,促进了生物泵的运转效率^[28].在长时间序列上,西北太平洋的叶绿素浓度与东亚沙尘事件的发生呈显著相关性,也暗示大气氮沉降对海洋初级生产具有直接影响^[29].

1.2 生物固氮

海洋生物固氮过程是指固氮微生物将氮气转化为生物可利用氮的过程,是海洋中活性氮的重要来源,也是支撑海洋新生产力和维持海洋氮源汇平衡的关键过程^[30].由于高温、寡营养盐的环境特征,全球海洋副热带流涡区长期以来被认为是生物固氮的热点海区.在NPSG,固氮过程的早期研究集中于夏威夷时间序列站(HOTs站)^[31],西北太平洋的研究起步较晚,直至近十余年来才逐步兴起并在近期快速累积,从而得以初步厘清西北太平洋固氮速率与固氮微生物的空间和季节分布格局、通量和调控机理.

西北太平洋固氮速率在空间与季节尺度均存在变

异^[32~35].在经向上,固氮速率高值位于流涡中心区域($10^\circ\sim 30^\circ\text{N}$),真光层水柱积分固氮速率最高可达 $1000 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$ 以上,中值为 $178 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$,并向赤道和高纬度迅速降低,中值分别为38和 $22 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$;在纬向上,固氮速率的差异相对较小,但固氮微生物与固氮速率的高值常现于 $120^\circ\sim 130^\circ\text{E}$ 黑潮主轴区域(图2(a~f)).此外,由于铁(Fe)和磷(P)的输入,一些岛屿下游也成为固氮的热点区域^[36].在垂向上,固氮速率在混合层内高,极大值通常出现于50 m水深以浅,并随深度增大而减小(图2(g~j)).在季节上,夏季固氮速率要显著高于冬季,可能是由于冬季相较于夏季水温较低、光强较弱、垂向混合和次表层硝酸盐供给较强等一系列因素综合所致^[37].基于固氮功能基因*nifH*表征的固氮微生物总丰度分布与固氮速率分布总体一致,在空间上呈现流涡区中心高、向赤道与中高纬度降低的特点;在季节上呈现春夏季高、秋冬季低的特点^[32].然而,不同的固氮微生物具有不同的生态位分布,其中热带与副热带区域主要以束毛藻和单细胞固氮蓝藻UCYN-B为主,二者偏好高温、光照充足的条件;而在高纬度($>30^\circ\text{N}$)区域,则以对低温适应性更强的单细胞固氮蓝藻UCYN-A共生固氮体系占据优势;异养固氮微生物类群在本研究海区普遍存在^[37],但其对于固氮速率的实际贡献迄今缺乏有效方法甄别.基于观测结果的外推,西北太平洋年均固氮通量可达 $5.7\sim 6.5 \text{Tg N a}^{-1}$ ^[37];这一结果与基于逆向模式估算的 5.8Tg N a^{-1} 高度吻合(图2(k))^[35].总体而言,尽管近年来在西北太平洋固氮观测快速累积,但集中于副热带流涡区,在季节上以夏季为主,对于流涡区外围和冬季的观测不足,这导致了固氮通量的评估仍然存在不确定性;此外,异养固氮微生物对海洋固氮的贡献,尤其是其中深层海洋的固氮活性,迄今仍不清楚,量化异养固氮微生物对海洋固氮通量的贡献是一个亟待解决的前沿和难点问题.

固氮过程受多种环境因子调控,主要包括营养盐供给和物理条件.根据资源竞争理论,当环境氮浓度足够低导致非固氮生物生长受到限制时,固氮微生物才具备生态优势^[30].在西北太平洋的营养盐匮乏层(NDL,即硝酸盐跃层以浅)内,固氮过程则主要受限于Fe和P供给,其中Fe主要来自大气沉降,而P则主要通过次表层水体输入^[38]或溶解有机磷的直接利用^[39].在西北太平洋,传统观点认为该海区固氮过程主要受限于Fe供给^[30].近期的研究认为,西北太平洋固氮过程的营

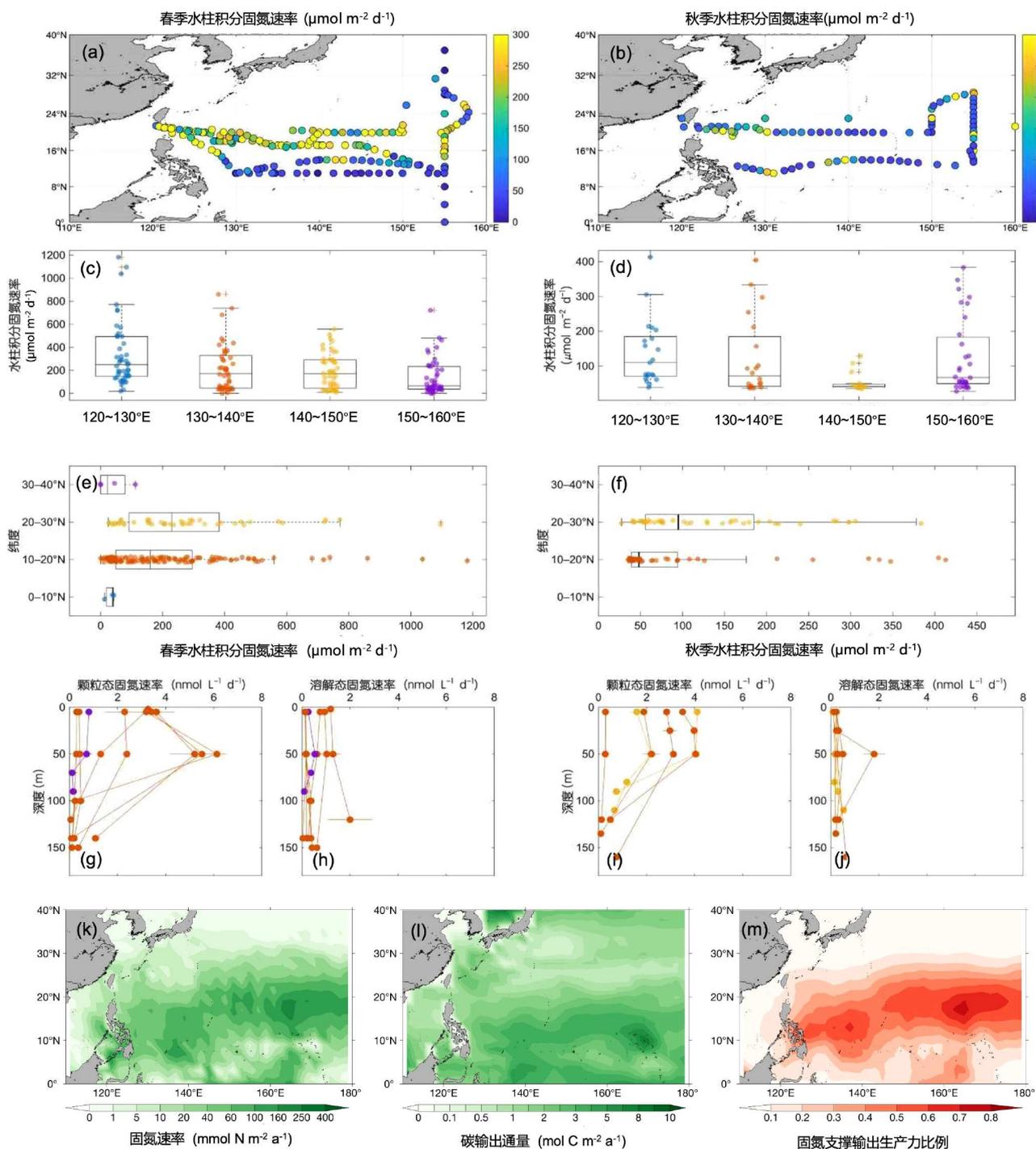


图 2 西北太平洋固氮的时空变化特征及其对输出生产力的贡献。(a, b) 春夏季与秋冬季上层100 m固氮速率观测结果; (c, d) 春夏季与秋冬季不同经度范围固氮速率统计; (e, f) 春夏季与秋冬季不同纬度范围固氮速率统计; (g~j) 春夏季与秋冬季固氮速率在颗粒态与溶解态中的分布; (k~m) 基于逆向模式的研究区固氮速率、输出生产力, 以及固氮对输出生产力的支撑比例. 数据来源文献[32,33,35]

Figure 2 Spatiotemporal variation of N_2 fixation in the Northwest Pacific and its contribution to export production. (a, b) Integrated (0–100 m) N_2 fixation rate in spring–summer and autumn–winter, respectively; (c–f) longitudinal and latitudinal comparison of N_2 fixation rate; (g–j) vertical distribution of N_2 fixation rate in particulate and dissolved phases, respectively; (k–m) an inverted model output of N_2 fixation rate, export production, and the contribution of N_2 fixation to carbon export in the study area. Date from Refs. [32,33,35]

养盐限制亦具有空间变异且受控于Fe:N供给比: 当Fe:N供给比高时(如南中国海与副热带流涡区), Fe相对充裕, 同时氮匮乏促使固氮微生物具有竞争优势; 反之, 当Fe:N供给比低时(如北赤道流区域), 固氮微生物出现Fe限制; 此外, Fe过剩亦可能导致P匮乏, 形成固氮的磷限制格局^[34]. 除营养盐限制, 固氮过程同样受到了物理条件的调控, 其中海水温度是决定固氮地理分布的重要因子. 研究显示, 固氮蓝藻普遍需要超过20°C的温度条件才能维持活性, 该条件限制了其在高纬度和深层水体中的分布. 尽管部分异养固氮微生物和UCYN-A具备低温适应能力, 但其丰度较低, 对固氮过程的贡献可能有限. 因此, 温度可能是调控固氮分布边界与季节变化特征的关键因素. 此外, 洋流、中尺度涡等物理过程对固氮微生物的空间分布与活性也具有显著影响. 例如, 黑潮可将富含束毛藻的水体输送至中国南海、东海等边缘海, 支持区域初级生产力^[40]. 中尺度过程通过影响水体辐聚或者辐散影响真光层营养盐供给和混合层光强、温度, 从而调控固氮过程. 传统认为, 冷涡中心由于水体涌升, 促进次表层营养盐向真光层的供给, 从而不利于固氮过程, 而暖涡则反之. 这一观点在HOTs站位的观测中得到了验证^[41]. 然而, 近期通过在西北太平洋冷涡的高分辨率观测, 发现冷涡中心通过将次表层富磷的水体输送至表层, 增加磷的供给, 从而提升了冷涡中心的固氮速率, 表明了中尺度涡过程对于固氮的多面影响^[33]. 总体而言, 西北太平洋固氮过程的营养盐调控研究虽在近期取得了一系列进展, 但其时空变异特点还尚未厘清; 尤其是活跃的中尺度涡过程如何影响固氮过程仍有大量的未知. 此外, 现有对于固氮作用调控的研究主要聚焦于上行效应方面, 浮游动物摄食(下行效应)对于固氮过程调控的研究还十分匮乏. 基于模式研究发现, 下行效应也是控制西北太平洋固氮过程的一个重要因子^[35], 但在野外观测实验中尚未见相关报道.

尽管固氮过程提供的新氮在HOTs站可支撑高达25%~50%的输出生产力^[42], 在西北太平洋其占比平均也高达28%(图2(l, m)), 但观测结果显示固氮生物本身对输出生产力的直接贡献不足10%^[43]. 这说明固氮生物固定的新氮(DDN)必须通过释放与传输才能实现有效输出, 同时也暗示了固氮过程中部分DDN可能存在于溶解态氮库中. 少数的研究表明, DDN的释放量可能占总固氮量的12%~97%, 摄食、病毒裂解、细胞程序性死亡均可能是造成DDN释放的重要因素^[44]. 近期

在NPSG的观测证实, 在溶解态氮库中存在大量的DDN, 且该释放量占比随深度快速增加. DDN的释放与传输受光强调控: 在真光层上部, 释放的DDN主要被浮游植物快速吸收; 而在真光层底部, 则被硝化微生物转化为硝酸盐, 以溶解态形式积累, 这表明固氮过程产生的DDN不仅参与了对输出生产力的贡献, 同时也驱动了真光层氮的再生循环. DDN在溶解态的分布约占颗粒态分布的30%, 暗示当前仅观测颗粒态上固氮速率的研究, 可能显著低估了全球海洋固氮通量^[33]. 未来亟需进一步探索DDN在支撑海洋输出生产力中的贡献与传输途径, 以深化对海洋固氮过程对碳输出驱动过程与机理的认识.

2 西北太平洋氮素分布与再生循环

2.1 氮的分布及其对生产力调控

真光层氮的供给与浓度水平调控着初级生产力与浮游植物群落结构, 进而影响输出生产力与生物碳汇能力. 西北太平洋具有显著的硝酸盐浓度梯度, 表层硝酸盐浓度随纬度增加呈增加趋势(图3(a)); 相应地, 自北赤道流和副热带流涡区至中纬度混合区, 初级生产力水平随之升高, 而在硝酸盐丰富的亚北极流涡区, 初级生产力水平反而略有下降. 造成海洋初级生产空间格局的因素众多, 包括温度、光照、营养盐等上行控制和病毒裂解、浮游动物摄食等下行调控. 而基于营养盐分布与船基营养盐加富培养的研究结果表明, 从营养盐限制空间分布格局的角度, 西北太平洋副热带流涡区的初级生产力主要受到了氮限制, 而亚北极流涡区的初级生产过程则受到了铁限制(图3(b))^[1]. 根据卫星遥感观测反演的初级生产力估算, 西北太平洋的初级生产力为4.0~4.8 Pg C a⁻¹^[45].

水体氮供给与浓度水平不仅调控初级生产力水平, 同时也影响浮游植物群落结构及其对氮源的选择. 在寡营养盐海区, 原绿球藻和聚球藻等微小型原核藻类往往是营养盐跃层以浅(即NDL)浮游植物的主导类群; 而在营养盐跃层以深(即营养盐充足层, NRL)或者表层营养盐丰富的中纬度混合区和亚北极流涡区, 真核藻类在浮游植物群落中的占比显著增加. 由于不同浮游植物类群具有迥异的营养盐来源与结构, 且其所产生的有机质在输出、矿化等生态过程中差异显著, 故而近期研究提出以营养盐跃层为界, 将真光层分为NDL和NRL的双层结构框架理论^[46]. 由于水体持久性层化,

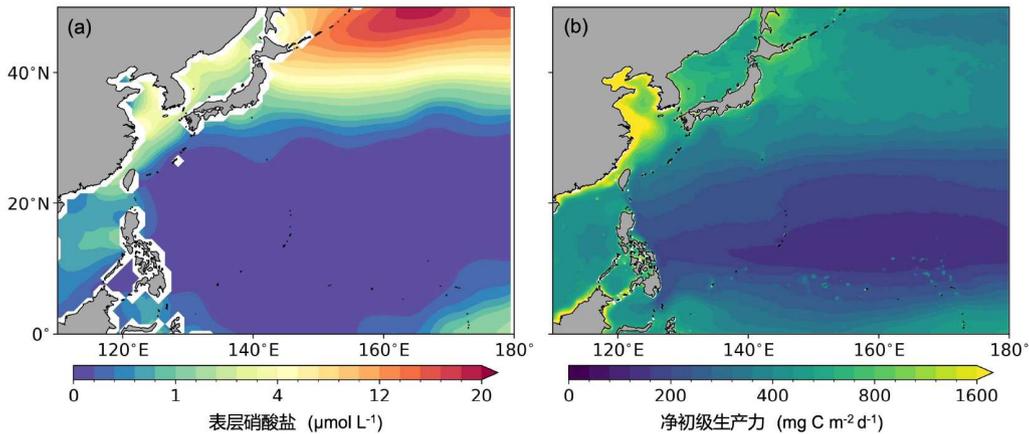


图 3 西北太平洋表层硝酸盐(NO_3^-) (a) 与初级生产力(NPP) (b) 分布. NO_3^- 数据来自WOA 2023(<https://www.ncei.noaa.gov/access/world-ocean-atlas-2023/>). 基于卫星数据的2003~2022年月平均净初级生产力数据通过“海洋生产力”网站(<http://sites.science.oregonstate.edu/ocean-productivity/index.php>)获取, 其计算分别采用了垂直综合初级生产力模型的两算法(标准VGPM算法及其替代方案Eppley-VGPM)以及更新的碳基础生产力模型算法(CbPM)

Figure 3 Spatial distribution of (a) surface nitrate concentration (NO_3^-) and (b) vertically integrated net primary productivity (NPP) in the Northwest Pacific. Annual mean nitrate data were obtained from World Ocean Atlas 2023 (<https://www.ncei.noaa.gov/access/world-ocean-atlas-2023/>). Monthly satellite-based NPP data, relying on the Vertically Generalized Production Model (Standard-VGPM) algorithm and its alternative formulation (Eppley-VGPM) and the updated Carbon-based Production Model (CbPM) algorithm, were accessed via the Ocean Productivity website (<http://sites.science.oregonstate.edu/ocean-productivity/index.php>) and averaged over years 2003–2022

西北太平洋NDL内的营养盐可能主要来自大气沉降和固氮作用, 微微型原核藻类主要的氮源为氨氮, 一些高生物活性的小分子有机氮(如尿素)也可能有较大的贡献, 而硝酸盐则是次要氮源; 而在NRL或中高纬度海区, 营养盐则来自次表层输送, 硝酸盐成为真核浮游植物的重要氮源^[46].

除大气沉降与生物固氮外, 次表层富营养盐水体的向上涌升是NRL层氮供给的重要途径. 由于量化跨等密度面营养盐的通量需要基于湍流微结构与物质浓度等物理—生物地球化学参数的高分辨率、同步观测, 相关研究颇少. 近期的研究显示, NPSG西部区域真光层底部的 NO_3^- 供给速率平均为 $20.2 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$, 可支持该海区约8.5%的新生产力, 比固氮与大气氮沉降的通量小一个数量级^[47]. 然而, 这一观测结果显著低于NPSG东部区域HOTs站点次表层 NO_3^- 供给可以贡献30%~50%新生产力的估算结果^[31], 暗示了寡营养盐的NPSG海区次表层 NO_3^- 的供给对新生产力的支持程度存在显著的空间差异, 但其变异规律尚待阐明. 在层化较弱、垂直混合更强的中高纬度海区, 次表层 NO_3^- 供给速率应显著高于副热带流涡区, 可能是该海区新生产力的主要氮源. 然而, 目前尚未见西北太平洋中高度海区跨等密度面营养盐通量的直接观测, 导致其 NO_3^- 供给量仍然无法准确估算. 值得注意的是, 在副热

带流涡区, 长期观测到NDL内净群落生产力和溶解无机碳的亏损所对应的营养盐需求量大于营养盐的供给, 这暗示了存在其他氮源来支撑NDL内的生产过程^[48]. 模式研究结果表明, 溶解态有机氮的侧向传输及其矿化, 可支撑高达24%~36%的氮源, 可能是该部分“缺失”营养盐的重要来源^[49]. 在副热带流涡区, 中尺度涡也是影响营养盐供给的关键过程, 其对寡营养盐海区的新生产力的贡献可高达20%~50%^[50]. 一般认为, 中尺度冷涡驱动了富营养盐的次表层水抬升, 进而有利于真光层的营养盐供给与浮游植物生长, 促进初级生产过程与有机质输出; 而暖涡则效果相反^[50]. 但在实际观测中, 中尺度过程对于浮游植物群落结构、有机质生产与输出的效应十分复杂, 并不完全吻合冷涡刺激生产和输出的传统认知. 例如, 近期在南海的一个冷涡内的观测发现: 在冷涡中心虽然初级生产力得以增强, 但同时异养代谢也增强, 因而并未观测到输出效率的提高^[51]. 造成上述现象的原因可能是由于在中尺度涡的不同生命周期阶段, 水动力条件存在显著差异; 再者, 生物活动对由水动力驱动的营养盐供给的响应在时间和空间上可能都存在滞后性, 这给中尺度涡的氮动力过程造成了观测上的巨大挑战.

总体而言, 在西北太平洋的复杂环流与显著环境梯度下, 浮游植物的氮源结构和营养盐限制格局仍然

是一个尚未深入的重大科学问题,特别是溶解态有机氮对初级生产的贡献及其调控机理仍缺乏观测证据。此外,西北太平洋活跃的(亚)中尺度过程对于营养盐的供给及其如何影响碳、氮元素循环效应,仍存在诸多不确定性,尤其是缺乏覆盖(亚)中尺度涡全生命周期氮动力过程的观测。

2.2 硝化作用

硝化过程是将氨氮依次氧化为亚硝酸盐和硝酸盐的两步过程,链接海洋中的还原态氮库与氧化态氮库,不仅决定了海洋中无机氮库的组成,而且为反硝化等脱氮过程提供电子受体,因此是桥接海洋氮输入与移除的核心路径。由于硝化过程会消耗氧气、释放质子与温室气体氧化亚氮(N_2O),因此,其对于海洋脱氧、酸化和大气温室气体含量也具有直接效应。硝化过程的两个步骤,即氨氧化与亚硝酸盐氧化,分别由氨氧化微生物(包括氨氧化细菌与氨氧化古菌)和亚硝酸盐氧化菌执行。全硝化细菌(comammox)目前只发现于淡水系统和近海环境中,在开阔大洋中尚未被观测到。

目前对西北太平洋硝化过程的观测较少,尤其是亚硝酸盐氧化速率仅有零星报道。氨氧化速率与亚硝酸盐氧化速率在空间上总体呈现随初级生产力一致分布趋势^[52~55],即高生产力的中纬度混合区最高、寡营养盐的北赤道与亚热带流涡区最低、亚北极流涡区居中的空间分布特点(图4(a, b)),这符合海洋硝化过程主要受控于有机质生产及其在水柱中再矿化强度的认知^[56]。在垂向上,氨氧化速率与亚硝酸盐氧化速率均基本呈现单峰结构,即在次表层(通常在真光层底部附近)存在极大值。这一特征主要归因于在真光层上部氨氧化与亚硝酸盐氧化微生物主要受光抑制以及浮游植物对氮源的竞争;而在真光层以深,氨氧化与亚硝酸盐氧化则主要受制于底物的供给^[52,53,56]。近年来,对真光层的高分辨率观测进一步显示,氨氧化与亚硝酸盐氧化速率的极大值所在深度在垂直上并非完全一致,亚硝酸盐氧化速率极大值的位置要略深于氨氧化极大值深度,可能是因为亚硝酸盐氧化菌对光的敏感性比氨氧化微生物更高^[54]。此外,观测显示,西北太平洋水柱积分(0~1000 m)的亚硝酸盐氧化速率($0.34\sim 1.25 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$)要高于对应站位的氨氧化速率($0.06\sim 0.70 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$),表明在开阔大洋存在其他潜在的亚硝酸盐产生路径,以维持亚硝酸盐产生与消耗的平衡^[53]。近期研究表明,西北太平洋的尿素氧

化对亚硝酸盐来源的贡献可高达30%~50%,进而维持了硝化过程中亚硝酸盐产生与消耗的平衡^[55];此外,在其他海域的观测表明,多胺、氰酸酯等小分子有机质可能也是氨氧化微生物的潜在底物^[57,58],但在西北太平洋尚未被验证。由于观测数据稀疏,尚不能准确评估西北太平洋水柱积分硝化速率与精确刻画其时空变异特点。考虑到硝化底物主要源自颗粒有机质再矿化,按西北太平洋的净初级生产中值约 4.5 Pg C a^{-1} 和输出通量约为 0.9 Pg C a^{-1} 估算,真光层内的再生生产力约为 3.6 Pg C a^{-1} 。按照Redfield的碳氮(C:N)比值(106:16)换算,真光层内再循环氮通量约为 600 Tg N a^{-1} 。真光层内再生产出的氨氮主要经由浮游植物与氨氧化微生物消耗。根据Yool等(2007)对于真光层氨氧化速率的数据同化与模拟结果,真光层氨氧化占再生氨氮消耗的比例中值为20%,平均值则为55%。考虑到全球不同海区该占比的分布高度离散,该研究认为20%的中值更具代表性^[59]。而在南海观测中,真光层氨氧化消耗占其总消耗量的 $37.1\%\pm 16.1\%$ ^[52]。综合以上结果,本文采用上述报道的平均值,即约30%再生矿化的 NH_4^+ 被氨氧化微生物再利用,而其余主要被浮游植物吸收利用以估算其真光层的氨氧化通量,则估算真光层内氨氧化通量为 180 Tg N a^{-1} 。在中深层海洋由真光层输出的有机质中90%经历再矿化,其产生的氨氮可完全被氨氧化,则其通量约为 140 Tg N a^{-1} 。由此估算,西北太平洋全水柱的氨氧化通量约为 320 Tg N a^{-1} 。

氨氧化与亚硝酸盐氧化的影响因子众多。除底物供给外,光照、浮游植物竞争、痕量营养盐浓度以及浮游动物摄食等因素,均有可能调控氨氧化与亚硝酸盐氧化过程。鉴于氨氧化与亚硝酸盐氧化微生物的光敏感性,传统观点认为硝化作用在真光层内并不活跃^[60]。然而,随着全球海洋观测数据的累积,发现在营养盐丰富的中高纬度和近岸海区的真光层内也存在活跃的硝化过程^[53]。这一发现挑战了利用硝酸盐吸收速率来衡量新生产力的传统观点^[59]。近期的研究进一步揭示,在富营养盐海区,由于群落结构的演替,真核藻类可能倾向于利用更高浓度的硝酸盐,降低了其对痕量氨氮的亲合力,从而降低了对氨氮的竞争,为硝化微生物提供了生态位(图4(c))^[52]。这一观点不仅解释了全球不同海区硝化过程对光照响应不一致的现象,也刻画了寡营养盐海区真光层氨氮循环的双层结构特点,即在NDL内氨氮消耗以对氨氮具有高亲和力的原核浮游植物吸收为主,而在NRL由于浮游植物类群向真核

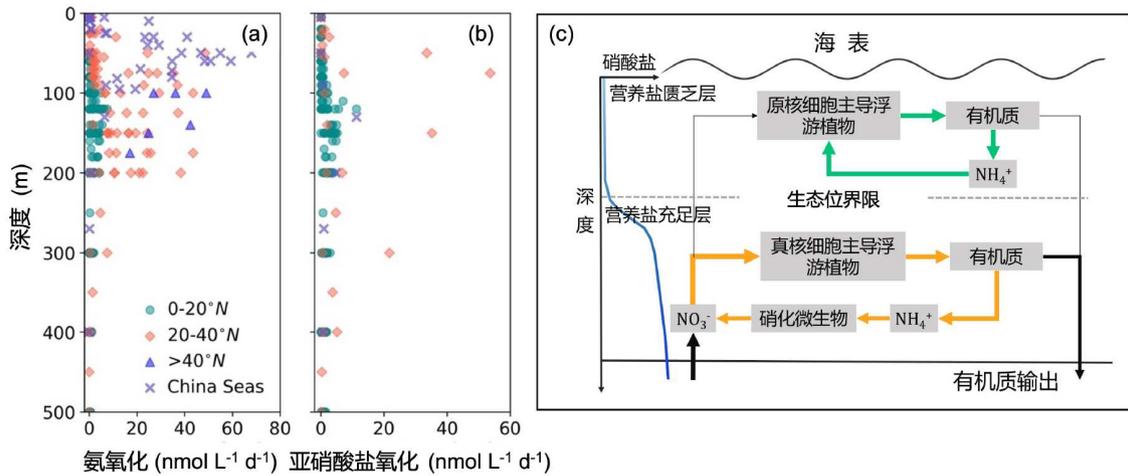


图 4 西北太平洋硝化速率分布与真光层硝化过程的双层结构。(a) 氨氧化速率; (b) 亚硝酸盐氧化速率; (c) 真光层硝化作用的双层结构模型。数据来源文献[52-55]

Figure 4 Spatial distribution of nitrification rates in the Northwest Pacific and the dual-layer structure of euphotic-zone nitrification. (a) Ammonia oxidation rate; (b) nitrite oxidation rate; (c) a conceptual model illustrating the dual-layer structure of nitrification in the euphotic zone. Data from Refs. [52-55]

藻类演替, 其主要利用更高浓度的硝酸盐, 因而氨氮消耗由硝化过程主导^[46], 同时, 还解释了亚硝酸盐可在营养盐丰富的中高纬度海区海表积累, 而其浓度极大值层在副热带寡营养盐海区位于氨氧化活跃的真光层底部的现象^[54]。中尺度涡通过影响真光层内营养盐供给和有机质生产, 进而影响氨氧化和亚硝酸盐氧化微生物的垂向分布和活性, 进而调控亚硝酸盐极大值层的深度与累积程度^[61]。除底物供给与浮游植物竞争外, 痕量营养盐的供给也可能是调控氨氧化与亚硝酸盐氧化的关键因素之一。基于室内纯株培养的研究结果显示, 氨氧化古菌(AOA)对Fe和铜(Cu)的需求均高于大部分寡营养盐海域这些元素的实际浓度, 表明海洋氨氧化过程也可能受到痕量元素的限制^[62,63]。然而, 截至目前, 尚未见海洋系统中氨氧化与亚硝酸盐氧化过程受到Fe、Cu等痕量金属限制的直接证据。海洋硝化过程的下行控制也是当前研究的薄弱环节, 结合稀释培养与同位素示踪方法, 近期在西北太平洋首次报道了浮游动物对真光层内氨氧化微生物的摄食率大于50%, 调控了氨氧化微生物丰度, 证实了氨氧化过程的下行控制^[64]。病毒裂解也可能是影响氨氧化与亚硝酸盐氧化微生物的重要过程^[56], 但其对于海洋氨氧化与亚硝酸盐氧化的影响仍缺乏定量研究。

由于氨氧化与亚硝酸盐氧化微生物均为化能自养型微生物, 且活跃于真光层底部与弱光层。因此, 氨氧化和亚硝酸盐氧化微生物也可能对海洋黑暗固碳有显

著贡献, 从而对黑暗生物圈的物质能量来源和海洋固碳、储碳均有重要作用。在西北太平洋的观测表明, 氨氧化与亚硝酸盐氧化过程的固碳速率可达 $0.004\sim 1.31$ 和 $0.003\sim 0.20 \text{ nmol C L}^{-1} \text{ d}^{-1}$; 通过该两步硝化过程, 外推估算全球黑暗海洋对固碳的贡献为 $10\sim 20 \text{ Tmol C a}^{-1}$ ^[65]。值得注意的是, 基于室内纯株培养的研究显示, 氨氧化与亚硝酸盐氧化微生物不仅积极参与颗粒有机碳的生产, 并将高达5%~30%的固碳量以溶解态有机碳的形式释放于环境中^[66]。这一结果暗示了氨氧化与亚硝酸盐氧化微生物在海洋中的固碳能力可能高于基于颗粒态有机碳的估算结果, 但海洋氨氧化与亚硝酸盐氧化微生物固碳对于溶解态有机碳库的贡献尚未见报道。

总之, 有限的研究显示, 西北太平洋的氨氧化与亚硝酸盐氧化过程速率在空间格局上总体与初级生产力一致。氨氧化与亚硝酸盐氧化存在速率不匹配的现象, 尿素可能是底物氨氮受限条件下氨氧化微生物代谢的重要替代底物。然而, 受限于观测数量, 当前西北太平洋的氨氧化与亚硝酸盐氧化过程研究还存在一些不足: 由于空间覆盖率不足, 难以获得区域尺度硝化通量; 此外, 缺乏不同季节的观测数据, 尚未阐明二者的季节性变异特点; 对于西北太平洋氨氧化与亚硝酸盐氧化的调控因子, 尤其是痕量营养盐的限制格局, 以及下行效应的调控作用, 还存在诸多疑问; 此外, 氨氧化与亚硝酸盐氧化过程的固碳过程中溶解有机碳的释放及其归宿尚未开展研究。

3 西北太平洋氮的移除

3.1 氮的输出与埋藏

反硝化、厌氧氨氧化等脱氮过程以及沉积物氮埋藏是海洋活性氮库的主要移除路径,在很大程度上决定了生物泵运转与碳封存效率.传统观点认为,反硝化与厌氧氨氧化仅发生于缺氧环境.由于西北太平洋水体溶解氧水平总体高于反硝化和厌氧氨氧化发生的阈值($<20 \mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1}$)^[67],该海区可能不会发生反硝化与厌氧氨氧化.然而,近期基于模式的研究认为,全球富氧海区由颗粒物介导的低氧微环境可以诱导反硝化过程在有氧水体中发生,从而可能存在氮移除^[68].然而,目前在西北太平洋开阔大洋,尚未见颗粒物介导的反硝化的直接观测结果,该过程的潜在重要性尚有待验证.

氮的去除主要通过颗粒氮(PN)的输出与埋藏途径实现.遗憾的是,当前在研究区的颗粒物输出通量仅有零星观测,且主要聚焦颗粒有机碳(POC)的观测.基于钍同位素(^{234}Th)和沉积物捕获器观测资料显示,在NPSG真光层底部的POC输出通量为 $1.25\sim 1.92 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$;而在西北太平洋中高纬度区域,真光层底部的POC输出通量为 $2.0\sim 11.08 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ^[69].然而,NPSG真光层底部的POC输出通量在中尺度涡边缘可提高至 $6.92\sim 16.2 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ^[70].基于生物地球化学剖面浮标(BGC-Argo)的研究结果显示,在NPSG边缘区域($\sim 30^\circ\text{N}$),冬季高频的混合层泵作用也可使POC输出通量高达 $9.17 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ^[71].这些中小尺度过程的高POC输出通量表明以往NPSG的POC输出通量可能被低估.根据海洋物理—生态—生物地球化学耦合的逆向模式结果估算,西北太平洋真光层底部的POC输出通量为 0.9 Pg C a^{-1} ,其中重力沉降贡献了75%,而浮游动物垂向迁移和物理混合分别贡献了9%和16%^[72].若假设输出颗粒物C:N符合Redfield比值,则可以估算西北太平洋真光层底部PN的输出通量为 160 Tg N a^{-1} .

通常,约80%~90%的自真光层底部输出的有机质在向下输运的过程中被不断降解与再矿化,埋藏至海底沉积物中的有机质仅占海洋表层初级生产力的1%左右^[73].基于沉积物岩芯调查结果,中纬度西北太平洋现代有机碳埋藏速率约为 $0.02\sim 0.10 \text{ g C cm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ (折合 $0.05\sim 0.23 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$)^[74].若以研究区表层沉积物的C:N比值约为9估算^[75],研究区PN的埋藏速率为

$5.09\sim 25.27 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$.由于研究区观测数据十分有限且颗粒有机质的输出通量存在显著的时空变异性,目前尚无法系统刻画氮输出与埋藏的时空特征.

3.2 N_2O 的生产与海气通量

N_2O 是一种痕量气体,在海洋中的储库仅约为硝酸盐的0.1%^[76].然而,因 N_2O 具有强大的温室气体效应与平流层臭氧消耗能力, N_2O 释放也受到广泛关注^[77].但相较于其他氮素与氮循环过程,海洋 N_2O 的研究起步晚,还存在大量未知.已有研究认为,海洋 N_2O 的主要产生过程包括硝化过程、硝化细菌反硝化以及反硝化过程.在有氧环境中,硝化过程是其主要产生路径;而反硝化过程则主要发生于低氧水体^[78].目前研究普遍认为,氨氧化过程是海洋 N_2O 的主要来源,氨氧化过程是海洋 N_2O 的主要来源,贡献全球海洋80%以上的 N_2O 净生产量,历来是海洋 N_2O 研究的核心内容^[79].由于西北太平洋水体总体处于有氧状态,因此硝化作用可能是其 N_2O 的主要来源.然而,基于氮、氧同位素示踪的分析结果表明,在西北太平洋的中层水中有相当部分(部分层位可达30%)的 N_2O 由反硝化或者硝化细菌通过反硝化过程产生^[80].由于西北太平洋较高的溶解氧浓度不利于反硝化过程的发生,故而推测该部分 N_2O 产生于东赤道太平洋的低氧区并随洋流流向传输至西北太平洋^[81].但是,颗粒物低氧微环境的存在,亦有可能在有氧水体中通过反硝化途径原位产生 N_2O .这一猜测近期在西北太平洋近海高浊度水体中得到了验证,但在寡营养盐开阔海域尚未见直接观测证据^[82].

观测表明,西北太平洋是大气 N_2O 的释放源,海洋表层 N_2O 浓度与海气通量的时空分布格局总体与初级生产力一致.NPSG内海表 N_2O 与大气浓度平衡或略微过饱和,通量约为 $0.4 \mu\text{mol N}_2\text{O m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ^[83,84];在中纬度的高生产力海区,海表 N_2O 浓度与过饱和度最高,通量可达 $1.6 \mu\text{mol N}_2\text{O m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ^[85-87];但在部分海区,偶尔观测到表层 N_2O 不饱和的现象,但造成这一现象的原因及其对于西北太平洋 N_2O 海气通量的影响仍缺乏研究^[88](图5(a)).基于机器学习模型的结果显示,西北太平洋 N_2O 的释放通量为 0.29 Tg N a^{-1} ,占全球海洋总释放通量的6.9%^[88].在垂向上,西北太平洋 N_2O 的分布总体呈现单峰结构特点:自表层向中层浓度增加,并在水柱溶解氧极小值层达到峰值,之后随深度增加降低到稳定含量(图5(b)). N_2O 的垂直分布与表观耗氧量(AOU)呈镜像关系,而与 NO_3^- 浓度呈正相关关系(图5(c, d)).

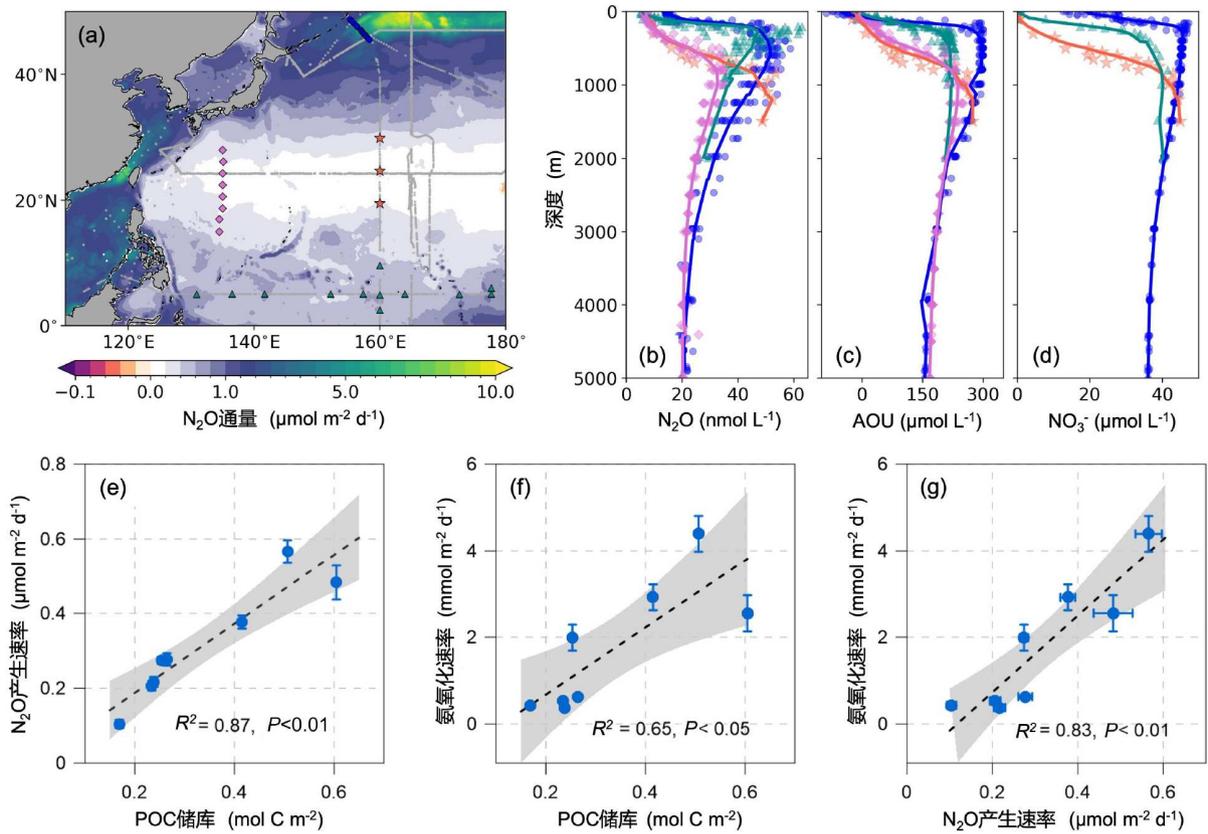


图 5 西北太平洋 N_2O 海气交换通量、垂直分布特征与产生速率。(a) N_2O 海气交换通量; (b-d) 典型站点 N_2O 、AOU与 NO_3^- 的垂向分布; (e-g) 西北太平洋上层200 m的POC储库、硝化速率与 N_2O 产生速率的相关性。数据来源文献[83~88]
Figure 5 Air-sea flux, vertical distribution and production rate of N_2O in the Northwest Pacific. (a) Air-sea N_2O flux overlaid by the stations of observed N_2O profiles; (b-d): vertical profiles of N_2O , AOU and NO_3^- ; (e-f): relationship between integrated N_2O production rate, POC stock and ammonia oxidation rate in the upper 200 m. Data from Refs. [83~88]

由于 N_2O 含量少、产生速度低、过程机理复杂等原因,西北太平洋 N_2O 来源路径与产生速率的定量研究目前仍处于起步阶段。同位素示踪培养实验结果表明,在西北太平洋的真光层内存在活跃的 N_2O 原位生产过程,其生产速率的高值位于氨氧化过程最为活跃的真光层底部,且 N_2O 的水柱累积生产速率与颗粒有机质的储库大小以及氨氧化速率均呈正相关关系(图5(e-g))^[89]。这说明高生产力不仅可以促进颗粒有机质的输出,同时也刺激了氮的再生循环和 N_2O 的释放,从而对由初级生产驱动的碳输出(即生物泵的碳汇效应)产生一定的抵消效应。因而,评估海洋生物泵的净碳汇效应应综合考虑碳输出与 N_2O 释放。

受限于 N_2O 观测数量与过程速率研究的不足,西北太平洋 N_2O 的分布与来源还存在大量科学问题尚待进一步深入探索,重点包括:西北太平洋缺乏 N_2O 的长时间连续观测,目前尚未能解析 N_2O 的分布与海气通量的

季节与年际变异;真光层内 N_2O 的生产过程及其速率仅在局部海区有零星报道,其空间变异特征及其机理尚不清楚;此外,尚未见中深层水体 N_2O 产生速率的相关报道;最后,西北太平洋既是大气 CO_2 的汇区,也是大气 N_2O 的源区,二者的净气候效应及其内在的调控机制亦有待深入研究。

4 全球变化对西北太平洋氮循环的影响

4.1 海洋升温的影响

海洋具有巨大的热容,储存了全球气候系统超过90%的热量盈余,对于缓解全球变暖起到了关键作用,但同时也造成了海洋内部的升温。观测数据显示,西北太平洋是受全球升温影响最大的海区之一,在1981~2020年间温度上升显著,每十年增温为 $0.28^\circ C$ ^[90]。

温度是影响生物代谢最根本的环境因子之一。海

洋升温显著影响了海洋浮游生物的组成与活性,从而深刻影响关键元素的生物地球化学循环过程。在寡营养盐的北太平洋副热带流涡区,升温进一步加剧了海洋上层水体的层化,减弱次表层营养盐向真光层的输送,导致浮游植物类群中对寡营养盐环境适应能力强的原核藻类增加、总初级生产力下降,从而改变浮游植物的群落结构和生态功能^[91]。然而,在中高纬度的富营养盐海区,升温导致的水体层化增强可以提高海洋混合层内的平均光照强度,从而促进初级生产过程和氮吸收^[92]。总体而言,升温导致过去50年内北太平洋的初级生产力总体下降了约25%^[93]。模式预测结果表明,至2100年,海洋暖化可能进一步导致该区域的海洋初级生产力下降20%^[94]。随着升温导致的副热带流涡区氮限制进一步加剧,以及升温对于固氮蓝藻代谢的促进作用,暖化可能会促使固氮蓝藻向更高纬度扩张,从而改变海洋固氮的生态分布^[95]。升温同时也影响固氮生物活性。室内培养与模型预测显示,升温(+3℃)使单细胞固氮蓝藻*Crocospaera*的固氮酶铁利用效率自2.5上升至3.5~4.0 mol N (mol Fe)⁻¹ d⁻¹,固氮速率提升30%~50%,而束毛藻*Trichodesmium*的固氮作用在更高的温度下(32℃)达到最优^[96,97],从而能够部分弥补因层化加剧导致的次表层营养盐供给减少。在细胞水平上,升温导致呼吸作用加剧,浮游植物细胞大小随升温而减小^[98];同时改变细胞的C:N:P计量学关系,从而影响浮游植物的营养盐需求^[99]。

除浮游植物外,升温也会刺激异养微生物的代谢速率、提高有机质矿化速率,因而降低生物泵效率^[100]。对于硝化过程而言,由于海洋次表层与中层的温度通常低于基于纯株培养的海洋AOA最适宜温度,因而,推断海洋内部升温有利于AOA的活性。然而,在西太平洋的温度调控实验发现,温度升高降低了水体的硝化速率,其原因在于底物限制条件下,升温显著降低氨氧化微生物的底物亲和力^[101];而在高纬度的北极海区,硝化速率则对于温度的变化没有响应,其原因可能在于该海区的硝化微生物活性受限于其他的限制性因素例如痕量营养盐的供给^[102]。在切萨皮克湾水体和我国近海沉积物的温度调控实验中,均观测到短期升温显著刺激了N₂O的产生^[103,104];但在西北太平洋,水体升温对于N₂O产生的影响尚未见报道。温度上升亦会通过影响浮游动物摄食与微生物矿化影响有机质矿化、颗粒有机质沉降与氮再生。在西太平洋寡营养盐海区,升温导致微型浮游动物摄食速率显著增加,通过高摄

食压力促进有机氮矿化,为浮游植物提供再生营养盐^[105]。

4.2 海洋酸化的影响

当前,海洋累计吸收了全球近40%的人为CO₂,大量人为CO₂进入海洋引起了海水碳酸盐体系的剧烈变化,导致海水酸度增加(即pH下降)。自工业革命以来,海表平均pH已经下降了约0.1个单位,预测至2100年还将持续下降0.4个单位^[106]。西北太平洋是全球海洋酸化速度最快的海区之一,其表层酸化速率为-0.0013~-0.0020 a⁻¹^[107]。因而,海洋酸化对西北太平洋生物过程与生态效应广受关注。

海洋酸化的生态效应包括海水中CO₂分压增大和pH下降两个方面。在当前pH条件下,海洋表层水体中CO₂分子浓度约为10~20 μmol L⁻¹,这一浓度低于浮游植物关键固碳酶(即核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶)的半饱和常数,使得浮游植物需要依赖耗能高的碳浓缩机制来满足其固碳过程对底物的需求^[108]。因而,CO₂分子浓度的上升有利于浮游植物通过下调碳浓缩机制来降低能耗,进而能在一定程度促进浮游植物生长与固碳^[109]。然而,这一效应跟环境中营养盐水平紧密相关。例如,近期研究表明,酸化可导致西北太平洋副热带流涡区的初级生产力下降15%~30%,主要是因为酸化导致小型真核浮游植物(<20 μm)的生长率下降;但对富营养盐的中纬度混合区的初级生产过程没有显著影响^[110]。酸化引起的CO₂加富效应同样作用于固氮蓝藻。由于生物固氮的高耗能特点,高CO₂浓度条件下固氮生物对碳浓缩机制的下调有助于获取其固氮所需的能量,从而在一定程度上刺激固氮^[108]。但与此同时,海水pH的下降干扰了浮游植物胞内酸碱度的稳态,降低了固氮酶的活性,影响细胞的能量生产以及需要消耗更多能量用于细胞内稳态的维持,从而不利于固氮等高能耗过程。室内培养实验结果发现,以束毛藻为代表的固氮蓝藻对海洋酸化的pH下降和CO₂加富的净效应表现为抑制效应;现场培养实验同样表明酸化抑制固氮^[111]。因而,海洋酸化总体不利于海洋蓝藻固氮^[112]。若进一步考虑pH下降对海洋中微量元素Fe的可利用性的影响,将进一步加剧固氮的Fe限制,放大酸化对于固氮、固碳的不利影响^[113]。基于细胞代谢模式预测结果显示,在高排放场景下,到21世纪末酸化将使得海洋固氮作用下降27%^[114]。在细胞水平上,海洋酸化同样提高了浮游植物细胞的C:N:P计量学关系,从而影响浮游植物

的营养盐需求^[99].

传统观点认为,酸化会抑制氨氧化作用,原因在于氨氧化过程的关键蛋白——氨单加氧酶的有效底物为 NH_3 ,而不是离子形态的 NH_4^+ .在现有海水体系中,90%的总氨(NH_3 与 NH_4^+)以离子形态赋存;而随着pH下降, NH_4^+ 的占比会进一步上升^[115].由于海洋中总氨浓度低,氨氧化微生物总体受到底物供给的限制^[53],普遍预测海洋酸化将进一步加剧底物限制,抑制海洋氨氧化过程^[115].然而,不同的观测结果显示,并非所有的海区都符合这一趋势.在北大西洋与北太平洋副热带流涡区,pH短期调控实验证实了海水酸化抑制了氨氧化^[115];但在西北太平洋副热带和中纬度海区,氨氧化速率并没有受pH下降的影响^[116].目前,硝化作用对海水酸化不同响应的的原因,尚没有合理的解释.作为氨氧化过程的副产物,海水酸化对 N_2O 生产的影响也有不同的观测结果.在高纬度北大西洋海区,海水酸化因抑制氨氧化过程而显著降低了 N_2O 的生产^[117].然而,在西北太平洋的pH调控实验结果显示,海水酸化虽然没有对氨氧化过程具有显著影响,却刺激了 N_2O 的释放,推测其机理可能是因为pH的下调促使氨氧化中间物(例如,一氧化氮NO转化为 N_2O 的前提物HNO)的质子化程度提高,从而刺激 N_2O 的生产^[116].在西北太平洋寡营养环流区的观测也证实,在海洋中层氧最小值区内酸化通过促进HNO二聚化的化学路径使 N_2O 产率较正常条件提升185%~491%^[118].

4.3 多重环境压力并存的复合效应

全球变化对海洋生态过程和元素循环的影响是一个复杂的重大科学问题,也是当前海洋生物地球化学研究的热点.然而,现有报道主要聚焦单一环境因子变化开展,鲜有研究对多个环境因子共变的复合效应进行探讨,这也为基于单因子变化影响的研究结论外推到真实海洋带来了巨大的不确定性.近期,一项基于近岸沉积物的研究发现,酸化通过抑制反硝化作用,有效缓解了由升温加剧的 N_2O 释放,从而在一定程度上降低了升温导致 N_2O 生产加剧的正反馈效应^[119].但在开阔大洋系统,升温、酸化等多个因子对氮循环主要过程的复合效应研究仍几乎空白.此外,海洋升温和酸化通常伴随着水体层化、环流、光照、溶解氧含量等一系列重要海水理化特征的改变,共同作用于生物和生态过程,导致多因子耦合的研究极具挑战性.最后,海洋升温与酸化均是一个长期的过程,当前基于短期生理

学响应的研究结论在何种程度上决定微生物对于全球变化的响应仍有待持续观测与验证.因此,全球变化对西北太平洋乃至全球海洋氮循环的影响认知上,仍然存在大量未知,需要进一步深入研究,尤其亟需加强多全球变化场景下的机制研究,从而提高对全球变化下海洋氮过程的响应及其机理的认知.

5 结论与展望

氮调控了全球海洋大部分海区的初级生产力,因而决定了 CO_2 的封存和海洋生态系统运转.全球变化正在深刻影响海洋氮循环源汇格局与源汇速率,进而对海洋生态系统与气候系统产生复杂且尚难以预测的反馈.西北太平洋在调控全球热量分布与碳、氮等关键元素循环上扮演极为关键的作用,是全球变化重要的缓冲器,也是受其影响最为显著的海区.国际和国内在西北太平洋部署的一系列重大科学计划为西北太平洋多尺度、跨圈层氮循环研究奠定了坚实基础.本文系统回顾与梳理了西北太平洋氮的主要源汇格局和跨界通量(图6).大气沉降与生物固氮是西北太平洋的主要氮源,二者通量相当但呈现互补的空间分布特征:大气沉降由近岸向开阔大洋、由中高纬度向低纬度递减;而固氮则高发于寡营养盐的副热带流涡区.表层氮的分布调控初级生产力与有机质的输出,决定水体氮矿化与硝化等再生过程,影响 N_2O 的产生与释放,并部分抵消了生物泵运转的碳汇效应.升温与酸化对生物固氮、浮游植物氮吸收、硝化与 N_2O 的释放均产生了显著的影响,但其效应与影响程度呈现空间异质性,对相关机制的认知还有待深入研究.

未来研究应关注以下几个重点方向:一是,西北太平洋跨界活性氮源汇格局与时空变异,尤其是大气沉降与生物固氮的通量格局、季节变化和未来趋势,解析人类活动与全球变化如何协同影响大气沉降与固氮过程,进而对于初级生产和生态系统过程的链式效应.二是,多尺度动力过程影响下的海洋内部氮过程,重点解析微观尺度—亚中尺度—中尺度对于氮素供给和氮再生循环如氮同化、矿化、硝化的复杂调控过程与机制.三是,多元素耦合研究,系统研究氮、碳、磷、铁等关键生源要素生物地球化学循环的耦合与分析,评估各个元素动力过程的调控与反馈,以及上述元素代谢的复合生态与气候效应.四是,由于观测数据所限,当前仍不能精细的区分与比较西北太平洋不同区

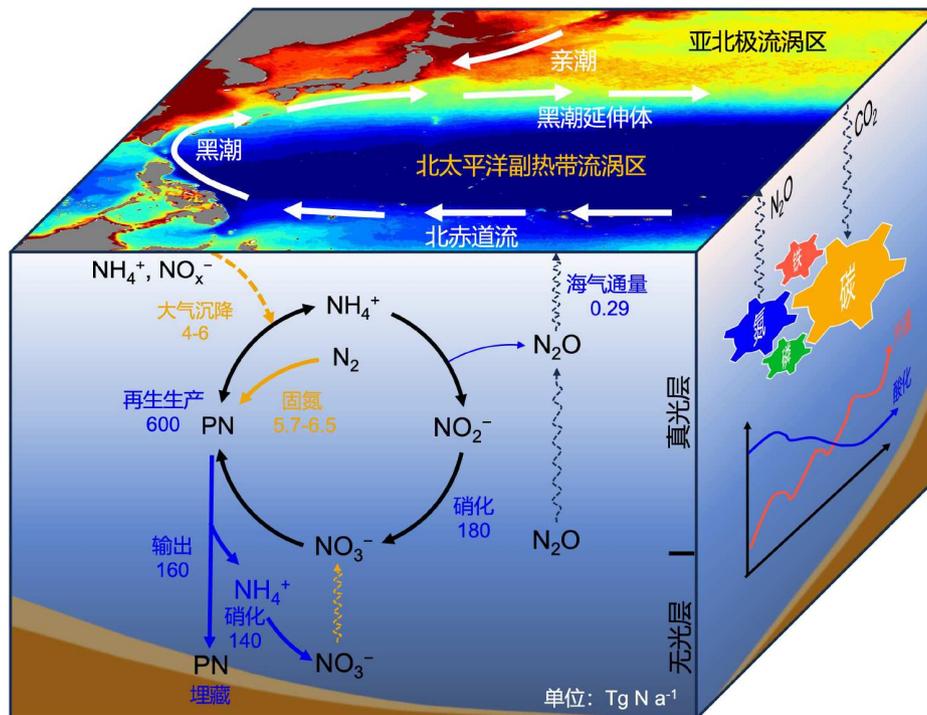


图 6 西北太平洋主要氮源汇与过程通量总结图

Figure 6 Schematic summary of main nitrogen sources, sinks and processes in the Northwest Pacific

域氮素分布、多界面通量及其季节变异；随着在西北太平洋研究数量的增多和观测数据的快速累积，未来应进一步梳理和回答西北太平洋不同区域氮素收支及其时空变异这一重大科学问题。未来应以多学科交叉、

多手段联用、多要素集成，对西北太平洋氮动力过程进行系统研究，提升对全球变化下西北太平洋氮循环过程及其气候效应的认知与预测能力，在海洋多尺度、跨圈层物质循环领域取得突破，实现引领。

参考文献

- Browning T J, Moore C M. Global analysis of ocean phytoplankton nutrient limitation reveals high prevalence of co-limitation. *Nat Commun*, 2023, 14: 5014
- Falkowski P G. Evolution of the nitrogen cycle and its influence on the biological sequestration of CO₂ in the ocean. *Nature*, 1997, 387: 272–275
- Hutchins D A, Capone D G. The marine nitrogen cycle: new developments and global change. *Nat Rev Microbiol*, 2022, 20: 401–414
- Wang F, Wang J N, Zhang L L, et al. Research progress on the variation mechanisms of the main current system and the Western Pacific warm pool (in Chinese). *Oceanol Limnol Sin*, 2017, 48: 1145–1155 [王凡, 汪嘉宁, 张林林, 等. 主流系与西太平洋暖池变异机制研究进展. *海洋与湖沼*, 2017, 48: 1145–1155]
- Takahashi T, Sutherland S C, Wanninkhof R, et al. Climatological mean and decadal change in surface ocean pCO₂, and net sea-air CO₂ flux over the global oceans. *Deep Sea Res Part II-Topical Studies Oceanography*, 2009, 56: 554–577
- Gruber N. Warming up, turning sour, losing breath: ocean biogeochemistry under global change. *Phil Trans R Soc A*, 2011, 369: 1980–1996
- Wu L X, Jing Z, Chen X Y, et al. Current status and future prospects of marine science in China (in Chinese). *Earth Sci Front*, 2022, 29: 1–12 [吴立新, 荆钊, 陈显尧, 等. 我国海洋科学发展现状与未来展望. *地学前缘*, 2022, 29: 1–12]
- Duce R A, LaRoche J, Altieri K, et al. Impacts of atmospheric anthropogenic nitrogen on the open ocean. *Science*, 2008, 320: 893–897
- Jickells T D, Buitenhuis E, Altieri K, et al. A reevaluation of the magnitude and impacts of anthropogenic atmospheric nitrogen inputs on the ocean. *Glob Biogeochem Cycle*, 2017, 31: 289–305
- Kim I N, Lee K, Gruber N, et al. Increasing anthropogenic nitrogen in the North Pacific Ocean. *Science*, 2014, 346: 1102–1106
- Prospero J M, Savoie D L, Arimoto R. Long-term record of nss-sulfate and nitrate in aerosols on Midway Island, 1981–2000: evidence of

- increased (now decreasing?) anthropogenic emissions from Asia. *J Geophys Res*, 2003, 108: 4019
- 12 Park G H, Lee S E, Kim Y, et al. Atmospheric deposition of anthropogenic inorganic nitrogen in airborne particles and precipitation in the East Sea in the northwestern Pacific Ocean. *Sci Total Environ*, 2019, 681: 400–412
- 13 Kang J, Cho B C, Lee C B. Atmospheric transport of water-soluble ions (NO_3^- , NH_4^+ and nss-SO_4^{2-}) to the southern East Sea (Sea of Japan). *Sci Total Environ*, 2010, 408: 2369–2377
- 14 Yan G, Kim G. Sources and fluxes of organic nitrogen in precipitation over the southern East Sea/Sea of Japan. *Atmos Chem Phys*, 2015, 15: 2761–2774
- 15 Seok M W, Kim D, Park G H, et al. Atmospheric deposition of inorganic nutrients to the Western North Pacific Ocean. *Sci Total Environ*, 2021, 793: 148401
- 16 Luo L, Kao S J, Bao H, et al. Sources of reactive nitrogen in marine aerosol over the Northwest Pacific Ocean in spring. *Atmos Chem Phys*, 2018, 18: 6207–6222
- 17 Matsumoto M, Okita T. Long term measurements of atmospheric gaseous and aerosol species using an annular denuder system in Nara, Japan. *Atmos Environ*, 1998, 32: 1419–1425
- 18 Nakamura T, Ogawa H, Maripi D, et al. Contribution of water soluble organic nitrogen to total nitrogen in marine aerosols over the East China Sea and Western North Pacific. *Atmos Environ*, 2006, 40: 7259–7264
- 19 Hong Y M, Lee B K, Park K J, et al. Atmospheric nitrogen and sulfur containing compounds for three sites in the Republic of Korea. *Atmos Environ*, 2002, 36: 3485–3494
- 20 Okuda T, Iwase T, Ueda H, et al. Long-term trend of chemical constituents in precipitation in Tokyo metropolitan area, Japan, from 1990 to 2002. *Sci Total Environ*, 2005, 339: 127–141
- 21 Fujita S, Takahashi A, Weng J H, et al. Precipitation chemistry in East Asia. *Atmos Environ*, 2000, 34: 525–537
- 22 Qi J, Yu Y, Yao X, et al. Dry deposition fluxes of inorganic nitrogen and phosphorus in atmospheric aerosols over the Marginal Seas and Northwest Pacific. *Atmos Res*, 2020, 245: 105076
- 23 Luo L, Yao X H, Gao H W, et al. Nitrogen speciation in various types of aerosols in spring over the northwestern Pacific Ocean. *Atmos Chem Phys*, 2016, 16: 325–341
- 24 Jung J, Furutani H, Uematsu M. Atmospheric inorganic nitrogen in marine aerosol and precipitation and its deposition to the North and South Pacific Oceans. *J Atmos Chem*, 2011, 68: 157–181
- 25 Zhang C, Ito A, Shi Z, et al. Fertilization of the Northwest Pacific Ocean by East Asia air pollutants. *Glob Biogeochem Cycle*, 2019, 33: 690–702
- 26 Kim J M, Lee K, Shin K, et al. Shifts in biogenic carbon flow from particulate to dissolved forms under high carbon dioxide and warm ocean conditions. *Geophys Res Lett*, 2011, 38: L08612
- 27 Xiu P, Chai F. Impact of atmospheric deposition on carbon export to the deep ocean in the subtropical Northwest Pacific. *Geophys Res Lett*, 2021, 48: e2020GL089640
- 28 DiTullio G R, Laws E A. Impact of an atmospheric-oceanic disturbance on phytoplankton community dynamics in the North Pacific Central Gyre. *Deep Sea Res Part A Oceanographic Res Papers*, 1991, 38: 1305–1329
- 29 Tan S C, Shi G Y, Shi J H, et al. Correlation of Asian dust with chlorophyll and primary productivity in the coastal seas of China during the period from 1998 to 2008. *J Geophys Res*, 2011, 116: G02029
- 30 Zehr J P, Capone D G. Changing perspectives in marine nitrogen fixation. *Science*, 2020, 368: eaay9514
- 31 Karl D M, Church M J. Microbial oceanography and the Hawaii Ocean Time-series programme. *Nat Rev Microbiol*, 2014, 12: 699–713
- 32 Shao Z, Xu Y, Wang H, et al. Global oceanic diazotroph database version 2 and elevated estimate of global oceanic N_2 fixation. *Earth Syst Sci Data*, 2023, 15: 3673–3709
- 33 Shen H, Wan X S, Zou W, et al. Physical optima for nitrogen fixation in cyclonic eddies in the subtropical Northwestern Pacific. *Prog Oceanogr*, 2024, 226: 103298
- 34 Wen Z, Browning T J, Cai Y, et al. Nutrient regulation of biological nitrogen fixation across the tropical western North Pacific. *Sci Adv*, 2022, 8: eabl7564
- 35 Wang W L, Moore J K, Martiny A C, et al. Convergent estimates of marine nitrogen fixation. *Nature*, 2019, 566: 205–211
- 36 Shiozaki T, Furuya K, Kodama T, et al. New estimation of N_2 fixation in the western and central Pacific Ocean and its marginal seas. *Glob Biogeochem Cycle*, 2010, 24: GB1015
- 37 Yu X, Wen Z, Jiang R, et al. Assessing N_2 fixation flux and its controlling factors in the (sub)tropical western North Pacific through high-resolution observations. *Limnol Oceanogr Lett*, 2024, 9: 716–724
- 38 Letelier R M, Björkman K M, Church M J, et al. Climate-driven oscillation of phosphorus and iron limitation in the North Pacific Subtropical Gyre. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 12720–12728
- 39 Shen Y, Wang W. Autotrophic dissolved organic phosphorus uptake stimulates nitrogen fixation in subtropical gyres. *Geophys Res Lett*, 2025, 52:

e2024GL112439

- 40 Lu Y, Wen Z, Shi D, et al. Biogeography of N_2 fixation influenced by the western boundary current intrusion in the South China Sea. *J Geophys Res Oceans*, 2019, 124: 6983–6996
- 41 Dugenne M, Gradoville M R, Church M J, et al. Nitrogen fixation in mesoscale eddies of the North Pacific Subtropical Gyre: patterns and mechanisms. *Glob Biogeochem Cycle*, 2023, 37: e2022GB007386
- 42 Karl D, Letelier R, Tupas L, et al. The role of nitrogen fixation in biogeochemical cycling in the subtropical North Pacific Ocean. *Nature*, 1997, 388: 533–538
- 43 Honjo S, Manganini S J, Krishfield R A, et al. Particulate organic carbon fluxes to the ocean interior and factors controlling the biological pump: a synthesis of global sediment trap programs since 1983. *Prog Oceanogr*, 2008, 76: 217–285
- 44 Mulholland M R. The fate of nitrogen fixed by diazotrophs in the ocean. *Biogeosciences*, 2007, 4: 37–51
- 45 Westberry T, Behrenfeld M J, Siegel D A, et al. Carbon-based primary productivity modeling with vertically resolved photoacclimation. *Glob Biogeochem Cycle*, 2008, 22: GB2024
- 46 Dai M, Luo Y, Achterberg E P, et al. Upper ocean biogeochemistry of the oligotrophic North Pacific Subtropical Gyre: from nutrient sources to carbon export. *Rev Geophys*, 2023, 61: e2022RG000800
- 47 Du C, Dai M, Liu Z, et al. Diapycnal fluxes of nutrients in the North Pacific Subtropical Gyre. *Glob Planet Change*, 2025, 253: 104973
- 48 Jenkins W J, Doney S C. The subtropical nutrient spiral. *Glob Biogeochem Cycle*, 2003, 17: 1110
- 49 Letscher R T, Primeau F, Moore J K. Nutrient budgets in the subtropical ocean gyres dominated by lateral transport. *Nat Geosci*, 2016, 9: 815–819
- 50 McGillicuddy D J. Mechanisms of physical-biological-biogeochemical interaction at the oceanic mesoscale. *Annu Rev Mar Sci*, 2016, 8: 125–159
- 51 Zhu X Y, Yang Z, Xie Y, et al. Strong particle dynamics counteract the nutrient-pumping effect leading to weak carbon flux in a cyclonic eddy. *Mar Chem*, 2023, 255: 104279
- 52 Wan X S, Sheng H X, Dai M, et al. Ambient nitrate switches the ammonium consumption pathway in the euphotic ocean. *Nat Commun*, 2018, 9: 915
- 53 Tang W, Ward B B, Beman M, et al. Database of nitrification and nitrifiers in the global ocean. *Earth Syst Sci Data*, 2023, 15: 5039–5077
- 54 Wan X S, Sheng H, Dai M, et al. Phytoplankton-nitrifier interactions control the geographic distribution of nitrite in the upper ocean. *Glob Biogeochem Cycle*, 2021, 35: e2021GB007072
- 55 Wan X S, Sheng H, Shen H, et al. Significance of urea in sustaining nitrite production by ammonia oxidizers in the oligotrophic ocean. *Glob Biogeochem Cycle*, 2024, 38: e2023GB007996
- 56 Santoro A E, Richter R A, Dupont C L. Planktonic marine archaea. *Annu Rev Mar Sci*, 2019, 11: 131–158
- 57 Damashek J, Tolar B B, Liu Q, et al. Microbial oxidation of nitrogen supplied as selected organic nitrogen compounds in the South Atlantic Bight. *Limnol Oceanogr*, 2019, 64: 982–995
- 58 Kitzinger K, Padilla C C, Marchant H K, et al. Cyanate and urea are substrates for nitrification by Thaumarchaeota in the marine environment. *Nat Microbiol*, 2019, 4: 234–243
- 59 Yool A, Martin A P, Fernández C, et al. The significance of nitrification for oceanic new production. *Nature*, 2007, 447: 999–1002
- 60 Ward B B. Nitrification in marine systems. In: Capone D G, Bronk D A, Mulholland M R, et al., eds. *Nitrogen in the Marine Environment*, 2nd ed. San Diego, CA: Academic Press, 2008. 199–261
- 61 Liu L, Chen M, Wan X S, et al. Reduced nitrite accumulation at the primary nitrite maximum in the cyclonic eddies in the western North Pacific Subtropical Gyre. *Sci Adv*, 2023, 9: eade2078
- 62 Amin S A, Moffett J W, Martens-Habbena W, et al. Copper requirements of the ammonia-oxidizing archaeon *Nitrosopumilus maritimus* SCM1 and implications for nitrification in the marine environment. *Limnol Oceanogr*, 2013, 58: 2037–2045
- 63 Shafiee R T, Snow J T, Zhang Q, et al. Iron requirements and uptake strategies of the globally abundant marine ammonia-oxidising archaeon, *Nitrosopumilus maritimus* SCM1. *ISME J*, 2019, 13: 2295–2305
- 64 Ni S, Xu M N, Du M, et al. Top-down control of ammonia oxidizers by grazing in the North Pacific. *Geophys Res Lett*, 2024, 51: e2024GL108484
- 65 Zhang Y, Qin W, Hou L, et al. Nitrifier adaptation to low energy flux controls inventory of reduced nitrogen in the dark ocean. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117: 4823–4830
- 66 Bayer B, McBeain K, Carlson C A, et al. Carbon content, carbon fixation yield and dissolved organic carbon release from diverse marine nitrifiers. *Limnol Oceanogr*, 2023, 68: 84–96
- 67 Kalvelage T, Jensen M M, Contreras S, et al. Oxygen sensitivity of anammox and coupled N-cycle processes in oxygen minimum zones. *PLoS One*, 2011, 6: e29299
- 68 Bianchi D, Weber T S, Kiko R, et al. Global niche of marine anaerobic metabolisms expanded by particle microenvironments. *Nat Geosci*, 2018, 11: 263–268

- 69 Buesseler K O, Benitez-Nelson C R, Roca-Martí M, et al. High-resolution spatial and temporal measurements of particulate organic carbon flux using thorium-234 in the northeast Pacific Ocean during the EXport Processes in the Ocean from RemoTe Sensing field campaign. *Elementa-Sci Anthropocene*, 2020, 8: 30
- 70 Shih Y Y, Hung C C, Gong G C, et al. Enhanced particulate organic carbon export at eddy edges in the oligotrophic Western North Pacific Ocean. *PLoS One*, 2015, 10: e0131538
- 71 Xing X, Wells M L, Chen S, et al. Enhanced winter carbon export observed by BGC-argo in the Northwest Pacific Ocean. *Geophys Res Lett*, 2020, 47: e2020GL089847
- 72 Nowicki M, DeVries T, Siegel D A. Quantifying the carbon export and sequestration pathways of the ocean's biological carbon pump. *Glob Biogeochem Cycle*, 2022, 36: e2021GB007083
- 73 Hedges J I, Keil R G, Benner R. What happens to terrestrial organic matter in the ocean? *Org GeoChem*, 1997, 27: 195–212
- 74 Kinsley C. Reconstructing atmospheric changes in monsoon regions using eolian dust. Doctor Dissertation. Cambridge: Massachusetts Institute of Technology, 2019
- 75 Kim H J, Kim J, Kim D, et al. Sinking particle flux in the subtropical oligotrophic northwestern Pacific from a short-term sediment trap experiment. *Ocean Sci J*, 2018, 53: 395–403
- 76 Gruber N. The marine nitrogen cycle: overview and challenges. *Nitrogen Mar Environ*, 2008, 2: 1–50
- 77 Ravishankara A R, Daniel J S, Portmann R W. Nitrous oxide (N₂O): the dominant ozone-depleting substance emitted in the 21st Century. *Science*, 2009, 326: 123–125
- 78 Stein L Y, Yung Y L. Production, isotopic composition, and atmospheric fate of biologically produced nitrous oxide. *Annu Rev Earth Planet Sci*, 2003, 31: 329–356
- 79 Nevison C, Butler J H, Elkins J W. Global distribution of N₂O and the Δ N₂O-AOU yield in the subsurface ocean. *Glob Biogeochem Cycle*, 2003, 17: 1119
- 80 Breider F, Yoshikawa C, Abe H, et al. Origin and fluxes of nitrous oxide along a latitudinal transect in western North Pacific: controls and regional significance. *Glob Biogeochem Cycle*, 2015, 29: 1014–1027
- 81 Yamagishi H, Yoshida N, Toyoda S, et al. Contributions of denitrification and mixing on the distribution of nitrous oxide in the North Pacific. *Geophys Res Lett*, 2005, 32: L04603
- 82 Wan X S, Sheng H X, Liu L, et al. Particle-associated denitrification is the primary source of N₂O in oxic coastal waters. *Nat Commun*, 2023, 14: 8280
- 83 Wen J W, Chen X L, Sun J, et al. Distributions of N₂O concentration and sea-to-air flux in the western Tropical North Pacific: influences of eddies and typhoons. *Deep Sea Res Part I-Oceanographic Res Papers*, 2024, 211: 104372
- 84 Wilson S T, Ferrón S, Karl D M. Interannual variability of methane and nitrous oxide in the North Pacific subtropical gyre. *Geophys Res Lett*, 2017, 44: 9885–9892
- 85 Wan X S, Hou L, Kao S J, et al. Pathways of N₂O production by marine ammonia-oxidizing archaea determined from dual-isotope labeling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2023, 120: e2220697120
- 86 Toyoda S, Yoshida N, Miwa T, et al. Production mechanism and global budget of N₂O inferred from its isotopomers in the western North Pacific. *Geophys Res Lett*, 2002, 29: 7
- 87 Heo J M, Kim H R, Eom S M, et al. Distribution and production of N₂O in the subtropical Western North Pacific Ocean during the spring of 2020. *Front Mar Sci*, 2022, 9: 854651
- 88 Yang S, Chang B X, Warner M J, et al. Global reconstruction reduces the uncertainty of oceanic nitrous oxide emissions and reveals a vigorous seasonal cycle. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117: 11954–11960
- 89 Wan X S, Sheng H X, Dai M, et al. Epipelagic nitrous oxide production offsets carbon sequestration by the biological pump. *Nat Geosci*, 2023, 16: 29–36
- 90 Hayashi M, Shioyama H, Emori S, et al. The Northwestern Pacific warming record in August 2020 occurred under anthropogenic forcing. *Geophys Res Lett*, 2021, 48: e2020GL090956
- 91 Karl D M, Bidigare R R, Letelier R M. Long-term changes in plankton community structure and productivity in the North Pacific Subtropical Gyre: the domain shift hypothesis. *Deep Sea Res Part II-Topical Studies Oceanography*, 2001, 48: 1449–1470
- 92 Angert A, Weiner T, Mazeh S, et al. Seasonal variability of soil phosphate stable oxygen isotopes in rainfall manipulation experiments. *Geochim Cosmochim Acta*, 2011, 75: 4216–4227
- 93 Behrenfeld M J, O'malley R T, Boss E S, et al. Reevaluating ocean warming impacts on global phytoplankton. *Nat Clim Change*, 2016, 6: 323–330
- 94 Steinacher M, Joos F, Frölicher T L, et al. Projected 21st Century decrease in marine productivity: a multi-model analysis. *Biogeosciences*, 2010, 7: 979–1005

- 95 Fu Q, Feng S. Responses of terrestrial aridity to global warming. *J Geophys Res Atmos*, 2014, 119: 7863–7875
- 96 Jiang H B, Fu F X, Rivero-Calle S, et al. Ocean warming alleviates iron limitation of marine nitrogen fixation. *Nat Clim Change*, 2018, 8: 709–712
- 97 Yang N, Merkel C A, Lin Y A, et al. Warming iron-limited oceans enhance nitrogen fixation and drive biogeographic specialization of the globally important cyanobacterium crocosphaera. *Front Mar Sci*, 2021, 8: 628363
- 98 Atkinson D, Ciotti B J, Montagnes D J S. Protists decrease in size linearly with temperature: *ca.* 2.5% °C⁻¹. *Proc R Soc Lond B*, 2003, 270: 2605–2611
- 99 Finkel Z V, Beardall J, Flynn K J, et al. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *J Plankton Res*, 2010, 32: 119–137
- 100 Piontek J, Händel N, Langer G, et al. Effects of rising temperature on the formation and microbial degradation of marine diatom aggregates. *Aquat Microb Ecol*, 2009, 54: 305–318
- 101 Zheng Z Z, Zheng L W, Xu M N, et al. Substrate regulation leads to differential responses of microbial ammonia-oxidizing communities to ocean warming. *Nat Commun*, 2020, 11: 3511
- 102 Baer S E, Connelly T L, Sipler R E, et al. Effect of temperature on rates of ammonium uptake and nitrification in the western coastal Arctic during winter, spring, and summer. *Glob Biogeochem Cycle*, 2014, 28: 1455–1466
- 103 Tan E, Zou W, Zheng Z, et al. Warming stimulates sediment denitrification at the expense of anaerobic ammonium oxidation. *Nat Clim Chang*, 2020, 10: 349–355
- 104 Tang W, Da F, Tracey J C, et al. Nutrient management offsets the effect of deoxygenation and warming on nitrous oxide emissions in a large US estuary. *Sci Adv*, 2024, 10: eadq5014
- 105 Liu K, Nishioka J, Chen B, et al. Role of nutrients and temperature in shaping distinct summer phytoplankton and microzooplankton population dynamics in the western North Pacific and Bering Sea. *Limnol Oceanogr*, 2023, 68: 649–665
- 106 Doney S C, Fabry V J, Feely R A, et al. Ocean acidification: the other CO₂ problem. *Annu Rev Mar Sci*, 2009, 1: 169–192
- 107 Ishizu M, Miyazawa Y, Guo X. Long-term variations in ocean acidification indices in the Northwest Pacific from 1993 to 2018. *Clim Change*, 2021, 168: 29
- 108 Reinfelder J R. Carbon concentrating mechanisms in eukaryotic marine phytoplankton. *Annu Rev Mar Sci*, 2011, 3: 291–315
- 109 Mackey K, Morris J J, Morel F, et al. Response of photosynthesis to ocean acidification. *Oceanography*, 2015, 25: 74–91
- 110 Dai R, Wen Z, Hong H, et al. Eukaryotic phytoplankton drive a decrease in primary production in response to elevated CO₂ in the tropical and subtropical oceans. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2025, 122: e2423680122
- 111 Zhang F, Wen Z, Wang S, et al. Phosphate limitation intensifies negative effects of ocean acidification on globally important nitrogen fixing cyanobacterium. *Nat Commun*, 2022, 13: 6730
- 112 Hong H, Shen R, Zhang F, et al. The complex effects of ocean acidification on the prominent N₂-fixing cyanobacterium *Trichodesmium*. *Science*, 2017, 356: 527–531
- 113 Shi D, Xu Y, Hopkinson B M, et al. Effect of ocean acidification on iron availability to marine phytoplankton. *Science*, 2010, 327: 676–679
- 114 Luo Y W, Shi D, Kranz S A, et al. Reduced nitrogenase efficiency dominates response of the globally important nitrogen fixer *Trichodesmium* to ocean acidification. *Nat Commun*, 2019, 10: 1521
- 115 Beman J M, Chow C E, King A L, et al. Global declines in oceanic nitrification rates as a consequence of ocean acidification. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 208–213
- 116 Breider F, Yoshikawa C, Makabe A, et al. Response of N₂O production rate to ocean acidification in the western North Pacific. *Nat Clim Chang*, 2019, 9: 954–958
- 117 Rees A P, Brown I J, Jayakumar A, et al. The inhibition of N₂O production by ocean acidification in cold temperate and polar waters. *Deep Sea Res Part II-Topical Studies Oceanography*, 2016, 127: 93–101
- 118 Thangaraj S, Kim H R, Heo J M, et al. Unraveling prokaryotic diversity distribution and functional pattern on nitrogen and methane cycling in the subtropical Western North Pacific Ocean. *Mar Pollution Bull*, 2023, 196: 115569
- 119 Li X, Qi M, Li Q, et al. Acidification offset warming-induced increase in N₂O production in estuarine and coastal sediments. *Environ Sci Technol*, 2024, 58: 4989–5002

Summary for “全球变化下的西北太平洋氮循环: 源汇格局与多界面通量”

Nitrogen cycle in the Northwest Pacific: from source-sink structure to multi-interface fluxes

Xianhui Wan^{1*}, Yangyang Zhao², Hui Shen³, Weilei Wang¹, Ye Wang¹, Jiaxuan Zhang¹, Huaxia Sheng⁴, Peng Xiu¹, Zhimian Cao¹ & Dalin Shi¹

¹ State Key Laboratory of Marine Environmental Science, College of Ocean and Earth Sciences, Xiamen University, Xiamen 361105, China

² Department of Geosciences, Princeton University, Princeton, NJ 08544, USA

³ School of Biological Sciences, University of Oklahoma, Oklahoma, OK 73019, USA

⁴ Fujian Ocean Innovation Center, Xiamen 361105, China

* Corresponding author, E-mail: wanhx@xmu.edu.cn

Nitrogen is a key limiting nutrient for ocean primary productivity and it regulates the biological carbon pump and, ultimately, carbon sequestration. The sources, transformations, and sinks of nitrogen are thus crucial for marine ecosystem health and global climate. The nitrogen cycle is undergoing profound and complex perturbations owing to rapid global marine environmental changes. The Northwest Pacific Ocean acts as a pivotal regulator of global climate by absorbing substantial amounts of carbon and heat and is among the fastest warming and acidifying ocean regions under global change. However, the source-sink dynamics and associated fluxes of the nitrogen cycle in this region remain poorly constrained, hindering the ability to accurately assess its response to these changes.

Here, we synthesize the current knowledge on key nitrogen cycling processes in the Northwest Pacific, including atmospheric deposition, nitrogen fixation, nitrification, and nitrogen removal, to examine their spatiotemporal variations, source-to-sink fluxes, and underlying mechanisms. Our results show that atmospheric deposition ($4\text{--}6 \text{ Tg N a}^{-1}$) and nitrogen fixation ($\sim 6 \text{ Tg N a}^{-1}$) contribute comparably to new nitrogen inputs; however, they exhibit distinct spatial and seasonal patterns. Nitrogen deposition decreases from coastal regions to the open ocean and peaks in winter–spring, whereas nitrogen fixation is highest in the center of the subtropical gyre in summer. The contribution of subsurface nitrate and dissolved organic nitrogen to primary production is expected to be high. However, their fluxes and spatiotemporal patterns remain unresolved. In the euphotic zone, intense nitrogen cycling, driven by low export and high regeneration rates, sustains vigorous nitrification ($\sim 180 \text{ Tg N a}^{-1}$) and nitrous oxide production. This nitrous oxide flux accounts for nearly half of its sea-to-air exchange (0.29 Tg N a^{-1}), offsetting a substantial portion of the carbon sequestration benefit provided by the biological pump. The close spatial coupling between the primary production and nitrification rates indicates that organic matter production and its subsequent regeneration as a key regulator of nitrification in the ocean. Although organic nitrogen burial in sediments is the primary removal pathway in this region, the flux remains poorly constrained owing to limited observations. Furthermore, we summarize how warming and acidification affect biological nitrogen fixation, phytoplankton nitrogen uptake, nitrification, and nitrous oxide production. These findings highlight the profound yet complex influence of global change on the marine nitrogen cycle. However, the synergistic effects of multiple environmental drivers remain largely unclear.

Based on these findings, we propose the following priorities for advancing research on the nitrogen cycle in the Northwest Pacific: (1) clarify the spatiotemporal variability and long-term trends of nitrogen deposition and nitrogen fixation to determine how these external nitrogen sources regulate marine productivity and carbon sequestration; (2) investigate the nitrogen dynamics across spatial scales with a particular focus on submesoscale and mesoscale processes; (3) quantify the nitrogen fluxes across key interfaces and their coupling with other elemental cycles; and (4) advance the predictive understanding of nitrogen cycling and its climate feedbacks in a changing Northwest Pacific through interdisciplinary frameworks that integrate multiple methodologies.

nitrogen cycle, source-sink structure, interface flux, global change, the Northwest Pacific

doi: [10.1360/CSB-2025-5754](https://doi.org/10.1360/CSB-2025-5754)