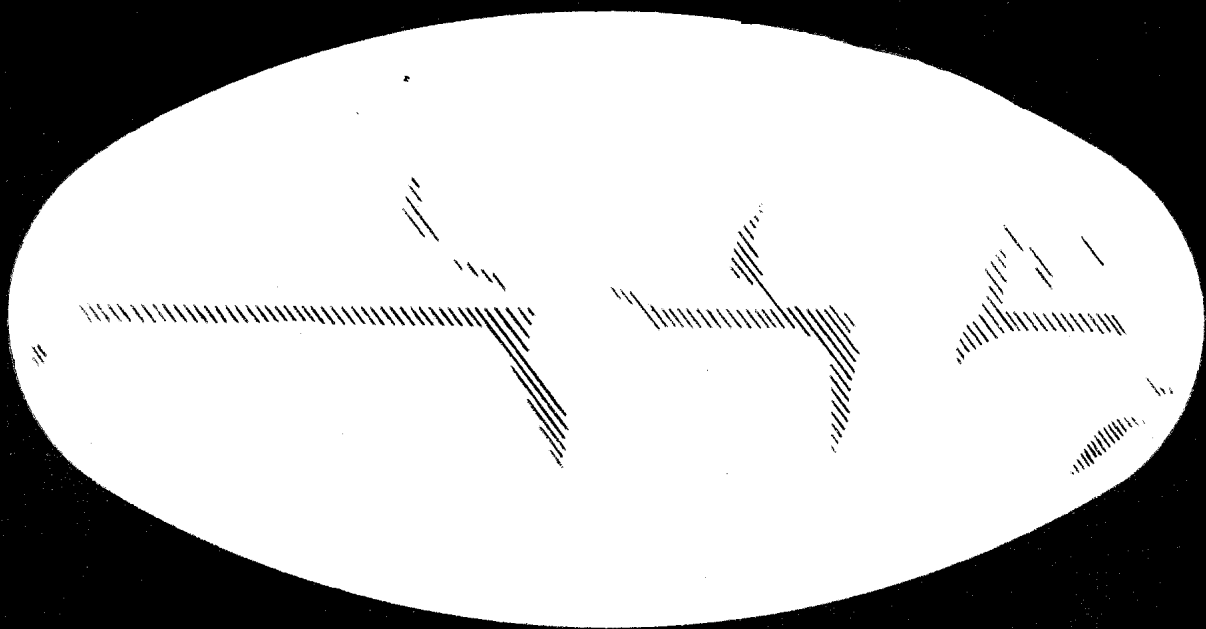


上升流生态系统

R·博吉 M·托姆克扎克 编辑



•53

海洋出版社

内 容 提 要

本书选辑了1975年9月在基尔召开的“上升流生态系第三次专题讨论会”的部分论文，内容包括如何将生态系分析应用于上升流研究；上升流生态系各个方面的研究（涉及浮游植物、浮游动物、鱼类、底栖生物和细菌等）；上升流区的水文、地质状况。

上升流区是生物资源最丰富的海域之一，本书为深入探索上升流生态系，最合理的开发利用海洋生物资源，提供了研究方法和丰富的资料。可供大专院校师生、科研人员、对海洋生物资源研究有兴趣的科技工作者和海洋水产工作者参考。

Upwelling Ecosystems

上升流生态系

R·博吉 M·托姆克扎克编辑

石小瑗 译

陈清潮 余宙文 校

海洋出版社出版

北京复兴门海贸大楼

邯郸地区印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1981年5月第一版 开本：787×1092 $\frac{1}{16}$

1981年5月第一次印刷 字数：397,000

印数：820 印张：16 $\frac{3}{8}$

统一书号：13193·0056 定价：2.60元

前 言

上升流区域是大洋中最肥沃的区域之一。从原则上讲,上升流是由大洋表层流动的辐散引起的,而这种辐散,又是由于某种特定风场、海岸线存在、或其他特殊条件所引起的。由于大洋的深层水一般都富含营养盐,正是这种营养盐的持久性供应造成上升流区高度生产力。

对上升流及其引起的后果的研究,长期以来是海洋科学所有学科的科学工作者的任务。今天,学科间合作得最好的可能就是海洋学这一分支。各国政府逐渐认识到上升流区域的潜在生产力,增加了上升流研究的基金。随着研究活动较大规模地开展,学科间的合作很有必要。

有几部国际水平的讨论会文集证实了这项研究的迅速进展。有三本书反映了这几次科学讨论会的成果(*Rapp·Proc—Verb*159,1970; *Inv Pesg*35,1,1971; *Tethys* 6,1—2,1974)。

本书选辑了1975年9月在基尔举行的“上升流生态系第三次专题讨论会”的一些论文。虽然这是一系列会议的第三次,但“生态系”这个词还是首次作为科学大纲的标题而被使用。而且,这次会议清楚地反映了一种倾向,就是将物理、化学和生物海洋学家、海洋气象学家以及海洋地质学家的力量联合起来,向着一个共同目标,为着了解上升流的过程和其产生的后果而努力。

本书的论文是由各个领域的科学家撰写的,并由作者本人审校。有三篇文章内容是一般性的,两篇涉及如何将生态系分析应用于上升流研究(Boje及Tomczak; Margalef),一篇讨论上升流研究的远景(Wooster)。有些文章论述了上升流生态系的各个方面,涉及浮游植物(Estrada; Elbrächter及Boje)、浮游动物(Thiriot; Hargreaves; Packard等人; Whitledge)、鱼类(Cushing; Mathisen等人)、底栖生物(Thiel)、细菌(Watson; Herbland)等。另外两篇论文讨论加纳沿海(Houghton和Mensah)和加拉帕哥斯群岛邻近海域(Houvenaghel)的情况作为补充。有三篇论文论及上升流系统的水文状况(Thompson; Bennett,他讨论的是从澳洲大潮得到的结果Zuta等人)。还有两篇文章讨论上升流区的地质成果(Diester—Haass; Koopmann等人)。

目前对海洋资源开发前景的争论,当然也影响到海洋科学的研究,尤其是对涉及大洋最大生物资源之一的上升流区的研究。很明显,在联合国海洋法会议上提出的有关海洋研究的建议,已经导致意见分歧,这清楚地反映在系统地阐述上升流研究的目的上。我们衷心希望这本书能引起广大海洋科学家认真思考上升流研究的目的、深入探索上升流生态系,从而最合理地利用这巨大的海洋资源。

感谢(略)

R·博 吉

M·托姆克扎克

1978年8月于基尔

撰稿人

- Dr. R.T. BARBER, Marine Laboratory, Duke University,
Beaufort, NC 28516/USA
- Dr. J.R. BENNETT, Department of Earth and Planetary
Sciences, Massachusetts Institute of Technology,
Cambridge, MA 02139/USA
- Dr. M. BLACKBURN, c/o Roderick Mager, P.O.Box 774,
Friday Harbor, WA 98250/USA
- Dr. D. BLASCO, Bigelow Laboratory for Ocean Sciences,
West Boothbay Harbor, ME 04575/USA
- Dr. R. BOJE, Institut für Meereskunde an der Universität,
Düsternbrooker Weg 20, 2300 Kiel/FRG
- Dr. A. BUSTAMANTE, Instituto del Mar del Peru, Casilla
3734, Lima/Peru
- Dr. D.H. CUSHING, Fisheries Laboratory, Pakefield Rd.,
Lowestoft, Suffolk/GB
- Dr. L. DIESTER-HAASS, Geologisches Institut der Univer-
sität, Pleicherwall 1, 8700 Würzburg/FRG
- Dr. M. ELBRÄCHTER, Biologische Anstalt Helgoland, Lito-
ralstation, 2282 List, Sylt/FRG
- Dr. M. ESTRADA, Instituto de Investigaciones Pesqueras,
Paseo Nacional, s/n, Barcelona-3/Spain
- Dr. P.M. HARGREAVES, Institute of Oceanographic Sciences,
Wormley-Godalming, Surrey GU 8 5 UB/GB
- Dr. A. HERBLAND, Centre de Recherches Océanographiques,
29, Rue des Pêcheurs, B.P.V. 18-Abidjan/Republique
de Cote d'Ivoire
- Dr. R.W. HOUGHTON, Lamont-Doherty Geological Obser-
vatory, Columbia University, Palisades NY 10964/USA
- Dr. G.T. HOUVENAGHEL, Laboratoire d'Océanologie, Uni-
versité Libre de Bruxelles, 50 av. F.D. Roosevelt,
1050 Bruxelles/Belgium
- Dipl.-Geol. B. KOOPMANN, Geologisch-Paläontologisches
Institut der Universität, Olshausenstr. 40-60,
2300 Kiel/FRG

X

- Dr. R. MARGALEF, Catedra de Ecologia, Facultad de Biologia, Universidad de Barcelona/Spain
- Prof. Dr. O.A. MATHISEN, Fisheries Research Institute, University of Washington, Seattle, WA 98195/USA
- Dr. M.A. MENSAH, Fishery Research Unit, P.O. Box B-62, Tema/Ghana
- Dr. T.T. PACKARD, Bigelow Laboratory for Ocean Sciences, West Boothbay Harbor, ME 04575/USA
- Dr. T. RIVERA, Instituto del Mar del Peru, Casilla 3734, Lima/Peru
- Prof. Dr. M. SARNTHEIN, Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität, Olshausenstr. 40-60, 2300 Kiel/FRG
- Dr. H.-J. SCHRADER, Oregon State University, School of Oceanography, Corvallis, OR 97331/USA
- Dr. H. THIEL, Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft, Palmallee 55, 2000 Hamburg 50/FRG
- Dr. A. THIRIOT †, Station Zoologique, 06230 Villefranche sur Mer/France
- Dr. J.D. THOMPSON, Environmental Models Branch, Numerical Modeling Division, NSTL Station, MS 39529/USA
- Dr. R.E. THORNE, Fisheries Research Institute, University of Washington, Seattle, WA 98195/USA
- Dr. M. TOMCZAK, Department of Oceanography, The University of Liverpool, Bedford Street North, P.O. Box 147, Liverpool L69 3BX/GB
- Dr. R.J. TRUMBLE, Fisheries Research Institute, University of Washington, Seattle, WA 98195/USA
- Dr. S.W. WATSON, Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, MA 02543/USA
- Dr. T.E. WHITLEDGE, Oceanographic Sciences Division, Brookhaven National Laboratory, Upton, NY 11973/USA
- Dr. W.S. WOOSTER, Institute for Marine Studies HA-35, University of Washington, Seattle, WA 98195/USA
- Dr. S. ZUTA, Instituto del Mar del Peru, Casilla 3734, Lima/Peru

目 录

撰稿人.....	(1)
上升流区生态系研究	
上升流区生态系分析和边界的确定.....	(3)
R. BOJE 及 M. TOMCZAK	
什么是上升流生态系?	(10)
R. MARGALEF	
非洲西北上升流区浮游植物分布中尺度非均匀性.....	(12)
M. ESTRADA	
非洲西北上升流区贞洁海链藻 (<i>Thalassiosira Partheneia</i>) 的生态学意义.....	(19)
M. ELBRÄCHTER 和 R. BOJE	
非洲西部上升流区的浮游动物群落.....	(26)
A. THIRIOT	
1968和1972年非洲西北上升流区浮游动物类群的相对丰度.....	(52)
P. M. HARGREAVES	
下加利福尼亚上升流系中的红中缢虫 (<i>Mesodinium rubrum</i>)	(63)
T. T. PACKARD, D. BLASCO, 及 R. T. BARBER	
非洲西北及秘鲁上升流生态系中浮游动物和鱼类氮的再生.....	(79)
T. E. WHITLEDGE	
上升流区的上层营养级次.....	(86)
D. H. CUSHING	
上升流区大洋性鱼类对食物的消耗.....	(95)
O. A. MATHISEN, R. E. THORNE, R. J. TRUMBLE 及 M. BLACKBURN	
上升流区的底栖生物	(106)
H. THIEL	
细菌在上升流生态系中的作用	(119)
S. W. WATSON	
1973年3月毛里塔尼亚上升流的异养活动: 氨基酸的同化和矿化作用	(133)
A. HERBLAND	
加纳沿岸上升流的物理学问题和生物学结果	(144)
R. W. HOUGHTON, M. A. MENSAH	
加拉帕戈斯群岛的水文条件及其与岛上生物的关系	(155)
G. T. HOUVENAGHEL	

上升流区的水文问题

混合在上升流系动力学中的作用 (173)

J. D. THOMPSON

大湖的环流 (189)

J. R. BENNETT

秘鲁岸外主要上升流区的水文问题 (199)

S. ZUTA, T. RIVERA, A. BUSTAMANTE

上升流区的地质问题

沉积作力上升流指标的 (221)

L. DIESTER—HAASS

亚热带莱夫里埃湾(西非)受上升流影响的沉积 (239)

B. KOOPMANN, M. SARNTHEIN, H.—J. SCHRADER

上升流研究概况

上升流研究和大洋事务 (247)

W. S. WOOSTER

内容索引 (252)

上升流区生态系统研究

上升流区生态系分析和边界的确定

R·BOJE, M·TOMCZAK

1. 导 言

根据 *Smith* (1970) 的意见, 一个生态系是“一个具有可以辨认出来的边界和具有内在均质性的一个功能单元”。*Ellenberg* (1973a) 将生态系描述为“生物及其无机环境之间相互作用的一个系统, 它是开放的, 但在某种程度上有自我调节的能力。”

在海洋环境中, 浅水生态系可与开阔大洋生态系区别开来, 但要划定界线却十分困难, 在开阔大洋中更为难划。*Ellenberg* (1973b) 在他论述世界上生态系分类法的文章中证实了这一点。

上升流区的范围可以从浅水伸展到水深相当大的地方。应该把上升流区更恰当地描述为单独的生态系呢, 还是描述为大洋生态系的一部分呢? 就目前的知识来说, 我们还不能决定这一问题。因为我们对作为生态单元的上升流区的结构及功能, 以及在分析中应包括的区域界线, 都了解的不够。〔*R. Margalef* 在下面一篇文章中述说了他对上升流系的结构和功能看法——原注〕

但这并不意味着将生态系分析应用于上升流研究是不可能的, 因为生态系分析方法既可用于研究一个完整的生态系, 又可用于研究它的一部分。

2. 研究目标和灵敏度分析的选择

在讨论将生态系分析应用于研究上升流区之前, 我们必须先决定研究的目标是什么, 这是必要的。因为对应用生态系分析的任何估价都要取决于研究的目标。

假定我们主要的兴趣是达到对上升流区生物资源最合理的利用。这个研究目标仅仅是一个可能的目标, 但按照作者的意见, 它是目前唯一重要的目标。当然也还有其他一些目标可能引起研究者对分析上升流区的兴趣。

因此, 基本任务就是将上升流系加以模式化, 以便在边界条件变动的情况上预报上升流系的动态。一旦一个总结了已知事实的恰当的模式确定之后, 我们就开始观测活动, 以便找出边界条件的正确数目, 以及在该系统每一个重要变量之间的转换率。因为变量太多使我们的研究项目内容庞杂, 所以我们首先研究对每个变量观测的重要性。我们提出的问题是: 如果我们想预报及监测最佳产量, 就要考虑物理、气象、生物及化学各方面的量对海洋生物较高营养级次的影响。这样, 对于所有这些量, 我们的测定准确度要达到如何的程度。

我们必须使用的方法是敏感度分析。必须强调这个方法的应用, 仍然是以我们对研究目标的选择为根据。

让我们以垂直速度为例来考虑。假定已提出两种上升流理论, 它们只在一点上有明显的分歧: 第一种理论的垂直速度应该是 10^{-3} 厘米/秒 而第二种的是 10^{-2} 厘米/秒。如果我们认

为有必要决定哪种理论正确，我们就必须测定垂直速度至少到 10^{-8} 厘米/秒，这样就要付出大量的工作和金钱。但是，如果认为我们的研究目标，只是应该提高我们对利用上升流系生物资源可能性的知识的话，就完全不必去搞清楚垂直速度的测定是否要准确到如此的精度。

回顾过去对上升流的研究，得出的印象：不仅是垂直速度，还在某些研究项目上都做了大量的工作，但对我们转换率和边界条件方面的认识却毫无裨益，特别是对于研究上升流区生物资源没有提供所需的新情报。

3. 上升流区边界

虽然目前不可能确定是否应该将一个上升流区描绘为自身就是一个完整的生态系，或是一个较大的大洋生态系不可分割的一部分，我们还是要找出上升流区某些天然的边界。如果我们能设法描述边界上输入及输出的情况，那么，就能够应用生态系的方法。这样，就能得到研究上升流的一个十分有用的工具。尽管这个方法相当繁冗。但它还是为解决我们的问题提供了应用一门现有的强有力技术的可能性。

3.1 水文问题 不管我们怎样选择上升流区的边界，有一个基本条件，就是要考虑该大洋的流体动力学结构。

如果我们着眼在风场上，它无疑能在大范围内决定大洋环流，就没有理由去考虑较小于地球尺寸的任何尺度。但是，因为我们研究的是大洋中的各种过程，将范围局限在大洋的尺度内是合理的。为了找出较小的自然尺度，我们确定一个坐标系，其三个轴的方向为垂直方向、与流向正交的方向和指向流动的方向，并且分别考虑这三个轴的尺度。在沿岸上升流区，主流是经向的、与主流正交的分量是纬向的；而在赤道上升流区，主流是纬向的，与主流正交的分量是经向的。

在垂直方向上，大洋尺度的天然边界是表面和底部。它们体现着一切性质的不连续性。在这些地方流入和流出量都能减到最小。但是，我们可以考虑用较小尺度来替换。不难看出：埃克曼摩擦层深度 d_e ——这是一个非常重要的自然垂直尺度——对于减小我们系统的垂直尺度无济于事。上升流最重要的过程之一是从埃克曼层下面将营养盐输送到埃克曼层中，即上升流系必须达到表面，同时必须远远深入到埃克曼层以下。

就大洋底部而言，有两种可能性：在浅海区域，“底部埃克曼层”向岸的输送如果不是主要部分的话，也占了很重要的百分数。因此，应该将它包括在上升流系里。而在深水，从动力学观点，它不重要，其输送很弱。在均匀水，向岸的输送分布在表面埃克曼层以下所有深度（Garvine, 1974）——这就意味着上升流系应该伸展到海底。在分层水，表面埃克曼层以下的向岸流不是常值，而是随深度的增加而减小，并且在垂直尺度和埃克曼层深度相当的深度上向岸流为零（Tomczak jr., 1970）。这个垂直尺度取决于垂直扩散率（较精确地说是取决于垂直普朗特数）和层化程度，因而随着时间变化。由于在自然条件下，这一尺度和大洋深度 d 可能同量级。因此，没有理由选择它作为上升流系的下边界，而不选择自然地形的海底作为下边界。

为了实用，只要满足 $da \gg d_e$ 的条件，在深度 $da < d$ 引进一个人工的底部，似乎有可能是合理的做法。从海洋物理学的观点上看，因为在这种人为的底部边界上不能给出明确的流入和流出的条件。所以，只要有可能就要避免使用人为海底的办法。重要的后果是：在上升流

模式中描述物理问题的那些部分，通常要伸展得比描述生物和化学问题的那些部分深得多（通常可限制到几个埃克曼层深度的尺度）。这种情况的一个例子就是Walsh(1975)所描述的那个模式。在那个模式中，描述了大洋表面及大洋底部之间的物理量，但只计算了上层50米的化学量和生物量。50米深度以下速度场对50米以上物理量分布的影响反映在密度分布、50米深度处的垂直质量输送和50米处的扩散率等方面。因为Walsh的模式没有考虑连续的层化结构，50米以下的速度场的影响，可以通过50米处的垂直质量输送和垂直扩散而参数化，因此对于所有的变量模式都被限制在0—50米那一层内。在将层化处理为另一个变量的较为完善的模式中，50米以下的物理量必需明确地包括在模式之内。

关于与主流正交的方向上的尺度，情况与此类似，但要复杂得多。一方面，整个上升流是大洋环流整体的一个组成部分，因为它就是表面海流场水平辐散的结果(Tomczakjr., 1970)。关于大洋内部深水区的动力学，甚至可以说，在很大程度上这种辐散取决于上升流区的结构，即内部地转流是由上升流层驱动的(pedlosky., 1968)。任何小于大洋宽度的尺度都忽视了这种自然的相互依存关系。另一方面，对于一个上升流模式，我们对大洋内部的速度场并不感兴趣，假如大洋内部对上升流动力学的影响可以忽略不计，或可以将它参数化，我们就有可能确定一个较小的限制在该上升流区内的尺度。

在以混合系数恒定的假设为基础的古典分析中，上升流区典型的与主流正交方向上的尺度是由横向摩擦确定的。根据这些研究，与上升流有关的物理量的一切变化都限制在摩擦层范围的一条带内。如果我们能设法在摩擦层的大洋边缘上提出边界条件，我们就能将我们的模式限制在比大洋尺度小得多的尺度之内。因为上升流区和大洋内部之间的相互依存关系很重要，这些边界条件必须是代表这种相互依存关系的表达式，而不是仅仅根据我们对上升流的一般认识就能写出的。例如，在沿岸上升流区，经向和纬向质量输送和压力梯度的边界条件，必须与所谓的斯维尔德鲁普环流的质量输送和压力的分布一致(Garvine, 1974)。

但是，古典研究的简单想法可惜与近年来观测积累的知识不符。从几个重要沿岸上升流区的考察工作看来，有些看法目前已充分建立起来了，那就是：在上升流区的外海边缘，存在着一个锋带，它将涌升水和有大洋表面特征的水分离开(Hagen, 1974)。在锋带的靠岸的一边和靠外海的一边，一切过程都可看作是地转的和几乎无扩散的，而锋带本身却是由扩散支配的区域，可能还是由形成水团处的非线性平流所支配的区域(Bang, 1973)。

这样就使我们有一个模式，其中与主流正交的方向上的尺度是由从海岸线到锋带的距离决定的，而靠外海的那一边就是锋带本身。我们保留了古典研究中的条件，即边界条件应与邻近的斯维尔德鲁普环流相一致。此外，为了给定通过锋带的流入量和流出量，我们必须把通过锋面的水平扩散率加以参数化。可望在将来的研究中，这种扩散过程的精确参数化将会实现。

虽然这些考虑指导着我们对沿岸上升流的大多数情况作出边界条件，但是在某些情况下明确的锋带是不存在的。此外，在赤道上升流中，还搞不清到底锋带是否是该上升流系的一部分？有恒定系数的大尺度扩散的古典设想是否适合于赤道上升流？在这些情况下，只有海洋学观测能帮助我们确定上升流区与主流正交方向上的宽度。再以沿岸上升流为例，我们注意到：虽然表面流的方向——经常连同它的速度——在从岸边到外海的很大距离上（此距离可远远超过古典摩擦尺度）都没有多大的变化，但是常常发现温度及盐度等水文参数却有变

化。事实上, Gunther (1936) 已经从观测推论出: 在秘鲁——智利上升表层流附近, 在沿岸上升流区外面, 存在着方向不变的海流。通过仔细的鉴定此海流的水文特征, 并和沿岸上升流区的特征作比较, 我们就能够确定该上升流区在与主流正交的方向上的正确尺度。

至于沿海流方向上的尺度, 沿岸上升流区和赤道上升流区是不同的。在赤道上升流的中, 由大洋尺度决定的尺度小于由驱动力(风)所决定的尺度, 这种情况类似于与主流正交方向上的尺度。另一方面, 在沿岸上升流中, 信风带的范围肯定小于大洋的范围, 这样信风带的宽度就确定了沿海流方向上的最大尺度。实际上, 赤道上升流和沿岸上升流间的这些不同之处是不重要的, 因为我们通常不会把上游很远的区域和下游很远的区域包括在一个上升流的模式里。在这些区域中, 主流的速度都小——不管是在发展阶段还是在消衰阶段。垂直运动是由较大尺度的水平辐散产生的, 这种辐散属于大尺度环流的一部分, 而不是特有的上升流机理。由于一般都有混淆的流动模式存在, 所以主流与正交方向上的流之间的区别是不清楚的。

这样, 从物理学的讨论中, 应用生态系模拟技术无法确定沿主流方向上的自然尺度。

3.2 生物学问题 通过富含营养盐的深层水的涌升过程, 使表层水变得肥沃, 从而增加生产力, 这是上升流区的主要生物学特征。和大洋其他生产区域一样, 高的生产力似乎与种类的高优势(等于低多样性), 食物链短之类的现象相伴出现。

在水文边界已被确定的上升流区未必总能观测到生产力的增加。例如, 浮游植物高度密集的发展往往有赖于水体稳定性的加强。

下面我们将用增加初级和次级生产的标准来看上升流区的边界。因为从生物学方面来说, 上升流的这个后果能够将上升流区和开阔大洋区分开。

考虑到前面提到的三个坐标轴, 我们先讨论上升流系的垂直伸展范围。这意味着要决定我们的模式是否应该从海表面伸展到海底, 并将海底包括在内, 或者该模式没有底部。

浅水区, 不存在确定边界的问题。因为海底及其上面的海水肯定是上升流系的一部分。营养盐从沉积物中释放出来, 底部动物的幼体在水中产生和摄食, 增加了的沉积有利于海底的动物生活, 等等。因此, 陆架区和陆架间断区应该包括在能包括整个系统的模式里。

现在还不十分清楚是否表层水的较富生产力, 导致上升流区的陆架间断区外较深海底栖生物的存在量增加。深海海底肯定不会对上升流体系里的水层有影响。因此, 一个能表示出深海底部对上升流区表层水生产力的依赖关系的模式是恰当的。这个模式不能构成上升流模式的一部分。

要确定上升流区的与主流正交方向上尺度及其季节性变化, 要求有空间及时间上精细的采样项目。到目前为止, 只有在加利福尼亚及下加利福尼亚岸外的 Calcofi 项目完成了这项工作。Cushing (1971) 用这项目的资料, 比较了加利福尼亚和下加利福尼亚岸外的表面温度分布和浮游动物生物量, 估算出浮游动物产量较高的区域, 比从温度分布得出的物理上升流带范围要宽2.5倍。他用了这比率从对初级及次级产量的估算来计算上升流区鱼类的产量。

从理论上的观点来说, 较高初级产量区域终止在营养盐耗尽的地方, 或者是出现水平表面辐聚, 从而使浮游植物沉到真光层以下的地方。可以设想这样一种水平表面辐聚区, 在有上升流区出现的所有风场的外海边界处都会存在。如果出现一个锋, 表面辐聚会很强烈, 而

且集中在一条窄带里。在不存在锋带的情况下，在摩擦边界层外面会有一个弱辐聚的广阔区域。

这意味着由于没有在上流区观测到初级生产力营养盐的限制，我们就可以假定上升流区与主流正交方向上的生物学范围，是与由水文学研究得出的范围相符的。

再说一下：在有锋带的情况下，锋外的产量级次还是要比在开阔大洋里的稍为高些。除了由于通过锋的交换之外，在锋外发生的上升流也是造成这种现象的原因。将来，如果掌握更多资料，上升流区模式必须扩展到锋外。

关于上升流区沿主流方向上的尺度，还没有得到很多的生物学资料，Cushing (1971) 用了表面温度的分布，确定上升流带的这种尺度。

一般说来，在上游和下游很远处的区域，似乎没有发现生产力的急剧变化，这和水文情况相符合。

4. 研究区的大小

对生态系分析的应用，为了将这系统模式化，为了研究边界条件和每一个变量之间的转换率，也必须在主流方向上确定被研究区域的尺度。

按照Smith (1970) 的意见，在生态系分析中的边界，其不连续性最为显著。如果不存在不连续性，Smith建议“把边界划在流入和流出最相似的地方”。

上升流的生物学后果开始表现在最大向上速度区的初级产量上，那时条件有利于浮游植物发展。沿岸上升流的较高生产力在近岸开始，赤道上升流区的较高生产力是在赤道处开始，并在出现辐聚区的地方终止，在那里辐聚引起的下降流使浮游植物离开真光层。

从这些考虑中我们推论出一个在研究上升流系时应考虑的区域尺度，虽然所提出的区域的垂直尺度，以及与主流正交方向上的尺度，相应于前面定义的上升流区的边界，但是沿主流方向上的尺度却等这样的距离：当新涌升到海面的海水在与主流正交的方向上移动一个尺度距离的时间内，它在沿主流的方向上所能移动的距离。要流过这距离所需的时间是一到数星期，这就是说，有足够的时间让浮游植物发展稠密的种群。

与主流正交的方向上的尺度对主流方向上的尺度的比值相应于这两个方向上的流速分量的比值。这个比值的范围在0.1到1之间，比值的大小可以用来作为不同上升流区域的特征。

5. 物理学测量

如果我们接受上述关于调查区大小的定义，再回顾一下我们确定的研究目标，我们就可以提几个有关未来考察工作和理论分析的问题。

首先一个问题就是研究区受主流方向上的梯度影响到什么程度。在减少到一个准二维模式的最简单情况下，在主流方向的两端流入和流出彼此平衡。当海底地形在主流方向上没有变化时，会出现这种情况。地形变化似乎在很大程度上控制潜流的强度(Hurburt, 1974)，这就会在与主流正交的方向上局部产生不为零的总输运。当然，地形影响并不限于所研究的区域。为了能在边界条件里写出正确的体积输运值，必须知道大得多的区域的地形。几次海洋学的调查已证明(例如 Shaffer, 1976)：如果对地形了解得比较清楚，调查的项目会有较大的进展。因为有了现代的回声测深仪和导航装备，制作地形图并非困难的任务，所

以按照上述敏感度分析的结果所指明的办法去进行工作应该是容易的。

对于初级生产率，垂直速度往往被认为是一个重要的变量。因此，我们应测定垂直速度，但是测到小数后几位呢？数十年来，人们的意见一直是：在确定一个区域的生产力时，垂直输送率（ 10^{-4} ， 10^{-3} ， 10^{-2} 或 10^{-1} 厘米/秒）起着决定作用。目前变得很明显的是：营养盐的向上输送，对于上升流区的初级生产力是一个先决条件。但是，恰好浮游植物水华的发展，几乎全是由侧向平流过程和锋动力学决定的。结果是：我们对垂直速度所应了解的一切可能就是垂直运动的符号（正或负，即向上或向下运动）以及最大向上速度发生的时间。了解了这些就能测定表层水富含营养盐的时间。在其他时间，对水平速度和扩散的了解则较为重要。

如果上述的结论是正确的，那么，许多各种各样测定垂直速度的企图（Tomczak jr., 1972）对我们只是为了研究资源的目标，在很大程度上成为是多余的。

关于目前测定水平速度的方法，我们发现它们用于生态系模式的目的是合适的，但如果研究工作有敏感度分析作指导，方法还可以提高改进。一般说来，对与主流正交方向上的海流分量的了解应该比对主流方向上的海流分量的了解更清楚，因为正是前者决定生态系的范围和浮游植物种群的典型生命时期。另一方面，对主流方向上的流速分量在该方向上的梯度的测定，对某些边界条件是十分重要的。这使我们得出结论，对于我们的目的，仪器的精度已足够，但为了满足上升流生态系模式的需要，海流计布点的安排不得改进。在执行海洋学研究计划时，应该进行多次的调查，在每次调查的海流测量中，应该遵循下面的两个原则，一方面海流计的布点应该足够密集，使得彼此很靠近；另一方面，在沿主流的方向上，测量范围又应该足够大，这样就使得我们能够计算出沿主流方向上的海流分量的梯度。因为流场梯度的细小变化会产生明显的质量输送辐散的变化，可以预料对主流方向上海流分量梯度的测定会成为未来的一个主要问题。

6. 生物学测量

确定了调查区的大小就有可能研究上升流系的初级产量和浮游植物现存量，以及水文条件对它的影响。我们应该了解的一个重要因素，就是调查区里草食性动物对浮游植物的摄食。目前测定这因素的方法显然是行之有效（Boucher 和 Samain, 1974）。

这些调查项目对了解上升流区的生产力具有基本意义，无疑地还要有其他的研究来补充。因为要牵涉到长的世代期，调查区大小和相应的时间周期两个因子不足以研究更高营养级次。

因此，将来需要有两种调查，目的在于对上升流区初级生产力的大小尺度研究。以及对较高营养级次生产力分析的大尺度研究，应该强调指出：大范围的研究应包括对浮游植物和水文的调查。例如，上面已经表明了只有大尺度研究才能估计上升流区主流方向上，流速分量的梯度。

上面所有这些假定的考虑，都是上升流的准定常状态。然而，生态系分析的一个主要目标是预报时间变化。注意到时间变化对系统有不同的影响（取决于哪一些参数随时间变化，这个矛盾就能解决。如果一个输入参数发生了时间上的变化，引起一些变量数量上的变动，生态系模式的提法就是正确的。例如，风的变化会改变上升流区锋带的位置（这样会引

起该系统的移动或范围的扩大,但不会影响系统的特征)以及改变锋带内的梯度,即改变一个输入参数(扩散),引起系统内量的变化,会产生生物学方面的后果。

但是,如果一个输入参数发生了时间上的变化,从而引起系统本身的性质改变时,模式就不再适用。例如“埃尔—尼诺”(EL Niño)的情况便是这样。只要风稳定地吹着,我们的模式就能很好地描述上升流。如果风停止,大洋环流东部分支的位置会向西移动,我们这模式包括的区域内的水就变得停滞(White及Mc Creary, 1974)。此时,侧向平流进入的暖水将充满模式中的区域。用我们的生态系模式不能描述这种过程,因为我们必须把罗斯贝波包括在我们的动力学里,这样就要产生比与主流正交方向上的尺度大得多的尺度。另一方面,风场的细小变化是不会把上升流改变得这么厉害的,因此一定的限度内可以用我们的模式去描述。

迄今为止,上升流研究的生态系模式一直集中在小尺度研究和浮游植物动力学上(Walsh, 1975)。下一个步骤是要建立处理整个上升流区,并有长达数年之久的相应时间尺度的生态系模式。只有这样一个模式才能满足最合理地利用上升流区生物资源的生态系分析的目的。

参考文献

- Bang, N.D.: Characteristics of an intense ocean frontal system in the upwell regime west of Cape Town. *Tellus* 25, 3, 256-265 (1973)
- Boucher, J., Samain, J.-F.: L'activité amylasique indice de la nutrition du zooplancton; mise en évidence d'un rythme quotidien en zone d'upwelling. *Tethys* 6, 1-2, 179-187 (1974)
- Cushing, D.H.: Upwelling and the production of fish. *Adv. Mar. Biol.* 9, 255-334 (1971)
- Ellenberg, H.: Ziele und Stand der Ökosystemforschung. In: *Ökosystemforschung*. Ellenberg, H. (ed.). Berlin-Heidelberg-New York: Springer, 1973a, pp. 1-31
- Ellenberg, H.: Versuch einer Klassifikation der Ökosysteme nach funktionalen Gesichtspunkten. In: *Ökosystemforschung*. Ellenberg, H. (ed.). Berlin-Heidelberg-New York: Springer, 1973b, pp. 235-265
- Garvine, R.W.: Ocean interiors and coastal upwelling models. *J. Phys. Oceanogr.* 4, 121-125 (1974)
- Gunther, E.R.: A report on oceanographic investigations in the Peru coastal current. *Discovery Rep.* 13, 107-276 (1936)
- Hagen, E.: Ein einfaches Schema der Entwicklung von Kaltwasserauftriebszellen vor der nordwestafrikanischen Küste. *Beitr. Meeresk.* 33, 115-125 (1974)
- Hurlburt, H.E.: The influence of coastline geometry and bottom topography on the eastern ocean circulation. *Florida State Univ. Techn. Rep.*, 103 pp (1974)
- Pedlosky, J.: An overlooked aspect of the wind-driven oceanic circulation. *J. Fluid Mech.* 32, 809-821 (1968)
- Shaffer, G.: A mesoscale study of coastal upwelling variability off NW-Africa. "Meteor" *Forsch.-Ergebn. A* 17, 21-72 (1976)
- Smith, F.E.: Analysis of ecosystems. In: *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*. Ecological Studies 1. Reichle, D.E. (ed.). Berlin-Heidelberg-New York: Springer, 1970, pp. 7-18
- Tomczak, M., jr.: Eine lineare Theorie des stationären Auftriebs im stetig geschichteten Meer. *Dt. Hydr.-Z.* 23, 214-234 (1970)
- Tomczak, M., jr.: Problems of physical oceanography in coastal upwelling investigations. *Geoforum* 11, 23-34 (1972)
- Walsh, J.J.: A spatial simulation model of the Peru upwelling ecosystem. *Deep-Sea Res.* 22, 4, 201-236 (1975)
- White, W.B., McCreary, J.P.: Eastern intensification of ocean spin-down: application to El Niño. *J. Phys. Oceanogr.* 4, 295-303 (1974)

什么是上升流生态系统?

R · MARGALEF

作为对Bojé和Tomczak所提问题的一个尝试性的答案,或是作为对他们表达的观点的反驳,我想就这个题目发表我的意见。上升流区是水体肥沃过程的场所。它们表示生态场的局部变形。这种变形是作用于某一有限空间上的一种应变的结果。在上升流的情况下,这种应变是因某种机制的作用而在这区域内可以利用的能量。在从海洋到大气或者从大气到海洋的能量传送过程中,能级降低。这种能量的交换意味着熵的局部增加。仔细建立起来的表示初级生产对光、营养盐、温度等的依赖关系的模式,在许多情况下是有用的,但在上升流区域,初级生产对可资利用的辅助能量的简单依赖关系(图1),可以用来代替这种模式,而且使用这种简单依赖关系很可能具有某种便利。这就象农业上的情形一样,产量可以简单地与投入的辅助能量(机器、油能源、肥料、灌溉)联系起来。

重要的问题是:(1)所牵涉的能量的大小,(2)交换的能量被集中在多大的范围内,以及这些能量的分布形式。能量的大小与作为收集器(大洋环流,潮汐、波浪)的结构的大小有关。交换的能量在可利用的空间内的位置和分布取决于集束机理。交换后得到的能量用于使海水产生运动,即产生一系列大大小小尺度的平流运动或湍流运动。平流及湍流间的能量分配是重要的。海岸和海底地形

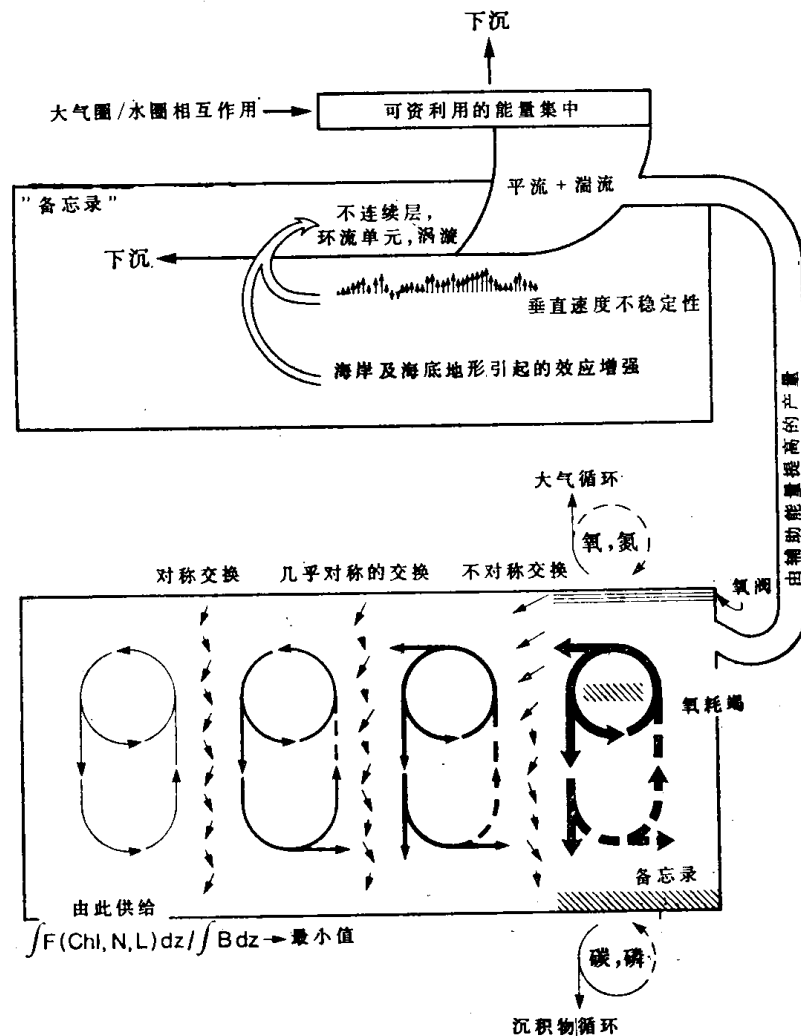


图1 在X、Z平面上上升流生态系的概略图。右边的上升流是辅助能量局部利用的结果,这能量和其他因子一起提高产量。某些物理分布(上图)对生物学结构(下图)有影响。界面(气—水,沉积物)起了过去事件“备忘录”的作用