

高等学校教学参考书

海洋生态学导论

〔英〕 R.S.K.巴恩斯 R.N.休斯 著
王珍如 杨湘宁 等译

地质出版社

译 者 的 话

《海洋生态学导论》一书是英国剑桥大学R. S. K. Barnes和R. N. Hughes 博士在1982年合著的一本教科书。全书共分十三章，内容丰富，图文并茂，书后并附有参考书目。该书具有如下几个方面的特点：

1. 本书结合海洋生物重点介绍了各种独特的海洋环境(系统)，它们所特有的环境作用和生态过程以及其对海洋生物的丰度、分异度、分布范围、传布、居群动态及群落结构的影响，而与那些着重在介绍各种海洋生物、它们的分布及生活环境的教科书不同。并且，本书也不同于其它现代海洋生态学教材那样过于专门化。因此，本书比较适合于生物学、海洋学和地质学等专业的海洋生态学、古生态学等课程的教学参考书。

2. 本书中既分别介绍了各种海洋环境所特有的生态过程，又注意到海洋生态系的整体性。整个海洋系统的基本生态过程将各种环境中所特有的生态过程贯串起来，它既体现了各章(不同环境)的相对独立性，又注重了海洋生态系的连续性，同时也保证了海洋生态学知识的完整性。

3. 本书对保存有丰富化石并具有重要地层意义的珊瑚礁、沉积物中的底栖生物生活环境、生态过程等作了详细的介绍和讨论，对了解地史中生物礁的形成过程及化石埋藏学具有重要的参考价值。

4. 本书从生态学的角度出发，对生物地理区系及成种作用进行了讨论。这些也是古生物学研究中的重要内容之一。

5. 书中还扼要地介绍了理论生态学的一些基本的概念、研究方法等(如生活史生态学等)，可以帮助地质、古生物学专业同学拓宽有关知识面，增进对现代生态学基本理论、概念的了解。

本书除着重阐述了各种基本的海洋生态过程外，同时还简单介绍了现代生态学的一些重要实验结果。对生物学、环境生物学、海洋学等专业来说，无疑是一本较好的参考书，对于地质学专业古生态学课程来说，在目前国内尚无类似的教科书的情况下，本书也是一本较理想的参考书。

《海洋生态学导论》一书的翻译工作，具体分工如下：第1、3章由王珍如译；第2章由杨湘宁译；第4、7章由郝红飞译；第5章由石玲、卞子鹏译；第6章、前言由熊斌译；第8章由阮培华译；第9章由钟晓留、王勋昌译；第10章由薛子俭译；第11章由陈瑶译；第12章由钱慧译。译稿由杨湘宁校对。为了便于读者参阅，书后附了原书的参考文献。译者没有照原著的索引翻译附后，而重新对部分名词术语进行了翻译和编录附于文后。译者发现原文中有几处错误，一一作了修正，并加有脚注说明。

本书在翻译、出版过程中得到了地质出版社教材室的大力支持，译者表示衷心感谢。对古生物学课程教学指导委员会对本书的译稿评价工作及作为教学参考书推荐出版表示感谢。

由于译者水平所限，译文中的错误和不妥之处，望读者批评指正。

译 者

一九九〇年二月

前言

有关“海洋生态学”(marine ecology)的书已经出过几本,“海洋生物学”(marine biology)之类的书还要多些。那么,为什么我们还要写一本呢?以前,即使我们对海洋生物的生活及其相互作用知之甚少,也可以写一本关于海洋生物学的书;但那只是因为我们的无知才有可能。那时,有谁会去写(或读!)一本“陆生生物学”(terrestrial biology)呢?虽然我们现在有了更多的海洋生物学,包括生态学的知识,但许多书中的介绍仍然采用早先的描述性方法,重点讲解何种生物生活于何地、它们的空间分带、它们如何适应环境等等。毫无疑问,这些都是值得研究的题目,但那只是“生态学”的一小部分。作为大学教师,肩负对大学生进行海洋生态学启蒙教育任务,我们感到无法竭诚推荐已有的书作为我们课程的入门书或基础读物。现有的教科书不是有上述的缺陷,就是太专门化了。因此,我们着手编写这本教材,把我们希望学生了解的知识纳入其中。所以,本书的题目和知识量的选取在一定程度上是人为的。但我们觉得,别人也一定会遇到同样的难处;他也一定会发现,一本重点讲述海洋生物间营养、竞争和环境的相互作用及其对海洋系统的产量、动力学和结构之影响的入门书是有用的。很幸运,布莱克韦尔科学出版社同意了我们的意见。

因此,本书是为具备一些生态学一般知识,但正准备首次进入“未知的海洋”的大学生准备的。每章均论述一个独特的海洋作用或生态子系统,因而在这一点上,每章都是完整的。然而,按照这种格式去写,各个可能的题目在每一章中涉及的深度是不同的。某些作用于整个海洋的过程主要在讲述某个生境类型时去描述。例如,有关海洋群落中竞争与捕食作用的知识多来自对岩岸的研究,书中必然反映出这一点。

由上所述,我们觉得本书的安排和综合有别于其它著作——至少我们在试图突破“传统的海洋生物学”——因而我们希冀作为一本有关这一迅速发展的学科的入门书,本书也能受到更多读者的欢迎。

两位作者对书中全部材料负责,两人彼此修改过对方的工作。虽然如此,RSKB主要负责第1、2、3、4、7、8、11和12章,RNH负责第5、6、9和10章。有人慷慨地牺牲了自己的时间,用他们的知识帮助我们避免这样或那样的错误,书中遗留的谬误之处,决非他们的责任。布莱克韦尔科学出版社的Robert Campbell一开始就参加了本书的准备工作,我们衷心感谢他不厌其烦的帮助、建设性的批评和建议。Jan Parr绘制了书中许多插图和全部生物插图,作者在此也高兴地对他的工作表示感谢。索引由Hilary Barnes和Jean Hardy完成。

R. S. K. Barnes

剑桥

R. N. Hughes

班戈

目 录

译者的话

前言

第 1 章	海洋生物、生境和生产力的性质及全球分布·····	(1)
第 2 章	表层水的浮游生物系统·····	(30)
第 3 章	大陆架及滨海带沉积物中的底栖生物·····	(50)
第 4 章	盐碱滩、红树林沼泽和海草甸·····	(71)
第 5 章	岩岸和巨藻丛·····	(79)
第 6 章	珊瑚礁·····	(106)
第 7 章	深海的远洋和底栖系统·····	(133)
第 8 章	鱼类及其它自游生物·····	(141)
第 9 章	生活史生态学·····	(151)
第10章	成种作用和生物地理学·····	(178)
第11章	海洋生态系的功能整体性·····	(191)
第12章	人类对海洋的开发和干预·····	(201)
参考文献	·····	(216)
英汉名词索引	·····	(225)

第1章 海洋生物、生境 和生产力的性质及全球分布

1.1 绪 言

按最粗略的划分,地球的固体表面是由两类不同的地壳物质构成的,即薄而致密的洋壳(oceanic crust)和厚而轻的陆壳(continental crust),二者都漂浮在密度较大的地幔(mantle)上。洋壳如同一层薄的外壳,而陆壳则象一个大团块,并且都随地幔的对流而移动。在地质上,洋壳是年轻的,它沿洋中脊(mid-oceanic ridges)不断地形成,然后离开洋中脊,最终在海沟(oceanic trenches)下面重新熔进地幔。与其相比,陆壳要老得多,它漂浮在扩张的海底上,并随海底扩张(sea floor spreading)而移动。

地球表面的地形反映了两种地壳类型的存在。大部分洋底位于海平面以下3—4000m处,是由水平沉积物构成的广阔区域(坡度小于1/1100)。巨大的陆块(continental blocks)从海底平原陡然隆起,其向上倾斜的坡度平均约为1/14,但在某些地区可大于1/3,一直可达海平面之下20至500m处(平均为130m)。从这里起,坡度通常有显著变化,下降到1/600左右,这个点代表了陆块边缘和顶面之间的转折,大陆表面的平均高度在这类之上,不到1000m。

让我们暂时忽略水体。这样,我们看到的是水平的洋底,从洋底隆起的两侧陡峭、顶部平坦或微穹的陆块,它的平均高度稍大于5300m。从这个平坦的平原上升起的还有火山和洋中脊。当然,这里是过于简化了,尤其是因为从大陆向大洋移动的沉积物往往会使海底十分明显的地形变得模糊。当大河流入海洋时,大河并未失去其完整性,而是在海底由含沙的水体冲刷出的峡谷中流动。这里的“河水”已不再是淡水,而是海水中含有泥沙的致密的悬浮液,其携带的沉积物不断降落在陆块和洋底之间的斜坡上。巨大的扇形沉积层可从大陆基底延伸到600km之外,平均坡度大约为1/60,并形成从洋底到海边的斜坡。

地球表面地貌的高差有近20km(从任何一个陆块上的最高点到洋沟中的最低点),但是,和地球半径相比,这只是微不足道的(仅占地球半径的0.3%)。假如我们人为地将隆起陆块的基底确定在水下2000m处,那么,陆块大约占地球表面的41%。然而,这不是说陆地在地表占这么大的面积,因为,正如我们看到的那样,大陆的边缘有一部分低于海平面。现今,出露于波浪之上的大陆表面积约为73%,因此,海洋面积占地球表面总面积($510 \times 10^6 \text{ km}^2$)的70%,其中,59%覆盖在洋底之上,另外的11%覆盖于淹没在水中的大陆边缘之上。陆块的表面积似乎大体上是稳定的,因此洋底的表面积也是稳定的,然而,由于是较浅的斜坡,海水之下的大陆边缘的面积明显地受海平面变化的影响。海平面每下降100m(例如在下次冰期阶段可能发生的那样)将会使大陆边缘的面积由现在所占的11%减至7%左右;而当海平面上升100m时(这可以由全球冰川的溶化所引起),将会

使其面积由现在所占的11%增加到20%左右。过去曾发生过这种规模的变化，并使浅海动物群的丰度 (abundance) 和分异度 (diversity) 受到了很大的影响。

这样，海水覆盖了地球表面的最大部分。而就地球上现存的生物经常居住的生境 (habitat) 的整个体积而言，海洋显得更为重要。在陆地上，有生物栖息的地带通常只是延伸在地面以上数十米以及地面以下一米左右；而在海洋中，从海水表面一直到其最深处（超过11000m）都有生物居住，也就是说，在我们的地球上，海洋提供了99%的生活空间 (living space)。尽管海洋是地球表面最大的一部分，但是，尤其是在生物学方面，它也是人们了解得最少和最难认识的部分。

Alister Hardy曾把人们调查海洋的努力，比作一个人在一个热气球中慢慢漂移到浓雾掩盖的陆地之上。有时，气球驾驶人员放下一条粗绳，让其末端的吊桶在地面拖曳片刻，然后将吊桶拉上去检查其中的内容。使用这样一种方法，观察者对陆生生物学 (terrestrial biology) 能获得一些什么样的认识和印象呢？也许，我们的进步已超出了这种局限性，但不会很远。在海洋中维持一艘科学调查船，要比使用热气球昂贵的多得多。人们了解得最多的是浅海、沿海水域的生物以及移动相对较慢的小型到中等大小的生物；对深海的生物、最小的和最大的生物，以及快速运动的生物了解得最少。不言而喻，这是受到了深度的限制。然而，还要注意的，深处生物居群 (population) 密度低 (见202页) 一例如只有 $1/1000\text{m}^3$ —使取样成为一个很难的问题。海洋生物个体大小与深度的关系并不是显而易见的，而且往往被忽视。大量的生态学资料是在海洋中利用网或通过冲洗样品筛选获得的。无论是网还是细筛都不可能用来获取最小或最脆弱的生物；它们或穿网而过或成为碎片以至无法识别或研究。小水体的或沉积物的样品必须在原地采取，这就有一个准确性和充分性的问题，对细菌来说，捕获后培养会造成个体和物种原先的相对比例发生变化的问题。网也不能捕获快速游泳的大型物种，因为它们会避开。例如，人们所知道的关于最大型的乌贼的知识就完全是从偶然冲到海滩上的〔在没有被食腐动物 (scavengers) 食用和完全腐烂之前由生物学家研究过的〕标本以及从以其为食物的鲸鱼体中找到的硬体部分 (喙) 中所获得的。然而，一种巨大的乌贼即大王乌贼属 *Architeuthis*，其整体长度可达17m (而且有人已断言它可超过30m)。关于某些鲸鱼 (例如 *Mesoplodon* 和 *Slenella* 等) 的知识也只不过是从小量搁浅在岸边的标本或者碎块中获得的，人们从未见过活着的这些动物。Heuvelmans (1968) 认为，海洋中有一些庞大的、至今仍未发现的鱼类和哺乳动物。但是，认为它们也许是永远发现不了的，则是没有科学根据或概率根据的。

因此，对许多领域我们是完全和几乎完全不了解的，在一些领域还有各种不同观点和争论；但是，对许多领域人们确实是了解的，并且，对其中的大部分人们是相当有把握的。本书以下几页将向读者介绍这些知识以及目前海洋生态学的概况。

1.2 海洋的性质

上面我们对海洋居住的地壳的基本形状及格架作了介绍，现在，我们必须结合更具体的内容来描述那些对海洋生态学有特殊意义的海洋结构及海水的因素和性质。总的来说，研究海洋的科学——海洋学自然是一个广泛的领域，除生物学以外，它还包括物理学、化学、地质学及其它一些学科；这里我们只能非常有选择的进行介绍，许多边缘学科则无法

涉及。其它内容请读者参阅 Wright (1977—1978)。

正如我们以后将会多次看到的那样，海洋生物似乎格外受三种极其重要的环境梯度 (environmental gradients) 的影响，并且可以反映这种梯度。这三种环境梯度是：两极到赤道太阳辐射的强度和季节性 (seasonality) 的纬度梯度 (latitudinal gradient) (这将在26—29页详细讨论)、从海面到深海海底的深度梯度 (depth gradient) 以及从沿岸到开阔水域的梯度，这种梯度与深度梯度常常是一致的。实际上，所有这三种环境梯度是相互联系并经常重叠在一起的。

三种环境梯度中最直观的是深度梯度。尽管对于0—1100m梯度的各特定部分人们已提出了许多术语，但是，最上层数米透光水体和其余97.5%的不透光水体之间的差别最为重要。不同生物对光线的利用有不同的目的，并且不同的光线强度将限制不同的过程。因此，“照射”必须和有关的过程联系在一起才有意义。海面的光线强度还随昼夜和季节有规律的变化，并且与云的遮盖有关；因此，每一透光带也将随光线强度及水体的透明度变化。大量的入射光在表面被散射，而透过表面障碍的那些光线中，有大部分被非常迅速地吸收，所以，光线强度随深度呈对数下降。例如，在马尾藻海 (Sargasso Sea) 中，水体格外透光，光的透射最大，射入海水的光线到55m深处时，红光最多还剩下10%，到95m和150m时，黄—绿光和蓝光也分别仅余下10%。

为了进行光合作用，植物需要光线 (尤其是短波长的光线) 我们能计算出其足以满足植物生长的深度。在大多数半透明的海洋里，在光线充足的条件下，限制光合生产的深度约为250m；在清澈的沿海水域中减小到大约50m；在非常混浊的水域中只有数厘米。因此，通过光合生物固定的初级有机化合物显然必定是限制在表层水范围内。光合作用可以进行的深度带，即“透光带” (“photic” or “euphotic” zone) 的平均深度在沿海水域大约为30m，在开阔大洋 (open ocean) 大约为150m；深度梯度的其余部分 (以及黑夜下的整个海洋) 是“无光的” (“aphotic”)。在大约1250m之下，光线对于任何生物过程都是不充分的，除了生物本身产生的光线，海洋在此以下是漆黑一片。

光是来自太阳的一种能量；它的第二种具有重要的生态学影响的能量是热量。在家用锅炉中，加热器都安装在水体的底部，这样做是有道理的。水体由于与加热器接触而变热，使其密度变小并上升，因此，有更多的冷水将其置换并依次受热。如果加热器是放置在水体表面附近，那么，通过对流起作用的加热过程就不会发生。但是，忽略地热源的话，就热源和海洋而言，情况却恰好如此。海洋表层水接受来自太阳的热；所以它们密度变小并浮在表面，这样它们再次受热，并继续受热。最后的结果是，密度较小的热水体漂浮在较密而且体积大得多的冷水水团之上。冷热水团之间的界面，或更严格地说，水温速变带 (图1.1)，称作“温跃层” (“thermocline”)。和透光层的情况一样，温跃层的位置和范围是变化的，但是，由于水体的比热 (specific heat) 较高，因此，它能吸收大量的热量而温度的变化却很小；并且，在有温度梯度的情况下，其热量将保持很久。温度的昼夜变化仅限于最上面的数米，而且在开阔的大洋中这种变化很少超过0.3℃，在沿岸区很少超过3℃。

因此，温跃层是海洋上部1000m的特征，在其以下，海洋的温度下降到0.5℃至2℃之间，最高为5℃。相反，在表面，根据纬度的不同，温度变化可从-2℃到28℃以上 (和淡水不同的是，随着温度下降至近-2℃，海水密度亦均匀地下降)。除了在纬度最高的地区

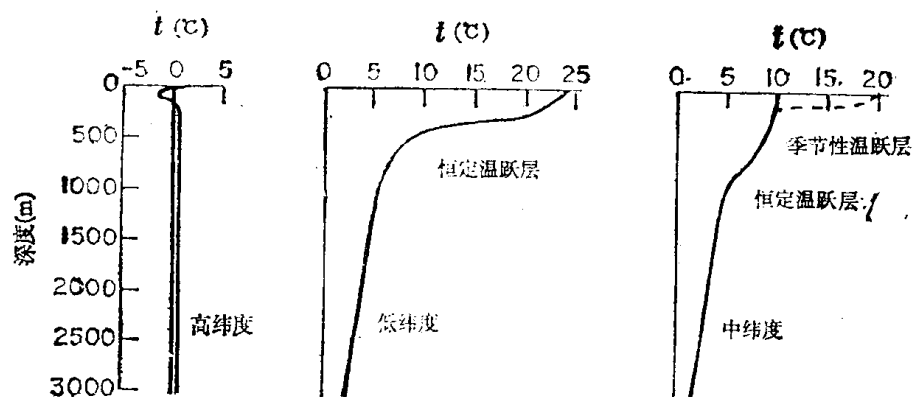


图 1.1 不同纬度开阔海洋的特征温度纵剖面

(据Wright, 1977—1978)

两极地区表层附近有低盐度的冷水，它使那里本应是垂直的剖面受到干扰

外，温跃层是所有海洋的深度梯度的永久特征，它们的范围取决于表层与底层水体之间的温差。在经历冷、热季节交替的地区，热季时相对较弱的恒定温跃层 (permanent thermocline) 之上叠加着一个，虽然相对较浅并且是暂时的，但却是很明显的季节性温跃层 (seasonal thermocline)。表层水和底层水之间密度差异的重要性在于，它形成了一个防止这两个水团混合的障碍。透光带水体中的一些溶解物被生物吸收并成为活的生物组织的一部分，当这些组织沉到温跃层之下后（由于重力的结果），这些溶解物无法通过局部的混合作用得到补充。因此，当温跃层以上的水体中那些重要的溶解营养物可能已消耗殆尽时，而底层水体却保存有大量的未被利用的储备（图1.2）。

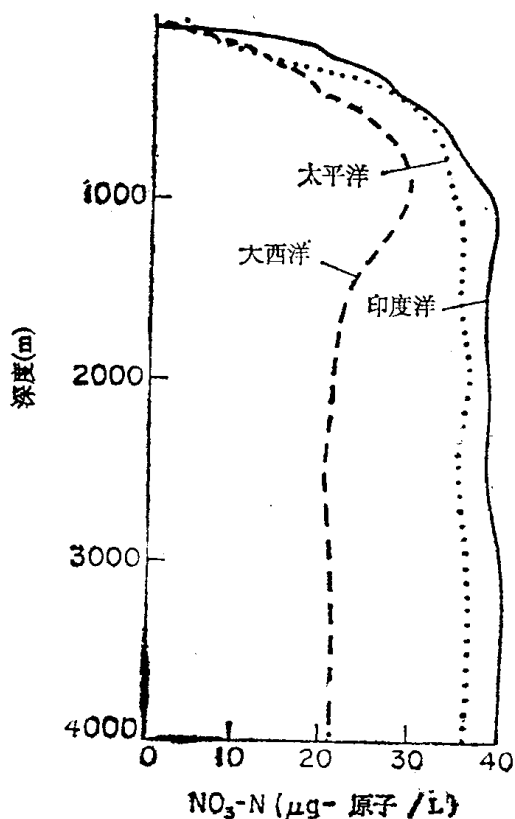


图 1.2 大西洋、印度洋和太平洋热带及亚热带地区硝酸盐的垂直分布

(据Sverdrup等, 1942)

这里必须提到的第三个（也是最后一个）特征是风成混合作用 (wind-induced mixing)，它仅仅与海水表层有关。吹过海洋表面的风把它的一些能量传给水体，引起波浪的形成，并产生浊流混合作用，使表层和其下最深可达 200m 左右的水体混合。因此，这个潜在混合带 (potential zone of mixing) 与潜在透光带 (potential photic zone) 及温带地区的暂时的季节性温跃层处在相同深度范围之内；就光合生产的潜力而论，这三个深度之间的准确关系在任何时候都是非常重要的。例如，如果混合作用延伸到透光带以下很深，那么，行光合作用的生物在低于其光强临界值的环境中生活的时间可能比在临界值以上的环境中要长得多，同

时，其光合作用的产量也不能达到足以平衡它们自身能量需求的水平（见 32—34 页）。此外，如果混合作用没有延伸到温跃层，那么，由于营养物供给耗尽，光合作用的产量也可能同样地降到低水平（图 1.2）。

第二个重要梯度是从沿海向外延伸到开阔大洋的梯度，它也涉及到营养物、深度和混合作用的变化。在这个基础上，可以细分出几个重要的海洋生活环境：

1. 紧靠海岸、从海水分布的上限到大约 30m 深处的沿岸区 或 “滨海” (“littoral”) 区。
2. 海水覆盖的大陆边缘地区，即所谓 “浅海” 水域，及其下的 “大陆架” (“continental shelf”)。
3. 迅速下降的陆块边缘，即 “大陆坡” (continental slope) 和其底部较平缓的 “陆隆” (“continental rise”)。
4. 洋底。通常称为 “深海平原” (“abyssal plain”)。
5. 洋中脊。这是耸立于深海平原之上的一系列山脉（有时以洋中岛的形式出露于水面之上）。它们向上延伸到水面以下 2000m 左右的范围内。
6. 深海海沟的 “超深渊区” (“hadal regions”), 即深海平原上深达 6000m, 个别情况下超过 10000m 的深沟。

为区别于沿岸浅海水体，我们将分布于大陆坡和深海海底范围以内的水体，称为大洋水体（见图 1.3）。为便于讨论，我们将从沿海到开阔水体的梯度分为滨海带、浅海/大陆架、及大洋/深海区（后者包括大陆坡、陆隆、洋中脊及海沟）三个基本部分。

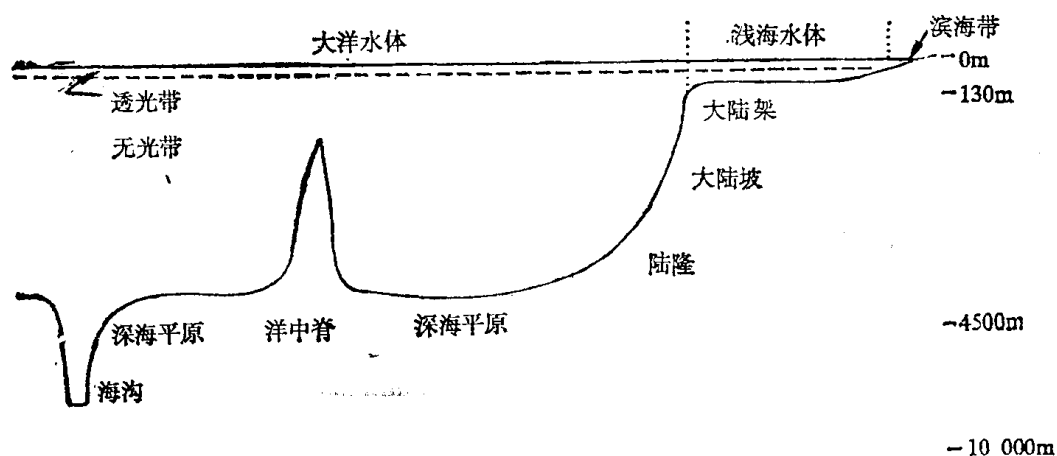


图 1.3 海洋主要生境的划分剖面

极浅的水体是导致滨海带被区分开来作为海洋生态系统 (marine ecosystem) 中一个特殊部分的最重要的特征。光线可以穿透到海底，甚至，在潮水波动的地区，部分海底可暂时暴露在空气中，并且昼夜性或半昼夜性地直接接受太阳辐射。与海底有关的植物可以在这里生存，并且对整个海洋生产量做出它们的贡献。正如我们下面将看到的那样，滨海带小区的植物，尽管就全球而言，它们占据的面积是微不足道的，但是，它们对整个海洋生产量可以产生相当显著的影响。滨海带介于陆地和海洋之间，这种过渡位置对这里的特征生物的生态学有许多其它影响。例如，海洋物种可以通过生活在高潮水位来减少种间竞

争(interspecific competition);而海岸的上部可以生长茂盛的、祖先基本上是陆生的半水生植物。象盐沼(salt-marshes)、红树沼泽(mangrove-swamps),以及较低处的海草甸(sea-grass meadows)(第4章),最终也同样对海洋食物网(marine food webs)具有重要的意义。

光线很少透到较深的陆架海底部(深度约从30m到平均130m),同时,这里的底栖光合生物也远非那么重要。不过,陆架海在许多方面不同于开阔大洋水体。由于风的作用可使表层水和其下约200m深的水混合,因此,陆架海可得到很好地混合,并且,与较深的系统相比,这里的贫化程度明显较小,这种贫化是由于被吸收到表层水体生物中的营养物在重力的作用下损失掉而造成的。沿海水体还接受陆上地下水及流经一亿平方公里陆地的河水的注入,并且,单位体积中河水所含的营养物平均为海水的两倍(河流及地下水注入大海之前渗过岩石和土壤,携有溶解于水中的有机和无机物)。由于上述两种原因[同时,在某些区域还有上升流(upwelling)作用的结果。见7—8页],陆架海的产量特别高。

许多海岸底栖动物已演化出一段时间在水中游泳的幼虫(larval stages),其部分原因也许是为了利用这里营养物丰富的高产水体(见166—173页)。因此,含有丰富的幼虫也许也是浅海水域的特征。虽然陆架海仅占海洋面积的3%,但是,就其比例而言,幼虫对整个海洋生产力的贡献却要大得多。它们在局部地区是非常重要的,可以从沿海地区向外延伸1500km的距离。这样的陆架海有北海、波罗的海、中国黄海和东海、楚科奇海(Chukchi Sea)和白令海(Bering Sea)、哈得孙湾(Hudson Bay),中国南海、爪哇海(Java Sea)、阿拉费拉海(Arafura Sea)、帝汶海(Timor Sea)、甚至北冰洋(Arctic Ocean)的很大部分也是陆架海。

世界上海洋的绝大部分是处于陆块之间的开阔海(表1.1)。根据上面的描述,这一区

表 1.1 构成世界海洋不同生境类型及深度范围的百分比

A. 生境类型	(%)	B. 深度间距	(%)
滨海带	很小	0—1000m	12
大陆架	3	1—2000m	4
大洋区	97	2—3000m	7
大陆坡	12	3—4000m	20
陆隆	5	4—5000m	33
洋中脊、山脉等	36	5—6000m	23
深海平原	42	>6000m	2
海沟	2		

域表层水的营养物显然相对贫乏、稳定,它们覆盖在寒冷黑暗的深海之上。同样,沉积物也发生了明显的变化。在大陆架,占优势的沉积物是陆源砂、粉砂和粘土(这些都是河流携入或冰川沉积的、通过波浪作用侵蚀的陆地物质),局部地区所含软体动物、珊瑚等破碎遗骸的百分比很高;同时,在水流运动很快的地区有裸露的基岩。在许多深海平原之上,占主导地位的是悬浮于水中的微小的原生生物骨骼遗骸形成的钙质软泥(calcareous oo-zes)(例如颗石藻和有孔虫),它们可分布到4500m的深度。碳酸盐离子(CO_3^{2-})的溶解度(solubility)随温度和压力而变化。在大约5000m以下,碳酸钙溶解到溶液中,因此,在这个深度以下没有钙质软泥。水体中其它微小的原生生物具有硅质硬体(例如硅藻及放射虫),它们的遗骸形成的软泥在高纬度地区,尤其在南极周围常常局部富集;同时,在低

纬度地区的4000—6000m深度之间也是一种重要的深海沉积物。在海洋的最深区域（6000m以下），占优势的沉积物是一种微细的惰性红色粘土（图1.4）。总的来讲，人们对开阔大洋所知甚少，而仅对其表层透光带有较好的生物学认识。

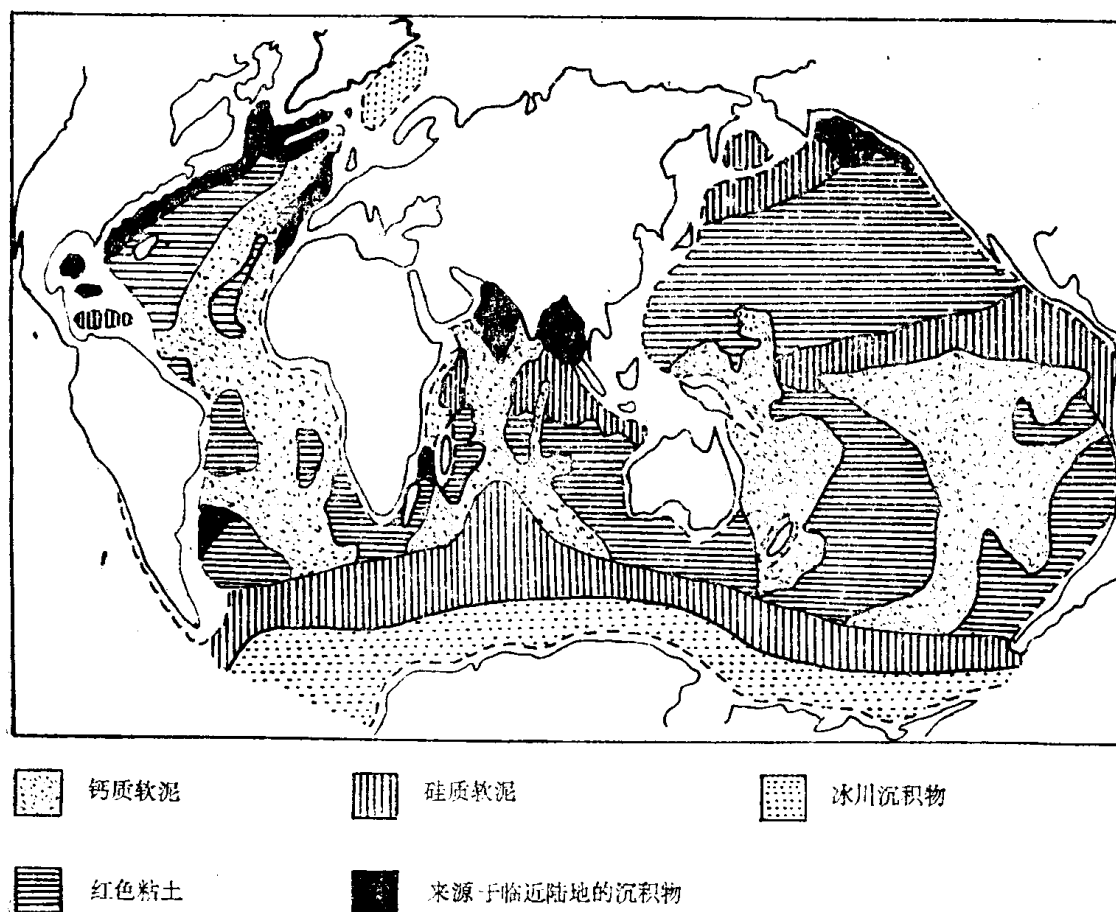


图 1.4 海底沉积物的分布

（据Wright, 1977—1978）

在这之前，我们一直没有介绍水体本身的特性，现在，我们将开始讨论这些特性。当然，形成世界海洋的水体是含盐的。实际上，海水的盐度大约为3.5%（或35‰），溶液中（按重量计算）阴离子主要是氯化物（按重量计算为19%，占阴离子总数的86.8%）而阳离子主要是钙（按重量计算为10.5%，占阳离子总数的83.6%）。海水中盐的浓度是非常稳定的。尽管表层水显然在淡水流入的地区经常被稀释，而在蒸发作用明显超过降雨作用的地区常常被浓缩〔热带开阔海盐度可超过36‰，在象红海（Red Sea）等半封闭地区数值甚至更高〕，但是，在1000m深度以下，其变化仅仅介于34.5‰和35.2‰之间。

可是，除了光合生物所需的营养盐之外，海水的化学成分及其变化在海洋生态学中所起的作用似乎非常小。实际上已有人提出，水生系统基本生态类型与水介质的性质几乎完全无关，淡水、半咸水和海水本质上是相似的（Barnes & Mann, 1980）。象硝酸盐和磷酸盐这些营养物的丰度往往具有非常重要的意义。但是，这两者仅仅是海水的次要成分，其中，硝酸盐平均为 $0.5\mu\text{mol}/10^6$ ，而磷酸盐则要少一个数量级；在表层水中两者均可达到潜在的最大的富集程度。它们的分布、丰度和变化及其对海洋生产力的影响在后面几页将会再次讨论。

除了营养物以外，尽管海水具体成分的生态学意义很小〔但在海洋生理学 (marine physiology) 上却很重要〕，但是，水体的运动却至关重要，它构成了许多生态过程和生态分布的基础，对营养物和氧的循环则尤为重要。由潮汐引起的混合作用通常仅仅在很浅的水中才有意义。如果我们忽略这种混合作用，那么，大规模的水体运动可分为二种主要类型：密度流 (density-driven currents) 以及受上升流〔与其相反的为下降流 (downwelling)〕影响的各种过程。

顾名思义，上升流是海洋中水体从相对较深处向透光带的运动，即平行于深度梯度并垂直于水面的水体运动。其重要性在于，它是能将无光地区的营养物引入表层水的很少几种机制中的一种。有三种过程可以引起上升流。第一，当深层流 (deep currents) 遇到如洋中脊这样的障碍时将向上改变方向，并能涌入表层水。第二，当两个邻接水团相背运动时，例如，受科里奥利力 (Coriolis force) 的影响，紧靠赤道以北的水体朝北运动，而同样地，紧靠赤道以南的水体朝南运动，两水团之间会留下一个“空穴” (“hole”)，这时水便上升将其充满。水体开始上升的深度取决于横向移动的表层水的多少及其流速。这种上升流起源于水体扩散的地区。第三，通常也是最重要的，当水体在风的作用下流离海岸线时会留下一个被上升流充满的空穴，这种概念上的空穴和前面提到的相同。在大陆架范围内很小的地区中，上升的水体必定直接来自相对较深的地带 (图1.5)。我们将在下面介绍上升流中心的分布 (26—27页)。相反地，下降流区域当然分布在水团聚合的地区及水体向岸运动时，在这两种情况下，水体别无去处，只能向下，因此表层水体被携带到深处。

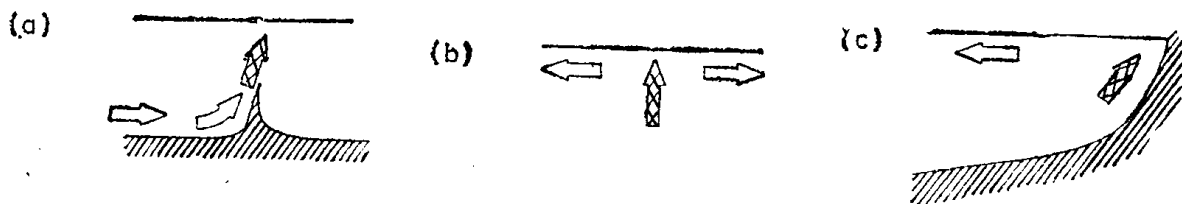


图 1.5 上升流产生的机制
(a) 水下洋中脊；(b) 表层水流扩散；(c) 水体背岸运动

大洋表层水体的主要水流是盛行风 (prevailing winds) 引起的 (图 1.6)，它们沿着由大洋盆地 (ocean basin) 的地形和科里奥利力决定的通道运动 (图 1.7)。这些水流对生活于表层的生物的分布起着重要的作用。但是，正如我们前面已注意到的那样，风的作用不能达到 200m 左右的深度以下，所以，这些表层流对大规模的海水运动及混合影响很小。总的来说，海洋中主要的水流是因为某些表层水团的密度变化所引起的；由于海底的形状，这些水流形成后下降，并引起补偿上升流 (compensatory upwelling)。海水密度变化与温度以及 (或者) 盐度变化有关：寒冷的海水比温暖的海水致密，盐度正常的海水比淡化海水致密。在海洋温度和盐度的整个变化范围内，和温度相比，盐度是改变海水密度的更有效的因素；当温度从 7℃ 增加到 20℃ 时，海水密度减小 0.002，这相当于盐度从 36‰ 减小到 33.5‰ 时海水密度的变化。在海洋中，温度和盐度的变化通常同时发生，二者都可以通过简单地考虑海洋中最重要的密度流，即发源于南极海域的密度流的形成加以说明。

南极大陆 (Antarctic continent) 布满冰川，中心位于南极，四周为海水环绕，海水与冰的接触使海水的温度和盐度改变。冰使近旁的海水变冷，冷却的海水变得较为致密从

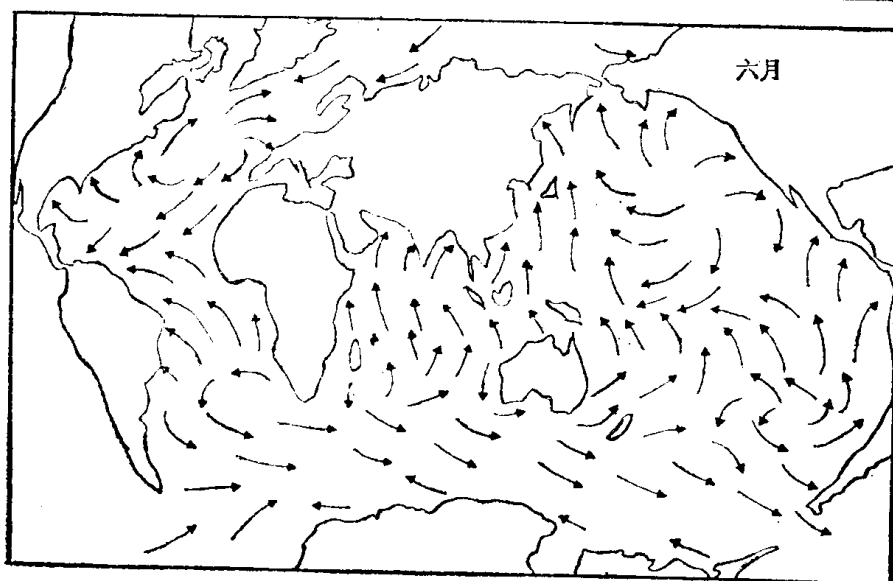
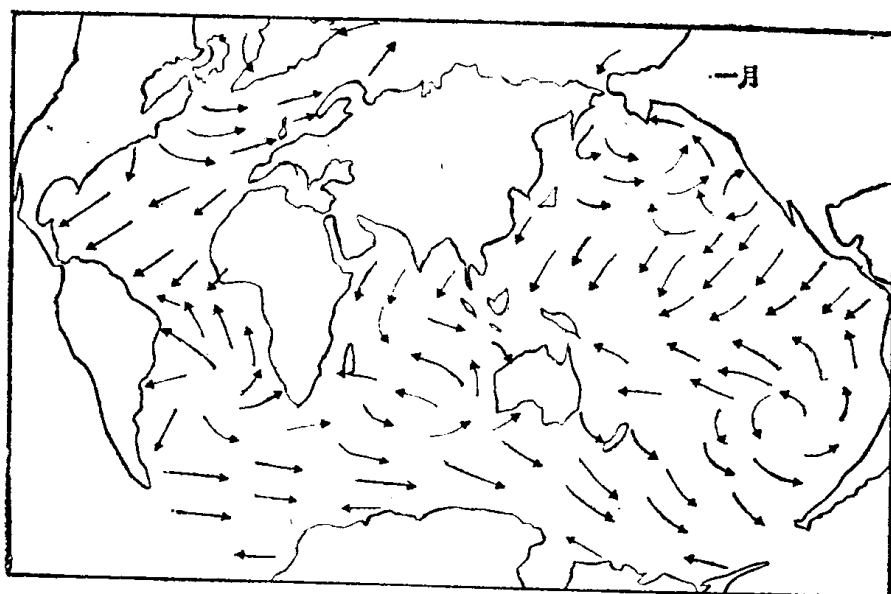


图 1.6 一月和六月世界海洋上风向的一般分布

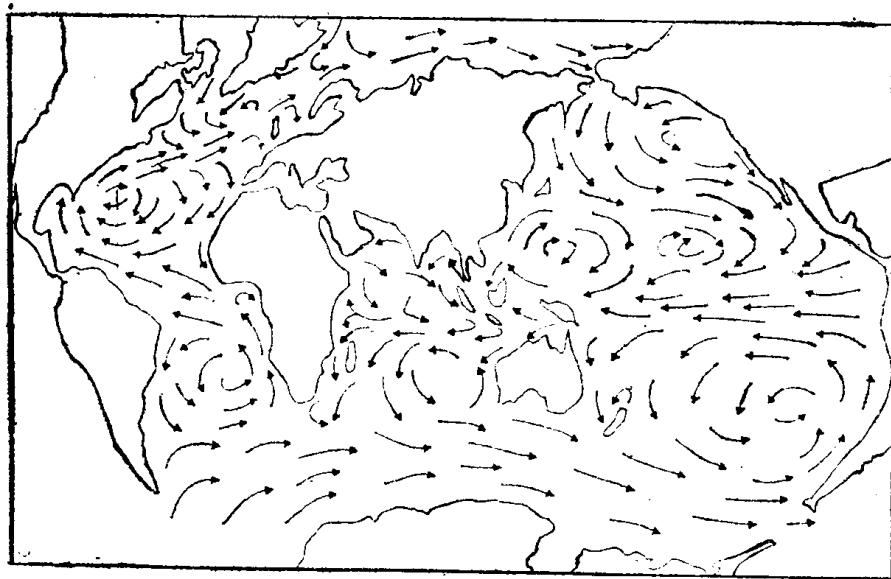


图 1.7 世界海洋表层水流的一般模式

而下沉。当下沉的水体沿大陆架和大陆坡下降时，它必定向北流动。在南极洲的冬季，周围海洋中的淡水也冻结起来了，这使海水盐度增高，从而进一步增大了海水的密度。水体上升“补偿损耗”。由于温度的降低和盐度的增大，部分水体变得更加致密，并且在下沉中使下降流的过程得以继续；部分水体在表层向北流动，并且，在南极洲的夏季，由于冰的溶化使淡水增加而使其加强。这样，在各个纬度上都产生了向北流动的水流，一种沿

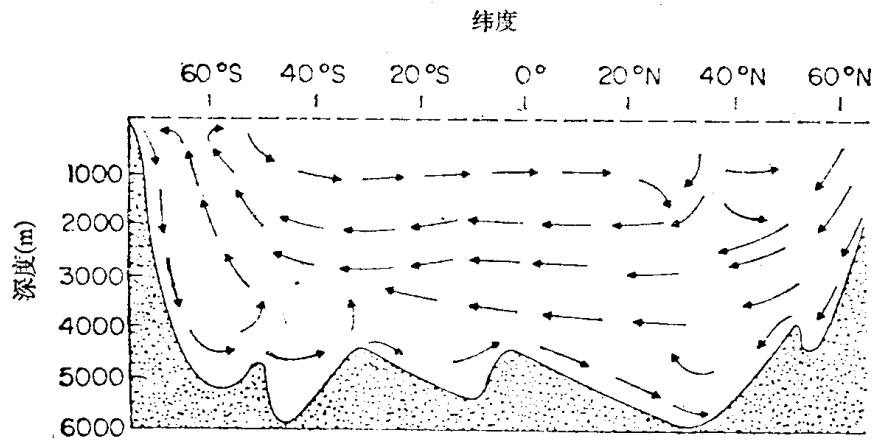


图 1.8 大西洋剖面图，示深层水流
(据Wright, 1977—1978)

海底流动，另一种在表层流动。但是，底层流要大得多且更为重要：它包含有巨大的水体（2千万立方米每秒），并可以追踪到赤道以北很远（至40°N）。在北极有一个类似的系统在起

作用。在大西洋，有一个以约3000m深度为中心的深层流，这个水流在格陵兰（Greenland）附近进入海洋，并能追踪到南纬40°附近（图1.8）。

这些水流构成了淡水湖泊与海洋之间的一种主要区别。在淡水中，恒定温跃层通常与脱氧（deoxygenated）底层水有关。然而，大洋中的密度流确保了溶解在表层水的氧被运移到海洋的最深处：不管深度如何，海水几乎毫无例外是富氧的。用体积来比较的话，虽然海水比淡水容纳的氧气要少，但是，海水中几乎总有充足的氧来满足其中生物呼吸作用的需要。有三种例外的情况。少数海洋，主要是陆围海（land-locked seas），例如黑海（Black Sea）和加利福尼亚湾（Gulf of California），在其出入口的潜坝（sills），将其和相邻的较大水团局部隔离，

因此，如同在湖泊中一样，它们半滞流的底层水可以发生脱氧作用（由于污染，波罗的海对

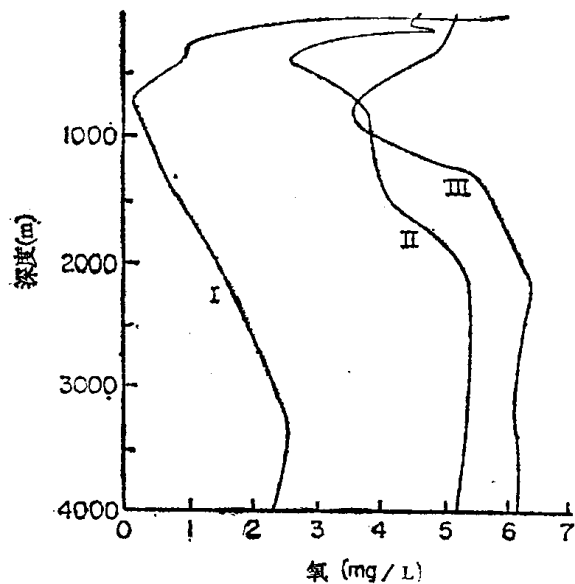


图 1.9 海洋中溶解氧的垂直分布
(据Friedrich, 1965)
示加利福尼亚南部（I）、南大西洋东部（II）及湾流中的最小含氧层（III）①

① 译者注：指墨西哥湾流。

氧的需求增加,这最终也将产生同样的结果)。在少数具体地区,有机物形成的速率及有机物向底部沉积的速率超过了深层流可以供应的分解作用所需的氧的供给速率,例如在西南非洲的外海,局部也可能出现暂时缺氧。最后,海洋中有一个称为“最小含氧层”(“oxygen minimum layer”)的带,它们通常位于400m至1000m的深处(图1.9)。这个带的出现是因为,尽管在各个深度上呼吸作用都消耗氧,但是,海洋中氧的补充却是来自两个相对的方向,即来自与大气氧接触的、通常是氧过饱和的表层水,以及上面描述的深部底层流,它们不断地从别处输入富氧的表层水。在这两者之间有一个带。相对于输入速率而言,这里水中氧的消耗最大,水体中氧的含量可以从通常的 $4-6\text{mgL}^{-1}$ 降到 2mgL^{-1} 以下。可是,必须强调,总的来说这些缺氧区域显然不是海洋的代表。在海洋生态学中,含氧量是一个几乎无关的因素。〔并非总是如此:生命可能起源于缺氧的海洋。有人认为,代表现代生活在深海缺氧海洋沉积物地区的若干后生动物门的专性厌氧生物(obligate anaerobes)是早先发生在无氧海洋里的后生动物辐射适应(adaptive radiation)的原始残存者。甚至在白垩纪,海底的广大地区可能也曾经是缺氧的。〕

1.3 海洋生物的性质

一些流行的生态学的定义包括生物与环境之间的相互作用。在介绍了环境之后,我们现在来介绍生物。这里我们并不系统地介绍大量海洋物种及其分类。相反,本节将以生态学为基础;然而,重要的是首先介绍海洋生物系统发育的(phylogenetic)多样性的若干概念。

多年来,人们习惯于将所有现代生物硬性地分为“动物”或“植物”两大类别。对于那些难以符合这两个概念的生物类群,植物学家和动物学家们提出了截然相反的看法。最近日益上升的趋势是采用一种更加实际的生物类别〔界(kingdoms)〕系列:原核生物界(Monera)(原核细菌和蓝绿藻)、原生生物界(Protista)(单细胞或非细胞的真核生物及其直接亲属)、真菌(Fungi)(较“高等”的多细胞腐生菌)、植物界(较“高等”的绿色植物);以及动物界(后生动物)(见Whittaker, 1969; House, 1979)。在生态学及系统发生上,这些观念比较合理,这里我们将采用这些概念。虽然真菌和植物界主要是陆生的,但是,所有这些界都有代表生活在海洋中。对于包括在这些界中的主要类别(门)的数量有不同的观点。Whittaker(1969)列举了51个具有现代生物代表的类别,而在最近的一些名单上人们识别出的类别几乎是他的两倍。但无论如何,除去由专性寄生生物(parasites)组成的一些类群外,所有这些门(或者在某些分类中除去一、两个门之外)在海洋或过渡的沿海边缘均有代表。大部分这些门的海洋实例在Sieburth(1979), Bold和Wynne(1978)及George和George(1979)的文章中均有阐述,并且House(1979)最近还总结了它们的系统发生关系。

对比之下,在已知的门、纲及其它较高分类单元中,由陆地及淡水生物代表的却要少得多。这些反映了生命的起源和早期分异是在海洋,也反映了生物试图以适应严峻多变且基本无水的陆地环境来增加其分布范围时所遇到的问题。只有子囊菌类和担子菌类真菌,维管植物及三个动物类群,即螯肢动物、单肢的节肢动物及四足类脊索动物已克服了这种障碍,并且变得更具陆生而非海生的特征。

然而，当我们来看具体物种的相对数量时，情况则截然相反。已描述的和尚未描述的现代生物大约有五百万种，而其中只有不到250000种是海生的！少数已设法脱离了祖先海洋栖息地的类群，尤其是昆虫，它们的分异显然已达到了令人吃惊的地步。这可以告诉我们许多关于一般成种作用（speciation）过程的道理。分异需要有妨碍传播的地理障碍（geographical barriers）将小居群隔离开来。这些隔离障碍在陆地上非常典型，但是，海洋是相对连续、稳定和均一的。对居住在水体中的一小部分海洋物种（大约2%）的观察加强了这些结论；大多数物种与较多样化、较零散的海底沉积物有关。

分化成物种的程度是衡量生物成功与否的一种标准，但它既不是唯一的，确实也不是较好的一种标准。一个类群的丰度〔无论是用个体数、生物量（biomass）或生产力来度量〕和一种基本身体形态延续时间的长短是另外两种衡量标准。根据这些标准，许多海洋类群是非常成功的。

无论其系统发生位置如何，根据它们是生活于水团中还是生活于海底沉积物或岩石之上或之中海洋生物可以分为远洋和底栖两大类。第三类，也是次要的一类是那些跨于大气与海水界面上的漂浮生物（pleustic）。划分出这些类型虽然非常有用，但它们决不是相互排斥或有严格界限的。例如，我们早已看到（第6页）一些远洋生物（pelagic organisms）一生中也许有很长时间在沉积物 and 水的界面上栖居或摄食（这些生物往往被称为底栖-远洋生物）。

如果生物具有正漂浮性，那么，它们将象软木塞那样在大气与海水分界面处漂浮。在某些动物中，例如海雀（auks）、海燕（petrels）和剪水鹱（shearwaters）等海鸟，漂浮是休息阶段，随后，它们或进入水体摄取食物或在大气中作较长距离散布。另外一些动物与界面层（boundary layer）的接触则是永久性的。由于具有浮囊，这种漂浮方式可以实现，如在一些腔肠动物（僧帽水母 *Physalia*，及帆水母 *Velella*）、甲壳动物（茗荷儿 *Lepas fascicularis*）及软体动物（腹足类海蜗牛 *Janthina* 能分泌大量泡沫卵筏，后鳃类海神鳃螺 *Glaucus* 在消化道中具有气泡）中那样，或者借助界面的表面张力来实现。在海面滑行的海水龟 *Halobates* 就充分利用了这种表面张力，其形式和许多在淡水池塘中跨越表面膜（surface film）滑行的半翅目昆虫相同（图1.10）。在这种生活方式中，生物仅仅存在于分界面上，它们的分布完全取决于表层水流和风的方向，并且没有任何改变深度的机制。人们凭直觉也许会认为，这些生物面临的困难一定很大，但实际上漂浮种的数量确实非常少，并且所有这些生物大都局限于热带地区。这些生物大多是肉食动物（carnivores）

（最广义的概念），它们或被动地向下悬挂一种捕食器（food-catching apparatus）进入水体，或依赖于其它漂浮生物（pleuston）物种。

远洋的（pelagic）生物的范畴要大得多，包括了所有生活在水体中、分布完全受海流控制、运动能力不足以使其逆流而行的那些物种〔浮游生物（plankton）〕，以及那些通常较大的、具有较强游泳能力的物种〔自游生物（nekton）〕。游泳能力一般与个体大小有关，包括了从没有任何运动方式的微小生物到可以由北极迁移到南冰洋（Antarctic Ocean）并且能随意返回的大型动物在内的各种大小的生物。因此，象远洋和底栖类型一样，使用浮游生物和自游生物两个术语主要是为了方便起见。

悬浮于海水中的浮游生物的大小和系统发生位置变化范围很大，从小于1 μ m的细菌到直径超过0.5m相对较大的水母（表1.2及图1.11和1.12）。由于人们通常是借助于网具及

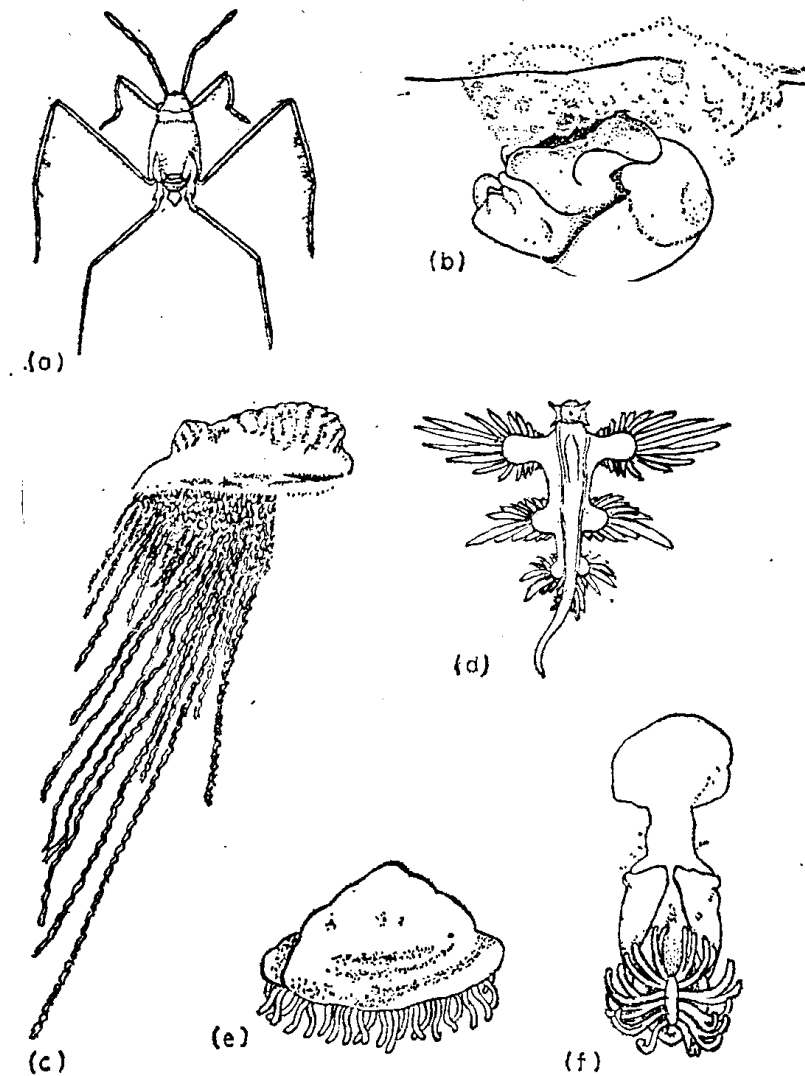


图 1.10 漂浮动物的代表

(a) *Halobates*, (b) *Janthina*, (c) *Physalia*, (d) *Glaucus*, (e) *Velella*, (f) *Lepas fascicularis*

有标准孔的过滤器来认识这些生物，因此，它们不同的（对数）大小等级可表示为：超微浮游生物（ultraplankton）（ $<2\mu\text{m}$ ）；微型浮游生物（nanoplankton）（ $2-20\mu\text{m}$ ）；小型浮游生物（microplankton）（ $20-200\mu\text{m}$ ）；大型浮游生物（macroplankton）（ $200-2000\mu\text{m}$ ）；以及巨型浮游生物（megaplankton）（ $>2000\mu\text{m}$ ）。

这种大小等级部分地对应于生物的系统分类，并对系统分类作了补充。其中，超微浮游生物主要是细菌，微型和小型浮游生物是原生生物，而大型和巨型浮游生物是动物。在实际中，人们通常将微型和小型浮游生物中行光合作用的分子（它们和其生活在滨海的较大的亲属海藻被称作藻类）统称为浮游植物（phytoplankton），而将小型、大型和巨型浮游生物的异养物种统称为浮游动物（zooplankton）。图1.13表示的是加拿大西南海岸一个水团中个体大小不同的类群的相对丰度的例子。

浮游生物具有一些有趣的特征。很明显，除在滨海带之外，浮游植物是整个海洋食物网中提供食物能量的唯一来源，其大小在 2 至 $200\mu\text{m}$ 之间。在陆地上，占主导地位的光合生物的个体要大若干数量级，并且往往比赖其为生的草食动物（herbivores）的个体还