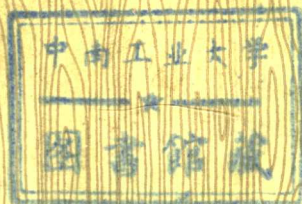


646192

[英] J.S. 格雷 著

海洋沉积物生态学

—底栖生物群落结构与功能导论



海洋出版社

海洋沉积物生态学

——底栖生物群落结构与功能导论

〔英〕J.S.格雷 著

阎铁 杨德渐 译
李世珍 高战朝

海洋出版社

1987年·北京

内 容 简 介

本书系统地介绍了海洋沉积物生态学研究的问题。主要内容有：沉积物和有关的环境因子，物种中个体的分布，种集合的分类，底栖生物群落小生境的概念、多样性、稳定性，污染对底栖生物群落的影响，底栖生物群落的长期监测，控制群落结构的因子，底栖生物群落的功能以及生态系统中的底栖生物等。本书总结了近年来一些最新的研究成果，特别对海洋沉积物中底栖生物群落的结构和功能作了较详细的理论概括。

可供海洋生态学、环境学、地质学、地理学、水产学等有关专业的科研人员和大专院校的师生参考阅读。

责任编辑：盖广生

责任校对：刘兴昌

The Ecology of Marine Sediments

—An introduction to the structure and
function of benthic communities

John S. Gray

Cambridge University Press, 1981

海洋沉积物生态学

——底栖生物群落结构与功能导论

[英] J.S.格雷 著

阎 铁 杨德新 译 张志南 校
李世珍 高战朝

海洋出版社出版 (北京市复兴门外大街1号)

新华书店北京发行所发行 海洋出版社印刷厂印刷

开本：787×1092 1/32 印张：7.625 字数：15万

1987年5月第一版 1987年5月第一次印刷

印数：1100

统一书号：13193·0547 定价：2.00元

序

众所周知，海洋覆盖着地球表面的 $3/4$ 。如果把第三维空间——有峡谷和坡度的海底也加上，海洋占地球表面积的比例就更大了。大部分海底是由沉积物构成的，仅有很少的一部分是由岩石或珊瑚礁构成。但是，生态学研究的重点一直集中于硬底质上的动物区系。这并不奇怪，因为在一个岩岸潮间带人们能够看到上面的动物和植物，并能直接地和不加破坏地对它们进行计数，而且大多数种已被描述。相比之下，沉积物中的动物通常被埋藏着，不能在肉眼直接观察下取样，而且取样是破坏性的，至多得到一个丰盛度的统计性估计，置信限很宽。另外，还存在许多分类学问题，特别是那些组成微型和小型底栖动物的微小种类。

最近，我们在应用主要产生于陆地生态学的技术和理论来研究岩岸生态学方面取得了很大的进展。这一研究领域进展得这样快，以致使陆地生态学家们正在转向岩岸生态学家来求得新的见识。特别是美国西海岸的Connell和Paine及其合作者们提出的“捕食理论”就说明了这一趋势。

沉积物生态学家对一般的生态学理论曾经作出一些重要贡献。如Howard Sanders（见第六章）所提出的导致热带和深海高多样性因子的理论。但是，总的来讲，沉积物生态学家们忽略了生态学的理论问题，这一惊人而可悲的事实促使Mills提出：“尽管一个多世纪以来对浅海底栖动物的采集和分类作了大量的工作，但许多底栖生物生态学问题似乎相当零乱，从理论上看似似乎是生物海洋学中有疑问的一个

分支。大体上，它的方法是十九世纪的，获得的结果经常是对另一些底栖生物研究者有意义，对生物海洋学其他分支的重要性，在我看来也是相当小的，尽管这一研究领域的起源之一是作为渔业研究的一个分支。”不幸的是，我不得不同意Mills的提法。

写作本书的目的，是试图把一些可能与传统使用的方法不同的沉积物生态学方法介绍给年轻的研究人员，以补偿所存在的不足之处。不打算对底栖生物群落的生态学进行综合的评述，而更多地是作为这一研究主题的导论。只要可能，就把注意力集中到新的，有前途的研究领域，如群落的实验操纵，其中，竞争和捕食在调节群落结构中的重要性仅仅在最近才被评述（见第10章）。这些技术直接产生于美国人Connell和Paine在岩岸进行的工作。一般说来，美国的研究人员已经使用了这些方法，因此，本书的主要对象是欧洲的学生，我在所用的例子中也侧重于欧洲人的工作。

J.S. 格雷

中文版前言

本书在欧洲发行后，受到了广大读者的欢迎。我特别荣幸地推荐本书的中文版。尽管本书所涉及的物种肯定会不同于中国的类群，但所讨论的原理仍然适用。我相信，正是正在建立的生态学原理激励着生态学的发展。我也希望中文版或许能指导中国的学者和研究人员以不同的方式观察沉积物环境。我祝愿你们在研究中获得成功和愉快。

J.S. 格雷

1983年5月20日于奥斯陆

目 录

1. 沉积物的动物区系	(1)
1.1 底栖动物的取样	(6)
2. 沉积物和有关的环境因子	(12)
2.1 粒径和分选性的测定	(14)
2.2 有机质含量的测定	(17)
2.3 其他因子	(20)
2.4 环境因子的季节变化	(21)
3. 物种中个体的分布	(22)
3.1 丰盛度等级模型	(22)
3.2 频率分布	(26)
4. 种集合的分类	(33)
4.1 传统的方法 Petersen-Thorson 系统	(33)
4.2 刚性群落还是连续统	(37)
5. 底栖生物生态学的小生境概念	(46)
5.1 物种小生境的意义	(46)
5.2 小生境的独特性及特征取代	(53)
6. 多样性	(57)
6.1 多样性测定	(59)
6.2 底栖生物群落的多样性	(63)
7. 稳定性	(72)
7.1 短于一年的图形	(72)
7.2 周年图形	(76)
7.3 长期图形	(77)

7.4	底栖生物群落的稳定性	(86)
7.5	多样性与稳定性	(93)
8.	污染对底栖生物群落的影响	(96)
8.1	污染对数量和生物量的影响	(96)
8.2	污染对多样性的影响	(97)
8.3	污染条件下种的变化	(104)
8.4	对污染的适应对策	(107)
9.	底栖生物群落的长期监测	(114)
9.1	多长才算是长期	(114)
9.2	确定监测哪些种	(115)
9.3	一次监测应该多久	(118)
10.	控制群落结构的因子	(122)
10.1	营养群偏差假说	(122)
10.2	食悬浮物动物和食底泥动物的食物限制	(124)
10.3	成体-幼虫的相互作用	(140)
10.4	对控制因子的进一步评论	(141)
10.5	底栖生物群落的实验操纵	(145)
10.6	结论	(148)
11.	底栖生物群落的功能	(152)
11.1	大型底栖动物的次级生产量	(155)
11.2	小型底栖动物生产量的估计	(164)
11.3	生产量与生物量之比	(167)
11.4	单个种的能量收支	(170)
11.5	元素的收支	(174)
11.6	群落代谢	(177)
11.7	控制群落代谢的因子	(181)

12. 生态系统中的底栖生物.....	(186)
12.1 北海模型.....	(187)
12.2 波罗的海模型.....	(191)
索引.....	(202)
参考文献.....	(216)

1. 沉积物的动物区系

沿潮间带沙滩漫步，大多数人都会察觉到沙滩里面有生物，因为常有由栖居动物的活动所造成的起标记作用的孔穴、坑和土丘留在海滩表面。倘若海滩为比较平缓的细砂，并带有一些小水洼，那么，由各种生物引起的轮廓则清晰分明，极其引人注目。图1.1显示了北欧一个典型的潮间带海滩，在那里引起地形变化的主要原因是沙蠋 (*Arenicola marina*)。钓鱼者常用敏锐的眼光搜索沙地、寻找由剑蛭 (*Ensis*) 用于摄食的水管形成的两个相邻的孔穴，或者繁忙地到处搜索海滩上由乌蛤 (*Cerastoderma edule*) 造成的小的凹陷。



这是些常见的极容易被发现的海滩栖居动物的标志，进一步观察则会发现，几乎任何海滩都显露微小的由大量的端足类甲壳动物及小的多毛类蠕虫所形成的孔穴，而且常有由一种动物，通常是多毛类环节动物，其头部向下，尾巴竖起，吞食沉积物并在沙滩表面排粪形成砂质环状物。潜水者借助水下通气管和护目镜能够发现，上述情景可延伸到潮标以下，事实上，它们一直持续到深海。

通常称那些留下起标记作用的图形的较大动物为大型底栖动物。用细网目的筛子筛选沉积物就能够把大型底栖动物与砂分开，大型动物留在筛子上。如果先将砂分成深度不同的层，那么就可以编绘出这些动物的分布图。据此能够得知这些种类的生活方式。图1.2表示出分布图形是怎样的复杂（这里所表示的地点是佐治亚州的一个亚热带海滩，一个动物区系很丰富的海滩）。最常见的动物是多毛类蠕虫，其次是双壳类软体动物、端足类和十足目甲壳动物，掘穴的海参类棘皮动物和掘穴的海葵也偶尔可见。

然而，大型底栖动物仅仅是沉积物动物区系的一部分，在砂粒之间或泥滩中生活着各种各样的小动物，它们可以通过筛选用的网目。由于这些小动物生活在砂粒之间的间隙里，所以称其为沙间动物区系，但是全部小动物的一般名称是小型底栖动物(meiofauna)和微型底栖动物(microfauna)。前缀“小型的”(meio)来自希腊语meios，中间的意思。因此小型动物的大小是界于大型底栖动物和微型底栖动物之间的中间类型。多年来，大型、小型和微型底栖动物的确切定义一直是有争议的。某些学者用网目1毫米的筛来分选大型底栖动物，而另一些人则用0.5毫米的筛子。当然网目较小

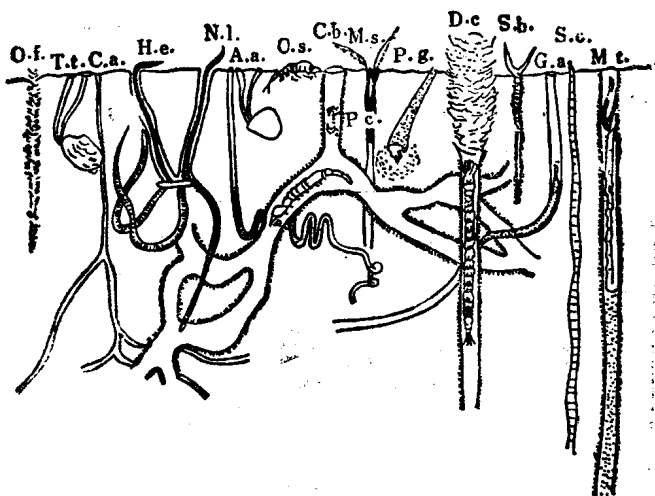


图1.2 美国佐治亚州浅海陆架环境中最主要的底栖动物及其穴和管的位置

A.a., *Abra aequalis*; C.a., *Capitomastus cf. aciculatus*; C.b., *Calianassa biformis*; D.c., *Diopatra cuprea*; G.a., *Glycera americana*; H.e., *Hemipholis elongata*; M.s., *Magelona* sp.; M.t., *Mesochaetopterus taylora*; N.l., *Notonastus latericeus*; O.f., *Owenia fusiformis*; O.s., *Oxyurosthylis smithi*; P.c., *Pinnixa chaetoptera*; P.g., *Pectinaria gouldi*; S.b., *Spiophanes bombyx*; S.o., *Spiochaetopterus oculus*; T.t., *Tellina cf. texana*.

(自Dorjes和Howard, 1975)

的筛子能够采集较多的动物。筛子网目大小的影响有多大常取决于取样的季节,因为在幼虫高补充量期间,较细的筛子会采集较多的幼年个体。作为这类结果的一个说明,表1.1列出了从加里福尼亚取样分析的结果。用0.5毫米的筛子采不到线虫,很多的甲壳动物也采不到。这两类动物属于那些通常所称

的小型底栖动物。小型底栖动物的下限为0.062毫米的网筛（生物学家仿效地质学家，网目采用递减的几何级数序列，1毫米，0.25毫米，0.125毫米，0.062毫米等等）。小型底栖动物通常由线虫、猛水蚤桡足类甲壳动物、涡虫类以及小型底栖动物中唯一的一个门——腹毛动物门组成。由于小型底栖动物是以网目的大小来定义的，故其中所包含的动物可能有大型底栖动物的幼年个体，它们在某个时期内属于小型

表1.1 保留在各级网筛上的各种动物的百分比

分 类	筛 目 直 径		
	1.0毫米	0.5毫米	残 留
线虫	0	1.5	98.5
纽虫	69.2	30.8	0
多毛类			
<i>Lumbrinereis</i>	95.2	4.8	0
<i>Dorvillea articulata</i>	62.2	34.8	3.4
<i>Prionospio errifera</i>	42.8	57.0	0.2
<i>Capitita ambiseta</i>	45.8	53.6	0.6
<i>Cossura candida</i>	1.4	75.2	23.4
其他多毛类	58.3	35.1	6.6
甲壳动物	17.6	35.3	47.1
软体动物	87.5	12.5	0
总体	37.0	30.7	32.3

自Reish (1959).

底栖动物。我们称这样的动物为暂时性小型底栖动物，特别是多毛类和双壳类的幼体，尽管大多数门都有其代表。永久性的小型动物的成员（线虫和猛水蚤等）其大小始终保留在小型动物大小范围之内。事实上，几乎所有的海洋无脊椎动物门中都有永久性小型动物的代表：小型海绵类，海鞘类和腹足类软体动物，甚至还可以发现爬行的苔藓虫 *Monobryozoon ambulans*。Swedmark (1964) 评述了小型动物结构上的适应性，McIntyre (1969) 和Fenchel (1978) 则评述了小型动物的生态学。

沉积物动物区系的最后一类是微型底栖动物，定义为可通过0.062毫米筛目的动物。实际上，不是通过筛选法采得微型动物，而是常常采用淘洗法。微型底栖动物几乎只包含纤毛纲的原生动物。

在一个典型的沙滩上，这三类不同大小的底栖动物，其丰盛度范围如何呢？要找到一些比较的数字是不容易的，因为大多数学者只注重研究大型底栖动物，某些学者（人数在逐步增多）则感兴趣于小型底栖动物，而仅有很少的学者来研究微型底栖动物。图1.3是根据典型的潮间带海滩的资料编制的，由图可见，最小的动物即微型底栖动物在数量上占优势，而大型底栖动物则在生物量上占优势。实际发现的比率则取决于沉积物类型。例如，微型底栖动物在细砂中很常见，而在泥中却很少；但是，大型底栖动物和小型底栖动物在泥中则占优势。至于所发现的种数，在典型的北方沙滩中可能包含20—30种大型底栖动物和200—300种小型底栖动物，尚无人估计过微型底栖动物的种数。小型底栖动物和微型底栖动物的分类学工作还存在很大的问题，属于这些类群的

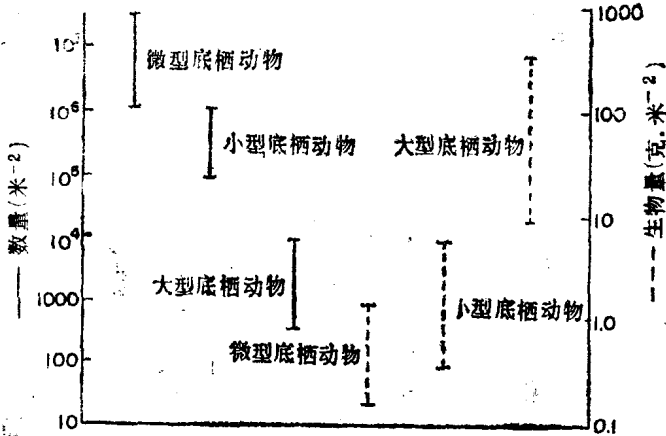


图1.3 潮下带砂质沉积物中，大型、小型和微型底栖动物的丰盛度和生物量范围(自Fenchel,1978)

新种仍在不断地被描述。在此只重点讨论取自潮间带海滩的资料，并不是因为那里的底栖动物特别丰富，而是因为这样的海滩比潮下带区域研究的好，在水深大于100米的地区取样就需要船和采泥器。在潮下带，一个典型样品中的大型底栖物种数远大于在潮间带获得的相应大小的样品中的大型底栖动物的种数，在一个使用0.1平方米的采泥器，连续取样8—10次的平均取样程序中将会有大约150种。尚缺乏潮下带小型动物和微型动物有关累积种数的资料。

1.1 底栖动物的取样

关于底栖动物取样的统计学已有极好的阐述 (Elliot, 1971)，所以我不打算讨论这样的问题，而宁可描述有关底栖动物取样的最近的一些发展及其重要成果。

对潮间带海滩来说,取样的基本方法很简单:将沉积物取出,过筛,拣起动物。定量样品是取出给定面积的沉积物,大型底栖动物通常为0.1平方米,小型底栖动物约为38.5平方厘米(直径为7厘米的取样管)。在潮下带,取样是盲目的,可以在船上用采泥器来进行,可能的话,使用斯库巴(SCUBA)潜水取样。在后一种情况下,可使用和潮间带相同的方法。

对沉积物中的动物进行初期调查时,分类学自然是最重要的。因此,最好是采集大量的样品,以获得最大可能的多样性的种类。对于获得定量的样品来说,三角形的博物学家拖网过去是,现在仍然是最有效的工具之一。在深海底栖动物区系的研究中,由于下网和起网的时间很长,拖一网就需要一整天,因此,作为这种拖网的一种改良型,一种锚式拖网(图1.4b),即使在今天仍被广泛使用。这种锚式拖网具有一个控制刮板穿透深度的底板,与一米长的博物学家拖网相比,其袋通常为几米长。

在注意力转向定量研究时,大约在本世纪初,曾生产过各种类型的采泥器(现仍旧不断出现类型繁多的采泥器),取样面积通常为0.1平方米。范文型采泥器是应用最广泛的工具之一。它具有一对长臂,以便增加咬合力(图1.4a)。最近,一种新型采泥器——箱式取样器受到广泛的赞扬。传统的范文型采泥器存在的问题是,咬合往往不对称,而且穿透的深度随沉积物类型有较大的变化。箱式取样器取得一个长方形的样品,取样深度主要取决于对取样器本身加重的多少。箱式取样器上有一旋转臂,当取样器插入沉积物时,它能从底部将取样器封闭,防止样品漏出(图1.4c)。目前,箱式取

样器广泛地用于深海和浅海的生物学和地质学研究中。

直到五十年代，注意力才转向小型底栖动物和微型底栖动物的定量取样上。一般说来，小型底栖动物和微型底栖动物的数量比大型底栖动物多两个数量级。因此，很明显对这些动物成分需要特殊的取样技术。0.1平方米的采泥器样品分析起来太花费时间，因此要取较小的样品，通常取一个心样。心样的大小取决于所要取样的动物及其分散图型，因此，除了前已叙及的直径7厘米的沉积物取样管是比较合适的尺度以外，这里没有一个统一的规定。潮下带底栖动物的取样是在采泥器样品中取分样，但是一般不推荐使用这一技术，因为当采泥器闭合时，沉积物往往受到很大的扰动，而且由于大量的小型底栖动物和微型底栖动物生活在沉积物最上部的几个厘米，许多动物就可能被丢失。然而，可采用箱式取样器，因为它不像采泥器那样，引起那么大的扰动。若可能的话，潜水员操作取样管取样更好，即使如此仍可能存在严重的问题，因为在软泥质沉积物（它是很常见的），潜水员必须十分小心，才不致于搅动表层沉积物。由于同样的原因，用加重的取样管取样效果很差，因为在取样管触到沉积物之前，由它引起的冲击波已将大量的小型底栖动物冲散了。因此，应当仔细检查所有可能的取样误差。

上面给出的样品的大小实际上是综合地考虑了统计上的精确性，在摇晃的船上操作设备的难易程度以及分析沉积物样品所花费时间的多少这三方面后得出的。然而，应当记住，没有一个统一的样品大小能适用于所有的定量生态学研究。现有的采泥器取样面积恰好是0.1平方米，这并不意味着该尺度对于研究中的动物群落或种类是一个正确的样品大小。