

海洋生态学原理

第三版

[英]R.V.泰脱著

杨纪明、岑作贵、刘锡兴译
陈国华、李冠国、张坤诚、李和平校

陈国华 审定

海南大学农学院水产系印

2000年5月

海洋生态学原理

第三版

[英]R.V.泰脱著

杨纪明、岑作贵、刘锡兴译

陈国华、李冠国、张坤诚、李和平校

陈国华 审定

江苏工业学院图书馆
藏书章

海南大学农学院水产系印

2000年5日

第 一 版 序

对海洋生物学日益广泛的兴趣导致建立了越来越多的海洋生物学院校,并设置了这个领域的各种课程。现在有许多涉及海洋生物学各个方面的书籍,学生读了虽能受益,但适合用作学习开始阶段的启蒙读物却寥寥无几。本书主要是为帮助专修动物学的学生初步学习海洋生物学而编的,也是作者为大学生编写的一年教程的初步尝试。本书内容简明扼要地介绍整个海洋生态学的资料和见解,书末附有读者选读更先进材料的阅读指南。每章末尾所列的文献尽可能选自学生们经常易见的书籍和期刊。这些文献目录所提供的课外读物,随着课程的进行,由浅入深、循序渐进地编排。

学生们通常在第三学年才学习这门课程,因此已掌握了各生物门类的一般知识。学生们至少早就学完了涉及海岸著作的两门野外课程,主要指海岸带生物的鉴定,并知道如何识别习见种类。生物鉴定(特别是浮游生物的鉴定)还有进一步的工作要做,但这方面的课程内容并不包括在本书范围之内。

有几本学生用的书籍,对鉴定海洋生物种类有指导意义,现已列入本书的文献目录内。

某些用于进一步学习的问题及短文或课堂讨论、某些适合于大学班级实验室作业和野外工作的总结性材料,也已列入本书附录内。

第 三 版 序

自12年前第一次出版本书以来,鉴于人们对本书的不断要求,现在需要出第三版,以便对原文和参考文献做某些修正和补充,使本书与当前的科学发展条件相适应。尽管有些增补删节及重新编排,但基本结构仍然未变。因此,本书显然仍是一本广大师生所喜欢的书。

自本书第一版以来,“生态学”已越来越成为家喻户晓的名词,其含意经历了某些重要变革,而且使用这个名词甚至更广泛而具有政治含义。现在已有了这样一种趋势,即生态学是主要研究人类活动与诸如污染、干扰种类平衡所产生的影响以及自然资源的过度开发或耗尽等问题的关系的一门学科。这是人们对人口不断增长的规模和地球资源发生冲突的危机感,认识不断增强的必然结果。

本书首先企图把海洋生态学作为一门系统的学科提出来。它的研究范围已由原来广泛的生态学定义演变为对生物与其周围环境关系的研究。本书的目的是为人们理解海洋生态系统的结构和功能提供基础知识,而不是把人类的各种活动作为主要的研究任务。在一本广泛涉及到整个海洋科学,但又必须保持知识合理平衡的书中,只能讨论人类对海洋环境的冲击和人类利用海洋资源的管理问题。

本书是为就读海洋生物学课程的学生编写的启蒙读物。它提供了整个海洋生态学领域的资料和见解,并附有读书目录,读者可以从这些目录中探求更先进的资料。尽管本书主要为大学生编写的,但在学校生物学课程中使用本书时,始终要记住坚持那些简明的术语,这些术语即使对学习自然科学的学生也是并不费解的。

目 录

* 注:本译著的图表处理等工作系由庄一纯同志完成,郭如新同志曾协助了翻译工作,在此一并致谢。

第一章 海洋

导论

生态学是研究生物及其环境之间相互关系的一门科学。这种研究对于生物学的理解极为重要,因为生物不能作为孤立的单位而生存。生物生活中的一切活动都依赖于外界环境并密切受到它们的制约,受到它们生活所面临的物理化学条件以及同它们有相互作用的其他生物种群的制约。另一方面,生物活动也以各种方式影响环境,改变环境。因此,生物的存在仅仅是一个由相互作用的非生命和生命各种组分构成的复杂整体的一部分,这一复杂的整体我们称之为生态系。

地球上所有的生物构成一个独一无二的大生态系,可分成无数组成部分。本书论及这些组成部分中最大的一个——海洋生态系。它比任何其他生态系在生物圈中占有更大的体积。在海洋的不同部分,海洋生态系可进一步分成许多子生态系。

生命过程涉及能量交换。生物的能量最初是从太阳辐射得到,通过植物的光合作用过程被转变成有机化合物的化学能;此后又通过生物内部和生物之间的物质流动而在生态系中转移,主要是通过摄食、生长、繁殖和分解作用进行。因此一个生态系基本上是一系列的加工、变化和演化的运转过程,其动力来自太阳能。从长期来看,该系统吸收的能量以热能形式损失而保持平衡。

海洋生态学研究的目的是为了把海洋生态系理解为运转过程。目前,我们的知识是如此的不完备,以至仅能做一些推测性分析。本书提供了关于海洋生物如何受它们环境的影响以及海洋生物又如何反过来影响环境的一般知识,并叙述某些调查方法,这些方法最终可以提供一些更好了解海洋生态系所必要的知识。我们先就介绍海洋的某些物理特性作为本书的开篇。

海洋的广度和深度

海水大约覆盖地球表面的71%,世界大洋覆盖面积大约有3.61亿平方千米(1.39亿平方英里)如图(1.1)所示。在世界大洋的最深部分,从水表到海底深达一万多米,而平均水深约为3700米。虽然海洋生物分布不均匀,但他们分布在这一广阔的水域内,并且从最深的海底都曾捕到过海洋生物。

大陆架

靠近陆地的海洋大多是浅的,海底从海岸逐渐斜伸到大约200米深处。这一浅海沿岸岩架就是大陆架(图1.2)。大陆架占海洋总面积8%左右。大陆架向海洋的一边称作大陆架边缘,大陆架边缘以下,水就越来越深了。

在地球上不同地区大陆架的宽度变异很大(图1.3)。不列颠群岛周围,大陆架范围十分

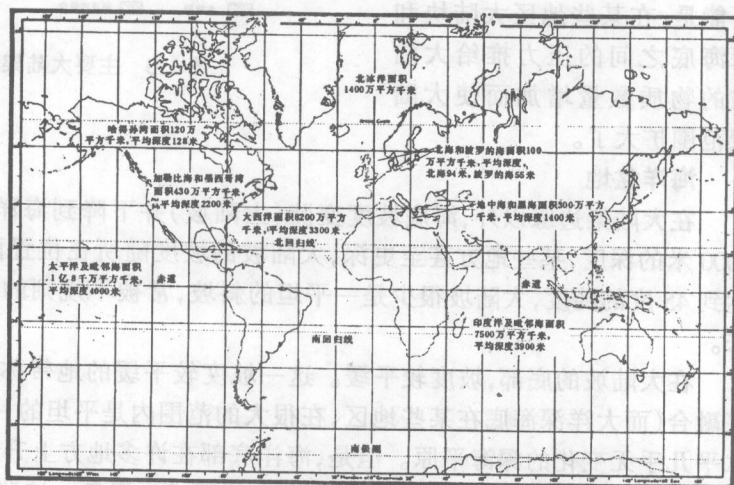


图 1.1 主要洋区与海区的面积和平均深度

广阔,其大陆架边缘可延伸到爱尔兰西部及苏格兰北部。英吉利海峡,爱尔兰海及几乎整个北海都位于大陆架范围内,中国沿海、西伯利亚的北极沿岸、哈得孙湾以及巴塔哥尼亚的大西洋沿岸的大陆架范围都很宽阔(在巴塔哥尼亚大陆架可外延至马尔维纳斯群岛)。

大多陆架区在经济上特别重要,因为主要渔业都在陆架区作业。世界渔业上市量的80%以上是从大陆架获得,并且大陆架也正在日益增长地开发为油气的源泉。

大陆架的形成有几个过程。大陆架部分是海浪侵蚀使岸线后退而形成的。因海岸侵蚀下的物质积累或者河流淤泥沉积在大陆坡上而使大陆架向外海延伸。有些大陆架主要是由造礁生物或构造地质褶皱形成的水下屏障所滞留下来的物质紧贴大陆构成的。在另一些地方,大陆架主要由陆地下沉及海水泛滥形成的,例如,北极海的大陆架就是这样形成的。也有可能是,在某些地区大陆块和深海底之间的压力推给大陆坡的物质数量增加而使大陆架范围扩大了。

海洋盆地

在大陆架边缘以外,海底坡度变陡(大陆坡)并下降到海洋盆地的底部,往往达到3000~6000米的深度,某些地方甚至更深,大陆坡的坡度随所在位置而变异,平均大约1:15,但可以达到45度的陡度,大陆坡很少是一平坦的斜坡,常被不规则的冲沟和陡峭的海底峡谷割裂开来。

在大陆坡的底部,坡度较平缓。这一坡度较平缓的地带称为大陆隆。它逐渐同大洋深海底融合(而大洋深海底在某些地区,在很大的范围内是平坦的),从而形成绵绵延伸数百英里而水平几乎无变化的深海平原。但是,海洋底部在许多地方上升形成海底山脉,很多山峰上升到距海面2000~4000米,最高的山峰冲击海面而成为海岛。这些海底山脊和高原是地壳的一个主要特征,它们所覆盖的面积大约与大陆上的山脊和高原相等。在另些地方,海底又为深沟(称为海沟)割裂,海沟底部深达7000~11000米。

海脊

海脊系统的一部分形成一个把北极盆地深层同大西洋深层隔开的障壁。这个山脊的顶脊大部分是处在距水面500米以内,从苏格兰、奥克内群岛及设得兰群岛北部延伸到罗卡尔和法罗威(维尔-汤姆森海脊)然后到冰岛(冰岛-法罗高地),并横跨至格陵兰和拉布拉多(格陵兰

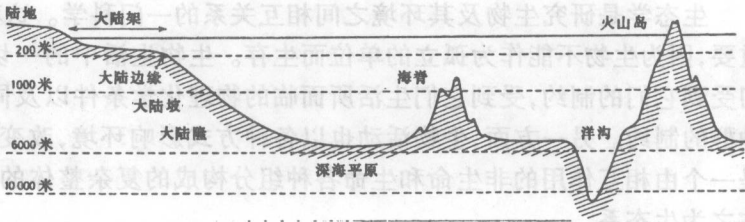


图 1.2 表示海底各部分的术语

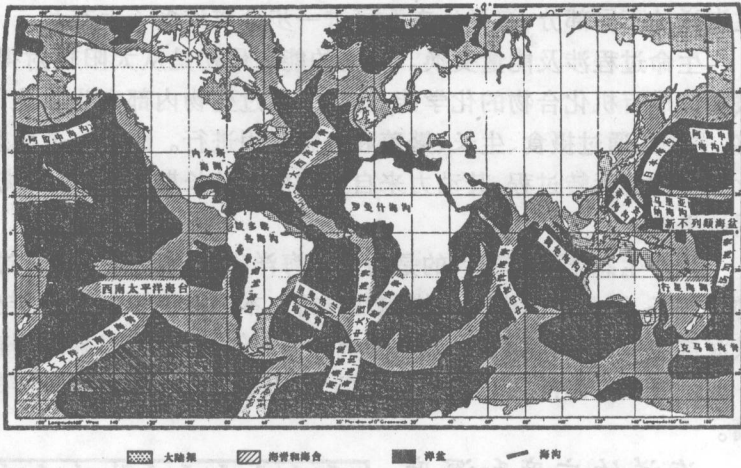


图 1.3 主要大陆架、海脊、海台和海沟

- 冰岛高地)。

大西洋海底被大西洋中央海脊分为两个盆地。大西洋中央海脊从北极南延伸穿过冰岛, 然后大体沿一 S 形的路线从北向南延伸, 在亚速尔群岛、圣保罗、阿森松、特里斯坦 - 达库尼亚和布维等岛屿处露出水面。大西洋中央海脊的一个支脉——沃尔维斯海脊从特里斯坦 - 达库尼亚延伸到非洲西海岸的沃尔维斯海湾。在南非南面, 大西洋中央海脊与一个南北走向的海脊(印度洋中央海脊)相连接, 从而在南极和印度及阿拉伯半岛之间把印度洋一分为二, 并伸入到阿拉伯海(卡尔斯伯格海脊)。

在太平洋, 一个广阔的海台以东 - 北走向从南极延伸到北美洲和中美洲的西海岸, 它的一些峰脊形成了某些东太平洋岛屿。中、西太平洋众多的岛屿似乎主要属于一些独立的火山起源。太平洋的一个独特的特征是有大量的所谓海底平顶山。虽然某些平顶山的山峰目前在水下 800 米深处, 但它们具有被海浪侵蚀磨平的地貌。很可能在较早的某个时期这些火山山峰曾露出过海面之上, 但以后又沉降到海底了。

海沟

海沟是大洋海底的最深部分, 深度超过 7000 米。它们主要位于西太平洋底部, 靠近大洋岛屿。例如, 马里亚纳海沟位于马里亚纳群岛的东面, 这里已经测得的最深记录超过 11000 米。这一海沟是从菲律宾向北, 沿日本东部向阿留申群岛延伸的一大长串海沟的一部分。在靠近所罗门群岛的新不列颠海沟、汤加海沟以及新西兰东北面的克马德克海渊的底部也是很深的。在东太平洋, 秘鲁 - 智利海沟的位置靠近南美的西海岸。

在印度洋, 最深的地方是在爪哇南面的巽他海沟以及可可群岛东南地区。在大西洋, 相应的深度出现在波多黎各岛东北的深渊地带和靠近南三明治群岛的海沟处。

板块构造

作为和地壳运动有关的火山活动区, 海脊和海沟有其地质学上的特殊意义。海脊本质上不同于陆地山脉, 因为它们完全是由火成岩突出海底而形成的, 而陆地山脉主要由沉积岩褶皱的冲断层构成的。根据流行的板块结构和海底扩展的理论, 地球的外壳(岩石圈)是由一些分离的板块构成的。

这些板块覆盖在熔融的地幔上, 就像一个破裂的外壳。大陆就平卧在岩石圈的这些板块上。这些板块不是固定不动的, 而是由于目前还不了解的一种力(它可能是由于地球内部温度的不平衡而产生的)在地幔上移动。

据说这些海脊乃是岩石圈板块正在分离的界线的标记。为了填满这些分离板块之间的空隙, 地幔玄武岩向上流到地球表面, 从而形成海脊, 这些海脊两侧逐渐下陷, 逐渐成为新的洋底。沿着每条海脊的中线都有一条凹陷区, 这一凹陷区乃是海脊发生侧向扩展的实际分离线的标志, (图 1.4)。在移动板块的边缘相撞的地方可能发生褶皱或弯曲, 从而沿碰撞线产生山脉的上冲断层, 或其中某一板块被强压到另一板块下面, 形成一深海沟以及许多相邻的火山

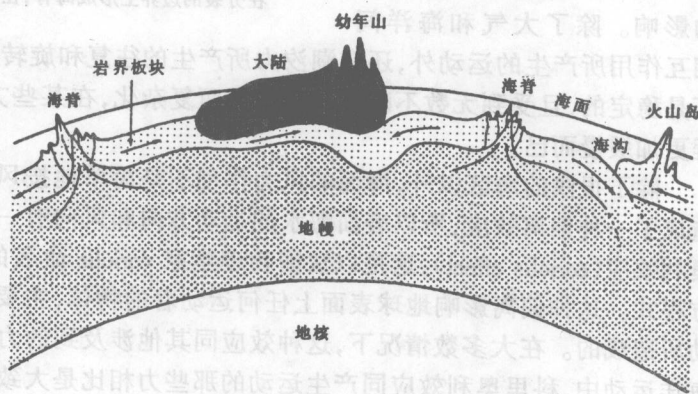


图 1.4 海底扩展理论图解

大陆下面的岩界板块在地幔上面运动。在碰撞线上形成山和海沟。海脊示出地幔物质向海面运动的裂口处。海底火山活动给大洋增添了水和溶质。

岛。

按照这一理论,大西洋和一部分印度洋比太平洋年轻,起源于三叠纪,当时岩石圈分裂后接着发生了大陆岩块的破裂和分离。大西洋和印度洋可能仍在不断扩大,而太平洋在缩小,这是由于南、北美洲向西的漂移,而载负着非洲、欧亚洲和澳洲的地壳板块向北和向东漂移的联合作用的结果。

主要板块的边缘及其相对运动示于图 1.5。对照图 1.3 可以发现海脊和海沟同岩石圈板块之间的分离线和消失线是相重合的。

海流

海洋的主要海流是由海表面风力作用和大气压及海洋不同部分密度差发生综合影响引起的。密度差异主要是由于海面各个部分大气和水体之间热交换不同的结果,也由于蒸发和稀释存在差异的结果。海流运行路线受到地球自转和大陆及海底形状的影响。除了大气和海洋间

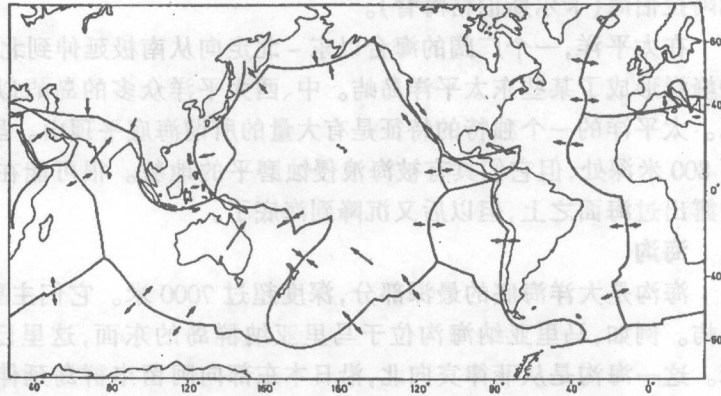


图 1.5 主构造板块的边界
在分裂的边界上形成海脊;在碰撞的边界上形成海沟或新的山岳

相互作用所产生的运动外,还有潮汐力所产生的往复和旋转振荡。因此,海流运动是曲折的而不是稳定的,且受到无数不断变化的旋涡而复杂化,在某些方面可以与大气运动相比,只是进程更加缓慢而已。

除了很浅的海区以外,海面的风力作用不是简单地按风力的方向吹动海水。地球的自转造成了一种偏离效应,所以表面海水的运动方向和风向有一夹角度。一般称这种偏离为科里奥利效应(Coriolis effect),这是以法国物理学家 Coriolis 命名的,他首次为这种偏离创建了一个方程式。这种偏离影响地球表面上任何运动着的物体,主要是由于运动物体下面地球自转运动所造成的。在大多数情况下,这种效应同其他涉及到的力相比小到可忽略不计,但在大气和海洋运动中,科里奥利效应同产生运动的那些力相比是大致相当的,并且在了解海流路线时必须把它考虑进去。

科里奥利效应相当于一个作用力,这个作用力和运动方向成 90° ,因此在北半球产生一个右旋的或顺时针方向的偏转,而在南半球产生一个左旋的或反时针方向的偏转。它与运动速度和纬度的正弦成正比,在赤道是零。在纬度处,作用于一个质量为 m ,速度为 V 的物体上的科里奥利偏向力 F ,可用以下公式表示:

$$F = 2\omega V \sin\phi m$$

ω 是地球自转的角速度。

因此,科里奥利偏转在赤道以北作用于风向的右侧,而赤道以南作用于风向的左侧。理论上,在密度均一的深水产生与海表面风向成 45° 的偏转。这个偏转随深度增加,风生海流速度随深度成对数下降,当达到其运动方向与海表面风向相反时的深度,流速接近零。在浅水或涡动处,偏转影响很小。海表面附近的急剧温度梯度所产生的偏转效应与浅海底的效应相类似。较暖的表层水趋于在较冷的水层上面运行;如果存在整个水柱始终温度一致的情况,这种较暖的表层水更接近风的方向。

多数情况下,海流移动缓慢而不规则。在赤道海流,表面水一般以大约每天8~14千米的速度流动。北大西洋漂流把水从那佛斯科的亚海区以每天大约19千米的平均流速向不列颠群岛输运。一部分湾流流动速度快得惊人,曾记录到每天速度高达180千米。关于表层以下的流速所知甚少。某些深层水的测量表明流速为每天2~10千米,有时更快一些。

表层流

主要表层流及其与盛行风的关系示于图1.6。在南北回归线之间的赤道带,东北和东南信风终年相当稳定盛行,驱动表层海水形成巨大的南北赤道流,在大西洋、印度洋和太平洋里从东向西流动。大陆横架在这两股海流的通道上,使海水偏转向南或向北。

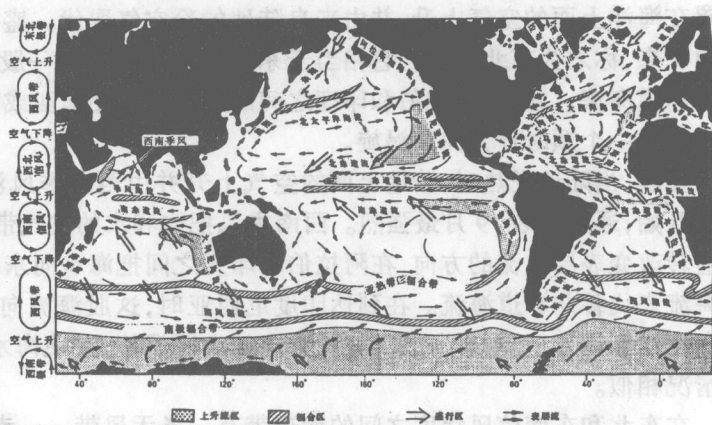


图 1.6 盛行风 主表层流以及上升流区和辐合区

图中示出印度洋的夏季环流

在大西洋,这两股赤道流被巴西海岸所阻挡,它的大部分的水向北流入加勒比海和墨西哥湾。自墨西哥湾流出的主要表层流强劲地向北,流经佛罗里达海岸(佛罗里达流),然后进入北大西洋成为湾流。在南大西洋,来自赤道流的海水向南偏转形成巴西海流。

当海水从赤道区域流开时,它的路线就受到地球自转的影响。在湾流中,它起初是沿东北方向流动,科里奥利效应逐渐把水转向右方,直至在北纬 $40^{\circ} \sim 50^{\circ}$ 之间,它向东流过大西洋,成为北大西洋海流。当到达大西洋东部时,它已进一步偏转,直至流向南成为加那利海流和马德拉海流,最后再一次同北大西洋赤道流合并。这个以顺时针方向旋转的表层水的巨大环流,围绕一个表层运动比较小的区域——马尾藻海。

当北大西洋海流向东跨越大西洋运动时,它受到从西南吹来的风(西风带)的影响。这些风使一些表层水向东北偏转形成北大西洋漂流。于是表层水流入比斯开湾并沿着不列颠群岛的西面和北面流动,一部分最终进入北海的北部。北大西洋漂流的水沿着挪威西部和北部海岸(挪威沿岸流)流入北极,而一部分在冰岛以南向西方向流动(伊尔明格海流)。这股海水的一部分以顺时针方向绕冰岛流动,另一部分向西流动,最终到达格陵兰的西海岸(西格陵兰海流)。

进入北极的海水流入量必定被一个相等的流出量相平衡。某些表层水冷却、下沉,并作为深层海流离开北极。也存在一股表层冷水流出北极,这股来自北极的表层冷水成为东格陵兰-拉布拉多海流进入大西洋,流经拉布拉多沿岸,南下穿过美国东海岸,最终沉降到以相反方向流来的湾流暖水下面。

在南大西洋,来自巴西海流的水在科里奥利效应影响下按反时针方向偏转,在南纬 $30^{\circ} \sim 40^{\circ}$ 之间向东横跨大西洋,然后沿非洲西海岸转而北上。到这里这股海水称为本格拉海流,它最终同赤道海流汇合。在南半球,西风带从西北方向吹来,并使表层海水偏转进入南大洋。在南大洋没有陆地阻挡中断这股海流。南大洋的海水连续不断地被盛行风向东方驱使,成为巨大的处于运动中的水团,这就是围绕着南极的环南极海流。这个表层流叫做西风漂流。

太平洋的表层运动的模式与大西洋的大致相似。黑潮以东北方向流经日本本岛南部,是

大西洋湾流相对应的。这股海水向东跨过北太平洋向不列颠哥伦比亚沿岸运动(北太平洋海流),然后大部分作为加利福尼亚海流南下,一支寒流——就潮流太平西侧南下流向日本本岛的北部。

印度洋北部表层环流由于季风方向的季节变化而复杂化了。冬季,海洋比亚洲大陆暖和。笼罩在海洋上面的空气上升,并由来自陆地的冷空气取代。盛行风在11月和4月之间从东北方向吹来,称之为东北季风。它相当于东北信风,并掀起一股从东流向西并沿非洲海岸转向南的赤道海流。此时,阿拉伯和印度之间的表层水主要向西或西南方向运动,在印度和缅甸之间发展成一个顺时针方向的涡旋。

夏季,当陆地炎热时,陆地上面的空气上升并由西南季风流来的空气取代;西南季风于4月份开始,通常在8~9月最强烈。西南季风把饱和水的空气带到陆地上空产生季风雨。风向的逆转改变表层水流的方向,在阿拉伯和印度之间把海水向东推进,并形成一股从西到东的季风海流来代替北赤道海流。在到达印度尼西亚时,这股海流向南运动与南赤道海流汇合。在南印度洋和南太平洋,有一股反时针方向的表层涡旋,并使海水偏转进入南大洋,与南大西洋的情况相似。

在东北和东南信风纬度之间的赤道带有一条无风带——赤道无风带。这里风的影响微乎其微。在太平洋和印度洋,在这个无风带区域出现一定量的表层水回流形成赤道逆流。在大西洋,表层水相对来说回流极少,但在表面下不远处,发现从西到东的水运动。在太平洋,有一股范围更加广泛的次表层流——克伦威尔海流,它在北纬 2° 和南纬 2° 之间,20~200米的深度间向东运送大量的海水。

表层暖水或冷水的分布对气候有很大影响,并且可用来说明大洋东西两侧相同纬度上气候的差异。例如,不列颠群岛位于纽芬兰的北方,但这里气候属温带,而纽芬兰却是亚北极气候。这是因为暖水从低纬度向大洋东侧运动跨入高纬度,而冷水沿西侧向低纬度运动。因此,温和的气候条件在东侧可延伸到更北面。

表层下的水运动

大洋环流应以三维空间来构思。我们已经提到风作用于海面驱动不同水层的海水向不同方向运动。当风激起一股表层流时,运动着的表层水必然会被相应数量的来自别处的海水所补偿。这些流入的海水可以是来自别的区域的表层水或是升至表层的深层水,而常常是两者兼有。同样,当表层水从低纬度流向高纬度时,水的冷却最终导致下沉,这就引起深层水的运动。

南北赤道流的水的补偿,部分地来自高纬度的表层水,部分地来自上升的深层水。加那利—本格拉海流,因为同来自下面大量的冷水混合,其温度比这些纬度区的其他表层水低。同样,进入加利福尼亚、秘鲁和西澳大利亚的上升流冷却了表层水。

水的运动也起因于温度和盐度的差别所引起的密度变化。在低纬度地区,表层海水温暖,密度低。我们已经看到这种低密度的暖水是如何被表层流带到高纬度地区的。在高纬度地区,表层水热量损失和密度增高,直至最终重于其下面的水。然后这种表层水下沉并在深处返向赤道。然而,水从一地移向另一地时所发生的密度变化经常受到盐度变化的影响。在低纬度地区,虽然升温减低了密度,但通过蒸发提高盐度、增加密度而得到一定程度的补偿。某些热带地区的大雨稀释减低了表层水密度。在高纬度地区,冷却增加了水的密度,在海冰形成时,冰晶分离也增大盐度、增加密度,而雪、降雨、陆地排水及冰溶水都导致稀释、降低密度。因此海洋和大气之间相互作用对水密度的影响是非常复杂的。我们可以得出这样的概念,高纬度表层水密度增加到一定大小就要下沉,随后在表层下流到较低纬度。

有几个因素影响次表层流的路径。它们既受科里奥利效应的支配,又受引潮力支配。它们受到海脊的偏转或阻挡。它们的方向可以被其他水团的存在和运动而改变。表层上大气的相互作用可能对深层水有间接的影响。

这些影响的关系错综复杂,人们对其了解很少。显然,在表层下面的水运动经常发生许多与深层湍流和涡旋相联系的变异。在许多地区可以把表层下面的水运动区分出三个主要系统——底层流、深层流和中层流。决不能把这三个系统看作是稳定的系列,而应当把它们看作是代表水的总体运送。在这总体运送中湍流、涡旋和旋转驱动水体不同的部分以不同的和变化着的方向运动。

在大西洋、印度洋和太平洋,底层流主要由南极大陆周围冷水下沉产生的。来自北冰洋的底层冷水的扩散受到苏格兰和拉布拉多之间一系列海脊和很浅的白令海峡的阻挡。因此在北极下沉的冷水被困陷在北极海盆里。在南大洋下面,冷水可以逸出,沿洋底向北缓慢流动,开始时水温大约为 0°C ,但随着同其他暖水混和,或少量地通过海床的传导,获得热量而逐渐变暖。由南极底层流衍生的大西洋底层流主要沿西部海盆流到大西洋中央海脊的西侧,被沃尔维斯海脊阻挡而不到东部海盆。在特里斯坦-达库尼亚岛和巴西海岸之间有一相应的海脊(里乌格兰德海脊)是不完整海脊,可允许底层水通过。就在赤道的南面,大西洋中央海脊被罗曼什海沟切断,从南极来的一些底层水可通过该海沟,最终进入东部海盆(图 1.3)。

南极底层流向北流过赤道,可以被追溯到大约北纬 40° 。在那里它同从相反方向流来的北大西洋深层流的水汇合,便逐渐失去了它的特性(图 1.7)。北大西洋深层流主要来自北大西洋漂流带,由北极表层水冷却和下沉形成。我们已经看到,最冷的水被一些海脊阻挡在北极盆地,但有大量的水漫过山顶溢出,成为北大西洋深层流。该海流最初的温度为 $7\sim 8^{\circ}\text{C}$,其特点是具有较高的盐度和含氧量。它在大西洋中央海脊南麓南下,沿底部流动,直至与从南极向北运动的较冷的底层流相遇。然后它继续南进,温度越来越低,大约在 1500 米和 3000 米之间,在南极底层流的上方流动,并与一部分来自地中海的深层水联合。

在南纬 60° 附近,深层流上升到表层,上升流取代表层水,一部分表层水在风的影响下向北扩展成为表层漂流,另一部分表层水由于冷却而下沉,成为南极底层流。扩展到北方的表层冷水温度为 $0\sim 4^{\circ}\text{C}$,盐度则被溶化的水降低到约 34‰ ^①。大约在南纬 50° 处,它遇到一片较暖和比重较轻的表层水,并下沉到这片表层水的下方,继续向北流动成为位于 800 和 1200 米之间的南极中层流,这股水可以被追溯到大约北纬 20° 。

那些表层流汇合,进而表层水发生下沉的区域称为辐合带。南极中层水在南极辐合带下沉,这个过程在整个南大洋周围,南纬 50° 和 60° 之间都有发生。再往北,大约在南纬 40° 是亚热

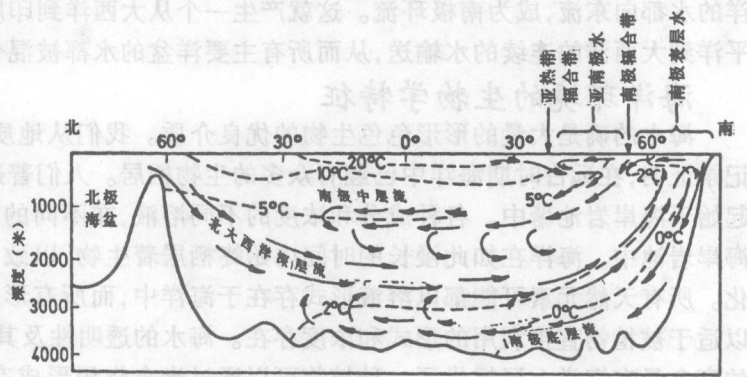


图 1.7 大西洋表层下面几支主要的水流

那些表层流汇合,进而表层水发生下沉的区域称为辐合带。南极中层水在南极辐合带下沉,这个过程在整个南大洋周围,南纬 50° 和 60° 之间都有发生。再往北,大约在南纬 40° 是亚热

① 现用的实用盐度为过去用的绝对盐度的 1000 倍,如海水实用盐度为 35,其绝对盐度为 35‰ 。

带辐合带,那里是表层水下沉并同中层水混和的另一个地带。在北大西洋,在拉布拉多海流潜入湾流处形成了一个向南流的中层海流(图 1.6)。

在印度洋和太平洋,中层流和底层流像大西洋的情况一样,都向北流,但不像大西洋那样可追溯很远。这些深层流似乎主要是由中层和底层流的回流产生的,并向南流直到南大洋上升至表层。在整个南极洲的周围,深层水上涌而表层水下沉,同时所有深度上的大部分南大洋的水都向东流,成为南极环流。这就产生一个从大西洋到印度洋,从印度洋到太平洋及从太平洋到大西洋的连续的水输送,从而所有主要洋盆的水都被混合了。

海洋环境的生物学特征

海水的确是大量的形形色色生物的优良介质。我们从地质学发现中知道,现掌握的化石记录证明,在远古时期海洋中已经有众多的生物栖居。人们普遍认为生命起源于海洋,很可能起始于海岸岩池塘中。各种成分和浓度的不同溶液,在不同的温度和光照条件下积聚在这些海岸岩池中。海洋在如此漫长的时间内始终栖居着生物,以致于海洋生物能够极其多样地演化。所有天然元素可能都以溶液形式存在于海洋中,而所有形成原生质所需要的各种元素都以适于被植物直接利用的形式和浓度存在。海水的透明性及其碳酸氢盐和其他形式二氧化碳的高含量在海洋上层提供了一种植物可以通过光合作用形成有机物的适当环境,并且通过这一方式产生动物种群可以利用的大量的食物。然而,光穿透水的距离很小。因此,海洋植物必须能够漂浮到近表面,或者,如果固着在海底部,它们也只限于浅水。由于水对紫外光是比较不透明的,这个性质确保了生物免受这部分光谱的有害作用。

那些简单和脆弱的生物类型只能生存于水生环境里,因为水为它们提供支持、漂浮、运输和保护,从而容许十分简单的繁殖过程,并将诸如运动器官、骨骼或保护性覆盖层等复杂结构的需要减少到最低限度。水生生物体积小有几个好处。例如,表面——体积比率大可延缓下沉,便于对高度稀释的溶质的吸收,并有利于光的吸收。此外,小型生物通常还能够迅速繁殖,以充分利用适宜条件。

下面我们将讨论海洋中的生物是如何受某些环境参数(如大家熟知的环境温度、成分、比重、压力、光照和水的运动)影响的。然而,我们已经充分地叙述了大洋的循环,这种循环标志着海水保持了充分的混和,这确保了一种大体均匀的环境的存在。海水的成分始终处于几乎均一的状态,尽管在不同地区蒸发和淡水增添的速率差别很大。今天的海水成分在某些方面与遥远的过去可能不同,但即使那样,海洋生物也能够演化和适应这些改变了的环境条件。所有海洋无脊椎动物主要类群的体液实际上同海水是等渗的,并且成分大体上是相似的。

水的高比热和海洋的巨大体积提供了一个巨大的热容量,水的彻底混和保证了热量的相当均匀的分布。因此,海洋的温度变动范围相当狭窄,温度变化也很缓慢。表层海水由于在高纬度冷却而下沉,把充满氧气的水带到海底,从而使动物在所有深度都能生活。不管生物学活动如何,水的缓冲性质足以使 pH 保持稳定。因此海洋环境的一个显著特性是,在极其广阔的范围内各种条件异常稳定,因而许多海洋动植物相应地有广泛的分布。那些确实存在的变化也都是很缓慢的,从而使某些生物有足够的时间来适应。不过,稳定的条件只有那些对环境要求很精确而其分布范围即使周围环境微小的变化也会受到限制的生物,才能有多样性演化。因此显而易见的是,这些特性的综合影响必然给各种类型和许多不同大小的海洋生物提供了各种各样的有利条件。

海洋环境的初步分类

虽然因海洋循环所产生的混和可以保证一些主要参数发生变化,但庞大的水体中只有极小的变异,然而在海洋的不同部分仍存在着一些显著的差别。大洋深处寒冷、黑暗和处于缓慢

运动的底层环境明显地不同于光照充分、波浪翻滚的表层,也不同于具有强大的海流及经常发生温度、盐度波动的近岸区。因此,我们需要把海洋环境再分成一些亚区,以便说明在海洋不同部分具有不同的生活条件。

生物大体上以两种方式生活在海洋里:它们在水中漂浮或游泳,或者生活在底上或埋于底内。我们可以相应地把环境区分为两个主要部分——水层部分和底栖部分。水层部分包括形成海洋的整个水体,而底栖部分包括整个的海底(图 1.8)。

在浅海,水的运动通常比深海快,海水成分和温度的变化也比深海大。所以我们可以把水层部分再分为(a)沿岸区(大陆架上的浅水)和(b)远洋区(大陆架边缘外的深水)。

在深水中,环境条件随水深变化,为使用方便通常可分为如下四层(带):(a)从表面至 200 米深度的为上层,在此水层范围内表面和较深水层之间存在急剧的光照梯度,时常还有急剧的温度梯度;此外还有日光强度和温度的昼夜变化和季节变化;在许多地区温度梯度不规律,呈现间断性或温跃层;水的运动可相当迅速。(b)200 ~ 1000 米深度为中层,光线透入极少。温度梯度比较均匀、变化缓慢,没有多大季节变化;在中层范围内通常有一层含氧量最低和硝酸盐及磷酸盐的浓度最大。(c)1000 ~ 4000 米之间为深层,这一层除了生物发光外,实际完全黑暗,温度低而恒定,水压高。(d)4000 米以下为深渊层,这里黑暗、寒冷,压力最大,没有什么生物。

海底和海岸一起构成底栖部分,它包括三个主要带:海岸带、亚海岸带和深海带。海岸带包括连同高潮线以上波浪飞溅区在内的大部分海岸。亚海岸带是从海岸下部延伸到大陆架边缘的浅海海底。深海带位于大陆架以下,并可再分成深海底栖带和深渊底栖带。深海底栖带位于陆架边缘与约 4000 米的深度之间,主要包括大陆坡。深渊底栖带是 4000 米以下的海底部分,包括大陆隆、深海平原和更深的海底部分。海沟内 6000 ~ 7000 米以下的最深部分称为超深渊层和超深渊底栖带。

关于按照海洋环境的温度和光照进行的分区将在下面论述。

水层部分的生物包括两大类:浮游生物和游泳动物,它们的运动能力不同。浮游生物由随波逐流的漂浮的植物和动物组成,它们游泳能力(如果有的话)主要是用来保持漂浮而不是将它们从某一地区带到另一地区。海洋浮游生物的组成将在下一章给以简要说明。游泳动物包括游泳力较强的动物(即脊椎动物和头足类软体动物),它们能从一地游到另一地,而不受水流的影响。

底栖部分的种群,包括固着的、附着的植物和动物及所有匍匐的及穴居的种类,统称底栖生物。

底栖水层生物这一术语系指一些动物,主要是鱼类,它们生活在海底附近,但并不栖息在海底。由于贴近海底来回游动,所以在从海底摄取食物的过程中它们处于十分有利的地位。

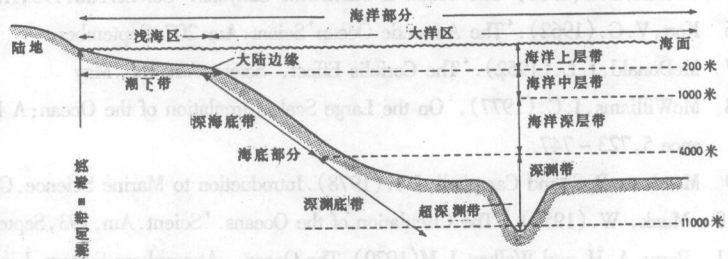


图 1.8 海洋环境主要部分

参 考 文 献

- 1 Berger, W. H and Winterer, E. L. (1974). 'Plate Stratigraphy.' Spec. Pubs. int. Ass. Sediment 1, 11 ~ 48
- 2 Dietz, R. S. and Holden, J. C. (1970). 'The Breakup of Pangea.' Scient. Am. 223, October
- 3 Fairbridge, R. W. (1966). Encyclopaedia of Oceanography. New York; Reinhold
- 4 Gordienko, P. A. (1961). 'The Arctic Ocean.' Scient. Am. 204, May
- 5 Heezen, B. C. (1956). 'The Origin of Submarine Canyons.' Scient. Am. 195, August
- 6 Kort, V. G. (1962). 'The Antarctic Ocean' Scient. Am. 207, September
- 7 McDonald, J. E. (1952). 'The Coriolis Effect.' Scient. Am. 186, May
- 8 McWilliams, J. C. (1977). 'On the Large Scale Circulation of the Ocean: A Discussion for the Unfamiliar.' Marine Science 5, 723 ~ 747
- 9 Meadows, P. S. and Campbell, J. I. (1978). Introduction to Marine Science. Glasgow; Blackie
- 10 Munk, W. (1955). 'The Circulation of the Oceans.' Scient. Am. 193, September
- 11 Perry, A. H. and Walker, J. M. (1979). The Ocean - Atmosphere System. London; Longman
- 12 Stommel, H. (1955). 'The Anatomy of the Atlantic.' Scient. Am. 192, January
- 13 Sullivan, W. (1977). Continents in Motion. London; Macmillan
- 14 Sverdrup, H. U., Johnson, M. W. and Fleming, R. H. (1946). The Oceans. Their Physics, Chemistry and General Biology, 'Chap. 2. The Earth and the Ocean Basins. Chap. 8. The Sea as a Biological Environment. Chap. 11. General Character of Ocean Currents. Chap. 15. The Water Masses and Currents of the Oceans.' New York; Prentice - Hall
- 15 Weyl, P. K. (1970). Oceanography. An Introduction to the Marine Environment. London and Chichester; Wiley
- 16 Wyllie, P. J. (1975). 'The Earth's Mantle.' Scient. Am. 232, March

第二章 海洋浮游生物

定义

浮游生物一词来源于一希腊语动词,意思是徘徊,用它来专指那些只能借水的运动携带到各处,而不是以其自身的游泳能力来移动的水层生物。这些水层生物称为浮游生物,其中的植物叫浮游植物,动物叫浮游动物。

某些浮游生物只能被动漂游,毫无游泳能力。另一些浮游生物是相当活跃的游泳生物,但它们的个体极其小,以致于它们游泳的距离完全不能与它们由水流携带的距离相比,它们游泳活动主要只是维持其漂浮、改变其深度,获得食物,避免被捕食,找到配偶,或激动水流以利于呼吸。虽然大多数浮游生物个体微小(大部分只有在显微镜下才能看得见),但有少数浮游生物个体较大,例如,僧帽水母的触手在水中伸展时可长大 15 米,有些钵水母直径长到 2 米多。

广泛用于描述浮游生物不同组成成分的术语如下:

大型浮游生物——是指肉眼能看见的大型浮游生物,可用网孔约为 1 毫米的粗网(规格 00)采到。体型特别大的浮游生物有时称为巨型浮游生物。

小型浮游生物——是指最大体长不超过 1 毫米的浮游生物,可用网孔约为 0.06 毫米的细浮游生物网(规格 21)采到。

微型浮游生物——这类生物个体极小,即使用细网筛绢(小于 60 微米)也采不到,但最大体长大于 5 微米。

超微浮游生物——最大体长小于 5 微米。

上层浮游生物——海洋上层带的浮游生物,亦即分布在最上部 200 米范围内的浮游生物。

漂浮植物——生活在大气和海水的界面上的被动漂游生物,喜欢暴露于空气中,主要借风力移动。

漂浮动物——居住在表面水膜的小型游动生物,上层漂浮生物位于空气一侧,下层漂浮生物生活在贴水的一侧。

深海浮游生物——深水的浮游生物。

近底浮游生物——生活在海底附近的浮游生物。

原生浮游生物——水层区的细菌、单细胞植物和动物。

悬浮物——悬浮的细颗粒状物质。

全浮游生物或永久性浮游生物——终生营浮游生活的生物。

季节浮游生物或暂时浮游生物——这类浮游生物的浮游阶段仅占全部生活史的一部分,例如,浮游孢子、游泳动物或底栖生物的卵或幼虫。

微型自游生物——这个名词有时用于磷虾、糠虾和其他一些游泳能力强的中等大小的动物,一般认为它们是大型浮游生物的一部分。

暂性浮游生物——正常情况下营底栖生活的生物,偶尔从海底部被搅动起来并带到水中。

海洋浮游植物

海洋浮游植物是由多半是显微镜下才能看见的小型单细胞植物组成的。在浮游植物中占优势的通常为两大类藻类——硅藻[硅藻科(Bacillariophyceae)]和双鞭毛藻或腰鞭藻[鳍藻科(Dinophyceae)]。浮游植物常常也包括为数众多和形态各异的非常小而能动的植物(总称微型鞭毛藻)。

可以发现大批漂浮的大型藻类生活和生长在某些海区,如有名的北大西洋藻海区域的马尾藻。在苏格兰沿岸一些隐蔽的海湾中,在盐度降低的区域,出现常见的沿岸性墨角藻[结球囊叶藻(Ascophyllum nodosum)]的漂浮和有繁殖力的藻体。这些一般不当作为浮游植物,因为

它们是来自生长在浅水海底部的底栖植物破片。

北大西洋许多浮游植物的种类在 Lebour 和 Hendey 的著作中已有详细的描述。

硅藻

大多数硅藻是单细胞、单核的植物,其最大体长约为 15 微米~400 微米,尽管少数种类个体要小些或更大些。硅藻细胞都有一成分和结构皆特殊的细胞壁,称为藻壳。藻壳浸渍了硅质,质地像玻璃,分为两部分——两个壳瓣。例如最简单的硅藻[圆筛藻(*Coscinodiscus*)],其细胞壁像一个透明的药丸盒(图 2.1),较大的壳瓣(或上壳)重叠在较小的下壳上,像一个药丸盒的盒盖扣在底盒上。

壳瓣往往精致地刻饰了小凹、细孔或点状突起组成的复杂图案,这些装饰雕刻有时排列成各式各样美丽的对称图样。在某些硅藻中,细胞壁有一些较大的凸起,形成刺、须毛及结节。这些装饰既增加了表面积又加强了细胞壁;而大多数浮游硅藻细胞壁却是很薄的。在某些种类中,生长是靠壳瓣边缘延长,形成许多间带来完成的,如几内亚藻(*Guinardia*)(图 2.2a)。这些间带内缘加厚可形成隔片,将壳的内面部分分隔开。

细胞质通常沿细胞壁排列,含有为数众多的微小棕色载色体。有一个大的中央液泡,含有细胞液包裹在细胞质膜内的细胞核往往就悬在这个中央液泡内,以周围层延伸来的胞质丝支撑。在浮游硅藻中,细胞液可能轻于海水,并可具一定的浮力以支持较重的原生质和细胞壁。在许多硅藻中,细胞质并不仅仅局限于藻壳的内部,而是由小孔渗出覆盖表面或形成细丝,这些长的细丝可以把细胞成串地连在一起。

浮游硅藻有各种各样的形状,每种形状都能以其特有的形式适应于提供大的面积-体积比。它们可以归纳为如下的四大类型:

药丸盒型——从顶部观或底部观通常呈圆形,辐射对称,例如圆筛藻(图 2.2f)、明盘藻(*Hyalodiscus*)。有时它们借胞质束连成链状,例如海链藻(图 2.2h)、筛链藻(*Coscinosira*)。

杆形或针形——上、下藻壳之间分界线可与细胞的长轴成直角,例如根管藻(图 2.2e),它们往往首尾相接形成直链。另一些种类两壳瓣的分界线纵行,例如,海毛藻(*Thalassiothrix*)、星杆藻(*Asterionella*)(图 2.2d 和 g),这些种类的细胞可连接成星状或不规则的 Z 字形束。

丝形——一些细胞以藻壳表面首尾相接,形成僵直的圆柱状链[几内亚藻(*Guinardia*),图 2.2a]或柔韧的带[脆桿藻(*Tragilaria*),图 2.2c]。

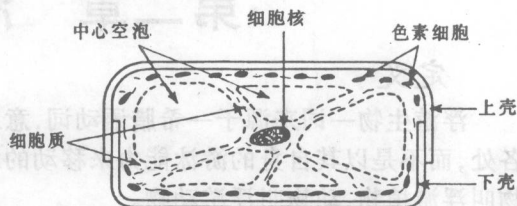


图 2.1 药盒的硅藻部面图

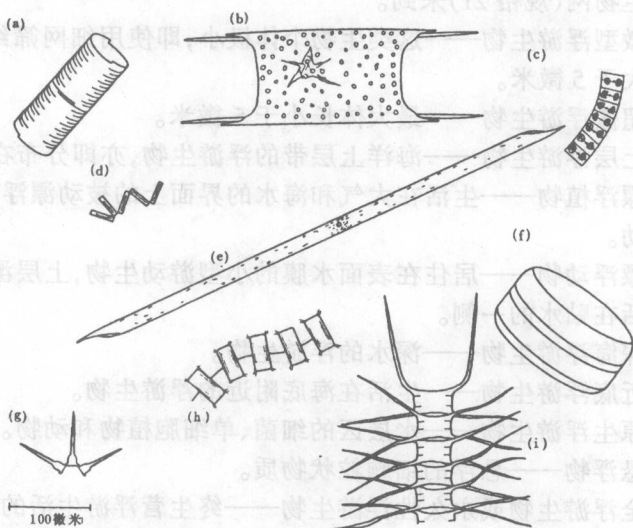


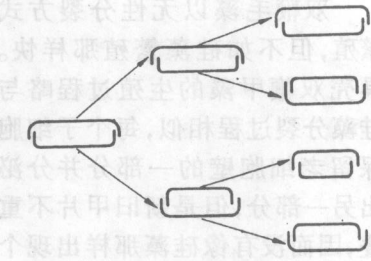
图 2.2 不列颠群岛周围浅水域中几种常见硅藻

(a)几内亚藻 (b)中华盒形藻 (c)脆桿藻 (d)海毛藻 (e)根管藻 (f)整齐圆筛藻 (g)日本星杆藻 (h)海链藻 (i)并基角刺藻

分枝形——细胞具有各种大型刺或其他的凸出物,有时通过刺间接触[角刺藻(*Chaetoceros*),图 2.2i]或粘性分泌液[盒形藻(*Biddulphia*),图 2.2b]连成链状。

除了浮游的类型外,硅藻还有许多生活在海岸或浅水中的底栖种类。这些底栖硅藻可在沉积物的表面生长或在岩石和石头上形成一种粘性覆盖。某些底栖硅藻以短柄突出在基质表面上。也常常发现硅藻附着在其他植物或动物的体表。底栖硅藻细胞壁一般比浮游种类的厚而重。某些生活在沉积物上的底栖硅藻有一定的活动能力,可在沉积物间隙内匍匐以便随条件改变或匍匐到沉积物表面或离开表面。

硅藻通常的繁殖方式是简单的无性分裂。在适宜的条件下,每天可分裂 3 或 4 次,所以其数量能迅速增加。原生质体增大,细胞核和细胞质分裂,两枚壳瓣逐渐分离,每个子细胞保留母细胞的一枚壳瓣。保留的壳成为每个子细胞的上壳,新的下壳系重新分泌,新壳的边缘恰好套在老壳的里面。因此在母细胞上壳内形成的新细胞与母细胞同样大小,但是在原下壳内形成的那个细胞就小一些。正因为如此,种群内个体的平均大小随着分裂连续进行而有递减的趋势,这是硅藻的一个特点(图 2.3)。这种细胞逐渐缩小的过程并不无限止地继续下去。最后那些较小个体的两个壳分离,原生质流出,壳脱落。这种裸露的原生质通称复大孢子,它进一步增大并长出新的较大的壳瓣。



2.3 细胞分裂后硅藻细胞缩小的示意图

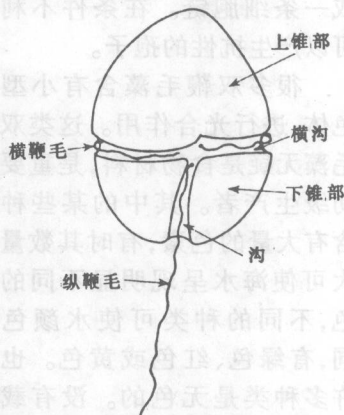


图 2.4 简单的无壳甲藻

某些硅藻能形成有抵抗力的孢子以使它们度过不利时期,例如,在逆岸水域冬季月份里温度下降时,盐度可以有较大幅度的波动。细胞液泡消失,原生质就变成圆形,在原生质的周围分泌出一层厚壁。可能很多抗性孢子沉入海底消失,但在浅水区,某些抗性孢子有可能后来又被波浪作用、流和湍流带回到表面,然后萌发。在高纬度海区,硅藻孢子在冬季期间封闭在海冰中,来年冰融化时再萌发。

在某些硅藻中已发现了有性繁殖。在某些种类中,有性生殖发生在复大孢子的形成之前,两个硅藻原生质体融合形成一个复大孢子。在另外一些情况中,原生质体的融合似乎产生 2 个或更多的复大孢子。小孢子的形成也已发现,原生质体分裂许多次,形成微小的双鞭毛结构。人们认为这些微小的双鞭毛结构充作生殖配子。

双鞭毛藻

这些是具两根鞭毛的单细胞生物,其个体大小与硅藻相似,但其中相当大比例是可以通过细浮游生物网的小型种类。鞭毛的排列是这类生物的固有的特点。在典型情况下(图 2.4),体表周围有一条沟(称做横沟),横沟将细胞分为前后两部,在沟内有一条沿沟横生的鞭毛,并常常通过薄膜附着在细胞上。就在横鞭着生处后方有一条鞭状的纵鞭,从纵沟伸出,这条纵鞭作有力的颤动,而横鞭颤动缓慢,两种颤动的联合效果使生物呈螺旋方式前进,也有各种偏离这种特殊形式的运动。例如双管藻(*Amphisolenia*)呈细杆状,多沟藻(*Polykrikos*)(图 2.5f)有几个核和一系列横沟和纵沟(通常各 8 个),每条沟都有纵鞭和横鞭。

许多双鞭毛藻都不具细胞壁。在这些无壳的类型中,细胞质只被覆一层薄膜。其他一些双鞭毛藻是有壳的,细胞由相互连结的纤维板构成坚硬的细胞壁覆盖。在某些种类中,细胞壁饰有刺、翼或降落伞状的附加部分,在某些暖水性种类中这些结构特别复杂[如鳍藻(*Dinoph-*