

海洋浮游生物斑块分布的研究

郑 重 李少菁

(厦门大学海洋学系)

斑块分布 (patchy distribution) 是海洋浮游生物空间分布的一个常见现象,遍及世界各海区。早在1893年, Haeckel 已提出浮游生物分布的不均匀性。但对这个现象的深入观察和具体分析,则是从 Hardy (1936) 开始。他在一篇题为“海洋浮游生物不连续分布的观察”论文^[1]中指出,浮游生物的空间分布不是过去所想象的那样均匀,而是不均匀的、不连续的,常密集成块。之后,有关这方面的论著与日俱增,特别是 Steele^[2] 主编的《浮游生物群落的空间(分布)型》一书,为斑块分布研究打下了坚实的基础。这些论著不但描述了这个现象的特点(见表),并且探讨了发生斑块分布的内外因子。近年来,用数学模式来研究这个现象的论文也日益增多,使研究水平不断提高。回顾我国这方面的研究仍属空白,需要适当地逐步开展,以利于我国浮游生物学水平的提高,也有助于我国水产事业的发展,因浮游生物的密集区(斑块分布区)往往是渔场的所在地。

一、斑块类型

斑块是由大量浮游生物密集在一起所形成的。它的密度和大小随浮游生物种类而异,大致可分为下列3种主要密集类型。

(一) 群聚 (aggregation)

这种斑块常由于理化环境因子(如海流、光照、温度、盐度等)的变化,把大量个体(一个种或几个种)集合在一起,形成斑块。群聚的大小和形状因种而异(见表)。

(二) 狷集 (swarming)

一般是由1个种的大量繁殖所形成的,有

时也可由几个种的相似大小的个体形成的。很多浮游动物(如磷虾类等)的密集属于这个类型,因此比较常见。狷集的密度常比平均种群密度大100—71000倍。

(三) 群集 (school)

当大量同一种和同一大小的个体集合成群,向一个方向游动时,称为群集。鱼类的集群洄游(索饵或生殖)就是一例。除鱼类外,虾类和鲸类也进行集群洄游。据报道^[6],桡足类的孔雀唇角水蚤 (*Labidocera pavo*) 也有群集行为。不过,这种群集现象一般限于游泳动物。

值得提出的是, Haury 等^[3]根据浮游动物斑块的大小,划分为下列6种尺度:巨型>3000km,大型1000—3000km,中型100—1000km,中小型1—100km,小型1m—1km,微小型1cm—1m。

二、观察工具和方法

斑块分布研究主要是通过海上采集、调查进行的,而研究的水平是和采集、观察工具的优劣密切相关。过去,最常用的网具是浮游生物网 (plankton net),有时也用水泵 (pump) 等其它工具;但这些工具的最大缺点是必须定点或定站采集,因而不可能获得大范围内的空间分布面貌,也就不可能全面了解斑块的特点。自 Hardy 的浮游生物连续记录器 (Continuous plankton recorder) 发明后,斑块分布研究的工具得到改进。因为通过记录器的连续采集,可以取得大面积的浮游生物空间分布资料,从而为斑块分布研究打下基础。事实上, Hardy^[1] 的南大洋浮游生物不连续分布一文就是在这基

各种浮游生物斑块(群聚)的特点一览表(摘自 Omori and Hamner, 1982)

类别	种 类 名 称	持续时间	距 离 (m)	面 积 (m ²)	容 积 (m ³)	个体数 (个/m ³)	形 状	颜色
甲藻类	夜光藻 (<i>Noctiluca scientillans</i>)	约 1 月	1—100	10 ²⁻³	10 ²⁻³	10 ³⁻⁴	抛物线状	白
钵水母类	眼硝水母 (<i>Mastigias</i> sp.)	1 小时	100—1000	10 ⁴	10 ⁴⁻⁵	10 ²⁻³	不规则	红
桡足类	飞马哲水蚤 (<i>Calanus finmarchicus</i>)	12 小时—1 天	100—1000	10 ³⁻⁵		3×10 ³⁻⁴	不规则	红
	纺锤水蚤 (<i>Acartia</i> sp.)	12 小时			1—60	10 ²⁻⁶	球 状	白或无色
	长腹剑水蚤 (<i>Oithona</i> sp.)	12 小时	1—5	5—10	5—10	10 ⁴		蓝
糠虾类	孔雀唇角水蚤 (<i>Labidocera pavo</i>)							
	糠虾 (<i>Mytilis</i>)	12 小时	1—10	1—15	1—15	10 ³⁻³ ×10 ³	带状或圆形	褐
磷虾类	磷虾 (<i>Euphausia pacifica</i>)	约 1 天	10—1000	10 ²⁻⁴	10 ³⁻⁵	6×10 ³⁻⁴	圆 形	红
	挪威磷虾 (<i>Meganyctiphanes norvegica</i>)	约 1 天	1	1	1	10 ³	圆 形	红
樱 虾 类	日本毛虾 (<i>Acetes japonicus</i>)	约 1 天	10—500	10 ²⁻⁴	10 ²⁻⁴	1—5×10 ⁴	圆形或线状	红
	樱虾 (<i>Sergia lucens</i>)	约 1 天	1—100	1—10 ³	10—3×10 ³	1—10 ²	圆 形	红

础上写成的。之后, Hardy 等^[4]曾用这连续记录器进行多年的欧洲北海浮游生物空间分布的研究, 获得大量资料。经分析结果, 证实了斑块分布的普遍性, 并还发现斑块特点随种类而异, 而且有季节和逐年变化。Hardy 主编的《赫尔海洋生态通报》(Hull. Bull. Mar. Ecol.) 刊登了大量有关这方面的论文。近年来, 这个连续记录器经过 Longhurst^[5] 的改进 (改称为 Hardy-Longhurst 连续记录器), 使这记录器能在 8—70m 上下移动, 并能同时测量温度、盐度和压力。这样, 便能获得浮游生物和环境因子关系的连续资料。这些资料对斑块分布生态研究是必不可少的。值得提出的是, 随着科学技术的进步, 观察斑块分布的器材和方法, 有了进一步改进。例如, 深潜器或深潜艇、深海照相和电视等的应用, 对斑块的生态特点有了较全面、较正确的认识。最近, 还用测探回声仪 (echo-sounder) 来测量磷虾斑块的大小和分布。将来无疑还会继续发明、创造更新更好的仪器来观察斑块的特点, 从而不断提高斑块分布研究的水平。

三、斑 块 特 点

斑块的大小(面积、体积), 形状, 颜色, 以及持续时间等生态特点随种类而异。表中列举了这些特点。兹按类别简述如下。

(一) 浮游植物

1. 甲藻类 这类浮游植物的斑块分布最为突出, 也最常见。事实上, 甲藻类(包括夜光藻 (*Noctiluca scientillans*)、裸沟藻 (*Gymnodinium* sp.)、膝沟藻 (*Gonyaulax* sp.) 等) 大量密集所形成的赤潮 (red tide) 就是斑块分布的一种常见现象, 其中以夜光藻赤潮最为普遍, 遍及世界各海, 我国也不例外。由于赤潮生物(如膝沟藻、裸沟藻)能分泌毒素(包括神经毒素 neurotoxin), 杀死大量鱼类、贝类等, 对渔业危害很大, 引起各国水产工作者的高度重视。值得提出的是, 据 Omori 等^[6] 观察, 夜光藻由于分泌粘液, 常看到大量细胞连结成细线状粘液带, 有

时可长达 1m。当粘液带因附着的细胞和食物颗粒太多,使重量增加而下沉,成为深处动物的食物来源之一。

2. 金藻类 金囊藻类 (*Chrysocapsales*) 的褐胞藻 (*Phaeocystes pouchetii*) 常紧接在春季硅藻高峰之后大量繁殖,形成“水华”。这种褐胞藻的斑块分布常在北海出现,成为阻碍鲱鱼洄游的一个主要因子,从而降低渔获量。

3. 其它浮游植物 硅藻类的骨条藻 (*Skeletonema costatum*)、根管藻 (*Rhizosolenia* sp.); 蓝藻类的束毛藻 (*Trichodesmium* sp.) 等也常密集成块,阻碍鱼类的洄游,对渔业不利,值得提出的是,根据平面采集 (每隔 6m 采集 1 次) 结果,Steele^[7] 发现,各种浮游植物都有不同程度的群聚现象。此外,他还发现浮游植物斑块和浮游动物斑块有相互交叉现象。Steele 认为,这是前者被后者摄食所引起的。不过,浮游植物的斑块一般比浮游动物的大。

(二) 浮游动物

1. 水母类 各类水螅水母和钵水母都有不同程度的群聚而形成斑块分布。如果斑块很大,它对鱼类洄游也有阻碍作用,欧洲北海的渔业生产曾受到这个不利影响。在厦门海区,有些大型水母,如霞水母 (*Cyanea nozakii*) 由于大量密集,分泌粘液,把定置网具的网孔堵塞,并破坏渔网,使捕获量大大降低。据报道,水母类的斑块常分布在二个不同水团或海流的交汇锋面,斑块长度有时可达几千米。此外,钵水母类的眼硝水母 (*Mastigias* sp.) 的种群密度,由于不同发育期的游泳速度不同,常发生变动,从而影响斑块的大小和形状。栉水母类的侧腕水母 (*Pleurobrachia globosa*) 也有猬集成块现象,但瓜水母 (*Beroe cucumis*) 却无此现象。

2. 甲壳动物 (1) 桡足类。有些小型桡足类如眼纺锤水蚤 (*Acartia oculata*), 沃洲长腹剑水蚤 (*Oithona Australis*) 等能在白天大量群集成块,种群密度从 500000 个/ m^3 到 1500000 个/ m^3 不等。它们的斑块大小、形状也不一致,小的呈球状,仅 0.1 m^3 ,而有的很大,可达 60 m^3 。

斑块的种类组成也不一样,有的只有 1 种,有的包括几个不同个体大小的种,而有的桡足类如孔雀唇角水蚤在白天群集成块。晚间则分散觅食^[6]。(2) 端足类。斑块现象在蛱类 (*Hyperidea*) 相当普遍。例如,印度交趾 (Cochin) 海域的一种短脚蛱 (*Hyperia sibaginis*) 在温跃层 (130—164m) 内或下面形成斑块,而斑块密度随着深度而增加,其中雄性常占优势。飞鱼就在这海域内大量摄食这种蛱。又如,8 月一种近节蛱 (*Anchylomera blossevillei*) 在夏威夷海域猬集,其斑块呈钟状,分布在 5—7m^[8]。这种蛱常栖息在一种磷海樽类的火体虫 (*Pyrosoma* sp.) 的群体空腔内,这是一种拟共栖现象。(3) 糠虾类。日本新糠虾 (*Neomysis japonicus*) 斑块的最大密度可达 2500 个/ m^3 。它可以跟踪食物颗粒的气味,进行像鱼群那样的摄食行动。(4) 磷虾类。磷虾类的斑块分布十分突出,在南极磷虾 (*Euphausia superba*) 非常丰富的南大洋更为常见。到了繁殖季节,磷虾常猬集成块,而斑块的大小不等,有的很小,只有几平方米,有的很大,可达几千平方公里。(5) 樱虾类。毛虾 (*Acetes* sp.) 昼夜都有猬集,但季节性很强。到了繁殖季节,它常密集成块。据 Omori 等^[6] 报道, *Sergia* 和 *Sergestes* 在后期幼体开始猬集;产卵后,猬集分散,斑块也就消失。值得注意的是,莹虾 (*Lucifer*) 是浮游生物食性鱼类的重要饵料,它的密集可作为捕捞的标志。而毛虾是佳美海产品,其斑块分布对捕捞大有帮助。(6) 其它甲壳动物。枝角类的肥胖三角蚤 (*Evadne tergestina*) 和乌喙尖头蚤 (*Penilia avirostris*) 及介形类的齿缘海萤 (*Cypridina dentata*) 都有不同程度猬集。

3. 其它浮游动物 毛颚类的肥胖箭虫 (*Sagitta enflata*) 和翼足类的尖笔帽螺 (*Creseis acicula*) 也有密集成块现象,后者密度有时可达 494ml/100 m^3 。此外,海樽类的纽鳃樽 (*Salpa* sp.), 有尾类的住囊虫 (*Oikopleura* sp.) 也常密集成块,前者的大量出现,会严重堵塞网孔,使渔业减产。

四、斑块成因

斑块是怎样形成的呢? 关于这个问题, 已引起浮游生物学家的重视, 发表了不少论文。看来, 斑块的成因是多方面的, 既有外界理化因子, 又有内界生物因子。可是, 哪些因子比较重要? 首先决定于哪类生物, 哪个海区, 哪个季节, 因外界因子随海区和季节而异, 而内界因子又受到理化因子的影响。总的看来, 生殖是形成斑块的主要因子。因为只有通过生殖, 生物数量才能增加起来, 也才能集合成群, 形成斑块。所以, 斑块形成问题必须通过外因和内因的全面综合研究才能认识。

(一) 外界因子

1. 海流、水团 斑块较常出现于浮游生物丰富的近海区, 那里的风和流是形成斑块的主要外因; 其中, 以湍流较为重要。据 Lobel 等^[8]的观察, 近节贼在夏威夷海域的猬集是和尺度外海流 (offshore meso-scale current) 被气旋涡流 (cyclonic eddy) 占优势有关。有尾类的斑块常出现在海面旋涡中。而上升流是浮游植物形成斑块的一个不可忽视的因子, 它把底层的丰富营养盐带到上层, 促使浮游植物的大量繁殖而形成斑块。此外, 长内波也能促使浮游植物斑块的形成。值得提出的是, 蓝茂尔环流 (Langmuir circulation)^[10] 是斑块分布的成因之一。它是水体表面的现象, 即风吹过海面, 使表面水顺风成行螺旋滚动的涡旋, 从而使海洋表层生物沿着辐聚线集群, 一般, 在海洋中, 这种环流的范围为 2—300m, 大约风速 3m/sec 就可形成, 大于这一风速会破坏它。关于蓝茂尔环流的理论尚处于发展之中。

2. 温度 温度是影响浮游生物, 特别是浮游动物繁殖的重要因子。一般, 夏季是很多浮游动物繁殖的盛季, 那时斑块的出现也较频繁。但对浮游植物来说, 除温度外, 营养盐是影响其繁殖的更主要因子。

3. 营养盐 这是浮游植物斑块形成的主要因子。一般, 浮游植物必须吸收营养盐, 通过光

合作用, 才能制造有机物, 才能生长、繁殖, 形成斑块。例如, 褐胞藻是在营养盐丰富的季节, 大量繁殖而形成斑块。当营养盐贫乏时, 斑块就逐渐缩小、消失。据调查, 磷的多寡是褐胞藻斑块消长的主要因素。对温带硅藻来说, 营养盐的丰富供应, 是促使春季高峰出现的主要因子。在这高峰季节, 如果加上风、流的配合, 就会形成斑块。但甲藻的斑块却常在夏季出现。这是因为甲藻的大量繁殖需要较高温度, 而不是丰富营养盐。此外, 痕量金属对甲藻生长繁殖也是必不可少的。

4. 盐度 适宜盐度是浮游植物大量繁殖的另一条件。这在盐度变化剧烈的河口区尤为突出。一般, 浮游植物的斑块常出现在盐度适宜的海区和季节。Gosselin 等^[9]报道, 盐度是控制冰层中微型浮游植物大尺度斑块分布的主要因子。

(二) 内界因子

1. 生殖 这个因子的重要性已见上述。对浮游动物来说, 它的重要性又随种类而异。例如, 在磷虾, 生殖显得特别重要。到了生殖季节, 磷虾常猬集成块。南大洋的南极磷虾和北海的挪威磷虾就是一例。这些磷虾斑块成为鱼类和须鲸类的摄食场所, 有利于捕捞。所以, 磷虾的斑块可作为捕捞的良好标志。苏联的捕鲸船就是根据南极磷虾的斑块分布来捕捉蓝鲸 (*Balaenoptera physalis*) 的, 从而获得丰收。在蛋白质缺乏的今天, 南大洋丰富的磷虾资源日益引起各国的高度重视, 纷纷派遣渔轮前往捕捞来满足人们对蛋白质日益增长的需要。作者深信, 不久我国水产部门也将会这样做。

2. 摄食 浮游植物斑块的缩小、消失常和草食性浮游动物, 如桡足类、磷虾类等的大量摄食有关, 从而出现浮游植物和浮游动物斑块交替分布现象。在栉水母类的猬集区, 其它浮游动物的数量锐减, 这是前者的摄食所致。

3. 其它内界因子 有些浮游动物的斑块形成和其行为有关。例如, 到了生殖季节, 有些浮游甲壳动物, 如磷虾类、樱虾类等的雌、雄个体

常群聚在一起进行交配,形成斑块。此外,有些浮游动物的趋光行为也可能是形成斑块的一个原因。不过,有关浮游动物行为的观察很少,资料尚十分缺乏,需要作更多研究。

总的来说,形成斑块的原因是多方面的,既有外因,又有内因,而以湍流、生殖等最为重要。Stavn^[40]曾提出下列5种因子,可供参考:(1)理化环境因子,如光照、温度、盐度等。(2)风和流的作用。(3)生殖。(4)同一种或不同种的个体在种群内的社会行为。(5)种间竞争。斑块就是在各种因子的相互作用下形成的。

五、展 望

斑块分布研究已有悠久历史,从早期的自然生态现象观察到目前的数学模式研究,标志着这项研究已从定性到定量方向发展;同时随着新仪器和新技术的广泛使用,这项研究已从描述性的生态观察到实验性的研究方向发展。这一发展趋势是生物科学领域的普遍现象。浮游生物学也不例外。

从目前各国的斑块分布研究动态来看,今后除继续观察斑块的生态特点外,将着重研究斑块的成因。在这个问题上,过去研究外因的较多,今后将更多地研究内因,同时将这两方面的因子作综合、比较研究,从而找出斑块形成的主要因子。但这些因子的重要性随种类、海区和季节而异。这就需要把研究的范围扩大到各个门类、各个海区和各个季节。表中列举了部分种类的斑块特点,为今后这方面研究打下初步基础,为了搞好这项研究,今后在采集,观察工具和方法上,须作进一步改进和创新,使斑块研究的水平不断提高。

随着数学的广泛应用和不断深入,数学模式研究也在斑块研究领域内逐步开展起来。Cassie^[41]曾用随机模式(stochastic model)来解说斑块问题。之后,Steele^[2]、Parsons等改用液体动力学的微分方程及动物摄食相互作用的机械模式(mechanistic model)来阐明斑块现象。看来,各种统计和数学分析方法,从

最简单的泊松过程的随机模式至多元频谱分析,大多是理论上的推导,都要求有一系列的观测数据予以检验。所以,今后应着重放在实验观测,取得大量数据经过计算机模拟,提出真实的模式,才能更好地解释斑块现象及其成因。

总的看来,今后斑块分布研究将在自然生态观察(着重观察各类浮游生物的斑块特点)的基础上,结合数学模式的应用,进行实验生态、生理研究(包括生殖、行为等),其目的是找出斑块的时空分布规律、形成机制,从而提高浮游生物学水平,为捕捞提供科学依据,并为渔业增产,以提供更多的蛋白质而努力。

主 要 参 考 文 献

- [1] Hardy, A. C., 1936. Observation on the uneven distribution of oceanic plankton. *Discovery Rep.* 11: 511—538.
- [2] Steele, J. H., 1978. *Spatial pattern in plankton Communities*. Plenum Press, New York. p. 470.
- [3] Haury, L. R. et al., 1978. Patterns and processes in the time-space scale of plankton distribution. in "Spatial pattern in Plankton Communities" planum press, New York, pp. 277—328.
- [4] Hardy, A. C., 1936. The ecological relations between the herring and the plankton investigated with the plankton Indicator. Part I. The object, plan and methods of the investigation. *J. Mar. Biol. Assoc.*, 21: 147—177.
- [5] Longhurst, A. R., 1981. Significance of spatial variability. in "Analysis of Marine Ecosystems" Acad. Press, New York, pp. 415—441.
- [6] Omori, M. and Hamner, W. H., 1982. Patchy distribution of zooplankton: behavior, population assessment and sampling problems. *Mar. Biol.* 72: 193—200.
- [7] Steele, J. H., 1976. Patchiness. in "The Ecology of the sea" Blackwell. pp. 98—115.
- [8] Lobel, P. S. and Randall, J. E., 1986. Swarming behavior of the hyperiid amphipod *Anchylomera blossevilli*. *J. Plankton Res.* 8: 253—262.
- [9] Gosselin, M. et al., 1986. Physical control of the horizontal patchiness of sea-ice microalgae. *Mar. Ecol. (progress ser.)* 29: 289—298.
- [10] Stavn, R. H., 1971. The horizontal-vertical distribution hypothesis: Langmuir circulation and *Daphnia* distribution. *Limnol. Oceanogr.* 16: 453—466.
- [11] Cassie, R. M., 1963. Microdistribution of plankton. *Oceanogr. Mar. Biol.* 1: 223—252.