

海洋沉积物中的生物种群在生源物质循环中的功能*

ROLES OF MARINE SEDIMENTS SPECIES DIVERSITY IN BIOGENIC ELEMENT CYCLING

宋金明

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

(海洋环境科学和数值模拟国家海洋局重点实验室 青岛 266003)

海洋沉积物是地球上最大面积的覆盖层, 约为 $3.5 \times 10^8 \text{ km}^2$, 约占覆盖地球面积的 48.6%, 其中含有的碳高达 $3.8 \times 10^{18} \text{ g}$, 占覆盖物中总碳的 71.7%, 可见海洋沉积物在全球生物地球化学循环中起着非常重要的作用^[1-9]。在海洋沉积物中, 存在有大量的生物, 它们在沉积物生源物质循环中是起控制作用的关键因素, 所以研究海洋沉积物中生物种群的功能已成为海洋学又一新的热点。

在海洋沉积物中, 已被描述过的生物仅十几万种, 而其中存在的生物可能有几千万种^[3,8], 海洋沉积物的生物多样性在生态系统过程中有重要的作用, 底栖生物的生物生产过程在海洋生物地球化学循环中占据重要地位。本文阐述了海洋沉积物生物种群在生源物质中的作用与功能, 以期对进一步深入系统地地开展这方面研究有所裨益。

1 底栖生物的种群特征与生源物质循环

从在生态系统中的作用来看, 海洋生物最重要的活动在于其摄食产生的直接或间接的影响。尤其是大型生物, 它们的活动集中在沉积物-海水界面附近表层 1~2 cm 的范围内, 这里氧气和有机质丰富, 一些生物使更深层的沉积物中含有氧气, 一些线虫纲动物、原生动物和细菌出现在较深的缺氧的沉积物中^[2,4-7]。

1.1 微生物

真菌可以分解木质纤维素和甲壳质, 这两者都是难分解物质。细菌可以分解颗粒态的有机碳, 这些有机碳多数是海藻和粪便的残渣。水解细菌开始了这一过程并生成可溶解的有机碳(DOC)。当有 O_2 , NO_3^- ,

Mn^{4+} , Fe^{3+} 或硫酸盐存在时, DOC 被氧化为 CO_2 , 同时还原产生无机物(H_2O , N_2 , Mn^{2+} , Fe^{+2} 和 HS^-)。DOC 也可以通过发酵作用变成 CO_2 和 CH_4 。沉积物中, 这类细菌中最典型的是硫酸盐还原菌。据研究, 反硝化细菌是正常的需氧型生物, 但它吸收沉积物环境中的 NO_3^- 。在碳被氧化的过程中, Mn^{2+} , Fe^{2+} 和 HS^- 可以被靠无机营养生活的细菌所氧化, 这种细菌也是自养型的。由于从这一过程中得到的能量很少, 所以生成的物质产量有限, 但它却完成了沉积物中 C, N, S, Fe 和 Mn 的循环并生成了氧化物^[5]。对大量的异养生物鉴定的还不太多, 但对参与 NH_4^+ , CH_4 和 HS^- 氧化过程的细菌研究得比较详细。在这种情况下, 虽然相关微生物的数量和功能并不清楚, 但那些过程的速率多数还可以测定。

1.2 原生生物和小型动物

对原生生物和小型动物的食物来源了解得不多, 但两个群体中都有以细菌、真菌、小型水藻和有机残渣为食物的种。虽然在线虫纲动物和桡足类甲壳纲动物中有捕食型的物种, 但还是依据它们从沉积物中移动有机颗粒的动力学特点和选择性将它们大致分为不同的食物类型。

1.3 大型动物

大型动物中, 对几个物种的捕食研究得很清楚, 但对于大多数来说, 目前只能从形态学上推测它们的捕食行为。虽然存在其他的捕食模式, 但大型动物中的多数是以悬浮物或沉降物为食的。以悬浮物为食的

* 国家杰出青年科学基金资助项目 49925614 号与国家自然科学基金资助项目 49776300 号。

收稿日期: 1999-10-14; 修回日期: 1999-11-28

动物从上层水中移走颗粒是被动的,它们所用的工具有:触须(如多毛纲的环节动物)、触角(如甲壳纲动物)、通过一支水管(如双壳类软体动物)或管子(如多毛纲的环节动物磷沙蚕 *Chaetopterus*)的动态抽水。以沉降物为食的动物摄取的是被沉积物吸附的颗粒物。以表层沉降物为食的动物摄取的是表层的沉积物(如海胆类动物),而一些物种是以深层的颗粒物为食(如星虫)。以表层以下沉降物为食的动物的洞穴在沉积物表层的下面,它们可以非常快速地吞食和排出沉积物,另外一些情况下又以筑巢穴的方式使沉积物颗粒发生移动(如多毛纲环节动物海蚯蚓 *Arenicola*)。在某种程度上,在深层摄食而在表层排泄的定居型物种(如一些缩头虫,多毛纲环节动物)对沉积物颗粒来讲是一个有效的“搬运者”^[5, 9]。也存在一些杂食性的动物,它们的食物包括从悬浮物到沉降物,主要是依水量和食物量的变化而选择不同的食物(如海稚虫,多

毛纲环节动物)。该类动物的管道和洞穴增加了沉积物接触上覆水的表面积,并将水流引入沉积物中,化学物质的交换因此而大大增加。

2 沉积物中的生物在生态系统中的功能

海洋中的生产过程是由浮游植物的光合作用开始的,它们利用阳光和 CO_2 制造了约 40%~50% 的全球初级生产量。从表层水沉落到沉积物中的藻类物质的量虽然在不同的海域有较大差异,但其总量很大,在浅水的生态系统中,它们与底栖藻类共同为深海系统提供养料。由于摄食活动是底栖生物影响生态系统功能的关键过程(图 1),所以摄食活动是研究底栖生物生态功能与生物地球化学过程的基础。表 1 给出了生物功能群与其参与的代表性生态过程的关系。它们的生态功能如下:

表 1 海洋沉积物中生物与生态系统的关系

| 功能群 | 具有代表性的生态系统过程 | 生物体 |
|--------------------|-------------------------------|--|
| 生物扰动者 | 有机物、颗粒物和微生物的混合与重新分配至深处 | 沉积物中的多毛类,寡毛类环节动物,甲壳纲动物,软体动物,棘皮类动物 |
| 初级生产者 | 生成新的生物量,增加沉积物的稳定性 | 浮游植物,藻类,植物根 |
| 粉碎者 | 弄碎有机物质,为下一步其他生物体使之腐烂准备 | 生物体种类不明 |
| 分解者 | 还原为碳与其他重要的营养物质返回给沉积物作为初级生产的原料 | 沉积物中的细菌和真菌,将有机物质分解为营养物质(如 C, N, P 等) |
| 固氮者 | 使大气中的氮进入生物圈的一种机制 | 共生细菌(如根瘤细菌属),非共生细菌(如蓝藻细菌、克雷白氏杆菌属、固氮菌类) |
| CO_2 的产生者 | 呼吸,以碳的形式迁移 | 根,生物体 |
| 微量气体产生 | 反硝化,一氧化二氮的产生,甲基化 | 反硝化细菌,甲基化细菌 |

2.1 底栖生物影响水体的演化和营养传输

植物和粪便物质可能最终会积累于沉积物中,也可能被摄食悬浮物者将其从水体中移走。在一些地区,摄食悬浮物的生物大大地影响着水体的清澈度,这是沉积动物所提供的一种生态系统功能。沉降的物质可能直接被摄食沉降物者吞食或成为颗粒态有机物(POM)的一个来源,而后者最终被大型动物、小型动物或原生动物所吞食。许多 POM 可以被细菌和/或真菌所分解,尤其是当它们的原始形态很稳定,大型

动物难于利用时,一些物质可以部分地被细菌和真菌所分解,作为可溶性有机物(DOM)的一个来源而被其他细菌利用。一些原生动物和小型动物也利用 DOM。在 POM 和 DOM 被细菌和真菌分解的过程中,营养物质被释放出来,而小型和大型动物的分泌物也增加了营养物质的量。如果 POM 在被生物分解之前即被埋葬,它就会离开该系统而开始了它有可能成为化石能源的过程。细胞壁和泥沙颗粒对溶解态有机物的吸附可能使它们成为难降解物质而从该生态系统

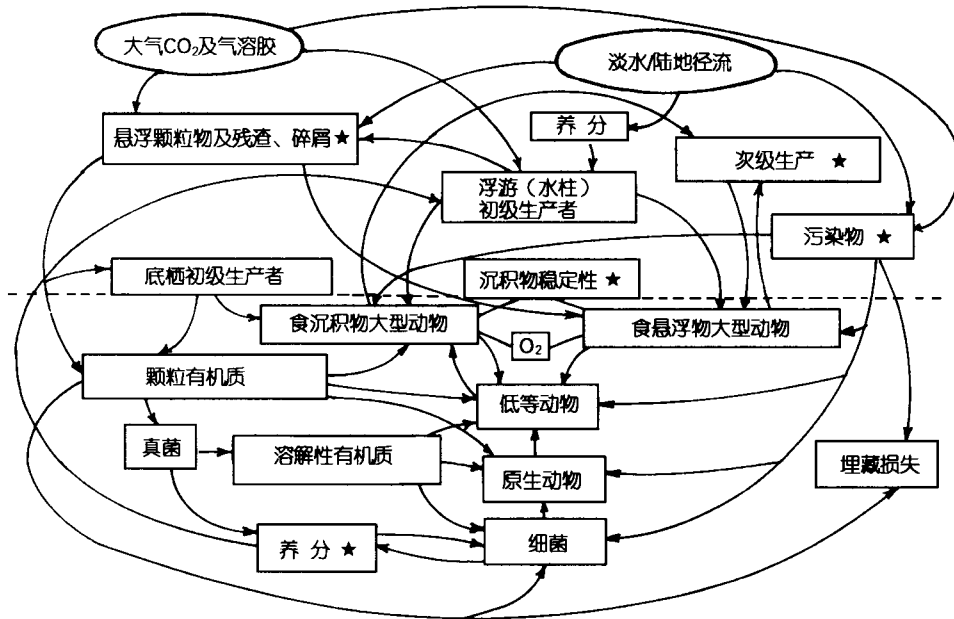


图1 海洋沉积物中的生物及其功能(结合文献 1,3,8, 重绘)

椭圆框:与非海洋过程的关系;箭头:能量/物质流动的方向;无箭头的线:非能量/物质迁移关系;虚线:沉积物-海水界面;星号:底栖生物在其中起主要作用的生态过程。

中丢失。沉积物中有机物的分解过程可用图2表示。

图2说明了生物种群中相同功能群对有机质分解过程的控制作用。有机质以粗颗粒(CPOM)的形式到达沉积物,通过微生物和真菌,“粉碎者”及好氧环境下自然分离作用的一系列反应[A],将粗颗粒有机质分解为细颗粒有机质(FPOM)。粗颗粒有机质和细颗粒有机质均可被埋藏在沉积物-海水界面下[B],在好氧环境和厌氧环境条件下,经自然作用和生物扰动作用移动、埋积,并将细颗粒有机质分解为可溶性有机质(DOM)。在厌氧环境中,细菌与真菌通过发酵作用将细颗粒有机质转化为可溶性有机质。在好氧条件下,微生物与真菌将细颗粒有机质氧化为最终产物(通常为二氧化碳)[C];在好氧与厌氧条件下均可形成对下一步降解具有很强抵抗能力的腐植物质。腐植物质可同其他最终分解产物(如甲烷)作为输出迁移出系统。可溶性有机质在厌氧条件下被细菌还原降解为最终产物[D1],或氧化为最终产物[D2]。在好氧条件下,还原产物可被细菌与真菌氧化[E],或者最终输出[F]。

2.2 底栖生物影响全球生源要素循环

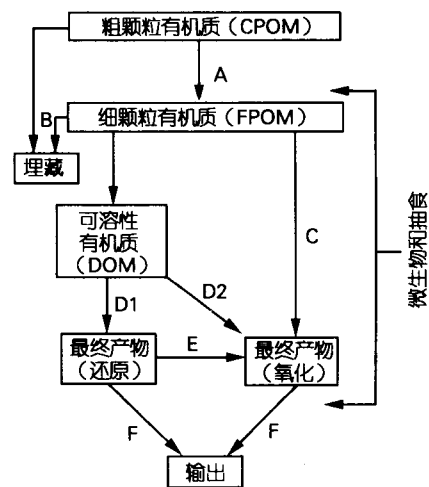


图2 沉积物中有机质分解过程示意图^[1]

这是因为, 这些过程都是与摄食活动相联系的。这些过程也受到硫化物和颗粒物迁移的重要影响,大型生物是极其重要的沉积物搬运者。溶解氧几

乎影响每个循环过程,而大型动物的洞穴、管道和它们的活动又都影响溶解氧的含量。

在全球的碳循环中,不同的群体所扮演的角色大小不同,所起的作用也不相同。原生物和小型动物在分解过程和碳循环中所起的作用不大,起码在海岸带生态系统中是这样的。也有人提出大型动物在碳循环中不起什么作用,而微生物的分解作用无疑是最重要的。考虑到海洋在全球生产量中所占的份额以及洋底沉积物覆盖的面积,底栖生物肯定会对碳的循环产生影响。全球变暖依赖于大气中的CO₂量,有机物质是以CO₂的形式进行循环,还是被永久地埋藏在海洋沉积物中,主要依赖于以下三者之间的相互作用[4,7]:(1)微生物的分解作用;(2)沉积作用;(3)沉降物摄食者在沉积物中的垂直方向上对颗粒物的混合或埋藏活动。

氮循环也与底栖生物密切相关。除分解过程和分泌过程中产生的氨和硝酸盐会扩散到沉积物以外,这两种营养物质还可能被初级生产者利用而进行新一轮的循环。沉积物中的反硝化细菌将这些产物变成溶解的氮气,除了固定氮气的特定细菌外,其他初级生产者都不能利用这些氮气。这些反应的速率对O₂很敏感,且受到大型动物扰动的影响。因此,微生物和大型动物在氮循环中扮演着关键角色,进而对海洋和全球的生产力起关键性作用。

底栖生物在硫循环中起着重要作用。硫酸盐的还原和硫化物的氧化是沉积物中硫的化合物被代谢的两个主要过程,在此过程中细菌起关键作用。从化石的记载中可以推知,底栖生物对硫在沉积物中的积累过程中起主要作用,这种作用可能是通过调节溶解氧和不稳定碳含量而实现的。从全球来看,硫虽不是限制性元素,但它在碳循环和细胞进化中起重要作用^[1]。

2.3 底栖生物影响污染物的代谢、埋藏和迁移

海洋有一定环境容量吸纳污染物,包括将其稀释和/或通过代谢作用将其转变为无毒形态,底栖生物影响这些过程。一些微生物可分解特定的污染物,因此可以将它们从系统中移走。大型动物可以代谢或富集一些污染物,而降低了水体和沉积物中该污染物的浓度,但却有可能使得它们沿食物链向上传输,大型动物也通过混合作用影响着污染物。如果一些物种在沉积物表层摄食,在深层排泄就会加速物质从表层

沉积物中移走的过程;相反,在深层摄食而在表层排泄,会阻碍物质的埋葬过程^[1]。

由此派生出来的一个问题是,海岸带过渡系统,如盐沼泽、红树林和海岛的作用。它们是从陆地到海洋的关键过渡地带,而另一个重要性在于它们是重要的二次污染的初始地带。但是,这一系统也是沉积作用、污染物和随海岸径流而来的增加的营养物质的分选器。过渡地带滞留了沉积物和污染物,因为它们本身是富营养的,因此它们接纳营养物的能力大于近岸的海洋。沉积作用影响着海岸带的生态、循环和地质(如海岸侵蚀)过程;近岸海洋中增加的营养物质可能引起浮游植物的大量繁殖而造成水体缺氧,也会引起深海群落组成的变化,进而改变它们在生态系统中的作用。因此,将这些过渡地带移走有可能加速海岸带的富营养化和生态系统的健康,这些地带也减弱了海岸侵蚀。

2.4 底栖生物影响沉积物的稳定性和迁移

动物的管道(如藤钩虾科端足类甲壳动物)和黏液(如运动表象型腹足纲动物)可以固定颗粒物,使沉积物稳定。因此,生物扰动造成的不稳定性影响、粘液固定产生的稳定性影响、各种各样的生物性的沉积物再分配和海底粗糙程度的变化都影响到沉积物的侵蚀。从人类的角度来看,沉积物的活动性对海岸带地质过程,如:海岸线侵蚀、沉降以及污染物的归宿等是很重要的。

以上所阐述的所有过程中没有一个是大型动物、小型动物和微生物之间完全独立地进行的(图1)。细菌是原生动物的主要食物来源,小型动物和大型动物也以细菌为食。大型动物会捕食小型动物,小型动物也会捕食大型动物的幼体。原生物小型动物和大型动物捕食细菌,可能提高或降低细菌的活动性的,进而使有机物再次矿化。除海藻系统外,很少有证据证明原生物是大型生物的主要食物来源,以此可以推测它们最终结局是死亡和被细菌分解。如前所述,大型动物影响着水体中溶解物质的量(包括氧气),也影响有机物在垂直方向上的迁移。例如,大型动物的活动使其洞穴和管道周围的间隙水充氧,这对微生物的分布、活动和进化有重要的影响。但是,生物扰动也使POM与下层沉积物混合,在那里硫酸盐被还原为HS⁻一并消耗氧气。很明显,群体之间的关系是复杂的,一个群体发生变化也会使其他群体发生变化。

海洋沉积物中物种的多样性并不表明每一种生物都在生态系统中起不可替代的作用^[7,8]，现在的研究已经证实：

(1) 大型动物、小型动物和微生物在提供生态系统功能上差异显著。例如，当大型动物减少时，细菌不能作为它的补充。

(2) 使生物功能类型发生根本性改变的人类干扰会改变该系统的基本生态，也会改变它在生态系统中提供的功能。例如，如果将沉降物摄食者全部移走，沉积物中的溶解氧将会降低，随着细菌群落变为厌氧型的，氮的循环过程将会改变。如果一些大型动物在功能上能力有余，它们的减少将不会改变生态系统功能。

(3) 每一群体中物种的减少不会真正改变整个系统。目前，还没有证据说明每一物种的生物多样性对于健康的生态系统功能是必需的，并且每个栖息地都有诸如摄食表层沉降物的物种或硝化细菌。也许所有物种对生态系统功能来说都不是必需的。但这些结论已得到证实：①物种之间在作用上是不成比例的，一些物种的减少将会产生主要影响。②当其他物种减少时一个物种可能有“补充”能力，但若它们在其他方面不同时就难以实现。③物种之间的联系所知甚少，所以一个物种的减少会通过干扰其他物种而影

响生态系统功能。

主要参考文献

- 1 宋金明. 中国近海沉积物 - 海水界面化学. 北京: 海洋出版社, 1997. 1~222
- 2 Conley, D. J. And R. W. Johnstone. *Mar. Eco. Pro. Ser.* 1995, 12: 159~167
- 3 Cronin, T. M. and M. E. Raymo. *Nature*, 1997, 385: 624~627
- 4 Gehlen, M., C. Rabouille, C. Ezat *et al.*. *Limnol. Oceanogr.* 1997, 42: 980~986
- 5 Heijs, S. K., H. M. Jonkers, H. Van Gemerden *et al.*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1999, 49(1): 21~35
- 6 Lesser, M. P., F. H. Martini and J. B. Heisers. *J. Exp. Mar. Bio. Eco.* 1996, 208: 215~225
- 7 Tamburri, M. N. And J. P. Barry. *Deep-Sea Res. (Part I)*, 1999, 46(12): 2 079~2 093
- 8 Tilman, D. . *Ecology.* 1999, 80(5): 1 455~1 474
- 9 Tuominen, L., K. Makela, K. K. Lehtonen *et al.*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1999, 49(1): 83~97

(本文编辑: 刘珊珊)