

大洋海山及其生态环境特征研究进展

马 骏^{1,3}, 宋金明^{1,2,3,4}, 李学刚^{1,2,3,4}, 李 宁^{1,2,3,4}, 王启栋^{1,2,3,4}

(1. 中国科学院 海洋研究所 海洋生态与环境科学重点实验室, 山东 青岛 266071; 2. 青岛海洋科学与技术国家实验室 海洋生态与环境科学功能实验室, 山东 青岛 266237; 3. 中国科学院大学, 北京 100049; 4. 中国科学院海洋大科学研究中心, 山东 青岛 266071)

摘要: 海山作为深海大洋独特地貌, 尽管其研究可追溯到 100 多年前, 但对大洋海山的形成、地质特征、动力学特性、生态环境等方面了解甚少。随着人们认识海洋程度的提升, 特别是回声探测、无人潜水器和卫星技术等技术的应用, 对大洋海山的系统探索已取得了前所未有的进展, 大洋海山研究已成为当代人们所渴求探索的领域之一。本文对大洋海山的研究历程、分类、生物群落特征、水文环境特征以及维持海山区高生物量的机制进行了总结。目前全球海山主要有两种分类方式, 其分类一是基于构造特征, 可将海山分为板块内海山、大洋中脊海山和岛弧海山; 二是基于山顶到海表面的距离, 可将海山分为浅海山、中等深度海山和深海山。海山为生物提供了独特的栖息地, 形成了高生物量、高生物多样性和高生物独有性等三种主要的生物群落特征, 使海山成为世界海洋渔业的重点海域和生态环境研究的热点区域之一。海山突出的地形对大洋环流造成阻隔, 因而在海山周围形成了其独特的水文环境, 其中海山环流和上升流是其两种典型代表, 这些独特的水文环境特征对生物群落的组成和分布具有重要影响。海山区的高生物量主要通过上升流输送、地形诱捕和海流水平输送三种机制维持, 三种机制对支撑海山生态系统的物质循环和能量流动至关重要。

关键词: 研究历程; 分类; 生物群落; 水文环境; 维持高生物量的机制; 海山

中图分类号: P717 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3096(2018)06-0150-11

DOI: 10.11759/hyxx20180222001

海山通常指海洋中位于海表面以下, 突出于海底 1 000 m 以上的隆起, 广义的海山也包括相对高度小于 1 000 m 的海丘^[1]。海山是地球上最普遍的地貌之一, 在海底以不均匀的密度分布(图 1), 因其独特的分布、地形和环境等特征, 海山对生物分布、海水流动、海洋渔业、矿产资源和气候变化等有着重要的影响^[2-3]。

海山是“地球上人类最不了解的生物栖息地”, 往往具有较高的生物量、生物多样性和生物独有性, 附近栖息着大量的生物群落和独有物种, 不仅是世界海洋渔业的重点海域, 也是生态环境研究的热点区域之一^[2], 其生态环境的研究一直贯穿于海山研究的历史。

国外海山生态环境研究较早, 自 1869 年在 Josephine 海山开展第一次系统的生物调查以来^[4], 经过 100 余年^[3]的发展, 初步揭示了海山生态系统的基本特征、过程和机制。而我国的海山研究基础薄弱, 且主要集中在地质学和矿产资源勘探等方面^[3, 5], 海山生态环境的研究刚刚开始, 与国外研究相比有着明显的差距。

本文在总结归纳海山研究历程、海山分类的基

础上, 分析海山主要的生物群落和水文环境特征, 探讨了维持海山区高生物量的机制, 提出了海山生态环境研究中存在的问题, 希望能为我国海山生态环境研究提供借鉴和参考。

1 海山的研究历程

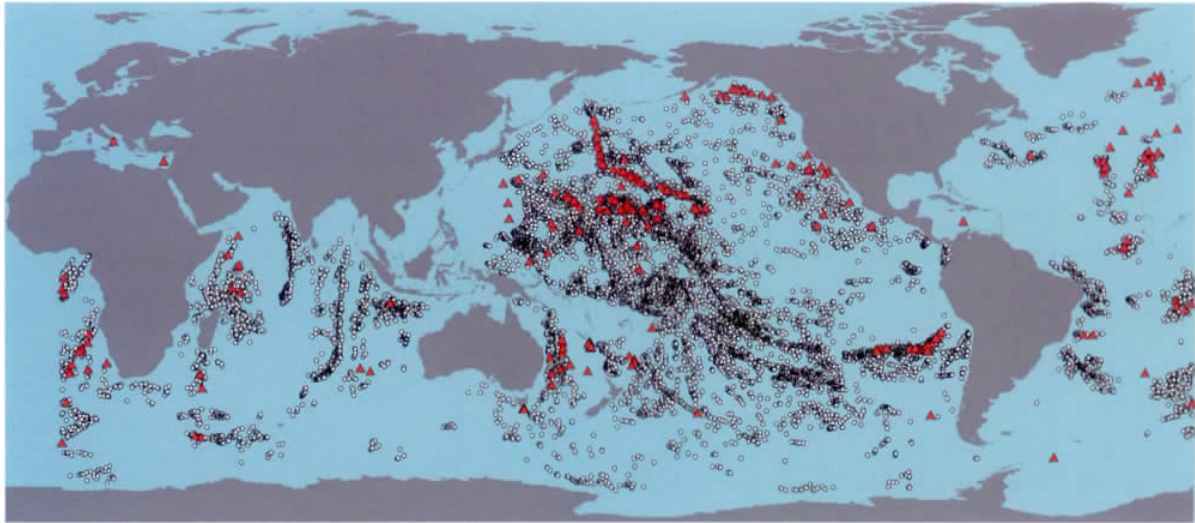
海山研究已经有 100 余年的历史, 随着技术的革新

收稿日期: 2018-02-22; 修回日期: 2018-04-21

基金项目: 青岛海洋科学与技术国家实验室鳌山科技创新计划项目(2016ASKJ14); 中国科学院战略性先导科技专项(XDA11030202); 科技基础资源调查专项(2017FY100802)

[Foundation: Aoshan Science and Technology Innovation Project of Qingdao Ocean Science and Technology National Laboratory, No. 2016ASKJ14; Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences, No. XDA11030202; Special Project of Science and Technology Basic Resources Survey, No. 2017FY100802]

作者简介: 马骏(1992-)男, 山东莱州人, 博士研究生, 主要从事海洋生物地球化学方面的研究工作, E-mail: mjqdio@163.com; 宋金明(1964-), 男, 通信作者, 河北枣强人, 博士, 研究员, 主要从事海洋生物地球化学方面的研究工作, 电话: 0532-82898583, E-mail: jmsong@qdio.ac.cn

图1 高度大于1 000 m的海山(圆圈)和已调查的海山(红色三角)分布^[3]Fig. 1 Distribution of global seamounts over 1 000 m in height (circle) and sampled sites (red triangle)^[3]

和研究的深入,人们对海山的认识已从最初的探索阶段,进入了快速发展阶段,海山独特的分布、地形、水文和生物等特征被逐渐揭示。

1.1 探索阶段

海山的发现源于探险者的远洋探险,第一个关于海山形成的假说源于1842年英国生物学家达尔文提出的“海山沉降”假说,他提出南太平洋珊瑚礁和火山岛逐渐沉降而形成海山的猜测。第一个被认可的海山是1869年瑞典护卫舰 Josephine 发现的 Josephine 海山,在 Josephine 海山上观察到比周围的水域更浅的水色,且鱼类、海鸥和海燕数量明显增加,反映了海山区高生物量的特征。长久以来,人们用“山脊”、“山脉”等名字描述海山,直到1938年美国地理名称委员会使用“海山”这个术语命名 Davidson 海山时才统一海山的名称^[4]。

1.2 快速发展阶段

技术的革新极大地促进了海山的研究,使其从简单的探险发现到全面系统的认识,海山研究也因此进入飞速发展的阶段(表1)。回声探测技术最早在

1941年被 Murray 应用到海山调查中,他运用该技术描述了阿拉斯加湾海山的地形和分布。无人潜水器在1964年首先应用到海山研究中,伍兹霍尔海洋研究所开发的 Alvin 潜水器可在海山上定位、拍照和记录海流特征^[4]。卫星技术在调查船的定位、测深和海图绘制上的应用^[6],使得海山的数量、地形和分布的研究更加精确,Smith 和 Sandwell 在1997年利用卫星测高技术,绘制了第一个全球海洋测深图,并第一次估计了全球的海山数量^[7]。我国的海山研究起步较晚,但发展迅猛,2014年以来,中国科学院海洋研究所利用“科学号”科考船搭载的多波束测深系统绘制了西太平洋3座海山的精细地形,同时应用“发现号”ROV 等探测设备对其进行了底栖生物采样,对海山底栖生物的多样性有了更深入的认识^[8]。

基于技术的革新和研究的深入,海山的分布、地形、水文和生物等特征被逐渐揭示。1869年 Josephine 海山的生物调查是第一次系统的海山生物调查,随后的挑战者号和信天翁号等科考船的调查进一步揭示了海山的生物群落特征。1941年 Murray 首次描述了阿拉斯加湾海山的地形。1973年 Hogg 提出海山上观测的海流

表1 海山调查技术的应用

Tab. 1 Technical application in seamount investigation

年份	代表	事件
1941	Murray	回声探测技术首次应用于海山调查
1964	Alvin 潜水器	无人潜水器首次应用于海山调查
1997	Smith 和 Sandwell	卫星技术和模型计算应用于全球海山数量估算
2014	“科学号”科考船和“发现号”ROV	多波束测深系统绘制西太平洋3座海山的精细地形; ROV 进行底栖生物取样

特征与泰勒柱理论有关,提出海流的流动取决于海山的地形、地球自转以及海山的深度,之后在 1980 年他和 Owens 在海山上首次找到了泰勒柱存在的直接证据^[9]。21 世纪以来,海山研究取得突飞猛进的发展,欧盟发起的海山综合研究(Oceanic Seamounts: An Integrated Study, OASIS)开展了对北大西洋海山的综合调查,通过多学科交叉对海山进行系统研究。2005 年启动的海山生物普查(Census of Marine Life on Seamounts, CenSeam)旨在对全球海山进行生物调查,取得了大量的研究成果。从 2014 年开始,在中国科学院“海洋先导专项”的支持下,我国科研人员开始对海山生态系统结构及其与环境的关系进行研究,填补了我国海山生态环境研究的空白。

2 海山的类型

海洋中约有 20 万座海山^[2],超过 1 000 m 的约 3 万座,其中有接近一半分布在太平洋^[10]。因海山数量巨大,很难对每座海山都进行详尽的研究,到目前为止,大多基于海山构造特征和山顶到海表面的距离两大体系对海山进行分类,以便更具针对性地开展海山研究。

2.1 基于构造特征的分类

海山的地质构造不尽相同,其对生态系统的影

响也不相同,基于海山的构造特征可将其分为三类:

1) 板块内海山:大部分海山都远离板块的边缘,在板块内部形成,这类海山往往个体较大,呈间隔较为规则的串珠状海山岛链排布,其成因可以用“热点假说”来阐述^[11-12],即可周期性喷发岩浆的地幔柱热点的位置基本不变,而其上方的板块在不断运动,地幔柱热点的岩浆不断穿透运动的板块形成隆起,这样就形成了板块内的海山岛链。

2) 大洋中脊海山:大多数较小的海山发生在板块张裂边界的附近,岩浆通过此处薄而破裂的地壳,形成短小的海山,其海拔只有几十到几百米^[13]。大洋中脊海山形成后,随着板块张裂,其地壳厚度逐渐增加,岩浆活动减弱,从而使得这类海山较为短小。

3) 岛弧海山:在板块的俯冲带附近,海洋板块俯冲进入地幔,温度和压力升高最终导致其熔融,并产生大量剧烈活动的岩浆,岩浆的上涌使得其上方的板块产生岛弧海山^[14]。岛弧海山往往个体较大,成弧形,临近较深的海沟。同时由于处于板块碰撞区域,岛弧海山往往十分活跃。

2.2 基于山顶到海表面距离的分类

海山山顶深度是海山生态环境研究的一个重要参考,基于海山山顶到海表面的距离,将其分为三类^[15](表 2)。

表 2 基于山顶到海表面距离的海山分类

Tab. 2 Classification of seamounts according to the distance from the summit to the sea surface

类别	山顶到海表面的距离/m	特点
浅海山	0~200	海山个体较大;支持本地初级生产力
中等深度海山	200~400	受浮游动物昼夜垂直迁移运动影响大
深海山	>400	生物量低;受海流水平输送的影响大

1) 浅海山:山顶到海表面的距离为 0~200 m。海洋是分层的,海洋真光层指水层中有光线透过的部分,是海洋生物最活跃的区域,支持着海洋的净初级生产力。在透明度较大的大洋中,真光层的深度一般距海表面 200 m 左右^[16]。海山的山顶进入真光层时被定义为浅海山^[15]。浅海山往往个体较大,海山山顶附近区域的植物可进行光合作用,支持本地初级生产力。

2) 中等深度海山:山顶到海表面的距离为 200~400 m。海洋中大量聚集的生物有机体和其产生的排泄物等形成深海散射层^[17]。由于浮游动物昼夜垂直迁移运动,深海散射层深度夜晚时达到真光层,白

天达到 400 m 左右的水层^[17]。当海山的山顶位于真光层以下、深海散射层以上的水域时,被定义为中等深度海山^[15]。

3) 深海山:山顶到海表面的距离大于 400 m。当海山的山顶位于深海散射层之下时,被定义为深海山^[15]。深海山上的生物量低,生物群落既不能参与光合作用,又不受浮游动物昼夜垂直迁移运动的影响,但受海流水平输送的影响较大^[18]。

3 海山生物群落特征

海山的环境特征为海山生物提供了独特的栖息地,使得海山形成了独特的生物群落特征,主要体现

在高生物量、高生物多样性和高生物独有性等方面。

3.1 高生物量

海山往往聚集大量的浮游生物和鱼类,具有高生物量的特征。Genin 等^[18]在 Jasper 海山发现了大量的珊瑚,珊瑚为海山鱼类提供栖息地,在珊瑚丛中发现大量的鱼类。海山底栖生物的高生物量也被逐渐认知, Samadi 等^[19]基于拖网渔获物和水下图像的分析,发现海山底栖无脊椎动物的高生物量。同时,许多大型中上层鱼类如金枪鱼、鲨鱼等也经常聚集在海山附近,以至于一些大型鱼类的生物量是相邻大陆坡的近 4 倍,进一步说明了海山的高生物量特征^[4]。海山的高生物量支持着海山渔业的发展(图 2),自从 20 世纪 60 年代后期以来,至少有 200 万吨深海物种被海山拖网捕捞^[2],而过度捕捞严重影响着海山生态系统的稳定。

3.2 高生物多样性

以往的海山生物多样性研究主要集中在物种多样性^[21],海山上生活着自然界大多数门类的生物。Seamounts Online^[3]列出了 246 个海山 2000 个物种的 17 283 个生物记录,涉及了原生生物界、植物界和动

物界的各个门类(表 3)。Richer de Forges 等^[22]分析了西南太平洋 New Caledonia 海山的物种数与取样次数的关系,发现物种数随着取样次数的增多而增多,即使在 80 次取样后,每增加一次取样都会发现新的物种。由于二者的线性关系,几乎不可能完整地评估海山物种的数量,因此随着调查范围的扩大和取样的增加,海山存在的物种数可能要远远超过目前的数量。



图 2 高生物量支持的海山渔业^[20]
Fig. 2 Fisheries on seamounts supported by high biomass support^[20]

表 3 海山中各类群记录数^[3]

Tab. 3 Taxonomic groups recorded on seamounts^[3]

类群	样本记录数	>1 000 m 记录数	海山数	>1 000 m 海山数
原生生物界 Protista	384	200	7	4
粒网门 Granuloreticulosa	378	196	4	2
根足门 Rhizopoda	6	4	3	2
植物界 Plantae	38	0	5	0
褐藻门 Phaeophyta	6	0	2	0
红藻门 Rhodophyta	25	0	4	0
绿藻门 Chlorophyta	2	0	2	0
被子植物门 Magnoliophyta	5	0	1	0
动物界 Animalia	16 620	1 068	245	31
多孔动物门 Porifera	272	36	68	16
刺胞动物门 Cnidaria	997	170	116	23
栉板动物门 Ctenophora	3	3	2	2
线虫动物门 Nematoda	4	0	2	0
苔藓动物门 Bryozoa	124	3	19	1
腕足动物门 Brachiopoda	361	18	57	10
星虫动物门 Sipuncula	27	9	17	7
螠虫动物门 Echiura	1	0	1	0
曳鳃动物门 Priapulida	2	0	1	0
环节动物门 Annelida	1 216	22	55	2
软体动物门 Mollusca	2 451	49	88	11

续表

类群	样本记录数	>1 000 m 记录数	海山数	>1 000 m 海山数
节肢动物门 Arthropoda	4 663	242	137	21
毛颚动物门 Chaetognatha	32	0	7	0
棘皮动物门 Echinodermata	1 104	324	117	17
脊索动物门 Chordata	5 363	192	132	16
其他未鉴定生物	241	64	44	13
总计	17 283	1 332	246	32

3.3 高生物独有性

海山相对孤立的环境为独有性物种的产生提供了可能,海山上发现了大量的在海洋其他区域中无法找到的独有物种。Wilson 和 Kaufmann^[23]第一次提出了海山独有物种的概述,指出在 100 座海山的 449 种鱼类和 596 种无脊椎动物中,11.6%的鱼类和 15.4%的无脊椎动物是海山独有种。Richer de Forges 等^[22]在西南太平洋的 3 座海山上调查时发现,捕获的 516 种生物中 29%~34%的物种为海山独有种。但 Parker 和 Tunnicliffe^[24]在 Cobb 海山捕获的 117 个物种中并没有发现独有种。之后的一些研究报道了不同的海山生物独有性,生物独有性在 0 和 100%之间变化^[25-26]。

因此,海山独有种在海山所有物种的比例存在着变化,研究区域、调查方法、技术手段等方面的差异可能导致不同的独有种比例,关于海山的是否支持高生物独有性也存在一定的争论,但总体而言,海山相对孤立的栖息地一定程度上促进了局部物种形成,导致海山较高的生物独有性。Stocks^[4]总结了 Wilson 以来关于生物独有性的研究,通过加权计算得到海山物种 20%左右的生物独有性。

4 海山水文环境特征

海山因其地形、构造等原因形成独特的环境特征,如海流与海山地形相互作用产生的独特的水文特征,崎岖地形为生物提供的独特栖息地,海底山崩和海底火山爆发产生的环境效应,海山热液口产生的特殊理化环境等^[27-28]。其中独特的水文环境特征是最重要的海山环境特征之一,突出的海山地形破坏大规模的海流,使其加速流动,在海山上产生时空变化^[15],对生物群落的组成和分布具有重要影响。海山上主要的水文环境特征可分为环流和上升流两类。

4.1 环流

当稳定的海流流经海山时,海流被海山地形破

坏而加速流动,并在地球自转的影响下在海山周围形成并保留一个孤立的反气旋(北半球)流动模式,称之为泰勒柱,泰勒柱是一个柱状的环境结构,假设海水不分层,理论上泰勒柱可以达到海表面^[9]。但由于海水的分层、海流流速改变以及海山不规则形状等方面的影响,泰勒柱无法达到海表面,仅能形成有限高度的泰勒锥,在海山上形成等温线和等盐度线等的隆起(图 2)。Owens 和 Hogg^[9]指出,泰勒锥的高度与海山宽度和其所处的纬度成正比,与海水的分层程度成反比,当海山处于海水高度分层的水域时,泰勒锥的高度往往较低。

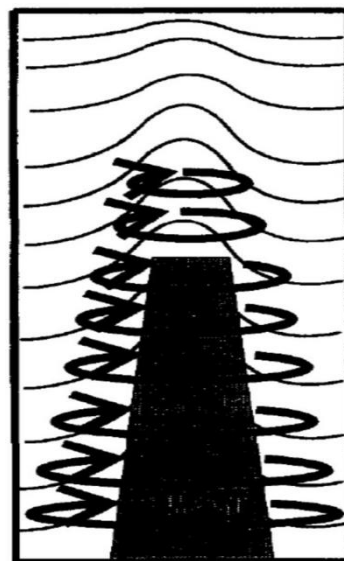


图 3 泰勒锥的理想模型(水平海流自左向右;黑色箭头为环流方向,顺时针)^[29]

Fig. 3 Ideal model of Taylor cone (Horizontal current from left to right; Bold arrows for the direction of circulation, clockwise)^[29]

泰勒锥是海山上一个基本的环流结构,与海山的高度、所处的经纬度和海流等有关,并非在所有的海山上都能形成和保留,到目前为止,仅在少数海山上观测到泰勒锥的存在,通过对海山区叶绿素浓

度的观察,推测这些海山上泰勒锥可以保留几天到1个月的时间,Genin 和 Boehlert 在西北太平洋 Minami-kasuga 海山发现泰勒锥保留 1 周左右的时间^[30],而 Mourino 等在东北大西洋 Great Meteor 海山则发现其保留时间为 3 周以上^[31]。

Chapman 和 Haidvogel^[32]指出可通过 Ro 和 Bl 值(即 The Rossby number 和 The Blocking parameter,二者均为通过其他物理量计算得到的参数)判断泰勒锥是否形成或保留。他们指出当 $Ro < 0.2$ 或 $Bl > 2$ 时泰勒锥才能形成并保留,当经过海山的海流速度发生改变时,泰勒锥可能消失。相关公式如下:

$$\begin{aligned} Ro &= U/f \times L \\ Bl &= \alpha/Ro \\ f &= 2 \times \Omega \times \sin(lat) \\ \alpha &= h_0/H \end{aligned}$$

$$\text{即 } Ro = U/(2 \times \Omega \times \sin(lat) \times L)$$

$$Bl = (h_0/H)/Ro = (h_0/H)/(U/(2 \times \Omega \times \sin(lat) \times L))$$

式中, U 、 Ω 、 lat 、 L 、 h_0 、 H 、 f 和 α 分别代表经过海山的海流速度(m/s)、地球角速度(0.0000729 rads/s)、纬度(°)、海山宽度(m)、海山高度(m)、水深(m)、科氏力参数和海山相对水深比值。由公式可见, Ro 值与海流速度成正比,与海山宽度和所处的纬度成反比; Bl 值与海山的高度、宽度和其所处的纬度成正比,与水深、海流速度成反比。即较高、较宽、较高纬度、水深较浅和海流速度较慢的海山更有利于泰勒锥的形成或保留,反之则不利于形成和保留泰勒锥。

海山周围不仅存在着稳定水平流动的海流,还存在周期性水平流动的潮流。潮流在流经海山时,也

产生和泰勒锥相似的反气旋结构,并在海山上形成等温线和等密度线等的隆起。但因其周期性的产生和消失,被称为海山上的“潮汐环流”,潮汐环流在 Cobb 等一些海山上的环流结构中占主要地位^[4, 33]。

此外,海山周围还存在着海洋旋涡碰撞和二次环流等环流结构,它们虽然不是海山常见的环流结构,但也对海山生态系统的产生一定的影响。例如 Adduce 和 Cenedese^[34]指出,旋涡碰撞可能将 30%到 40%的水和能量输送到海山上,从而对海山生态系统产生影响。

4.2 上升流

水平流动的海流经过突出的海山地形时,一部分海流沿着海山的形状向上流动,并到达山顶^[15],形成上升流^[15]。上升流将海山底部大量的营养盐输送到山顶附近,促进了海水的垂直混合。由于海山地形的原因,上升流海山上是普遍存在的。此外,由于海流流速变化、海洋环境扰动或潮流周期性变化引起的湍流、内波和潮汐运动等也促进了海山周围水域的垂直混合^[35]。

5 维持海山区高生物量的机制

海山区高生物量等生物群落特征的维持与生物、环境的相互作用密不可分。这种相互作用影响海山初级生产力的形成,浮游生物的聚集,营养物质的输送和生物群落的组成等,对海山生态系统产生重要的影响。海山区的高生物量主要通过上升流输送、地形诱捕和海流水平输送三种机制维持(表 4)。

表 4 维持海山区高生物量的三种机制

Tab. 4 Three mechanisms of maintaining high biomass on seamounts

机制	主要过程	主要影响的海山	现象
上升流输送 ^[15]	上升流输送营养盐至真光层被浮游植物利用	浅海山	海山区高叶绿素浓度
地形诱捕 ^[36]	昼夜垂直运动的浮游动物下降时被困在海山山顶和两翼	中等深度海山	海山山顶在黎明时出现鱼类捕食高峰
海流水平输送 ^[40]	海流将其他水域的浮游动物、悬浮颗粒物和营养盐等水平输送至海山	深海山	胸棘鲷等的“捕食-休息”现象

5.1 上升流输送

当水平运动的海流遇到隆起的海山地形时,形成上升流,使富含营养盐的海山底部水体被输送到山顶附近。当山顶位于真光层附近时,浮游植物将利用上升流输送的营养盐进行光合作用,促进了海

山初级生产力的产生。同时由于海山上的环流—泰勒锥的存在,营养盐及浮游植物被其保留在海山上,浮游植物利用丰富的营养盐大量繁殖,并被浮游动物捕食,进而吸引其他海洋动物在海山上方的聚集,促进了物质和能量向更高营养级的传递,提

高海山生态系统的生产力^[15](图 4)。

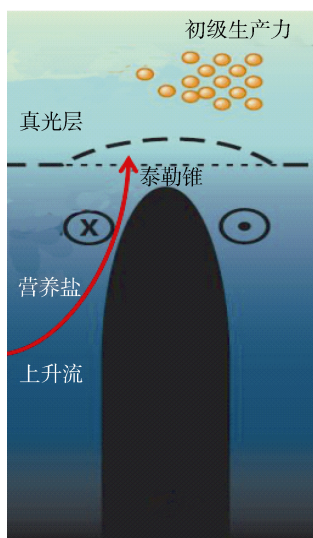


图 4 上升流输送机制(改自 Clark^[2])

Fig. 4 Mechanism of upwelling transport (adapted from Clark^[2])

上升流输送机制阐述了海山具备提高本地生产力的能力, Genin 和 Boehlert^[26]在 Minami-Kasuga 海山上发现了是周围水域 1.5 倍的叶绿素浓度。Dower 等^[29]在 Cobb 海山研究中发现, 山顶附近的浊度较附近水域急剧增加, 通过浊度与叶绿素浓度的关系, 他计算出山顶附近的叶绿素浓度是附近水域的 7 倍。Mourino 等^[31]在 Great Meteor 海山上发现了叶绿素浓度显著增多的现象。但绝大多数海山的研究结果并不支持海山具备提高本地生产力的能力, Genin 等^[30]对北太平洋的 8 个海山进行了 17 次调查, 仅有一次发现了海山山顶附近较高叶绿素浓度的现象。同时在 Great Meteor 海山后续的调查中未发现海山山顶叶绿素浓度增多的现象, 甚至出现山顶叶绿素浓度低于周围水域的现象^[31]。

到目前为止, 只有在少数浅海山和中等深度海山调查中发现了高初级生产力的现象, 而在深海山暂未发现该现象。其原因可能是深海山的山顶及泰勒锥未达到真光层, 该区域的营养盐很难被浮游植物利用, 从而不能显著提高这两类海山的初级生产力。同时由于泰勒锥保留时间的影响, 海山高初级生产力的现象存在时间限制, 从而影响了初级生产力在海山食物链的传递, 影响海山区高生物量的形成。因此上升流输送机制可能主要作用于浅海山高生物量的形成, 且具有一定的时效性。

5.2 地形诱捕

很多浮游动物具有昼夜垂直运动的生活习性, 它们白天停留在特定的水层中, 黄昏时开始向上运动, 夜晚在靠近海表面的真光层水域觅食, 并在海流的作用下水平运动一定的距离, 黎明时开始下降, 最后返回白天停留的特定水层中^[36]。在浮游动物下降的过程中, 部分浮游动物被困在海山山顶和两翼, 在白天视线较好的情况下被捕食者迅速捕获, 形成地形诱捕(图 5)。地形诱捕促进了浮游动物携带的物质和能量向更高营养级传递, 周而复始, 维持海山的高生物量。

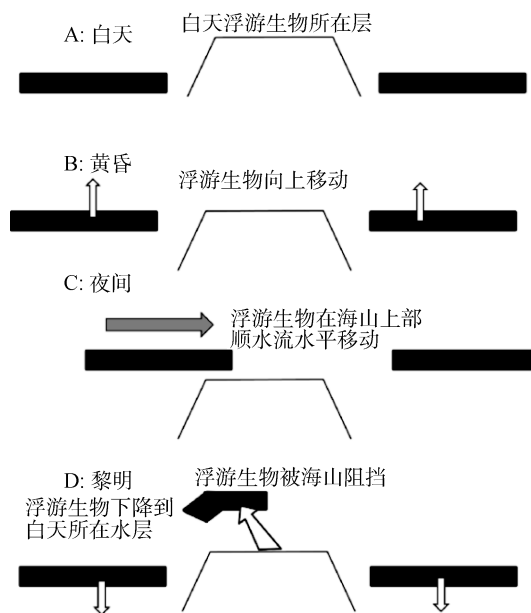


图 5 地形诱捕机制^[37]

Fig. 5 Mechanism of topography trapping^[37]

地形诱捕是维持海山区高生物量最重要的机制之一。Isaacs 和 Schwartzlose^[36]发现加利福尼亚附近的海山山顶存在深海散射层, 附近存在大量的鱼类。Seki 和 Somerton^[38]在 SE Hancock 海山上发现, 山顶处鱼类的食物主要是垂直迁移被困在海山上的浮游动物, 鱼类捕食的高峰期出在黎明。Fock 等^[39]也在 Great Meteor 海山上发现相似的现象, 黎明时海山顶部的浮游动物大量聚集, 大量的鱼类在此捕食。

Isaacs 和 Schwartzlose^[36]指出该机制受到海山山顶距海表面的距离和海流速度的影响。山顶位于真光层以下和浮游动物白天下降的最深水层 400 m 之间的中等深度海山受其影响最大, 其次是浅海山, 而对于深海山很少受到该机制的影响。这是由浮游动物垂直移动的范围决定的^[36], 浮游动物夜晚分布

在真光层,白天到达 400 m 左右的水层,中等深度海山山顶可对所有下降的浮游动物都产生地形诱捕,被困的浮游动物最多;浅海山山顶进入真光层,真光层底部浮游动物下降不会被困在山顶;而大部分浮游动物难以到达深海山山顶,几乎没有浮游动物被困在山顶。影响地形诱捕机制的另外一个因素是海流速度,由于白天被海山阻碍浮游动物被捕食者捕获消耗,因此海山附近水域浮游动物快速的水平补充也十分重要,从而保证了该区域浮游动物的充足,维持海山生态系统的稳定。

5.3 海流水平输送

水平流动的海流可将其他水域的浮游动物、悬浮颗粒物和营养盐等源源不断地输送到海山,同时流经海山时海流加速可促进海底颗粒物再悬浮,因此对海流水平输送有助于海山区高生物量的维持,对海山生态系统十分关键^[40]。

Genin 等^[15]提出的“捕食-休息”假说解释了对海流水平输送机制的主要过程,他指出以浮游动物为食的海山鱼类在海流水平输送时迅速捕食,当食物稀少时,在海山崎岖的有利地形中静止不动,等到下次水平输送时再次迅速捕食。这种捕食方式有利于海山鱼类节省能量,在复杂的海洋环境中生存和繁衍。胸棘鲷(*Hoplostethus atlanticus*)是一种生长缓慢,肌肉发达,寿命往往可达 100 年的鱼类^[20](图 6),Koslow 等^[20]发现,其主要分布在海山、峡谷等有剧烈的水平海流的水域,有时大量的胸棘鲷聚集在崎岖的地形保持静止不动。Brodeur 等^[41]发现海鞭丛附近往往有剧烈的水平海流,在大量的鱼类夜间海山斜坡和山顶附近的海鞭丛中聚集保持不动,白天时则迅速捕食浮游动物。海山独特的海流和地形特征为“捕食-休息假说”提供了条件,促进了海山鱼类对海流水平输送浮游动物的高效率利用,对海山区高生物量的维持具有重要意义。

此外,海流带来的大量悬浮颗粒物可促进底栖生物的生长,带来的海山周围水域的底栖动物幼虫促进了底栖生物的补充,维持着海山底栖生物群落的高生物量,带来的营养盐可对海山初级生产力产生影响。同时,海流也对垂直运动的浮游动物提供了补充,有利于海山山顶高生物量的维持^[15]。

6 结语与展望

历经 100 多年的研究,人们对海山的认识已从

最初的探索阶段,进入了快速发展阶段,对海山有了较为全面的认识。基于构造特征或山顶到海表面的距离两大体系对海山进行分类,为开展更具针对性和更加深入的海山研究奠定了基础。到目前为止,人们已初步阐明海山生态系统较高的生物量、生物多样性和生物独有性等生物群落特征以及环流和上升流等水文环境特征,揭示了维持高生物量的上升流输送、地形诱捕和海流水平输送等三种主要机制,为海山生态环境的进一步研究提供了理论基础。

但海山生态环境研究中也存在许多问题,由于海山巨大的数量,现有手段难以对浩瀚海洋中的每座海山都进行详尽的研究,难以阐明每座海山的生态系统的主要过程和运作机制。同时,维持海山区高生物量的三种主要机制的证明主要体现在对叶绿素和生物群落等的观察,缺乏营养盐等强有力的数据支持。再者,已有的海山生态研究由于研究区域、调查方法、技术手段、调查时间等方面差异,造成不同的研究对照性差。此外,海山生态环境的研究位置主要集中在山顶附近区域,对海山底部的研究较少,缺乏该区域的生物和环境数据。最后,对于相邻区域海山比较研究或单一典型海山的长时间系统调查研究相对较少。综合以上问题,建议今后海山生态环境研究应注重以下几方面:

(1) 基于分类的海山研究:全球约 20 万座的海山,很难对每座海山进行研究。按照海山构造特征或山顶到海表面的距离的差异对全球海山进行分类研究,系统研究每一分类单元的典型海山,有利于集中力量,明确各类海山生态系统特征,并通过比较研究,查明各类海山生态系统的异同及其控制因素,进一步阐明全球海山生态系统的主要过程和运作机制。

(2) 海山区的多学科综合研究:海山独特的生物群落和环境特征及其相互作用构成了独特的海山生态系统。对海山的水文、地质、化学、生物等方面进行综合调查和系统分析,有利于进一步为海山维持高生物量的三种机制提供数据支持,阐明支撑海山生态系统的物质循环和能量流动的关键环节。

(3) 尖端高新技术应用于海山调查:调查技术影响海山调查数据的可靠性,综合以往海山调查的技术手段,规范海山调查技术,并对原位过滤、原位取样、深海取样和在线监测等技术进行创新,有利于提高数据的可靠性。

(4) 典型海山长时间序列观测和研究:随着时间的推移,海山的生物群落和环境特征可能发生显

著变化,特别是泰勒锥等主要的环 境特征,因此对典型海山进行长时间的系统研究,探究海山生态系统变化特征和规律,进一步阐明其主要过程和运作机制。

我国的海山研究主要集中在对海山矿产资源钻 结壳等的开发和利用上,生态环境的研究相对较少。近年来,随着对深海研究的重视和深入,瞄准海山 生态环境亟待解决的关键问题,认识和开发海山,弥 补我国在海山生态环境研究的不足成为当务之急。

参考文献:

- [1] Epp D, Smoot N C. Distribution of seamounts in the North Atlantic[J]. *Nature*, 1989, 337(6204): 254-257.
- [2] Clark M R, Rowden A A, Schlacher T, et al. The ecology of seamounts: structure, function, and human impacts[J]. *Annual Review of Marine Science*, 2010, 2(2010): 253-278.
- [3] 张均龙, 徐奎栋. 海山生物多样性研究进展与展望[J]. *地球科学进展*, 2013, 28(11): 1209-1216.
Zhang Junlong, Xu Kuidong. Progress and Prospects in Seamount Biodiversity[J]. *Advances in Earth Science*, 2013, 28(11): 1209-1216.
- [4] Pitcher T, Morato T, Hart P, et al. Seamount: Ecology, Fisheries & Conservation[M]. Oxford: Blackwell Publishing, 2007: 42-97.
- [5] 林巍, 张健, 李家彪. 南海中央海盆扩张期后海山链 岩浆活动的热模拟研究[J]. *海洋科学*, 2013, 37(4): 81-87.
Lin Wei, Zhang Jian, Li Jiabiao. The thermal simulation of magma activities of the seamount chain after[J]. *Marine Sciences*, 2013, 37(4): 81-87.
- [6] Dixon T H, Naraghi M, McNutt M K, et al. Bathymetric prediction from SEASAT altimeter data[J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 1983, 88(C3): 1563-1571.
- [7] Smith W H, Sandwell D T. Global sea floor topography from satellite altimetry and ship depth soundings[J]. *Science*, 1997, 277(5334): 1956-1962.
- [8] 孙松, 孙晓霞. 全面提升海洋综合探测与研究能力— 中国科学院海洋先导专项进展[J]. *海洋与湖沼*, 2017, 48(6): 1132-1144.
Sun Song, Sun Xiaoxia. Enhance the comprehensive ocean exploration and research capabilities-progress on strategic priority research program of the chinese academy of sciences-western Pacific Ocean system[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*[J]. 2017, 48(6): 1132-1144.
- [9] Owens W B, Hogg N G. Oceanic observations of stratified Taylor columns near a bump[J]. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 1980, 27(12): 1029-1045.
- [10] Yesson C, Clark M R, Taylor M L, et al. The global distribution of seamounts based on 30 arc seconds bathymetry data[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2011, 58(4): 442-453.
- [11] Morgan W J. Convection plumes in the lower mantle[J]. *Nature*, 1971, 230(5288): 42-43.
- [12] 杨金玉, 张训华, 王修田. 南海中部海山性质研究[J]. *海洋科学*, 2001, 7: 31-34.
Yang Jinyu, Zhang Xunhua, Wang Xiutian. Some discussion about the character of the seamounts in south china sea[J]. *Marine Sciences*, 2001, 7: 31-34.
- [13] Smith D K, Cann J R. Hundreds of small volcanoes on the median valley floor of the Mid-Atlantic Ridge at 24–30 N[J]. *Nature*, 1990, 348(6297): 152-155.
- [14] Fryer P. Evolution of the Mariana Convergent Plate Margin System[J]. *Reviews of Geophysics*, 1996, 34(1): 89-125.
- [15] Genin A. Bio-physical coupling in the formation of zooplankton and fish aggregations over abrupt topographies[J]. *Journal of Marine systems*, 2004, 50(1): 3-20.
- [16] Singh A, Gandhi N, Ramesh R. Contribution of atmospheric nitrogen deposition to new production in the nitrogen limited photic zone of the northern Indian Ocean[J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2012, 117(C6): 1-11.
- [17] Hazen E L, Johnston D W. Meridional patterns in the deep scattering layers and top predator distribution in the central equatorial Pacific[J]. *Fisheries Oceanography*, 2010, 19(6): 427-433.
- [18] Genin A, Dayton P K, Lonsdale P F, et al. Corals on seamount peaks provide evidence of current acceleration over deep-sea topography[J]. *Nature*, 1986, 322(6074): 59-61.
- [19] Samadi S, Botton L, Macpherson E, et al. Seamount endemism questioned by the geographic distribution and population genetic structure of marine invertebrates[J]. *Marine Biology*, 2006, 149(6): 1463-1475.
- [20] Koslow J A. Seamounts and the ecology of deep-sea fisheries: The firm-bodied fishes that feed around seamounts are biologically distinct from their deepwater neighbors—and may be especially vulnerable to overfishing[J]. *American Scientist*, 1997, 85(2): 168-176.
- [21] 郭琳, 冯志纲, 张均龙, 等. 基于 SCI-E 的国际海山生物多样性研究现状及研究热点解析[J]. *海洋科学*, 2016, 40(4): 116-125.
Guo Lin, Feng Zhigang, Zhang Junlong, et al. Current status and hot topics in seamount biodiversity research: bibliometric analysis based on the SCI-E database[J]. *Marine Sciences*, 2016, 40(4): 116-125.
- [22] Richer de Forges B, Koslow J A, Poore G C B. Diversity and endemism of the benthic seamount fauna in the

- southwest Pacific[J]. *Nature*, 2000, 405(6789): 944.
- [23] Wilson R R, Kaufmann R S. Seamount biota and biogeography[J]. *Seamounts, islands, and atolls*, 1987, 43(1987): 355-377.
- [24] Parker T, Tunnicliffe V. Dispersal strategies of the biota on an oceanic seamount: implications for ecology and biogeography[J]. *The Biological Bulletin*, 1994, 187(3): 336-345.
- [25] Froese R, Sampang A. Taxonomy and biology of seamount fishes[M]. Vancouver: Fisheries Centre Research Reports. 2004: 25-31.
- [26] Robertson D R. Population maintenance among tropical reef fishes: inferences from small-island endemics[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2001, 98(10): 5667-5670.
- [27] Lundsten L, Barry J P, Cailliet G M, et al. Benthic invertebrate communities on three seamounts off southern and central California, USA[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2009, 374(2009)23-32.
- [28] 刘杰, 孙雅雯, 郭昱东, 等. 海山微生物多样性研究进展[J]. *海洋科学*, 2017, 41(1): 123-130.
Liu Jie, Sun Yawen, Guo Yudong, et al. The research progress on the microbial diversity of seamounts[J]. *Marine Sciences*, 2017, 41(1): 123-130.
- [29] Dower J F, Mackas D L. "Seamount effects" in the zooplankton community near Cobb Seamount[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 1996, 43(6): 837-858.
- [30] Genin A, Boehlert G W. Dynamics of temperature and chlorophyll structures above a seamount: An oceanic experiment[J]. *Journal of Marine Research*, 1985, 43(4): 907-924.
- [31] Mourino B, Fernández E, Serret P, et al. Variability and seasonality of physical and biological fields at the Great Meteor Tablemount (subtropical NE Atlantic)[J]. *Oceanologica Acta*, 2001, 24(2): 167-185.
- [32] Chapman D C, Haidvogel D B. Formation of Taylor caps over a tall isolated seamount in a stratified ocean[J]. *Geophysical & Astrophysical Fluid Dynamics*, 1992, 64(1-4): 31-65.
- [33] Eriksen C C. Observations of amplified flows atop a large seamount[J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 1991, 96(C8): 15227-15236.
- [34] Adduce C, Cenedese C. An experimental study of a mesoscale vortex colliding with topography of varying geometry in a rotating fluid[J]. *Journal of Marine Research*, 2004, 62(5): 611-638.
- [35] St. Laurent L, Garrett C. The role of internal tides in mixing the deep ocean[J]. *Journal of Physical Oceanography*, 2002, 32(10): 2882-2899.
- [36] Isaacs J D, Schwartzlose R A. Migrant sound scatterers: interaction with the sea floor[J]. *Science*, 1965, 150(3705): 1810-1813.
- [37] 张武昌, 于莹, 李超伦, 等. 海山区浮游生态学研究[J]. *海洋与湖沼*, 2014, 5: 973-978.
Zhang Wuchang, Yu Ying, Li Chaolun, et al. Planktonic Ecology in Seamount Area of the Open Ocean: a Review[J]. *Oceanologia Et Limnologia Sinica*, 2014, 5: 973-978.
- [38] Seki M P, Somerton D A. Feeding ecology and daily ration of the pelagic armorhead, *Pseudopentaceros Wheeleri*, at Southeast Hancock Seamount[J]. *Environmental Biology of Fishes*, 1994, 39(1): 73-84.
- [39] Fock H, Uiblein F, Köster F, et al. Biodiversity and species-environment relationships of the demersal fish assemblage at the Great Meteor Seamount (subtropical NE Atlantic), sampled by different trawls[J]. *Marine Biology*, 2002, 141(1): 185-199.
- [40] McFarland W, Levin S. Modelling the effects of current on prey acquisition in planktivorous fishes[J]. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 2002, 35(1-2): 69-85.
- [41] Brodeur R D. Habitat-specific distribution of Pacific ocean perch (*Sebastes alutus*) in Pribilof Canyon, Bering Sea[J]. *Continental Shelf Research*, 2001, 21(3): 207-224.

Research progress on oceanic seamounts and their eco-environmental characteristics

MA Jun^{1, 3}, SONG Jin-ming^{1, 2, 3, 4}, LI Xue-gang^{1, 2, 3, 4}, LI Ning^{1, 2, 3, 4},
WANG Qi-dong^{1, 2, 3, 4}

(1. CAS Key Laboratory of Marine Ecology and Environmental Sciences, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Laboratory for Marine Ecology and Environmental Science, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266237, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 4. Center for Ocean Mega-Science, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China)

Received: Feb. 22, 2018

Key words: research history; classification; biotic community; hydrological environment; mechanisms to maintain high biomass; seamounts

Abstract: Seamounts are unique landforms of the deep sea. Although their research could be traced back more than 100 years ago, little understanding about the formation, terrain characteristics, dynamic characteristics, and ecological environment of the seamounts is known. As people understand more about the ocean, especially with the application of echo sounding, unmanned submersible and satellite technology, the systematic exploration of the seamounts has made unprecedented progress and the exploration of seamounts has become one of important fields that people are pursuing. This paper summarized the research history, classification, biotic community characteristics, hydrological environment characteristics and the mechanisms to maintain high biomass on seamounts. Currently, there are two classification systems for seamounts in the world. In the first classification system, seamounts could be divided into intraplate seamounts, mid-ocean ridge seamounts and island arc seamounts according to the structural features of seamounts, while in the second classification system, seamounts could be divided into shallow seamounts, medium depth seamounts and deep seamounts according to the distance from the summit to the sea surface. Seamount ecosystems have unique biotic community characteristics of higher biomass, biodiversity and uniqueness than the surrounding waters, while these biotic community characteristics are closely related to the unique environmental characteristics of the seamounts, and the hydrological environment characteristics such as cyclic flow and upwelling are the most important environmental characteristics of seamount ecosystems. There are three main mechanisms of maintaining the high biomass on seamounts, such as upwelling transport, topography trapping and horizontal transport of sea currents, which support the material circulation and energy flow on seamount ecosystems.

(本文编辑: 康亦兼)