



高等院校海洋科学专业规划教材

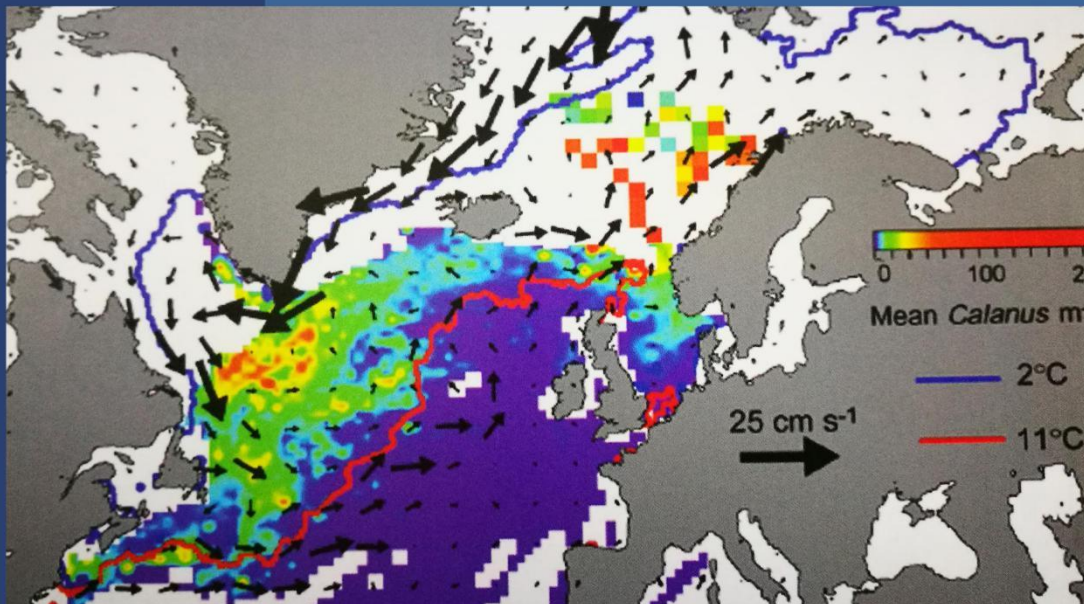
# Biological Oceanography ( Second Edition )

## 生物海洋学 ( 第二版 )

查尔斯·米勒 Charles B. Miller

帕丽夏·惠勒 Patricia A. Wheeler 著

龚 骏 译



中山大学出版社  
SUN YAT-SEN UNIVERSITY PRESS

## 图书在版编目（CIP）数据

### 生物海洋学（第二版）

查尔斯 米勒，帕丽夏 惠勒著；龚骏译。

广州：中山大学出版社，2019.12

（高等院校海洋科学专业规划教材）

书名原文：Biological Oceanography（Second Edition）

ISBN 978 - 7 - 306 - 06600 -8

中国版本图书馆 CIP 数据核字（2019）第 073246 号

出版发行：中山大学出版社

网址：www.zsup.com.cn Email:zdcbs@mail.sysu.edu.cn

规格：787mm x 1092mm 1/16 46.75 印张 1085 千字

版次印次：2019 年 12 月第 1 版 2019 年 12 月第 1 次印刷

## 译者序

此书是 2012 年威利-布莱克威尔出版社《生物海洋学》第二版的中文翻译版。在 2004 年出版第一版的基础上进行了很大的更新与扩展，呈现了当前对海洋生态学的最新理解，强调从病毒到鱼类、蠕虫等海洋生物的特征及其对生境适应的机制与意义。此版的作者查尔斯米勒（Charles Miller），现为美国俄勒冈州立大学海洋系荣誉退休教授，曾讲授生物海洋学与浮游动物生物学课程多年；他对俄勒冈近海及河口、阿拉斯加湾、乔治沙洲及缅因湾的海洋浮游动物（尤其桡足类）生态中的季节性过程研究非常出色。另一作者，帕特丽夏惠勒（Patricia Wheeler），现为俄勒冈州立大学海洋与大气科学系荣誉退休杰出教授，在生物海洋学与浮游植物生理教学上拥有丰富的经验；她在浮游植物营养盐动态，包括溶解有机碳与氮，太平洋赤道带、加州洋流北部及北冰洋现场研究方面做出了重要贡献。

本书从全球视角讲述海洋生物及其与海洋物理、化学过程的互动，一开始着重于海洋上表层生活的生物与过程，但也关注了底栖生物、热液喷口及渔业海洋学等内容，信息覆盖非常全面。作者从始至终力求在内容上反映生物海洋学领域的最新研究进展。分子遗传学在生物海洋学研究中的应用也变得越来越重要，这一点在许多章节中也已有体现。与国内已有的同类主题参考书相比，本书中有几章非常有特色，例如：数值模型（第 3 章）、古菌、细菌、原生生物与病毒的分子系统与生态（第 5 章）、生物群系与区系（第 11 章）、海洋生态与全球变化（第 16 章）。反映了近年来在海洋模型、微型生物分子系统学与生态学、海洋生物地理学等领域的最新或整合性成果，以及当前生物海洋领域对全球变化相关热点科学问题的关注。

本书在内容编排、叙述方式、文字表述风格等方面也非常有特点。总体上从入门的基础知识开始，由浅入深。对于一些有必要详细讲解的知识点（尤其方法学的基本原理）时，常采用知识框及框图的形式相对独立、清晰地呈现出来。这种编排方式既保持了正文叙述的连贯，又给一些初学者留下了自学这些细节内容的机会。每节都以醒目的标题开始，很多时候都概括了中心论点，真正做到方便读者阅读（而非方便教师讲授）。全书图文并茂，生动形象，17 章合计有 347 张图、30 个表、33 个框及 46 张彩色图版。此外，文中涉及的绝大部分内容都给出了文献源，在本书后文中也给出了详细的文献列表，方便读者查找原始文献。例如：可通过互联网搜索这些经典文献的被引用情况，迅速了解有关这个子问题的研究现状与最新进展。每个章节都通过清楚、易于理解的例子启发式地引入，读起来宛如作者就在跟前讲述一般，娓娓道来，偶有诗歌、幽默与调侃。以上种种，我们在翻译过程中都力求忠实于原文。

我们翻译这本优秀英文教材的初衷是为了方便国内初学者迅速了解并掌握生物海洋学的基本概念、内涵、原理与思想，也希望能为高年级本科生、从事海洋生态研究的研究生、海洋生态工作者提供些许参考与借鉴。但同时，也推荐有志于献身海洋科研事业的读者去阅读英文原著，体验其原滋原味。

衷心感谢参与翻译的工作人员与学生，他们在工作与学业的压力下仍帮助完成了相应章节译文的前期修订：中山大学海洋科学学院的沈卓副研究员（第 10、11 章）、张筱墀副研究员（第 8、15 章）、李桂豪（第 5、9 章）、蒋小萌（第 1、6 章）、巩法慧（第 4、16 章）、邓宇帆（第 13、14 章）及中国科学院烟台海岸带研究所的张倩倩副研究员（第 2、7 章）、张晓黎副研究员（第 3、17 章）与邹松保（第 12 章）。中山大学海洋科学学院龚骏教授后期再次对全文进行了修订与复核。限于译者水平有限，对原文的理解难免有纰漏与错误，力所不及之处，还请读者不吝批评指点，以便我们尽力修正。

龚 骏

2018 年 7 月

## 第二版前言

第一版问世之后的 9 年中，科学与学术研究已发生了翻天覆地的变化。很多学术期刊不再继续印刷纸质版，也不再只能在图书馆中查阅，计算机文件取而代之。仅在 10 年前，同行对打印版文献的建议及图书检索服务看起来是那么有趣，使我们了解到许多令人兴奋的事实与层出不穷的想法。现在，可以通过检索找到几乎所有研究方向的所有书面内容（北极古菌宏基因组学、鲸鱼牙齿的生长环、端足目动物的游泳机制……）；而且极少搜索到不相关主题。此外，海洋学（以及生物学！）的文献数量惊人。科学家的人数越来越多，而且几乎都用英语发表文章。现在，很多历史悠久的学术期刊每年出版数以万计的“页数”，除此以外，有些杂志还可开放获取或只有在线版本。因此，要跟上某些子学科的子方向的发展步伐都很难（例如：原绿球藻代谢中磷的替代途径）。我们猜想本书的读者将是未来的海洋研究者，将会在某个方向上变得极为专业，将会在不断扩展的生物学与海洋学领域的某个子方向上不断钻研。不过，一开始就已一个广泛的视角了解这个研究领域同样可以使您受益匪浅，因此介绍生物海洋学的方方面面也会非常有用，这也是我们这次修订《海洋生物学》的目标。

本书中，我们坚持从生物本身出发展开论述：海洋中有哪些原核生物、藻类、原生生物和动物？它们如何在水中运动？如何繁衍生息，如何获取及提供食物？这些生物是如何分布的，为何以这种方式分布？在阳光炙热的水面上、黑暗的深水中、海底淤泥以及深海热液喷口附近生存需要哪些特有的适应机制？随着海洋溶解更多二氧化碳而酸化及变暖，生物体的适应性将发挥哪些作用，又将发生哪些变化？我们采用这种方法来展开介绍，不论是受阳光照射的海水上层、昏暗的中层带还是海底，同时也重点介绍了在这些生境中开展的一些具体生态学研究。本书有时也从其他视角展开介绍，在强调说明生物海洋学与物理海洋学的交互作用时尤其如此。在这方面，K. H. Mann 和 J. R. N. Lazier 所著的《海洋生态系统动力学》（2006 年第三版，也由 Wiley-Blackwell 公司出版）中有更有指导性的说明。若想重点了解生物海洋-物理海洋交互过程方面的内容，我们向您推荐此书。

在介绍生物-生物及生物-生境的相互作用关系时，我们也尝试选择了许多此方面的研究案例来讲解。其中一些案例是最新的研究成果。这一版也沿用了第一版中的原有内容；并非所有主题都属于最新的，也应避免给人海洋生物学始于 2003 年这类错觉。另一方面，对近十年来的一些“热门”研究主题我们也特意为之安排了一些新的示例。分子遗传学的内容已经渗透到生物学的方方面面，也包括生物海洋学，因此新版中我们加入了更多分子遗传学

方面的内容。我们新加了第一章，介绍了水（尤其是咸水）中生物学的一些基础知识。更新并大大扩展了有关春季藻华的讨论，并将这部分移至第 11 章（浮游生物群落）。有关浮游食物链的内容是新增加的一章节，包括利用消化道内含物以及稳定同位素比值的方法来确定营养级等。

如果您在生物海洋学研究上很活跃，那么本书有可能展示或引用了您的研究成果，但也仅能引用极少有用的研究成果。您的研究内容有可能在本书后期剪辑时被减掉，也很可能我们从未发现您的研究内容。有关研究内容未能囊括在本书中并不代表是那些工作价值的一种评判。在第一版中有些研究领域的篇幅占比不大，这次的再版也将再次出现这种现象，因此我们建议教师在授课时利用自己掌握的知识和分发资料的方式来填补相应的知识缺口。

同很多科学家一样，在某些研究主题上我们可能稍稍有点师心自用，而且很多此类观点都明确地呈现在您面前。若读者在一些内容持有与我们不同的观点，也有可能您能更好地对某些内容进行解释时，敬请告知。目前我们仍处于工作状态，衷心希望我们能相互沟通。期待您的意见。谢谢！

美国俄勒冈州科瓦利斯市

Charles B. Miller 和 Patricia A. Wheeler

2011 年 11 月

# 作者、译者简介

## 作者简介

**查尔斯·米勒 (Charles Miller) 博士：**美国俄勒冈州立大学海洋系荣誉退休教授，对海洋浮游动物（尤其桡足类）的季节变化研究尤为出色，拥有多年生物海洋学与浮游动物生物学教学经验。

**帕特丽夏·惠勒 (Patricia Wheeler) 博士：**俄勒冈州立大学海洋与大气科学系荣誉退休杰出教授，在浮游植物营养盐动态研究方向上做出了重要贡献。

## 译者简介

**龚骏博士：**中山大学海洋科学学院教授，长期从事海洋微生物多样性、分子生态学、生物地理学及生物地球化学研究与教学工作。

# 目 录

<b>第 1 章 海洋生态学研究的基本问题</b>	<b>1</b>
1.1 海水	1
1.2 浮游自养生物很小	4
1.3 海水较重, 并且对于小颗粒而言呈黏性	7
1.4 大气气体也溶解在海水中	9
1.5 流体阻力的类型与重要性	12
1.6 阳光射入海水后的效应	15
1.7 从个体或具体事件角度来研究生物海洋学	17
1.8 海洋栖息地分区的通用术语	18
1.9 一些基本数学问题的说明	20
1.9.1 指数函数	20
1.9.2 限制性因子	22
1.10 确定性函数(及模型)与实际数据	24
1.11 有关生物学术语	26
1.12 本章结语	26
<b>第 2 章 浮游植物的藻类学</b>	<b>27</b>
2.1 浮游植物的进化	27
2.2 海洋浮游植物的主要类群	28
2.2.1 微微型浮游生物——原核和真核类群	28
2.2.2 微型鞭毛虫	35
2.2.3 硅藻与硅藻纲	40
2.2.4 腰鞭毛虫与鞭毛藻(甲藻)	46
2.3 浮游植物病毒	52
2.4 浮游植物总量	52
2.5 叶绿素的卫星估测	53
2.6 浮游植物色素	59
2.7 浮游植物功能类群	63
2.8 本章结语	65
<b>第 3 章 影响海洋初级生产的环境因素</b>	<b>66</b>
3.1 初级生产量的测定	69
3.2 光强效应	72
3.3 光合作用模型	78
3.4 初级生产的生物光学模型	79
3.5 通过卫星反演的叶绿素浓度来估测初级生产量	80
3.6 浮游植物生长率的测定	82
3.7 营养盐可利用度的效应	83
3.8 氮	87
3.9 磷酸盐	91



3.10 浮游植物对有机氮、有机磷的利用.....	92
3.11 微量金属和初级生产量.....	92
3.12 温度变化对初级生产力的影响.....	95
3.13 休眠期.....	96
3.14 注意事项与前景展望.....	98
<b>第 4 章 数值模型：浮游生态学理论的标准模式.....</b>	<b>100</b>
4.1 浮游植物的季节性.....	100
4.2 速率方程建模.....	101
4.3 简单的浮游生态系统模型.....	105
4.4 稍复杂的 NPZ 模型.....	111
4.5 微分方程数值求解中的一些问题.....	118
4.6 更复杂的模型：亚北极太平洋生态系统动力学.....	119
4.7 ERSEM-PELAGOS：欧洲和全球海洋的浮游生态系统过程模型.....	125
4.8 动物个体的生命周期.....	127
4.8.1 一个简单的例子.....	127
4.8.2 流体中的个体发育.....	131
4.9 种群动态.....	132
4.10 本章小结.....	133
<b>第 5 章 微生物的海洋：海水中的古菌、细菌、原生生物与病毒.....</b>	<b>135</b>
5.1 原核生物.....	137
5.1.1 古菌.....	137
5.1.2 细菌.....	138
5.2 浮游原核生物的分子系统学.....	139
5.3 浮游古菌的分布和分子系统学.....	143
5.4 真光层中细菌的丰度与生产量.....	145
5.5 细菌的呼吸和生长效率.....	147
5.6 通过溶解有机物（DOM）进行的食物链传递.....	148
5.7 溶解性有机物（DOM）和颗粒有机物（POM）的化学特性.....	153
5.8 微生物食物网中的营养盐再生.....	154
5.9 菌食者：摄食细菌的原生生物.....	154
5.10 病毒、病毒裂解细菌及病毒回路.....	157
5.11 植食性微型浮游生物.....	161
<b>第 6 章 浮游动物的动物学.....</b>	<b>162</b>
6.1 样品采集.....	162
6.2 浮游动物种类简介.....	164
6.2.1 原生生物.....	165
6.2.2 腔肠动物门.....	167
6.2.3 栉水母动物门.....	169
6.2.4 扁形动物门.....	170
6.2.5 触手冠动物.....	170
6.2.6 纽性动物门.....	170

6.2.7 环节动物门.....	170
6.2.8 软体动物门.....	170
6.2.9 节肢动物门.....	174
6.2.10 尾索动物门.....	179
6.2.11 脊椎动物门.....	181
6.2.12 毛颚动物门.....	181
6.3 美学.....	183
<b>第7章 海洋浮游动物的生产生态学</b> .....	184
7.1 摄食机制.....	184
7.2 摄食率及影响摄食率的因素.....	191
7.2.1 桡足类动物研究.....	193
7.2.2 其他中型浮游动物类群.....	198
7.2.3 原生生物的摄食和进食率.....	198
7.3 中型浮游动物生产量的测定.....	206
7.3.1 生长增量法.....	207
7.3.2 更多有关生长的研究成果.....	212
7.3.3 生理学方法.....	216
7.3.4 温度或食物可利用度控制着中型浮游动物的初级生产吗? ...	220
7.3.5 小型异养生物的次级生产量.....	224
<b>第8章 浮游动物的种群生物学</b> .....	225
8.1 繁殖生物学和繁殖力.....	226
8.1.1 桡足类动物的繁殖率.....	227
8.1.2 磷虾的产卵力.....	232
8.1.3 毛颚类动物的产卵量.....	234
8.1.3 尾海鞘是终生一胎.....	235
8.2 死亡率与死亡年龄分布.....	236
8.3 死亡的原因.....	244
8.4 生活史的变化.....	246
8.5 昼夜垂直迁移.....	250
<b>第9章 海洋水体中的食物网</b> .....	258
9.1 动物的摄食途径.....	259
9.1.1 消化道内含物分析.....	259
9.1.2 根据稳定同位素比例划分营养级.....	263
9.1.3 根据 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 比率鉴定有机物的主要来源 .....	269
9.2 海水中较低级别的营养转移.....	270
9.2.1 稀释实验.....	270
9.2.2 诱导营养级联.....	272
9.2.3 浮游植物生长与摄食的区域性比较.....	274
9.2.4 原生生物对大细胞浮游植物捕食的重要性.....	276
9.2.5 小型后生动物.....	278

9.3 自上而下的营养级联.....	279
9.4 海洋食物网模型: Ecopath 和 Ecosim.....	282
<b>第 10 章 海洋水体生境的生物地理学.....</b>	<b>286</b>
10.1 什么是“物种”.....	286
10.2 全球分布规律.....	287
10.3 太平洋的生物地理分布模式.....	292
10.4 分布模式的维持.....	295
10.5 生物多样性与群落结构.....	304
10.6 海洋水体生境中的物种形成.....	304
10.7 海盆的古生物地层学及相关的浮游生物地理学.....	308
10.8 绘制史前动物地理分布图.....	309
10.9 再谈物种的形成.....	312
10.10 物种真是这样形成的吗? .....	313
10.11 近海的分布及指示种的概念.....	317
<b>第 11 章 海洋生物的群系与区系分析.....</b>	<b>322</b>
11.1 朗赫斯特 (Longhurst) 的分析.....	322
11.2 西风带生物群系.....	323
11.2.1 亚北极太平洋.....	323
11.2.2 亚北大西洋.....	330
11.3 极地生物群系.....	344
11.3.1 大西洋区的亚区.....	344
11.3.2 北冰洋.....	349
11.4 亚热带环流生物群.....	356
11.4.1 亚热带海域寡营养的物理化学基础.....	357
11.4.2 初级生产者.....	358
11.4.3 限制性营养盐.....	361
11.4.4 固氮作用.....	366
11.4.5 较高的营养级.....	368
11.5 赤道生物群系.....	372
11.5.1 东部热带太平洋.....	372
11.5.2 大西洋赤道上升流.....	379
11.6 近海生物群系和沿海上升流生态系统.....	380
11.6.1 东边界流系统 (EBCS) .....	381
11.7 印度洋.....	386
<b>第 12 章 海洋动物对中层与深层生境的多重适应.....</b>	<b>390</b>
12.1 隐藏.....	392
12.1.1 颜色.....	392
12.1.2 反光面——银白色的侧面.....	393
12.1.3 反荫蔽.....	394
12.1.4 透明的身体.....	397
12.2 近乎黑暗环境中的视觉.....	398

12.2.1 鱼的眼睛.....	399
12.2.2 甲壳动物的眼睛.....	401
12.3 深海摄食.....	404
12.3.1 海洋中层带的（几乎）一切都很慢.....	404
12.3.2 极其高效地利用能量.....	407
12.4 海洋中层带动物的繁殖.....	411
<b>第 13 章 深海沉积物的动物区系.....</b>	<b>413</b>
13.1 取样装置.....	414
13.2 巨型动物——深海中最大的居民.....	418
13.3 大型动物——选择性摄食者.....	421
13.4 微型与小型动物.....	426
13.5 深海梯度与表层生产力.....	430
13.5.1 沉积物中的深度.....	430
13.5.2 丰度随水体深度的变化.....	430
13.5.3 深海物种的多样性.....	432
13.6 底栖生物地理学.....	440
13.7 海底资源.....	442
13.7.1 颗粒物“雨”.....	442
13.7.2 沉尸和溃水木头.....	449
13.8 深海中的季节循环.....	451
<b>第 14 章 底栖生物群落生态学概观.....</b>	<b>454</b>
14.1 群落的定量分析.....	455
14.2 更多有关底栖生物群落的排序.....	465
14.3 群落分析——功能群方法.....	468
14.4 底栖动物运动与摄食.....	475
14.5 总体底栖过程.....	465
14.5.1 生物扰动作用.....	465
14.5.2 沉积物的生物塑形.....	485
14.6 底栖生物的总体新陈代谢.....	486
14.6.1 测定方法.....	486
14.6.2 测定结果.....	488
14.7 食物供给与新陈代谢的关系.....	490
14.8 群落响应.....	493
14.8.1 大西洋时间序列.....	494
14.9 本章结语.....	496
<b>第 15 章 海底热液.....</b>	<b>497</b>
15.1 化能合成.....	500
15.2 热液喷口区动物的生物地理学.....	502
15.3 “魅力非凡”的喷口无脊椎动物之代表.....	504
15.3.1 巨型管虫.....	504

15.3.2 庞贝蠕虫 .....	508
15.3.3 盲虾 .....	512
15.3.4 鳞脚腹足类.....	514
15.3.5 深海双壳类 .....	515
15.4 喷口周围动物群的排布.....	516
15.5 喷口的寿命和在新喷口的定植.....	517
15.6 生命起源地.....	518
<b>第 16 章 海洋生态学与全球气候变化.....</b>	<b>523</b>
16.1 全球变暖和 CO <sub>2</sub> .....	524
16.2 CO <sub>2</sub> 和冰期—间冰期旋回.....	534
16.3 向海洋施铁肥来延缓全球变暖.....	542
16.4 海洋环境和生物群的年代际变化.....	544
16.4.1 CPR 的结果: 不断变化的大西洋东北部.....	546
16.4.2 CalCOFI: 加利福尼亚洋流的变化.....	551
16.4.3 Odate 项目 .....	553
16.4.4 关于年代际旋回.....	554
16.5 物候学效应.....	555
16.6 厄尔尼诺事件给我们的经验教训.....	556
16.7 海洋酸化.....	560
16.8 本章小结.....	561
<b>第 17 章 渔业海洋学.....</b>	<b>563</b>
17.1 群体或“单位”群体.....	563
17.2 动力学方法.....	569
17.2.1 群体规模 .....	570
17.2.2 补充量.....	576
17.2.3 生长量.....	579
17.2.4 自然死亡率.....	583
17.2.5 渔获量和渔业死亡率.....	584
17.3 渔业经济学 .....	589
17.4 稳态变化.....	590
17.5 有关术语的注释.....	597
17.6 世界渔业现状.....	598
17.7 生态影响.....	602
17.8 最后的话.....	606
<b>参考文献 .....</b>	<b>607</b>
<b>彩图 .....</b>	<b>698</b>