

DOI: 10.5846/stxb201401240177

曲长风, 宋金明, 李宁. 水母消亡对海洋生态环境的影响. 生态学报, 2015, 35(18): - .

Qu C F, Song J M, Li N. The effects of jellyfish decomposition on marine ecological environments. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(18): - .

水母消亡对海洋生态环境的影响

曲长风^{1,2}, 宋金明^{1,*}, 李 宁¹

1 中国科学院海洋研究所, 青岛 266071

2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要:近年来全球水母出现频率呈增加趋势,水母暴发已成为一种海洋生态灾害,可使海洋生态系统正常的结构和功能失常,同时水母暴发后的消亡对海水生态环境有重要影响,因此,对海洋水母消亡的生态环境影响研究意义重大。本文系统总结了水母消亡的观测及方法、水母沉降速率及影响因素,重点探讨了水母消亡对海水中生源要素、溶解氧、酸碱度及海洋生物群落的影响,并对水母生物量的增加与海洋系统的耦合关系进行了初步评估。水母消亡是持续性快速反应过程,消亡速度主要受沉降速率与腐烂速率影响,水母的平均沉降速率可达 850—1500 m/d,腐烂系数为 0.67—1.12 d⁻¹;水母死亡后向水体释放 DOC (dissolved organic carbon) 速率为 0.36 mg g⁻¹ d⁻¹, DON (dissolved organic nitrogen)、DOP (dissolved organic phosphorus) 释放速率分别为 (7182 ± 2934) μmol m⁻² h⁻¹、(725 ± 124) μmol m⁻² h⁻¹, NH₄⁺、PO₄³⁻ 的释放速率分别为 (2044 ± 519) μmol m⁻² h⁻¹、(287 ± 47) μmol m⁻² h⁻¹;消亡时水体呈酸性, pH 降幅可达 1.3;平均耗氧量可达 65.5 μmol kg⁻¹ h⁻¹。水母消亡对生源要素循环及其生物地球化学过程产生影响,死亡水母既可被微型、小型食腐动物吞食,直接参与海洋生物食物链,又可为微生物提供溶解有机物质,影响浮游生物的聚集分布与生物量,还可使水体酸化并形成低氧区。所以,水母消亡对海水环境的影响巨大,值得深入探讨。

关键词:水母消亡;生态环境影响;生源要素

The effects of jellyfish decomposition on marine ecological environments

QU Changfeng^{1,2}, SONG Jinming^{1,*}, LI Ning¹

1 Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: In recent years many articles state that jellyfish populations have been increasing worldwide in global oceans. Jellyfish blooms have been one of the marine ecological disasters that have many negative effects on marine eco-environments and human activity and eventually damage the normal composition and function of marine ecosystems. Jellyfish decomposition is associated with the end of jellyfish blooms, and it also plays an important role in marine ecosystems and has enormous influence on the ecological environments. However, previous studies have paid less attention to jellyfish decomposition as compared with jellyfish blooms, so research on the effects of jellyfish decomposition on marine ecological environments is of great significance. We compile and discuss the existing evidence on decomposition of jellyfish blooms, the strategic and observational oceanographic techniques of monitoring jellyfish fall and decomposition, the sinking rate of jellyfish corpses and the factors that influence jellyfish fall and decomposition. The influence of jellyfish decomposition on biogenic elements, dissolved oxygen, seawater acidity, and the marine biological community is analyzed. The relationship between the increase of jellyfish biomass and the marine ecosystem is preliminarily assessed. Compiling and analyzing the existing results of the research on jellyfish decomposition, we conclude that the processes of jellyfish decomposition are fast,

基金项目:国家重点基础研究(973)项目(2011CB403602);国家自然科学基金(41376092)

收稿日期:2014-01-24; **网络出版日期:**2014-11-19

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jmsong@qdio.ac.cn

transitory, and persistent. Decomposition speed was mainly influenced by sinking speed and decay coefficients. Jellyfish sank between 850 and 1500 m/d on average, and decay coefficients varied from 0.67 to 1.12 d⁻¹. The mean release rate of dissolved organic carbon (DOC) of dead jellyfish was 0.36 mg g⁻¹ d⁻¹. The efflux of dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic phosphorus (DOP) was (7182 ± 2934) μmol m⁻² h⁻¹ and (725 ± 124) μmol m⁻² h⁻¹ respectively, while the efflux of NH₄⁺ and PO₄³⁻ reached (2044 ± 519) μmol m⁻² h⁻¹ and (287 ± 47) μmol m⁻² h⁻¹ respectively. As jellyfish decomposed, the ambient water environment became acidic and hypoxic and even anoxic. The pH of water decreased by 1.3, and the dissolved oxygen demand reached 65.5 μmol kg⁻¹ h⁻¹ on average. These results further suggest dead jellyfish are a valuable source of biogenic elements that directly influence the cycles and biogeochemical processes of biogenic elements. Dead jellyfish can be consumed by mini- and micro-scavengers and returned to the faunal food web to compensate for the reduced energy. Dissolved organic matter leaching from dead jellyfish fuels other microbial communities and enters the microbial loop, which can influence distribution and biomass of microbial communities. Furthermore, the large amount of biogenic elements from aggregations of dead jellyfish may cause secondary ecological disasters, such as red and green tides. Additionally, decomposition of jellyfish blooms can cause seawater acidification and low dissolved oxygen and finally lead to acidic and hypoxic or anoxic conditions, which may induce mass mortality in other marine organism. Overall, decomposition of jellyfish blooms has tremendous influence on marine environments. Basic information on mechanisms of jellyfish decomposition is still unknown, so further investigation is worthwhile. We summarized the existing evidence on jellyfish decomposition and the sinking of dead jellyfish and discussed the influence of jellyfish decomposition on the marine ecosystem to provide basic data for studying the mechanisms of jellyfish blooms and decomposition.

Key Words: jellyfish decomposition, eco-environmental effects, biogenic elements

作为海洋大型浮游动物的水母,其种类多、数量大、分布广,在浮游动物群落中占有相当重要的地位。近年来不同种类水母在全球许多海域里频繁出现,在部分海域出现大量暴发^[1-2],例如:地中海沿岸(西班牙、以色列沿岸)^[3-4]、阿拉伯海沿岸(阿曼湾、波斯湾)^[5]、亚洲东部海域(中国渤海、黄海、东海、日本海)^[6-10]以及北大西洋与北太平洋的某些海域(爱尔兰海、苏格兰沿岸、白令海)^[11-12]等均出现过不同程度的水母暴发。大量水母聚集可导致浮游动物以及鱼类大量减少,间接导致浮游植物增多,引发赤潮、绿潮等次生灾害,造成生物地球化学途径和食物网的改变。水母暴发也可影响社会经济发展,对海洋渔业,对沿海工业和旅游业带来重大损害,甚至对人身安全和生命造成损失。不仅损坏渔具、拖网,影响打捞作业,减少渔获量,影响船舶的正常航行,阻塞核电厂与发电厂的水循环系统,而且还蜇伤游人,致使滨海旅游设施关闭,水母腐烂散发恶臭,影响滨海水质安全。水母的暴发已经成为近年来新型的近海生态灾害,严重影响海洋生态系统的结构和功能及人类生产,对海洋生态环境和人类活动造成较大威胁与损害。

水母的暴发及消亡机制研究已成为了当前海洋生态环境科学的研究热点之一,水母暴发后可在较短的时间段内死亡,出现大量水母尸体聚集现象,可对海洋生态系统特别是对生源物质循环及生物群落有着重要影响,因此水母暴发-消亡机制及效应研究至关重要。本文系统总结了水母消亡的观测及方法、水母沉降速率及影响因素,重点探讨了水母消亡对海水中生源要素、溶解氧、酸碱度及海洋生物群落的影响,对水母生物量的增加与海洋系统的耦合关系进行了初步评估,以期为深入揭示水母消亡对海洋生态系统的影响以及系统的研究水母暴发消亡机制提供基础。

1 海洋水母消亡的过程

1.1 水母消亡观测

水母暴发通常可维持数天或几周,暴发后,由于水母老化死亡、食物缺乏以及水体环境中温度改变等因素,水母开始下沉并伴随死亡,垂死或死亡水母在下沉到海底过程中,水母体进行分解。水母自然下沉消亡现

象已在日本海、阿拉伯海、挪威海、红海等许多海域被观察到^[13-17],研究者将海洋中这种胶质动物下沉分解的现象命名为 Jelly-falls^[18],即水母下沉消亡。Jelly-falls 被认为是点源有机物质的输入,水母尸体在水体中下沉期间重新矿化为溶解有机无机组分,并最终引起海底水母类颗粒有机物质的积聚。水母的季节性下沉往往发生在强烈海流上涌之后或温带/近极地地区春季水母暴发之后及晚春或早夏之后,其中水母暴发后消亡是水母下沉的最主要来源,所占比例大于 75%^[18]。水母下沉消亡现象可通过多种技术观测到,主要包括大规模地区性措施,如建立深海天文台网和近海科学平台及与产业合作;中规模地方性措施,如远程控制潜水器,船只拖曳摄影、静止摄影、定时摄影,拖网,声学/电学标记研究;小规模措施,如沉积物捕获装置,自由漂浮剖析工具及沉积物基因工具等^[18],目前应用最为广泛的为录像技术和摄影技术。

水母下沉(Jelly-falls)始于垂死或死亡水母的垂直下沉,在水母下沉过程中,水母体或水母碎屑可被某些动物吞食,对于高能量的陆架边缘海来说,这种情况极少发生,但对于食物短缺的深海,死亡水母也是一种有效的养分输入;水母释放的溶解有机物质既可被浮游细菌和其他微生物当作养料,也可被浮游动物吸收^[19-22]。到达海水-沉积物界面的水母体去向主要包括:第一,水母体是某些海底食腐动物、无脊椎动物的食物来源,可能被食腐动物消耗掉进而重新回到动物食物链中。第二,水母体释放的有机物质既可作为浮游细菌和其他浮游微生物的原料,供给微生物能量,对微生物群落有重要贡献;也可被小型和微型浮游动物吸收,将能量返还到浮游食物网中,其余未被消耗的部分有机无机物质是营养盐的重要来源,该过程是水母对海洋贡献的主要过程。第三,水母剩余残屑及水母体释放的未被利用的颗粒态物质会下沉到海底沉积物中,进入生物地球化学循环,除为海底底栖生物提供营养外,可增加深海层的沉积碳、氮、磷量。

水母下沉到海水-沉积物界面后,开始迅速腐烂,一般在 4—7 d 内一只完整的水母即可完全分解。腐烂初期,水母块体迅速分解,水体变为棕红色,并有恶臭,水体表面开始出现一层白色薄膜;随着消亡分解的进行,水母块体逐渐变小,水体颜色逐渐变淡变为棕黄色,恶臭加剧,水体有粘性;腐烂后期,水体中水母已基本消亡完全,残留白色絮状物,并形成棕色沉淀物,水体变为淡白色,仍有恶臭;至水母体完全消亡时,水体变为淡白色,基本无粘性,水体底部有棕色沉淀^[23-24]。水母消亡后的养分释放及其与微生物的关系以及溶解氧的研究是水母消亡研究的主题,也有学者研究水母消亡对海洋环境其它参数的影响,但是目前来说,水母消亡的研究仍相对较少。

1.2 水母的沉降速率

不同种类水母有不同的下沉深度,以至于一些水母种类可以运移至海底,成为大陆架边缘和深海底栖生物群落的重要资源,而另一些在水体中被完全矿质化。水母下沉到海底之后可能留在原地也可能被运移到其他地方^[14],被当地的动物和微生物群落消耗掉。水母的下沉深度是水母作为生物泵进行物质与能量运移的重要影响因素。水母下沉深度受到很多因素的影响,既取决于水母本身的大小及暴发密度,又受沉降速率、腐烂速率、海水温度、深度、海涌大小、海水流速等环境因素影响,还受外界食腐动物的清除速率及微生物的矿化速率等生物影响,这些影响可改变水母下沉时物质与能量的分配。表 1 为不同种类水母的沉降方式及速率,可见在不考虑其他外界影响的情况下,水母的下沉速率非常快,沉降时大都成细长形、卵形或者球形,平均沉降速率在 850—1500 m/d,大于浮游植物颗粒物和及其它浮游动物的尸体,如水骚为 140 m/d,片脚类为 900 m/d,毛颚类为 400 m/d,桡脚类为 30—700 m/d,缘叶水母(*Periphylla periphylla*)的沉降速率更可达到 3892 m/d^[25]。

除受温度、深度、流速、海涌以及外界生物等不可控的因素影响外,水母的沉降速度主要受自身性状影响,水母的元素组成影响有机体的材料密度,沉降速度会随水母生物量的增加而增加;另一个重要影响因素是水母体的形状和沉降方向,水体的阻力系数会随水母体形状而改变,因此,呈球形或卵形的水母较细长形的水母沉降速度快,同时细长形水母往往有黏液尾巴,会增加阻力从而减少整体的沉降速率;此外矿质化元素的变化也会影响沉降速率,例如消亡水母 C/N 比先迅速增加后降低^[22],导致出现随沉降深度增加而沉降速率降低的现象。水母的腐烂速率也是可变的,腐烂动态除受温度、盐度等因素影响外,与水母的自身重量有重要关

系, Titileman 等^[22]将水母在消亡过程中的湿重与时间进行拟合, 曲线呈指数变化: $y = ae^{-bx}$, 其中 y 为湿重 (g), x 表示消亡时间 (天), 系数 a 随着水母湿重的增加而增加, 不同湿重的拟合曲线与系数差异显著, 系数 b 可作为腐烂系数, 其范围在 $0.67\text{--}1.12\text{ d}^{-1}$ 之间, 由于水母从 200 m 下沉到 3000 m 时, 腐烂程度较小^[18], 因此可认为在此距离范围内腐烂速率对沉降深度的影响较小。目前为止, 由于缺少充足的水母沉降深度及沉降速率等的记录, 因此水母作为营养泵的运输效率、运输量等仍然未知。

表 1 不同种类水母的沉降方式及沉降速率^[25]

Table 1 Sinking pattern and sinking rate of different jellyfish species of experiment summary

物种 Species	纲 Class	沉降物质 Material	沉降速率* Sinking rate (m/d)	沉降形状 Sinking shape	沉降方向 Sinking orientation
<i>Cyanea</i> sp.	钵水母	身体全部	1018 ± 175	卵形	横向
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	栉水母	身体部分	1487 ± 1126	卵形	纵向
<i>Salpa thompsoni</i> 1	海樽	身体全部	868 ± 489	细长	纵向
<i>Salpa thompsoni</i> 2	海樽	身体全部	1150 ± 401	细长	横向
Lobate ctenophore 1	栉水母	身体全部	424 ± 228	细长	纵向
Lobate ctenophore 2	栉水母	身体部分	1175 ± 250	细长	纵向
<i>Limacina helicina</i>	翼足类	身体全部	1681 ± 149	球形	—
<i>Pyrosoma atlanticum</i>	海樽	身体全部	1278 ± 133	圆柱形	横向
<i>Periphylla periphylla</i>	钵水母	身体全部	3892 ± 3005	球形	—
<i>Cymbulia peroni</i>	翼足类	身体全部	2183 ± 548	球形	—
<i>Pelagia noctiluca</i>	钵水母	身体全部	1102 ± 311	卵形	纵向

* 平均值 $\pm$ SD

2 水母消亡对海洋环境的影响

水母消亡对海洋生态系统的影响概括起来主要包括两方面, 对海洋环境的影响以及对海洋生物的影响, 具体可用图 1 来描述。水母大量聚集死亡使水母携带的生源要素发生形态的变化和转移^[21,26-27];

水母消亡时除自身消耗氧气外, 其不渗透性组分可能会沉到海底, 导致海底沉积物中的氧气输入减少^[14,24,26], 形成低氧区, 给其它海洋生物的氧气消耗带来影响; 水母消亡使周围海水出现酸化现象, 影响水体酸碱环境; 海洋中以死亡水母为食的生物, 例如食腐动物^[14-17]可很好的消化水母碎屑, 水母聚集消亡增加了浮游动物与微生物的丰度与生物量^[13,28-29]。水母通过对海洋环境及海洋生物的影响改变了海洋生态系统, 还可引起其它海洋灾害的发生, 例如富营养化、赤潮、绿潮及其它物种的暴发或者死亡等, 增加的水母生物量可增加水母中物质向海洋底层物质的转移, 从而加强与水母有关的生物地球化学进程和生态学进程。

2.1 水母消亡对海水中生源要素的影响

水母消亡对海洋生态系统中生源要素的动态变化具有重大影响, 水母是生源要素从浮游区域转移到海底沉积物的媒介, 也是有机物质从深海环境进入浮游食物链和其它海洋生态循环的营养途径。水母暴发后消亡可引起大量养分的快速释放, 显著改变周围环境中养分状况。由于水母下沉速度很快, 水母的消亡多发生在沉积物-海水界面。水母消亡时, 水母群变成一个大的养分储存库, 释放的碳、氮、磷既有可能溶解于海水中, 也有可能降落到沉积物表面, 成为沉积物的一部分, 因此死亡水母是生源要素的重要来源, 对海水及沉积物中生源要素的含量变化及形态分布有重大影响。

水母体水分含量非常高, 超过 97%^[26], 有机物质的含量不足 3%, 属低能量密度种群, 能量组成仅为 $0.5\text{--}6\text{ kJ g}^{-1}\text{ dm}^{-1}$ (dm: dry mass, 干重)^[27], 水母体内 C、N 含量分别约占水母干重的 1.40%—42.75% 与 0.54%—13.64%, C/N 仅为 2.58%—6.33%^[26], 高水分、低有机物质含量及较低的 C/N 使水母极易腐烂。Larson 等^[26]将水母体的 C、N 含量与水母的无灰干重进行了换算: $C\% DW = -5.20 + 0.50 AFDW\% DW$; $N\% DW = -0.95 + 0.13 AFDW\% DW$ (AFDW: ash free dry weight, 无灰干重; DW: dry weight, 干重), 由于水母体 C、N 总量占到

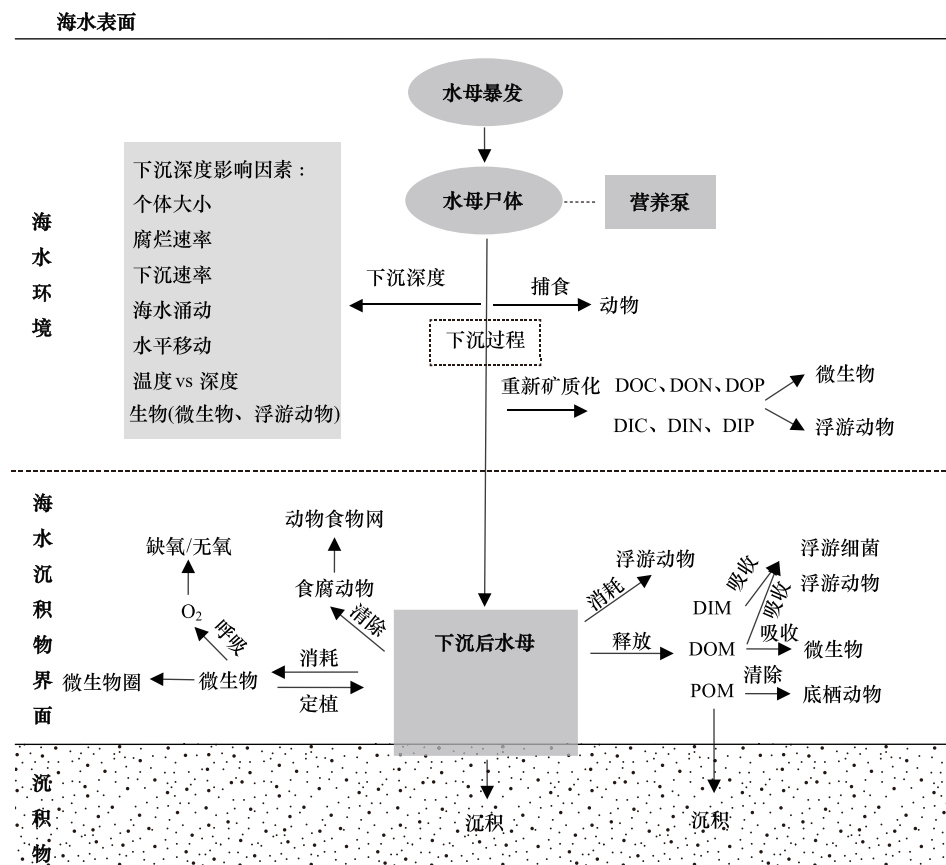
图1 水母消亡过程及其与海洋生态系统的关系^[18]

Fig.1 Processes of jellyfish decomposition beginning with sinking to deposition at the seabed and its relationship with marine ecosystem

DOM:溶解有机物 dissolved organic matter, DIM:溶解无机物 dissolved inorganic matter, POM:颗粒有机物 particulate organic matter, DOC:溶解有机碳 dissolved organic carbon, DON:溶解有机氮 dissolved organic nitrogen, DOP:溶解有机磷 dissolved organic phosphorus, DIC:溶解无机碳 dissolved inorganic carbon, DIN:溶解无机氮 dissolved inorganic nitrogen, DIP:溶解无机磷 dissolved inorganic phosphorus

水母无灰干重的 90% 左右, 因此认为水母无灰干重可很好的表征水母的 C、N 含量。虽然水母个体的能量密度较低, 但是水母暴发后聚集的水母群体则会形成一个大的碳氮储备库, 例如中国河北秦皇岛 2008 年发生过海月水母的暴发, 清除水母达到了 4000 t^[10], 按照海月水母干重占湿重的 3.07%—3.91%, 无灰干重占干重的 25%—46% 计算^[28], 此次水母暴发可提供的 C 和 N 量分别约为 8.96—27.84 t 和 2.82—7.87 t, 由此可见聚集的大量水母在海洋中可作为养分泵, 增加海水与沉积物中的生源要素量, 改变生源要素的资源分布。

大量水母消亡时, 水母体是水体的主要碳源^[14-17], 可改变海水中碳的循环路径。水母体中的碳既可以溶解有机碳的形式释放到水体中, 经浮游细菌利用返还到浮游系统中, 又可以颗粒碳的形式沉降到海底, 增加沉积物中的碳沉积量。研究表明, 水母体的碳含量与水母的湿重成正比, 水母的湿重可通过以下公式来传递水母体的碳量: $\text{mg C ind}^{-1} = 0.867 \times \text{g ww ind}^{-1} + 20.85$ ^[29] (ww: wet weight, 湿重), 由此可见水母聚集后死亡可形成大型碳库, 向外界输送大量的 DOC (dissolved organic carbon) 和 POC (particulate organic carbon), 水母的数量越多, 个体越大, 输送的碳量越多。水母死亡后向水体释放 DOC 速率约为 $0.36 \text{ mg C g ww}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ^[22], 而直径为 9.5—18 cm 的活体水母 DOC 的释放率为 $0.007—0.016 \text{ mg C g ww}^{-1} \text{ d}^{-1}$, 平均值为 $0.012 \text{ mg C g ww}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ^[21], 可见死亡水母中 DOC 的释放速率是活体水母 30 倍。以中国东海水母丰度较高的 2003 年为例, 9 月份水母的最高生物量约为 30000 kg/h, 即约为 1350 g/m^2 ^[30], 当水母消亡时, 1 m^2 的水母体每天可释放的 DOC 约为 480 mg C, 虽然水母消亡仅仅持续几天或几周, 但其影响是巨大的, 东海中 DOC 的浓度范围仅为 0.44—12.03 mg/L^[31]。水母下沉腐烂对下沉附近的沉积物中的 C 贡献可达 $(568 \pm 84) \text{ mg/m}^2$ ^[32], 可见大规模的水母腐烂对

水体中的碳循环影响巨大,可为海水-沉积物界面提供碳源。水母释放的 DOC 经浮游细菌消耗,增加细菌的碳代谢,使碳流入细菌群落,最终使水母体中的有机碳重新回到食物链中,将大量水母聚集的能量返还到高级营养级中,大量 POC 流入沉积物中增加了沉积物中的碳储备,导致碳的生物地球化学功能的转变。

水母暴发后的消亡是海洋系统营养盐的重要来源之一,水母消亡释放的大量养分可显著改变周围环境中的营养盐动态,也可导致大量颗粒态养分流入沉积物,影响海洋初级生产。水母体溶解时,体内的蛋白质贡献溶解有机无机氮,脂类和核酸贡献溶解有机磷,水母体养分的释放在水母消亡的最初几天非常迅速,随后逐渐减慢,水体中的氮、磷含量与形态比例都随之发生变化,各形态含量均有不同程度的增加,消亡初期主要以溶解态的形式存在,随后主要以颗粒态的形式存在。研究表明,水母分解时,大量 NH_4^+ 被释放到水层中,最高可达 $(2044 \pm 519) \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$,是未加水母的 9 倍,整个过程中 NH_4^+ 的释放比未加水母的对照增加了 454%; DON 最高可达 $(7182 \pm 2934) \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$,是未加水母的 8 倍,整个过程中 DON 的释放比对照增加了 316%; PO_4^{3-} 最高达 $(287 \pm 47) \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$,是对照的 448 倍, DOP 最高达 $(725 \pm 124) \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$,是对照的 25 倍^[33]。可见,水母体释放的物质中有机物质含量要高于无机物质。就氮、磷而言,氮的释放速率比磷高一个数量级,二者的释放均分为两个阶段,在初期阶段,水母体内的氮、磷迅速进入水体中,溶解态氮、溶解态磷,总氮、总磷的浓度均迅速增加,氮达消亡中最高浓度,总氮与溶解态氮的最大释放速率分别为 $56.0 \text{ mg kg}^{-1} \text{d}^{-1}$ 与 $42.4 \text{ mg kg}^{-1} \text{d}^{-1}$;后期阶段,溶解态氮、总氮浓度降低,磷达消亡中最高浓度,总磷与溶解态磷的释放速率分别为 $3.72 \text{ mg kg}^{-1} \text{d}^{-1}$ 与 $2.64 \text{ mg kg}^{-1} \text{d}^{-1}$ ^[34]。同样以 2003 年的东海为例,水母消亡时, 1 m^{-2} 的水母体每天可释放的总氮与溶解态氮分别为 75.6 mg 与 57.3 mg,总磷与溶解态磷分别为 5.02 mg 与 3.56 mg。除了增加水体中的溶解态养分外,大规模水母的腐烂对海底的养分循环影响巨大,水母中颗粒态养分的沉降,可增加海底层的沉积氮、磷量,水母下沉腐烂对下沉附近的沉积物中氮的贡献为 $(88 \pm 13) \text{ mg/m}^2$ ^[32]。水母释放的氮、磷为浮游植物提供重要的初级生产资源,马赛克水母 (*Catostylus mosaicus*) 排放 NH_4^+ 为澳大利亚伊拉瓦拉湖的浮游植物提供了 8% 的 N^[35]。海月水母释放的 NH_4^+ 、 PO_4^{3-} 分别为日本濑户内海浮游植物提供了 10.0% 和 21.6% 的 N 和 P^[36]。

综上所述,水母在海洋生源要素的循环中扮演重要角色,显著影响海洋生态系统中碳、氮、磷的循环。消亡水母作为一个大的养分泵,将水母体通过捕食而摄取的营养物质经腐烂分解向水体中释放有机无机物质,使碳、氮、磷重生,改变海水中生源要素的分布形态与含量;消亡产生的含碳、氮、磷残骸汇入海洋底部,一部分直接成为沉积物富集,一部分经沉积物中微生物矿化进入水体再循环。水母重生的无机物质为浮游植物的初级生产提供了少量但重要的养分,溶解有机物质可支持浮游细菌及微生物的生产,可见,水母消亡释放的生源要素不仅在海水及沉积物碳、氮、磷循环中起着重要作用,而且影响其他海洋生物的生存繁衍,对整个生物地球化学循环都有重要意义。此外,大量氮、磷的释放导致海水局部养分含量的剧烈增加,可引起富营养化、赤潮、绿潮等次生生态灾害。

2.2 水母消亡引发的海水溶解氧的变化

水母较其他海洋鱼类更能耐受和适应低氧环境,低氧环境的出现为水母暴发提供了有利条件^[37],反过来水母暴发后消亡对低氧环境的出现有着正反馈作用。首先大规模的水母聚集本身耗氧加剧,造成水母聚集区溶解氧的减少,水母死亡后,水母迅速下沉并自溶分解,水母组织细胞中的养分释放到水体,使微生物活动加剧,耗氧量增加,同时不透水胶体碎屑将导致流入沉积物中氧气的减少^[14],可导致海底局部低氧或无氧环境。

水母消亡可引起海水中溶解氧浓度的显著降低,并随消亡的进行保持持续的降低。West 等^[33]研究表明,马赛克水母消亡过程中的最大沉积耗氧量可达 $(6161 \pm 3422) \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$,是无水母水体的 9 倍,整个消亡过程中平均沉积耗氧量相比无水母水体增加 209%;宋金明等^[23]研究发现沙海蜇 (*Nemopilema nomurai*) 消亡过程中平均耗氧量可达 $65.5 \mu\text{mol kg}^{-1} \text{h}^{-1}$,水体饱和度仅为 8.3%—13.3%,海水温度和酸碱度的变化也可增加水母消亡耗氧量,由海水温度和 pH 值变化形成的低氧区更为严重。水母尸体腐烂所释放的大量养分导致细菌生物量和生长速率的增加^[38],显著改变周围环境中的氧气含量,这可能是水母消亡导致溶解氧消耗的

主要原因。水体溶解氧的减少可引起其他不耐低氧生物的死亡,形成一系列连锁反应,加重溶解氧的消耗,形成大范围的低氧无氧区域;低氧可影响海洋生物行为、生长、生殖及其生存方式,导致某些海洋生物的丰度下降,改变海洋生态系统的种群组成及食物链的营养途径,不仅危害海洋生物的多样性,而且影响海洋生态系统功能的稳定性;再者水体溶解氧的减少会增加海水-大气界面溶解氧的梯度,使大气中氧气进入海水,间接影响空气中的氧气含量,对陆地生态系统产生一定的影响。

2.3 水母消亡对海水酸碱度的影响

海水酸碱度是影响海洋生态环境的重要指标。水母消亡时,水母周围水体的 pH 值会发生变化,水母消亡的最初阶段,水体 pH 值会迅速减小,减小幅度可达 1.3 个单位,随着水母分解的持续进行,水体 pH 值会逐渐升高并稳定,最终可保持在 7.2—7.6^[24]。由此可见,水母在消亡时,可能产生一个瞬时的酸性环境,并随着水母分解的进行,酸性环境被缓解,水体 pH 值回升,待水母分解完全,水体 pH 值保持稳定,但仍比水母消亡前低。研究表明,水母体有机物质中包括大量的蛋白质,占有机物质总量的 72% 左右^[28],蛋白质经微生物的厌氧代谢产生大量的氨基酸,这可能是水体 pH 值降低的主要原因之一,而浮游细菌等微生物的增多也可能是水体迅速酸化的原因。水母体中的甾醇类、核苷类、甘油醚类、甘油酯类、长链醇类、长链酰胺类等有机小分子物质^[39],可经氧化生成酸性有机物质,增加水体酸度,随着水母分解的进行,氨基酸被分解为 NH_4^+-N ,其他酸性有机物质被微生物消耗掉,使水体 pH 值逐渐增加,至水母分解完全时,未被消耗的溶解有机酸性物质使水体仍呈酸性。此外,海水盐度减小、温度降低或者 pH 值减小都会使水母分解时水体酸化情况更加严重^[24]。水母消亡时所产生的海水酸化现象,可影响海水中物质的存在形式及生物活性,改变某些物质的分布浓度及可利用性,从而对海水中物质的生物地球化学过程产生影响;海水酸化不仅可损害某些海洋生物的组织器官,尤其是对酸碱敏感物种,影响其生理代谢和生长发育,导致其行为方式的改变,还会影响消亡附近生物的生存和繁殖,尤其消亡初期的迅速酸化可能造成某些生物的死亡,从而改变海洋食物链和海洋生物结构,最终可导致海洋生态系统稳定性的破坏,影响海洋生态系统的平衡。

3 水母消亡对海洋生物群落的影响

通过对水母胃的内含物组成分析^[40]与稳定同位素及脂肪酸组成分析^[41]可判断水母的饮食来源以及在食物链中的营养关系,浮游动物(如挠足动物和端足动物)、鱼类幼虫和鱼卵都可作为水母的食物,浮游动物是水母的主要食物来源,水母的营养级在浮游动物和高级食肉鱼类之间。水母作为浮游动物与鱼类幼虫及鱼卵的捕食者以及其他以浮游动物为生的海洋动物的竞争者,大量水母聚集可影响浮游动物与鱼类的数量,间接影响浮游植物的数量,改变浮游生物的聚集分布以及海洋系统的食物链,因此大量水母消亡可以缓解海洋浮游动物与鱼类的捕食与竞争压力。

水母消亡对海洋生物的数量变化有一定的影响,对海洋初级生产也有着重要的作用。水母消亡对海洋生物影响最大最直接的有两类,首先是微型和小型浮游动物^[38],水母体或者水母碎屑是某些海底食腐动物、无脊椎动物的食物来源,如珊瑚虫^[16]、甲壳类动物^[13]、棘皮动物^[16]等,腐烂的水母可作为海底碎屑的来源,由于深海中食物的限制,下沉水母可作为营养输入^[27],相比其他食物的分散,水母尸体大规模聚集可能导致食腐动物的聚集,水母释放的营养物质也可被浮游动物消耗掉^[22,33];其次死亡水母的命运与为微生物群落组成有着重要关系^[21,33],水母腐烂时水体周围细菌显著增多,水母释放的溶解有机物质(主要是 DOC)是浮游细菌的主要溶解有机碳来源^[19-20],细菌通过细胞外酶可分解利用水母释放的大部分有机物质,水母消亡释放大量养分也可导致细菌附着基质数量和质量的改变,影响细菌界的组成和活性。另外,水母下沉可为微型动物和微生物界提供生殖环境,固着生物体同样可消耗水母释放的有机营养物质^[16,42],同时水母消亡所引起的低氧/无氧以酸性环境可导致其他海洋生物的死亡。水母暴发后消亡对浮游动植物、微生物及其他海洋生物的影响可改变海洋生物资源的生物量、群落结构及正、常的生长代谢过程,导致海洋生物营养级及能量流动的变化,从而影响海洋生态系统的生物平衡;水母暴发后消亡可间接影响高营养级海洋渔业资源,使渔业资源量及

种群结构发生改变,给人类的渔业资源带来影响。

4 总结与展望

近年来,水母的异常暴发已成为世界许多海域频繁发生的生态灾害,引起国际上广泛关注,水母的大量繁殖对海洋渔业、沿海工业、旅游业以及海洋环境和海洋生态系统等都可能造成严重威胁,但水母暴发持续时间较短,暴发后的水母消亡对海洋生态系统的结构和功能有重要影响。水母暴发后的消亡使水体产生不利于生物生存的恶劣环境,例如低氧、酸化等,但另一方面,其消亡可支持海洋生态系统的养分循环,水母消亡释放出的生源物质又可直接参与海洋生物食物链的传递,维持海洋生物种群的繁衍,释放的碳、氮、磷对海洋生源要素循环影响巨大,直接参与全球气候变化和生态环境变化。但是由于水母本身非常脆弱,易破裂,难取样,难观测等特殊的生物学和生态学特性,使水母相关研究异常困难,加之对水母的生命周期、数量变动及与海洋环境的相互影响等缺乏相应的科学数据,需进行大量的试验以及海洋调查以弥补数据和证据方面的不足。虽然目前还没有足够的证据来证明全球水母数量增加是以后水母发展的一种必然趋势,但不可否认水母的增加已经造成了人类的经济损失以及对海洋生态系统的破坏,目前为止水母暴发的机理、水母消亡与环境的相互关系以及水母暴发的预报治理等仍未有确切的定论,研究水母暴发消亡的原因、与环境的作用关系及如何应对预防仍是一个世界性难题,因此对水母暴发消亡等的相关研究仍是科学界的关注重点,需加大力度。

今后水母消亡的生态环境效应研究应特别关注:1)水母作为养分泵的运转机制,水母消亡时释放的碳、氮、磷的形态变化、变化趋势及变化原因;2)水母消亡时的物质转换与特征物质的释放,特征物质的分离鉴定以及特征物质对海洋生物的促进抑制作用研究,水母消亡的恶臭来源,水母消亡所引起的 pH 值变化和溶解氧的根本原因;3)水母消亡可能引发的次生灾害,揭示水母消亡带来的生态后果等。

参考文献 (References):

- [1] Brotz L, Cheung W W L, Kleisner K, Pakhomov E, Pauly D. Increasing jellyfish populations: trends in large marine ecosystems. *Hydrobiologia*, 2012, 690(1): 3-20.
- [2] Mills C E. Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? *Hydrobiologia*, 2001, 451(1/3): 55-68.
- [3] Licandro P, Conway D V P, Yahia M N D, De Puelles M L F, Gasparini S, Hecq J H, Tranter P, Kirby R R. A blooming jellyfish in the northeast Atlantic and Mediterranean. *Biology Letters*, 2010, 6(5): 688-691.
- [4] Fuentes V L, Angel D L, Bayha K M, Atienza D, Edelist D, Bordehore C, Gili J M, Purcell J E. Blooms of the invasive ctenophore, *Mnemiopsis leidyi*, span the Mediterranean Sea in 2009. *Hydrobiologia*, 2010, 645(1): 23-37.
- [5] Daryanabard R, Dawson M N. Jellyfish blooms: *Crambionella orsini* (Scyphozoa: Rhizostomeae) in the Gulf of Oman, Iran, 2002—2003. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 2008, 88(3): 477-483.
- [6] Xian W W, Kang B, Liu R Y. Jellyfish blooms in the Yangtze estuary. *Science*, 2005, 307(5706): 41-41.
- [7] 董华炳. 浙江部分渔场水母泛滥. *中国渔业经济研究*, 2000, (1): 47-48.
- [8] 葛立军, 何德民. 生态危机的标志性信号-霞水母旺发今年辽东湾海蜇大面积减产. *中国水产*, 2004, (9): 23-25.
- [9] Uye S I, Fujii N, Takeoka H. Unusual aggregations of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in coastal waters along western Shikoku, Japan. *Plankton Biology and Ecology*, 2003, 50(1): 17-21.
- [10] 刘旋, 李德刚. 当海蜇群汹涌袭来. *华北电业*, 2008, (4): 66-69.
- [11] Lynam C P, Lilley M K S, Bastian T, Doyle T K, Beggs S E, Hays G C. Have jellyfish in the Irish Sea benefited from climate change and overfishing? *Global Change Biology*, 2011, 17(2): 767-782.
- [12] Brodeur R D, Decker M B, Ciannelli L, Purcell J E, Bond N A, Staben P J, Acuna E, Hunt G L Jr. Rise and fall of jellyfish in the eastern Bering sea in relation to climate regime shifts. *Progress in Oceanography*, 2008, 77(2): 103-111.
- [13] Sweetman A K, Chapman A. First observations of jelly-falls at the seafloor in a deep-sea fjord. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2011, 58(12): 1206-1211.
- [14] Billett D S M, Bett B J, Jacobs C L, Rouse I P, Wigham B D. Mass deposition of jellyfish in the deep Arabian Sea. *Limnology and Oceanography*, 2006, 51(5): 2077-2083.
- [15] Murty S J, Bett B J, Gooday A J. Megafaunal responses to strong oxygen gradients on the Pakistan margin of the Arabian Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2009, 56(6/7): 472-487.
- [16] Alamaru A, Bronstein O, Dishon G, Loya Y. Opportunistic feeding by the fungiid coral *Fungia scruposa* on the moon jellyfish *Aurelia aurita*. *Coral*

- Reefs, 2009, 28(4): 865-865.
- [17] Yamamoto J, Hirose M, Ohtani T, Sugimoto K, Hirase K, Shimamoto N, Shimura T, Honda N, Fujimori Y, Mukai T. Transportation of organic matter to the sea floor by carrion falls of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* in the Sea of Japan. *Marine Biology*, 2008, 153(3): 311-317.
- [18] Lebrato M, Pitt K A, Sweetman A K, Jones D O B, Cartes J E, Oschlies A, Condon R H, Molinero J C, Adler L, Gaillard C, Lloris D, Billett D S M. Jelly-falls historic and recent observations: a review to drive future research directions. *Hydrobiologia*, 2012, 690(1): 227-245.
- [19] Condon R H, Steinberg D K, del Giorgio P A, Bouvier T C, Bronk D A, Graham W M, Ducklow H W. Jellyfish blooms result in a major microbial respiratory sink of carbon in marine systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(25): 10225-10230.
- [20] Niggli W, Naumann M S, Struck U, Manasrah R, Wild C. Organic matter release by the benthic upside-down jellyfish *Cassiopea* sp. fuels pelagic food webs in coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2010, 384(1/2): 99-106.
- [21] Hansson L J, Norrman B. Release of dissolved organic carbon (DOC) by the scyphozoan jellyfish *Aurelia aurita* and its potential influence on the production of planktic bacteria. *Marine Biology*, 1995, 121(3): 527-532.
- [22] Titelman J, Riemann L, Sørnes T A, Nilsen T, Griekspoor P, Båmstedt U. Turnover of dead jellyfish: stimulation and retardation of microbial activity. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, 325: 43-58.
- [23] 宋金明, 马清霞, 李宁, 李学刚, 袁华茂, 段丽琴, 曲宝晓. 沙海蜇 (*Nemopilema nomurai*) 消亡过程中海水溶解氧变化的模拟研究. *海洋与湖沼*, 2012, 43(3): 502-506.
- [24] 马清霞, 李宁, 李学刚, 袁华茂, 段丽琴, 曲宝晓, 宋金明. 模拟研究沙海蜇消亡过程中海水 pH 变化及对海水酸化的影响. *海洋科学*, 2012, 36(12): 12-18.
- [25] Lebrato M, de Jesus Mendes P, Steinberg D K, Cartes J E, Jones B M, Birsá L M, Benavides R, Oschlies A. Jelly biomass sinking speed reveals a fast carbon export mechanism. *Limnology and Oceanography*, 2013, 58(3): 1113-1122.
- [26] Larson R J. Water content, organic content, and carbon and nitrogen composition of medusae from the northeast Pacific. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1986, 99(2): 107-120.
- [27] Doyle T K, Houghton J D R, McDevitt R, Davenport J, Hays G C. The energy density of jellyfish: estimates from bomb-calorimetry and proximate-composition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2007, 343(2): 239-252.
- [28] Lucas C. Biochemical composition of *Aurelia aurita* in relation to age and sexual maturity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1994, 183(2): 179-192.
- [29] Schneider G. Chemische Zusammensetzung und Biomasseparameter der ohrenqualle *Aurelia aurita*. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 1988, 42(2): 319-327.
- [30] 丁峰元, 程家骅. 东海区沙海蜇的动态分布. *中国水产科学*, 2007, 14(1): 83-89.
- [31] 张婷, 王作华, 石晓勇, 张传松. 黄海、东海溶解有机碳的分布特征. *海洋环境科学*, 2011, 30(2): 162-166.
- [32] Pitt K A, Koop K, Rissik D. Contrasting contributions to inorganic nutrient recycling by the co-occurring jellyfishes, *Catostylus mosaicus* and *Phyllorhiza punctata* (Scyphozoa, Rhizostomeae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2005, 315(1): 71-86.
- [33] West E J, Welsh D T, Pitt K A. Influence of decomposing jellyfish on the sediment oxygen demand and nutrient dynamics. *Hydrobiologia*, 2009, 616(1): 151-160.
- [34] 李学刚, 李宁, 马清霞, 袁华茂, 段丽琴, 宋金明. 沙海蜇 (*Nemopilema nomurai*) 模拟消亡过程中氮与磷的释放. *海洋与湖沼*, 2012, 43(3): 507-512.
- [35] Pitt K A, Kingsford M J, Rissik D, Koop K. Jellyfish modify the response of planktonic assemblages to nutrient pulses. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, 351: 1-13.
- [36] Shimauchi H, Uye S I. Excretion and respiration rates of the scyphomedusa *Aurelia aurita* from the Inland sea of Japan. *Journal of Oceanography*, 2007, 63(1): 27-34.
- [37] Purcell J E, Breitburg D L, Decker M B, Graham W M, Youngbluth M J, Raskoff K A. Pelagic cnidarians and ctenophores in low dissolved oxygen environments: a review // *Coastal Hypoxia: Consequences for Living Resources and Ecosystems*. Washington, DC: American Geophysical Union, 2001: 77-100.
- [38] Tinta T, Malej A, Kos M, Turk V. Degradation of the Adriatic medusa *Aurelia* sp. by ambient bacteria. *Hydrobiologia*, 2010, 645(1): 179-191.
- [39] 蔡杨鹏. 沙蜆 *Stomopholus meleagris* 有机小分子化合物的提取、分离纯化和结构鉴定 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2011.
- [40] Zavolokin A V, Glebov I I, Kosenok N S. Distribution, quantitative composition, and feeding of jellyfish in the Western Bering Sea in summer and fall. *Russian Journal of Marine Biology*, 2008, 34(7): 461-467.
- [41] Cui Y, Wu Y, Zhang J, Wang N. Potential dietary influence on the stable isotopes and fatty acid compositions of jellyfishes in the Yellow Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2012, 92(6): 1325-1333.
- [42] Lebrato M, Jones D O B. Mass deposition event of *Pyrosoma atlanticum* carcasses off Ivory Coast (West Africa). *Limnology and Oceanography*, 2009, 54(4): 1197-1209.