

文章编号: 1674-7054(2023)01-0032-10



# 鲸落生态研究进展与展望

林明利, 李松海

(中国科学院 深海科学与工程研究所 海洋哺乳动物与海洋生物声学研究室, 海南 三亚 572000)

**摘要:** 鲸落是指须鲸(*Balaenoptera*)和抹香鲸(*Physeter macrocephalus*)等大型鲸类死亡后, 尸体沉入海底, 形成的一个长期以鲸尸为营养源的生态系统。鲸落研究始于1987年, 迄今已经积累了一些生态认识, 对这些认识的梳理将为我国即将兴起的鲸落研究提供借鉴。鲸落的演替可分为移动清道夫、机会主义者、化能自养和礁岩阶段, 促进、耐受和抑制作用是推动不同阶段演替的主要生态因子, 而水深、水温和地理位置对各演化阶段的物种组成和群落结构具有重要影响。目前尚未在移动清道夫阶段发现鲸落专性物种, 但已经在机会主义者和化能自养阶段发现了包括食骨虫在内的129种专性物种, 这些物种通过洋流将生活史早期产生的浮游幼虫在鲸落间进行扩散。基于全球大型鲸类种群数量和死亡率, 有学者粗略估算出相邻且演化阶段相同鲸落的平均距离为5~16 km, 这些鲸落随机散布于各大洋海底, 可为生物在位置固定、区域距离较远的冷热泉间扩散提供垫脚石, 共同维持深海生物多样性水平。有研究认为, 捕鲸业对大型鲸类的大肆捕杀导致全球鲸落减少了65%~90%, 这已引起深海物种生物多样性水平的严重下降甚至大规模灭绝。鲸落研究极具挑战性, 无论探测自然鲸落还是人工植入鲸落都要求配备高性能潜水器和具备熟练深潜作业能力, 是一个国家对深海探索能力和综合海洋科技水平的体现。根据国际鲸落研究进展和我国深海探测技术现状, 提出我国鲸落研究应充分利用区域优势、聚焦共性科学问题和注重新技术应用的建议。

**关键词:** 须鲸; 抹香鲸; 食骨虫; 冷泉; 热液; 海斗深渊

**中图分类号:** Q 959.841 **文献标志码:** A

**引用格式:** 林明利, 李松海. 鲸落生态研究进展与展望 [J]. 热带生物学报, 2023, 14(1): 32-41. DOI: 10.15886/j.cnki.rdsxb.2023.01.005

鲸落(whale fall)是指须鲸(*Balaenoptera*)和抹香鲸(*Physeter macrocephalus*)等大型鲸类死亡后, 尸体沉入海底, 形成的一个长期以鲸尸为营养源的生态系统。鲸落一词最早出现于1991年, Allison等首次使用该词分析鲸化石生成原理<sup>[1]</sup>。从字面上理解, 鲸落的“落”指的是鲸尸从海面下沉到海底的过程, 但如果视为一个生态学概念, 笔者认为, 将“落”理解为以鲸尸为营养源支撑起的一个独特深海生物群落更为贴切。此外, 鲸落的“鲸”也并非泛指所有鲸目动物, 外文文献涉及该词时主要指14种须鲸和抹香鲸。由于大型须鲸和小型齿鲸在个体大小和骨骼脂肪含量方面存在

很大的差异, 导致两者在尸体分解过程、持续时间、所支撑起的生物群落和在深海生态系统所扮演的角色迥然不同<sup>[2]</sup>。虽然个别学者在开展小型齿鲸海底植入实验时也使用“whale fall”一词<sup>[3]</sup>, 但多数学者还是使用“large food fall”<sup>[4-5]</sup>或“cetacean fall”<sup>[6]</sup>等加以区分。目前, “鲸落”的中文名词概念还不够明确, 使用较混乱, 相对于须鲸和抹香鲸等大型鲸类死亡后形成的具有化能自养阶段的鲸落, 笔者建议使用“豚落”来表示小型齿鲸尸体在深海形成的不具化能自养阶段的独特生物群落。

并非所有大型鲸类生命的最终归宿都形成鲸

收稿日期: 2022-09-12

修回日期: 2022-12-09

基金项目: 国家自然科学基金杰出青年科学基金和优秀青年科学基金项目(42225604, 41422604); 国家自然科学基金青年基金项目(41406182, 41306169); 环境保护部生物多样性保护重大工程项目(2019-2023)

第一作者: 林明利(1983-), 男, 副研究员. 研究方向: 水生生物学. E-mail: mingli@idsse.ac.cn

通信作者: 李松海(1979-), 男, 研究员. 研究方向: 海洋哺乳动物学与海洋生物声学. E-mail: lish@idsse.ac.cn

落。只有当鲸营养不足或长期生病死亡时, 身体浮力因脂肪层消耗降低, 鲸尸才会下沉并伴随水压的增大引起肺坍塌, 从而进一步降低浮力并快速地掉落到底部。鲸尸的下沉还是上浮主要取决于脂肪含量, 除了抹香鲸和露脊鲸(*Eubalaena japonica*), 其他大型鲸类的身体密度都略大于水, 一般死亡后都会下沉<sup>[1,7]</sup>。特别是许多大型须鲸都具有季节性迁徙习性, 由于迁徙距离长且途中一般不进食, 很容易导致营养不良和脂肪层的过度消耗, 死亡后形成鲸落。据估计迁徙期死亡灰鲸(*Eschrichtius robustus*)形成鲸落的比例高达 90%<sup>[8]</sup>。另外, 热带海域是许多鲸类冬季的育幼场所, 生崽和长时间育幼行为也会导致营养物质过度消耗, 一旦个体死亡也容易形成鲸落。因此大洋边缘大型鲸类的迁徙路线和热带鲸类的育幼场所是全球鲸落密度最高的海域<sup>[8]</sup>。

在 19 世纪中期, 人们就偶尔在鲸尸残骸中找到一些从未见过的奇特深海生物<sup>[8]</sup>。随着深海底拖作业的日益频繁, 越来越多的新物种甚至新属在鲸骨中被发现, 人们逐渐意识到大型鲸类死亡后可能会在海底形成独特的生物群落<sup>[9]</sup>。然而拖网所能获得的毕竟只有一些残骨碎肉, 作业过程也会对生物体形态产生破坏, 难于反映鲸落的全貌。由于深潜技术的发展, 1987 年 11 月 10 日, 由美国 Alvin 号深潜器在加利福尼亚州的 San Catalina Basin 水深 1 240 m 处发现第一个完整的鲸落<sup>[10]</sup>。这是 1 头长约 20 m 的蓝鲸或长须鲸形成的鲸落, 处于化能自养阶段, 体表和附近沉积物表层覆盖一层厚厚的硫化菌菌膜, 除了观察到一些和冷泉和热液相同的无脊椎动物外, 研究人员还发现了 6 种从来没有在该海湾发现过的动物。该鲸落和其独特生物群落的发现立刻引起学术界极大的关注<sup>[10]</sup>。由于自然鲸落的发现具有很大的偶然性, 自 1992 年开始, 夏威夷大学在加利福尼亚海域持续开展人工植入鲸落实验, 大大促进鲸落研究的发展<sup>[8]</sup>。截至 2022 年, 全世界已经发现了 45 个自然鲸落, 较深入研究的有 7 个, 另外还开展了 38 个人工鲸落植入实验<sup>[11-13]</sup>。

## 1 鲸落的特点

从真光层掉落到深海海底的有机物种类多样, 细小的颗粒有机物(particulate organic matter)

可以称之为海洋雪(marine snow); 而体型较大的鱼类、海鸟、海豹、海狮、海豚、鲸等脊椎动物和大型海藻、树干等植物残骸可以称为“food fall”。跟其他“food fall”相比, 鲸落具有个体大、骨骼脂肪含量高和骨骼表面积与体积比低等特征。这些特征决定了它们在维持深海生物多样性方面具有无可替代的作用。个体大是鲸落最大的特征。所有须鲸和抹香鲸的成年个体质量都大于 5 t, 蓝鲸(*Balaenoptera musculus*)体质量可达 180 t<sup>[14]</sup>。巨大的身体为营养极度贫乏的深海海底带来丰富的有机营养物。据统计, 1 头 40 t 重的大型鲸沉入海底后, 所含有机碳含量相当于相同身体覆盖面积约 2 000 年背景有机碳的积累量<sup>[8]</sup>。鲸骨富含脂肪是鲸落的另一个主要特征。为适应海洋环境, 古鲸的一个演化趋势就是提高身体脂肪含量, 以增加浮力和隔绝与环境的热交换效率。这导致鲸类比陆生哺乳动物和水生变温动物拥有更高的脂肪含量, 其身体 87% 的软组织都富含脂肪<sup>[2]</sup>。而且它们演化出疏松多孔的骨骼用于储存脂肪, 据统计大型鲸类骨骼的脂肪含量约 20%, 而小型齿鲸仅为 9%<sup>[15]</sup>。虽然不同年龄和不同部位骨骼的脂肪含量存在差异, 但总体来说, 鲸骨脂肪含量可占身体总质量的 5%~8%, 据此可算出 1 头 40 t 重须鲸的骨骼脂肪含量可达 2 000~3 000 kg<sup>[15]</sup>。鲸落最后一个特征是大型鲸巨大的身体造成其拥有远低于小型齿鲸和其他海洋脊椎动物的骨骼表面积与体积比。低骨骼表面积与体积比, 加上成年鲸骨高度钙化和富含脂肪, 导致在低温缺氧的深海海底, 微生物需要花费很长的时间来分解这些深藏于钙化骨中的脂肪, 因此, 可以支撑起一个长期繁荣的深海生物群落。

鲸落和冷泉、热液被誉为深海荒漠的三大绿洲, 被认为是全球物种最丰富的栖息地之一。仅在美国加利福尼亚海域 2 个自然鲸落和 3 个人工植入鲸落就发现了 407 个后生动物物种, 而同期全球发现的热液物种数是 469 种, 冷泉仅有 230 种<sup>[8]</sup>。而且在鲸落中, 不仅能发现一些与冷泉和热液共有的物种<sup>[16]</sup>, 还能发现大量专性物种(whale-fall specialists)。目前, 已经发现了 129 种仅在鲸落中生活的后生动物, 科学家预测, 全球鲸落专性物种总数可达几百种<sup>[7]</sup>。通过采用形态和分子鉴定的方法, 近年来, 越来越多的鲸落新物种被发现和报

道<sup>[17-20]</sup>。其中,最引人注目的是食骨虫 (*Osedax*)。这些奇特的动物直至 2002 年才在一块散落于 2 891 m 深的灰鲸鲸骨中被发现<sup>[21]</sup>,至今已有超过 30 个物种被鉴定,分布于水深 21 ~ 4 000 m 的各大洋中<sup>[7]</sup>。食骨虫具有奇异的、能分泌酸性物质深入鲸骨利用其中胶原蛋白的“分支根系”;它们不具备消化道并与异养细菌形成共生系统获取营养;它们还拥有外形和大小极其悬殊的两性个体,雄性极小,可以聚集上千个的群体寄生在雌性个体中<sup>[22-23]</sup>。虽然已经有报道发现食骨虫并非鲸落专性物种,在大型鱼类骨骼和牛骨中也能发现它们的踪迹<sup>[24]</sup>,但毫无疑问鲸落是它们最重要的栖息地。

## 2 鲸落演化阶段及影响因子

**2.1 鲸落演化阶段** 根据鲸尸的分解情况、群落组成和生态系统的能量来源,鲸落演化可分为 4 个阶段。

### 2.1.1 移动清道夫阶段 (mobile-scavenger stage)

该阶段得名于具有快速移动能力的食腐动物对鲸尸软组织的摄食和清理。鲸尸到达海底后,大量的食腐动物被气味所吸引,从各个方向朝尸体聚集,例如盲鳗 (*Myxiniiformes*) 能从 800 m 外的地方“闻到”鲸尸的气味<sup>[2]</sup>。该阶段生物群落主要包括盲鳗、鼠尾鱼 (rattails)、睡鲨 (*Somniosus microcephalus*)、海石蟹 (*Paralithodes camtschaticus*) 以及端足目 (isopods) 动物。这些动物都具有较强的移动能力,一般为兼性食腐者,而非鲸落专性动物<sup>[8]</sup>。在加利福尼亚海域,这些食腐动物的摄食量每天可达 40 ~ 60 kg。当鲸尸较小时,摄食率随鲸尸的增大而加大,但当鲸尸增大到一定程度后,就会存在一个饱和摄食率,摄食曲线呈对数增长模型<sup>[25]</sup>。由于饱和摄食率的存在,移动清道夫阶段的持续时间主要受限于鲸尸大小,一般持续几个月到数年。在饱和摄食率下,1 头体质量为 100 t 的鲸尸,其 90% 软组织被食腐动物完全摄食的时间约 5 a<sup>[25]</sup>。研究还发现,该阶段食腐动物个体经历从大到小的变化过程,从最开始的睡鲨和盲鳗等大型鱼类,到钩虾 (*Gammarus*) 等中等大小的端足类动物,最终以哲水蚤 (*Sinocalanus sinensis*) 等小型桡足类动物结束<sup>[8]</sup>。

**2.1.2 机会主义者阶段 (enrichment opportunist stage)** 鲸尸沉入海底 135 ~ 547 d 后,由于大型

食腐动物的摄食,鲸骨及其周围沉积物会散落大量组织碎屑。这时环节动物门的多毛类、节肢动物门的甲壳类、软体动物门的腹足类和双壳类等高等无脊椎动物及异养细菌开始以这些组织碎屑为营养源,快速生长繁殖形成繁荣的生物群落<sup>[26]</sup>。不同于具有快速活动能力的食腐动物,这些动物普遍移动能力弱,它们难于通过成年个体的迁移来寻找鲸尸,主要通过浮游幼虫实现对鲸落的利用。这些幼虫一旦遇到合适的鲸落,就会迅速发育和繁衍,产下成千上万随着洋流漂浮的后代,直至遇到新的鲸落,开始新一轮的生命历程。由于幼虫能否遇到合适的鲸落具有很大的偶然性,因此,这一阶段被称为机会主义者阶段。这些机会主义者在短时间内可以达到很大的种群数量,据统计在它们出现的 4 个月内,鲸尸附近表层沉积物种群密度可达 20 000 ~ 45 000 个·m<sup>-2</sup><sup>[27]</sup>,是 1 000 m 以下深海已知密度最高的动物栖息地<sup>[7]</sup>。这些动物的分布也具有一定的规律性,以鲸尸为中心,种群密度随距离的增加而快速下降,20 ~ 30 m 后密度即接近海底正常水平。但生物多样性水平与种群密度变化趋势不同,香农-维纳指数 (Shannon-Wiener index) 最低值位于以鲸尸为中心的 1 m 半径内,然后随着距离的增加而升高<sup>[8]</sup>。一些研究发现,小型齿鲸和其他体质量小于 50 kg 的脊椎动物(如鱼类等)残骸不具备机会主义者阶段,因为它们的软组织会在短时间内被食腐动物彻底消耗殆尽<sup>[25,28]</sup>。机会主义者阶段持续的时间一般小于 2 a,并一定程度上受鲸尸大小的影响<sup>[29]</sup>。

**2.1.3 化能自养阶段 (sulphophilic stage)** 该阶段广受科学家关注,因为其拥有与冷泉和热液一样以氧化硫化氢和甲烷为能量来源,形成以化能自养细菌为食物链起点的长期稳定生态系统。是否拥有化能自养阶段也是划分鲸落和豚落的重要依据。鲸尸及其周围残余的组织碎屑被机会主义者清理干净后,巨大的鲸尸仅剩下白森森的骨架,但这还远不是鲸落演化的终点。在生态系统工程师——食骨虫的侵袭下,厌氧细菌深入鲸骨内部,通过还原海水中的硫酸盐,将疏松多孔鲸骨中的脂肪缓慢分解成硫化氢和甲烷。这些硫化氢和甲烷能进一步被栖息于鲸骨表面的化能合成细菌氧化获取能量用于生长繁殖,最终形成一个不依赖于阳光作为能量来源的独特生态系统<sup>[8]</sup>。该阶段

也是鲸落演化中生物多样性最高的一个阶段, 厌氧细菌和化能细菌作为食物链的起点, 支撑起大量的甲壳类、环节动物、腹足类和双壳类等后生动物。据统计, 在单一鲸骨中, 在这一阶段发现的动物就可达 190 种<sup>[26]</sup>。稳定同位素分析表明, 该阶段生态系统的营养结构与冷泉和热液类似, 有机氮主要来源于海水, 而非鲸尸, 都包括 3~4 个营养级<sup>[30]</sup>。由于厌氧细菌分解鲸脂的速度十分缓慢, 这一阶段可以持续 10 余年甚至上百年, 持续时间主要受到鲸尸大小和年龄的影响。幼鲸骨骼储存的脂肪少且未完全钙化, 在食骨虫的侵袭下其脂肪会在较短时间内被完全释放, 从而导致化能自养阶段的时间相较于成年鲸大大缩短<sup>[2]</sup>, 仅能持续几年<sup>[15]</sup>。

**2.1.4 礁岩阶段 (reef stage)** 当鲸骨中的脂肪最终被微生物完全消耗, 残存的无机钙和无机磷骨骼化作海底礁岩, 为附着生物提供落脚点和庇护场所。

**2.2 影响鲸落演化的生态因子** 鲸落不同演化阶段不存在明确界限, 一些典型物种会持续出现在相邻阶段中。随着时间的推移, 不仅物种组成会发生变化, 而且动物个体大小和活动能力也会发生变化, 从而导致群落结构和生态系统功能的改变。移动清道夫阶段的优势种是一些游动能力强、个体大的鱼类和甲壳动物, 而机会主义者阶段是一些移动能力稍弱的腹足类和环节动物, 化能自养阶段则主要由穴居的双壳类和固着生物如食骨虫等小型动物组成<sup>[7]</sup>。驱动鲸落不同阶段的演化原因, 一般认为鲸落群落结构演化受生物和非生物两大因素影响。

生物因素包括促进、耐受和抑制作用这 3 个常见群落结构演化驱动力<sup>[31]</sup>, 也包括捕食和竞争这 2 个重要生态因子。在鲸落中, 起主导作用的是促进作用。鲸尸自海表抵达海底后, 大型食腐动物的摄食迅速清除其体表软组织, 暴露出鲸骨, 并在鲸尸周边洒落大量食物残渣, 为下一阶段机会主义者的繁衍和化能自养细菌的附着提供必不可少的条件。此外, 食骨虫对骨骼的侵袭, 使得厌氧细菌能深入鲸骨对脂肪进行分解, 而厌氧细菌分解脂肪产生的硫化氢和甲烷又是化能自养细菌赖以生存的能量来源。可以说正是深海严酷的环境条件导致鲸落的演替具有明显的顺序性、可预

测性和方向性, 早期食腐动物的摄食活动改变鲸尸的资源条件, 食物资源的逐渐减少抑制其自身生存, 却促进了后续机会主义者和化能合成阶段物种的繁荣。此外, 耐受作用在鲸落演替中也起到一定的作用, 例如在移动清道夫阶段, 食腐动物的进食会逐渐减少鲸尸软组织, 增强食物资源的竞争力度, 导致睡鲨等早期大型食腐动物的离开, 而能耐受低营养水平的端足类动物逐渐成为群落的优势种。最后, 在较小的时空尺度, 捕食和竞争作用对鲸落生物也会产生影响, 例如大型无脊椎动物的捕食和竞争作用会显著降低鲸尸附近沉积物线虫密度<sup>[27]</sup>; 在捕食作用的影响下, 移动清道夫阶段群落结构具有明显的昼夜变化规律<sup>[32]</sup>。

此外, 鲸落的形成、物种组成和群落结构也会受到水深、水温和地理位置等非生物因素的影响。深度会影响水温和水压, 进而影响鲸落的形成。如果沉降地点的水深太浅, 水温就不够抑制消化道微生物的发酵活动, 水压不够抑制微生物代谢产生的甲烷和硫化氢等气体导致的体积膨胀, 鲸尸将因浮力增大而重新上浮, 无法形成稳定的鲸落<sup>[1]</sup>。即便在浅水陆坡形成稳定的鲸落, 高温也会大大缩短鲸尸的分解过程<sup>[7,19]</sup>。只有当鲸尸下沉到足够深的海底, 低温高压缺氧的深海环境才能有效抑制肠道微生物代谢产生气体, 同时随着低密度的脂肪组织被食腐动物吞噬, 密度将进一步增大, 鲸尸才能完整地长期保留在海底<sup>[2]</sup>。早期科研人员认为, 水深需要达到 1000 m 才能防止鲸尸再次上浮<sup>[1]</sup>, 但近年来发现, 这个深度被严重高估了, 很多植入实验表明, 水深 100 m 甚至在高纬度寒冷海域几十米水深就可以形成稳定的鲸落<sup>[29,33-36]</sup>。此外, 鲸落群落结构也会受到水深和水温的影响, 相关研究表明, 近岸区和深水区群落结构存在很大的差异, 不仅物种丰富度随着水深的增加而增加<sup>[29]</sup>, 而且近岸浅水鲸落主要以兼性分解者为优势种, 而深水鲸落则可以发现大量专性物种<sup>[7,29]</sup>。水深也会对鲸落生态系统工程师——食骨虫的种类和密度产生影响, 进而间接影响鲸尸的分解过程和速度<sup>[37]</sup>。最后, 鲸落群落结构还会受地理位置的影响<sup>[38]</sup>。即使同为北太平洋, 日本海域抹香鲸形成的鲸落和加利福尼亚灰鲸形成的鲸落, 其物种组成存在极大的差异, 仅发现一个相同物种<sup>[35]</sup>。

### 3 鲸落地理分布、生态功能和捕鲸业影响

目前,虽然被发现的自然鲸落数量极少,但这并不意味着全球鲸落分布密度很低,而是人类深潜探测技术不足所致。Smith等<sup>[10]</sup>基于文献发表的大型鲸类种群数量和年死亡率,计算出这些动物的年死亡量,结合死亡个体沉入海底的比例,估算了东北太平洋灰鲸和全球9种大型鲸类形成鲸落的密度和数量。以灰鲸为例,其在东北太平洋的种群数量约18 000头,每年大约有500头死亡后能形成鲸落,根据它们的分布范围,可粗略地估计出相邻2个处于相同演化阶段鲸落的距离为5~16 km。其中,化能自养阶段持续时间最久,因此处于该阶段的鲸落距离最短,平均约5 km;而处于移动清道夫阶段和机会主义者阶段时间较短,相邻2个鲸落的距离分别为16 km和13 km。他们还分析了其他9种大型鲸类死亡后形成鲸落在全球海洋的分布情况,发现处于化能自养阶段的平均距离为12 km,处于机会主义者阶段的距离为36 km<sup>[10]</sup>。需要注意的是全球鲸类动物的分布是不均匀的,一般大洋边缘和赤道附近热带海域鲸类动物密度较高<sup>[14]</sup>,形成鲸落的密度也会比平均值高。而广阔的大洋平原相邻鲸落的距离会比估算的理论值大。此外,这些估算仅考虑大型的须鲸和抹香鲸,没有包括其他体型相对较小的齿鲸,一些研究已经表明,领航鲸等体型较大的齿鲸所形成的鲸落也具有化能自养阶段,虽然持续时间没有大型鲸长<sup>[7]</sup>。

了解鲸落的数量密度和地理分布对研究鲸落物种的扩散和生活史策略选择具有重要的意义。栖息于鲸落的物种特别是专性物种如何在广阔的深海中寻找处于合适演化阶段的鲸落,以维持个体的生存和种群的延续?移动清道夫阶段为什么缺乏鲸落专性物种?相反为什么机会主义者阶段和化能自养阶段能演化出大量的鲸落专性物种?这些问题的回答都需要对鲸落的地理分布有所了解。在移动清道夫阶段,鱼类和甲壳动物等食腐动物都是通过成年个体的快速移动实现对附近鲸落的利用,因此它们能否搜寻到处于合适演化阶段的鲸落,不仅取决于个体的移动速度和能量储备水平,也受鲸落分布距离的制约。Smith和Baco<sup>[8]</sup>通过构建数学模型,认为由于鲸落间平均距

离较远,深海鱼类的移动速度和能量储备水平决定了它们无法仅依赖鲸落作为营养源完成完整的生活史周期,因此只能选择兼性腐食的生活史策略。然而Ruxton和Bailey<sup>[39]</sup>不同意上述观点,他们通过增加鱼类的游泳速度,发现从生物能量学的角度是允许鲸落专性鱼类存在的,因此认为移动清道夫阶段不存在专性物种的结论还有待进一步检验。在机会主义者和化能自养阶段,鲸落生物虽然移动能力较弱甚至营固定生活,但它们在生活史早期可以产生大量的担轮幼虫或蚤状幼虫等浮游幼虫,通过洋流实现长距离的个体扩散,因此,容易演化出以鲸落为单一营养源的生活史策略,这解释了在这2个阶段能发现大量鲸落专性物种的现象。

鲸落地理分布的特点也决定了它们在深海生物多样性维持和演化上具有不可替代的作用。鲸落、冷泉和热液都是深海还原性栖息地,特别是处于化能自养阶段的鲸落拥有与冷泉和热液相同的以化能合成细菌为起点的食物网,三者群落结构和能量流动方面具有一定的相似性<sup>[32]</sup>。相关研究还表明,虽然鲸落和冷泉、热液生态系统都拥有一些特有的专性物种,但也发现很多能同时在三者分布的兼性物种<sup>[40]</sup>。然而这三者的分布特点和在深海生物多样性演化上的作用并不相同。冷泉和热液位置相对固定,都位于地质活动活跃的板块接壤处<sup>[16,41]</sup>,使得两者的分布具有明显的区域性,不同区域间距离较远,一定程度上阻碍了深海生物的迁徙和分布。鲸落则不同,由于鲸类拥有很强的活动能力,使得鲸落的分布不仅范围广,而且极具随机性。位置相对固定、区域距离较远的冷泉和热液,与分布随机、距离较近的鲸落共同组成深海荒漠的三大绿洲,成为深海生物扩散和分布的重要栖息地。特别是大型鲸类形成的鲸落,其化能自养阶段可以持续数十年甚至上百年,可为深海生物在不同还原性栖息地间的扩散提供稳固的垫脚石<sup>[16]</sup>。

目前,鲸落作为深海生物扩散垫脚石的假说已经为学界所接受,大量共享物种的发现证明三者间确实存在广泛联系<sup>[42-43]</sup>,包括冷泉和热液的明星物种——西伯加管虫(*Vestimentiferan*)也已经在鲸落中发现<sup>[44]</sup>。但在演化史上,鲸落是否也曾作为垫脚石呢?有些学者认为,深海生物适应

性演化早于鲸落出现的时间,因此鲸落在深海生物多样性演化史上作用不大。这个观点得到鲸骨化石研究的支持<sup>[41]</sup>。化石研究发现,早期鲸类(约 5 500 万年前)个体小,骨骼脂肪含量低,不能形成长期稳定的鲸落;鲸类动物需要演化到龙王鲸(*Basilosaurus*)才具备形成稳定鲸落的条件。龙王鲸拥有接近 20 m 的体长,为适应深远海生活,它们在始新世后期(约 3 700 万年前)就已经演化出多孔而疏松的骨骼,开始具备形成鲸落的条件<sup>[7]</sup>。对囊螂科(*Vesicomidae*)的一些物种研究表明,它们在龙王鲸等大型鲸类出现前,就已经开始在冷泉和热液中出现了<sup>[42]</sup>,表明鲸落对它们的演化作用不明显。然而,也有研究表明,鲸落对一些深海贻贝的演化具有重要的作用,是它们地质史上从浅海扩散到深海冷泉和热液栖息地的重要垫脚石<sup>[45-47]</sup>。综上所述,鲸落的出现也许没有改变深海生物多样性的演化趋势,但很可能大大加速这一进程,代表深海化能合成生物的演化进入一个新时期,即所谓的“化能共生机会主义阶段”(chemosymbiotic opportunist stage)<sup>[48]</sup>。

鉴于鲸落本身拥有较高的生物多样性水平,且对深海生物的扩散和演化具有重要的作用,其数量变化也会对深海生物多样性水平的维持和演化产生重大而深远的影响。让人遗憾的是,人类现在正在改变而且很可能已经改变了全球鲸落的分布情况。过去 200 a 间,由于人类大肆捕杀,全球鲸类资源严重衰退,甚至造成一些种群如北大西洋灰鲸等的灭绝<sup>[49]</sup>。由于鲸落专性物种依赖于一个又一个的鲸落来完成生活史周期,大型鲸类种群数量的下降,会深刻改变鲸落的密度和地理分布格局,导致鲸落专性物种的衰退和灭绝<sup>[49]</sup>。此外,捕鲸业对大型须鲸选择性的捕杀,也会对鲸落的规模和持续时间产生影响。一些学者认为只有达到 30 t 级别的大型鲸类,才能形成长期繁盛的鲸落,小型鲸类形成的鲸落持续时间短,会影响专性物种生命周期的完成和生活史策略的选择<sup>[2]</sup>。最后,鉴于鲸落与冷泉和热液共享多种物种,是深海生物在不同还原性栖息地间迁移的垫脚石,鲸落分布、密度和持续时间的改变也会对这些兼性物种的生存产生威胁<sup>[49-50]</sup>。由于深海生物的调查难度很大且缺乏历史对比数据,直接评估捕鲸业对深海生物多样性的影响极为困难。一些专家通

过构建鲸落专性物种的集合种群模型,发现它们对鲸落数量和持续时间具有很强的依赖性。考虑到捕鲸业导致全球鲸落减少了 65%~90%,他们推测历史上捕鲸业发达海域的深海生物多样性水平可能已经严重下降甚至发生大规模灭绝事件<sup>[51]</sup>。

## 4 鲸落研究方法和技术

探测自然鲸落和人工植入鲸落是开展鲸落研究的 2 个主要途径。虽然相邻 2 个鲸落的平均距离仅为几千米,但受限于深海作业的技术挑战和高昂费用,自然鲸落的发现往往带有极大的偶然性。自然鲸落的发现难度和不可控性,迫使越来越多科研人员采用人工植入方法开展鲸落研究。美国于 1987 年发现第一个自然鲸落,随后于 1992 年在加利福尼亚海域实施一系列人工植入灰鲸实验<sup>[8,50]</sup>。日本海洋地球科学与技术研究厅生物圈研究中心也于 2003 年将 12 头搁浅的抹香鲸尸体运送到日本南部 219~254 m 深的海底,开展人工鲸落研究实验<sup>[35]</sup>。此外,北欧一些国家和俄罗斯也先后零散的开展一些小型须鲸和齿鲸的植入实验<sup>[3,5,36,52-53]</sup>。

无论探测自然鲸落还是开展人工植入实验都极具挑战性,不仅需要配备高性能潜水器,还要求娴熟可靠的深潜作业能力。世界上除了中国、美国、日本、俄罗斯和法国等少数配备载人深潜器国家外,大多数国家目前都不具备水下深潜作业能力。回顾鲸落研究历史和近年来取得的进展,都是以深潜技术和海洋装备研发能力的进步为前提,这是因为相关研究需要潜水器定期开展观察、拍照、摄影、样品采集和相关仪器布放和回收等工作。世界上第一个鲸落由著名的 Alvin 号所发现<sup>[10]</sup>,日本的 Shinkai 6500 深潜器也先后于 1992 年和 2013 年在西北太平洋和西南大西洋 4 000 m 处发现自然鲸落<sup>[17-18,54]</sup>。目前,除了载人潜水器外,遥控水下机器人和自主水下机器人等深潜器也先后应用到鲸落研究中<sup>[32,50]</sup>。近年来还有科研人员在高纬度寒冷海域尝试开展浅水(<100 m)小型齿鲸植入实验,他们或通过水肺潜水直接观察<sup>[12]</sup>或建立起实时视频监控系统对鲸尸分解情况和生物群落演替进行观察<sup>[3]</sup>。

相机和录像机等影像系统也是开展鲸落研究的必备技术手段。通过每隔一段时间对鲸尸的分

解情况和鲸落物种组成进行拍照和录像,利用图片马赛克技术对获得的照片和视频进行处理,可以开展物种鉴定、数量统计和个体大小分析等工作,进而了解鲸落演化过程和生物群落的变化趋势<sup>[29,35]</sup>。此外,稳定性同位素技术也是鲸落研究的重要手段,是分析物种生态位和营养级、研究种间关系、了解鲸落营养结构和物质流动过程的重要工具<sup>[30,38]</sup>。一般采用分子生物学方法结合电子显微技术对鲸落新物种进行鉴定,线粒体细胞色素c氧化酶亚基 I (mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I, CO) 和 16S 核糖体 RNA(16S rRNA) 基因分析是常用的分子鉴定技术<sup>[17-20]</sup>。

## 5 展望和建议

经过 30 多年的研究,人类对鲸落的认识已经取得了很大的进步,但还存在很多不足。首先,大量的鲸落物种还在等待发现。科学家推测存在着几百种鲸落专性物种,过去几年也有大量新物种的发现报道<sup>[17-20]</sup>,但目前共计仅发现 100 余种,更多栖息于鲸落的兼性物种和专性物种以及它们的生物学特征和生态功能还有待进一步研究。其次,研究地点十分有限。早期鲸落研究工作主要由美国夏威夷大学完成,研究地点集中于加利福尼亚海域<sup>[8]</sup>。近年来随着一些自然鲸落的发现和越来越多人工鲸落植入实验的开展,研究地点逐渐扩展到日本<sup>[7]</sup>、北欧<sup>[3,5,22]</sup>、巴西<sup>[17-18,20]</sup>、大西洋中部<sup>[55]</sup>和南极半岛附近海域<sup>[11,56]</sup>,但广阔的深海平原和环境更为极端的海斗深渊还缺乏相关研究。最后,鲸落的生态研究还需更为深入。除了少数研究,目前多数工作还停留在物种鉴定和简单物种组成分析上,有关食骨虫等关键种和优势种的种群生态和生活史特征、群落演化细节和影响因素、生物多样性维持水平和扩散机制、鲸落与其它还原性栖息地生态和演化关系、生态系统能量流动特征、世界鲸类资源衰退影响等都还所知甚少。

鲸落研究能充分体现一个国家的深海探索能力和综合海洋科技水平,世界上只有少数国家具备开展鲸落研究的能力,而除美国外,这些国家对鲸落的研究也仅处于起步阶段,这为我国赶超国际先进水平提供契机。我国拥有丰富的鲸类资源。黄海、东海和台湾东部海域是西太平洋须鲸往返亚热带海域和北极的主要迁徙路线,历史上

都有过短暂的捕鲸业<sup>[57]</sup>,近年来台湾东部的赏鲸船多次发现抹香鲸群体,说明这些海域大型鲸类资源丰富,具备形成鲸落的条件。南海地处热带,水深最深,环境条件最为复杂多样,但还很缺乏对其鲸类资源的了解<sup>[57]</sup>。自 2019 年以来,中国科学院深海科学与工程研究所鲸类研究团队组织的深潜鲸类调查航次,每年都能在三沙海域发现抹香鲸和喙鲸的抚幼群体,说明南海是这些中大型鲸类的固定栖息场所和繁殖地<sup>[58-59]</sup>,因此,这些海域也很可能有鲸落分布。随着我国深海探测技术的进步,“蛟龙号”、“深海勇士号”和具备全海深作业能力的“奋斗者号”等世界先进水平的深潜设备先后得到研发和应用,为我国鲸落的发现和研究奠定了基础。2020 年 4 月 2 日下午,深海勇士号载人潜水器在南海中部 1 600 m 海山上发现一个长约 3 m 的齿鲸尸骸,这是我国科学家第一次发现该类型的生态系统,表明我国已经具备开展鲸落研究的条件。随着我国建设海洋强国战略的推进,为加深对深海生物多样性的认识和生命过程的了解,为进一步开发和利用深海生物资源,应尽快开展我国的鲸落研究工作。

基于当前国际鲸落研究现状和我国海洋战略的发展要求,建议在开展鲸落研究时应突出以下特点:1)充分利用区域优势。如上所述,黄海、东海和南海都应拥有较为丰富的自然鲸落资源,加上我国沿海地区常有大型鲸类搁浅,这为我国自然鲸落和人工鲸落研究提供必要的物质基础。目前,西太平洋仅有日本和新西兰有鲸落的发现和研究报告,而广阔的东印度洋还没有鲸落研究记录。不同地理位置鲸落的分解过程、物种组成和群落结构都存在明显差异,开展相关研究不仅能填补区域空白,也能加深对全球深海生物多样性分布格局和维持机制的认识。鉴于西太平洋和东印度洋是须鲸分布热点区域,而且我国在这 2 个海域都有较好的研究基础,这为我国科学家跻身国际鲸落研究前沿提供得天独厚的地理区位优势。2)聚焦共性科学问题。在突出区域特色的基础上,应聚焦国际鲸落研究的共性问题,包括:优势种和关键种的种群特征和生活史策略及其对极端环境的适应机制;竞争、捕食和共生等种间关系在塑造群落结构和驱动鲸落演化中的作用;鲸落生物群落特征、起源演化,与其它深海还原性栖息

地动物区系的关系,以及在深海生物多样性分布和演化中的作用;鲸落生态系统结构、特征、营养物质和能量流动过程等。3)注重新技术的应用。鲸落生态研究的瓶颈在于深海探测技术,引入最新深海探测技术和装备能促进对鲸落关键生态过程的认识,例如,目前鲸落研究的最深深度为 4 204 m<sup>[20]</sup>,如能采用“奋斗者号”开展 6 000 m 以下鲸落研究,将有利于加深对深渊鲸落分解过程和群落结构的认识。此外,深海成像技术、原位探测和原位实验等技术装备在了解鲸落物种组成、群落结构和演化等方面也具有重要的作用。

### 参考文献:

- [1] ALLISON P A, SMITH C R, KUKERT H, et al. Deep-water taphonomy of vertebrate carcasses: a whale skeleton in the bathyal Santa Catalina Basin [J]. *Paleobiology*, 1991, 17: 78 – 89.
- [2] SMITH C R. Bigger is better: the role of whales as detritus in marine ecosystems [M] // ESTES J A, DEMASTER P, DOAK D F, et al. Berkeley: University of California Press, 2006: 286-300.
- [3] GLOVER A G, HIGGS N D, BAGLEY P M, et al. A live video observatory reveals temporal processes at a shelf-depth whale-fall [J]. *Cahiers De Biologie Marine*, 2010, 51: 1 – 7.
- [4] KEMP K M, JAMIESON A J, BAGLEY P M, et al. Consumption of large bathyal food fall, a six month study in the NE Atlantic [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, 310: 65 – 76.
- [5] SOLTWEDEL T, GUILINI K, SAUTER E, et al. Local effects of large food-falls on nematode diversity at an arctic deep-sea site: Results from an in situ experiment at the deep-sea observatory HAUSGARTEN [J]. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 2018, 502: 129 – 141.
- [6] CARTES J E, SOLER-MEMBRIVES A, STEFANESCU C, et al. Contributions of allochthonous inputs of food to the diets of benthopelagic fish over the northwest Mediterranean slope (to 2300m) [J]. *Deep-Sea Research I*, 2016, 109: 123 – 136.
- [7] SMITH C R, GLOVER A G, TREUDE T, et al. Whale-fall ecosystems: recent insights into ecology, paleoecology, and evolution [J]. *Annual Review of Marine Science*, 2015, 7: 571 – 596.
- [8] SMITH C R, BACO A R. Ecology of whale falls at the deep-sea floor [J]. *Oceanography & Marine Biology*, 2003, 41: 311 – 354.
- [9] BRUUN A F. The abyssal fauna: its ecology, distribution and origin [J]. *Nature*, 1956, 177: 1105 – 1108.
- [10] SMITH C R, KUKERT H, WHEATCROFT R A, et al. Vent fauna on whale remains [J]. *Nature*, 1989, 34: 127 – 128.
- [11] SMITH K E, THATJE S, SINGH H, et al. Discovery of a recent, natural whale fall on the continental slope off Anvers Island, western Antarctic Peninsula [J]. *Deep-Sea Research I*, 2014, 90: 76 – 80.
- [12] DE FREITAS R C, MARQUES H, DA SILVA M A C, et al. Evidence of selective pressure in whale fall microbiome proteins and its potential application to industry [J]. *Marine Genomics*, 2019, 45: 21 – 27.
- [13] LI Q, LIU Y, LI G, et al. Review of the impact of Whale Fall on biodiversity in deep-sea ecosystems [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2022, 10: 885572.
- [14] JEFFERSON T A, WEBBER M A, PITMAN R L. Marine mammals of the world: a comprehensive guide to their identification [M]. London: Academic Press, 2015.
- [15] HIGGS N D, LITTLE C T S, GLOVER A G. Bones as biofuel: a review of whale bone composition with implications for deep-sea biology and palaeoanthropology [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2011, 278: 9 – 17.
- [16] GERMAN C R. Deep-water chemosynthetic ecosystem research during the census of marine life decade and beyond: a proposed deep-ocean road map [J]. *PLoS ONE*, 2011, 6: e23259.
- [17] SHIMABUKURO M, RIZZO A E, ALFARO-LUCAS J M. *Sphaerodoropsis kitazatoi*, a new species and the first record of *Sphaerodoridae* (Annelida: Phyllodocida) in SW Atlantic abyssal sediments around a whale carcass [J]. *Deep-Sea Research II*, 2017, 146: 18 – 26.
- [18] SHIMABUKURO M, SANTOS C S G, ALFARO-LUCAS J M, et al. A new eyeless species of *Neanthes* (Annelida: Nereididae) associated with a whale-fall community from the deep Southwest Atlantic Ocean [J]. *Deep-Sea Research II*, 2017, 146: 27 – 34.
- [19] FUJIWARA Y, JIMI N, SUMIDA P Y G, et al. New species of bone-eating worm *Osedax* from the abyssal South Atlantic Ocean (Annelida, Siboglinidae) [J]. *ZooKeys*, 2019, 814: 53 – 69.
- [20] HASEGAWA K, FUJIWARA Y, OKUTANI T, et al. A new gastropod associated with a deep-sea whale carcass from São Paulo Ridge, Southwest Atlantic [J]. *Zootaxa*, 2019, 4568: 347 – 356.
- [21] ROUSE G W, GOFFREDI S K, VRIJENHOEK R C. *Osedax*: Bone-eating marine worms with dwarf males [J]. *Science*, 2004, 305: 668 – 671.
- [22] WHITEMAN N K. Between a whale bone and the deep blue sea: the provenance of dwarf males in whale bone-eating tubeworms [J]. *Molecular Ecology*, 2008, 17: 4395 – 4397.
- [23] MADERSPACHER F. Evolution: They never come back, or do they [J]? *Current Biology*, 2015, 25: 62-64.
- [24] ROUSE G W, GOFFREDI S K, JOHNSON S B, et al. Not whale-fall specialists, *Osedax* worms also consume fishbones [J]. *Biology Letters*, 2011, 7: 736 – 739.



- [25] JONES E G, COLLINS M A, BAGLEY P M, et al. The fate of cetacean carcasses in the deep sea: observations on consumption rates and succession of scavenging species in the abyssal northeast Atlantic Ocean [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1998, 265: 1119 – 1127.
- [26] BACO-TAYLOR A R. Food-web structure, succession and phylogenetics on deep-sea whale skeletons [D]. Hawaii: University of Hawaii, 2002.
- [27] DEBENHAM N J, LAMBSHEAD P J D, FERRERO T J. The impact of whale falls on nematode abundance in the deep sea [J]. *Deep-Sea Research I*, 2004, 51: 701 – 706.
- [28] SMITH C R. Nekton falls, low-intensity disturbance and community structure of infaunal benthos in the deep-sea [J]. *Journal of Marine Research*, 1986, 44: 567 – 600.
- [29] LUNDSTEN L, SCHLINING K L, FRASIER K, et al. Time-series analysis of six whale-fall communities in Monterey Canyon, California, USA [J]. *Deep-Sea Research I*, 2010, 57: 1573 – 1584.
- [30] ALFARO-LUCAS J M, SHIMABUKURO M, OGATA I V, et al. Trophic structure and chemosynthesis contributions to heterotrophic fauna inhabiting an abyssal whale carcass [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2018, 596: 1 – 12.
- [31] CONNELL J H, SLATYER R O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization [J]. *American Naturalist*, 1977, 982: 1119 – 1144.
- [32] AGUZZI J, CIUFFARDI E F T, SCHIRONE A, et al. Faunal activity rhythms influencing early community succession of an implanted whale carcass offshore Sagami Bay, Japan [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8: 11163.
- [33] REISDORF A G, BUX R, WYLER D, et al. Float, explode or sink: postmortem fate of lung-breathing marine vertebrates [J]. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 2012, 92: 67 – 81.
- [34] DAHLGREN T G, WIKLUND H, KALLSTROM B, et al. A shallow-water whale-fall experiment in the north Atlantic [J]. *Cahiers De Biologie Marine*, 2006, 47: 385 – 389.
- [35] FUJIWARA Y, KAWATO M, YAMAMOTO T, et al. Three-year investigations into sperm whale-fall ecosystems in Japan [J]. *Marine Ecology*, 2007, 28: 219 – 232.
- [36] PAVLYUK O N, TREBUKHOVA Y A, TARASOV V G. The impact of implanted whale carcass on nematode communities in shallow water area of Peter the Great Bay (East Sea) [J]. *Ocean Science Journal*, 2009, 4: 181 – 188.
- [37] BRABY C E, ROUSE G W, JOHNSON S B, et al. Bathymetric and temporal variation among *Osedax bone-worms* and associated megafauna on whale-falls in Monterey Bay, California [J]. *Deep-Sea Research I*, 2007, 54: 1773 – 1791.
- [38] ONISHI Y, SHIMAMURA S, YAMANAKA T, et al. Variation of geochemical environments associated with whale-fall biomass mineralization processes in the sediment during the mobile scavenger, enrichment opportunist, and sulfophilic stages [J]. *Marine Biology*, 2018, 165: 141.
- [39] RUXTON G D, BAILEY D M. 2005. Searching speeds and the energetic feasibility of an obligate whale-scavenging fish [J]. *Deep-Sea Research I*, 52: 1536-1541.
- [40] SMITH C R, BACO A R, GLOVER A G. Faunal succession on replicate deep-sea whale falls: time scales and vent-seep affinities [J]. *Cahiers De Biologie Marine*, 2002, 43: 293 – 297.
- [41] GOEDERT J L, SQUIRES R L, BARNES L G. Paleocology of whale-fall habitats from deep-water Oligocene rocks, Olympic Peninsula, Washington state [J]. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 1995, 118: 151 – 158.
- [42] BACO A R, SMITH C R, PEEK A S, et al. The phylogenetic relationships of whale-fall vesicomyid clams based on mitochondrial COI DNA sequences [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, 182: 137 – 147.
- [43] THUBAUT J, PUILLANDRE N, FAURE B, et al. The contrasted evolutionary fates of deep sea chemosynthetic mussels (*Bivalvia*, *Bathymodiolinae*) [J]. *Ecology & Evolution*, 2013, 3: 4748 – 4766.
- [44] FELDMAN R A, SHANK T M, BLACK M B, et al. Vestimentiferan on a Whale Fall [J]. *Biological Bulletin*, 1998, 194: 116 – 119.
- [45] FUJITA Y, MATSUMOTO H, FUJIWARA Y, et al. Phylogenetic relationships of deep-sea bathymodiolus mussels to their mytilid relatives from sunken whale carcasses and wood [J]. *Venus*, 2009, 67: 123 – 134.
- [46] DISTEL D L, BACO A R, CHUANG E, et al. Marine ecology: Do mussels take wooden steps to deep-sea vents? [J]. *Nature*, 2000, 403: 725 – 726.
- [47] LORION J, BUGÉ B, CRUAUD C, et al. New insights into diversity and evolution of deep-sea *Mytilidae* (Mollusca: *Bivalvia*) [J]. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 2010, 57: 71 – 83.
- [48] KIEL S, GOEDERT J L. Deep-sea food bonanzas: early Cenozoic whale-fall communities resemble wood-fall rather than seep communities [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2006, 273: 2625 – 2631.
- [49] BUTMAN C A, CARLTON J T, PALUMBI S R. Whaling effects on deep-sea biodiversity [J]. *Conservation Biology*, 1995, 9: 462 – 464.
- [50] SMITH C R, BERNARDINO A F, BACO A, et al. The seven-year enrichment: macrofaunal succession in deep-sea sediments around a 30-tonne whale fall in the Northeast Pacific [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2014,

- 515: 133 – 149.
- [51] SMITH C R, ROMAN J, NATION J B. A metapopulation model for whale-fall specialists: The largest whales are essential to prevent species extinctions [J]. *Journal of Marine Research*, 2019, 2: 283 – 302.
- [52] WIKLUND H. Three new species of *Ophryotrocha* (Annelida: Dorvilleidae) from a whale-fall in the North-East Atlantic [J]. *Zootaxa*, 2009, 2228: 43 – 56.
- [53] SILVIA D, DOMINICI S, GLOVER A G, et al. Molluscs from a shallow-water whale-fall and their affinities with adjacent benthic communities on the Swedish west coast [J]. *Marine Biology Research*, 2014, 10: 3 – 16.
- [54] NAGANUMA T, WADA H, FUJIOKA K. Biological community and sediment fatty acids associated with the deep-sea whale skeleton at the Torishima Seamount [J]. *Journal of Oceanography*, 1996, 52: 1 – 15.
- [55] SILVA A P, COLAÇO A, RAVARA A, et al. The first whale fall on the Mid-Atlantic Ridge: Monitoring a year of succession [J]. *Deep-Sea Research I*, 2021, 178: 103662.
- [56] AMON D J, GLOVER A G, WIKLUND H, et al. The discovery of a natural whale fall in the Antarctic deep sea [J]. *Deep-Sea Research II*, 2013, 92: 87 – 96.
- [57] 王丕烈. 中国鲸类 [M]. 北京: 化学工业出版社, 2012.
- [58] LIN M, XING L, FANG L, et al. Can local ecological knowledge provide meaningful information on coastal cetacean diversity? A case study from the northern South China Sea [J]. *Ocean & Coastal Management*, 2019, 172: 117 – 127.
- [59] LIN M, LIU M, CARUSO F, et al. A pioneering survey of deep-diving and off-shore cetaceans in the northern South China Sea [J]. *Integrative Zoology*, 2020, 16: 1 – 11.

## Review and prospect of whale fall ecology

LIN Mingli, LI Songhai

(Marine Mammal and Marine Bioacoustics Laboratory, Institute of Deep-sea Science and Engineering, Chinese Academy of Sciences, Sanya, Hainan 572000, China)

**Abstract:** A whale fall occurs when great whales such as baleen whales (*Balaenoptera*) and sperm whale (*Physeter macrocephalus*) die and their carcasses fall to the ocean floor. Compared with other organisms dropped from the euphotic zone to the sea floor, great-whale carcasses highlight with giant body sizes and high bone-lipid content which allow them to support a sequence of heterotrophic and chemosynthetic microbial assemblages in the energy-poor deepsea for decades. The succession of whale fall can be divided into mobile-scavenger, enrichment opportunist, sulphophilic and reef stages. Successional mechanisms of these stages are driven by facilitation, tolerance and inhibition, while species composition and community structure are affected mainly by water depth, temperature and geographical location. No whale-fall specialist has been found in the mobile-scavenger stage to date, but 129 species that are specialized to live on whale remains have been identified in the opportunistic and chemoautotrophic stages. Based on the population size and mortality of great whales around the world, the estimation of average distance among adjacent whale falls with the same successional stage is 5-16 km. These whale falls share the similar chemoautotrophic communities and species with those of vents and seeps, and thus are considered ecological and evolutionary stepping-stones in deep-sea floor. Unfortunately, the serious decline of great whales populations caused by commercial whaling have led to a 65%-90% reduction of whale falls in the world ocean, which may have reduced species diversity and caused species extinctions in deep-sea ecosystems. The detection of natural whale falls and experimentally implanted whale remains are considered to be the two main methods for whale falls research which requires the high-performance submersible and skilled deep diving operation ability. Finally, based on cetacean resources and the development of deep-sea exploration technology in China, we highlight future research interests of whale fall.

**Keywords:** baleen whale; sperm whale; Osedax worm; cold seep; hydrothermal vent; hadal trench

(责任编辑: 潘学峰)