

## 评述与展望

### Review and Progress

# 鲸落——一种独特的海洋生态系统的造化

陈晓玉<sup>1,2\*</sup> 王海妹<sup>1,2</sup>

1 海南省热带农业资源开发利用研究所, 三亚, 572025; 2 海南省生物工程协会, 海口, 570206

\* 通信作者, chenxiaoyu@hitar.org.cn

**摘要** 当鲸在海洋中死去, 它的尸体缓慢地沉入海底, 而海洋中的动物、分解者在这个过程中聚集、演化形成的生态系统。生物学家赋予这个独特的过程为“鲸落”。鲸落与海洋冷泉、热液并称为海洋的“绿洲”。鲸鱼的尸体为广袤而贫瘠的深海食物链的各类型消费者, 包括深海鱼类、甲壳类、多毛类还有各种细小的生物提供了丰富的食物来源。本综述从多角度介绍了鲸落形成的必要条件、原因及生态特征, 分析了鲸落给海洋带来的影响, 大量的事实表明, 鲸落不仅给海洋碳通量提供巨大的动力, 还促进了新物种的产生, 丰富了海洋生物多态性。鲸落现象是大自然的一种奇妙的造化, 了解这种现象对深入了解这种独特的海洋生态系统具有重要的意义。

**关键词** 鲸落, 海洋生态系统, 海洋绿洲

## Whale fall: the Creation of A Unique Marine Ecosystem

Bess X. Y. Chen<sup>1,2\*</sup> May H.M. Wang<sup>1,2</sup>

1 Hainan Institute of Tropical Agricultural Resources, Sanya, 572025; 2 Hainan Institutes of Biotechnology, Haikou, 570206

\* Corresponding author, chenxiaoyu@hitar.org.cn

DOI: 10.5376/aor.cn.2020.9.0001

**Abstract** When a whale dies in the ocean, its body slowly sinks to the bottom of the sea. In this process, animals and decomposers gather in the ocean to form an ecosystem. Biologists call this unique process "whale fall.". Whale fall, together with ocean cold spring and hydrothermal fluid, is called the "oasis" of the ocean. Whale carcasses provide a rich source of food for all types of consumers in the vast and barren deep-sea food chain, including deep-sea fish, crustaceans, polychaetes and various small organisms. This review introduces the necessary conditions, causes and ecological characteristics of whale fall from various perspectives, and analyzes the impact of whale fall on the ocean; A large number of facts show that whale fall not only provides a huge driving force for the marine carbon flux, but also promotes the production of new species and enriches the diversity of marine organisms. Whale falling is a wonderful creation of nature. It is of great significance to understand this phenomenon for us to understand this unique marine ecosystem.

**Keywords** Whale Fall, Marine ecosystem, Ocean oasis

中国科学院深海科学与工程研究所(Institute of Deep-sea Science and Engineering, Chinese Academy of Sciences)2020 年 4 月 2 日宣布, 该所的“探索一

号”科考船完成 2020 年度第一个科考航次(TS16 航次), 科研人员在南海发现一个约 3 米长的鲸落(图 1) (<http://www.idsse.cas.cn/xwtdt2015/ywtdt2015/202004/t->

本文首次发表在 International Journal of Marine Science (ISSN 1927-6648)上, 现依据版权所有人授权的许可协议, 采用 Creative Commons Attribution License, 协议对其进行授权, 再次发表与传播

收稿日期: 2020 年 6 月 4 日; 接受日期: 2020 年 6 月 7 日; 发表日期: 2020 年 6 月 14 日

引用格式: 陈晓玉, 王海妹, 2020, 鲸落——一种独特的海洋生态系统的造化, 水生生物研究, 9(1): 1-6 (doi: 10.5376/aor.cn.2020.9.0001) (Bess X. Y. Chen and May H.M. Wang, 2020, Whale fall: the creation of a unique marine ecosystem, Shuisheng Shengwu Yanjiu (Aquatic Organism Research), 9(1): 1-6 (doi: 10.5376/aor.cn.2020.9.0001))



图 1 在南中国海深海海山 1600 米的山腰处发现的鲸落(图片来源: [http://www.idsse.cas.cn/xwdt2015/ywdt2015/202004/t20200402\\_5526331.html](http://www.idsse.cas.cn/xwdt2015/ywdt2015/202004/t20200402_5526331.html))

Figure 1 Whale fall found on the mountainside of 1,600 meters of deep sea seamounts in Southern China Sea (Image Source: [http://www.idsse.cas.cn/xwdt2015/ywdt2015/202004/t20200402\\_5526331.html](http://www.idsse.cas.cn/xwdt2015/ywdt2015/202004/t20200402_5526331.html))

20200402\_5526331.html)。翌日,中国中央电视台发布了视频新闻,报道了中国科学家在南海首次发现鲸落的事件,TS16 航次共同首席科学家,中山大学谢伟副教授介绍说,此次发现的鲸落,附近有数十只白色铠甲虾、红虾、以及数只鮠鱼,尾部甚至可以观察到有鮠鱼在撕扯肌肉,表明它尚处在第一个阶段,推测很有可能是一只死亡不久的鲸,具有长期观测的价值。

这个新闻事件的传播,让这个鲜为人知的“鲸落”概念,进入了中国寻常百姓的视野,引起了中国公众对南海“鲸落”的关注。

所谓的鲸落(Whale fall),就是指鲸死后沉入海底的过程和现象。鲸落通常发生在深海区域,距海面深度要大于 1 000 米以上,鲸鱼的尸体坠落到这样的深海或深海区域的海底的过程中发生的现象,即鲸鱼坠落,简称鲸落(Smith et al., 2015)。20 世纪 70 年代后期人类首次观察到鲸落现象,随着深海探索技术的发展,人类借助使用潜水器和水下遥控航行器(ROV),对自然的和实验性的鲸落现象进行监测变得可能和容易(Smith et al., 2015; Aguzzi et al., 2018),以此能够更好地了解深海底生态演替的模式(Little, 2017)。

鲸落的过程,实质上是创建了一个复杂的局部的生态系统,鲸尸成为这个过程中为其他海洋生物提供栖息的场所和生命的营养来源,这个过程可持续数年,或数十年甚至数百年。1998 年研究人员发现在北太平洋深海中,至少有 43 个种类的 12 490 个生物体依靠鲸落生存,他们还发现鲸鱼在死后一个世纪的时间里,可以持续不断为海洋生物提供营养物质。因此,鲸落在海洋生态系统中具有一定的重要地位。

鲸落被认为是深海动物适应复杂环境的辐射热点。九种最大鲸鱼物种中有 690 000 个尸体/骨骼在

鲸鱼的迁移路线,此估计值意味着鲸落发生的平均间距为 12 公里,最小为 5 公里(Allison et al., 1991)。在鲸落地点观察到的包括巨型等足动物、刚毛虫、食骨蠕虫(Osedax)、盲鳗、睡鲨、深海蟹等多种生物(Smith et al., 2015)。近几年,有研究人员在鲸鱼坠落地点发现了新的物种。据此推测,鲸落为多种深海生物的移动和适应更具有挑战性的新栖息地提供了过渡环境,从而产生了生物多样性(Smith et al., 2015)。

深海远离大陆架,缺少阳光,因此缺少营养物质和生产者固定的有机碳。每个鲸鱼身躯就是一个巨大的能源库,鲸鱼死后沉入海底,为贫瘠的深海海床带来丰富的可传递碳能量来源,提高深海碳通量。为了进一步了解鲸落以及鲸落对深海环境和生物的影响,本综述从鲸落的形成条件、生态特征、鲸落对深海碳通量和生物的影响等多个方面进行总结概述,以期深入了解这种独特的海洋生态系统提供参考。

## 1 鲸落的形成的必要条件及原因

海洋中的生物有数以万计的种类,其中不乏大型的海洋生物,其中包括鲨鱼、大王乌贼、海藻等,但是截至目前仅有鲸鱼的尸体能够发展为深海生态系统,除了鲸鱼自身的条件以外,鲸落形成的外界环境的条件也是必不可少的。

### 1.1 富含脂肪、具有硬骨鱼特征是形成鲸落的必要条件

鲸是一种温血动物,其体温总是保持在 37℃ 左右,但是辽阔的水域中,特别是在北极,水温常在零度以下。为了保持体温,所有鲸类都有一层海绵状的皮层和皮层下一层厚厚的脂肪作为绝缘层,以隔绝身体血液和内脏与海水的大面积接触。除此之外,由于水的阻力比空气大,鲸鱼的脂肪层能很好地为鲸鱼的运动提供更多的能量。

并不是所有的鲸鱼都能成为鲸落,浅海的鲸鱼在死亡之后很快被食肉动物分解啃食殆尽,无法沉入海底形成鲸落,因此只有体型巨大的鲸鱼(比如抹香鲸,蓝鲸,座头鲸)在死亡后其坚硬的骨架随着巨大的躯体缓慢沉入深海,吸引食腐动物初步分解鲸鱼充满脂肪的尸体,初步形成鲸落。而鲨鱼、乌贼、海藻等则是因为缺乏坚硬的骨骼,在死后将以极快的速度腐烂或被食腐动物分解,无法形成生态系统。

### 1.2 低海床,缺少外界侵扰是鲸落形成的关键

不同的鲸鱼具有特定的生活海域,其中包括大

西洋、太平洋、北冰洋等大洋,有的迁移路线甚至同时包含多个大洋,这个过程必定会经过海床较低、营养物质匮乏的海域,也就是海洋“蓝色沙漠”区域。在较浅的水域,清道夫将在相对较短的时间内消耗鲸鱼死后的尸体。与较浅的水域不同,靠近大陆架的浅水区域因其丰富的生物类型和庞大的生物数量,鲸鱼的尸体在沉降过程中将在极短的时间内被数量惊人的食腐生物分解,无法形成鲸落。远离大陆架的深海区域,主要以水中悬浮微粒、动物粪便、微小型生物死后的躯体等形成的“食物碎屑”、“海洋降雪”等食物来源,难以形成海洋渔场,由此缺少大型的食肉动物。当鲸鱼在这里死亡,尸体得以完整的下降至数千千米的海床底下(Higgs et al., 2014)。海底平原因为鲸鱼的出现而产生了一定范围的生境变化,其尸体不仅为深海的盲鳗、睡鲨等食腐动物提供了丰富的食物来源,也为钻孔生物、附着生物动物提供了庇护场所及有机质来源(图 2)。极地的海床自然形成的海底压强隔绝了大部分大型的捕食动物,缺少大型天敌的自然优势由此形成稳定的生态系统(Smith and Bacon, 2003)。

值得一提的是,大多数鲸鱼的身体(抹香鲸)比周围的海水稍致密,只有在肺部充满空气时才变得具有浮力(Baldanza et al., 2018)。当肺部收缩时,鲸鱼的尸体没有存储过多气体,鲸鱼的尸体可以相对完整地到达海底(Smith et al., 2015)。一旦进入深海,寒冷的温度就会减慢分解速度,高的静水压力会增加气体溶解度,使鲸鱼尸体得以沉入更大的深度(Allison et al., 1991; Reisdorf et al., 2012)。当鲸鱼死后躯体保存完好,并且肺部充满空气,导致鲸鱼因为体内的脂肪和空气形成的浮力无法下沉。但鲸鱼肠道内的厌氧微生物在尸体中大量繁殖,生成甲烷的充满鲸鱼的躯体,当甲烷的含量超过鲸鱼的承受程度,巨大的压强瞬间突破鲸鱼的身体,形成大爆炸(Reisdorf et al., 2012)。四散的尸块也就无法形成鲸落生态。



图 2 鲸落中的盲鳗(Higgs et al., 2014)  
Figure 2 Hagfish in whale fall (Higgs et al., 2014)

## 2 鲸落生态特征

鲸落与绝大多数生态系统一样,有其独特的演化阶段过程(Smith et al., 2015)。这些不同阶段的生态系统持续时间各不相同,并且随着生物体大小、水深和潮汐流等其他环境变量而相互重叠(Baldanza et al., 2018)。大型、完整的鲸落一般会经历四个分解阶段,较小的鲸类动物,例如海豚和蝠鲼,由于它们的体积小和脂质含量低而没有经历相同的生态演替阶段(Little, 2017)。研究人员认为,Osedax 蠕虫的存在也可能是观察到的演替差异的一个促成因素(Treude et al., 2009)。

### 2.1 鲸落生态的第一阶段

最初的阶段开始于“移动清道夫阶段(mobile-scavenger stage)”,在鲸鱼尸体下沉至海底过程中,盲鳗和睡鲨会分解鲸鱼尸体中 90%的软组织。每天的消耗量可能为 40~60 千克(Allison et al., 1991)。此阶段通常持续数月至 1.5 年(Little, 2017)。直至剩下坚硬的骨架后它们才会离去,寻找新的食物来源。

### 2.2 鲸落生态的第二阶段

第二阶段当鲸鱼的骨架坠落至海床后,底栖生物(深海甲壳类和多毛类)栖居在骨头和周围的沉积物中,蚕食鲸尸上剩余的营养沉淀物(Allison et al., 1991)。这个阶段最多可以持续 4.5 个月(Little, 2017)。同时会出现一种特有的食骨蠕虫,它们附着在鲸鱼充满脂肪的骨头上,分解油脂作为养分供自身生长所需。这个过程被称为“机会主义者阶段(enrichment opportunist stage)”。

### 2.3 鲸落生态的第三阶段

在第三阶段即“化能自养阶段(sulphophilic stage)”,大量厌氧细菌嗜硫细菌厌氧分解骨头中的脂质,使用溶解在海水中的硫酸盐( $\text{SO}_4^{2-}$ )作为氧化剂,产生硫化氢。由于  $\text{H}_2\text{S}$  的毒性,只有抗性化能合成细菌存活。这些细菌将硫化物转化为葡萄糖滋养贻贝、蛤蜊和海蜗牛等。这个消化阶段可以持续 50 年甚至 100 年(Allison et al., 1991)。

### 2.4 鲸落生态的第四阶段

最后阶段,一些科学家把鲸鱼坠落地点的生态演替的第四阶段称为“礁石阶段(Reef stage)”(Smith et al., 2015, Little, 2017)。一旦有机化合物耗尽并且只有矿物质保留在骨骼中,鲸鱼坠落便进入了这一

阶段,从而提供了坚硬的基质为其他附着生物如海百合、海葵等生物提供庇护场所。直至最后被沉积物完全掩盖,完成鲸落所有生态过程。

### 3 鲸落同时发现甲烷和硫化菌

在鲸落附近也可能发生甲烷生成的过程(图 3)。产生甲烷的古生菌在缺氧沉积物中可能很丰富,但甲烷和硫化菌通常都需要氢离子,二者产生竞争,一般难以同时存在。然而,鲸落确实支持减少硫的细菌和产甲烷的古细菌,从而得出结论,该区域不受电子供体的限制,和 / 或对合适基质的竞争极少或没有竞争(Kiel, 2008)。鲸落周围发现硫化物和甲烷的存在浓度梯度,最高浓度在鲸鱼尸体的一米之内,比周围的沉积物浓度高出几个数量级。但甲烷生成似乎只发生在沉积物中,而硫的还原则同时发生在鲸鱼尸体的沉积物中和骨骼上(Kiel, 2008)。沉积物中和鲸鱼骨骼中高脂肪含量都侧面说明硫的还原是鲸落能够维持鲸落生态更长的时间的关键因素。

### 4 鲸落对海洋碳通量提供巨大的动力

鲸鱼和其他一些大型海洋动物以浮游动物为生。基于简单的营养结构,这意味着鲸鱼和其他大型浮游动物捕食者可以在初级生产量高的地区找到较高的捕捞量,这使它们成为海洋中重要的碳排放者。鲸落最直观的作用就是为许多海洋生物提供了食物。这些海洋生物除了无脊椎动物、鱼类,甚至虎鲸还有许多微生物等。与这些微生物相比,鲸的个体大小差别巨大,因此一头鲸的死亡能够养活的海洋生物个体数量是相当可观的。

生物泵模型表明,深海吸收的大量碳并非仅由颗粒有机碳(particulate organic carbon, POC)提供,而必须来自其他来源。而一条 40 吨鲸鱼尸体中大约含

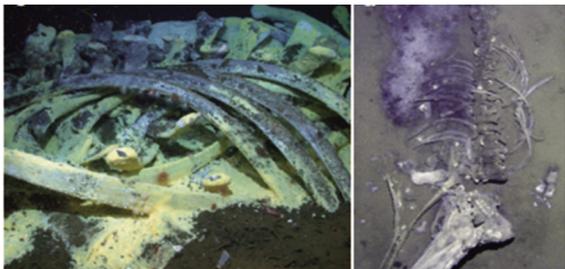


图 3 鲸落化能自养阶段嗜硫菌及周围多种底栖生物生长 (Smith et al., 2015)

Figure 3 Growth of thiophilic bacteria and various benthic organisms in the autotrophic stage (Smith et al., 2015)

有 2 公吨碳,这巨大的有机物质一次到达海底,在其下方的 50 平方米沉积物中产生了相当于 2 000 年碳通量的脉冲,这有助于维持鲸鱼坠落周围形成的群落结构(Higgs et al., 2012; Smith, 2005)。鲸落不仅为深海的碳循环提供了巨大的动力,同时也对生物泵或有机物质从海面到深处的通量具有潜在的影响。

### 5 鲸落增加海洋生物多样性

#### 5.1 鲸落上的食骨蠕虫增加生物多样性

鲸落为许多的底栖生物提供了复杂的生境。在鲸落地点,通常看到的营养水平介于三到五个之间,其中两种主要营养来源构成了食物网的基础。成年鲸鱼的尸体最多可以容纳五个营养层,而幼鱼通常具有三个营养层(Hilario et al., 2018)。当其他大量营养丰富的材料掉入海床时,存在类似的生态系统。原先的大陆架下沉为海床,陆地上的大树会下沉以形成木瀑布。而鲸落中的生物多样性与食骨蠕虫有关,食骨蠕虫是一种深海多毛蠕虫,它通过分泌酸来腐蚀鲸鱼的骨骼并吸收其中的营养(Smith et al., 2015)。通过增加向水中扩散骨骼基质并促进稀有物种在骨骼基质中的定殖,从而增加了深海的生物多样性(Alfaro-Lucas et al., 2018)。

#### 5.2 鲸落的化学合成群落增加生物多样性

现在普遍认为鲸鱼大约于 5000 万年前回到水中生活。直到中新世(23~5 百万年)的加利福尼亚和日本才出现化学合成动物(Kaim et al., 2008)。这可能是由于早期鲸鱼骨骼的脂质含量过低 (Allison et al., 1991)。随着史前鲸鱼生活在深海中并向更深处潜水,它们的解剖结构发生了变化,包括尺寸增大,骨密度降低和脂质含量更高(Baldanza et al., 2018)。由于脂质含量的增加,在鲸落中出现具有化学合成细菌的种群,这些细菌可从无机化学物质(如硫)中吸收能量。而在鲸落中发现它们的存在之前,这些群体唯一已知的栖息地是下沉的大陆架带来的木材和海洋热液喷口(Kaim et al., 2008)。鲸落这一独特的化学合成群落可能促进了一些新生物种的产生 (Allison et al., 1991)。因此当在远离大陆架和海洋热液喷口的鲸落中发现这些独有的细菌及生物时,推测鲸落为深海生物的演化和迁徙扮演着独特的角色(Baldanza et al., 2018)。

基于以上叙述可以得出这一结论:大鲸鱼的油脂和骨髓中脂质含量高,是鲸落相继出现的各种群

落关键(Smith, 2005; Alfaro-Lucas et al., 2018)。

## 6 与其他大量食物下降的对比

也有基于落入深海的其他非哺乳动物海洋脊椎动物尸体的研究。深海中发现完好无损的个体周围有更多的清道夫,其中包括典型的鲸落的清道夫,尤其是鲸鲨经常栖息在大约 1 000 米深的水域中,这表明它可能是丰富食物中经常掉落的食物 (Reisdorf et al., 2010)。在鲸鲨周围发现了许多藻类(Zoarcidae),有一些直接食用的证据。另一种理论认为,鳗鱼正在等待它们的主要猎物。在不完整的个体周围,在富集区中观察到细菌垫,但没有发现鲸落环境中典型的蛤或贻贝(Higgs et al., 2014)。

总体而言,大海洋脊椎动物尸体和鲸鱼的大小以及生理差异很可能导致在其周围的群落差异(Higgs et al., 2014)。尽管在这项研究中未在非哺乳动物残骸上发现食骨蠕虫,但可能是由于观察时间的缘故,食骨蠕虫尚未在尸体上定殖(Higgs et al., 2014)。对较小的鲸类和其他海洋脊椎动物食用瀑布的各种研究得出的相似结论是,这些尸体将大量新的有机物质带入深度(Higgs et al., 2012)。

## 7 人为捕鲸对鲸落影响

作为海洋当之无愧的霸主,鲸鱼在过去的几千万年间少有天敌,但是到了近现代和现代捕鲸业的发展,数以百万计的鲸鱼被猎杀,鲸鱼数量一度低至存量的 1%,鲸鱼的减少对海洋生物泵的影响不可否认。鲸鱼储存了大量的碳,这些碳在鲸落事件中被运到深海,捕鲸还降低了深海固碳的能力 (Pershing et al., 2010; Ralph et al., 2019)。

鲸经常洄游迁徙在大约 1 000 m 深的水域中,它们的排泄物可能是深海底栖生物食物来源之一(William et al., 2018)。鲸鱼的大幅降低,海洋中的底栖生物食物来源不可避免的减少,由此引发的深海的总生物量减少 30%以上(Ralph et al., 2019)。

鲸落作为一种重要的海洋生态系统,鲸鱼数量的剧烈变化,对深海生物的移动和长远的进化造成影响难以预计。深海的生命会不会顽强地找到其他生存渠道,重建生存方式,这有待人们继续探索。

## 8 结束语

鲸落是海洋中的独特生态系统,也是大自然神奇的造化安排。在南中国海发现鲸落,对于加深了解

南中国海海洋生态系统的形成,海洋生物的进化和迁徙有着重要的意义。

## 作者贡献

陈晓玉是本论文构思者,完成初稿写作、修改和最终定稿。王海妹参与论文修改、审阅和最终定稿。全体作者都阅读并同意最终的文本。

## 致谢

本研究由加拿大海德研究院(The HITAR Institute Canada)《海洋生态系统的构成、进化和生物多样性》国际合作专项基金(项目编号 2015012020)资助。作者非常感谢海南省热带农业资源研究所所长方宣钧博士对本文初稿的认真的审阅,并对论文提出非常有有益的批评和修改意见。

## 参考文献

- Aguzzi J., Fanelli E., Ciuffardi T., Schirone A., De Leo F.C., Doya C., Kawato M., Miyazaki M., Furushima Y., Costa C., and Fujiwara Y., 2018, Faunal activity rhythms influencing early community succession of an implanted whale carcass offshore Sagami Bay, Japan, *Sci. Rep.*, 8 (1): 11163
- Alfaro-Lucas J.M., Shimabukuro M., Ogata I.V., Fujiwara Y., Sumida P.Y.G., 2018, Trophic structure and chemosynthesis contributions to heterotrophic fauna inhabiting an abyssal whale carcass, *Marine Ecology Progress Series*, 596: 1-12
- Alfaro-Lucas J.M., Shimabukuro M., Ogata I., Fujiwara Y., Sumida P.Y.G., 2018, Trophic structure and chemosynthesis contributions to heterotrophic fauna inhabiting an abyssal whale carcass, *Marine Ecology Progress Series*, 596: 1-12
- Allison P.A., Smith C.R., Kuke, H., Deming J.W., and Bennett B. A., 1991, Deep-water taphonomy of vertebrate carcasses: a whale skeleton in the bathyal Santa Catalina basin, *Paleobiology* 17(1): 789
- Baldanza A., Bizzarri R., Famiani F., Garassino A., Pasini G., Rosatini F., and Cherin M., 2018, The early Pleistocene whale-fall community of Bargiano (Umbria, Central Italy): Paleocological insights from benthic foraminifera and brachyuran crabs, *Palaeontologia Electronica*. 21(16): 1-27
- Higgs N.D., Gates A.R., Jones D.O.B., and Valentine J.F., 2014, Fish food in the deep sea: revisiting the role of large food-falls, *PLoS One*, 9(5): e96016
- Higgs N.D., Little C.T.S., Glover A.G., Dahlgren T.G., Smith C. R., and Dominici S., 2012, Evidence of Osedax worm borings in Pliocene (~3 Ma) whale bone from the Mediterranean, *Historical Biology*, 24(3): 269-277

- Hilario A., Cunha M.R., Génio L., Marçal A.R., Ravara A., Rodrigues C.F., and Wiklund H., 2015, First clues on the ecology of whale falls in the deep Atlantic ocean: results from an experiment using cow carcasses, *Marine Ecology*, 36 (S1): 82-90
- Kaim A., Kobayashi Y., Echizenya H., Jenkins R.G., Tanabe K., 2008, Chemosynthesis-Based Associations on Cretaceous Plesiosaurid Carcasses, *Acta Palaeontologica Polonica*, 53 (1): 97-104
- Kiel S., 2008, Fossil evidence for micro- and macrofaunal utilization of large nekton-falls: Examples from early Cenozoic deep-water sediments in Washington State, USA, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 267(3): 161-174
- Little C.T.S., 2017, Life at the Bottom: The Prolific Afterlife of Whales, *Scientific American*, 302 (2): 78-82
- Pershing A.J., Christensen L.B., Record N.R., Sherwood G.D., and Stetson P.B., 2010, The impact of whaling on the ocean carbon cycle: why bigger was better, *PLoS One*, 5 (8): e12444
- Reisdorf A.G., Bux R., Wyler D., Benecke M., Klug C., Maisch M.W., Fornaro P., and Wetzel A., 2012, Float, explode or sink: postmortem fate of lung-breathing marine vertebrates, *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 92(1): 67-81
- Smith C.R., 2005, Bigger is better: The role of whales as detritus in marine ecosystems, in Estes J. (ed.), *Whales, Whaling, and Ocean Ecosystems*, University of California Press, California, America, pp.12
- Smith C.R., and Baco A.R., 2003, Ecology of whale falls at the deep-sea floor, *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 41: 311-354
- Smith C.R., Glover A.G., Treude T., Higgs N.D., and Amon D.J., 2015, Whale-fall ecosystems: recent insights into ecology, paleoecology, and evolution, *Ann. Rev. Mar. Sci.*, 7: 571-96
- Sun J., Li X.Q., Chen J.F., and Guo S.J., 2016, Progress in oceanic biological pump, *Haiyang Xuebao (Acta Oceanologica Sinica)*, 38(4): 1-21 (孙军, 李晓倩, 陈建芳, 郭术津, 2016, 海洋生物泵研究进展, *海洋学报(中文版)*, 38(4): 1-21)
- Treude T., Smith C.R., Wenzhöfer F., Carney E., Bernardino A.F., Hannides A.K., Krüger M., Boetius A., 2009, Biogeochemistry of a deep-sea whale fall: sulfate reduction, sulfide efflux and methanogenesis, *Marine Ecology Progress Series*, 382: 1-21
- Weir C.R., 2010, Sightings of whale sharks (*Rhincodon typus*) off angola and nigeria, *Marine Biodiversity Records*, 3: e50
- William J., Johnson Shannon B., Rouse G.W., Vrijenhoek R.C., 2008, Marine worms (genus *Osedax*) colonize cow bones, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1633): 387-391