

# 南沙群岛海域长腹剑水蚤(*Oithona* spp.)的种类组成、数量分布及其与环境因子的关系\*

杜飞雁 王亮根 王雪辉 宁加佳 谷阳光 李亚芳

(广东省渔业生态环境重点开放实验室 农业部南海渔业资源环境科学观测实验站 中国水产科学研究院南海水产研究所 广州 510300)

**摘要** 中小型桡足类是海洋食物网中重要的中间环节,在碳循环里细菌碳和藻类碳向高营养级转化的过程中扮演重要角色。本文通过分析 2013 年 3—4 月、6—7 月、9—10 月和 11—12 月南沙群岛海域(111°30'E—112°30'E, 4°30'N—11°30'N)的生态环境调查数据,对长腹剑水蚤属(*Oithona*)的种类组成、数量分布及其与环境因子的关系进行了研究。结果表明: (1)南沙群岛海域共出现长腹剑水蚤 15 种(包括 1 个未定种),其中线长腹水蚤(*Oithona linearis*)、粗长腹剑水蚤(*O. robusta*)和长刺长腹剑水蚤(*O. longispina*)为南沙群岛海域首次记录,长腹剑水蚤属种类组成沿水深变化的现象较为明显,该属虽然在南沙群岛海域广泛分布,但单种的出现频率较低,其种类出现的季节性较强; (2)南沙群岛海域的长腹剑水蚤可以划分为常见广布组群 和低频组群 ; (3)长腹剑水蚤年均栖息密度为 30 ind./m<sup>3</sup>, 季节变化呈单峰型, 秋季最高、冬季最低, 高数量区主要出现在受南沙西部沿岸流和东部沿岸流影响的近岸海域; (4)在 0—750m 水深范围内, 长腹剑水蚤数量沿水深梯度的垂直变化明显, 呈现由浅至深数量明显减少的趋势, 长腹剑水蚤主要集中分布在 0—75m 的水层中, 75—500m 数量急剧降低至最低后, 在 500—750m 基本维持不变; (5)GAM 分析表明, 纬度、海水温度、盐度和叶绿素 *a* 浓度对长腹剑水蚤数量均有影响, 以纬度的影响最为显著, 其中长腹剑水蚤属最适温度为 28.6—29.2°C, 最适盐度为 32.6—33.2, 最适叶绿素 *a* 浓度为 5—10 μg/L; (6)长腹剑水蚤属更适栖息于低温和低盐, 且受沿岸流影响的环境中。因此, 其数量分布的季节变化与季风驱动的沿岸流势力强弱密切相关。

**关键词** 浮游动物; 长腹剑水蚤; 种类组成; 密度分布; 环境因子; 广义可加模型; 南沙群岛; 南海中图分类号 S917, P735, Q958 doi: 10.11693/hyhz20160700143

桡足类(Copepods)是海洋中小型浮游动物(0.2—20mm)中种类最丰富、数量最大的类群,在海洋生态系统中具有重要的地位和作用。长腹剑水蚤属(*Oithona*)属于甲壳动物亚门(Crustacea)颚足纲(Maxillopoda)桡足亚纲(Copepoda)剑水蚤目(Cyclopoidea)长腹剑水蚤科(Oithonidae),是海洋中小型桡足类数量最大的类群之一,广泛分布于近岸和外海中(Paffenhöfer, 1993),在海洋食物网、微食物环

与碳循环中处于关键的位置(Nakamura *et al*, 1997; Saiz *et al*, 2003; Tumer, 2004)。长腹剑水蚤是海洋食物网中重要的中间捕食者,以单细胞生物和桡足类幼虫为食,既为仔鱼和其他食浮游动物的动物提供饵料,又是微食物环中的食碎屑者,在碳循环中细菌碳和藻类碳向高营养级转化的过程里扮演着重要角色(Hwang *et al*, 2010)。我国海域目前已记录的长腹剑水蚤有 17 种,在南海均有分布(刘瑞玉, 2008)。长腹

\* 国家自然科学基金项目, 41406188 号; 国家科技支撑计划课题, 2013BAD13B06 号; 广东省科技计划项目, 2014A020217011 号; 农业部财政重大专项, NFZX2013 号。

通讯作者: 杜飞雁, 研究员, Email: feiyanegg@163.com  
收稿日期: 2016-07-01, 收修改稿日期: 2016-07-29

剑水蚤个体小且形态差异微小, 采用传统形态学分类法对其准确鉴定具有一定的困难, 存在大量的隐种, 且该属种间具体的系统进化关系尚不明确, 影响了海洋食物网结构与功能和海洋生态系统相关研究的深入开展。

南沙群岛海域地处我国最南端的热带海域, 地理、地貌、气候和生态环境独特, 水文环境复杂(方文东, 2000), 岛屿众多, 紧邻大陆坡和深海盆地, 季风盛行, 环流形势复杂多变(杨海军等, 1998), 是海洋生物多样性最为丰富的区域之一。南沙群岛海域目前已有记录的长腹剑水蚤共有 12 种, 但其数量分布和季节变化情况尚不清楚(陈清潮, 2003)。本文以 2013 年在南沙群岛海域按季度月开展的 4 个航次的生态调查数据为基础, 对该海域长腹剑水蚤的种类组成、组群结构、数量的水平和垂直分布及其季节变化进行研究, 为后续深入开展长腹剑水蚤的分子生物学研究提供基础资料。

此外, 浮游生物与影响因子之间关系复杂, 不是简单的线性响应, 故引入非线性的广义可加模型(generalized additive model, GAM)分析长腹剑水蚤与环境因子之间的关系。对于单物种与环境之间定量关系的研究, GAM 模型主要取决于原始数据, 能更加深入地探讨物种与环境变量间的关系, 提供更为丰富的信息, 是目前被认为较先进的方法(Hastie *et al.*, 1990; Bigelow *et al.*, 1999; 牛明香等, 2010)。GAM 模型虽然在生态学领域运用广泛(Christos *et al.*, 1997; 刘佳等, 2009; Chang *et al.*, 2010; 唐浩等, 2013; Bai *et al.*, 2015;), 但在浮游动物生态学研究方面的应用相对较少。

## 1 材料与方法

### 1.1 调查设置及取样方法

2013 年按季度月分别于 3—4 月、6—7 月、9—10 月和 11—12 月, 对南沙群岛海域(111°30'E—112°30'E, 4°30'N—11°30'N)设置的 35 个站位, 进行春、夏、秋、冬季 4 个航次生态环境的综合调查。采样过程中因恶劣海况和外界干扰, 各航次的作站情况有所差异, 其中春季完成 23 个站位(不含 S1、S3、S5、S6、S8、S11、S17、S25、S26、S28、S29 和 S35 站)、夏季完成 21 个站位(不含 S7、S9、S10、S11、S12、S16、S18、S19、S23、S26、S27、S29、S33 和 S34 站)、秋季完成 24 个站位(不含 S1、S3、S8、

S11、S17、S18、S25、S26、S29、S34 和 S35 站)、冬季完成 18 个站位(不含 S1、S3、S6、S7、S8、S9、S13、S17、S19、S22、S23、S25、S7、S28、S33、S34 和 S35 站), 站位地理位置见图 1 和表 1 所示。每站分别使用中型浮游生物网(网长 280cm, 网口内径 50cm, 网口面积 0.2m<sup>2</sup>, 网目大小 0.077mm)自 200m 至表层垂直拖曳, 共采获样品 86 份。此外, 为了解南沙群岛海域浮游动物的垂直分布, 于 2013 年 11 月分别在 9°30'N 和 111°30'E 两个断面设置 3 个站位, 共 5 个站位(S4、S14、S15、S16 和 S33 站), 使用 Multinet 浮游生物连续采样网(HYDRO-BIOS 德国, 网口面积 0.25m<sup>2</sup>, 网目大小 300μm), 分 0—30m、30—75m、75—150m、150—500m 和 500—750m 等 5 层, 进行浮游动物垂直分层采集, 每站采集 1 次, 共采获样品 22 份。样品的处理、保存、计数等均按《海洋调查规范》(GBT12763.6-2007)进行。

海水温度(*T*)、盐度(*S*)使用 CTD(Sea-Bird 美国)测定。采集 5、10、25、50、75、100、150 和 200m 水样, 使用 10-AU-005-CE 荧光仪(Turner Designs 美国)测定叶绿素 *a*(chl *a*)。

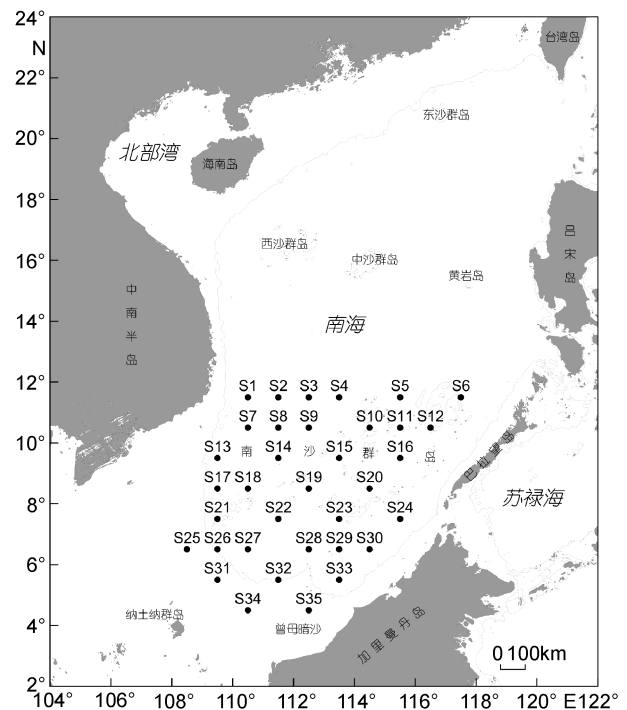


图 1 调查站位设置示意图

Fig.1 Sketch map of sampling stations

### 1.2 数据统计及分析

1.2.1 出现频率 通过出现频率反映长腹剑水蚤

单一种在调查期的出现情况, 计算式为:

$$F=(a/b)\times 100\%$$

其中:  $a$  为该种出现站次,  $b$  为总采样站次。

**1.2.2 种类更替** 选用种类更替率( $R$ )进行种类组成的季节变化研究(连光山等, 1990), 其计算式为:

$$R=[(a+b-2c)/(a+b-c)]\times 100\%$$

其中:  $a$  与  $b$  分别为相邻 2 个季节的种数,  $c$  为相邻 2 个季节共同的种数。

**1.2.3 组群分析** 通过聚类分析研究长腹剑水蚤的组群结构。首先将全年 0—200m 垂直采集的在各采样站次中出现次数大于或等于 3 的 11 种长腹剑水蚤, 按其出现与或缺情况进行聚类分析和组群划分。聚类分析采用距离系数( $D=1-$ 相关系数), 建立种类的二维矩阵, 进而采用组间连接法(between-groups linkage)进行聚类分析。数据处理采用 PRIMER6.0 统计软件进行。

**1.2.4 GAM 模型分析** GAM 模型的优点是通过非参数平滑曲线建立预测变量和响应变量之间的非线性关系(Maravelias, 2001; Wood, 2006), 且预测变量之间的关系是可加的。它能应用非参数的方法检测数据结构, 并找出其中的规律, 从而能得到更好的预测结果(Wood, 2006)。通过 GAM 模型分析长腹剑水蚤栖息密度与环境因子之间的关系, 表达式如下:

$$\log_{10}(D)=M+s(T)+s(S)+s(\text{chl } a)+s(\text{lat})+s(\text{lon})+$$

其中,  $D$  为长腹剑水蚤调查期各站栖息密度,  $M$  为采样月份,  $T$  为海水平均温度,  $S$  为海水盐度, chl  $a$  为叶绿素  $a$  浓度(温度、盐度和叶绿素  $a$  浓度, 取长腹剑水蚤主要分布水层的平均值), lat 为采样纬度, lon 为采样经度,  $s$  是光滑样条函数(spline smoother),  $\varepsilon$  为随机误差项, 利用  $t$  检验评估预测变量的显著性。以上模型的构建过程均利用 R 统计软件(Version 3.3.0, <https://www.r-project.org/>)中的 mgcv 软件包实现。

## 2 结果

### 2.1 种类组成

该海域在调查期间共出现长腹剑水蚤 15 种(包括 1 个未定种), 其中线长腹水蚤(*Oithona linearis*)、粗长腹剑水蚤(*O. robusta*)和长刺长腹剑水蚤(*O. longispina*)为南沙群岛海域首次记录。全部 86 个调查站位中, 除 1 个站没有采获外, 其余 85 个站均有长腹剑水蚤分布。

各季中, 秋季出现种类数最多, 有 12 种; 春季次之, 出现 11 种; 冬季出现 9 种; 夏季最少, 仅有 6 种(表 1)。南沙群岛四季均有出现的种类仅有羽长腹剑水蚤(*O. plumifera*)、瘦长腹剑水蚤(*O. tenuis*)、拟长腹剑水蚤(*O. similis*)、细长腹剑水蚤(*O. attenuata*)和坚长腹剑水蚤(*O. rigida*)等 5 种, 其年均出现频率分别为 98.9%、84.5%、90.6%、26.1%和 26.8%, 其他种类

表 1 南沙群岛海域长腹剑水蚤的出现频率(%)

Tab.1 The frequency of occurrence of *Oithona* spp. in Nansha Islands of South China Sea

种类	春季	夏季	秋季	冬季	年平均
线长腹水蚤 <i>Oithona linearis</i> *	13.0	0	0	0	3.3
伪长腹剑水蚤 <i>O. fallax</i>	8.7	0	29.2	0	9.5
隐长腹剑水蚤 <i>O. decipiens</i>	4.3	0	0	0	1.1
羽长腹剑水蚤 <i>O. plumifera</i>	95.7	100	100	100	98.9
刺长腹剑水蚤 <i>O. setigera</i>	4.3	71.4	0	0	18.9
瘦长腹剑水蚤 <i>O. tenuis</i>	87.0	95.2	66.7	88.9	84.5
粗长腹剑水蚤 <i>O. robusta</i> *	0	0	4.2	0	1.1
拟长腹剑水蚤 <i>O. similis</i>	95.7	100	100	66.7	90.6
细长腹剑水蚤 <i>O. attenuata</i>	17.4	28.6	41.7	16.7	26.1
筒长腹剑水蚤 <i>O. simplex</i>	4.3	0	20.8	5.6	7.7
坚长腹剑水蚤 <i>O. rigida</i>	30.4	23.8	25.0	27.8	26.8
短角长腹剑水蚤 <i>O. brevicornis</i>	0	0	4.2	0	1.1
长刺长腹剑水蚤 <i>O. longispina</i> *	8.7	0	12.5	11.1	8.1
敏长腹剑水蚤 <i>O. vivida</i>	0	0	12.5	16.7	7.3
长腹剑水蚤属 <i>Oithona</i> sp.	0	0	4.2	5.6	2.5

注: \*表示新记录种

均为季节性出现种。筒长腹剑水蚤(*O. simplex*)和长刺长腹剑水蚤除夏季外, 各季均有出现, 年均出现频率为 7.7%和 8.1%。伪长腹剑水蚤(*O. fallax*)、刺长腹剑水蚤(*O. setigera*)、敏长腹剑水蚤(*O. vivida*)和未定种等 4 种为 2 个季节出现的种类, 年均出现频率在 2.5%—18.9%。1 个季节出现种包括线长腹水蚤(春季)、隐长腹剑水蚤(*O. decipiens*)(春季)、粗长腹剑水蚤(秋季)和短角长腹剑水蚤(*O. brevicornis*)(秋季)等 4 种, 其出现频率也很低, 为 3.3%和 1.1%。全部 15 种长腹剑水蚤平均年出现频率为 25.8%。春夏季、夏秋季和秋冬季长腹剑水蚤的季节更替率分别为 45.5%、61.5%和 25%, 平均更替率为 44%。表明长腹剑水蚤属虽然在南沙群岛海域广泛分布, 但单种的出现频率较低, 其种类出现的季节性较强。

## 2.2 组群结构

群落中具有相似的分布特性, 在采样中倾向于同时出现的一些物种可称为物种组群, 鉴别物种组群并探讨其形成的原因, 有助于判明群落结构和物种生态特性, 以及物种之间生态上的相互联系(邱永松, 1990), 对深入了解长腹剑水蚤的生态习性有重要作用。由聚类图可以得出, 南沙群岛海域的长腹剑水蚤可以划分为 2 个组群(图 2)。组群 I 组成较为简单, 由瘦长腹剑水蚤、拟长腹剑水蚤和羽长腹剑水蚤 3 种构成, 但种间相似性较高(距离为 2.24—3.67); 组群 II 由竖长腹剑水蚤、细长腹剑水蚤、刺长腹剑水蚤、伪长腹剑水蚤、筒长腹剑水蚤、敏长腹剑水蚤、长刺长腹剑水蚤和线长腹水蚤等 8 种组成, 其组成较为复杂, 但种间相似性较低(距离为 2.65—5.34)。

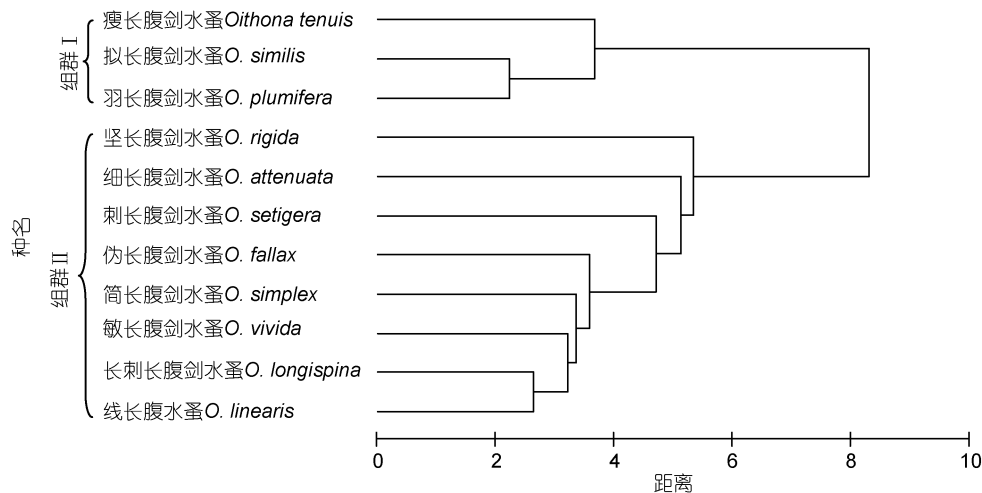


图 2 南沙群岛海域长腹剑水蚤种类聚类图

Fig.2 The clusters of concurrent *Oithona* species groups in Nansha Islands of South China Sea

从各种出现频率来看, 组群 I 的羽长腹剑水蚤、拟长腹剑水蚤和瘦长腹剑水蚤是南沙群岛海域中全年均有出现, 且出现频率位列前三位的长腹剑水蚤种类。可见, 组群 I 虽然种类少, 但为常见广布类群。组群 II 的种类出现频率均较低( $F = 26.8\%$ ), 除竖长腹剑水蚤和细长腹剑水蚤周年出现外, 其余 6 种均为季节性出现种类。因此, 组群 II 为低频类群。

## 2.3 数量分布

### 2.3.1 平面分布

南沙群岛海域长腹剑水蚤年均栖息密度为  $30 \text{ ind./m}^3$ , 仅占浮游动物总数的 11.6%, 但长腹剑水蚤数量的季节变化较小( $SD=15.7$ )。春季数量为  $22 \text{ ind./m}^3$ ; 夏季增至  $28 \text{ ind./m}^3$ , 秋季急剧上升至  $53 \text{ ind./m}^3$ , 冬季降至全年最低, 为  $18 \text{ ind./m}^3$ 。

从长腹剑水蚤总栖息密度的平面分布情况来看,

长腹剑水蚤高数量区主要出现在近岸海域。春、夏和秋季的分布趋势基本相同, 大致呈现西北和东南部高、东北和中部低的趋势。除西北部数量较高外, 在东南部分别还有 2 个高数量区出现。东北和中部的低密度区除在夏季连为一片外, 春季和秋季为 2 个相对独立的区域(图 3)。冬季, 长腹剑水蚤栖息密度呈明显的北低、南高的趋势, 海域内除东南部的一个高数量区外, 其余区域数量均较低(图 3i)。

春季、夏季和冬季, 南沙群岛海域长腹剑水蚤的组群 I 的栖息密度明显高于组群 II, 栖息密度比值较为稳定(2—2.4 : 1)。而秋季, 2 个组群的数量均明显增加, 以组群 II 的增幅较大, 其数量增至与组群 I 相当。从组群 I 和组群 II 各季的平面分布状况来看, 2 个组群各季的分布趋势与总栖息密度基本保持一致,

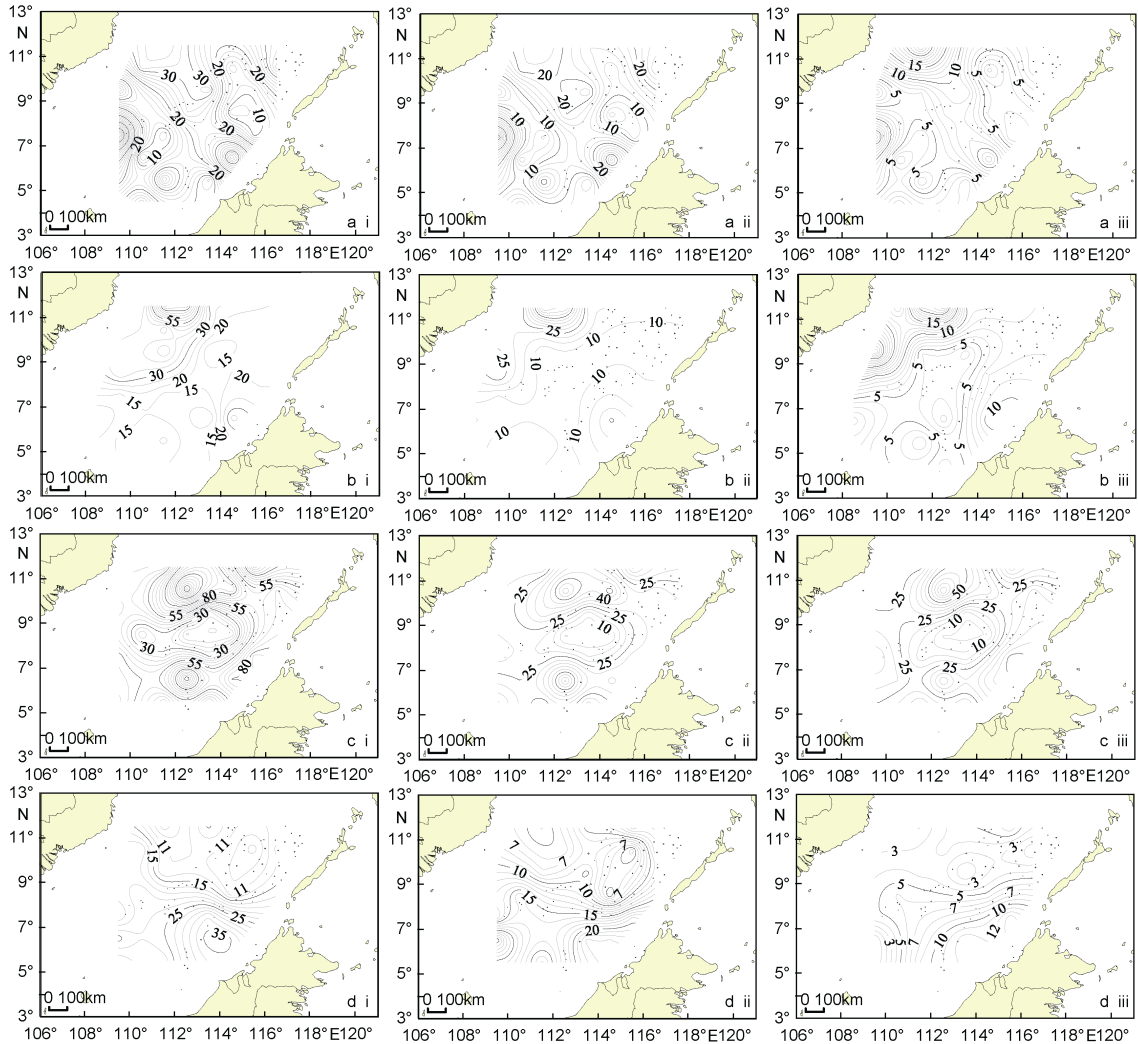


图3 南沙群岛海域长腹剑水蚤数量(ind./m<sup>3</sup>)的平面分布

Fig.3 The density of *Oithona* spp. (ind./m<sup>3</sup>) in Nansha Islands of South China Sea  
注: a. 春季, b. 夏季, c. 秋季, d. 冬季; i. 总密度, ii. 组群密度, iii. 组群密度

无明显变化(图 3ii、3iii)。

**2.3.2 垂直分布** 垂直分层只采集到拟长腹剑水蚤、竖长腹剑水蚤、羽长腹剑水蚤、瘦长腹剑水蚤、长刺长腹剑水蚤和敏长腹剑水蚤等 6 种。从种类的出现水层来看,长腹剑水蚤属种类组成沿水深变化的现象较为明显。拟长腹剑水蚤仅出现于 0—30m 层,长刺长腹剑水蚤仅出现于 30—75m 层,竖长腹剑水蚤仅出现于 75—150m 层,敏长腹剑水蚤仅分布于 30—500m 层;瘦长腹剑水蚤虽然各水层均有出现,但主要分布于 150m 以浅的水层内。而羽长腹剑水蚤则是在各水层均有较多数量分布的种类,也是分布在 50—500m 层的主要种类。

南沙群岛 750m 以浅海域,长腹剑水蚤平均栖息密度为 9.6ind./m<sup>3</sup>,沿水深梯度的垂直变化明显

(SD=10.2)。0—30m 层长腹剑水蚤栖息密度最高,平均为 21.7ind./m<sup>3</sup>;30—75m 降至 19.3ind./m<sup>3</sup>,75—150m、150—500m 和 500—750m 的数量分别为 6.1ind./m<sup>3</sup>、0.6ind./m<sup>3</sup>和 0.3ind./m<sup>3</sup>。111°30'E 断面的平均数量为 11.7ind./m<sup>3</sup>,高于 9°30'N 断面的 9.6ind./m<sup>3</sup>。

如图 4 所示,9°30'N 和 111°30'E 两个断面长腹剑水蚤密度的垂直分布,均呈现由浅至深数量明显减少的趋势。长腹剑水蚤主要集中分布在 0—75m 的水层中( $D_{0-75m} : D_{75-750m} = 8.9$ ),30—75m 其数量下降趋势较为平缓,75—500m 数量急剧降低至最低后,在 500—750m 基本维持不变。

## 2.4 GAM 模型

GAM 模型的分析结果见表 2 和图 5。该模型对

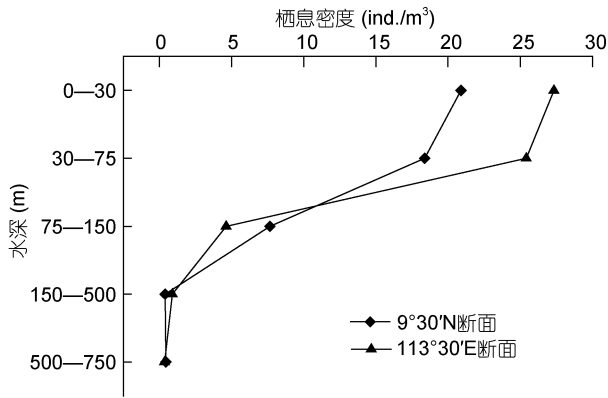


图 4 南沙群岛海域长腹剑水蚤数量的垂直分布

Fig.4 Vertical distribution of *Oithona* density in Nansha Islands of South China Sea

表 2 GAM 模型分析结果

Tab.2 Result of generalized additive models

影响因子	估计自由度 df	t 检验	偏差解释率(%)
温度	1.309	0.561**	52.5
盐度	2.004	0.476*	
叶绿素 a	1.334	0.449**	
纬度	6.463	2.630***	

注: \*表示  $P < 0.1$ , \*\*表示  $P < 0.05$ , \*\*\*表示  $P < 0.01$

长腹剑水蚤密度的总偏差解释率(deviance explained)为 52.5%。 $t$  检验表明, 纬度与长腹剑水蚤栖息密度呈显著相关关系( $P < 0.01$ ), 温度和叶绿素  $a$  与长腹剑水蚤呈相关关系( $P < 0.05$ ), 盐度与栖息密度的相关性一般( $P < 0.1$ ), 而经度与栖息密度没有相关性。

纬度的变化对长腹剑水蚤数量变化的影响最为显著。6°N 以南海域长腹剑水蚤数量较低, 随纬度的增加数量迅速上升, 纬度对数量的影响也最为显著; 接近 6°N 时, 纬度对长腹剑水蚤数量的影响开始下降; 在 6°N 以北区域, 纬度对数量的影响程度基本不变。6°N 和 11°N 是长腹剑水蚤属的主要分布区。海水平均温度和盐度分别低于 29°C 和 33 时, 随温度和盐度的升高, 其对长腹剑水蚤数量的影响程度逐渐增强; 而海水平均温度和盐度分别高于 29°C 和 33 后, 随温度和盐度的继续升高, 其对数量的影响程度逐渐降低。从影响程度可以得出, 长腹剑水蚤属最适温度为 28.6—29.2°C、最适盐度为 32.6—33.2、最适叶绿素  $a$  浓度为 510 $\mu\text{g/L}$ (图 5)。

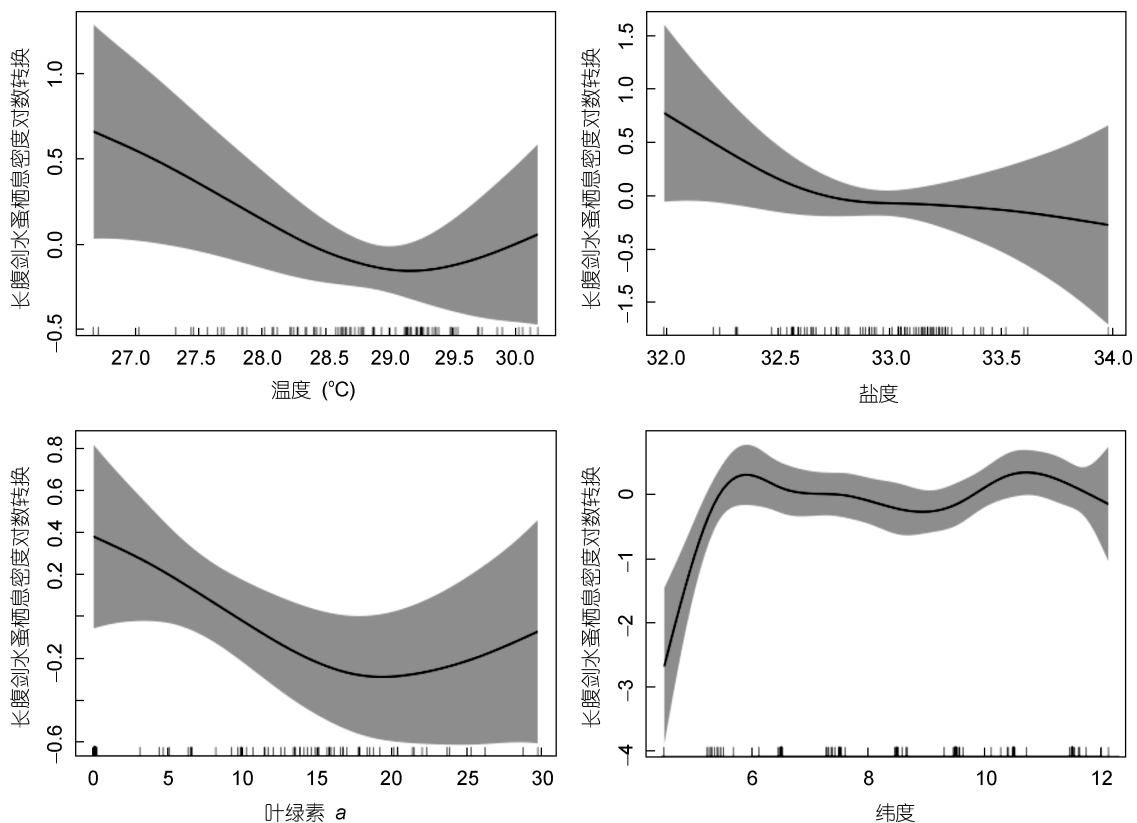


图 5 各影响因子与南沙群岛海域长腹剑水蚤数量关系的 GAM 图

Fig.5 Relationship between impact factors and density of *Oithona* in Nansha Islands of South China Sea based on generalized additive model

### 3 讨论

#### 3.1 长腹剑水蚤数量及其季节变化与环境因子之间的关系

从 GAM 分析结果来看, 纬度、温度、盐度和叶绿素  $a$  浓度均与长腹剑水蚤数量有相关关系。虽然纬度的相关性最为显著, 但在  $6^{\circ}\text{N}$  以北的大部分区域, 纬度对数量的影响程度基本不变。因此, 以温度、盐度和叶绿素  $a$  浓度为重点, 讨论南沙群岛海域长腹剑水蚤数量及其季节变化与环境因子之间的关系。

春季, 长腹剑水蚤主要栖息水层的温度和叶绿素  $a$  浓度在全年中最低, 而盐度最高, 分别为  $28.21^{\circ}\text{C}$ 、 $0.13\mu\text{g/L}$  和  $33.19$ 。长腹剑水蚤高数量区( $30\text{ind./m}^3$ )以相对低温、低盐和低生产力为主要特征。夏季, 温度达到全年最高值( $29.60^{\circ}\text{C}$ ), 全区海水温度超过长腹剑水蚤的最适温度( $29.2^{\circ}\text{C}$ )。但随水温的升高和盐度的降低( $33.14$ ), 海域生产力水平明显有所提高( $\text{Mean}_{\text{chl } a}=12.54\mu\text{g/L}$ ), 长腹剑水蚤数量也出现小幅上升。高数量区( $30\text{ind./m}^3$ )仍以相对低温、低盐和低生产力为主要特征。秋季是海域生产力水平最高的季节( $\text{Mean}_{\text{chl } a}=16.99\mu\text{g/L}$ )。此时, 海水温盐降至  $28.84^{\circ}\text{C}$  和  $32.73$ , 进入长腹剑水蚤的最适温盐区内, 而且全海域 91% 的区域均在长腹剑水蚤的最适温盐范围之内。长腹剑水蚤的数量也急剧上升, 达到全年最高值。高数量区( $60\text{ind./m}^3$ )以相对低盐和高生产力为主要特征。就长腹剑水蚤的 2 个组群来看, 春、夏和冬季, 组群 的数量均为组群 的 50% 左右。但在环境最为适宜的秋季, 组群 的数量急剧上升至与组群 相当。可见, 广布的组群 对环境的适应性较强, 而低频的组群 对环境的敏感程度较高。冬季, 海水温盐和叶绿素  $a$  浓度均明显降低, 分别为  $28.27^{\circ}\text{C}$ 、 $32.69$  和  $15.34\mu\text{g/L}$ , 除盐度外, 温度和叶绿素  $a$  浓度都远不在南沙群岛海域长腹剑水蚤的最适范围内。各季中, 冬季全区温盐的变幅最大( $\text{SD}_T=0.76$ 、 $\text{SD}_S=0.33$ ), 长腹剑水蚤数量急剧降至全年最低值, 海域内绝大部分区域的数量低于  $30\text{ind./m}^3$ 。高数量区( $30\text{ind./m}^3$ )以相对高温和低盐为主要特征。

南沙群岛海域各季长腹剑水蚤最高数量区主要环境特征的季节差异明显: 春季该区域的温度是全海域最低( $27.03^{\circ}\text{C}$ ), 夏季叶绿素  $a$  浓度是全海域次低( $4.42\mu\text{g/L}$ ), 秋、冬季海水盐度均为全海域次低( $32.31$ )。可见, 春、夏和秋冬季, 南沙群岛海域制约长腹剑水蚤分布的重要因素分别为温度、叶绿素  $a$  浓

度和盐度。同时也反映出南沙群岛海域的长腹剑水蚤属更适于低温、低盐和低生产力的环境, 与 GAM 分析图所呈现的结果一致(图 5)。

虽然在秋季长腹剑水蚤属高数量区的叶绿素  $a$  浓度也较高, 这与秋季的环境最为适宜有关。但从长腹剑水蚤的总体分布情况来看, 其更倾向于低叶绿素  $a$  的环境中。首先, 与长腹剑水蚤食性有关。作为小型桡足类, 长腹剑水蚤是海洋食物网中的中间捕食者, 以单细胞生物和桡足类幼虫为食, 也是微食物环中的食屑者(Hwang *et al.*, 2010), 不以浮游植物为食; 其次, 长腹剑水蚤是大型肉食性浮游动物、仔鱼和其他食浮游动物生物的饵料。叶绿素  $a$  浓度高的高生产力区域, 也是小型桡足类摄食者的高数量区, 对长腹剑水蚤的捕食压力大, 故长腹剑水蚤的数量也较低。

#### 3.2 长腹剑水蚤数量平面分布与季风和海流的关系

长腹剑水蚤与环境因子的 GAM 分析表明, 其更适于低温和低盐的环境, 反映出南沙群岛海域的长腹剑水蚤与低温低盐的沿岸流有密切的关系。南沙海域上层(0—400m)主要有西部沿岸流、东部沿岸流、北南沙海流和南沙逆(风)流 4 支流系(方文东等, 1997)。而南沙群岛海域长腹剑水蚤属各季的高数量, 均出现于受西部沿岸流和东部沿岸流影响的海域内。

浮游生物自主游动能力弱, 受海流影响显著。季风是南海表层流场的主要驱动力。南沙群岛海域受季风影响强烈, 该海域上层 4 支海流, 除东部沿岸流外, 其他 3 支主要流系均随季风逆转而倒转(方文东等, 1997)。因此, 在受东部沿岸流影响的加里曼丹岛东北近岸海域, 各季均会出现一个长腹剑水蚤的高数量区。春季是东北-西南季风转换期。此时, 西部沿岸流受北南沙反气旋影响, 其影响局限在海区西北部(刘岩松等, 2014), 该区域内的长腹剑水蚤数量较高; 夏季盛行西南季风, 在其作用下西部沿岸流流幅变窄(薛惠洁等, 2001), 大部分海区受南沙上层反气旋环流影响显著(方文东等, 1997), 长腹剑水蚤的高数量区向西北方向有所回缩; 秋季是西南—东北季风转换期, 在南海中部气旋式次海盆环流的作用下, 南沙西部沿岸流(越南沿岸流)为南向, 并形成东向的越南离岸流, 跨越至菲律宾沿岸(巴拉望岛和吕宋岛沿岸)(刘岩松等, 2014), 南沙大部分海域在其影响之下, 长腹剑水蚤的数量急剧上升, 高数量区范围也有明显扩大; 冬季, 在强东北风作用下, 南海基本上由一气旋式环流控制, 整个南海海水表层温度因受环流



作用而明显降低。此外,强东北风作用还使上层海水在南海海盆的西南角堆积。这种堆积在西南角产生一个正压场,导致强的沿岸流,再加上 15°N 以南风应力的作用下,出现沿西边界向南的高流速边界流(刘秦玉等,1997)。故在南沙群岛海域东北部的来自南海中部的上层海水堆积区内,长腹剑水蚤数量较低。由于正压场和风应力的共同作用,南沙群岛海域沿岸流的势力增强,控制了南沙西南部的大部分海域,该区域内长腹剑水蚤密度明显高于上层海水堆积区。因此,南沙群岛海域长腹剑水蚤数量分布的季节变化与季风驱动的沿岸流势力强弱密切相关。

### 3.3 长腹剑水蚤数量的垂直变化

1984 年章淑珍和陈清潮指出,南海浮游桡足类的垂直分布是不均匀的,南海北部近海、北部陆架区、大陆坡和中部深海盆海域 100m 水深是桡足类垂直分布的主要转折点,桡足类主要密集在 100m 以上水层,而在 100m 至 200m 水层中,其数量骤然下降;200m 以深数量递减较为缓慢(章淑珍等,1984)。南沙西南大陆斜坡区桡足类主要密集出现在 100m 以上水深,75—100m 处其数量大幅下降,75—100m 水深是南海大部分海域桡足类垂直分布的主要转折点(杜飞雁等,2014)。从南沙群岛长腹剑水蚤的垂直分布情况来看,数量主要集中在 0—75m 层,75m 以深数量急剧下降,符合南海桡足类垂直分布规律。虽然几次调查的分层有所差异,但南沙群岛海域长腹剑水蚤数量的垂直变化规律,与南海西南大陆斜坡区、南沙群岛东南部和南海中部海域浮游动物一致,均呈 0—100m 层最高,越往深层量值越低的分布趋势(陈瑞祥等,1988;陈清潮等,1991;杜飞雁等,2014)。

南沙群岛海域终年存在的温跃层是影响浮游生物垂直分布的重要因素之一(邱章等,1994;杜飞雁等,2014),温跃层对浮游动物的垂直分布具有阻隔作用(郑重等,1965;李荣国等,2004),温跃层的水温变化梯度太大,很少种类能穿过温跃层上下移动(Fragopoulo *et al.*, 1990)。我国南黄海夏季和南海西南大陆斜坡区春季的浮游动物,也主要分布于温跃层中(左涛等,2004;杜飞雁等,2014)。南沙群岛海域水深 75m 左右是温跃层的下方(中国科学院南沙综合科学考察队,1989),现场同步实测数据也表明海水温度在 75m 层降幅明显增大,而南沙群岛长腹剑水蚤的数量,也在 75m 以深数量急剧下降。综上所述表明,南沙群岛长腹剑水蚤主要分布于温跃层中,受其阻隔作用,长腹剑水蚤在温跃层下方的渐变层内数量

较低,温跃层是影响其数量垂直分布的主要因素。

致谢 样品鉴定得到了中国科学院南海海洋研究所陈清潮研究员、厦门大学黄加祺教授和许振祖教授、国家海洋局第三海洋研究所陈瑞祥研究员和林茂研究员的帮助,美国缅因大学陈勇教授、Kisei Tanaka 和李增光在 GAM 模型应用方面提供指导和帮助,中国水产科学研究院南海水产研究所黄洪辉研究员提供环境数据,课题组其他同志在样品采集过程给予协作和帮助,特致谢忱。

### 参 考 文 献

- 中国科学院南沙综合科学考察队, 1989. 南沙群岛及其邻近海区综合调查研究报告(一), 下卷. 北京: 科学出版社, 392
- 牛明香, 李显森, 徐玉成, 2010. 基于广义可加模型的时空和环境因子对东南太平洋智利竹筴鱼渔场的影响. 应用生态学报, 21(4): 1049—1055
- 方文东, 2000. 南海南部海洋环流的结构与季节变化. 青岛: 中国科学院海洋研究所博士学位论文, 1—25
- 方文东, 郭忠信, 黄羽庭, 1997. 南海南部海区的环流观测研究. 科学通报, 42(21): 2264—2271
- 左涛, 王荣, 王克等, 2004. 夏季南黄海浮游动物的垂直分布与昼夜垂直移动. 生态学报, 24(3): 524—530
- 刘佳, 黄清辉, 李建华, 2009. 崇明北湖叶绿素 *a* 浓度与环境因子的 GAM 回归分析. 中国环境科学, 29(12): 1291—1295
- 刘岩松, 于非, 刁新源等, 2014. 越南离岸流跨海盆特征初步分析. 海洋科学, 38(7): 95—102.
- 连光山, 林玉辉, 蔡秉及等, 1990. 大亚湾浮游动物群落的特征. 见: 庄一纯主编. 大亚湾海洋生态文集(II). 北京: 海洋出版社, 180—186
- 刘秦玉, 李薇, 徐启春, 1997. 东北季风与南海海洋环流的相互作用. 海洋与湖沼, 28(5): 493—502
- 刘瑞玉, 2008. 中国海洋生物名录. 北京: 科学出版社, 624
- 杜飞雁, 王雪辉, 谷阳光等, 2014. 南沙群岛西南大陆斜坡海域浮游动物的垂直分布. 海洋学报, 36(6): 94—103
- 李冠国, 范振刚, 2004. 海洋生态学. 北京: 高等教育出版社, 30—31
- 杨海军, 刘秦玉, 1998. 南海海洋环流研究综述. 地球科学进展, 13(4): 364—368
- 邱章, 黄企洲, 1994. 南沙群岛海区温跃层时空分布的分析. 见: 南沙群岛海区物理海洋学研究论文集 I. 北京: 海洋出版社, 64—80
- 邱永松, 1990. 南海北部大陆架鱼种组群初步分析. 水产学报, 14(4): 267—276
- 陈清潮, 2003. 南沙群岛海区生物多样性名典. 北京: 科学出版社, 141
- 陈清潮, 张谷贤, 尹健强等, 1991. 1988 年夏季南沙群岛海区东部和南部浮游动物的分布. 见: 南沙群岛及其邻近海区海洋生物研究论文集(二). 北京: 海洋出版社, 186—193
- 陈瑞祥, 蔡秉及, 林茂等, 1988. 南海中部海域浮游动物的垂直分布. 海洋学报, 10(3): 337—341
- 郑重, 郑执中, 王荣等, 1965. 烟、威鲐鱼渔场及邻近水域浮游动物生态的初步研究. 海洋与湖沼, 7(4): 329—354
- 唐浩, 许柳雄, 陈新军等, 2013. 基于 GAM 模型研究时空及



- 环境因子对中西太平洋鳀鱼渔场的影响. 海洋环境科学, 32(4): 518—522
- 章淑珍, 陈清潮, 1984. 南海浮游桡足类的生态研究 I. 数量的分布和变化. 热带海洋, 3(1): 46—55
- 薛惠洁, 柴 扉, 徐丹亚等, 2001. 南海沿岸流特征及其季节变化. 见: 中国海洋学文集-南海海流数值计算及中尺度特征研究. 北京: 海洋出版社, 64—74
- Bigelow K A, Boggs C H, He X, 1999. Environmental effects on swordfish and blue shark catch rates in the US North Pacific longline fishery. Fisheries Oceanography, 8(3): 178—198
- Chang J H, Chen Y, Holland D *et al*, 2010. Estimating spatial distribution of American lobster *Homarus americanus* using habitat variables. Marine Ecology Progress Series, 420: 145—156
- Fragopoulou N, Lykakis J J, 1990. Vertical distribution and nocturnal migration of zooplankton in relation to the development of the seasonal thermocline in Patraikos Gulf. Marine Biology, 104(3): 381—387
- Hastie T J, Tibshirani R J, 1990. Generalized Additive Models. London: Chapman and Hall
- Hwang J S, Kumar R, Dahms H U *et al*, 2010. Interannual, seasonal, and diurnal variations in vertical and horizontal distribution patterns of 6 *Oithona* spp. (Copepoda: Cyclopoida) in the South China Sea. Zoological Studies, 49(2): 220—229
- Li B, Cao J, Chang J H *et al*, 2015. Evaluation of effectiveness of fixed-station sampling for monitoring American lobster settlement. North American Journal of Fisheries Management, 35(5): 942—957
- Maravelias C D, Reid D G, 1997. Identifying the effects of oceanographic features and zooplankton on prespawning herring abundance using generalized additive models. Marine Ecology Progress Series, 147(1—3): 1—9
- Maravelias C D, 2001. Habitat associations of Atlantic Herring in the Shetland area: influence of spatial scale and geographic segmentation. Fisheries Oceanography, 10(3): 259—267
- Nakamura Y, Turner J T, 1997. Predation and respiration by the small cyclopoid copepod *Oithona similis*: how important is feeding on ciliates and heterotrophic flagellates? Journal of Plankton Research, 19(9): 1275—1288
- Paffenhöfer G A, 1993. On the ecology of marine cyclopoid copepods (Crustacea, Copepoda). Journal of Plankton Research, 15(1): 37—55
- Saiz E, Calbet A, Broglio E, 2003. Effects of small-scale turbulence on copepods: the case of *Oithona davisae*. Limnology and Oceanography, 48(3): 1304—1311
- Turner J T, 2004. The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs. Zoological Studies, 43(2): 255—266
- Wood S N, 2006. Generalized Additive Models: An Introduction with R. Boca Raton, FL: Chapman and Hall, CRC Press

## ASSEMBLAGE AND ABUNDANCE OF *OITHONA* AND ENVIRONMENTAL FACTORS IN NANSHA ISLANDS WATERS, SOUTH CHINA SEA

DU Fei-Yan, WANG Liang-Gen, WANG Xue-Hui, NING Jia-Jia, GU Yang-Guang, LI Ya-Fang  
(Guangdong Provincial Key Laboratory of Fishery Ecology and Environment; Scientific Observing and Experimental Station of South China Sea Fishery Resources and Environments, Ministry of Agriculture; South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China)

**Abstract** Meso-small copepods are important links in marine food webs, serving as important carbon carriers from bacteria and phytoplankton to marine carnivores. We analyzed the assemblages and abundance of genera *Oithona* using net and environmental data obtained in 2013, and evaluate the environmental effect in the generalized additive model. Fifteen *Oithona* species were identified, including an unknown species, and three first recorded species, i.e., *O. linearis*, *O. robusta*, and *O. longispina*. The *Oithona* assemblages changed in water depth and in season, and could be divided into a group in wide distribution and a group in low occurrence frequency. The abundance increased from winter to autumn, and was higher in the areas affected by coastal current. The annual abundance decreased from surface to 750m in depth in average of 30 ind./m<sup>3</sup>, and most abundant from surface to 75m. The abundance showed a clear down trend from 75m to 500m, and became low and uniform from 500m to 750m. Temperature, salinity, chlorophyll *a* concentration, and latitude were the major influential factors. The most favorable temperature, salinity and chlorophyll *a* concentration for *Oithona* living were 28.6—29.2°C, 32.6—33.2, and 5—10µg/L, respectively. In addition, *Oithona* distribution was highly related with coastal current that was relatively cooler and less salty. Overall, the seasonal variation in the abundance was controlled by coastal current driven by monsoon.

**Key words** zooplankton; *Oithona*; species composition; density distribution; environmental factors; generalized additive model (GAM); Nansha Islands; South China Sea