

中国海海葵目(刺胞动物门:珊瑚虫纲)物种 多样性与区系特点*

李 阳^{1, 2} 徐奎栋^{1, 2, 3}

(1. 中国科学院海洋研究所海洋生物分类与系统演化实验室 青岛 266071;

2. 中国科学院海洋大科学中心 青岛 266071; 3. 中国科学院大学 北京 100049)

摘要 基于对中国海域海葵目 700 余条采集记录的分类整理和分析,对中国海域的海葵物种多样性与区系特点进行了总结。迄今共记录并核对了 81 个海葵目物种,其中黄渤海有 29 种,东海有 23 种,南海有 55 种,物种多样性呈“南海最高、黄渤海次之、东海最低”的分布格局。中国海海葵目这一分布模式既与中国大多数海洋生物类群由北向南递增的物种多样性格局不同,也不同于其所隶属的珊瑚虫纲与刺胞动物门从赤道向两极明显减少的纬度梯度分布模式,亦与全球海葵目物种多样性由南北纬 30°—40°向低纬度热带海域和高纬度逐步降低的分布格局不同。本文将我国海域分布的海葵进行了区系划分并分析了各海域海葵的区系特点,探讨了驱动海葵物种多样性分布的环境因素。

关键词 海葵; 刺胞动物; 多样性; 动物区系; 中国海

中图分类号 P735 **doi:** 10.11693/hyhz20191100237

海葵隶属刺胞动物门(Cnidaria)、珊瑚虫纲(Anthozoa)、六放珊瑚亚纲(Hexacorallia)。广义的海葵包括海葵目(Actiniaria)、群体海葵目(Zoanthidea)和珊瑚葵目(Corallimorpharia);狭义的海葵仅指海葵目物种,为本文讨论的对象。海葵是最原始的后生动物类群之一,其基因组蕴含着破解生命进化谜团、重构生命演化历程所需的重要信息(Putnam *et al.*, 2007)。海葵的适应能力很强,在从潮间带到深渊海底、从热带水域到两极海域的各种海洋环境中都有分布,且在一些海域生物量很大,是重要的生态类群。此外,海葵能产生具防御和捕食作用的刺细胞,刺细胞内富含神经毒素、细胞毒素和多种活性分子,目前对这些物质的开发与利用已成为海洋药物与活性物质研究领域的热点。

自Linnaeus (1758)报道第一种海葵——等指海葵 *Actinia equina* 以来,很多科学家对海葵进行了分类研究。早期虽然报道了一些海葵新种,但限于当时的认

识,描述较为简单。进入 20 世纪,Stephenson 和 Carlgren 对整个海葵目及相关类群进行了系统研究,为后来的海葵分类奠定了基础。其中,Stephenson 于 1918—1950 年从事英国及世界各海域海葵的研究,Stephenson (1920—1922)系统论述了海葵目 32 科 124 属及各主要类群之间的演化关系,建立了较为完备的海葵分类体系。Carlgren 于 1893—1956 年以 100 余篇论文论述了世界各海区的海葵,Carlgren (1949)重新建立了海葵目分类系统,并列出了 42 科 200 余属的鉴别特征与物种组成。20 世纪中后叶,Hand (1954, 1956)、England (1987, 1992)等分别研究了世界不同海区的海葵,报道了很多物种。目前,全球已记录海葵目约 50 科、400 属、1100 余种(Fautin *et al.*, 2007; Fautin, 2013);其分类系统仍以 Carlgren (1949)为主,并参考 Daly 等(2008)、Rodríguez 等(2014)等分子系统学研究的最新结论。

对中国海域海葵的分类研究,可追溯到 19 世纪

* 国家自然科学基金项目资助,31970489 号,41406162 号。李 阳,博士,助理研究员, E-mail: liyang.science@163.com

通信作者: 徐奎栋,博士生导师,研究员, E-mail: kxu@qdio.ac.cn

收稿日期: 2019-11-29, 收修改稿日期: 2020-01-24

中后期, Stimpson (1855)、Verrill (1865)、Carlgren (1931, 1934)、England (1992)、Den Hartog等(1993)等国外研究人员在南海(主要是香港海域)累计报道了约 22 种海葵。在国内, 直到裴祖南(1982)才开始对海葵进行分类研究, 发表了 1 个新种, 此后于 1993—1996 年先后发表了 5 个新种, 于 1998 年出版了《中国动物志 腔肠动物门 海葵目/角海葵目/群体海葵目》, 首次对中国海葵做了系统研究, 共记录 75 种海葵。但由于引用文献不足, 该书并没有囊括当时已报道的全部中国海葵物种, 而且关于部分种的鉴定存在争议 (Fautin *et al.*, 2000; Li *et al.*, 2013)。目前在我国台湾地区也只有 5 种海葵被报道, 且多出自生态学的调查报告 (Lin *et al.*, 2001), 仅有一个新种的分类描述 (Ardelean *et al.*, 2004)。

中国海域生境多样, 海葵种类丰富, 但对其研究不足, 澄清中国海葵的物种多样性、明确其区系特点非常重要。为此, 本研究查阅了国内外相关文献, 统计分析了中国海域海葵的 700 余条采集信息, 共整理并核实了 81 种中国海葵目物种, 发现了中国海葵目物种多样性呈“南海最高、黄渤海次之、东海最低”的分布格局, 初步分析了驱动这一分布格局的主要环境因素。

1 材料与方法

本研究所用材料为中国科学院海洋生物标本馆收藏的海葵标本, 包括 1957—1959 年全国海洋综合普查、1959—1960 年以及 1962 年中越北部湾联合调查、1975—1976 年黄海污染调查、1975—1981 年东海大陆架综合考察、1992 年中韩黄海调查和 2007—2012 年中国科学院近海海洋科学调查开放共享航次采集的标本, 以及在中国各沿海潮间带采集的标本, 同时参考了国外研究人员在中国海域的报道, 共整理了中国海葵目的 700 余条采集记录(采集站位见图 1)。

基于上述标本, 本文查明了中国海葵目的物种名录与分布海域(表 1), 参照刘瑞玉(2008)与 Liu (2013)对中国海洋生物区系的划分, 将中国海葵目划分为冷水种、暖水种和广温种(表 2)。为分析驱动中国海葵目多样性的环境因素, 本文将海葵栖居环境划分为近岸种(含潮间带和浅潮下带)、远岸种和深水种(200m 以深)。

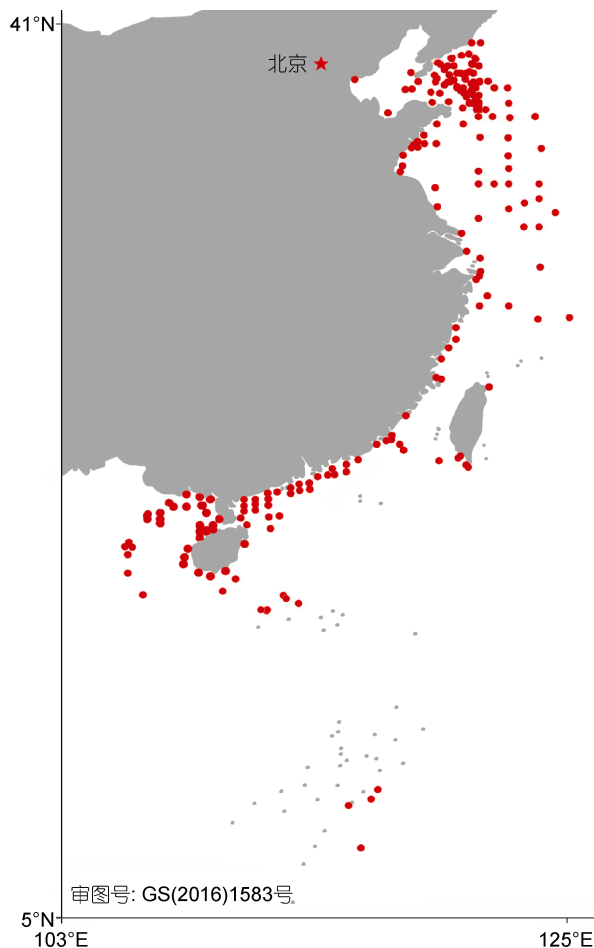


图 1 中国海域采集海葵的站位分布图

Fig.1 Distribution of sea anemones obtained in the sea areas of China

2 结果

2.1 中国海葵目的种类组成与分布格局

通过对中国海域海葵信息进行的综合分析, 并参考国内外研究人员对中国海域海葵的报道, 当前共整理鉴定中国海葵目的 700 余条采集记录, 分属于 24 科 49 属 81 种(图 1、表 1)。在种类上, 海葵科的最多, 有 13 属 30 种, 主要分布于中国各沿海潮间带与浅潮下带, 通常附着在岩石上或埋于泥沙中; 链索海葵科有 8 种, 主要见于潮下带, 常与螺、寄居蟹等共栖; 列指海葵科有 6 种, 个体通常较大, 习见于南海珊瑚礁生境。其他各科种类较少, 每科 1—4 种不等。

在个体数量与生物量上, 潮间带或浅潮下带数量较多的有绿侧花海葵(栖居于黄海潮间带岩礁生

境)、朴素侧花海葵(栖居于黄东海潮间带岩礁生境)、中华近瘤海葵(栖居于潮间带沙滩)和纵条矾海葵(中国各沿海广分布,常集群出现)。潮下带生物量较大有格氏丽花海葵与须毛高岭细指海葵(北黄海冷水种)、日本美丽海葵(栖居于南黄海与东海潮下带)和伸展蟹海葵(南海近岸种)(图 2)。

在海域分布上,黄渤海海葵有 29 种 350 余条记

录,东海有 23 种 180 余条记录,南海有 55 种 200 余条记录,物种数分别占中国海域总种数的 35.8%、28.4%和 67.9%,呈“南海最高、黄渤海次之、东海最低”的分布格局(图 3a)。在上述 81 种海葵中,冷水种为 18 种,暖水种为 60 种,广温种为 3 种,分别占中国海海葵目物种数的 22.2%、74.1%和 3.7%,暖水种占优势(表 2)。

表 1 中国海海葵目物种名录、分布海域与分布类型

Tab.1 Species name, distribution area, and distribution pattern of actinarians from the China seas

中文名	英文名	黄渤海	东海	南海	分布类型	参考文献
爱氏海葵科	Edwardsiidae					
颈领爱氏海葵	<i>Edwardsia collaris</i>			+	9	Stimpson, 1855; Verrill, 1865, 1868
日本爱氏海葵	<i>E. japonica</i>	+			5	*
红领爱氏海葵	<i>E. rubricollum</i>			+	9	Stimpson, 1855; Verrill, 1865, 1868
从海葵科	Actinernidae					
华丽共正海葵	<i>Synhalcurias elegans</i>			+	10	*
正海葵科	Halcuriidae					
卡氏正海葵	<i>Halcurias carlgreni</i>			+	10	Fautin, 2013
甲冑海葵科	Actinostolidae					
卡氏甲冑海葵	<i>Actinostola carlgreni</i>		+	+	8	*
海葵科	Actiniidae					
等指海葵	<i>Actinia equina</i>	+	+	+	15	*
中华海葵	<i>A. sinensis</i>			+	9	Andres, 1883
胆小海葵	<i>A. timida</i>			+	9	Verrill, 1868
亚洲侧花海葵	<i>Anthopleura asiatica</i>	+	+	+	13	*
中国侧花海葵	<i>An. chinensis</i>			+	9	England, 1992
叉侧花海葵	<i>An. dixoniana</i>		+	+	11	England, 1987, 1992; Lin <i>et al.</i> , 1992
汉氏侧花海葵	<i>An. handi</i>	+		+	12	*
不定侧花海葵	<i>An. incerta</i>	+		+	10	England, 1992
朴素侧花海葵	<i>An. inornata</i>	+	+	+	10	*
日本侧花海葵	<i>An. japonica</i>	+		+	10	*, England, 1992
绿侧花海葵	<i>An. fuscoviridis</i>	+			6	*
莫顿侧花海葵	<i>An. mortoni</i>			+	9	England, 1992
黑侧花海葵	<i>An. nigrescens</i>			+	9	England, 1987
太平洋侧花海葵	<i>An. pacifica</i>	+			6	*
青岛侧花海葵	<i>An. qingdaoensis</i>	+			7	裴祖南, 1995
斯氏侧花海葵	<i>An. stimpsonii</i>			+	10	Verrill, 1869; England, 1992
黄侧花海葵	<i>An. xanthogrammica</i>	+			3	*
中华管海葵	<i>Aulactinia sinensis</i>	+			7	Li <i>et al.</i> , 2012
盘状多角海葵	<i>Boloceropsis cf. platei</i>	+			12	*
伸展蟹海葵	<i>Cancrisocia expansa</i>			+	9	裴祖南, 1998; *
武装杜氏海葵	<i>Dofleinia armata</i>	+		+	13	*
四色内展海葵	<i>Entacmaea quadricolor</i>		+	+	13	黄将修等, 2006; 黄晖等, 2013
日本皮上海葵	<i>Epiactis japonica</i>	+			5	*

续表

中文名	英文名	黄渤海	东海	南海	分布类型	参考文献
华美中海葵	<i>Mesactinia ganensis</i>		+		13	黄意筑等, 2004
新加坡新瘤海葵	<i>Neocondylactis singaporensis</i>	+	+		11	*
亨氏近瘤海葵	<i>Paracondylactis hertwigi</i>	+	+	+	11	*
中华近瘤海葵	<i>P. sinensis</i>	+	+	+	13	*
洞球海葵	<i>Spheractis cheungae</i>		+	+	9	*, England, 1992
原共侧花海葵	<i>Synanthopleura primus</i>			+	9	England, 1992
格氏丽花海葵	<i>Urticina grebelnyi</i>	+			5	*
葵树海葵科	Actinodendridae					
蓬松巨瘤海葵	<i>Megalactis comata</i>		+		9	Ardelean <i>et al</i> , 2004
亨普巨瘤海葵	<i>M. hemprichii</i>			+	13	**
滨瘤海葵科	Haloclavidae					
脉络适风海葵	<i>Anemonactis clavus</i>	+			15	*
乳头适风海葵	<i>A. mazellii</i>			+	2	*
中华滨瘤海葵	<i>Haloclava chinensis</i>			+	9	Carlgren, 1931
短角滨瘤海葵	<i>H. brevicornis</i>			+	9	Stimpson, 1855
瘤海葵科	Phymanthidae					
疣瘤海葵	<i>Phymanthus loligo</i>		+		13	林明墩, 1999
柱瘤海葵	<i>P. strandesi</i>		+		13	Lin <i>et al</i> , 2001
列指海葵科	Stichodactylidae					
卷曲异海葵	<i>Heteractis crispa</i>			+	13	Tu <i>et al</i> , 2003; Zhu <i>et al</i> , 2008
巨型异海葵	<i>H. magnifica</i>			+	13	黄晖等, 2013
巨型列指海葵	<i>Stichodactyla gigantea</i>			+	13	**
汉氏列指海葵	<i>S. haddoni</i>			+	13	*
平展列指海葵	<i>S. mertensii</i>			+	13	Zhu <i>et al</i> , 2008; 黄晖等, 2013
绒毡列指海葵	<i>S. tapetum</i>			+	13	*
花海葵科	Thalassianthidae					
花海葵	<i>Thalassianthus</i> sp.			+	13	**
捕蝇草海葵科	Actinoscyphiidae					
捕蝇草海葵	<i>Actinoscyphia</i> sp.			+	8	**
固边海葵科	Aiptasiidae					
美丽固边海葵	<i>Aiptasia pulchella</i>		+		12	Chen <i>et al</i> , 2008
放射拟边海葵	<i>Paraipatasia radiata</i>			+	11	England, 1992
武装帕拉海葵	<i>Paranthea armata</i>			+	9	Verrill, 1868
隐花海葵科	Amphianthidae					
好望角隐花海葵	<i>Amphianthus capensis</i>		+		13	裴祖南, 1998
隐花海葵	<i>Amphianthus</i> sp.			+	13	**
山醒海葵科	Andvakiidae					
山醒海葵	<i>Andvakia</i> sp.			+	9	*
似花海葵	<i>Flosmaris</i> sp.	+			7	**
哈氏裸石海葵	<i>Gymnophellia hutchingsae</i>			+	9	England, 1992
棍棒潮池海葵	<i>Telmatactis clavata</i>			+	10	Li <i>et al</i> , 2013
漂浮海葵科	Boloceroididae					
马氏漂浮海葵	<i>Boloceroides mcmurricchi</i>			+	13	*
纵条矶海葵科	Diadumenidae					

续表

中文名	英文名	黄渤海	东海	南海	分布类型	参考文献
纵条矶海葵	<i>Diadumene lineata</i>	+	+	+	15	*
滨海葵科	Halcampactinidae					
中华植形海葵	<i>Phytocoetes sinensis</i>		+		9	Li <i>et al.</i> , 2013
斯氏海葵	<i>Stephensonactis</i> sp.	+			7	*
蠕形海葵科	Halcampidae					
大蠕形海葵	<i>Halcampella maxima</i>		+	+	11	*
链索海葵科	Hormathiidae					
银色美丽海葵	<i>Calliactis argentacoloratus</i>			+	9	裴祖南, 1996
日本美丽海葵	<i>C. japonica</i>	+	+		10	*
螳形美丽海葵	<i>C. polypus</i>			+	14	*
中华美丽海葵	<i>C. sinensis</i>			+	9	Verrill, 1869
西沙美丽海葵	<i>C. xishaensis</i>			+	9	裴祖南, 1996
侧突链索海葵	<i>Hormathianthus tuberculatus</i>			+	9	**
中华近丽海葵	<i>Paracalliactis sinica</i>	+	+		9	裴祖南, 1982
拟石栖海葵	<i>Paraphelliactis</i> sp.			+	8	**
卡多海葵科	Kadosactinidae					
艾尔文海葵	<i>Alvinactis</i> sp.		+	+	8	**
细指海葵科	Metridiidae					
须毛高龄细指海葵	<i>Metridium sensile fimbriatum</i>	+			3	*
线形海葵科	Nemanthidae					
闪烁线形海葵	<i>Nemanthus nitidus</i>	+			13	*
八育海葵科	Octineonidae					
八育海葵 1	Octineonidae 1	+			7	*
绿海葵科	Sagartiidae					
青岛敏捷海葵	<i>Actinothoe qingdaoensis</i>	+			7	裴祖南, 1993
寄居蟹维氏海葵	<i>Verrillactis paguri</i>			+	13	Verrill, 1869
未定科	Family incertae sedis					
多彩气囊海葵	<i>Physactis multicolor</i>		+	+	10	Stimpson, 1855; Fautin, 2013

注: *引自李阳(2013), **为本研究新纪录种; 分布类型: 冷水种包括: 1. 北寒温带种, 2. 北温带两洋种, 3. 北太平洋温带种, 4. 北太平洋两岸种, 5. 西北太平洋温带种, 6. 黄海-日本特有北温带种, 7. 黄海特有种, 8. 深水种; 暖水种包括: 9. 东海/南海特有种, 10. 中-日特有种, 11. 西太平洋种, 12. 环太平洋种, 13. 印度-西太平洋种, 14. 环热带种; 广温种包括: 15. 全球广布种

2.2 各海域海葵的种类组成与区系特点

中国海被划分为黄渤海、东海和南海, 每个海域有各自的物种组成与区系特点, 具体分析如下。

黄渤海共有 29 种海葵, 占中国海域海葵物种数的 35.8%。该比例明显高于黄渤海海洋生物占中国海生物总数 7.1% 的比例(Liu, 2013)。主要包括海葵科 18 种和链索海葵科 2 种。此外, 爱氏海葵科、滨瘤海葵科、山醒海葵科、纵条矶海葵科、滨海葵科、细指海葵科、线形海葵科、八育海葵科和绿海葵科各有 1 种。黄渤海海葵冷水种 13 种, 占黄海海葵物种数的 44.8%; 暖水种 13 种, 占比 44.8%; 广温种 3 种, 占比

10.3%。在水深分布上, 18 种为黄渤海近岸种(潮间带和浅潮下带), 11 种为远岸种(陆架海)。

东海共有 23 种海葵, 占中国海域总种数的 28.4%。东海海葵主要包括海葵科 10 种、瘤海葵科 2 种和链索海葵科 2 种。此外, 甲冑海葵科、葵树海葵科、固边海葵科、隐花海葵科、纵条矶海葵科、滨海葵科、蠕形海葵科、卡多海葵科和未定科各有 1 种。东海海葵冷水种有 2 种(深水种), 占东海海葵物种数的 8.7%; 暖水种 19 种, 占比 82.6%; 广温种 2 种, 占比 8.7%。在水深分布上, 16 种为东海近岸种, 5 种为远岸种, 2 种为深水种。

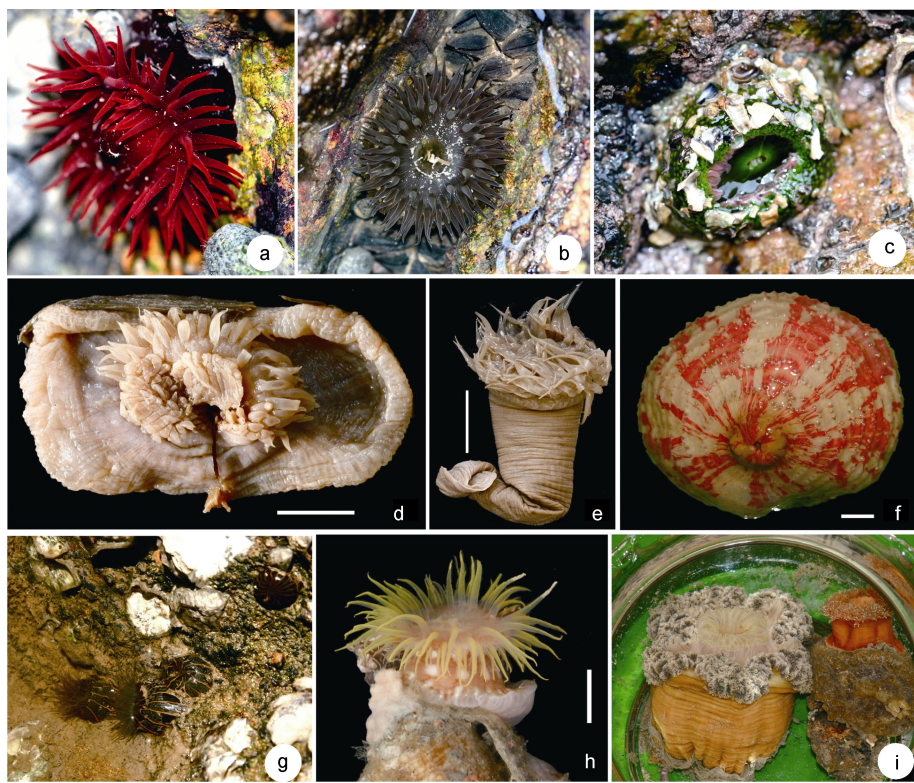


图 2 中国海常见的海葵

Fig.2 Common sea anemones in the sea areas of China

注: a: 等指海葵 *Actinia equina*; b: 朴素侧花海葵 *Anthopleura inornata*; c: 绿侧花海葵 *Anthopleura fuscoviridis*; d: 伸展蟹海葵 *Cancerisocia expansa*; e: 中华近瘤海葵 *Paracondylactis sinensis*; f: 格氏丽花海葵 *Urticina grebelnyi*; g: 纵条矶海葵 *Diadumene lineata*; h: 日本美丽海葵 *Calliactis japonica*; i: 须毛高龄细指海葵 *Metridium sensile fimbriatum*; 标尺=10mm(d, f, h), 标尺=30mm(e)

南海共有 55 种海葵, 占中国海域总种数的 67.9%。南海海葵主要包括爱氏海葵科 2 种、海葵科 20 种、滨瘤海葵科 3 种、列指海葵科 6 种、固边海葵科 2 种、山醒海葵科 3 种和链索海葵科 6 种。此外, 从海葵科、正海葵科、甲冑海葵科、葵树海葵科、花海葵科、捕蝇草海

葵科、隐花海葵科、漂浮海葵科、纵条矶海葵科、蠕形海葵科、卡多海葵科、绿海葵科和未定科各有 1 种。南海海葵冷水种 5 种, 占南海海葵物种数的 9.1%; 暖水种 48 种, 占比 87.3%; 广温种 2 种, 占比 3.6%。在水深分布上, 33 种为南海近岸种, 17 种为远岸种, 5 种为深水种。

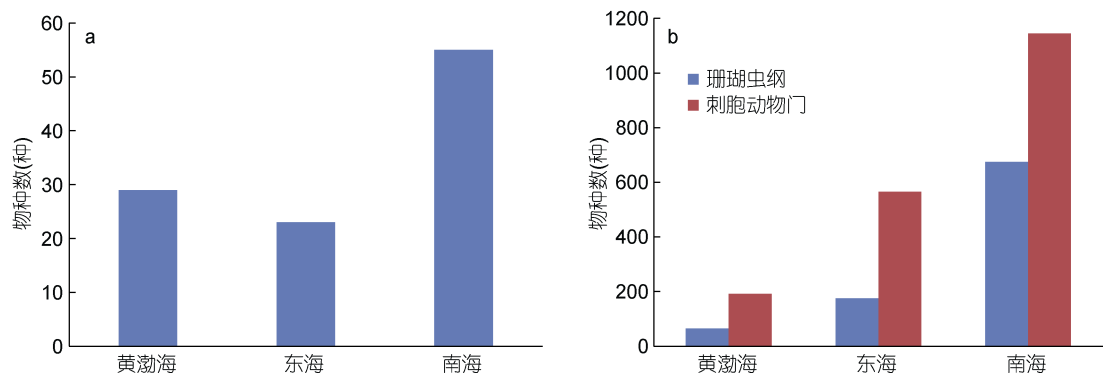


图 3 中国各海域海葵目(a)、珊瑚虫纲与刺胞动物门(b)的物种数

Fig.3 Species number of the order Actiniaria(a), the class Anthozoa and the phylum Cnidaria(b) recorded from the different sea areas of China

由此可见,中国海的冷水种主要分布在黄渤海,占比 72.2%,在东海与南海仅报道 5 个冷水种(占比 27.8%),主要发现于 200m 以深的海底。与此相反,暖水种在中国海域由北向南逐渐增加,在南海达到最大,占中国海暖水种的 80.0%。在深度分布上,中国海海葵以近岸种为主(49 种),远岸种次之(27 种),深水种较少(5 种)。

2.3 驱动海葵目分布的环境因素

中国海海葵目物种多样性分布格局是由各海域的生境差异决定的,主要包括水温、底质类型、深度等因素。黄海由于冷水团的存在保存了一些海葵冷水种,贡献了近半数的黄渤海海葵物种多样性(44.8%)。该比例略高于黄海冷水性大型底栖动物占黄海大型底栖动物物种数的比例(41.3%)。而且有些海葵的生物量非常大,其中须毛高龄细指海葵与格氏丽花海葵是冷水团的优势种之一。水温对这些冷水性生物的作用非常明显,限制了它们向低纬度的扩布。此外,黄渤海沿岸底质类型多样,包含大量的岩礁底、泥滩和沙滩,生长有丰富的暖水种和广温种。

东海受黑潮暖流和台湾暖流的影响,基本是温暖海域。因此同其他类群一样,海葵以暖水种为主(82.6%),冷水种很少(仅 2 种深水种)。同其他海域相比,东海既缺少黄海拥有的冷水海葵,也缺少南海拥有的热带种;而且东海近半的暖水种(9 种)在黄海有分布,半数以上的物种(13 种)在南海有分布,不同的物种较少(仅 7 种)。东海潮下带多沙质和泥沙质,泥质生境相对较少,仅 5 种远岸种,远低于黄海的 11 种,是导致东海海葵物种多样性低的主要因素之一。

南海位于西太平洋热带,地理环境复杂,生境多样性高,产生了南海海葵的高物种多样性。首先,南海属温暖的热带海域,接受了海洋生物多样性最高的珊瑚大三角海域扩布而来的暖水物种,拥有丰富的热带特有海葵物种。如列指海葵科 *Stichodactylidae* 为热带类群,在南海记录的 6 个物种全都分布于热带印度-西太平洋近岸海域,而不出现于东海和黄渤海。其他物种如伸展蟹海葵 *Cancrisocia expansa*、四色内展海葵 *Entacmaea quadricolor*、棍棒潮池海葵 *Telmatactis clavata*、马氏漂浮海葵 *Boloceroide mcmurrici*、螳形美丽海葵 *Calliactis polypus* 等也具有同样严格的分布界限。其次,南海底质类型多样,拥有大量包括珊瑚礁在内的岩礁底以及泥滩和沙滩,适合各种附着类型海葵生活。而且,珊瑚礁、红树林等生境也为海葵营造了独特的栖居环境。此外,南海

水深跨度大,是海葵多样性的重要驱动因素。

表 2 中国海海葵目物种的分布类型
Tab.2 Distribution types of actinarians in the sea areas of China

分布类型	物种数(种)
冷水种	18
1 北寒温带种	0
2 北温带两洋种	1
3 北太平洋温带种	2
4 北太平洋两岸种	0
5 西北太平洋温带种	3
6 黄海-日本特有北温带种	2
7 黄海特有种	6
8 深水种	4
暖水种	60
9 东海/南海特有种	22
10 中-日特有种	9
11 西太平洋种	5
12 环太平洋种	3
13 印度-西太平洋种	20
14 环热带种	1
广温种	3
15 全球广布种	3
总计	81

3 讨论

中国海域辽阔,跨越从热带到温带的 38 个纬度(3°30'—40°50'N),海洋生物多样性高,既有隶属印度-西太平洋区系的南海和东海的暖水种,又有隶属北太平洋温带区系的黄渤海的冷水种,物种总数由北向南显著增加(刘瑞玉, 2008; Liu, 2013)。目前,在中国海域共记录刺胞动物 1557 种,其中黄渤海、东海、南海物种数分别为 192、565 和 1144 种,各占刺胞动物物种总数的 12%、35.8%和 73%。中国海域共记录珊瑚虫纲 898 种,其中黄渤海、东海、南海物种数分别为 65、175 和 675 种,分别占中国海珊瑚虫纲总种数的 7%、19%和 75%。由此可见,中国海域的刺胞动物与珊瑚虫纲物种数同样是从高纬度向低纬度显著增加(图 3b)。

然而,中国海的海葵目物种多样性却呈“南海最高、黄渤海次之、东海最低”的分布格局,该格局既与其隶属的珊瑚虫纲与刺胞动物的多样性分布模式不同,也不同于中国海大多海洋生物类群的多样性分布模式,同样与全球海洋生物的物种多样性从热带向两极减少的纬度梯度分布截然不同(Tittensor et

al, 2010)。从全球尺度上, 海葵目的物种多样性分布格局是南北纬 30°—40°最高, 向低纬度热带海域和高纬度逐步降低, 在两极海域达到最低, 但驱动形成的因素不详(Fautin *et al*, 2013)。我国 30°—40°N 的海域基本处于黄渤海和杭州湾以北的东海海域, 而该处的海葵物种多样性显著低于南海。因此, 海葵目物种多样性分布格局无论是在中国海还是全球尺度上均十分独特。

海葵的这一分布模式说明, 海葵对温度的适应能力很强, 温度并非控制海葵分布的唯一决定因素。底质作为海葵的附着载体, 其异质性直接影响一个海域海葵的物种多样性。通常, 在中国近海, 栖居于岩礁等硬底的海葵物种多样性明显高于沙质生境, 而泥质生境的多样性介于二者之间。以东海南麂列岛潮间带为例, 发现的四种海葵均生活于岩礁, 其中一种可栖居于泥质中的石块上, 而在沙质中则并未发现。另外, 水深也是影响海葵分布的一个重要因素, 深水海葵与浅水海葵的分布界限比较明显, 很少有海葵物种同时栖居于浅水和深水环境, 而一些深水海葵却可以从两百米左右向下延伸至数千米。当然, 深度与温度和压力等是相关联的, 协同对生物的环境适应及分布起作用。海葵对盐度的要求较为苛刻, 目前仅发现少数海葵生活在河口附近, 尚无海葵可以在淡水存活; 国内对河口海葵调查很少, 未发现仅分布于半咸水的物种。

对各海域的海葵调查程度不同, 可能影响对海葵分布格局的分析。以香港及周边海域的海葵多样性研究为例, 自 19 世纪中叶以来, 多位国外研究人员在此开展过研究, 报道了 20 余种南海海葵, 包括许多新物种, 而这些新物种在其他地方鲜有记录。国内研究人员自 20 世纪 80 年代以来, 对中国近海尤其是黄海海域进行了大量调查, 报道了一些新物种和新纪录种, 极大地丰富了黄渤海海葵物种多样性。而对东海与台湾周边海域海葵的报道与保存样品相对较少, 且有少数物种(如武装杜氏海葵)在南黄海和南海均有报道, 但在东海却尚未被记录。

那么, 东海海葵的物种多样性低于黄海是其多样性格局的真实反映, 还是由于调查研究不足所致? 针对这一问题, 作者近年来对东海的潮间带和潮下带进行了实地调查。于 2013—2014 年对东海南麂列岛 20 个岛屿潮间带不同生境(岩礁、沙质和泥质滩涂)的调查发现, 该海域仅存在 4 种海葵, 明显低于黄海青岛(8 种常见海葵)或其他潮间带的物种多样

性。同期, 在东海舟山群岛(4 种)与福建漳州(2 种)、东山岛潮间带(5 种)的调查结果也显示了很低的物种多样性。另外, 作者研究团队于 2007—2013 年搭乘“中国近海海洋科学考察开放共享航次”对黄海和东海潮下带调查中, 分别采到 7 种和 5 种海葵, 东海的物种多样性同样低于黄海; 其中, 2012 年秋季航次对黄海和东海开展了近乎同等强度的采样调查, 在黄海采到 4 种海葵, 而东海仅采到 2 种。因此, 对各海域调查程度的差异虽然会影响对海葵多样性分布的分析, 但基本不会改变对中国海海葵目物种多样性“南海最高、黄海次之、东海最低”这一分布格局的判定。综上, 基于长期历史资料的综合分析和针对性调查所获得的结果, 可基本反映我国海域的海葵物种多样性与区系特点。

4 结论

目前在中国海域共记录 81 个海葵目物种, 其中黄渤海有 29 种, 东海有 23 种, 南海有 55 种, 物种多样性呈“南海最高、黄渤海次之、东海最低”的分布格局。海葵目这一分布模式既与中国大多数海洋生物类群物种多样性由北向南递增的格局不同, 也与全球海葵目物种多样性由南北纬 30°—40°向低纬度热带海域和高纬度逐步降低的分布格局不同。中国海域的海葵物种中, 冷水种有 18 种, 暖水种 60 种, 广温种 3 种, 分别占中国海海葵目物种数的 22.2%、74.1% 和 3.7%, 暖水种占优势。驱动中国海海葵物种多样性分布的最主要环境因素按其重要性依次为水温 and 底质类型。

致谢 谨将此文献给已故的海洋生物学家刘瑞玉先生(1922—2012年), 以感谢其生前对第一作者学业的指导。

参 考 文 献

- 李 阳, 2013. 中国海海葵目(刺胞动物门: 珊瑚虫纲)种类组成与区系特点研究. 青岛: 中国科学院海洋研究所博士论文, 201
- 林明敏, 1999. 疣瘤海葵(*Phymanthus loligo*)和柱形瘤海葵(*Phymanthus strandesi*)的分布与生殖之比较研究(刺丝胞动物门; 花虫纲; 花葵目). 高雄: 台湾国立中山大学硕士学位论文, 79
- 刘瑞玉, 2008. 中国海洋生物名录. 北京: 科学出版社, 1267
- 黄 晖, 杨剑辉, 董志军, 2013. 南沙群岛渚礁珊瑚礁生物图册. 北京: 海洋出版社, 98
- 黄将修, 叶建成, 2006. 卯澳湾的海洋世界. 台北县贡寮卯澳湾社区发展协会, 101

- 黄意筑, 樊同云, 2004. 台湾南部南湾海域华美中海葵的族群、结构与生殖. 中国生物学会与中华民国溪流环境协会联合年会暨 2004 生物、溪流、行为与生态联合学术年会报告
- 裴祖南, 1982. 东海近丽海葵属一新种. 海洋科学集刊, 19: 65—71
- 裴祖南, 1993. 敏捷海葵属一新种. 中国海洋科学集刊, (34): 169—174
- 裴祖南, 1995. 青岛侧花海葵(新种)的描述. 海洋科学集刊, (36): 227—231
- 裴祖南, 1996. 美丽海葵属三新种. 海洋科学集刊, (37): 177—187
- 裴祖南, 1998. 中国动物志-腔肠动物门, 海葵目 角海葵目 群体海葵目. 北京: 科学出版社, 286
- Andres A, 1883. Le Attinie. Atti dell'Accademia de Lincei, 14(3): 211—673
- Ardelean A, Fautin D G, 2004. A new species of the sea anemone *Megalactis* (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria: Actinodendridae) from Taiwan and designation of a neotype for the type species of the genus. Proceedings of the Biological Society of Washington, 117(4): 488—504
- Carlgrén O, 1931. Zur Kenntniss der Actiniaria Abasilaria. Arkiv for Zoologie, 23A: 1—48
- Carlgrén O, 1934. Some Actiniaria from Bering Sea and arctic waters. Journal of the Washington Academy of Sciences, 24(8): 348—353
- Carlgrén O, 1949. A survey of the Ptychodactylaria, Corallimorpharia and Actiniaria. Kungl Svenska VetenskAkada Handlingar, 1(4): 1—121
- Chen C, Soong K, Chen C A, 2008. The smallest oocytes among broadcast-spawning actinarians and a unique lunar reproductive cycle in a unisexual population of the sea anemone, *Aiptasia pulchella* (Anthozoa: Actiniaria). Zoological Studies, 47(1): 37—45
- Daly M, Chaudhuri A, Gusmão L *et al*, 2008. Phylogenetic relationships among sea anemones (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria). Molecular Phylogenetics and Evolution, 48(1): 292—301
- Den Hartog J C, Vennam J, 1993. Some Actiniaria (Cnidaria: Anthozoa) from the west coast of India. Zoologische Mededelingen, 67(42): 601—637
- England K W, 1987. Certain Actiniaria (Cnidaria, Anthozoa) from the Red Sea and tropical Indo-Pacific Ocean. Bulletin of the British Museum of Natural History, 53(4): 205—292
- England K W, 1992. Actiniaria (Cnidaria: Anthozoa) from Hong Kong with additional data on similar species from Aden, Bahrain and Singapore. In: Morton B ed. The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China III. Hong Kong: Hong Kong University Press, 49—95
- Fautin D G, 2013. Hexacorallians of the World. <http://geoportal.kgs.ku.edu/hexacoral/anemone2/index.cfm>
- Fautin D G, Hand C, 2000. *Metridium farcimen*, the valid name of a common North Pacific sea anemone (Cnidaria: Actiniaria: Acontaria). Proceedings of the Biological Society of Washington, 113(4): 1151—1161
- Fautin D G, Malarky L, Soberón J, 2013. Latitudinal diversity of sea anemones (Cnidaria: Actiniaria). The Biological Bulletin, 224(2): 89—98
- Fautin D G, Zelenchuk T, Raveendran D, 2007. Genera of orders Actiniaria and Corallimorpharia (Cnidaria, Anthozoa, Hexacorallia), and their type species. Zootaxa, 1668: 183—244
- Hand C, 1954. The sea anemones of central California Part I. The corallimorpharian and athenarian anemones. The Wasmann Journal of Biology, 12(3): 345—375
- Hand C, 1955. The sea anemones of central California Part II. The endomyarian and mesomyarian anemones. The Wasmann Journal of Biology, 13(1): 37—99
- Hand C, 1956. The sea anemones of central California Part III. The acontarian anemones. The Wasmann Journal of Biology, 13(2): 189—251
- Li Y, Liu R Y, 2012. *Aulactinia sinensis*, a new species of sea anemone (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria) from Yellow Sea. Zootaxa, 3476(1): 62—68
- Li Y, Liu R Y, Xu K D, 2013. *Phytocoetes sinensis* n. sp. and *Telmatactis clavata* (Stimpson, 1855), two poorly known species of Metridioidea (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria) from Chinese waters. Zootaxa, 3637(2): 113—122
- Lin J, Chen C P, Chen I M, 1992. Sexual and asexual reproduction of *Anthopleura dixoniana* (Anthozoa: Actiniaria): periodicity and regulation. Marine Biology, 112: 91—98
- Lin M D, Chen C A, Fang L S, 2001. Distribution and sexual reproduction of a seagrass-bed-inhabiting actinarian, *Phymanthus strandesi* (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria: Phymanthidae), at Hsiao-Liuchiu Island, Taiwan. Zoological Studies, 40(3): 254—261
- Linnaeus C, 1758. Systema Naturae: Per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, Cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis. Stockholm: Laurentii Salvii, 1—824
- Liu J Y, 2013. Status of marine biodiversity of the China seas. PLoS One, 8(1): e50719
- Putnam N H, Srivastava M, Hellsten U *et al*, 2007. Sea anemone genome reveals ancestral eumetazoan gene repertoire and genome organization. Science, 317(5834): 86—94
- Rodríguez E, Barbeitos M S, Brugler M R *et al*, 2014. Hidden among sea anemones: the first comprehensive phylogenetic reconstruction of the order Actiniaria (Cnidaria, Anthozoa, Hexacorallia) reveals a novel group of hexacorals. PLoS One 9(5): e96998
- Stephenson T A, 1920. On the classification of Actiniaria. Part I. Forms with acontia and forms with a mesogleal sphincter. Quarterly Journal of Microscopical Science, 64: 425—574
- Stephenson T A, 1921. On the classification of Actiniaria. Part II. Consideration of the whole group and its relationships, with special reference to forms not treated in Part I. Quarterly Journal of Microscopical Science, 65: 493—576
- Stephenson T A, 1922. On the classification of Actiniaria. Part III.

- Definitions connected with the forms dealt with in Part II. Quarterly Journal of Microscopical Science, 66: 247—319
- Stimpson W, 1855. Descriptions of some new marine Invertebrata from the Chinese and Japanese seas. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 7: 374—389
- Tittensor D P, Mora C, Jetz W *et al*, 2010. Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. Nature, 466(7310): 1098—1101
- Tu H B, Xiong Q, Zhen S L *et al*, 2003. A naturally enhanced green fluorescent protein from magnificent sea anemone (*Heteractis magnifica*) and its functional analysis. Biochemical and Biophysical Research Communications, 301(4): 879—885
- Verrill A E, 1865. XXVI.—Classification of polyps. (Extract condensed from a synopsis of the polypi of the North Pacific exploring expedition under captains *Ringgold* and *Rodgers*, U.S.N.). Annals and Magazine of Natural History, 16(93): 191—197
- Verrill A E, 1868. XIII. Synopsis of the polyps and corals of the North Pacific exploring expedition, under Commodore C. Ringgold and Capt. John Rodgers, U. S. N., from 1853—1856. Collected by Dr. Wm. Stimpson, naturalist to the expedition. Communications of the Essex Institute, 5: 315—330
- Verrill A E, 1869. Synopsis of the polyps and corals of the North Pacific exploring expedition, under Commodore C. Ringgold and Capt. John Rodgers, U.S.N., from 1853 to 1856. Collected by Dr. Wm. Stimpson naturalist to the expedition. Proceedings of the Essex Institute, 6: 51—104
- Zhu B H, Pan K H, Wang G C, 2008. Changes of cellular superficial configuration of symbiotic algae during cultivation from two anemones found in the South China Sea. Journal of Ocean University of China, 7(1): 89—92

SPECIES DIVERSITY AND FAUNAL CHARACTERISTICS OF THE ORDER ACTINIARIA (CNIDARIA: ANTHOZOA) IN THE SEAS OF CHINA

LI Yang^{1, 2}, XU Kui-Dong^{1, 2, 3}

(1. Laboratory of Marine Organism Taxonomy and Phylogeny, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 2. Center for Ocean Mega-Science, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract Based on more than 700 records of the order Actiniaria Hertwig, 1882 collected from the seas of China, the species diversity and faunal characteristics of sea anemones are summarized. A total of 81 species are recognized, and the highest diversity is found in the South China Sea (55 species), next in the Yellow Sea (29 species), and the least in the East China Sea (23 species). The distribution pattern of actinarians is different from the common pattern of marine species diversity that increases from the north to the south in the sea areas of China, and different from the latitudinal gradient distribution pattern of Anthozoa and Cnidaria to which sea anemones belong. It is also different from the global distribution pattern of actinarians that the greatest species richness is located in 30°—40°N and 30°—40°S, fewer in tropical latitudes and the fewest species in polar areas. Furthermore, the faunal communities of the Chinese actinarians were analyzed, which include 18 cold water species, 60 warm water species and 3 eurythermal species. The faunal characteristics of sea anemones and the environmental factors driving the species diversity in the seas of China are reviewed additionally.

Key words sea anemone; Cnidaria; diversity; fauna; seas of China