

东海浮游异足类环境适应分析

徐兆礼

(中国水产科学研究院东海水产研究所 农业部海洋与河口渔业重点开放实验室, 上海 200090)

摘要:根据 1997~2000 年东海 23°30′~33°00′N、118°30′~128°00′E 海域 4 个季节海洋调查资料, 采用浮游异足类物种丰度和同步的温、盐度数据拟合曲线, 构建数学模型, 计算物种分布的最适温度和盐度值。同时根据以往对异足类生态特征分析的结论, 划分东海浮游异足类各物种的生态类型。结果表明, 塔明螺 (*Atlanta turriculata*) 和拟翼管螺 (*Firoloida desmaresti*) 分布在外海, 具有高温、高盐的适应特征, 是热带大洋种。其他为亚热带外海种, 其中玫瑰明螺 (*Atlanta rosea*) 具广温种特征, 明螺 (*Atlanta peroni*) 适温偏低, 有广盐种的特征, 大口明螺 (*Atlanta lesueuri*) 分布在盐度较高的水域, 扁明螺 (*Atlanta depressa*) 具有近海种特征。东海浮游异足类总体上属于典型的暖水性生态类型, 温、盐适应范围较窄, 对水温和盐度敏感, 是较好的指示种。东海浮游异足类主要分布在 28°00′~30°00′N, 124°00′~126°00′E 的海域, 绝大多数物种难以逾越冷水水团的阻隔, 这是浮游异足类很少在黄渤海出现的主要原因之一。浮游异足类生态类型划分在古气象海洋学、海洋地质、海洋物理和海洋生物学的研究中具有重要的意义。[中国水产科学, 2007, 14 (6): 932-938]

关键词:东海; 浮游动物; 异足类; 生态类型; 指示种

中图分类号: S922.9 **文献标识码:** A **文章编号:** 1005-8737-(2007)06-0932-07

异足类属腹足纲 (*Gastropoda*) 前鳃亚纲 (*Prosobranchia*) 中腹足目 (*Mesogastropoda*) 异足亚目 (*Heteropoda*)。在中国分布的物种数较少, 丰度较低, 20 世纪 50 年代末至 80 年代海洋调查中, 对该类物种数量变动和生态特征的描述曾有少量报道^[1-5]。徐兆礼等^[6-7]依据 20 世纪 90 年代末东海大尺度浮游动物调查资料, 从其数量分布和优势种, 地理分布和优势种对总丰度的贡献等不同方面进行了研究, 发现近年来东海浮游异足类丰度有明显的增加, 可能与全球气候变暖有密切的联系。该类生物既是理想的水团指示种, 也是全球气候变化重要的指示生物。因此东海浮游异足类丰度增加与海洋环境变化之间的关系已成为具有重要科学价值的命题。在从事该主题研究之前, 准确定位异足类的生态类型, 定量了解这类生物分布的最适温、盐度等生态学特征参数具有重要的意义。

为了取得在时间、空间和数量上具有广泛代表性的数据资料, 本研究利用 1997~2000 年东海区 (23°30′~33°00′N、118°30′~128°00′E) 较大尺度的海洋综合调查资料, 运用统计分析手段, 对异足类丰

度和同步表层温、盐度的数量关系进行分析。通过曲线拟合, 构建数学模型, 得出其分布的最适温度和盐度, 确定不同物种的生态类型, 进一步分析浮游异足类数量变化动力学过程, 同时研究其作为暖流指示种的科学意义。本研究旨在为浮游动物对全球变暖响应等深层次的研究提供必要的资料和基础数据。

1 材料与方法

1.1 调查时间、范围和方法

调查时间、范围、站点布设和方法, 以及样品保存和鉴定均参见徐兆礼^[8]的方法。温、盐度采用 SBE-19 型 CTD (温盐深剖面仪) 测定。

1.2 研究方法

平均温度 (°C) 是指某一物种出现水域表层水温的平均值, 最适温度是指经过统计学的理论计算, 得到的种群最适宜生长的温度。对于仅仅出现 1 次的稀有种, 最适温度由出现海域的表层温度近似表示, 当统计方法难以得到最适温度时, 最适温度值可以由散点图估计得到。本研究所用的平均盐度和最

收稿日期: 2006-11-02; 修订日期: 2007-06-29.

基金项目: 国家自然科学基金重大研究计划项目 (90511005); 中国近海海洋综合调查与评价 (908) 专项 (908-02-01-03).

作者简介: 徐兆礼 (1958-), 女, 研究员, 主要从事海洋生物学和海洋生态学研究. Tel: 021-65680798, E-mail: xiaomin@public4.sta.net.cn

适盐度也以同样的原则定义和计算。

浮游异足类主要栖息于大洋表层。本研究分析浮游异足类丰度分布的温、盐度范围,以表层温度(℃)或盐度值为自变量,异足类物种丰度为因变量,作X-Y散点分布图。采用统计模拟计算最适温、盐度,先拟合曲线,采用合适的数学模型,用麦夸特(Marquardt)非线性最小二乘法估计模型参数^[9],在建立数学模型基础上,利用罗尔(Rolle)中值定理^[10],确定函数极值,极值点的温、盐度即为最适温度和最适盐度值。有关计算方法参考Christensen^[11]。

2 结果与分析

2.1 浮游异足类物种分布的水文环境

本调查鉴定到种的浮游异足类共11种。由表1可见,玫瑰明螺(*Atlanta rosea*)、明螺(*Atlanta peroni*)和大口明螺(*Atlanta lesueuri*)分布平均水温

在23.00~24.50℃之间;塔明螺(*Atlanta turriculata*)、原明螺(*Protatlanta souleyeti*)和拟翼管螺(*Firoloida desmaresti*)平均水温超过25.00℃。除*Atlanta sp.*分布的平均温度为22.40℃,其余种分布的平均温度在23.00~25.00℃之间。除*Atlanta sp.*分布平均盐度高于34.00,其他种在32.00~34.00之间,其中玫瑰明螺、明螺和扁明螺(*Atlanta depressa*)在32.00~33.00之间。

本研究将物种栖息地温、盐度的最高值与最低值的差称为温、盐度区间,用于考察浮游异足类环境适应能力的强弱。本调查水域仅玫瑰明螺的温度分布区间大于10.00℃,明螺和大口明螺温度分布区间在5.00~10.00℃之间,其他物种在5.00℃以下。明螺盐度分布区间在16.00以上,玫瑰明螺和大口明螺在5.00以上,其他物种在5.00以内。

表1 东海浮游异足类栖息地的温、盐度环境

Tab.1 Surface temperature and salinity in habitat of pelagic Heteropoda

种名 Species	出现次数 Occurrence frequency	温度/℃ Temperature			盐度 Salinity		
		最大值 Max	最小值 Min	均值 Mean	最大值 Max	最小值 Min	均值 Mean
玫瑰明螺 <i>Atlanta rosea</i>	81	28.38	16.70	24.47	34.68	28.67	32.62
明螺 <i>A. peroni</i>	56	28.62	19.40	23.97	34.82	18.62	32.93
大口明螺 <i>A. lesueuri</i>	42	28.62	21.47	23.79	34.82	28.64	33.67
塔明螺 <i>A. turriculata</i>	3	26.68	24.00	25.71	33.67	33.31	33.54
明螺属 <i>Atlanta sp.</i>	2	24.80	20.00	22.40	34.49	33.89	34.19
原明螺 <i>Protatlanta souleyeti</i>	2	26.42	23.74	25.08	33.43	33.09	33.26
角明螺 <i>Oxygyrus keraudreni</i>	1		24.00			33.67	
扁明螺 <i>A. depressa</i>	1		23.15			32.10	
歪轴明螺 <i>A. inclinata</i>	1		23.15			33.66	
蜗牛明螺 <i>A. helcinooides</i>	1		24.43			33.67	
拟翼管螺 <i>Firoloida desmaresti</i>	1		27.33			33.61	

2.2 物种分布温、盐度散点图分析

从图1可见,表层水温26.70℃时,玫瑰明螺丰度达最高值,为71 ind/(100 m³),25.35℃时,丰度为40 ind/(100 m³),19.16℃时,丰度为23 ind/(100 m³)。从图上看,较高的丰度主要出现在水温大于23℃的温度区间,散点密集分布在水温大于24℃的区间,高丰度分布区间范围较大。明螺较高

丰度几乎集中分布在23℃附近。大口明螺集中在23-24℃之间,高丰度区间狭小。其他种由于多为稀有种,散点分布范围不大。

异足类主要物种盐度分布散点图特征与温度相似,玫瑰明螺的点比较分散,丰度最高时盐度为33.50,其次为32.48和34.48。明螺较高丰度分布盐度在33附近,大口明螺为33.50。

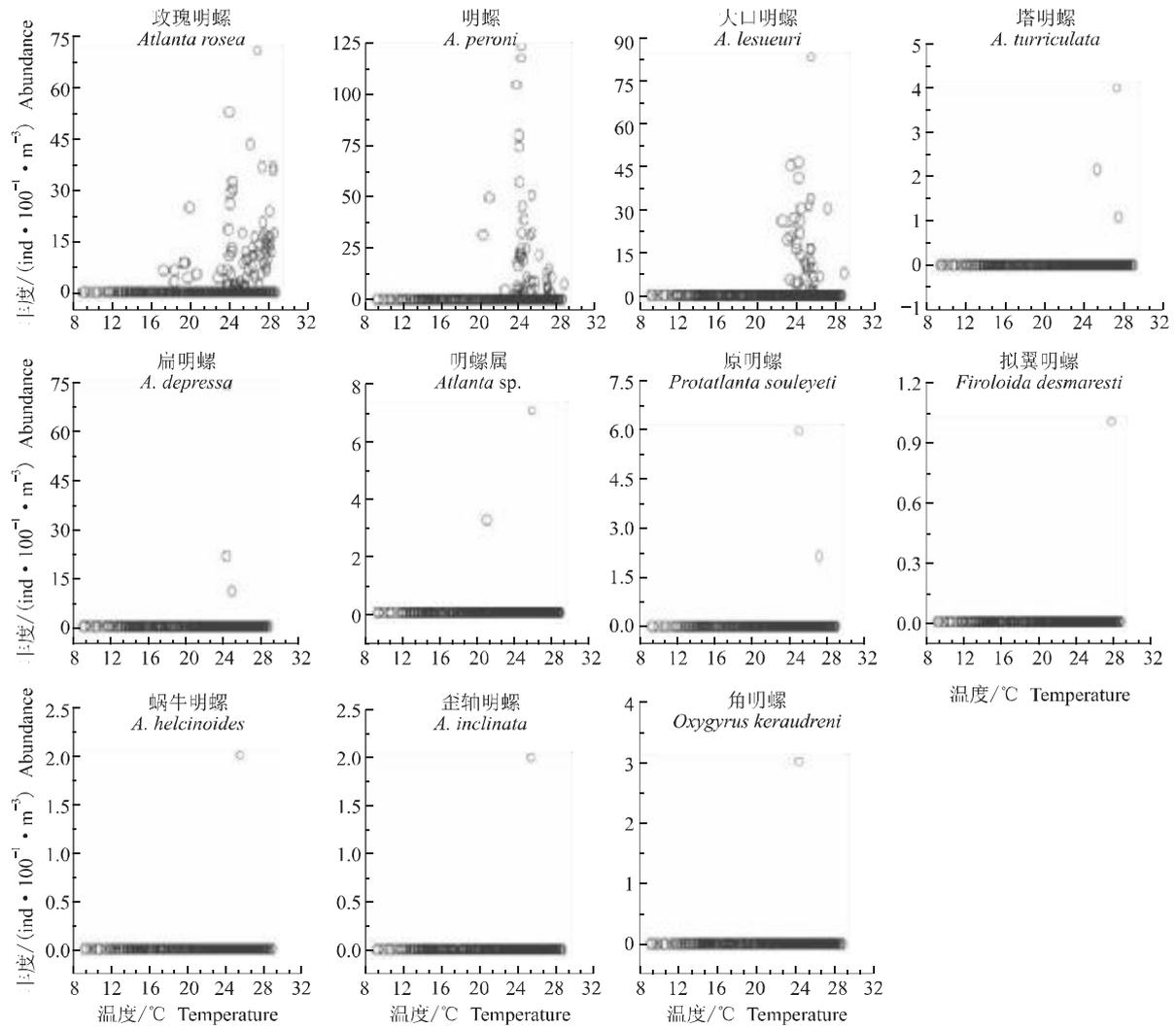


图 1 丰度—表层温度散点图

Fig.1 Relationship between abundance and surface temperature

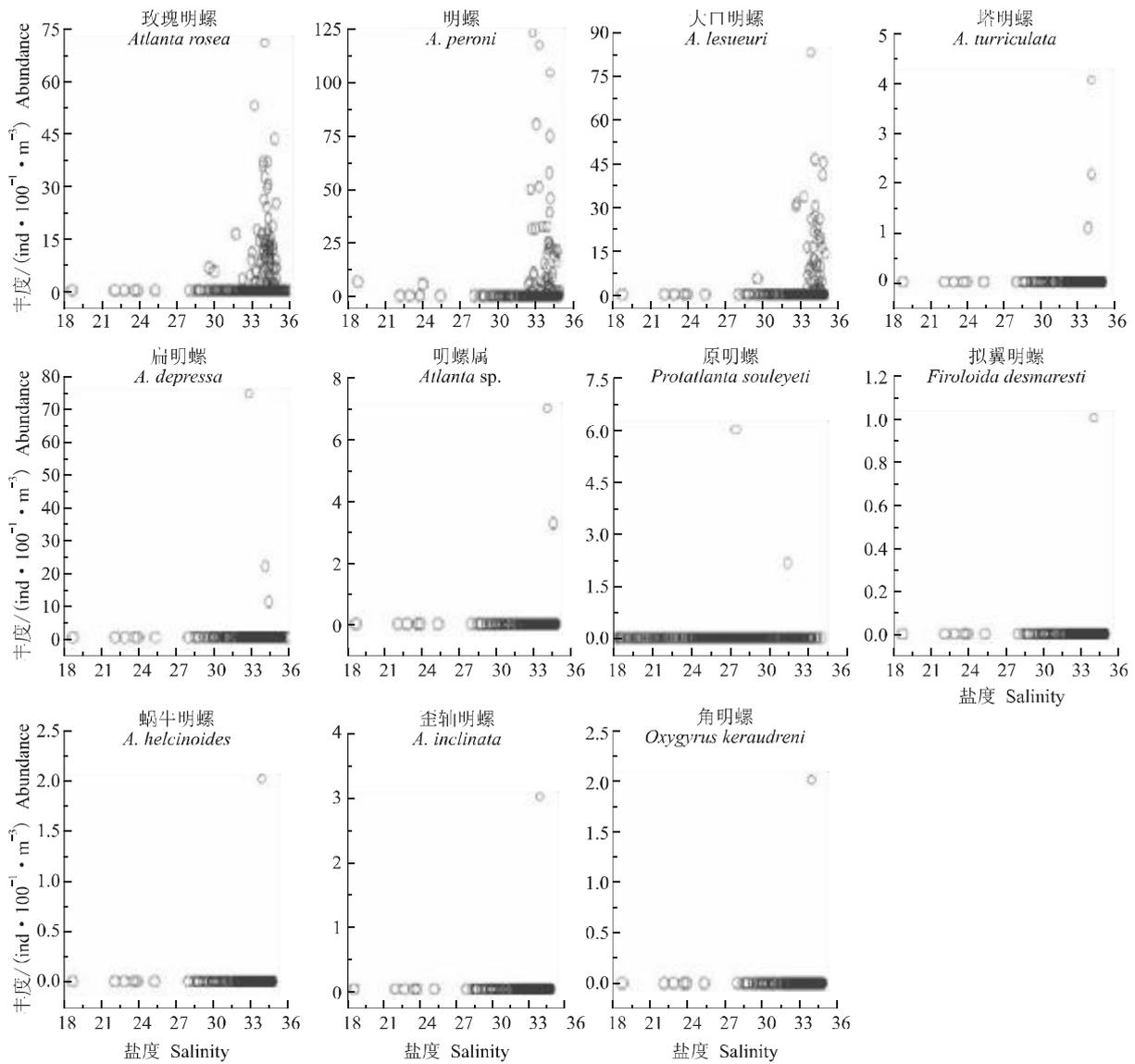


图 2 丰度—表层盐度散点图

Fig.2 Relationship between abundance and surface salinity

2.3 物种生态适应的数学模型和特征值

表 2 是采用 Yield Density 模型拟合异足类丰度和温、盐度的结果。玫瑰明螺丰度与温、盐度拟合均不显著 ($P > 0.05$), 明螺和 *Atlanta sp.* 丰度与盐度拟合不显著 ($P > 0.05$), 所以表 2 上述物种最适值依据表 1 和图 1 估计形成。其他物种丰度与温、盐度关系均符合 Yield Density 模型 ($P \leq 0.05$)。

依据表 1 和表 2 的结果, 仅仅塔明螺的最适温度高于 $25.00\text{ }^{\circ}\text{C}$, 其余种最适温度在 $23.00\text{ }^{\circ}\text{C} \sim 25.00\text{ }^{\circ}\text{C}$ 之间。最适盐度分析结果, 大口明螺和 *Atlanta sp.* 最适盐度大于 34.00 , 明螺和扁明螺的最适盐度在 $32.00 \sim 33.00$ 之间, 其余种绝大部分分布在 $33.00 \sim 34.00$ 之间。

表2 物种生态适应的数学模型和生态适应特征值
 Tab.2 Mathematical models and optimum value of ecological adaptation

种名 Species	方程 Equation	最适值 Optimum	R	F	P
玫瑰明螺	—	24.50 ℃ *	—	—	>0.05
<i>Atlanta rosea</i>	—	33.50 *	—	—	>0.05
明螺	$y = 1 / (24635.1695 - 2138.7264T + 46.4297T^2)$	23.03 ℃	0.36	32.38	0.0001
<i>A. peroni</i>	$y = 1 / (11979.0285 - 730.8748S + 11.1694S^2)$	33.00	—	—	>0.05
大口明螺	$y = 1 / (4581.5474 - 394.9582T + 8.5566T^2)$	23.08 ℃	0.24	12.68	0.0001
<i>A. lesueuri</i>	$y = 1 / (25316.6089 - 1479.4831S + 21.6500S^2)$	34.17	0.12	3.28	0.0387
塔明螺	$y = 1 / (9071450.2771 - 685763.0830T + 12960.7063T^2)$	26.46 ℃	0.21	10.44	0.0001
<i>A. turriculata</i>	$y = 1 / (20293490.8566 - 1206740.9615S + 17940.1015S^2)$	33.63	0.17	6.42	0.0018
原明螺	$y = 1 / (7684690.7751 - 647519.4559T + 13640.2804T^2)$	23.74 ℃	0.41	44.42	0.0001
<i>Protatlanta souleyeti</i>	$y = 1 / (13280999.4706 - 802660.0731S + 12127.7809S^2)$	33.10	0.19	8.14	0.0003
明螺属	$y = 1 / (8730977.5340 - 703902.4414T + 14187.5235T^2)$	24.81 ℃	0.31	22.57	0.0001
<i>Atlanta sp.</i>	—	34.00 *	—	—	>0.05

注: * 是依据表1和图1估计确定; T 为表层温度(℃), S 为表层盐度, y 为丰度(ind·100⁻¹·m⁻³).

Note: * The value estimated according to tab.1 and fig.1, T means surface temperature(℃), S means surface salinity, y means abundance.

3 讨论

3.1 关于生态类型划分的数值界限

以往对浮游动物生态类型的划分大多基于种类的地理分布特征。东海是中国唯一一个兼有暖温带、亚热带和热带海区特征的海域。如东海东部夏秋季受黑潮暖流的影响,因而具有热带特征,热带大洋种往往可以由黑潮暖流从太平洋赤道水域带入东海。在西北风盛行的季节里,东海北部、南部近海部分呈现暖温带特征。其他季节和海区显示出亚热带的特征。因此,对东海浮游动物生态类型的研究结论,对各个海区都有广泛的参考意义,具有重要的科学价值。

参考沈国英等^[12]的生态类型划分标准和不同水域、不同季节的水环境特征,本研究将东海浮游动物生态类型中温度界限定为:热带种(≥25℃),亚热带种(20~25℃),暖温带种(15~20℃);盐度界限定为,近海种(28~32),外海种(32~34)和大洋种(>34)。除此以外,具体划分,还应充分考虑物种分布的地理特征和季节特征。

3.2 浮游异足类生态类型的划分

依据以上表1和表2分析的结果,对东海浮游异足类物种生态类型具体划分如下:

玫瑰明螺 是亚热带外海种,同时具有广温种的特征。分布的温度区间跨度很大,徐兆礼等^[6]研

究发现玫瑰明螺在东海4个季节都是优势种,数量主要集中在夏秋季,而且分布很广,几乎可以在东海任何水域出现,但是夏秋季数量主要集中在近海,而冬春季主要在外海分布。

明螺 亚热带外海种,适温偏低,同时具广盐种的特征。分布具有较大的盐度区间。在盐度为18.62的半咸水中可以出现,而在高盐度的外海水中也可以出现。以往研究表明^[6],该种是东海秋季的主要优势种,具有很高的丰度,高丰度区分布在东海北部。

大口明螺 最适温度属于亚热带种范围,最适盐度接近34。研究显示^[6],该种是东海秋季的优势种。与明螺比较,其分布偏外海,属亚热带外海种。

塔明螺 最适温度超过26℃,最适盐度超过34。夏秋季分布在受黑潮影响明显的水域,分布海区表面水温大多高于25℃。是热带大洋种。

原明螺 最适温、盐度显示出是典型的亚热带外海种。在分布上,既在东海外海127°E以东海域出现,也在北部近海出现,是亚热带外海种。

扁明螺 属亚热带近海种。分布上,秋季出现在东海中部近海,较低的盐度适应便是例证。

角明螺、歪轴明螺和蜗牛明螺 是典型的亚热带外海种。仅秋季出现。在地理分布上,歪轴明螺分布经度为124°E,角明螺为126°E,蜗牛明螺127°E,因而适温不同。

拟翼管螺 夏季分布在 128°E 以东黑潮和对马暖流水域,具高温适应特征,最适盐度近 34,是热带大洋种。

由于受取样限制,异足类的稀有种,如扁明螺、拟翼管螺、角明螺、歪轴明螺和蜗牛明螺,出现次数较少,所得结论有不确定性。因此本研究所得结论有待于今后补充数据和进一步验证。但是即便如此,所反映的信息在这些种类的生态类型分析中仍有一定的参考意义。

3.3 浮游异足类生态适应的总体特征

东海浮游异足类亚热带外海种居多。它们之中大部分是秋季出现,或者秋季数量最多,冬季仅有玫瑰明螺出现,主要分布在东海南部外海和台湾海峡。因此该类浮游动物没有暖温种,最适水温均在 23℃ 以上,是典型的亚热带种类群。从相关调查记录看,由于能够适应广泛的温度,尽管玫瑰明螺能够在 35°N 水域出现,但数量极微^[2],而且主要由黄海暖流带入。这些特征与东海一些暖水性浮游动物类群,如毛颚类^[13]数量变化规律相同。

东海浮游异足类热带种并不多见^[1-2]。但从本研究结果(表 1)可见,这类生物适温、适盐范围较窄,较多的物种和较高丰度区分布在东海中部 28°00'N~30°00'N, 124°E~126°E 海域。推测,是由于暖流将这些异足类带入这一海区,同时受到其他水团阻隔所导致,由于异足类对水温敏感,难以逾越冷水团的阻隔,因而这些异足类便在这一海区聚集,这也是绝大多数异足类物种难以在黄渤海出现的主要原因之一。

3.4 浮游异足类生态类型在海洋学研究中的意义

类似翼足类,异足类也是一类古老的海洋动物,在加勒比海和地中海,许多异足类物种的化石,如 *Oxygyrus keraudreni* 和 *Atlanta diamesa*, 是推测海洋地层演化过程的重要证据^[14]。而对现代异足类适温、适盐的研究,其结果对古气象海洋学和古地质海洋学研究都有较好的参考价值。

东海浮游异足类生态类型以亚热带外海种为主,除了玫瑰明螺,其他种适温或适盐范围较窄。异足类优势种高丰度出现,是暖流和混合水团交汇处

的指示。其中热带大洋种拟翼管螺和塔明螺出现是暖流水域的指示。可见,海洋浮游异足类是研究物理海洋学的重要的指示生物。

致谢 温度和盐度资料由陈渊泉研究员提供;王云龙研究员,陈佳杰、高倩、陈华、黄梅玲等同学做了部分工作;国家海洋局[何德华]、杨关铭研究员和杨元利高工协助样品分析,谨致谢忱。特别感谢沈晓民先生协助处理数据,并在论文构思中给予非常有益的建议。

参考文献:

- [1] 张福绥. 中国近海的浮游软体动物 I. 翼足类、异足类及海蜗牛类的分类研究 [J]. 海洋科学集刊, 1964, 5: 125-226.
- [2] 张福绥. 中国近海的浮游软体动物 II. 黄海与东海浮游软体动物生态的研究 [J]. 海洋与湖沼, 1966, 8 (1): 13-28.
- [3] 黄加祺, 李少菁, 朱长寿. 福建罗源湾浮游动物的种类组成和数量分布 [J]. 厦门大学学报: 自然科学版, 1989, 28 (增刊): 85-95.
- [4] 戴燕玉. 台湾海峡西部海域浮游软体动物的分布 [J]. 台湾海峡, 1989, 8 (1): 54-59.
- [5] 戴燕玉. 南海中西部翼足类和异足类生态的初步研究 [J]. 海洋学报, 1995, 17 (6): 111-116.
- [6] Xu Z L, Li C J. Study on the dominant species of Pteropods in the East China Sea [J]. Chin J Oceanol Limnol, 2006, 24 (2): 168-177.
- [7] Xu Z L. Species and habitat of heteropods in the East China Sea [J]. Plankton Biol Ecol, 2007, 2 (3): 1-9.
- [8] 徐兆礼. 东海浮游十足类 (Decapods) 数量分布与环境关系的研究 [J]. 中国水产科学, 2005, 12 (5): 614-620.
- [9] 同济大学应用数学系. 高等数学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2002: 59-65, 126-133.
- [10] 陈希孺, 王松桂. 近代回归分析 [M]. 合肥: 安徽教育出版社, 1987: 212-217.
- [11] Christensen R. Analysis of variance, design and regression: applied statistical methods [M]. New York: Chapman and Hall, 1996: 391-408, 414-432.
- [12] 沈国英, 施并章. 海洋生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 2002: 75-85.
- [13] 徐兆礼, 陈亚瞿. 东海毛颚类优势种及与环境关系的研究 [J]. 中国水产科学, 2005, 12 (1): 76-82.
- [14] Lalli C M, Gilmer R W. Pelagic Snails [M] // The Biology of Holoplanktonic Gastropod Molluscs. Stanford: Stanford University Press, 1989: 3-50.

Mathematical analysis on adaptation of Heteropoda to different temperature and salinity in the East China Sea

XU Zhao-li

(Key and Open Laboratory of Marine and Estuary Fisheries, Ministry of Agriculture of China, East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fisheries Sciences, Shanghai 200090, China)

Abstract: Based on the data of four seasonal oceanographic censuses in the East China Sea ($23^{\circ}30' - 33^{\circ}N$, $118^{\circ}30' - 128^{\circ}E$) in 1997–2000, the paper identified ecotype of Heteropoda species, through fitting curve, forming mathematical model and calculating optimal temperature and salinity. The historical results from the study of geographic distribution were consulted as evidence. The results showed that *Atlanta turriculata* and *Firoloida desmarest* were qualified as oceanic tropical water species because over $25^{\circ}C$ their optimal temperature was over $25^{\circ}C$ and their optimal salinity was over or near 34, as well as their offshore distribution; The rest species are all offshore subtropical water species, among which *Atlanta rosea* showed its eurythermic feature; *Atlanta peroni* possessed relative low optimal temperature near $23^{\circ}C$ as well its euryhalinous characters; *Atlanta lesueurii* distributed in waters with average salinity over 34; *Atlanta depressa* distributed in offshore waters. Except for above mentioned species, the others are typical offshore subtropical water species. In general, Heteropoda, a zooplankton group, showed its ecotype as warm water character. The zooplanktons usually distributed in limited ranges of temperature and salinity. They are sensitive to change of temperature. All of these characters make them as good indicator species of water masses. Most Heteropoda species distributed in middle waters of the East China Sea ($28^{\circ}00' - 30^{\circ}00'N$, $124^{\circ}E - 126^{\circ}E$). They hardly traverse through the obstruction of cold water masses in the Yellow Sea. That is why they rarely occurred in the Yellow Sea and the Bohai Sea. The present results on the identification of ecotype of Heteropoda species will be beneficial to the study of meteorological oceanography, geological oceanography, physical oceanography and biological oceanography in the future. [Journal of Fishery Sciences of China, 2007, 14 (6): 932–938]

Key words: East China Sea; zooplankton; Heteropoda; ecotype; indicator species

Corresponding author: XU Zhao-li. E-mail: xiaomin@public4.sta.net.cn