

学校编码: 10384

密级_____

学号: 22320121151344

廈門大學

硕士学位论文

中华哲水蚤在南海西北部的生存策略

Survival strategy of *Calanus sinicus* in the northwest
of the South China Sea

杨璐

指导教师姓名: 曹文清教授

专业名称: 海洋生物学

论文提交日期: 2015 年 05 月

论文答辩时间: 2015 年 05 月

2015 年 05 月

厦门大学学位论文原创性声明

本人呈交的学位论文是本人在导师指导下，独立完成的研究成果。本人在论文写作中参考其他个人或集体已经发表的研究成果，均在文中以适当方式明确标明，并符合法律规范和《厦门大学研究生学术活动规范（试行）》。

另外，该学位论文为“我国近海海洋综合调查与评价专项（908-01-ST08、ST09）”课题（组）的研究成果，获得该课题经费或实验室的资助，在海洋浮游生物生理与生态学实验室完成。

声明人（签名）： 杨 璐

杨璐

2015 年 6 月 8 日

厦门大学学位论文著作权使用声明

本人同意厦门大学根据《中华人民共和国学位条例暂行实施办法》等规定保留和使用此学位论文，并向主管部门或其指定机构送交学位论文（包括纸质版和电子版），允许学位论文进入厦门大学图书馆及其数据库被查阅、借阅。本人同意厦门大学将学位论文加入全国博士、硕士学位论文共建单位数据库进行检索，将学位论文的标题和摘要汇编出版，采用影印、缩印或者其它方式合理复制学位论文。

本学位论文属于：

1.经厦门大学保密委员会审查核定的保密学位论文，于 年 月 日解密，解密后适用上述授权。

2.不保密，适用上述授权。

声明人（签名）： 杨璐

杨璐

2015 年 6 月 8 日

目 录

摘 要.....	I
ABSTRACT.....	III
第一章 绪 论	1
1.1 引言.....	1
1.2 海洋浮游桡足类的生存策略概述.....	3
1.2.1 生态适应与生态对策.....	3
1.2.2 海洋浮游桡足类的常见生存策略.....	4
1.3 中华哲水蚤的生存策略.....	9
1.3.1 分布.....	9
1.3.2 生态习性.....	13
1.3.3 中华哲水蚤的生存策略.....	15
1.4 主要研究内容.....	17
第二章 材料与方 法	18
2.1 研究区域.....	18
2.2 样品采集及数据收集.....	19
2.3 广义可加模型.....	19
2.3.1 广义可加模型的原理及其应用.....	19
2.3.2 广义可加模型的建立.....	20
第三章 调查海域概述及主要环境因子的时空变化	23
3.1 北部湾概述.....	23
3.2 粤西-琼东海域概述.....	26
3.3 主要环境因子的时空变化.....	27
3.3.1 温度.....	27
3.3.2 盐度.....	28
3.3.3 叶绿素 a.....	29
第四章 中华哲水蚤丰度的时空变化及影响因素	36

4.1	时空变化.....	36
4.2	丰度的广义可加模型.....	38
4.2.1	模型的建立.....	38
4.2.2	春季模型.....	41
4.2.3	夏季模型.....	42
4.3	讨论.....	44
第五章 南海西北部中华哲水蚤的种群来源及生存策略.....		47
5.1	种群来源.....	47
5.1.1	粤西-琼东海域中华哲水蚤的种群来源.....	47
5.1.2	北部湾中华哲水蚤的种群来源.....	48
5.2	生存策略.....	52
第六章 总结与展望.....		56
6.1	主要研究结果.....	56
6.2	创新之处.....	57
6.3	不足之处.....	58
6.4	研究展望.....	58
参考文献.....		59
在学期间参加的科研项目.....		75
致谢.....		76

CONTENTS

Abstract in Chinese	I
Abstract in English	III
Chapter 1 Introduction	1
1.1 Introduction	1
1.2 A brief overview of survival strategy of marine pelagic copepods	3
1.2.1 Ecological adaptation and ecological strategy.....	3
1.2.2 Common survival strategy of marine pelagic copepods	4
1.3 Survival strategy of <i>Calanus sinicus</i>	9
1.3.1 Distribution	9
1.3.2 Ecological characteristics.....	13
1.3.3 Survival strategy.....	15
1.4 Major research contents	17
Chapter 2 Materials and methods	18
2.1 Study area	18
2.2 Sampling methods	19
2.3 Generalized additive models	19
2.3.1 Principle and application.....	19
2.3.2 Model establishment	20
Chapter 3 Outlines of study area and the spatio-temporal change of environmental factors	23
3.1 Outlines of Beibu Gulf	23
3.2 Outlines of the western Guangdong and eastern Hainan waters	26
3.3 Spatio-temporal change of important environmental factors	27

3.3.1	Temperature	27	
3.3.2	Salinity	28	
3.3.3	Chlorophyll a	29	
Chapter 4 Spatio-temporal variation of <i>C. sinicus</i> and influencing factors.....			36
4.1	Spatio-temporal variation of <i>C. sinicus</i>	36	
4.2	Generalized additive models of population abundance	38	
4.2.1	Model establishment	38	
4.2.2	Model of spring abundance.....	41	
4.2.3	Model of summer abundance	42	
4.3	Discussion	44	
Chapter 5 Population recruitment and survival strategy of <i>C. sinicus</i> in the northwest of the South China Sea			47
5.1	Population recruitment	47	
5.1.1	Population recruitment in the western Guangdong and eastern Hainan waters.....	47	
5.1.2	Population recruitment in Beibu Gulf	48	
5.2	Survival strategy	52	
Chapter 6 Summary			56
6.1	Main results.....	56	
6.2	Main innovation.....	57	
6.3	Insufficient	58	
6.4	Prospect	58	
References			59
Research projects involved in the period of Master Degree study			75

Acknowledgements 76

厦门大学博硕士学位论文摘要库

摘要

中华哲水蚤 (*Calanus sinicus*) 是我国近海生态系统的特征种之一, 在我国浮游生物学和近海生态系统动力学研究中具有重要意义。本文基于 2006~2007 年在南海西北部进行的四个季节的航次调查, 研究了中华哲水蚤的空间分布和季节变化, 以广义可加模型为工具量化分析了影响中华哲水蚤丰度变化的重要环境因子, 同时探讨了南海西北部中华哲水蚤的种群来源和生存策略问题。主要研究结果如下:

(1) 中华哲水蚤的丰度变化具有显著的季节差异。在北部湾调查区域, 春季平均丰度为 $2.37 \pm 8.00 \text{ ind/m}^3$, 占桡足类总丰度的 6.2%, 为桡足类的优势种之一; 主要分布于湾北部, 密集中心位于琼州海峡西侧。夏季丰度为 $0.24 \pm 1.41 \text{ ind/m}^3$; 主要分布于三亚以南海域。秋、冬季未见分布。在粤西-琼东调查区域, 中华哲水蚤春季的平均丰度为 $10.30 \pm 32.50 \text{ ind/m}^3$, 占桡足类总丰度的 29.1%, 为桡足类的第一优势种; 其分布中心位于琼州海峡东侧, 粤西、琼东近岸均有分布。夏季丰度为 $11.93 \pm 42.99 \text{ ind/m}^3$, 占桡足类总丰度的 11.3%, 也为桡足类的优势种之一; 分布中心与春季相同, 但琼东近岸种群有南移的趋势, 海南岛南部丰度较春季有所增加。秋季, 中华哲水蚤仅出现于琼东近海的一个站位, 丰度为 0.09 ind/m^3 。冬季未见分布。

(2) 借助广义可加模型分析了春、夏两季中华哲水蚤丰度与环境因子间的相互关系, 环境因子包括水深, 表、底层温度, 表、底层盐度以及表、底层叶绿素 a 浓度 7 种。模型结果显示, 主导中华哲水蚤丰度变化的环境因子具有一定的季节差异性。春季, 丰度的主导因子为表层温度和表层盐度, 二者对丰度总偏差的解释率为 54.7%。其中, 表层温度影响最大, 在一定的温度范围内, 丰度随表层温度的升高而增加, 并于 $22 \text{ }^\circ\text{C}$ 达到最高值; 高于 $22 \text{ }^\circ\text{C}$ 时丰度随表层温度的升高而下降。表层盐度的影响主要表现为低盐条件下(盐度值 32 左右) 中华哲水蚤的丰度值较高。夏季, 主导因子为水深、底层温度和底层叶绿素 a 浓度, 三者对丰度总偏差的解释率高达 97.9%。当底层温度在 $20 \text{ }^\circ\text{C}$ 以下时, 丰度稳定在较高值; 高于 $20 \text{ }^\circ\text{C}$ 时, 丰度迅速下降。夏季底层环境因子作为主导因子的现象表明中华哲水蚤很有可能迁移至底层生活, 以躲避高温强光等不

利环境。

(3) 中华哲水蚤在我国的中心分布区位于黄、东海，出现于南海西北部的中华哲水蚤系我国近海沿岸流携带而来，是黄、东海中华哲水蚤的同源种群。每年秋冬季，东北季风强盛，浙闽沿岸流携带中华哲水蚤黄、东海种群沿浙江近岸南下到达台湾海峡及粤东近岸。随后，西南流向的广东沿岸流将中华哲水蚤带入南海西北部海域，并在雷州半岛东侧近海形成密集分布区。受海流的影响，雷州半岛东侧的中华哲水蚤种群一部分随琼州海峡西向流进入北部湾，在北部湾逆时针环流的作用下遍布湾北部海域；还有一部分会沿海南岛东岸向南扩散，直至三亚以南海域。

(4) 冬末春初，黄、东海漂流而来的中华哲水蚤种群进入南海西北部，适宜的环境条件和充足的食物来源使其在北部湾北部海域和粤西、琼东近岸广泛分布。春季是中华哲水蚤种群补充的重要时期，表层温度和表层盐度决定了种群丰度的分布模式，在琼州海峡两侧各有一密集分布区。夏季，季风的转换使南海西北部的中华哲水蚤种群无法得到补充。受高温影响，北部湾北部的中华哲水蚤完全消失；粤西、琼东近岸种群则采取迁移的生存策略，集中分布于环境条件较为适宜的上升流内。到了秋、冬季，水体垂直混合加剧，上升流逐渐消退，恶劣的环境使中华哲水蚤无法生存，进而种群消失。在南海西北部海域，中华哲水蚤不会采取休眠的生存策略，也不存在地方种群，每年都必须由黄、东海种群进行补充。

关键词：中华哲水蚤；生存策略；种群来源；广义可加模型；南海西北部

ABSTRACT

Calanus sinicus Brodsky, 1962 is one of the key species in coastal ecosystems of China, which plays an important role in the study of marine planktology and ocean ecosystem dynamics. In this study, based on field surveys conducted in the northwest of the South China Sea in 2006~2007, the spatial distribution and seasonal variation of *C. sinicus* were studied, and generalized additive models were applied to reveal the influences of environmental factors on the distribution patterns. Furthermore, population recruitment and survival strategy were also discussed. The main results are as follows:

(1) Significant seasonal variation of the distribution pattern for *C. sinicus* was observed in study area. In the study area of Beibu Gulf, the average abundance was 2.37 ± 8.00 ind/m³ in spring, which accounted for 6.2 % of total copepods abundance as one of the dominant copepod species. Population was mainly distributed in the north of Beibu Gulf and the density center was located in the west of Qiongzhou Strait. In summer, the average abundance declined to 0.24 ± 1.41 ind/m³, and the distribution area shifted to the inshore waters south of Sanya. No population was found in autumn and winter. In the study area of western Guangdong and eastern Hainan waters, the average abundance in spring was 10.30 ± 32.50 ind/m³, which accounted for 29.1 % of total copepods abundance as the most dominant copepod species. Population was centered in the east of Qiongzhou Strait and dispersed along the western Guangdong coast and eastern Hainan coast. In summer, the average abundance was 11.93 ± 42.99 ind/m³, which accounted for 11.3 % of total copepods abundance as one of the dominant copepod species. The density center was nearly the same as that in spring, but the population distributed along the eastern Hainan coast tended to move southward, with the abundance in the south of Hainan Island increased. In autumn, *C. sinicus* was only observed in one station in the offshore areas of eastern Hainan, with the abundance of 0.09 ind/m³. Still, no population was found in winter.

(2) The generalized additive models were applied to model the trends in population abundance of *C. sinicus* in spring and summer, as a function of ocean environment covariates including seawater surface temperature, bottom temperature, surface salinity, bottom salinity, surface chlorophyll a, bottom chlorophyll a and water column depth. The model results revealed that the major influencing factors varied in seasons. In spring, surface temperature and surface salinity were the major influencing factors, which explained 54.7 % of the deviance of population abundance. Within a certain temperature range (20~22 °C), there was an increase of abundance with increasing surface temperature. When surface temperature exceeded 22 °C, the abundance decreased with increasing surface temperature. Meanwhile, low salinity (about 32) could be a good indicator of high abundance. In summer, depth, bottom temperature and bottom chlorophyll a became the major influencing factors, which explained the deviance of abundance up to 97.9 %. The abundance remained high value below 20 °C, yet decreased abruptly when bottom temperature exceeded 20 °C. From the major influencing factors in summer, we could infer that it is most likely for *C. sinicus* to migrate into bottom layer to avoid adverse environment such as high temperature and intense radiation.

(3) In China, the distribution center of *C. sinicus* was located in the Yellow Sea and the East China Sea. Population in the northwest of the South China Sea was supposed to come from the above two areas transported by the China coastal current. Every autumn and winter, during the prevailing period of the northeast monsoon, population from the Yellow Sea and the East China Sea extended southward along Zhejiang coast into Taiwan Strait and the eastern Guangdong inshore waters, which was driven by the Zhejiang-Fujian Coastal Current. Then the population was carried into the northwest of the South China Sea via the Guangdong Coastal Current and was densely distributed in the east of Leizhou Peninsula. Subsequently, one part of the population entered Beibu Gulf via westward current in Qiongzhou Strait, and dispersed in the north of Beibu Gulf under the influence of the counterclockwise circulation. Another part dispersed southward along the eastern Hainan coast and

was able to reach as far as the inshore waters south of Hainan Island.

(4) In late winter and early spring, *C. sinicus* drifted from the Yellow Sea and the East China Sea to the northwest of the South China Sea. It was then widely distributed in the north of Beibu Gulf and along the western Guangdong coast and eastern Hainan coast, attributing to suitable environment and adequate food. The critical period of population recruitment was spring, and the distribution pattern was strongly influenced by surface temperature and surface salinity. In summer, the population could not be supplemented due to the monsoon transition. Influenced by high seawater temperature, population in Beibu Gulf disappeared entirely, while population along the western Guangdong coast and eastern Hainan coast migrated into upwelling regions. When autumn and winter came, vertical turbulence became intense and upwelling regions gradually disappeared, *C. sinicus* couldn't make it through harsh environment and ended up with death. In the northwest of the South China Sea, *C. sinicus* wouldn't perform dormancy, thus no local population existed. The *C. sinicus* population in the northwest of the South China Sea must be supplemented from the Yellow Sea and the East China Sea every year.

Key words: *Calanus sinicus*; survival strategy; population recruitment; generalized additive models; the northwest of the South China Sea

第一章 绪论

1.1 引言

海洋浮游动物是指生活于海洋自由水域，自主游动能力较弱，主要依靠随波漂流运动的小型动物（郑重等，1984）。浮游动物处于海洋经典食物链的中间环节，通过摄食向下控制着初级生产力的节律、规模和归宿（李超伦等，2002），同时作为饵料向上影响着鱼类及其他高营养级捕食者（箭虫、磷虾等）的资源变动。此外，浮游动物通过对细菌、鞭毛虫等微微型及微型海洋生物的摄食，控制着海洋微食物环内的能量传递，是微食物环与主食物链相互耦合的关键环节（李洪波等，2012）。浮游动物在海洋食物网的中心地位使其成为有机物由初级生产者向高营养级转移的重要枢纽，其种类演替和数量变动都将直接影响到整个海洋生态系统的变化。因此，海洋浮游动物被认为是调控海洋生态系统能量流动和物质循环的关键生物类群（徐兆礼，2006）。

同其他海洋生物相比，浮游动物具有生命周期短、热敏感性强、人为影响小等特点（Hays *et al.*, 2005），其种群动态与环境的变化具有直接关系。因此，浮游动物是环境变化的良好指示者，也是研究海洋环境变化对生态系统胁迫反应的理想研究对象（唐启升等，2000）。基于此，一系列的海洋研究项目，如全球海洋通量研究计划（Joint Global Ocean Flux Study, JGOFS）、全球海洋生态系统动力学计划（Global Ocean Ecosystem Dynamics, GLOBEC）、全球海洋观测系统的海洋生物资源模块（Global Ocean Observing System-Living Marine Resources Module, GOOS-LMR）以及海洋生物地球化学和海洋生态系统整合研究（Integrated Marine Biogeo-chemistry and Ecosystem Research, IMBER）都将海洋浮游动物确定为重要研究对象，深入分析浮游动物的生态地位与功能以及多尺度物理过程与生物过程的耦合效应等热点问题。

研究发现，在浮游动物的生态系统调控体系中，少数几个关键种往往起到了显著的主导作用。关键种（Keystone species）是指对于维持生物群落或生态系统的物种组成、生态系统功能和生物多样性等方面的作用功能起决定性作用的物种（葛宝明等，2004）。在北大西洋生态系统中，飞马哲水蚤（*Calanus finmarchicus*）是浮游动物的主要贡献者，支持了 50 % 以上的浮游动物生物量

(Planque & Batten, 2000); 同时, 该种类在初级生产者和高营养级经济鱼类(如鲱科鱼类)及幼鱼(如鳕鱼)的能量转换中也扮演着重要的角色。因此, 飞马哲水蚤被确定为北大西洋浮游动物的关键种, 许多国际项目都将其作为研究核心, 如 TASC (Trans Atlantic Study on *C. finmarchicus*) 和全球海洋生态系统动力学项目 (GLOBEC) (Reygondeau & Beaugrand, 2011)。在我国近海生态系统中, 中华哲水蚤 (*Calanus Sinicus* Brodsky, 1962) 是渤海、黄海和东海浮游动物的主要优势种 (Huang *et al.*, 1993a), 丰度高峰期可达到桡足类总丰度的 60% 以上 (李超伦等, 2003; 徐兆礼等, 2004); 同时, 该种类是渤海、黄海、东海各主要渔场中上层经济鱼类的重要饵料 (曹文清等, 2006)。有学者认为, 中华哲水蚤在我国近海的地位和作用应与北大西洋的飞马哲水蚤相当 (张芳等, 2001)。1999 年, 国家科技部正式启动了国家重点基础研究发展规划项目 (973 计划) “东、黄海生态系统动力学与生物资源可持续利用”。该项目将“浮游动物种群补充”作为关键科学问题, 并选择了中华哲水蚤作为浮游动物的关键种, 通过探究中华哲水蚤的数量变动规律和种群补充机制来揭示浮游动物种群补充的关键问题, 由此足以看出中华哲水蚤在我国近海生态系统中的重要地位。

1962 年, Brodsky 将中华哲水蚤从亚洲沿岸的太平洋哲水蚤 (*C. pacificus*) 分立出来作为新种 (陈清潮, 1964), 自此拉开了中华哲水蚤研究的序幕。历经 50 余载, 中华哲水蚤是目前我国研究最为广泛且最有深度的浮游动物之一。在大量的自然生态和实验生理生态研究基础上, 中华哲水蚤的地理分布及时空变动 (黄加祺等, 2002; Kang *et al.*, 2007; 王鲁宁, 2012)、个体发育繁殖及生理生化 (陈清潮, 1964; 王雄进等, 1988; Uye & Murase, 1997; 李少菁等, 2003; 杨青, 2004; 王巧宁等, 2013; 王延清等, 2014)、摄食生态及种间关系 (杨纪明, 1997、1998; 高华等, 2006; 李超伦等, 2003、2007; 孙军等, 2007a、2007b; 刘梦坛等, 2011; 衣晓燕, 2013)、生态适应及生态习性 (黄加祺等, 1986; 刘晓丹等, 1991; Uye, 2000; 张芳等, 2005)、生活史及遗传结构 (林元烧等, 1984; 谭树华等, 2003; Pu *et al.*, 2004a; 林元烧, 2005; 王世伟, 2009) 等有关方面都已积累了丰硕成果。由于中华哲水蚤的分布中心主要位于我国黄、东海海区 (陈清潮, 1964), 我国针对中华哲水蚤的研究也大多集中于这两个区域, 其他海区的相关研究较为匮乏。

在我国南海,中华哲水蚤季节性地分布于广东沿岸 (Tam *et al.*, 2000; Li *et al.*, 2006; 张武昌等, 2010)、广西沿岸 (潘非斐, 2012; 郑白雯等, 2014)、琼东近岸 (罗鸣等, 2013; 尹健强, 2004; 张光星等, 2014) 以及东沙群岛西北部 (郑重等, 1978; 陈柏云, 1985)。中华哲水蚤属于暖温带种类 (陈清潮, 1964), 却能够生存于南海西北部这一热带、亚热带气候影响的海区, 有关其种群来源、生态习性及其生存策略的研究较为少见。南海严酷的环境条件和复杂的水文条件为中华哲水蚤的生存带来了极大的挑战, 探究中华哲水蚤在南海西北部的生态习性及其生存策略, 有助于深入理解生物与环境间的相互关系, 对浮游动物种群动力学和海洋生态系统动力学研究具有重要的意义。

1.2 海洋浮游桡足类的生存策略概述

1.2.1 生态适应与生态对策

生存策略是指生物在环境胁迫下为了生存而采取的一系列适应性对策。在研究生存策略前, 应先从生态适应与生态对策入手, 了解生物与环境相互作用的机制与一般规律。生态适应 (Ecological adaptation) 是生物界的普遍现象, 指生物随其生存环境的变化而改变自身形态结构或生理功能, 以便与环境相适应的过程。生物与环境总是密不可分的, 生物无时无刻不通过新陈代谢与环境进行着物质、能量和信息的交换, 环境也无时无刻不通过动态变化影响着生物。在相互作用的过程中, 生物会逐步形成以自我调节为特征的生态适应 (祖元刚等, 2000), 从而获得生存与繁殖的最佳平衡和最大效益。而当生态适应不断积累, 量变引发质变, 便会形成生态进化 (Ecological evolution), 使适应性变化产生可遗传性, 提升种群的竞争力。

在生态适应的过程中, 生物总是以栖息环境为模板, 形成与环境相适应的各种生态对策 (Ecological strategy) (Southwood, 1977)。生态对策具体反映在个体大小、世代时间、寿命长短、生殖能力、分布范围及迁徙习性等方面, 其目的在于使生物能够最大限度地适应与利用环境。通常, 以栖息地和生命参数的特点为标准, 生物的生态对策可分为 r 选择和 K 选择两种, 其中 r 代表内禀增长率, K 代表环境负载量 (MacArthur, 1967)。 K 选择者生活的环境一般较为稳定, 种群数量达到或接近环境负载量, 以低生育力和高存活率为特征, 通

Degree papers are in the “[Xiamen University Electronic Theses and Dissertations Database](#)”.

Fulltexts are available in the following ways:

1. If your library is a CALIS member libraries, please log on <http://etd.calis.edu.cn/> and submit requests online, or consult the interlibrary loan department in your library.
2. For users of non-CALIS member libraries, please mail to etd@xmu.edu.cn for delivery details.