

DOI: 10.5846/stxb201905080933

侯朝伟, 孙西艳, 刘永亮, 张晨, 张文静, 赵建民, 董志军. 烟台近海浮游动物优势种空间生态位研究. 生态学报, 2020, 40(16): 5822–5833.

Hou C W, Sun X Y, Liu Y L, Zhang C, Zhang W J, Zhao J M, Dong Z J. Spatial niches of dominant zooplankton species in the Yantai offshore waters. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(16): 5822–5833.

## 烟台近海浮游动物优势种空间生态位研究

侯朝伟<sup>1</sup>, 孙西艳<sup>1</sup>, 刘永亮<sup>1</sup>, 张晨<sup>1</sup>, 张文静<sup>1</sup>, 赵建民<sup>1,2</sup>, 董志军<sup>1,2,\*</sup>

1 中国科学院烟台海岸带研究所牟平海岸带环境综合试验站, 烟台 264100

2 中国科学院烟台海岸带研究所海岸带环境过程与生态修复重点实验室, 烟台 264003

**摘要:** 根据 2018 年春、夏季烟台近海海域的调查资料, 以浮游动物优势种(类)为研究对象, 运用 Levins 公式和 Pianka 指数分析了浮游动物优势种(类)的生态位宽度和生态位重叠程度, 采用冗余分析(RDA)研究了影响浮游动物优势种(类)空间生态位分化的主要因素。研究表明, 浮游幼虫和桡足类是烟台近海浮游动物群落结构的主要组成群体, 春、夏季浮游动物优势种(类)更替率为 73.33%。依据烟台近海浮游动物优势种(类)的生态位宽度值, 可将其划分为广生态位、中生态位和窄生态位三大类群, 广生态位种类为浮游动物优势种(类)的主要构成群体, 春季代表种类有短角长腹剑水蚤(*Oithona brevicornis*)、拟长腹剑水蚤(*Oithona similis*)等, 夏季代表种类有小拟哲水蚤(*Paracalanus parvus*)、克式纺锤水蚤(*Acartia clausi*)等。生态位重叠指数与物种分布的环境位点的重合情况密切相关, 广生态位种类之间的生态位重叠程度要高于窄生态位种类与其他种类之间的生态位重叠程度。RDA 分析表明, 春季影响浮游动物优势种(类)空间生态位分化的主要因素为海水温度、盐度和无机氮(DIN), 夏季为海水盐度、叶绿素 a(Chl a)、无机氮(DIN)和活性磷酸盐(PO<sub>4</sub>-P)。

**关键词:** 浮游动物优势种; 空间生态位; 生态位宽度; 生态位重叠; 冗余分析(RDA)

## Spatial niches of dominant zooplankton species in the Yantai offshore waters

HOU Chaowei<sup>1</sup>, SUN Xiyan<sup>1</sup>, LIU Yongliang<sup>1</sup>, ZHANG Chen<sup>1</sup>, ZHANG Wenjing<sup>1</sup>, ZHAO Jianmin<sup>1,2</sup>, DONG Zhijun<sup>1,2,\*</sup>

1 Muping Coastal Environment Research Station, Chinese Academy of Science, Yantai 264100, China

2 Key Laboratory of Coastal Zone Environmental Processes and Ecological Remediation, Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, China

**Abstract:** Spatial niches refer to the position occupied by a population in the ecosystem and its temporal and spatial interaction with other populations. It plays an important role in the study of the structure and function of species, biodiversity, interspecific relationships, community succession and population evolution. Based on two seasonal investigations conducted in spring and summer 2018 in the offshore waters of Yantai, the Levins formula and the Pianka index were used to study the niche breadth and niche overlap index of dominant zooplankton species. Redundancy analysis (RDA) was used to study the main environmental factors which influenced the differentiation of spatial niches of dominant zooplankton species. The results showed that planktonic larvae and copepods were dominant in the zooplankton community of offshore Yantai and that the dominant species replacement rate was 73.33% from spring to summer. The niche breadth values of dominant species (classes) of zooplankton could be classified into three groups: the broad niche group, the middle niche group and the narrow niche group. The broad niche group species were the main constituent of the dominant species (classes). Representative species of the broad niche group were *Oithona brevicornis*, *Oithona similis*, etc., in

基金项目: 国家自然科学基金项目(41576152, 41876138)

收稿日期: 2019-05-08; 修订日期: 2020-06-12

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zjdong@yic.ac.cn

spring, and *Paracalanus parvus*, *Acartia clausi*, etc., in summer. Additionally, we found that the niche overlap index was closely related to the spatial location of the species: the higher the value was, the more their habitats overlapped. Notably, the niche overlap index of the broad niche species was higher than the narrow ones. The main factors affecting the spatial niche differentiation of dominant zooplankton species (classes) were seawater temperature; salinity and DIN in spring; and salinity, Chl a, DIN and  $\text{PO}_4\text{-P}$  in summer.

**Key Words:** dominant zooplankton species; spatial niches; niche breadth; niche overlap; redundancy analysis (RDA)

浮游动物是海洋生态系统的重要组成部分,作为次级生产者,在海洋生态系统的物质循环、能量流动及信息传递等过程中起到重要作用<sup>[1-3]</sup>。其特殊的生活史,决定了浮游动物种类与数量的分布易受环境变化的影响,国际上常将其作为反映海洋环境变化的指示生物,用于海洋生态环境的研究<sup>[4-7]</sup>。1917年,Grinnell<sup>[8]</sup>在加州鹁的研究中首次提出了生态位的概念。生态位是指一个种群在生态系统中,在时间和空间上所占据的位置及与其他种群之间的相互作用<sup>[9-10]</sup>,该理论在研究生物群落的结构与功能、生物多样性、种间关系、群落的演替及种群进化等方面具有重要作用<sup>[11-13]</sup>。目前,国内关于空间生态位的研究多集中于陆生植物群落方面<sup>[14-16]</sup>,在海洋生物群落的研究中也主要集中于对潮间带大型底栖动物和游泳动物的研究<sup>[17-20]</sup>,关于近海浮游动物空间生态位的研究相对较少<sup>[12-13]</sup>。

烟台近海海域位于山东半岛东北部,毗邻黄海,是我国传统渔场烟威渔场的主要海区,也是我国北方重要的海水养殖区域<sup>[21]</sup>。近年来,由于受高密度养殖、陆源污染等人类活动的影响,海域环境质量不断下降,生态系统受到破坏<sup>[22-23]</sup>。目前,关于烟台近海浮游动物的研究也有见报道,姜会超等<sup>[6]</sup>研究了烟台四十里湾浮游动物群落特征及与环境因子的关系,该报道侧重于研究浮游动物的种类组成和群落结构特征等,而对于该海域浮游动物生态位的研究还未见报道。鉴于此,本研究以烟台近海浮游动物优势种(类)为研究对象,从生态位宽度和生态位重叠两个角度研究了烟台近海浮游动物空间生态位的主要特征,分析了春、夏季浮游动物优势种(类)空间生态位的季节性变化,探讨了环境因子对浮游动物优势种(类)空间生态位的影响,以期为进一步了解不同浮游动物种群在群落中的相互关系,以及应对环境变化的适应性等提供基础依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 样品采集与分析

根据烟台近海海域的地理位置和海洋环境特征,共布设 13 个调查站位(S1—S13)(图 1),水深范围为 4.0—18.5 m,分别于 2018 年 5 月 23—25 日(春季)和 8 月 1—3 日(夏季)进行浮游动物和海水水质调查,调查船为 89.5 kw 养殖渔船。浮游动物采用浅 II 型浮游生物网,由底至表层垂直拖网,样品经 5% 甲醛溶液固定后,带回实验室进行鉴定和统计,样品的采集和分析按照《海洋调查规范》(GB/T 12763.6—2007)<sup>[24]</sup>进行。海水温度、盐度、pH、溶解氧(DO)、叶绿素 a(Chl a)和浊度等水质参数由多参数水质仪 RBR maestro CTD (RBR Ltd/加拿大)现场测定,溶解性无机氮(DIN)(氨、硝酸盐、亚硝酸盐)、活性磷酸盐( $\text{PO}_4\text{-P}$ )和活性硅酸盐( $\text{SiO}_3\text{-Si}$ )等营养盐参数经采样后由连续流动分析仪(QuAatro39/德国)测定。海水样品的采集和分析按照《海洋调查规范》(GB 17378.4—2007)<sup>[25]</sup>进行。

### 1.2 数据分析

#### 1.2.1 优势种

优势种以优势度指数( $Y$ )判断,计算公式为<sup>[26]</sup>:

$$Y = (n_i / N) \times f_i \quad (1)$$

式中, $N$ 为调查站位所有浮游动物出现的总个体数; $n_i$ 为第  $i$  种出现的个体数; $f_i$ 为第  $i$  种在各站位的出现频率。当  $Y > 0.02$  时,即为优势种(类)。

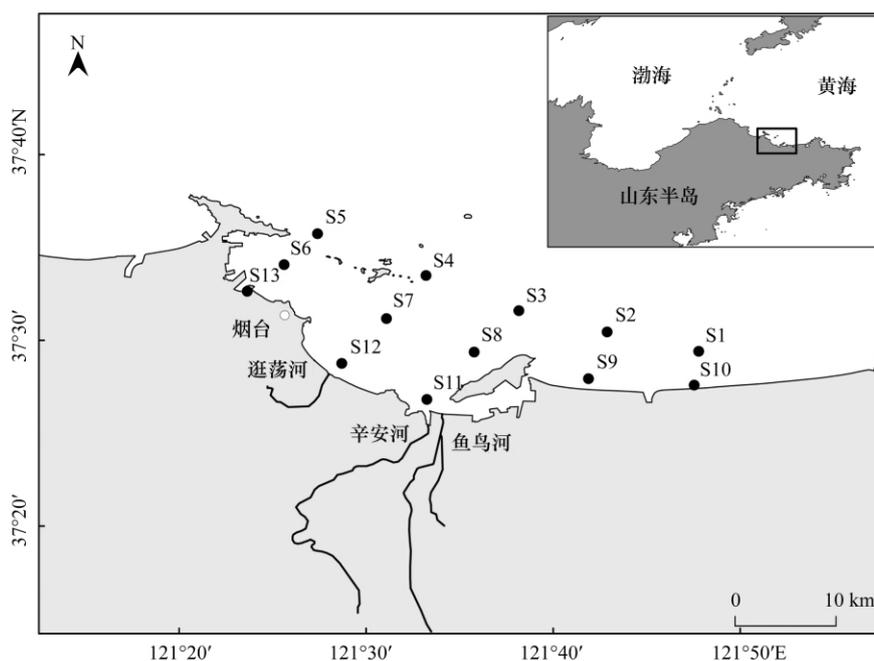


图1 调查站位

Fig.1 Sampling stations

S: 站位, Station

### 1.2.2 优势种更替率

采用优势种更替率计算公式( $R$ )进行分析,计算公式为<sup>[12-13]</sup>:

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

式中  $a$ 、 $b$  分别为相邻两季浮游动物的优势种类数;  $c$  为相邻两季相同优势种的种类数。

### 1.2.3 生态位宽度

采用 Levins 生态位宽度公式进行分析,计算公式为<sup>[27]</sup>:

$$B_i = \frac{1}{r \sum_{j=1}^r P_{ij}^2} \quad (3)$$

式中  $B_i$  为第  $i$  种的生态位宽度,取值范围为  $[0, 1]$ ,  $B_i$  越大表明该物种的生态位宽度越大;  $P_{ij}$  为第  $i$  种在第  $j$  个资源状态下的个体数占该种所有个体数的比例;  $r$  为资源总数,本研究为采样总站位数。

### 1.2.4 生态位重叠

采用 Pianka 重叠指数进行分析,计算公式为<sup>[28]</sup>:

$$O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^r P_{ij} \cdot P_{kj}}{\sqrt{\sum_{j=1}^r P_{ij}^2 \cdot \sum_{j=1}^r P_{kj}^2}} \quad (4)$$

式中  $O_{ik}$  为生态位重叠指数;  $P_{ij}$  和  $P_{kj}$  分别为第  $i$  和  $k$  种在第  $j$  个资源状态下的优势度;  $r$  为资源总数。

### 1.2.5 数据处理

采用 Microsoft Excel 2010 软件进行生态位宽度值 ( $B_i$ ) 和生态位重叠指数 ( $O_{ik}$ ) 的计算,采用 Arcgis 10.0 软件绘制研究海域调查站位图和浮游动物分布图,采用 Origin 2017 软件绘制浮游动物群落结构组成图,采用 CANOCO 4.5 软件进行冗余分析(RDA)、蒙特卡罗检验(Monte Carlo test)和 RDA 排序图绘制。

## 2 结果与分析

### 2.1 群落结构及优势种(类)

烟台近海 2018 年春、夏季调查,共鉴定浮游动物 7 大类 77 种,其中春季 7 大类 40 种,丰度分布在 8.19—68.19 个/L 之间,平均丰度为(34.54±18.54) 个/L。浮游幼虫和桡足类为主要组成群体,分别占浮游动物总种类数的 45.0%和 40.0%。夏季 7 大类 62 种,丰度分布在 1.85—57.13 个/L 之间,平均丰度为(13.07±13.34) 个/L。浮游幼虫和桡足类为主要组成群体,分别占浮游动物总种类数的 41.94%和 22.58%。春、夏季各站位浮游动物的群落组成如图 2 所示。根据优势度计算结果,优势种(类) ( $Y>0.02$ ) 共有 4 大类 15 种(表 1),其中春季 8 种(类),夏季 11 种(类)。夜光虫、拟长腹剑水蚤、短角长腹剑水蚤和克氏纺锤水蚤为春、夏季共同优势种,瘦尾胸刺水蚤、腹针胸刺水蚤、太平洋真宽水蚤和蔓足类无节幼虫为春季优势种(类),强额拟哲水蚤、小拟哲水蚤、多毛类幼虫、桡足类幼虫、双壳类壳顶幼虫、异足类幼虫和异体住囊虫为夏季优势种(类)。根据优势种更替率计算公式,春、夏季优势种(类)的更替率为 73.33%,表明烟台近海浮游动物的群落组成存在明显的季节性差异。

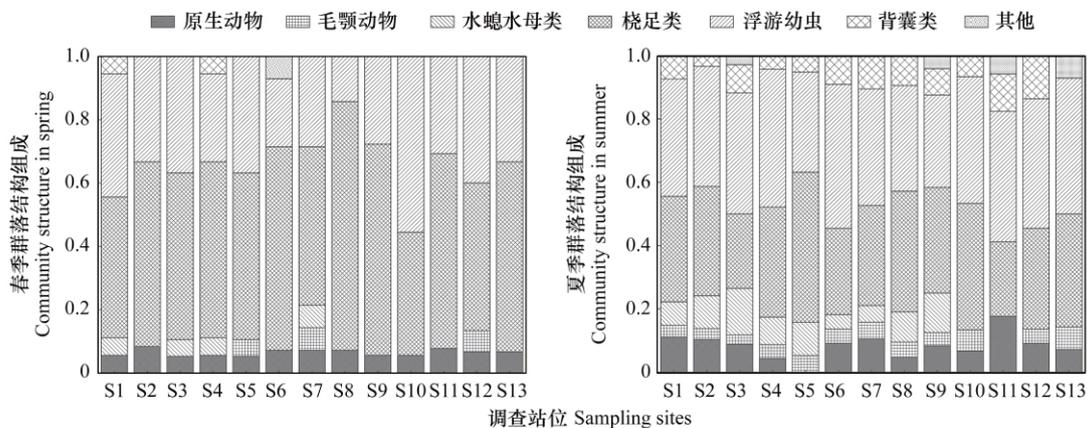


图 2 烟台近海春、夏季浮游动物群落结构组成

Fig.2 Compositions of zooplankton community structure in the offshore waters of Yantai in spring and summer

表 1 烟台近海春、夏季浮游动物优势种(类) 出现频率及优势度

Table 1 Occurrence and dominance of the dominant zooplankton species in the offshore waters of Yantai in spring and summer

| 序号<br>No. | 物种<br>Species                            | 春季 Spring            |                      | 夏季 Summer            |                      |
|-----------|--|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|
|           |  | 出现频率<br>Occurrence/% | 优势度<br>Dominance (Y) | 出现频率<br>Occurrence/% | 优势度<br>Dominance (Y) |
| 1         | 克氏纺锤水蚤 <i>Acartia clausi</i>             | 100                  | 0.519                | 100                  | 0.129                |
| 2         | 夜光虫 <i>Noctiluca scintillans</i>         | 100                  | 0.283                | 76.92                | 0.021                |
| 3         | 短角长腹剑水蚤 <i>Oithona brevicornis</i>       | 100                  | 0.033                | 92.31                | 0.043                |
| 4         | 拟长腹剑水蚤 <i>Oithona similis</i>            | 100                  | 0.024                | 92.31                | 0.040                |
| 5         | 瘦尾胸刺水蚤 <i>Centropages tenuiremes</i>     | 92.31                | 0.025                |                      |                      |
| 6         | 腹针胸刺水蚤 <i>Centropages abdominalis</i>    | 84.62                | 0.022                |                      |                      |
| 7         | 太平洋真宽水蚤 <i>Eurytemora pacifica</i>       | 53.85                | 0.022                |                      |                      |
| 8         | 蔓足类无节幼虫 <i>Cirripedia larva</i>          | 76.92                | 0.020                |                      |                      |
| 9         | 双壳类壳顶幼虫 <i>Bivalvia larva</i>            |                      |                      | 100                  | 0.240                |
| 10        | 强额拟哲水蚤 <i>Parvocalanus crassirostris</i> |                      |                      | 100                  | 0.119                |
| 11        | 小拟哲水蚤 <i>Paracalanus parvus</i>          |                      |                      | 92.31                | 0.084                |
| 12        | 异体住囊虫 <i>Oikopleura dioica</i>           |                      |                      | 92.31                | 0.066                |
| 13        | 桡足类幼虫 <i>Copepodite larva</i>            |                      |                      | 76.92                | 0.058                |
| 14        | 多毛类幼虫 <i>Polychaeta larva</i>            |                      |                      | 92.31                | 0.036                |
| 15        | 异足类幼虫 <i>Heteropoda larva</i>            |                      |                      | 100                  | 0.022                |

## 2.2 优势种(类)的生态位宽度

种群的生态位宽度大小取决于生态环境的异质性以及种群对环境的适应和利用能力<sup>[29]</sup>。根据生态位宽度值的大小,可将烟台近海浮游动物优势种(类)分为广生态位( $B_i > 0.60$ )、中生态位( $B_i = 0.30-0.60$ )和窄生态位( $B_i < 0.30$ )三大类群<sup>[13]</sup>。广生态位类群的生态位宽度值较大,对环境的适应能力较强,中生态位类群的生态位宽度值小于广生态位类群,对环境的适应能力稍差于广生态位类群,窄生态位类群的生态位宽度值最小,对生境的要求较高,对环境因子有一定的依赖性。

Levins 生态位宽度计算结果表明,春季烟台近海浮游动物优势种(类)的生态位宽度值分布在 0.58—0.97 之间(表 2)。除太平洋真宽水蚤(0.58)生态位宽度值相对较小,为中生态位种类外,其他优势种(类)包括短角长腹剑水蚤(0.97)、拟长腹剑水蚤(0.93)、夜光虫(0.90)、腹针胸刺水蚤(0.86)、克式纺锤水蚤(0.86)、瘦尾胸刺水蚤(0.81)和蔓足类无节幼虫(0.65)均为广生态位种类,广生态位种类占全部优势种(类)的 87.50%。

夏季浮游动物优势种(类)的生态位宽度值变化范围较大,分布在 0.26—0.91 之间,其中小拟哲水蚤(0.91)、克式纺锤水蚤(0.90)、异体住囊虫(0.88)、强额拟哲水蚤(0.85)、短角长腹剑水蚤(0.85)、异足类幼虫(0.81)、夜光虫(0.79)、多毛类幼虫(0.75)和拟长腹剑水蚤(0.67)为广生态为种类,占全部优势种(类)的 81.82%。双壳类壳顶幼虫(0.46)为中生态位种类,桡足类幼虫(0.26)为窄生态位种类,分别占全部优势种(类)的 9.09%。

## 2.3 生态位重叠

生态位重叠指数可有效反应浮游动物不同种类之间对生态资源(空间、食物等)利用的相互关系,当生态位重叠指数大于 0.6 时,表明物种之间生态位重叠显著,这些物种出现的环境位点重合度较高<sup>[30-31]</sup>。烟台近海春、夏季浮游动物优势种(类)生态位重叠指数如表 2、表 3 所示:

表 2 烟台近海春季浮游动物优势种(类)生态位宽度值和生态位重叠指数

Table 2 Niche breadth and niche overlap index of the dominant zooplankton species in the offshore waters of Yantai in spring

| 序号<br>No. | 物种<br>Species | $B_i$ | $O_{ik}$ |      |      |      |      |      |      |   |  |
|-----------|---------------|-------|----------|------|------|------|------|------|------|---|--|
|           |               |       | 1        | 2    | 3    | 4    | 5    | 6    | 7    | 8 |  |
| 1         | 短角长腹剑水蚤       | 0.97  | 1        |      |      |      |      |      |      |   |  |
| 2         | 拟长腹剑水蚤        | 0.93  | 0.96     | 1    |      |      |      |      |      |   |  |
| 3         | 夜光虫           | 0.90  | 0.95     | 0.95 | 1    |      |      |      |      |   |  |
| 4         | 腹针胸刺水蚤        | 0.86  | 0.86     | 0.89 | 0.86 | 1    |      |      |      |   |  |
| 5         | 克式纺锤水蚤        | 0.86  | 0.87     | 0.86 | 0.77 | 0.63 | 1    |      |      |   |  |
| 6         | 瘦尾胸刺水蚤        | 0.81  | 0.79     | 0.81 | 0.79 | 0.85 | 0.67 | 1    |      |   |  |
| 7         | 蔓足类无节幼虫       | 0.65  | 0.71     | 0.67 | 0.59 | 0.39 | 0.93 | 0.51 | 1    |   |  |
| 8         | 太平洋真宽水蚤       | 0.58  | 0.66     | 0.63 | 0.55 | 0.36 | 0.84 | 0.31 | 0.86 | 1 |  |

$B_i$ : 生态位宽度 niche breadth;  $O_{ik}$ : 生态位重叠指数 niche overlap index

春季烟台近海浮游动物优势种(类)的生态位重叠指数分布在 0.31—0.96 之间,其中生态位重叠指数大于 0.60 的占 78.57%,多为广生态位种类。短角长腹剑水蚤和拟长腹剑水蚤(0.96)、短角长腹剑水蚤和夜光虫(0.95)、拟长腹剑水蚤和夜光虫(0.95)、克式纺锤水蚤和蔓足类无节幼虫(0.93)的生态位重叠程度极高,生态位重叠指数均达到了 0.90 以上,表明这些种类之间在对空间资源的利用上极为相似。生态位宽度相对较小的蔓足类无节幼虫和太平洋真宽水蚤与其他优势种(类)之间的生态位重叠度相对较低。

夏季烟台近海浮游动物优势种(类)生态位重叠指数分布在 0.26—0.97 之间,其中生态位重叠指数大于 0.60 的占 87.27%,高于春季。广生态位优势种(类)中,除多毛类幼虫和强额拟哲水蚤(0.49)、多毛类幼虫和短角长腹剑水蚤(0.54)之间的生态位重叠指数较低外,其他广生态位优势种(类)之间的生态位重叠指数均达到 0.6 以上。中生态位优势种双壳类壳顶幼虫和其他优势种(类)之间的生态位重叠程度也较高,其中双壳类壳顶幼虫和异足类幼虫(0.97)、双壳类壳顶幼虫和拟长腹剑水蚤(0.91)之间的生态位重叠指数达到了 0.90

以上。窄生态位优势种桡足类幼虫和其他优势种(类)之间的生态位重叠程度相对低于其他广生态位优势种(类)和中生态位优势种(类)。

表 3 烟台近海夏季浮游动物优势种(类)生态位宽度值和生态位重叠指数

Table 3 Niche breadth and niche overlap index of the dominant zooplankton species in the offshore waters of Yantai in summer

| 序号<br>No. | 物种<br>Species | $B_i$ | $O_{ik}$ |      |      |      |      |      |      |      |      |      |    |  |
|-----------|---------------|-------|----------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|----|--|
|           |               |       | 1        | 2    | 3    | 4    | 5    | 6    | 7    | 8    | 9    | 10   | 11 |  |
| 1         | 小拟哲水蚤         | 0.91  | 1        |      |      |      |      |      |      |      |      |      |    |  |
| 2         | 克氏纺锤水蚤        | 0.90  | 0.88     | 1    |      |      |      |      |      |      |      |      |    |  |
| 3         | 异体住囊虫         | 0.88  | 0.77     | 0.90 | 1    |      |      |      |      |      |      |      |    |  |
| 4         | 强额拟哲水蚤        | 0.85  | 0.87     | 0.87 | 0.73 | 1    |      |      |      |      |      |      |    |  |
| 5         | 短角长腹剑水蚤       | 0.85  | 0.71     | 0.92 | 0.78 | 0.88 | 1    |      |      |      |      |      |    |  |
| 6         | 异足类幼虫         | 0.81  | 0.89     | 0.87 | 0.86 | 0.80 | 0.82 | 1    |      |      |      |      |    |  |
| 7         | 夜光虫           | 0.79  | 0.72     | 0.77 | 0.84 | 0.62 | 0.64 | 0.84 | 1    |      |      |      |    |  |
| 8         | 多毛类幼虫         | 0.75  | 0.71     | 0.64 | 0.82 | 0.49 | 0.54 | 0.76 | 0.83 | 1    |      |      |    |  |
| 9         | 拟长腹剑水蚤        | 0.67  | 0.85     | 0.88 | 0.77 | 0.81 | 0.88 | 0.96 | 0.74 | 0.62 | 1    |      |    |  |
| 10        | 双壳类壳顶幼虫       | 0.46  | 0.84     | 0.83 | 0.85 | 0.75 | 0.81 | 0.97 | 0.88 | 0.78 | 0.91 | 1    |    |  |
| 11        | 桡足类幼虫         | 0.26  | 0.56     | 0.59 | 0.81 | 0.44 | 0.48 | 0.69 | 0.86 | 0.86 | 0.53 | 0.76 | 1  |  |

## 2.4 生态位分化

### 2.4.1 海域环境因子

烟台近海春、夏季各环境因子如表 4 所示,两个季节不同的环境因子存在较大的差异,夏季海水温度、Chl a、DIN、 $PO_4-P$  和  $SiO_4-Si$  均明显高于春季,受夏季降水的影响,海水盐度明显低于春季,夏季浊度和 DO 均低于春季,两个季节的海水 pH 无明显变化。

表 4 烟台近海春、夏季环境因子

Table 4 Environmental parameters in the offshore waters of Yantai in spring and summer

| 季节<br>Season | 温度/°C<br>Temperature | 盐度<br>Salinity | pH        | Chl a/<br>(mg/m <sup>3</sup> ) | 浊度<br>Turbidity | DO/<br>(mg/L) | DIN<br>(μg/L) | $PO_4-P$ /<br>(μg/L) | $SiO_4-Si$ /<br>(μg/L) |
|--------------|----------------------|----------------|-----------|--------------------------------|-----------------|---------------|---------------|----------------------|------------------------|
| 春季 Spring    | 14.08±0.74           | 32.25±0.06     | 8.04±0.04 | 5.96±1.27                      | 3.23±1.16       | 8.36±0.50     | 52.96±44.42   | 5.02±1.36            | 60.32±23.03            |
| 夏季 Summer    | 21.66±0.90           | 31.99±0.07     | 8.04±0.07 | 6.11±4.48                      | 2.78±1.21       | 6.76±1.31     | 103.82±109.92 | 10.37±10.91          | 129.23±31.64           |

Chl a: 叶绿素 a chlorophyll a; DO: 溶解氧 dissolved oxygen; DIN: 溶解性无机氮 dissolved inorganic nitrogen;  $PO_4-P$ : 活性磷酸盐 active phosphate;  $SiO_4-Si$ : 活性硅酸盐 active silicate

### 2.4.2 冗余分析(RDA)

为使研究结果更加准确,在进行分析之前,先对各项环境因子数据(pH 除外)进行  $\lg(x+1)$  转换,使其趋于正态分布,然后对浮游动物优势种(类)数据进行去趋势分析(DCA)。DCA 分析结果表明,排序轴最大梯度长度为 0.843(小于 3),因此选择 RDA 进行排序分析。选取海水温度、盐度、浊度、pH、Chl a、DO、DIN、 $PO_4-P$  和  $SiO_4-Si$  作为可能影响烟台近海浮游动物优势种(类)生态位分化的环境因子,利用向前引入法(forward selection)对环境因子进行逐步筛选,999 次蒙特卡罗(Monte Carlo)置换检验表明,显著影响( $P < 0.05$ )烟台近海浮游动物生态位分化的环境因子,春季包括温度、盐度和 DIN,夏季包括盐度、Chl a、DIN 和  $PO_4-P$ (表 5)。

RDA 分析结果如表 6 所示,蒙特卡罗检验表明,两个季节的第一排序轴和所有排序轴均存在显著差异( $P < 0.05$ ),说明 RDA 分析结果可信。春季第一排序轴解释了物种数据总差异的 86.30%,包含的物种与环境相关系数为 0.943,第二排序轴解释了物种数据总差异的 11.40%,包含的物种与环境相关系数为 0.665,前两个排序轴累计解释了 97.70%的物种与环境之间的关系。夏季第一排序轴解释了物种数据总差异的 56.30%,包含的物种与环境相关系数为 0.948,第二排序轴解释了物种数据总差异的 25.20%,包含的物种与环境相关系数为 0.924,前两个排序轴累计解释了 81.50%的物种与环境之间的关系。以上表明,春、夏季所选的环境因子与浮游动物优势种(类)存在显著的相关性,RDA 分析的前两个排序轴可有效反映出物种与环境因子之间的相关关系。

表 5 环境因子筛选结果

Table 5 Results of the selection on environmental variables

| 环境因子<br>Environmental factors | 春季 Spring |          | 夏季 Summer |          |
|-------------------------------|-----------|----------|-----------|----------|
|                               | <i>F</i>  | <i>P</i> | <i>F</i>  | <i>P</i> |
| 温度 Temperature                | 3.827     | 0.016    |           |          |
| 盐度 Salinity                   | 11.18     | 0.001    | 3.887     | 0.006    |
| DIN                           | 2.879     | 0.050    | 4.089     | 0.002    |
| PO <sub>4</sub> -P            |           |          | 3.827     | 0.008    |
| Chl a                         |           |          | 3.044     | 0.025    |

$P < 0.05$  时, 表明影响显著

表 6 烟台近海浮游动物优势种(类) RDA 分析结果

Table 6 Results of RDA analysis of dominant zooplankton species in the offshore waters of Yantai

| 季节<br>Season | 轴<br>Axis | 物种-环境<br>相关系数<br>Species-<br>environment<br>correlations | 物种变量<br>累积率<br>Cumulative<br>percentage<br>variance of<br>species data | 物种-环境<br>变量累积率<br>Cumulative<br>percentage<br>variance of<br>species-<br>environment<br>relation | 总特征值<br>Sum of all<br>eigenvalues | 总典范特征值<br>Sum of all<br>canonical<br>eigenvalues | 轴 1 的 <i>P</i> 值<br><i>P</i> values of first<br>canonical axis | 所有轴的 <i>P</i> 值<br><i>P</i> values of all<br>canonical axes |
|--------------|-----------|--|--|--|-----------------------------------|--|--|---|
| 春季 Spring    | 1         | 0.943  | 0.526  | 0.863  | 1                                 | 0.609  | 0.001  | 0.001   |
|              | 2         | 0.665  | 0.595  | 0.977  |                                   |  |  |   |
|              | 3         | 0.417  | 0.609  | 1  |                                   |  |  |   |
|              | 4         | 0  | 0.775  | 0  |                                   |  |  |   |
| 夏季 Summer    | 1         | 0.948  | 0.282  | 0.563  | 1                                 | 0.500  | 0.045  | 0.036   |
|              | 2         | 0.924  | 0.408  | 0.815  |                                   |  |  |   |
|              | 3         | 0.485  | 0.475  | 0.939  |                                   |  |  |   |
|              | 4         | 0.613  | 0.500  | 1  |                                   |  |  |   |

### 2.4.3 RDA 排序图

由表 7 可知, 春季, 第一物种排序轴与盐度(-0.922) 呈负相关, 且相关性最大, 与温度(0.608) 和 DIN(0.551) 呈正相关, 第二物种排序轴与温度(0.502) 呈正相关, 与 DIN(-0.389) 呈负相关, 表明春季海水盐度、温度和 DIN 均为影响浮游动物优势种(类) 空间生态位分化的重要因素, 盐度和温度为主要因素。夏季, 第一物种排序轴与 DIN(0.920)、PO<sub>4</sub>-P(0.897) 和 Chl a(0.796) 呈正相关, 与 DIN 的相关性最大, 与盐度(-0.907) 呈负相关, 表明夏季 DIN、PO<sub>4</sub>-P、Chl a 和盐度均为影响浮游动物优势种(类) 空间生态位分化的重要因素。

表 7 第 1 和第 2 物种排序轴与环境因子的相关系数

Table 7 Correlation coefficients of environmental factors with the first two axes of RDA

| 环境因子<br>Environmental factors | 春季 Spring |           | 夏季 Summer |           |
|-------------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
|                               | 轴 1 Axis1 | 轴 2 Axis2 | 轴 1 Axis1 | 轴 2 Axis2 |
| 温度 Temperature                | 0.608     | 0.502     |           |           |
| 盐度 Salinity                   | -0.922    | 0.088     | -0.907    | -0.015    |
| DIN                           | 0.551     | -0.389    | 0.920     | -0.162    |
| PO <sub>4</sub> -P            |           |           | 0.897     | 0.097     |
| Chl a                         |           |           | 0.796     | -0.117    |

由图 3 可知, 春季, 腹针胸刺水蚤和瘦尾胸刺水蚤的分布主要受盐度的影响, 其分布与盐度呈正相关, 短角长腹剑水蚤、拟长腹剑水蚤和太平洋真宽水蚤的分布主要受海水温度的影响, 其分布与海水温度呈正相关, 克式纺锤水蚤和蔓足类无节幼虫的分布受盐度和 DIN 的双重影响。夏季, 除夜光虫、多毛类幼虫和桡足类幼虫的分布与盐度呈正相关外, 其他绝大部分浮游动物优势种(类) 的分布均与盐度呈负相关, DIN、PO<sub>4</sub>-P 和 Chl a 则相反, 与绝大部分浮游动物优势种(类) 的分布呈正相关。

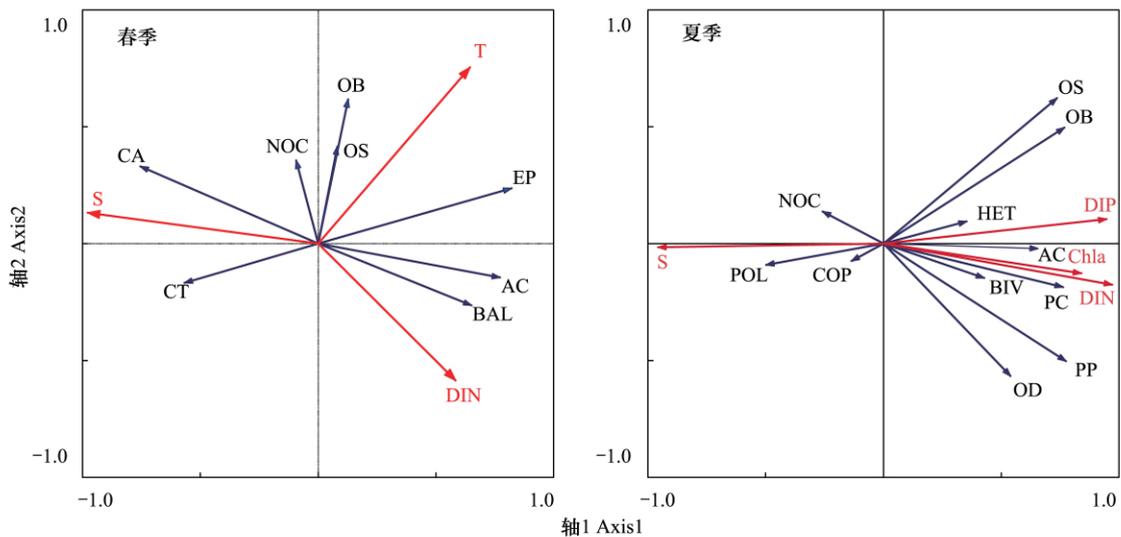


图3 烟台近海浮游动物优势种(类) RDA 排序图

Fig.3 RDA ordination graphs of the dominant zooplankton species in the offshore waters of Yantai

AC: 克氏纺锤水蚤; NOC: 夜光虫; OB: 短角长腹剑水蚤; OS: 拟长腹剑水蚤; CT: 瘦尾胸刺水蚤; CA: 腹针胸刺水蚤; EP: 太平洋真宽水蚤; BAL: 蔓足类无节幼虫; BIV: 双壳类壳顶幼虫; PC: 强额拟哲水蚤; PP: 小拟哲水蚤; OD: 异体住囊虫; COP: 桡足类幼虫; POL: 多毛类幼虫; HET: 异足类幼虫

### 3 讨论

#### 3.1 烟台近海春、夏季浮游动物优势种(类)空间生态位的比较

生态位是种群对多个环境因子生态适应的一个综合结果,它为一个区域内物种的空间分布提供了简单、可靠的生态解释<sup>[9,12]</sup>。生态位宽度是一个物种对不同资源利用状况的衡量指标,其大小取决于物种对环境资源的利用和适应能力<sup>[32]</sup>。从烟台近海浮游动物优势种(类)生态位宽度分析结果来看,春、夏季浮游动物优势种(类)中广生态位种类分别占全部优势种(类)的87.5%和81.82%,表明烟台近海浮游动物优势种(类)群体主要由广生态位种类构成,在同一生境条件下物种的生态位宽度越大,其对环境的适应性和资源的利用能力越强,越容易在生存竞争中占有优势,这印证了生态位宽度是衡量同一生境中种群生态优势程度的一个重要指标<sup>[33-34]</sup>。从浮游动物优势种(类)的种类上来看,夏季浮游动物优势种(类)的数量明显高于春季,且随着季节的变化,优势种(类)的生态位宽度也发生较大变化,例如春季短角长腹剑水蚤的生态位宽度值为0.97,为春季生态位宽度最大的优势种,夏季其生态位宽度值下降为0.85,仅处于浮游动物优势种(类)的第5位,春季蔓足类无节幼虫、太平洋真宽水蚤等生态位宽度相对较低的优势种(类),夏季在生存竞争中已无法继续形成优势,逐渐被双壳类壳顶幼虫、强额拟哲水蚤等其他优势种(类)取代,这表明物种的生态位宽度与环境变化密切相关,物种对资源的利用及对环境的适应性随环境的变化而发生变化。另外,夏季浮游幼虫的种类和数量明显要高于春季,表明夏季的环境条件较春季更适宜浮游幼虫的生长和发育,但浮游幼虫的生态位宽度相对低于浮游动物成体,说明了浮游幼虫阶段的生长和发育对生存条件的要求较高,在对环境的适应性上劣于浮游动物成体。

生态位重叠反映了不同种群对同一自然资源(空间、食物等)的共同利用程度<sup>[12]</sup>,生态位重叠值与物种分布的环境位点的重合情况密切相关<sup>[31]</sup>。Wathne等<sup>[30]</sup>研究表明,当两个物种的生态位重叠指数大于0.6时,表明种间生态位重叠较显著,且这些物种在环境位点选择上具有较高的重合度。春、夏季烟台近海浮游动物优势种(类)生态位重叠指数大于0.60的分别占78.57%和87.27%,多为广生态位种类,而中生态位和窄生态位的种类如太平洋真宽水蚤和桡足类幼虫则与其他优势种(类)之间的生态位重叠程度相对较低,这表明生态位宽度较大的广生态位种类之间往往生态位重叠程度也较高,在对环境位点的选择上更倾向于泛化种,

而生态位宽度较小的窄生态位种类与其他种类之间的生态位重叠程度较低,在对环境位点的选择上更倾向于特化种<sup>[12]</sup>。另外,生态位宽度的季节性差异可能与生态位重叠密切相关,生态位的高度重叠导致的生存竞争造成生态位宽度发生变化。例如,春季拟长腹剑水蚤的生态位宽度值为 0.93,夏季则降为 0.63,其原因可能与小拟哲水蚤和克式纺锤水蚤的种间竞争有密切的联系,夏季拟长腹剑水蚤与小拟哲水蚤和克式纺锤水蚤生态位重叠指数分别为 0.85 和 0.88,生态位重叠程度非常高。根据生态习性划分,拟长腹剑水蚤为低盐类群,而小拟哲水蚤和克式纺锤水蚤为广盐类群<sup>[35]</sup>,生存竞争中小拟哲水蚤和克式纺锤水蚤种群更占优势,从而造成拟长腹剑水蚤生态位宽度的下降,这在一定程度上说明了,生态位重叠度较高的优势种(类)群,在激烈的生存竞争中生态位必须发生分化才能有效降低物种间的竞争关系,这与它们的生态位发生季节性变化的结果相一致。

### 3.2 影响烟台近海浮游动物优势种(类)空间生态位分化的主要因素

相对于游泳动物等其他海洋生物,浮游动物自主运动能力较弱,具有随波逐流的特点,环境因素对浮游动物的生态分布起着主导作用<sup>[9]</sup>。烟台近海海岸线曲折,沿岸有辛安河、鱼鸟河、逛荡河等多条河流注入,陆源输入营养物质丰富,环境因子复杂多变,生活在该海域的浮游动物的分布也呈多样化。姜会超等<sup>[6]</sup>研究表明,温度、盐度是影响烟台近海浮游动物分布最重要的因子。从本文的 RDA 排序结果来看,春季第一物种排序轴和第二物种排序轴与温度均呈正相关,而夏季两个排序轴与温度均无相关性,表明春季海水温度是影响烟台近海浮游动物优势种(类)空间生态位分化的重要因素,海水温度通过直接影响有机体的体温,决定生物体新陈代谢强度,从而影响到有机体的生长、发育、繁殖和生态分布<sup>[36-37]</sup>。夏季随着海水温度的升高,海水温度不再是影响浮游动物优势种(类)空间生态位分化的因素。姜会超等<sup>[6]</sup>在研究莱州湾金城海域浮游动物群落结构时发现,在一定温度范围内(2.2—27.4℃)浮游动物的种类与水温呈极显著的正相关性( $P < 0.01$ ),这与本文的研究结果基本一致。盐度是影响烟台近海浮游动物优势种(类)空间生态位分化的另一主要因素,Sun 等<sup>[38]</sup>在研究 160°E 西太平洋的浮游动物群落的空间分布时发现,浮游动物的生物量与表层盐度呈显著负相关。卜亚谦等<sup>[39]</sup>研究表明,盐度是影响夏季渤海、北黄海浮游动物分布的重要环境因素。戴媛媛等<sup>[1]</sup>在研究天津海域人工鱼礁区的浮游动物群落结构时发现,浮游动物的时空分布与盐度呈负相关。从烟台近海春、夏季浮游动物优势种(类)的时空分布来看,辛安河口、逛荡河口周围低盐区的浮游动物丰度相对要高于其他区域(图 4),RDA 分析结果也表明,春、夏季第一物种排序轴和第二物种排序轴与海水盐度均呈负相关,

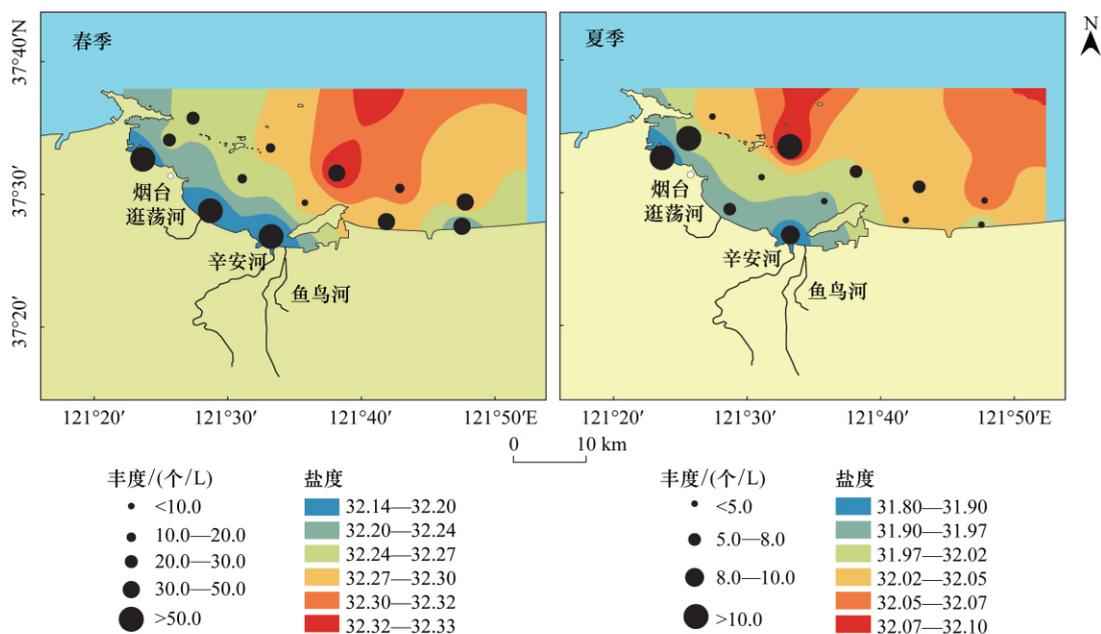


图 4 2018 年春、夏季烟台近海浮游动物优势种(类)与盐度的分布

Fig. 4 Distributions of the dominant zooplankton species and salinity in the offshore waters of Yantai in spring and summer 2018

且 RDA 排序图中大部分浮游动物优势种(类)处于第一和第四象限,与盐度呈负相关关系,说明烟台近海浮游动物优势种(类)多为近岸低盐或广盐种,其空间生态位的分化受海水盐度的影响较大。

另外, DIN、 $PO_4\text{-P}$  等营养盐的含量也是影响烟台近海浮游动物优势种(类)空间生态位分化的另一重要因素。在生态位重叠程度较高,生存竞争压力较大的海域中,食物饵料含量的高低在一定程度上能够决定浮游动物的分布水平。根据 RDA 分析结果,春季第一物种排序轴与 DIN 呈正相关,夏季第一物种排序轴与 DIN、 $PO_4\text{-P}$  和 Chl a 均呈正相关,水体中氮、磷含量通过直接影响浮游植物的生长,而间接影响到浮游动物的数量。受陆源输入的影响,河口等近岸海域,往往也是营养盐含量较高的海域(图 5),较高的营养盐含量造成浮游植物的大量繁殖,同时丰富的饵料基础又为浮游动物的生长和繁殖提供了有利条件,这也是近岸河口区

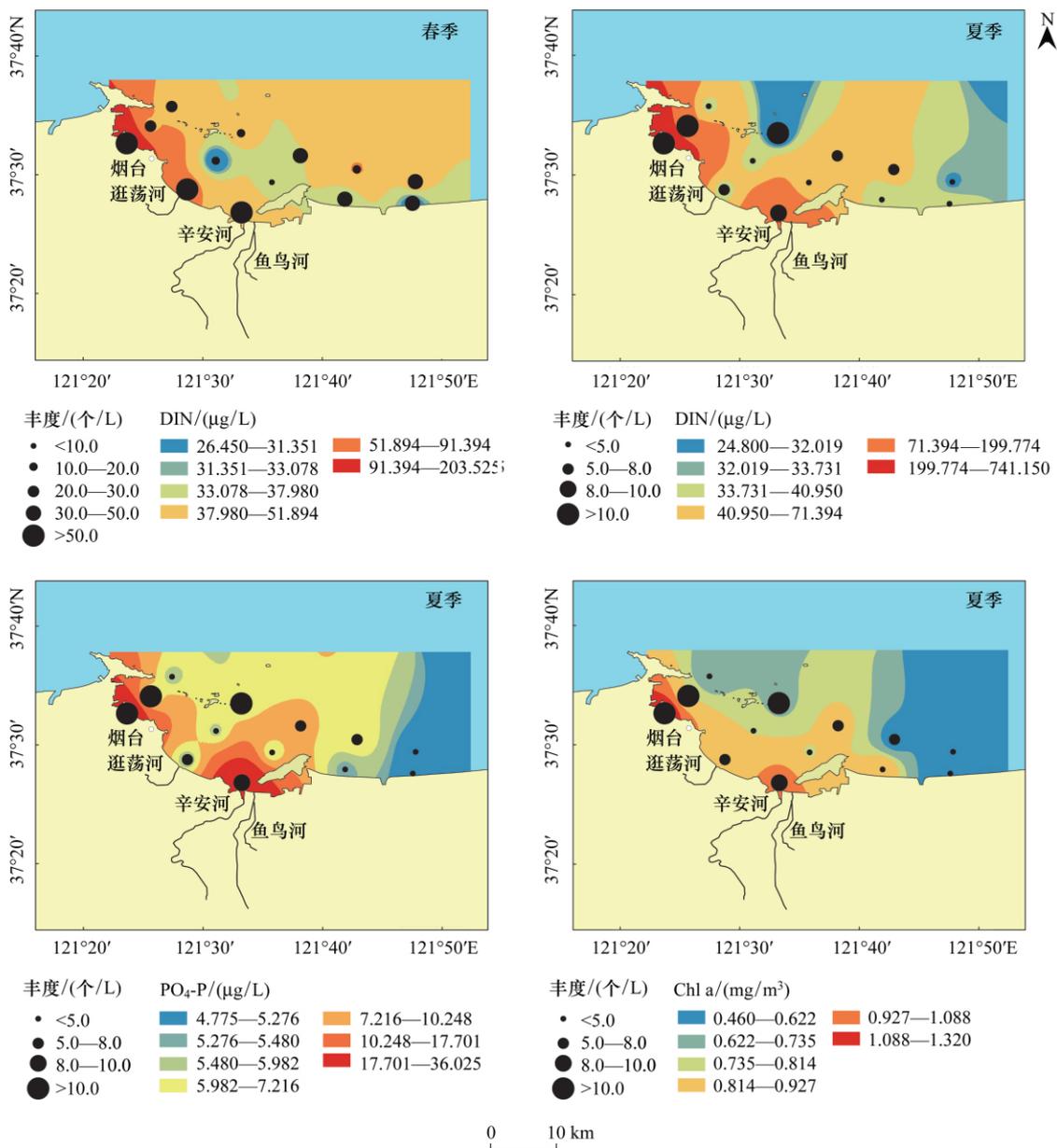


图 5 2018 年春、夏季烟台近海浮游动物与 DIN、 $PO_4\text{-P}$  及叶绿素 a 的分布

Fig.5 Distributions of the dominant zooplankton species and DIN,  $PO_4\text{-P}$  and Chl a in the offshore waters of Yantai in spring and summer 2018

域浮游动物丰度较高的另一个主要原因。

生态位分化包括栖息地分化、领域分化、食性分化、生理分化等,造成生态位分化的原因复杂多样,生境复杂程度越高,能够提供的生态位分化程度越高<sup>[19]</sup>。本文也仅从环境因子的角度探讨了影响烟台近海浮游动物优势种(类)空间生态位分化的主要因素,下一步可根据浮游动物的时空分布,结合浮游动物的食性和海洋动力学特征,从时间-空间-营养三维角度进一步开展烟台近海浮游动物生态位的研究。

#### 4 结论

(1) 烟台近海 2018 年春、夏季,浮游幼虫和桡足类为浮游动物群落结构的主要组成群体。春季优势种(类)共 8 种,克式纺锤水蚤和夜光虫为主要优势种,夏季优势种(类) 11 种,双壳类壳顶幼虫、克式纺锤水蚤和强额拟哲水蚤为主要优势种。春、夏季优势种(类)季节更替明显,更替率为 73.33%。

(2) 春季浮游动物优势种(类)的生态位宽度值分布在 0.58—0.97 之间,广生态位种类占全部优势种(类)的 87.50%,夏季生态位宽度值分布在 0.26—0.91 之间,广生态位种类占全部优势种(类)的 81.82%,表明浮游动物优势种(类)群体主要由广生态位种类构成,在同一生境条件下物种的生态位宽度越大,越容易在生存竞争中占有优势。

(3) 春季生态位重叠指数分布在 0.31—0.96 之间,生态位重叠指数大于 0.60 的占 78.57%,夏季分布在 0.26—0.97 之间,生态位重叠指数大于 0.60 的占 87.27%,广生态位种类之间的生态位重叠程度高于窄生态位种类与其他种类之间的生态位重叠程度,种群生态位宽度的季节性差异可能与生态位重叠程度密切相关。

(4) RDA 分析结果表明,春季海水温度、盐度和 DIN 是影响浮游动物优势种(类)空间生态位分化的主要因素,夏季为海水盐度、Chl a、DIN 和  $PO_4\text{-P}$ 。

#### 参考文献(References):

- [1] 戴媛媛,侯纯强,杨森,张博伦,于莹,王硕,陈卫,房恩军,高燕,郭彪,杨文颖,张晶伟. 天津海域人工鱼礁区浮游动物群落结构及其与环境因子的相关性研究. 海洋湖沼通报, 2018, 5: 163-170.
- [2] 郭沛涌,沈焕庭,刘阿成,王金辉,杨元利. 长江河口浮游动物的种类组成、群落结构及多样性. 生态学报, 2003, 23(5): 892-900.
- [3] Sun S, Huo Y Z, Yang B. Zooplankton functional groups on the continental shelf of the yellow sea. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2010, 57(11/12): 1006-1016.
- [4] Radi T, Pospelova V, de Vernal A, Barrie J V. Dinoflagellate cysts as indicators of water quality and productivity in British Columbia estuarine environments. Marine Micropaleontology, 2007, 62(4): 269-297.
- [5] Khalil M T, El-Rakman N S A. Abundance and diversity of surface zooplankton in the Gulf of Aqaba, Red Sea, Egypt. Journal of Plankton Research, 1997, 19(7): 927-936.
- [6] 姜会超,刘宁,高继庆,苏博,李佳蕙,何健龙,刘爱英. 烟台四十里湾浮游动物群落特征及与环境因子的关系. 生态学报, 2017, 37(4): 1318-1327.
- [7] 刘耀谦,孙省利,张才学. 2014—2015 年碓洲岛大型海藻场浮游动物的群落结构和季节变化. 海洋学报, 2018, 40(12): 94-111.
- [8] Grinnell J. The niche-relationships of the California thrasher. The Auk, 1917, 34(4): 427-433.
- [9] 郑挺,林元烧,曹文清,张文静,郑连明,王宇杰,杨位迪. 北部湾北部生态系统结构与功能——浮游动物空间生态位及其分化. 生态学报, 2014, 34(13): 3635-3649.
- [10] Helaouët P and Beaugrand G. Physiology, Ecological Niches and Species Distribution. Ecosystems, 2009, 12: 1235-1245.
- [11] 岑竞仪,吕淑果,张华,谭焯辉,吕颂辉. 海南澄迈湾浮游植物群落生态位研究. 海洋环境科学, 2014, 33(5): 709-713.
- [12] 梁森,姜倩,孙丽艳,李德鹏,陈兆林,崔雷,路波. 曹妃甸近岸海域大、中型浮游动物优势种空间生态位研究. 生态环境学报, 2018, 27(7): 1241-1250.
- [13] 张皓,宋昌民,闫启仑,刘晖,樊景凤,杨青. 辽河口春、夏季浮游动物空间生态位的比较. 海洋环境科学, 2016, 35(6): 920-925.
- [14] 潘淑芳,罗海威,牛秉才. 生态位宽度对红树林植物群落主要种群分布格局的影响. 四川林勘设计, 2018, 2: 1-7, 12-12.
- [15] 金俊彦,覃文更,罗柳娟,谭卫宁,覃国乐. 濒危植物单性木兰群落优势种群生态位研究. 广西植物, 2013, 33(3): 300-305.
- [16] 白世红,马风云,侯栋,王迪. 黄河三角洲植被演替过程种群生态位变化研究. 中国生态农业学报, 2010, 18(3): 581-587.
- [17] 赵永强,曾江宁,高爱根,陈全震,寿鹿,廖一波,黄逸君. 椒江口潮间带大型底栖动物的生态位. 应用生态学报, 2009, 20(5):

1176-1183.

- [18] 葛宝明, 鲍毅新, 郑祥, 程宏毅. 灵昆岛潮间带大型底栖动物群落结构与生态位分析. 生态学报, 2005, 25(11): 3037-3043.
- [19] 李凡, 徐炳庆, 吕振波, 王田田. 莱州湾鱼类群落优势种生态位. 生态学报, 2018, 38(14): 5195-5205.
- [20] 刘晓慧, 徐宾铎, 张崇良, 薛莹, 任一平, 纪毓鹏. 黄河口及其邻近水域浮游动物群落结构特征及其季节变化. 中国水产科学, 2017, 24(5): 922-930.
- [21] 王妍, 董志军, 刘东艳, 邱宝平. 烟台近海浮游植物的时空变化特征. 海洋通报, 2013, 32(4): 408-420.
- [22] 王全超, 李宝泉. 烟台近海大型底栖动物群落特征. 海洋与湖沼, 2013, 44(6): 1667-1680.
- [23] 杨俊丽, 李希磊, 吴雪, 崔龙波. 烟台四十里湾扇贝养殖区水环境质量研究与评价. 渔业研究, 2017, 39(3): 209-216.
- [24] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. GB/T 12763.6—2007 海洋调查规范 第6部分: 海洋生物调查. 北京: 中国标准出版社, 2007.
- [25] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. GB 17378.4—2007 海洋监测规范 第4部分: 海水分析. 北京: 中国标准出版社, 2008.
- [26] 孙儒泳. 动物生态学原理(第二版). 北京: 北京师范大学出版社, 1992: 356-357.
- [27] Levins R. Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1968.
- [28] Pianka E R. The structure of Lizard communities. Annual Review of Ecology and Systematics, 1973, 4: 53-74.
- [29] 刘好真, 李祥付, 刘懂, 李进京, 陈晨, 徐鹏, 孙元, 焦海峰, 王一农, 尤仲杰. 浙江象山东部海域夏季大型底栖动物优势种群和生态位. 海洋与湖沼, 2018, 49(4): 873-882.
- [30] Wathne J A, Haug T, Lydersen C. Prey preference and niche overlap of ringed seals *Phoca hispida* and harp seals *P. groenlandica* in the Barents Sea. Marine Ecology Progress Series, 2000, 194: 233-239.
- [31] 彭松耀, 李新正, 王洪法, 张宝琳. 南黄海春季大型底栖动物优势种生态位. 生态学报, 2015, 35(6): 1917-1928.
- [32] 冯玉超, 郑晓阳, 王正宁, 刘博, 兰思仁. 杉木纯林和混交林林下草本层种群生态位特征. 生态与农村环境学报, 2019, 35(2): 217-224.
- [33] Hutchinson G E. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 1957, 22: 415-421.
- [34] 徐晓群, 曾江宁, 陈全震, 刘晶晶, 杜萍, 王桂忠. 浙江三门湾浮游动物优势种空间生态位. 应用生态学报, 2013, 24(3): 818-824.
- [35] 徐东会, 孙雪梅, 陈碧鹃, 夏斌, 崔正国, 赵俊, 江涛, 刘传霞, 曲克明. 渤海中部浮游动物的生态特征. 渔业科学进展, 2016, 37(4): 7-18.
- [36] Froneman P W. Zooplankton community structure and biomass in a southern African temporarily open/closed estuary. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2004, 60(1): 125-132.
- [37] Lenz P H, Hower A E, Hartline D K. Temperature compensation in the escape response of a marine copepod, *Calanus finmarchicus* (Crustacea). The Biological Bulletin, 2005, 209(1): 75-85.
- [38] Sun D, Wang C S. Latitudinal distribution of zooplankton communities in the Western Pacific along 160°E during summer 2014. Journal of Marine Systems, 2017, 169: 52-60.
- [39] 卜亚谦, 朱丽岩, 陈香, 董辉辉, 孙跃, 王超. 夏冬季渤海、北黄海浮游动物群落结构及其与环境因子的关系. 中国海洋大学学报, 2019, 49(2): 59-66.