

西沙群岛冷泉区中层鱼类群落结构初探

田 翰^{1,2}, 江艳娥^{2,3}, 张 俊^{2,3}, 陈作志^{2,3}, 徐姗姗^{2,3}, 朱江峰¹, 于文明²

1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306

2. 中国水产科学研究院南海水产研究所/农业农村部外海渔业可持续利用重点实验室, 广东广州 510300

3. 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州), 广东广州 511458

摘要: 为了解冷泉生态系统鱼类种类组成, 以及为相关区域的生物多样性保护和监测工作提供科学依据。采用中层拖网对西沙群岛冷泉海域内外区域中层鱼类资源进行调查, 共采集鱼类 12 目 31 科 62 属 106 种, 以灯笼鱼目和巨口鱼目为最主要类群。其中, 冷泉海域 11 目 30 科 54 属 84 种; 冷泉外海域 6 目 13 科 32 属 60 种。冷泉海域内外区域共有鱼类 38 种, 共有优势种为斯氏鲢鱼 (*Chauliodus sloani*)、尾明角灯鱼 (*Ceratoscopelus warmingii*)、喀氏眶灯鱼 (*Diaphus garmani*)。Jaccard 种类相似性指数 (*I*) 表明, 冷泉海域内外区域中层鱼类种类相似度为中等不相似 ($I=35.8\%$)。鱼类群落的平均分类差异指数 (Δ^+) 冷泉海域显著大于冷泉外海域 ($P<0.01$), 但鱼类群落的分类差异变异指数 (Δ^+) 冷泉海域小于冷泉外海域 ($P<0.01$)。从水层分布来看, 冷泉海域内外中层鱼类群落物种组成存在明显差异 ($P<0.01$); 表层水域中层鱼类多样性冷泉区低于冷泉外部, 而深层水域则相反。冷泉内外不同站位的群落组成之间在水层及时间上存在相关性, 冷泉内部的白天深层和夜间深层相似性较高; 冷泉内部夜间表层和冷泉外部夜间表层相似性较高。研究结果初步显示, 冷泉内外中层鱼类群落组成差异显著, 冷泉区中层鱼类种类更多, 且深层水域的种类多样性较高; 区分冷泉内外海域中层鱼类群落的关键种群为长鳍虹灯鱼 (*Bolinichthys longipes*) 和串灯鱼 (*Vinciguerria nimbara*) 等 8 种, 累计贡献度达到 56.06%。

关键词: 中层鱼类; 冷泉; 种类组成; 优势种; 西沙群岛

中图分类号: S 932.4

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



A preliminary study on community structure of mesopelagic fish in cold seep of Xisha Islands

TIAN Han^{1,2}, JIANG Yan'e^{2,3}, ZHANG Jun^{2,3}, CHEN Zuozhi^{2,3}, XU Shannan^{2,3}, ZHU Jiangfeng¹, YU Wenming²

1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

2. South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences/Key Laboratory for Sustainable Utilization of Open-Sea Fishery, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Guangzhou 510301, China

3. Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Guangzhou), Guangzhou 511458, China

Abstract: To recognize the fish composition of cold seep ecosystems, and provide a scientific basis for biodiversity conservation and monitoring in the relevant regions, we investigated the mesopelagic fish resources inside and outside the cold seep in the Xisha Islands by a mesopelagic trawler. A total of 106 species of mesopelagic fish had been identified which belong to 62 Genera, 31 Families and 12 Orders, with the dominant groups of Myctophiformes and Stomiiformes. Among them, 84 species of fish belonging to 54 Genera, 30 Families, 11 Orders were collected inside the cold seep; while 60 species of fish belonging to 32 Gene-

收稿日期: 2021-12-10; 修回日期: 2022-02-14

基金项目: 广东省基础与应用基础研究重大项目(2019B030302004-05); 农业农村部财政专项(NFZX2021); 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州)人才团队引进重大专项(GML2019ZD0605); 中国水产科学研究院南海水产研究所中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金资助(2021SD01); 中国水产科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金资助(2020TD05)

作者简介: 田 翰(1997—), 男, 硕士研究生, 研究方向为渔业资源评估。E-mail: hantian_1997@163.com

通信作者: 陈作志(1978—), 男, 研究员, 博士, 从事渔业资源和海洋生态研究。E-mail: zzchen2000@163.com

ra, 13 Families and 6 Orders were collected outside the cold seep. There were 38 shared species of mesopelagic fish belonging to 22 Genera, 9 Families, 5 Orders inside and outside the cold seep, and the main shared species were *Chauliodus sloani*, *Ceratoscopelus warmingii* and *Diaphus garmani*. The Jaccard species similarity index shows that the species similarity of mesopelagic fish was moderately different inside and outside the cold seep ($I=35.8\%$). The average taxonomic distinctness (Δ^+) of mesopelagic fish was significantly higher inside the cold seep than outside ($P<0.01$), but the variation in the taxonomic distinctness (Δ^+) of mesopelagic fish community was inverse ($P<0.01$). From the perspective of pelagic distribution, there were significant differences in the species composition of the mesopelagic fish communities inside and outside the cold seep ($P<0.01$). In the surface waters, the mesopelagic fish diversity inside the cold seep was lower than outside, while it's inverse in the deeper water layers. There was a correlation between the fish communities at different stations inside and outside the cold seep in terms of water stratigraphy and timing, with higher similarity between the deeper layers inside the cold seep; and higher similarity between the nocturnal surface layers inside the cold seep area and the nocturnal surface layers outside the cold seep. The results show that there are differences in the mesopelagic fish communities inside and outside the cold seep, with more species of mesopelagic fish inside the cold seep and a higher diversity of species in the deeper water layers. Eight key species that distinguish the mesopelagic fish communities in the waters inside and outside the cold seep include *Bolinichthys longipes* and *Vinciguerria nimbara*, having a cumulative contribution of 56.06%.

Keywords: Mesopelagic fish; Cold seep; Species composition; Dominant species; Xisha Islands

海底冷泉通常指富含硫化氢、甲烷以及其他碳氢化合物以流体形式在海底的喷溢，一般与周边正常底层水体有着相同或相近的温度；深海冷泉活动区域能够为部分化能微生物提供丰富的养分，形成深海冷泉生态系统，一般是深海海底生命极度活跃的地方，被喻为“深海沙漠中的绿洲”^[1-2]。目前，从水深几十米的浅海到数千米的深渊区均有冷泉生物群落的分布，国内外对其理化性质和底栖生物群落的研究逐步深入^[3-5]。Macdonald 等^[6]在墨西哥湾冷泉区的表层海洋监测到与冷泉渗漏同源的碳氢化合物，推测冷泉能影响中上层海洋的鱼类群落。琼东南盆地位于南海北部陆缘海南岛的东南部(108°E—111°E、15°N—19°N)，是我国南海海域冷泉最丰富的地区之一，不同发育区冷泉流体通量、时空演化、地形地貌、流体地球化学、沉积物特征、生态系统、水合物赋存等方面有着较大差异^[7-8]。

中层鱼类 (Mesopelagic fish) 是指栖息于大陆斜坡和大洋中层 (200~1 000 m) 的小型鱼类群，广泛分布于世界各大洋海域，是海洋中现存生物量最大的脊椎动物类群^[9-10]。近年研究显示，全球中层鱼类资源量高达 19.5×10^9 t，该数值仍因观测技术不完善存在被低估的可能^[11]。昼夜垂直迁移 (Diel vertical migration, DVM) 发生在部分种类中层鱼类中，是一种以日周期进行的昼沉夜浮垂直方向的长距离运动，中层鱼类通过昼夜垂直迁移为深海带入碳源，加速海洋固碳进程^[12-13]；同时中层鱼类在海洋生态系统中扮演着重要角色，起到连接浮游动物

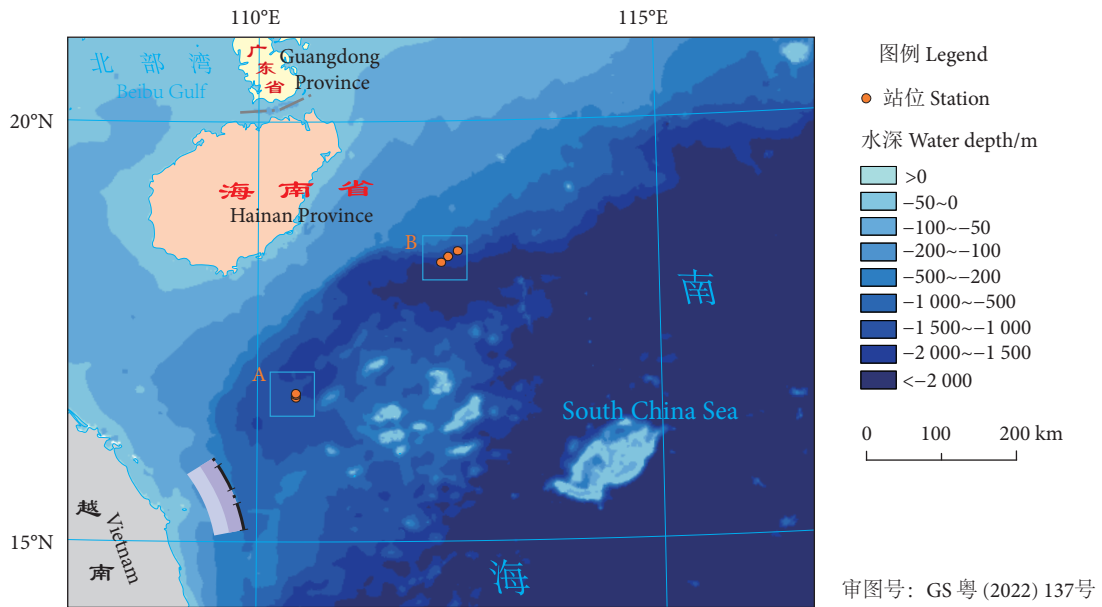
和高营养级掠食生物的生态作用^[14]。白天中层鱼类垂直分布在 200 m 以深海域的不同水层，其中深海散射层 (Deep Scattering Layers, DSL) 是中层鱼类分布最集中的区域；夜间部分种类中层鱼类经过垂直迁移后集中分布在近表层海域 (<150 m)，其他种类继续停留在深海^[15-16]。

由于研究技术和采样工具的局限，国外对冷泉区鱼类群落的研究极少^[17-18]。迄今国内关于冷泉区域中层鱼类组成和多样性的研究尚未见报道，如冷泉生态系统对其区域内鱼类群落的影响，冷泉区域内外鱼类群落结构组成差异等尚不清楚。本研究采用中层拖网对西沙群岛冷泉生态系统内外区域的中层鱼类资源进行调查，探讨了冷泉区内外中层鱼类种类组成、优势种和物种多样性的特征及其差异，旨在为认识冷泉生态系统中层鱼类种类组成、物种多样性特征提供参考资料。

1 材料与方法

1.1 站位设置和鱼类样品采集

于 2021 年 5 月 25—28 日对位于琼东南盆地的西沙群岛冷泉区内外海域中层鱼类进行调查，冷泉内、外区域各设 3 个临近的采样站位，内部站位为 A1、A2、A3，经纬度范围为 110°31'E—110°33'E、16°40'N—16°43'N；外部站位为 B1、B2、B3，经纬度范围为 112°14'E—112°29'E、18°16'N—18°24'N (图 1)。鉴于部分中层鱼类种类有昼夜垂直迁移的习性^[9-10]，在白天的中层鱼类调查未设置表层水域



A 区域位于冷泉内部, B 区域位于非冷泉区。
Area A is located inside the cold seep and Area B is located outside the cold seep.

图1 南海西部西沙海域中层鱼类采样站位图

Fig. 1 Sampling station for mesopelagic fish in Xisha Islands of western South China Sea

采样站点; 故此次中层鱼类资源调查设置站位分为白天深层水域、夜间表层水域和夜间深层水域。其中, 表层采样深度范围为 50~75 m, 深层采样深度范围为 400~600 m, 依据声学映像并结合实际海况展开。采样站位详细信息见表 1。用 ArcGis 10.2 软件制图, 水深数据来自通用大洋水深制图 (GEBCO)。

调查依托中国水产科学研究院南海水产研究所“南锋”号渔业科考船, 总吨位 1 537, 吃水 4.8 m。中层鱼类生物样品由专业中层拖网采集, 规格为: 主尺寸 136.80 m×50.85 m (网口周长×网衣全长), 上、下网均为 25 m, 正方形 4 片网, 网口高度 6.20~10.50 m, 平均为 8.60 m, 网囊网目 1 cm, 拖速 1.9~2.26 m·s⁻¹。起网后, 在甲板上将网囊及网衣上的渔获物收集后, 在船上生物实验室对样品进行

鉴定、计数、测量和记录, 包括总质量、种类、尾数、体长 (1 mm)、体质量 (0.1 g)。依据中层鱼类形态特征尽可能精确鉴定到最低分类阶元, 部分样本经 95% 乙醇保存留样。

1.2 研究内容与方法

中层鱼类在海洋中的垂直分布与时间、水深关系密切^[14-16], 本研究在分析琼东南海盆地冷泉内外区域中层鱼类种类组成和多样性等渔业生物学特征差异时, 主要比较冷泉内外区域相同时段和深度站位 (A1 对 B1, A2 对 B2, A3 对 B3)。南海西沙海域冷泉内外区域种类组成差异采用 Primer 软件对各站位中层鱼类进行等级聚类分析 (Cluster analysis, CLUSTER) 和 Jaccard 种类相似性指数^[19-20] 分析; 同时采用分类多样性方法 (平均分类差异指

表1 南海西沙冷泉内外区域中层鱼类拖网采样站位信息

Table 1 Information of sampling stations for mesopelagic trawl in sea area inside and outside cold seep in Xisha Islands of South China Sea

站位编号 Station No.	采样水层 Sampling water layer	站位水深 Station depth/m	平均拖速 Mean towing speed/(m·s ⁻¹)	放网时段 Trawl time	拖网时长 Trawl duration/h
A1	深层	400~600	2.06	白天	1
A2	深层	400~600	1.90	夜间	1
A3	表层	75	2.26	夜间	1
B1	深层	400~600	1.85	白天	1
B2	深层	400~600	1.90	夜间	1
B3	表层	75	1.90	夜间	1

数、分类差异变异指数) 分析物种间的差异及其亲缘关系^[21]。鱼类群落中的优势种采用相对重要性指数 (Index of relative importance, IRI) 估算^[22]。基于传统多样性方法中的 Shannon-Wiener 多样性指数、Pielou 均匀度指数、Margalef 丰富度指数计算群落多样性^[23-25]；并以分类多样性方法为传统多样性方法的补充, 在讨论中比较了冷泉内外区域中层鱼类的群落组成差异^[26]。采用主坐标分析 (Principal co-ordinates analysis, PCoA) 进行群落排序分析^[27]；采用 Past 软件进行百分比相似性分析 (SIMPER) 找出对各分组贡献较大的物种组成, 二者共同描述南海西沙冷泉区域鱼类群落组成差异^[28]。

Jaccard 种类相似性指数 (I):

$$I = c / (a + b - c) \times 100\% \quad (1)$$

式中: a 为冷泉外站点的鱼类种类数; b 为冷泉内站点的鱼类种类数; c 为冷泉内外共有种数。当 $0\% \leq I \leq 25\%$ 时为极不相似, $25\% \leq I \leq 50\%$ 时为中等不相似, $50\% \leq I \leq 75\%$ 时为中等相似, $75\% \leq I \leq 100\%$ 时为极相似^[20]。

平均分类差异指数 (Δ^+):

$$\Delta^+ = (\sum \sum_{i < j} w_{ij}) / [S(S-1)/2] \quad (2)$$

分类差异变异指数 (Λ^+):

$$\Lambda^+ = \sum \sum_{i < j} (w_{ij} - \Delta^+) 2 / [S(S-1)/2] \quad (3)$$

式中: Δ^+ 表示群落全部物种间路径长度的理论平均值; Λ^+ 表示 Δ^+ 的偏离程度; w_{ij} 为第 i 和第 j 个种类在分类系统树中的路径长度; S 为种类数^[21]。

相对重要性指数 (IRI) 和优势度百分比 (IRI%):

$$IRI = (N+W) \times F \quad (4)$$

$$IRI\% = IRI / \sum IRI \times 100 \quad (5)$$

式中: N 、 W 分别表示某一种类的尾数占总尾数和重量占总重量的百分比 (%); F 表示某一种类出现的站位数占调查总站位数的百分比 (%). 划分标准为: $IRI > 1000$, 该鱼种为优势种; $1000 > IRI > 100$, 该鱼种为重要种; $100 > IRI > 10$, 该鱼种为一般种; $IRI < 1$, 该鱼种为少有种^[29]。

Shannon-Wiener 多样性指数 (H'):

$$H' = \sum P_i \ln P_i \quad (6)$$

式中: $P_i = n_i / N_i$, 表示第 i 鱼种所占总个体数的比例。

Pielou 均匀度指数 (J'):

$$J' = H' / \ln S \quad (7)$$

式中: H' 为 Shannon-Wiener 多样性指数; S 为种类数。

Margalef 丰富度指数 (D):

$$D = (S-1) / \log_2 N \quad (8)$$

式中: S 和 N 分别为鱼类样本中的总种类数和总个体数。

2 结果

2.1 中层鱼类种类组成

2.1.1 南海西沙冷泉区域中层鱼类种类组成

冷泉区共计采集中层鱼类 84 种, 隶属于 11 目 30 科 54 属, 科、种信息见附录 A (<http://dx.doi.org/10.12131/20210370> 的资源附件)。其中, 冷泉区鱼类种类组成以灯笼鱼目和巨口鱼目鱼类为主 (图 2), 各站位其他目鱼类占比均小于 35%。

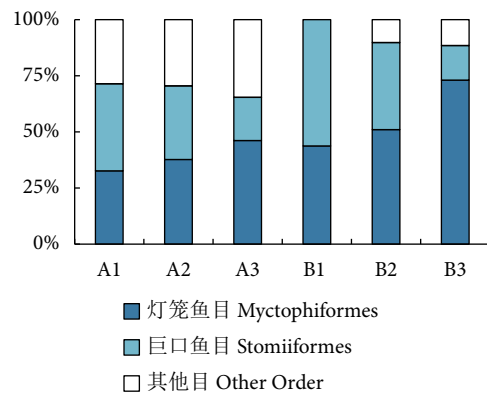


图 2 南海西沙冷泉内外区域站位中层鱼类各目种类数占比

Fig. 2 Percentage of number of mesopelagic fish species by Order in sea area inside and outside cold seep in Xisha Islands of South China Sea

2.1.2 南海西沙冷泉区域内外种类组成差异

冷泉区采集中层鱼类 11 目 30 科 54 属 84 种, 冷泉外采集鱼类 6 目 13 科 32 属 60 种 (附录 A, 详见 <http://dx.doi.org/10.12131/20210370> 的资源附件); 与冷泉区域对比可知, 冷泉外最主要的类群同样是灯笼鱼目和巨口鱼目鱼类, 各站位中这两目的鱼类占比介于 88%~100% (图 2), 均高于冷泉内。冷泉区出现的鳗鲡目和鮫鰈目鱼类在冷泉外区域未曾采集到; 冷泉内部采集到鲈形目鱼类 9 种, 冷泉外仅采集到该目鱼类 1 种, 即鳞首方头鲳 (*Cubiceps squamiceps*)。在白天的调查中, 冷泉内外深层水域 (A1、B1) 分别采集鱼类 49 和 16 种。在夜间样本采集中, 冷泉内外表层水域 (A3、B3) 所采集的中层鱼类种类均为 26 种; 冷泉内外深层水域 (A2、B2) 采集的中层鱼类种类分别为 61 和 49 种。基于种类数和物种丰度的聚类分析共同表明, 冷泉内部区域白天深层 (A1) 和夜间深层 (A2) 相似度较高; 同时, 冷泉内外区域之间的夜间表层 (A3、B3) 表现出较高的相似度 (图 3)。Jaccard 相

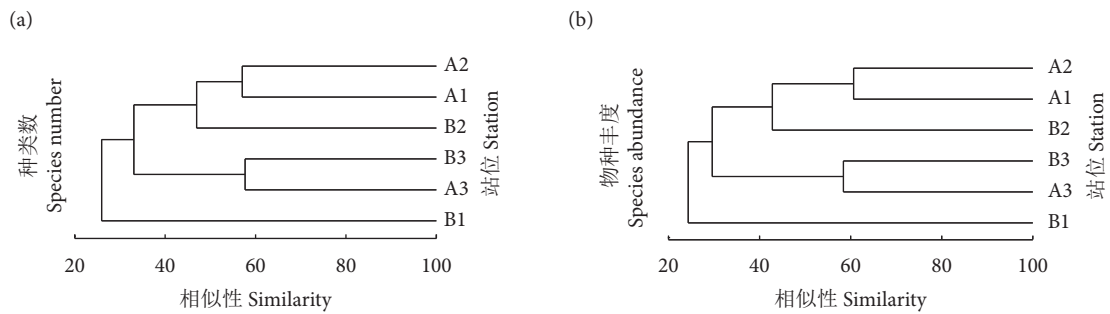


图3 南海西沙冷泉内外区域中层鱼类站位聚类分析

Fig. 3 CLUSTER results of mesopelagic fish species in sea area inside and outside cold seep in Xisha Islands of South China Sea

似性系数表明, 冷泉内外区域之间在白天深层 (A1、B1) 表现为极不相似 (18.18%), 在夜间深层 (A2、B2) 同样为极不相似 (30.95%), 而在夜间表层 (A3、B3) 为中等不相似 (40.54%, 表 2)。

表2 南海西沙冷泉内外区域站位种类组成差异

Table 2 Difference of species composition in each station in sea area inside and outside cold seep in Xisha Islands of South China Sea

站位 Station	A1	A2	A3	B1	B2	B3
A1		31	17	10		
A2	39.24%		16		16	
A3	29.31%	22.54%				15
B1	18.18%				15	6
B2		30.95%		30.0%		16
B3			40.54%	16.67%	27.12%	
种类数 Species number	49	61	26	16	49	26

注: 对角线右上方为站位间共有种类数, 对角线左下方为 Jaccard 相似性系数。

Note: The number of shared species between stations is above the diagonal line, and the Jaccard similarity coefficient is below the diagonal line.

2.1.3 分类多样性

冷泉内部各站位 Δ^+ 范围为 70.16~70.74; 外部各站位 Δ^+ 范围为 55.82~64.20; 冷泉内部各站位鱼类群落 Δ^+ 均显著大于冷泉外部各站位 (t -检验, $P < 0.01$)。冷泉内区域鱼类群落的 Λ^+ 范围为 275.45~334.20; 外部 Λ^+ 范围为 453.31~531.4; 冷泉内区域各站位鱼类群落的 Λ^+ 则均显著小于冷泉外区域 (t -检验, $P < 0.01$, 表 3)。

2.2 中层鱼类群落特征

2.2.1 优势种

选取 IRI 大于 1 000 的种类作为西沙冷泉内外区域中层鱼类群落的优势种 (表 4)。其中, 冷泉内部白天深层 (A1) 优势种共计 5 种, 优势度百分比

表3 南海西沙冷泉内外区域不同站位鱼类平均分类多样性指数及分类差异变异指数

Table 3 Average taxonomic distinctness (Δ^+) and variation in taxonomic distinctness (Λ^+) in each station in sea area inside and outside cold seep in Xisha Islands of South China Sea

站位 Station	平均分类差异指数 Δ^+	分类差异变异指数 Λ^+
A1	70.24	275.45
A2	70.74	334.20
A3	70.16	324.31
B1	63.17	453.31
B2	64.20	454.80
B3	55.82	531.40

之和为 47.93%; 夜间深层 (A2) 共计 2 种 (23.21%), 夜间表层 (A3) 共计 5 种 (75.41%); 冷泉外部白天深层 (B1) 共计 6 种 (79.27%), 夜间深层 (B2) 共计 3 种 (29.82%), 夜间表层 (B3) 共计 5 种 (71.72%)。在冷泉内部, 白天深层 (A1) 和夜间深层 (A2) 有 2 种共有优势种; 冷泉外部白天深层 (B1) 和夜间深层 (B2) 有 1 种共有优势种; 白天深层 (B1) 和夜间表层 (B3) 有 1 种共有优势种。冷泉内外区域各相同时间及水层站位之间, 白天深层 (A1、B1) 无共有优势种; 夜间深层 (A2、B2) 共有优势种 1 种; 夜间表层 (A3、B3) 共有优势种 2 种。

2.2.2 群落多样性

冷泉内部中层鱼类 H' 范围为 2.04~3.54, 其中夜间表层站位 A3 的 H' 最低 (2.04); 冷泉外部的中层鱼类 H' 范围为 2.23~3.32, 其中夜间深层站位 B2 的 H' 最高 (3.32)。冷泉内部 J' 范围为 0.63~0.89, 其中夜间表层站位 A3 的 J' 最低 (0.63); 冷泉外部的 J' 范围为 0.68~0.85, 其中夜间表层站位 B3 的 J' 最低 (0.68)。同样, 冷泉内部 D 范围为 2.30~7.27, 其中夜间表层 (A3) D 非常低 (2.30); 冷泉外部的 D 范围为 2.58~4.37, 其中夜间深层 (B2)

表4 南海西沙冷泉内外区域各站位中层鱼类优势种
Table 4 Dominant species of mesopelagic fish in each station in sea area inside and outside cold seep in Xisha Islands of South China Sea

站位 Station	优势种 Dominant species	相对重要性 指数 IRI	优势度 百分比 IRI%
A1	斯氏鲱鱼 <i>Chauliodus sloani</i>	2 957.81	14.79
	蛇口异星杉鱼 <i>Heterophotus ophistoma</i>	2 870.73	14.35
	长钻光鱼 <i>Gonostoma elongatus</i>	1 335.23	6.68
	天纽珍灯鱼 <i>Lampanyctus tenuiformis</i>	1 320.00	6.60
	褶胸鱼 <i>Sternoptyx diaphana</i>	1 102.62	5.51
A2	斯氏鲱鱼 <i>C. sloani</i>	2 928.60	14.64
	天纽珍灯鱼 <i>Lampanyctus tenuiformis</i>	1 713.85	8.57
A3	尾明角灯鱼 <i>Ceratoscopelus warmingii</i>	5 206.78	26.03
	喀氏眶灯鱼 <i>Diaphus garmani</i>	4 072.03	20.36
	前鳍盗目鱼 <i>Lestidiops jayakari</i>	2 427.66	12.14
	马来眶灯鱼 <i>D. malayanus</i>	1 720.47	8.60
	瓦氏眶灯鱼 <i>D. watasei</i>	1 656.03	8.28
	B1	长银斧鱼 <i>Argyropelecus affinis</i>	5 311.29
西钻光鱼 <i>G. atlanticum</i>		3 272.97	16.36
灿烂眶灯鱼 <i>D. fulgens</i>		2 186.23	10.93
银斧鱼 <i>A. hemigymnus</i>		1 893.63	9.47
串灯鱼 <i>Vinciguerrria nimbara</i>		1 611.99	8.06
黑柔骨鱼 <i>Malacosteus niger</i>		1 578.59	7.89
B2	斯氏鲱鱼 <i>C. sloani</i>	3 123.79	15.62
	近壮灯鱼 <i>Hygophum proximum</i>	1 439.34	7.20
	西钻光鱼 <i>G. atlanticum</i>	1 399.58	7.00
B3	尾明角灯鱼 <i>C. warmingii</i>	4 494.93	22.47
	长鳍虹灯鱼 <i>Bolinichthys longipes</i>	3 239.39	16.20
	喀氏眶灯鱼 <i>D. garmani</i>	2 692.64	13.46
	串灯鱼 <i>Vinciguerrria nimbara</i>	2 131.97	10.66
	条带眶灯鱼 <i>D. brachycephalus</i>	1 785.02	8.93

D 最高 (4.37, 表 5)。

2.2.3 南海西沙冷泉内外区域鱼类群落差异

基于种类数的 PCoA 主坐标轴分析显示, 冷泉内部白天深层水域 (A1) 和夜间深层水域 (A2) 较为接近, 冷泉外部 3 站位之间距离较远; 就冷泉内外区域对比可看出, 白天深层 (A1、B1) 和夜间深层 (A2、B2) 均差距较大。基于物种丰度的 PCoA 主坐标轴分析显示, 冷泉内部白天深层水域 (A1) 和

表5 南海西沙冷泉内外区域中层鱼类多样性指数
Table 5 Diversity index of mesopelagic fish in sea area inside and outside cold seep in Xisha Islands of South China Sea

站位 Station	Shannon-Wiener 多样性指数 H'	Pielou 均匀度 指数 J'	Margalef 丰富度 指数 D
A1	3.47	0.89	6.45
A2	3.54	0.86	7.27
A3	2.04	0.63	2.30
B1	2.34	0.84	2.67
B2	3.32	0.85	4.37
B3	2.23	0.68	2.58

夜间深层水域 (A2) 较为接近, 冷泉外部夜间深层 (B2) 和夜间表层 (B3) 之间距离较近; 对比冷泉内外区域可知, 二者夜间表层站位之间 (A3、B3) 距离非常接近 (图 4)。

通过 SIMPER 检验, 发现平均不相似度大于 2 的物种共计 8 种, 累计贡献度达到 56.06%, 这些物种是造成冷泉内外群落差异的关键种群 (表 6)。其中, 长鳍虹灯鱼 (*Bolinichthys longipes*) 和串灯鱼 (*Vinciguerrria nimbara*) 的平均不相似度均大于 5%, 贡献度均大于 10%; 此外, 除喀氏眶灯鱼 (*Diaphus garmani*) 和马来眶灯鱼 (*D. malayanus*) 外, 其他种类在冷泉内外的数量百分比均表现为冷泉内部小于冷泉外部。

3 讨论

3.1 南海西沙冷泉内外区域中层鱼类种类组成及差异

调查共采集西沙冷泉区中层鱼类 84 种, 冷泉外部区域 60 种, 冷泉内外区域均以灯笼鱼目和巨口鱼目为主, 南海中部海域和南海北部陆坡海域中层鱼类种类组成以灯笼鱼目和巨口鱼目为主, 与本研究结论一致^[30-32]。然而就冷泉内外区域中层鱼类种类组成对比可见, 冷泉内部区域灯笼鱼目和巨口鱼目种类占比相对冷泉外部区域更少, 说明冷泉内部鱼类物种丰富度水平相对较高。基于种类数或物种丰度的 Cluster 聚类分析表明冷泉内外各站位中层鱼类种类的差异显著 ($P < 0.05$), 且将冷泉区白天深层和冷泉区夜间深层分为一个群组, 同时将冷泉外夜间表层和冷泉内白天表层分为另一个群组, 这是由于分组内的种群组成较为相似。Jaccard 相似性系数与 Cluster 聚类分析结果间存在的差异可由

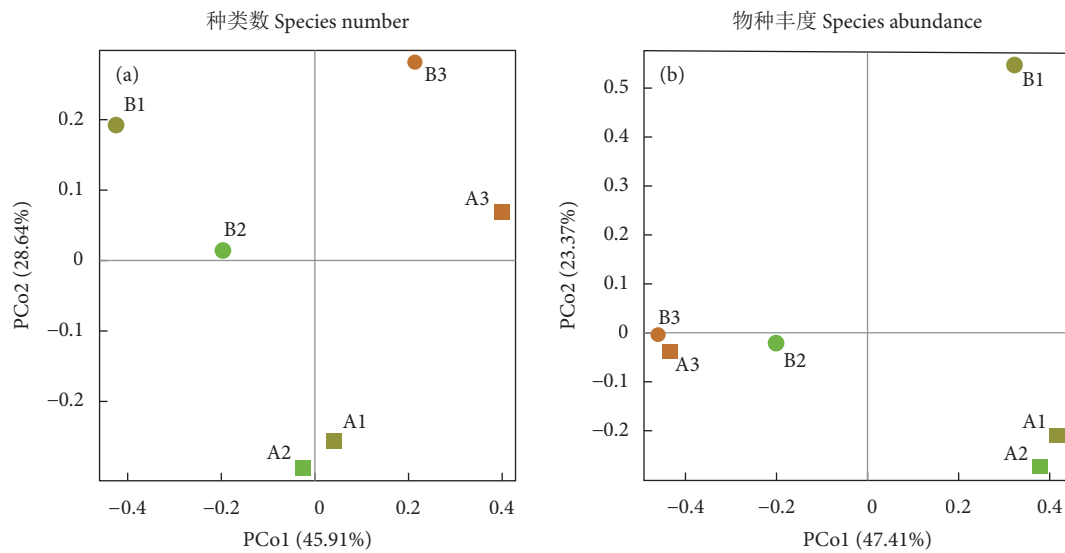


图4 南海西沙冷泉内外区域中层鱼类PCoA主坐标排序分析

Fig. 4 PCoA (Principal co-ordinates analysis) ordination of merger of mesopelagic fish in sea area inside and outside cold seep in Xisha Islands of South China Sea

表6 南海西沙冷泉内外区域中层鱼类百分比相似性分析

Table 6 Results of similarity percentage analysis (SIMPER) of mesopelagic fish in sea area inside and outside cold seep in Xisha Islands of South China Sea

物种 Species	平均不相似度 Average dissimilarity/%	累计贡献度 Cumulative contribution/%	数量百分比 Quantity percentage/%	
			冷泉内 Inside cold seep	冷泉外 Outside cold seep
长鳍虹灯鱼 <i>Bolinichthys longipes</i>	5.31	10.40	0.64	8.87
串灯鱼 <i>Vinciguerria nimbara</i>	5.12	20.42	0.17	8.28
喀氏眶灯鱼 <i>Diaphus garmani</i>	3.67	27.61	27.46	10.52
近壮灯鱼 <i>Hygophum proximum</i>	3.48	34.42	0.60	5.91
条带眶灯鱼 <i>Diaphus brachycephalus</i>	3.18	40.63	0.04	5.10
西钻光鱼 <i>Gonostoma atlanticum</i>	3.10	46.69	0.56	5.28
马来眶灯鱼 <i>Diaphus malayanus</i>	2.55	51.69	12.81	3.57
多鳞孔头鲷 <i>Melamphaes polylepis</i>	2.23	56.06	0.68	3.98

计算方法的不同解释,但两者可共同说明,冷泉内外夜间表层的中层鱼类种类组成之间相似性较高,但是冷泉内外白天深层的中层鱼类种类差异较大,导致冷泉内外种类组成差异明显。

此外,冷泉海域内外区域中层鱼类分类多样性存在明显差异,冷泉区域各站位中层鱼类的 Δ^+ 显著大于冷泉外区域,冷泉区域各站位的 Δ^+ 显著小于冷泉外区域。这表明冷泉内区域鱼类种类间的亲缘关系比冷泉区外更远,但其鱼类群落物种间分类关系的均匀程度比冷泉外区域更均匀。冷泉区域各站位 Δ^+ 范围在 70.16~70.74,通过与其他海洋生态系统鱼类组成对比可知,西沙群岛冷泉区域站位中层鱼类的 Δ^+ 远大于珊瑚岛礁海域 (55.05~58.75)^[33-34]

以及陆架海域 (65.7~65.8)^[35-36],但小于河口区域 (72.2~79.9)^[37];而西沙群岛冷泉外区域站位中层鱼类 Δ^+ 均值 (61.06) 大于珊瑚岛礁海域并小于陆架海域及河口区域,接近近海海湾 (62.2~63.5)。冷泉外部 Δ^+ 符合史赞荣等^[38] 认为的河口区域、陆架海域、珊瑚礁海域 Δ^+ 依次降低的结论,冷泉内部 Δ^+ 则与该结论完全相符,从而进一步反映了冷泉内外种属间存在的差异。

3.2 南海西沙冷泉内外站位中层鱼类群落结构差异

西沙冷泉内外区域中层鱼类群落的优势种组成除前鳍盗目鱼 (*Lestidiops jayakari*) 外,其余各种均隶属于灯笼鱼目和巨口鱼目。本研究调查发现,西沙群岛冷泉区内部和外部夜间海表灯笼鱼目鱼类的

种类及生物量占比均为最高,表明该区域灯笼鱼目鱼类是昼夜垂直迁移的最主要参与者,这一结论与 Wang 等^[39]在南海北部陆坡的调查结果一致。尾明角灯鱼 (*Ceratoscopelus warmingii*) 同时作为冷泉内外夜间表层的第一优势种,内外优势度百分比分别为 26.03%、22.47%,因中层鱼类昼夜垂直迁移的习性,即夜间表层的中层鱼类是进行昼夜垂直迁移的种类^[2],笔者推测尾明角灯鱼可能是此次研究海域中层鱼类昼夜垂直迁移的模式物种。而斯氏蝰鱼 (*Chauliodus sloani*) 在冷泉区域的白天深层与夜间深层是优势种,在冷泉外部区域则仅在夜间深层是优势种,3 个区域优势种排名及相对重要性百分比依次为第一优势种 (14.79%)、第二优势种 (14.64%)、第一优势种 (15.26%);根据研究结果推测产生这一现象的原因是在冷泉外部分布的斯氏蝰鱼在白天下潜至更深的水层。冷泉内外区域各站位的 H' 、 J' 、 D 表现为深层 (A1、A2、B1、B2) 均大于表层 (A3、B3),说明南海西沙海域的中层鱼类在深水层的分布更为丰富。但冷泉内部深层 (A1、A2) 均表现出较高的多样性,冷泉外部仅夜间深层 (B2) 表现出较高的多样性,同时,无论白天或夜间,深层区域多样性均为冷泉内部 (A1、A2) 高于冷泉外部 (B1、B2),而表层区域多样性水平则为冷泉外部 (B3) 大于冷泉内部 (A3)。调查发现相较于冷泉外部海域,冷泉内部深层多样性水平高但表层多样性水平低,这说明中层鱼类的水层时间分布受到了冷泉影响,冷泉内部深层适宜更多种类中层鱼类的生存,文章推测冷泉可能影响了中层鱼类的昼夜垂直迁移行为。

基于物种种数和物种丰度的 PCoA 主坐标轴分析的结果共同反映了冷泉内部白天深层 (A1) 和夜间深层 (A2) 有极大的关联性;而冷泉内外区域的夜间表层 (A3、B3) 虽然在物种丰度上距离较近,但在种类上距离较远,说明冷泉内外中层鱼类种类在夜间迁移至表层摄食的种类差异较大,验证了 Δ^+ 在冷泉内部 (70.16) 和外部 (55.82) 夜间表层之间的差异。冷泉区域昼夜深层水域中层鱼类群落组成差异较小但均与表层水域中层鱼类群落组成存在明显差异。若认为冷泉外部海域深层昼夜存在的差异为正常,此差异是由中层鱼类的昼夜垂直迁移引起,则冷泉内部相似性较高的原因可能为冷泉影响了部分种类中层鱼类的昼夜垂直迁移。百分比相似性分析 (SIMPER) 表明,长鳍虹灯鱼、串灯鱼、喀

氏眶灯鱼、近壮灯鱼 (*Hygophum proximum*)、条带眶灯鱼 (*D. brachycephalus*)、西钻光鱼 (*Gonostoma atlanticum*)、马来眶灯鱼、多鳞孔头鲷 (*Melamphaes polylepis*) 均可作为区分冷泉内外区域中层鱼类的关键种群,这些鱼类在冷泉内外区域均有分布,但冷泉内外区域的数目分布差异可以说明冷泉对特定鱼类种群的生存存在影响。本研究结果共同表明,西沙群岛冷泉内外区域中层鱼类的多样性存在一定差异,冷泉影响了中层鱼类群落的种类结构及时空分布;冷泉内深水层更有利于中层鱼类的栖息,初步验证了 Macdonald 等^[6]提出的冷泉对海洋中上层鱼类群落有影响的推测,此外,笔者推测冷泉可能影响了其内中层鱼类的昼夜垂直迁移行为,但需后续研究验证。

迄今西沙群岛冷泉区中层鱼类的群落多样性高的机制尚不清楚,有关昼夜垂直迁移这一特殊行为对群落及结构的影响,以及中层鱼类群落与冷泉生态系统之间的相互影响研究仍在继续。中层鱼类采样区域的选择和站位的设置是首先需要考虑的问题,比如采样季节、站点、时间、水深等。本文仅对西沙群岛冷泉海域内外区域中层鱼类群落组成进行了初步探讨,尚有诸多需要改进之处,尤其需要大幅增加调查站位进行更广泛的采样和比较研究。西沙群岛冷泉海域中层鱼类的群落格局和多样性的维持机制及其如何影响冷泉生态系统的运行仍是非常值得继续研究的科学问题,本研究结果可为冷泉机制研究提供参考资料,同时有助于对西沙群岛冷泉海域海洋渔业资源的开发和利用。

参考文献:

- [1] SUESS E. Marine cold seeps and their manifestations: geological control, biogeochemical criteria and environmental conditions[J]. Int J Earth Sci, 2014, 103(7): 1889-1916.
- [2] WANG J L, WU S G, KONG X, et al. Subsurface fluid flow at an active cold seep area in the Qiongdongnan Basin, northern South China Sea[J]. J Asian Earth Sci, 2018, 168: 17-26.
- [3] MIRONOV A N. New taxa of stalked crinoids from the suborder Bourgueticrinina (Echinodermata, Crinoidea)[J]. Zool Stud, 2000, 79(6): 712-728.
- [4] KOVA T Y, MEKHANIKOVA I V, SIDELEVA V G, et al. Trophic relationships between macroinvertebrates and fish in St. Petersburg methane seep community in abyssal zone of Lake Baikal[J]. Contemp Probl Ecol, 2017, 10(2): 147-156.
- [5] CRUAUD P, DECKER C, OLU K, et al. Ecophysiological differences between vesicomid species and metabolic capabilities of

- their symbionts influence distribution patterns of the deep-sea clams[J]. *Mar Ecol*, 2019, 40(3): e12541.
- [6] MACDONALD I R, LEIFER I, SASSEN R, et al. Transfer of hydrocarbons from natural seeps to the water column and atmosphere[J]. *Geofluids*, 2002, 2(2): 95-107.
- [7] 蒲燕萍, 孙春岩, 陈世成, 等. 南海琼东南盆地-西沙海槽天然气水合物地球化学勘探与资源远景评价 [J]. *地质通报*, 2009, 28(11): 1656-1661.
- [8] 万志峰, 张伟, 陈崇敏, 等. 琼东南盆地冷泉差异发育特征及其深部控制机理 [J]. *海洋地质前沿*, 2021, 37(7): 1-10.
- [9] OLIVAR M P, BERNAL A, MOLLI B, et al. Vertical distribution, diversity and assemblages of mesopelagic fishes in the western Mediterranean[J]. *Deep-Sea Res I*, 2013, 62: 53-69.
- [10] CLAVEL-HENRY M, PIRODDI C, QUATTROCCHI F, et al. Spatial distribution and abundance of mesopelagic fish biomass in the Mediterranean Sea[J]. *Front Mar Sci*, 2020, 7: 573986.
- [11] SOBRADILLO B, BOYRA G, MARTINEZ U, et al. Target strength and swimbladder morphology of Mueller's pearlside (*Maurollicus muelleri*)[J]. *Sci Rep*, 2019, 9(1): 17311.
- [12] BADCOCK J. The vertical distribution of mesopelagic fishes collected on the sond cruise[J]. *J Mar Biolog Assoc UK*, 1970, 50(4): 1001-1044.
- [13] EDUARDO L N, LUCENA-FREDOU F, MINCARONE M M, et al. Trophic ecology, habitat, and migratory behaviour of the viperfish *Chauliodon sloani* reveal a key mesopelagic player[J]. *Sci Rep*, 2020, 10(1): 20996.
- [14] BOYD P W, CLAUSTRE H, LEVY M, et al. Multi-faceted particle pumps drive carbon sequestration in the ocean[J]. *Nature*, 2019, 568(7752): 327-335.
- [15] CAVAN E L, LAURENCEAU-CORNRC E C, BRESSAC M, et al. Exploring the ecology of the mesopelagic biological pump[J]. *Prog Oceanogr*, 2019, 176: 102125.
- [16] BACKUS R H, CRADDOCK J E, HAEDRICH R L, et al. The distribution of mesopelagic fishes in the Equatorial and Western North Atlantic Ocean[J]. *J Mar Res*, 1970, 28: 179-201.
- [17] DOYA C, CHATZIEVANGELOU D, BAHAMON N, et al. Seasonal monitoring of deep-sea megabenthos in Barkley Canyon cold seep by internet operated vehicle (IOV)[J]. *PLOS ONE*, 2017, 12(5): e0176917.
- [18] ROSS S W, QUATTRINI A M, ROA-VARON A Y, et al. Species composition and distributions of mesopelagic fishes over the slope of the north-central Gulf of Mexico[J]. *Deep-Sea Res II*, 2010, 57(21/22/23): 1926-1956.
- [19] 徐楠楠, 郭建忠, 范江涛, 等. 夏季大亚湾鱼类群落结构与多样性 [J]. *生态学杂志*, 2020, 39(4): 1254-1264.
- [20] SIMPSON E H. Measurement of diversity[J]. *Nature*, 1949, 163(4148): 688.
- [21] CLARKE K R, WARWICK R. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2001, 216: 265-278.
- [22] PIANKA E R. Ecology of the agamid lizard *Amphibolurus isolepis* in Western Australia[J]. *Copeia*, 1971, 3(3): 527-536.
- [23] KREBS C J. *Ecological methodology*[M]. New York: Harper Collins Publishers, 1989: 1-624.
- [24] PIELOU E C. The use of information theory in the study of ecological succession[J]. *J Theor Biol*, 1966, 10: 370-383.
- [25] MARGALEF R. Information theory in ecology[J]. *Gen Syst*, 1958, 3: 36-71.
- [26] 朱晓芬, 陈彬, 俞炜炜, 等. 厦门湾大型底栖动物分类学多样性指数及分类充分性 [J]. *生态学报*, 2018, 38(15): 5554-5565.
- [27] 舒璐, 林佳艳, 徐源, 等. 基于环境 DNA 宏条形码的洱海鱼类多样性研究 [J]. *水生生物学报*, 2020, 44(5): 1080-1086.
- [28] 舒卫先, 胡菊香, 陈胜, 等. 流域治理后生态恢复期的沙颍河干流底栖动物群落结构分析 [J]. *水生态学杂志*, 2014, 35(4): 35-42.
- [29] 王雪辉, 杜飞雁, 邱永松, 等. 1980—2007 年大亚湾鱼类物种多样性、区系特征和数量变化 [J]. *应用生态学报*, 2010, 21(9): 2403-2410.
- [30] 许友伟, 江艳娥, 范江涛, 等. 南海中部海域秋冬季中层渔业生物群落结构的初步研究 [J]. *南方水产科学*, 2016, 12(4): 49-56.
- [31] 袁梦, 陈作志, 张俊, 等. 南海北部陆坡海域中层渔业生物群落结构特征 [J]. *南方水产科学*, 2018, 14(1): 85-91.
- [32] ZHANG J, WANG X L, JIANG Y, et al. Species composition and biomass density of mesopelagic nekton of the South China Sea continental slope[J]. *Deep-Sea Res II*, 2019, 167(C): 105-120.
- [33] BARJAU-GONZALEZ E, RODRIGUEZ-ROMERO J, GALVAN-MAGANA F, et al. Changes in the taxonomic diversity of the reef fish community of San José Island, Gulf of California, Mexico[J]. *Biodivers Conserv*, 2012, 21(14): 3543-3554.
- [34] 李媛洁, 张俊, 陈作志, 等. 南沙群岛渚碧礁鱼类分类多样性研究 [J]. *南方水产科学*, 2020, 16(1): 36-41.
- [35] 李圣法. 东海大陆架鱼类群落生态学研究-空间格局及其多样性 [D]. 上海: 华东师范大学, 2005: 1-154.
- [36] 曾晓光, 李娜娜, 杨权, 等. 南沙群岛西南部陆架海域鱼类分类的多样性 [J]. *水产学报*, 2012, 36(4): 592-600.
- [37] 张衡. 鱼类分类多样性估算方法在长江河口区的应用 [J]. *华东师范大学学报 (自然科学版)*, 2007(2): 11-22.
- [38] 史赞荣, 李永振, 卢伟华, 等. 东沙群岛珊瑚礁海域鱼类物种分类多样性研究 [J]. *南方水产*, 2009, 5(2): 10-16.
- [39] WANG X L, ZHANG J, ZHAO X Y, et al. Vertical distribution and diel migration of mesopelagic fishes on the northern slope of the South China Sea[J]. *Deep-Sea Res II*, 2019, 167(C): 128-141.