中国科学：地球科学 SCIENTIA SINICA Terrae 2026 年 第 56 卷 第 9 期： 3592–3605
论 文
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS

温度驱动与地形诱导的Eauripik海脊两侧硅质放射虫深度梯度演替及其连通性

程夏雯[1,2†]，李彤[1,2†]，张兰兰[1*]，梁湛林[1]，B.G.D. Ojithma PERERA[1,2]，孙冉菲[1,2]，杜岩[1]

1. 热带海洋环境与岛礁生态全国重点实验室，边缘海与大洋地质实验室，中国科学院南海海洋研究所，广州 511458
2. 中国科学院大学，北京 100049
* 通讯作者，E-mail：llzhang@scsio.ac.cn
† 同等贡献

2025-11-16收稿，2026-02-12修回，2026-03-27接受，2026-07-31网络版发表
国家自然科学基金项目(42176080、42476067)、中国科学院南海海洋研究所自主部署项目(SCSIO202201)、热带海洋环境和岛礁生态全国重点实验室自主项目(SKLTO2025JL001)和国家自然科学基金委员会共享航次计划项目(42149909、41949909)资助

摘要 深海剖面观测是解密生命活动垂直分布与量化“生物泵”效率的钥匙，但目前深海观测较为稀少。我们首次利用Maxi型多联网在卡罗琳海盆Eauripik海脊两侧4000 m深剖面上分别一次性连续分9个水层进行生物拖网采集，利用现场固定、虎红染色、形态鉴定和统计方法，定量解读全水深硅质放射虫深度梯度演变及其环境调控因素。数据分析显示，Eauripik海脊两侧硅质放射虫总丰度峰值均出现在0–100 m层，随水深增加而递减。物种二元数据热图分析表明，温度驱动放射虫属种垂向分布演替，从表层至深层呈明显的热生态位分化，以24、8和1.8 ℃为关键温度阈值，划分为四个深度层水体环境指示的物种组合型：*Didymocyrtis tetrathalamus*和*Tetrapyle* group等高温混合层种(>24 ℃，0–200 m)；*Larcopyle buetschlii*温跃层种(8–24 ℃，100–500 m)；*Cladoscenium ancoratum*、*Larcopyle weddellium*、*Cycladophora* cf. *davisiana*和*Saturnalis circularis*低温种(1.8–8 ℃，500–2400 m)；*Thecosphaera melitomma*、*Axoprunum octatignum*和*Druppatractus hastatus*等冷水种(<1.8 ℃，2400–4000 m)。聚类分析表明，Eauripik海脊以深两侧群落结构不同，很大程度上受到地形屏障作用引起的来自南大洋绕极深层水分布不均的影响；但在海脊以浅的两侧，群落呈现出三层垂直结构且每层均具有良好连通性，这与卡罗琳海盆东、西两侧的中上层海流连通一致的结构有关。研究结果将为深入理解热带海域生物在垂向深度上的适应策略以及生物地球化学循环提供观测数据和科学支撑。

关键词 热带西太平洋，深海剖面观测，活体放射虫，物种垂直分布，地形隔离效应

1 引言

地球表面约60%的面积被水深超过2000 m的深海所覆盖，深海剖面不仅是全球热量与物质分配的巨大“传送带”(Jian等，2022；Yang等，2023)，而且凭借其复杂的环境梯度孕育出独特的浮游生物群落变化(Vereshchaka等，2017；Hernández-Almeida等，2020)。因而，深海剖面观测是海洋物种多样性、生态环境变化和生物泵输出效率等多学科交叉耦合研究的密钥。近年来，海洋现场观测技术与能力的快速提升将海洋研究关注点突破真光层进入中层暮光带和深海深渊无光带。与大部分生活在真光层的浮游生物不同，硅质放射虫的杂食特性使其在海水表层至上万米的深渊均具有生存的物种，其不易溶解的硅质骨骼在海底沉积物中保存良好，成为古气候和古海洋演变研究的重要替代性指标(Dennett等，2002；Boltovskoy，2017；张杰等，2020)。以往研究指出，真光层放射虫物种丰富、对甲藻和蓝藻等共生具有特异性选择(Zhang等，2018；Cheng等，2026)，其在海洋生态

中文引用格式：程夏雯, 李彤, 张兰兰, 梁湛林, Perera B, 孙冉菲, 杜岩. 2026. 温度驱动与地形诱导的Eauripik海脊两侧硅质放射虫深度梯度演替及其连通性. 中国科学: 地球科学, 56(9): 3592–3605, doi: 10.1360/SSTe-2025-0399
英文引用格式：Cheng X, Li T, Zhang L, Liang Z, Perera B, Sun R, Du Y. 2026. Temperature-controlled and topographically shaped depth gradient succession of siliceous radiolarians and their connectivity across the Eauripik Rise. Science China Earth Sciences, 69(9): 3535–3547, https://doi.org/10.1007/s11430-025-1918-6

© 2026《中国科学》杂志社

系统和硅碳循环中发挥着重要作用(Guidi等，2016；Llopis Monferrer等，2020)。在中深层，放射虫物种所在的Rhizaria类群是海洋中层水体唯一的生物硅生产者，构成了中层浮游动物生物量的重要组成部分(Biard等，2016；Laget等，2024)。最近，Chang等(2025)基于冲绳海槽生活在不同水层的放射虫组合，重建出末次冰消期以来北太平洋上层水体和中层水的演变。除了具备贯穿整个水柱分布属性外，硅质放射虫还携带“水圈-生物圈-地质圈”跨圈层生物地球化学循环的信息，但受限于深海观测技术与采样成本，现有深度剖面观测认知仍较薄弱(Cheng等，2026)。

热带西太平洋深水广布，具有完整的沟-弧-盆体系，分布着众多海山和海脊(马骏等，2020；汪嘉宁等，2022)。深海海山可通过增强水体垂直混合，将原生动物纤毛虫群落的连通性范围延伸至海山顶峰上方1000 m的水域(Zhao等，2023)；海山驱动的局部上升流能够促进深层海水中的营养盐输送到上层水体，并通过泰勒柱效应和中尺度涡旋传输，促进中-上层水域浮游生物大量繁殖(Dower和Mackas，1996；Ma等，2019)，对维持表层水生产力与生态系统起到重要作用(Kaneko等，2025)。目前，海脊地形对浮游生物的影响研究相对较少。与海山的孤立地貌特征相比，海脊是尺度更大、延伸范围更广的连续性海底山脉系统，其陡坡地形可通过改变洋流路径和诱发上升流等过程，塑造出复杂的水动力环境(Genin，2004)。在平均水深约4500 m的卡罗琳海盆，南北走向的Eauripik海脊相对高差超过2000 m，东、西形成两个次级海盆(Baldwin等，2017)，是研究浮游生物分布规律与地形隔离效应的理想场所。

因此，本研究率先利用Maxi型多联网，在卡罗琳海盆Eauripik海脊两侧4000 m深剖面上分别连续分9个水层进行浮游生物拖网采样，采用传统的形态鉴定方法，揭示硅质放射虫群落结构在0–4000 m水柱中的深度梯度变化特征，探讨其环境影响因素及海脊地形效应，旨在刻画热带海域海脊两侧浮游动物(硅质放射虫)在水文、营养物质与地形多重调控下的垂直分布格局与连通机制，为深入理解深海剖面生物-水文-地形耦合机制提供观测视角，为海洋生地化循环和古环境与古洋流演变过程重建提供关键观测数据和科学支撑。

2 材料与方法

2.1 样品采集

本项目研究团队于2023年搭载中国科学院海洋研究所“科学”号，参加国家自然科学基金委西太平洋科学考察航次，采用Maxi型多联网(Maxi Multinet Plankton Sampler，九联网，网衣孔径为63 μm)，于热带西太平洋卡罗琳海盆Eauripik海脊两侧：西卡罗琳海盆23E140-07站(又名Eauripik-W)和东卡罗琳海盆23N03-04站(又名Eauripik-E)，分别进行4000 m深剖面连续9层浮游生物拖网样品的采集，两个站位及采样具体信息如表1所示。现场基于ETOPO地形分析Eauripik海脊上3°N的水深大约2400 m，为提高Eauripik海脊两侧数据的可对比性，我们在两个站深度剖面上采用相同的分层拖网策略，即0–100、100–200、200–500、500–1000、1000–1500、1500–2400、2400–3000、3000–3500、3500–4000 m(图1A，表1)，现场将样品保存于5%的甲醛溶液中进行固定，冷藏保存，带回实验室处理。

2.2 样品前期处理与属种鉴定统计

多联网观测采集的样品在实验室内的前期处理流程，与以往研究(Itaki等，2003；Zhang等，2020)所用方法一致：首先，使用虎红染色剂染色区分死亡后的空壳和带有细胞质的活体；随后过筛、选取63–500 μm大小的部分，用纯净水冲洗以去除多余的浮色，最后将其均匀涂抹于若干张载玻片上，采用中性树胶和盖玻片封片，制成放射虫薄片。本研究关注硅质放射虫的生活深度分布格局，故文中分析的放射虫数据特指活体。

值得注意的是，某一深度水层中的浮游生物除了包含该水层实际生活的物种外，还可能混有自上层沉降而来、细胞质尚未完全降解且经染色识别的死壳，因此，为了准确识别出放射虫物种真实的生活深度层，本研究采用最为耗时的传统形态鉴定方法，而不是常用的环境DNA(eDNA)方法。在正置生物光学显微镜下，活体放射虫属种个体的形态学特征主要依据已公开发表的相关资料(Haeckel，1887；Takahashi和Honjo，1991；谭智源和陈木宏，1999；Matsuzaki等，2020；Zhang等，2020)和研究团队多年积累的海水中属种形态资料。根据前人研究经验，每个样品中放射虫鉴定300个个体，得到的物种相对丰度大于1%的置信度可达到95%；若鉴定数量为500个个体，置信度可提高至99%(Qiu等，2024)。本项研究中，为了提高统计数据的准确度，在活体放射虫较为丰富的真光层剖面，每层活体放射虫属种鉴定500个以上；在活体放射虫稀少的中深层剖面，每层活体放射虫属种则鉴定300个个体以上；若某层样品里的活体放射虫数量低于上述标准，则将该层所有放射虫薄片全部鉴定统计。

在浮游生物群落分析中，丰度(又称绝对丰度)与相对丰度是两个核心定量指标，用于描述不同类群在样品中的数量分布特征。放射虫丰度的定义为单位体积水体

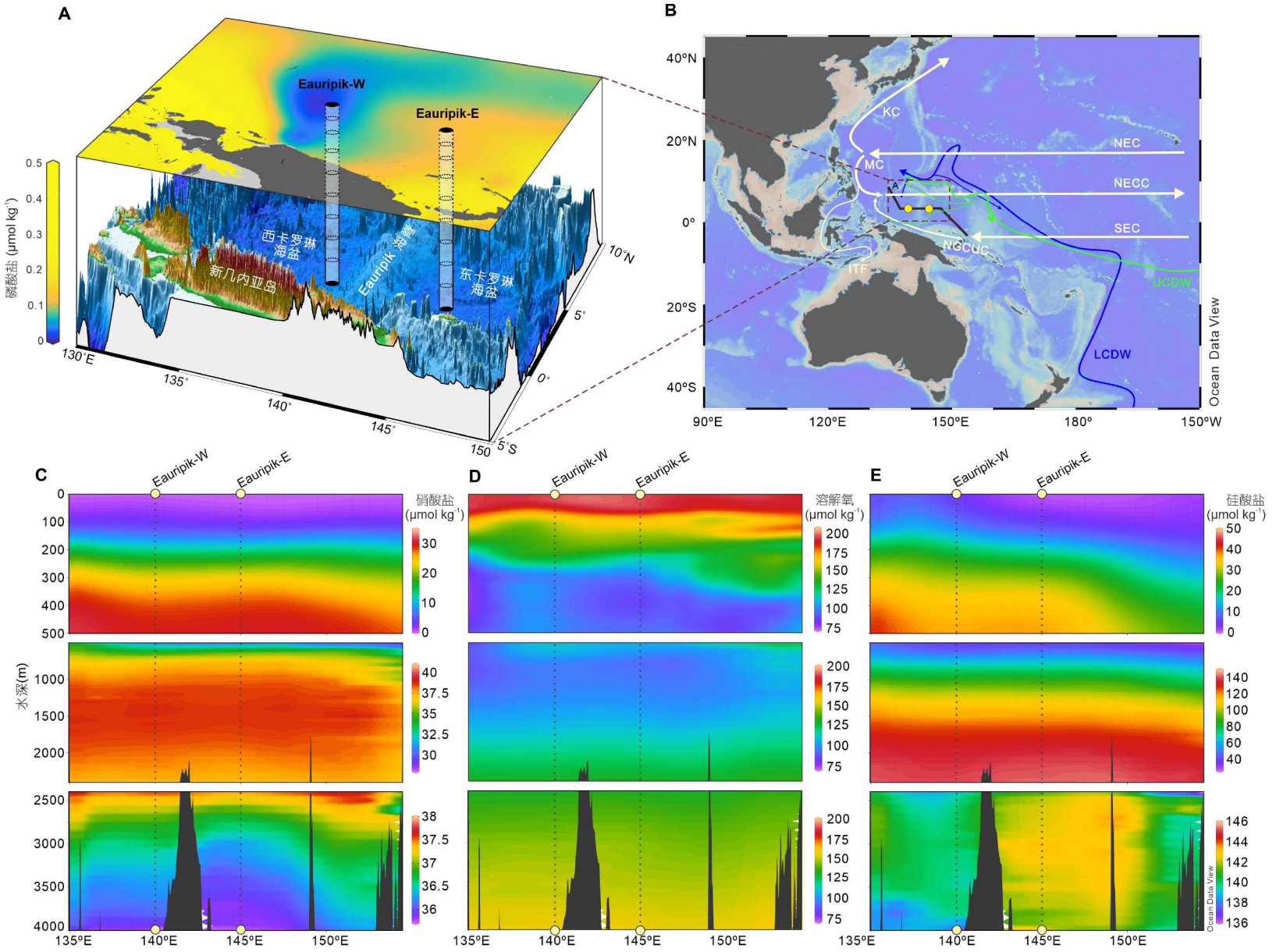


图 1 两个研究站位Eauripik-W和Eauripik-E的地理位置及其环境参数变化。(A) 卡罗琳海盆海底地势图与浅表层(50 m深)磷酸盐浓度变化；(B) 研究区域洋流示意图(据Kawabe和Fujio，2010；Hu等，2015；Zhang等，2023；武达等，2026)；(C)–(E) 硝酸盐浓度、溶解氧和硅酸盐浓度沿图1B中的断面(黑色线段)深度剖面变化特征。硝酸盐、磷酸盐、硅酸盐和溶解氧浓度数据引自世界海洋地图集(WOA23；https://www.ncei.noaa.gov/news/World-Ocean-Atlas-2023-v2)，其中，0–500 m的数据基于1955–2022年1°×1°(纬度×经度)分辨率的3月平均值，500–4000 m的数据则采用全年平均值

表1　研究站位信息及采样信息

站位名称	站位编号	经度(°E)	纬度(°N)	水深(m)	采样时间	浮游拖网深度(m)
Eauripik-W	23E140-07	140.00	3.00	4222	2023-03-24，01:23–04:23	0–4000(连续分9层)
Eauripik-E	23N03-04	144.99	3.01	4528	2023-03-15，05:56–08:56	0–4000(连续分9层)

中放射虫的个体数量(个 m^{-3})，反映放射虫在水体中的绝对数量分布特征，是衡量群落密度的核心指标。放射虫物种的相对丰度指某一物种个体数占浮游生物总个体数的百分比(%)，用于表征该物种在群落中的优势度。

2.3　数理统计分析

在不同层位的物种组成分析中，将相对丰度大于5%的物种界定为优势种，该类群可较好地反映群落的物种构成及其相对重要性。采用物种数量和香农-威尔指数(*H'*)来表征生物多样性(Shannon和Wiener，1949)。将物种出现-缺失数据转换为二元数据(出现=1，缺失=0)，利用SPSS 25软件(https://www.ibm.com/spss)对所有深度层活体放射虫物种的二元数据进行Q型聚类分析，旨在解析全水深剖面上活体放射虫的分布格局。此外，使用R语言pheatmap包计算物种与环境参数间的斯皮尔曼相关性指数并绘制相关性热图(Kolde，2025)，以探讨关键环境参数对放射虫优势种分布的影响。运用R语言metacom包(Dallas，2014)，根据放射虫属种的二元数据进行物种排序，并绘制随深度变化的热图。

所使用的温度和盐度数据来源于航次同一站位的CTD(Conductivity-Temperature-Depth)装置现场实测数据，叶绿素数据来自多联网设备自带的传感器现测数据。航次实测营养盐数据点稀少，1000–4000 m深只有4个点，而且Eauripik-E站0–1000 m深度层的营养盐实测数据缺失，因此本文相关分析所用的溶解氧、硝酸盐、磷酸盐和硅酸盐浓度数据均引自世界海洋地图集WOA23(https://www.ncei.noaa.gov/news/World-Ocean-Atlas-2023-v2)，其中，0–500 m的数据基于1955–2022年1°×1°(纬度×经度)分辨率的3月平均值，500–4000 m的数据则采用全年平均值(图1C–1E)。海洋洋流流场为2023年3月(与观测年月相同)平均值，数据来自哥白尼海洋环境观测服务(CMEMS)提供的海洋再分析数据GLORYS12V1。

3　结果

3.1　硅质放射虫活体群丰度与多样性

海域Eauripik海脊两侧4000 m深剖面上硅质放射虫活体群丰度变化如图2所示，在垂直方向上，两个站位的丰度值均在0–100 m水层达到最高峰，并随水深的增加呈逐渐减少的趋势。但在水平方向上，真光层中的硅质放射虫丰度均呈现西卡罗琳海盆低于东卡罗琳海盆的现象，尤其在上真光层(0–100 m)最为显著，东卡罗琳海盆的丰度(456 个 m^{-3})是西卡罗琳海盆(235 个 m^{-3})的近两倍；中层和深层水体中的硅质放射虫丰度则多呈现出西卡罗琳海盆高于东卡罗琳海盆的特点。

热带西太平洋水体中的硅质放射虫种类繁多，共鉴别出432个物种，其中，西卡罗琳海盆的站位物种数略高(355个物种)，东卡罗琳海盆出现332个物种；在垂向上，活体硅质放射虫物种数量最高出现在100–200 m层(113–115种)，最低出现在最深的3500–4000 m水层(24–38种)。香农-威尔指数表征的硅质放射虫群落多样性的垂直变化，在100–200 m达到峰值，之后随着水深的增加而逐渐降低(图2)。

3.2　优势种组成

随着水深的增加，硅质放射虫活体群的优势属种组成也随之发生了变化(表2)。浅表层水体(0–100 m深)相对丰度最高的硅质放射虫优势种是*Didymocyrtis tetrathalamus*，该种为典型的热带暖水种，其在Eauripik-W的相对丰度达到8.02%，在Eauripik-E的相对丰度更是高达17.31%；深表层水体(100–200 m深)中*Larcopyle buetschlii*(5.83%–6.87%)和*Larcopyle cervicornis*(5.15%–10.42%)成为主要优势种。

次表层水体(200–500 m深)中，在东、西卡罗琳海盆均占据显著优势的物种有*Lithelius spiralis*(4.53%–10.44%)和*Cladoscenium ancoratum*(3.14%–5.22%)；而*Archiperidium hexacantha*只在西卡罗琳海盆优势明显、未在东卡罗琳海盆呈现出优势，但该物种在东、西卡罗琳海盆的0–200 m水层中均具有较高的优势。此外，*L. spiralis*和*C. ancoratum*则在200–500 m及以下一至三层水体的群落里成为优势种(表2)；500–1000 m深水层中的优势物种出现了*Larcopyle weddellium*和*Litharachnium arachnodiscus*；1000–1500 m深水层中的优势物种则出现了*Cycladophora* cf. *davisiana*和*Saturnalis circularis*；1500–2400 m深水层新增了*Lithelius nerites*、*Enneaphormis enneastrum*、*Sethopilium macropus*等优势种。

2400–3000 m深水层以*Druppatractus hastatus*、*Cycladophora cornuta*为主要优势种；3000–3500 m深水层只有

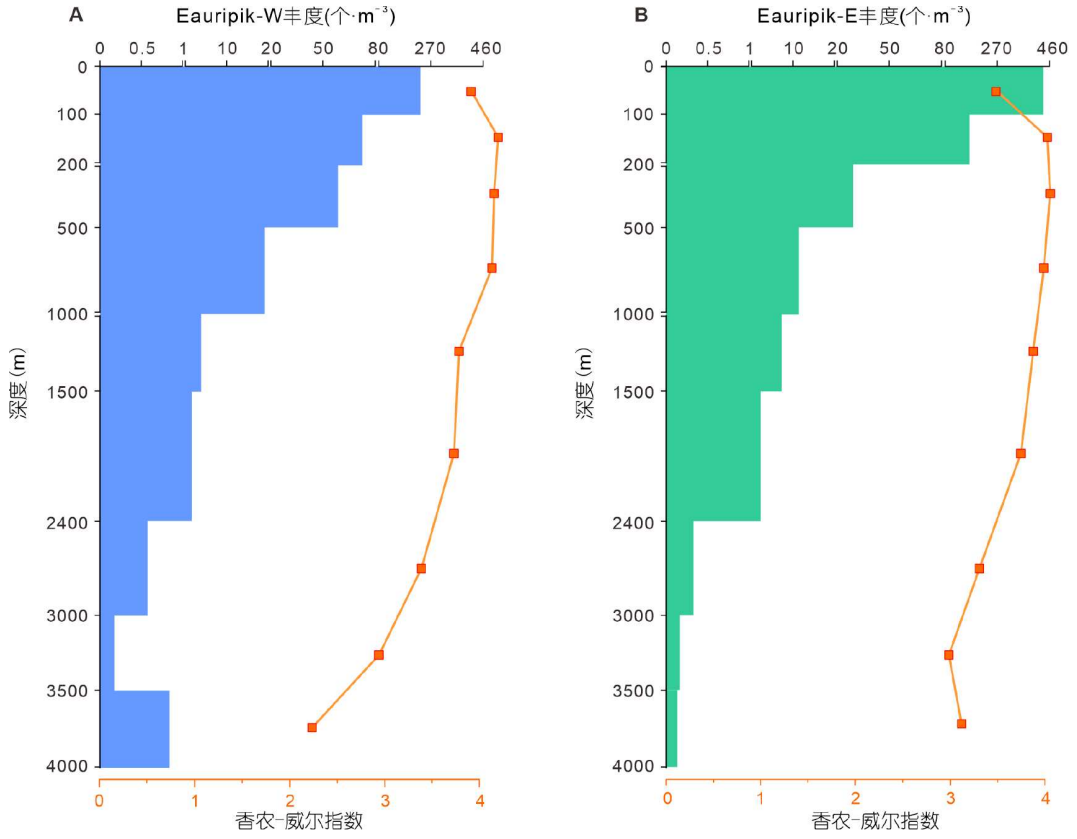


图 2　两个研究站位活体硅质放射虫丰度与香农-威尔指数随深度变化趋势图。（A）西卡罗琳海盆Eauripik-W站；（B）东卡罗琳海盆Eauripik-E站；图中横坐标和纵坐标均采用非线性标度

两个共有优势种*D. hastatus*和*Thecosphaera melitomma*，西卡罗琳海盆特有的优势种有*Axoprunum octatignum*和*Archibursa tripodiscus*、东卡罗琳海盆特有的优势种有*Sethopilium macropus*、*Lithocampana cf. tabulata*、*Cyrtolagena laguncula*等；近海底的3500–4000 m深水层则呈现更为明显的优势种组成差异，*Lithelius* cf. *spiralis*(53.66%)、*Litharachnium* cf. *tentorium*(8.29%)和*Thecosphaera sanfilippoae*(6.34%)只在西卡罗琳海盆占据优势；而*Druppatractus hastatus*(22.50%)、*Thecosphaera melitomma*(12.50%)和*Cinclopyramis trapezoides*(7.50%)只在东卡罗琳海盆占据优势(表2)。

3.3　相关性分析

相关性分析热图结果显示，0–100 m深水体中的优势种*Tetrapyle* group和*D. tetrathalamus*与温度、叶绿素浓度和溶解氧含量呈高度正相关，而且两者还与盐度呈中度正相关；100–200 m深水体中*L. cervicornis*与盐度、温度、叶绿素浓度呈显著正相关；同时，以上三个生活在真光层中的优势种与营养盐(硝酸盐、磷酸盐和硅酸盐)浓度均呈现出中高度负相关(图3)。生活在更深水体(100–500 m)的优势种*L. buetschlii*也出现与温度和盐度正相关、与营养盐负相关的现象，且相关系数降低；生活在真光层以深(>200 m)水层中占据优势的硅质放射虫物种则开始与硝酸盐浓度、磷酸盐浓度呈现正相关性，其中，2400 m以深水层中的优势种才开始与硅酸盐浓度呈现中度正相关，比如*C. cornuta*、*T. melitomma*、*A. octatignum*、*C. trapezoides*、*D. hastatus*和*C. trochus*；200–2400 m深的三四个水层中出现的优势种*C. ancoratum*、*L. weddellium*、*C.* cf. *davisiana*和*S. circularis*均与溶解氧呈中度负相关；在2400–4000 m深水层，东卡罗琳海盆优势种*Druppatractus hastatus*与硅酸盐浓度的相关性要明显高于西卡罗琳海盆(图3)。

3.4　聚类分析结果

基于不同深度水层中的硅质放射虫物种二元数据进行Q型聚类分析，结果如图4A所示，按海水深度梯度变化，明显分为四个群组，即0–200 m(表层水群组)、200–500 m(次表层水群组)、500–2400 m(中层水群组)和2400–4000 m(深层水群组)，每个群组分别指示了其最适生存的水深空间。有意思的是，海脊两侧站位的表层水

表2　4000 m深剖面不同水层中硅质放射虫主要优势种组成及其在两个站位中的相对丰度

水层深度(m)	硅质放射虫活体群主要优势种	相对丰度(%)	
		Eauripik-W	Eauripik-E
0–100	*D. tetrathalamus*	8.02	17.31
	A. hexacantha	10.22	11.41
	Tetrapyle group	6.61	6.31
100–200	*L. buetschlii*	6.87	5.83
	L. cervicornis	5.15	10.42
	A. hexacantha	8.15	11.25
200–500	*L. spiralis*	4.53	10.44
	L. buetschlii	2.79	7.63
	A. hexacantha	13.59	0.00
	C. ancoratum	3.14	5.22
500–1000	*L. spiralis*	8.11	10.83
	C. ancoratum	6.95	4.58
	L. weddellium	3.09	7.92
	L. arachnodiscus	3.47	5.42
1000–1500	*C. ancoratum*	8.38	5.37
	C. cf. *davisiana*	7.82	9.50
	S. circularis	6.70	7.44
	P. cf. *deflandrei*	5.59	1.65
	L. arachnodiscus	5.03	0.00
	L. spiralis	0.00	7.02
1500–2400	*S. circularis*	12.23	9.55
	C. cf. *davisiana*	10.79	8.54
	L. nerites	5.76	0.00
	E. enneastrum	5.04	0.00
	L. spiralis	0.00	14.57
	S. macropus	0.00	5.53
2400–3000	*D. hastatus*	12.69	16.83
	C. cornuta	10.45	11.88
	S. aculeata	8.21	0.00
	C. trochus	5.22	3.96
	A. tripodiscus	1.49	7.92
	S. macropus	0.00	6.93
3000–3500	*D. hastatus*	9.76	11.90
	T. melitomma	9.76	7.14
	A. octatignum	9.76	0.00
	A. tripodiscus	7.32	0.00
	S. macropus	0.00	9.52
	L. cf. *tabulata*	0.00	9.52
	C. laguncula	0.00	7.14
	C. trochus	0.00	7.14
	S. pseudopyriformis	0.00	7.14
3500–4000	*L.* cf. *spiralis*	53.66	0.00
	L. cf. *tentorium*	8.29	0.00
	T. sanfilippoae	6.34	0.00
	D. hastatus	1.46	22.50
	T. melitomma	0.00	12.50
	C. trapezoides	0.00	7.50

群组、次表层水群组和中层水群组分别聚集在最相近的小分支上，表明海脊两侧的群落结构在这三个深度空间层中均有很高的相似性(图4A)。但是，在深层水群组(2400–4000 m)的聚类模式显示，海脊两侧站位分别聚为各自独立的小分支，反映Eauripik海脊两侧深水体中硅质放射虫的群落结构存在较大差异(图4A)。

4　讨论

4.1　海水温度调控活体放射虫物种深度梯度演替

在海洋生态系统中，物理海洋环境是塑造浮游生物群落结构与分布格局的核心驱动力(Welling和Pisias，1998)。基于活体放射虫物种二元数据的深度梯度热图分析结果，如图5所示，硅质放射虫群落结构从表层至深层呈明显的热生态位分化，即随着水深的增加，放射虫属种组成发生改变，我们据此推测在放射虫群落结构深度梯度(生态位)演替(物种有或无)过程中，海水温度起主控作用。这与以往研究结果一致：基于海底沉积物中放射虫化石群研究发现，放射虫的分布存在地理差异，热带低纬和寒冷的高纬海域放射虫群落结构明显不同(Boltovskoy和Correa，2016；Hernández-Almeida等，2017)；基于西北太平洋40个纬度真光层中活体放射虫物种二元数据分析，发现暖流黑潮影响下的区域和寒流亲潮影响下的区域属种组成不同(Zhang等，2018)；高纬鄂霍茨克海生活在次表层水体的优势种*C. davisiana*在低纬温暖的菲律宾海只在1000 m以深的水体中出现(Nimmergut和Abelmann，2002；Matsuzaki等，2020)。但在同等温度条件下或相同生态位中，其他环境要素(盐度、溶解氧和营养盐浓度等)对放射虫物种量的高低分布则起着重要作用(McMillen和Casey，1978；Matsuzaki等，2020；Zhang等，2020；Cheng等，2026)，这将在后面4.2节进行讨论。

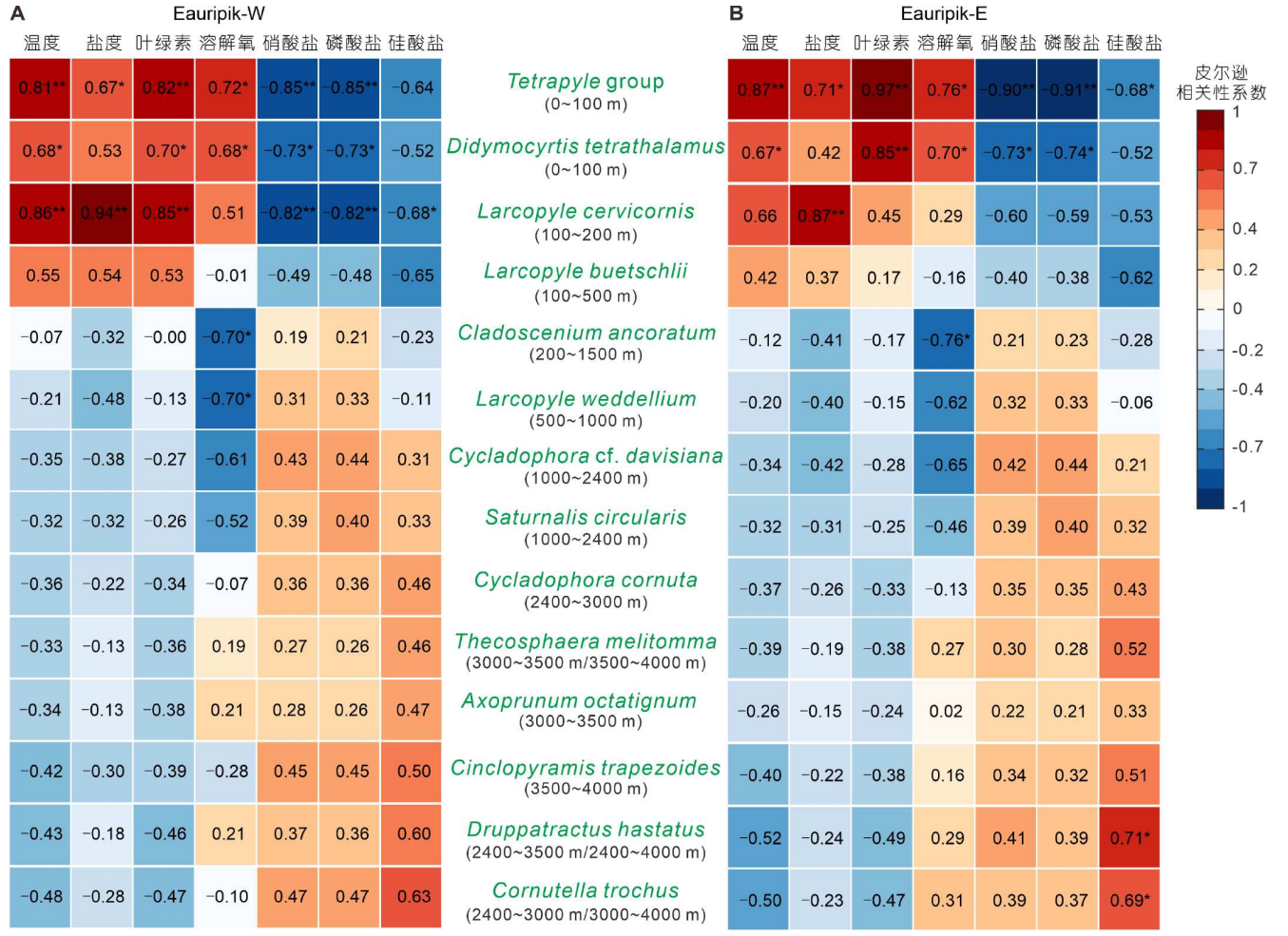


图 3　两个研究站位Eauripik-W和Eauripik-E不同水层的主要优势种与环境参数的相关性指数热图。相关性的显著性水平以星号标示，“*”代表在0.05级别(双尾)相关性显著，“**”代表在0.01级别(双尾)相关性显著

温度作为影响海洋浮游生物生存、代谢与分布的核心环境要素，对活体放射虫垂向不同水深中出现的物种差异变化尚缺乏系统认知。图5所示的群落结构垂直分布格局与温度垂向梯度的耦合度高，温度的调控作用可能主要通过温度阈值实现对物种生态位的分化。根据图5提供的三个关键温度阈值界线(24、8和1.8 ℃)，可以将硅质放射虫属种深度梯度演变划分为四类温度生态型：高温混合层种、温跃层种、低温种和冷水种。24 ℃温度阈值位于200 m深度，是表层暖水区与温跃层的分界，在该深度物种组成更替速率明显高于其他深度，物种发生了明显周转变化(图5A)，高温混合层种在低于24 ℃温度阈值的区域迅速消减，更替为温度偏好范围更广的温跃层种；8 ℃温度阈值位于500 m深度，连接着温跃层和中层低温区，由温跃层种替换为适应更低温度环境的低温种；1.8 ℃温度阈值位于2400 m深度，是中层低温区与深层冷水区的分界线，区分了低温种与冷水种；低于1.8 ℃的冷水环境为部分物种提供了专属生态位，形成与低温群落相异的深层冷水属种类群。环境过滤理论认为，环境决定着区域物种库中的哪些物种可以进入并留存于该环境中，某一类型的环境中只包含适合在该环境内生存的物种(Kraft等，2015；许驭丹等，2019)。在垂直梯度方向上，温度成为卡罗琳海盆放射虫生态过滤的主导因素，通过温度阈值实现了对放射虫物种生态位的分化。

高温混合层种(>24 ℃，0–200 m)以*D. tetrathalamus*、*Tetrapyle* group、*L. cervicornis*为典型代表，主要生活在0–200 m的暖水区(表2和图6)，适温区间为24–30 ℃(图5)。以往研究也指出*D. tetrathalamus*和*Tetrapyle* group在西太平洋和东印度洋的沉积物分布与高温高盐的水团密切相关(Chang等，2003；Qiu等，2021)。邱卓雅等(2021)基于海底表层沉积物中*D. tetrathalamus*和*Tetrapyle* group与上层水体环境参数的RDA分析结果也显示两者与温度呈正相关、与营养盐相关性较小，这与本文水体中

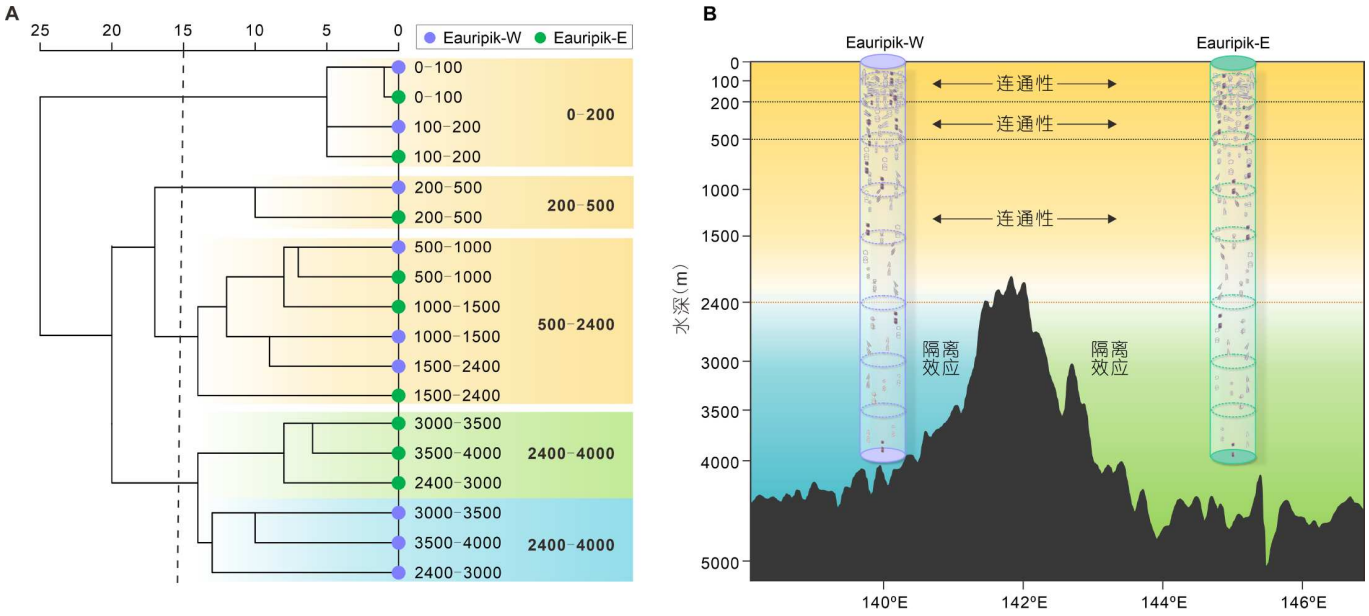


图 4　（A）基于不同深度水层中硅质放射虫物种二元数据的Q型聚类分析结果；（B）基于Q型聚类分析结果构建的Eauripik海脊地形隔离效应示意图

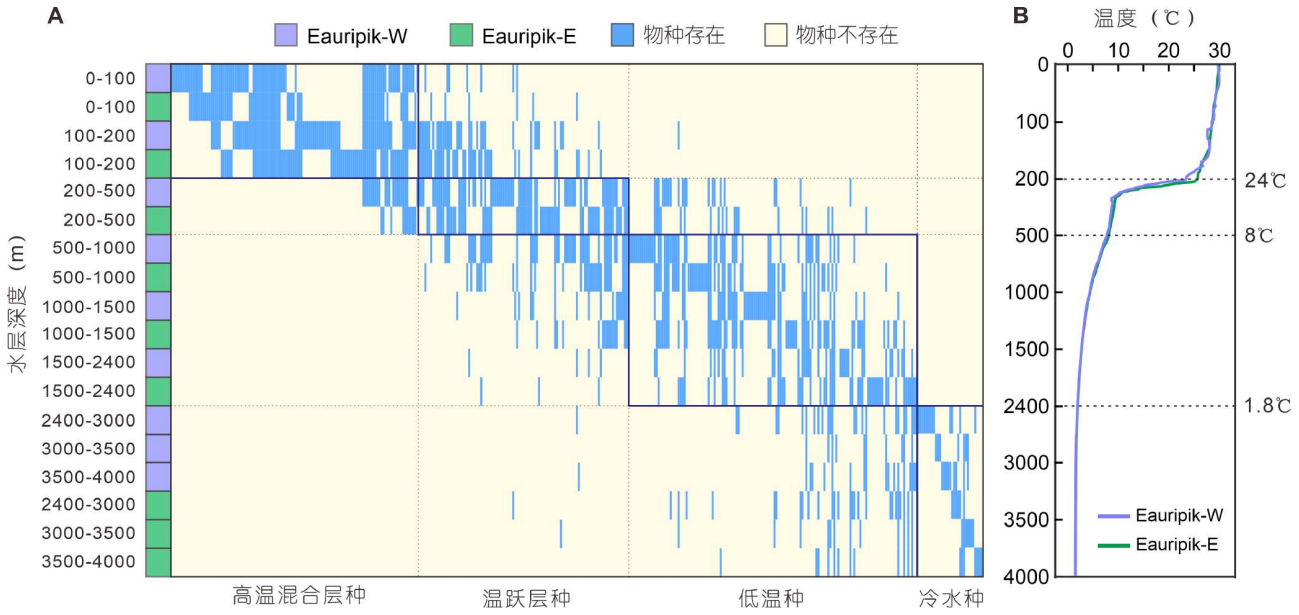


图 5　研究区域活体放射虫物种在不同水层的热生态位分化。（A）基于物种二元(有或无)数据分析得到的活体放射虫属种组成随深度变化热图；（B）两个站位同步观测的温度随水深变化剖面图

的观测数据结果相一致(图3)。如图3所示，*D. tetrathalamus*、*Tetrapyle* group和*L. cervicornis*相对丰度与温度和叶绿素呈现最强的显著正相关关系、与营养盐呈显著负相关，这可能与它们生活周期短且具有共生藻的生活习性有关(Welling和Pisias，1998；Zhang等，2018)。

如图5所示，在高温混合层种和低温种之间的过渡类型温跃层种的深度变化大，这可能与该深度的采样分层不够细密有关，同时，温跃层种可能会受温度变化幅度较大影响。图3表明*L. buetschlii*与温度仅呈现出中度正相关性，其相对丰度在100–500 m水层中占据优势(表2，图6)；有研究发现*L. buetschlii*在东热带大西洋(Boltovskoy等，1996)和中高纬度海域均有存在(Itaki等，2008)，Ishitani和Takishita(2015)基于分子学证据指出*L. buetschlii*幼体与成体在日本海分别位于200 m以浅和200 m以深，并认为快速无性繁殖的生活习性使其能维持较宽广的深度垂直生存空间。

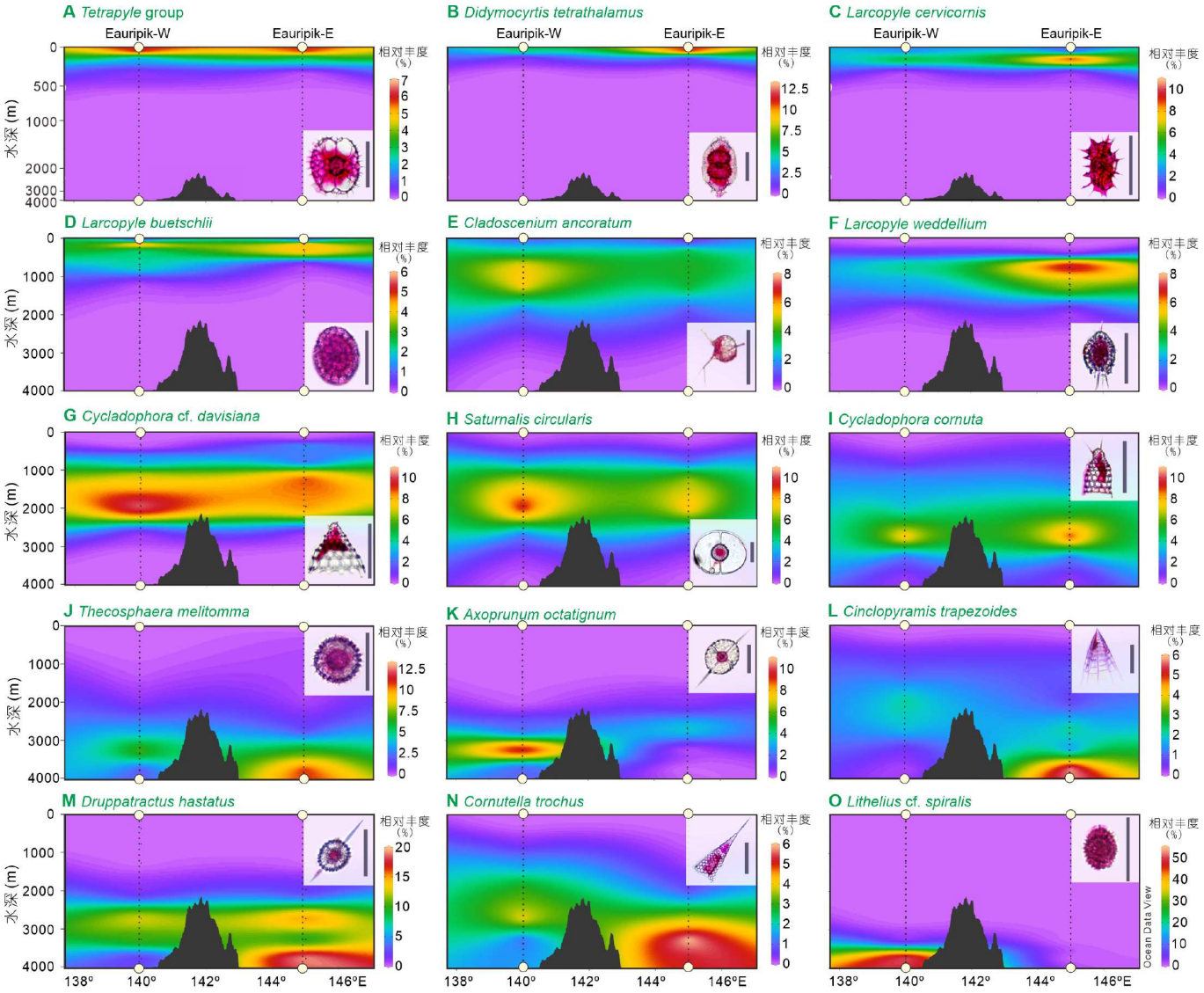


图 6　两个站位不同水层中的硅质放射虫优势种及其相对丰度随水深变化。每个图右下角/右上角的子图分别为该放射虫优势种的光学显微照片，灰色线段为100 μm比例尺

相较于高温混合层种和温跃层种，低温种(1.8–8 ℃，500–2400 m)普遍耐受更低的温度。该类群以*C. ancoratum*、*L. weddellium*、*Cycladophora* cf. *davisiana*和*S. circularis*为典型代表，主要生活在温度相对较低的中深层水区域(500–2400 m；图6)；在溶解氧浓度深度剖面上，该深度水层位于低氧区(图1D)。从图3可以看出，不同于浅水种，该四个低温种均与营养盐呈现出正相关性、与溶解氧呈现显著高度或中度负相关关系，表明它们对热带太平洋低氧区有较强的适应性。Iizuka等(2024)发现*L. weddellium*在南大洋60°S以南海域分布在400 m深度；在亚热带海域菲律宾海北部区域*L. weddellium*主要栖息在500–1000 m的深度(Matsuzaki等，2020)。可见，该种受海水温度影响，在热带海域生活深度会增加。

冷水种(<1.8 ℃，2400–4000 m)类群包括*C. cornuta*、*T. melitomma*、*D. hastatus*、*C. hastatus*、*A. octatignum*、*C. trapezoides*和*Lithelius* cf. *spiralis*(图6)，偏好温度极低的冷水域。它们的相对丰度与营养盐呈正相关关系，尤其与硅酸盐的正相关性最高(图3)，表明这些冷水种能够很好地反映出深层洋流活动对水体环境参数的改变。同理，高温混合层种可以指示混合层水体环境变化，温跃层种和低温种分别作为温跃层和中深层水体环境变化的替代性指标。探究温度梯度驱动放射虫垂直分异的规律，不仅为理解热带海域放射虫的深度分布模式提供观测证据，而且为重建区域古水团和古环境演变规律提供重要的全水深剖面上不同水层的生物组合指标。

4.2 地形诱导的硅质放射虫生活深度模式及其环境适应

4.2.1 海脊上方水体物种的连通性

空间域上，热带西太平洋卡罗琳海盆硅质放射虫丰度显著低于其周边边缘海，在最为丰富的水层(0–100 m)中硅质放射虫丰度值分别为235和456 个 m^{-3}；然而，南海0–75 m丰度峰值高达3339 个 m^{-3}(胡维芬等，2015)，日本海放射虫(排除稀孔虫量)丰度略高、峰值介于252–688 个 m^{-3}(Ishitani和Takahashi，2007)，这可能受营养盐的区域差异影响，边缘海具有更高的营养盐补给，除了具有丰富的陆源输入外，陆架上升流也携带氮磷等营养盐元素，支撑高生产力；相反，热带西太平洋卡罗琳海盆区域属于典型的寡营养海区，缺乏丰富的陆源营养盐输入，营养盐主要依赖大洋环流的远距离输送与深层水体混合补给，补给强度远低于边缘海，导致整体生产力偏低。这一规律与Yamashita等(2002)的研究结论一致，其发现赤道太平洋上部1000 m水层中放射虫总量呈西向东递增趋势，与赤道太平洋营养盐西低东高的分布趋势吻合，佐证了营养盐是调控放射虫区域丰度变化的关键因素。

此外，研究区所处的西太平洋暖池为大气提供丰富的水蒸气和热量，释放潜热，引发强对流和大量降雨，导致海面盐度较低(图7A)(Chen等，2004)，并在与中太平洋冷咸水体之间存在明显盐度锋面(Cravatte等，2009)，靠近盐度锋面的东卡罗琳海盆表层水的磷酸盐浓度高于靠近暖池低盐核心区的西卡罗琳海盆(图1A)。对比混合层上部海域(0–100 m)东、西卡罗琳海盆丰度变化，推测与营养物质局部分布不均有关。有研究指出，硝酸盐(氮)是真光层中浮游植物生长的主要限制性营养盐，在热带西太平洋氮资源极度匮乏的环境中，磷酸盐会取代硝酸盐成为控制浮游生物丰度的关键变量(Moore等，2008)。生活在真光层中的硅质放射虫属种大部分具有光合藻类(Zhang等，2018)，东卡罗琳海盆更高的磷酸盐浓度在促进光合藻类生长的同时，也会提升该海域硅质放射虫群落的繁盛。

热带西太平洋Eauripik海脊上方的东、西卡罗琳海盆，按深度梯度形成了混合层(0–200 m)、跃层(200–500 m)和中深层(500–2400 m)三个深度变化空间，同时，每一个深度空间内Eauripik海脊两侧硅质放射虫群落结构相似，表明Eauripik海脊上方东卡罗琳海盆和西卡罗琳海盆具有很好的物种连通性(图4)。基于流场观测，研究区在三个深度空间上的流场方向在东、西卡罗琳海盆采样站位基本保持一致：两站位在混合层(0–200 m)处东南-西北走向的南赤道流(South Equatorial Current，SEC)的影响控制(图1B)；跃层(200–500 m)两个站位则受到东向的次表层逆流影响；中深层(500–2400 m)则共同受中层洋流主导(图7C–7E)。海流流场为放射虫提供了水平扩散的水动力条件，同时，特定的温度和盐度水文条件促使硅质放射虫群落结构保持稳态，最终形成Eauripik海脊两侧上方硅质放射虫群落结构在三个深度空间上均具有良好的连通格局(图4B)。

4.2.2 海脊地形对两侧物种的隔离效应

与上-中层水体的连通性不同，东、西卡罗琳海盆硅质放射虫在深层水体表现出明显的地理隔离。在聚类分析中，两个站位2400–4000 m深度的样品分别形成各自的独立分支(图4A)，表明Eauripik海脊两侧的硅质放射虫群落结构显著不同(图4B)。事实上，西卡罗琳海盆的优势属种*Lithelius* cf. *spiralis*、*A. octatignum*、*Stylodictya aculeata*和*Thecosphaera sanfilippoae*等在东卡罗琳海盆未被发现或相对丰度非常低(表2，图6)，其中，*Lithelius* cf. *spiralis*在西卡罗琳海盆3500–4000 m深度层丰度达0.44 个 m^{-3}(相对丰度为54%)，*A. octatignum*在3000–3500 m深度层丰度为0.016 个 m^{-3}(相对丰度为10%)。与之相应，东卡罗琳海盆优势种*Cinclopyramis trapezoides*、*Comutella trochus*、*D. hastatus*和*Thecosphaera melitomma*则在西卡罗琳相对丰度很低(表2，图6)。东、西卡罗琳海盆硅质放射虫属种组成的差异与海脊地形有关，水深超2000 m的海脊构成了巨大的物理阻隔屏障，对深层水体(2400–4000 m)的隔离效应尤为突出(图7F)，直接阻断了深层放射虫的水平扩散过程，限制了东、西两个海盆深层硅质放射虫群落的物种迁移与基因交流，导致海脊两侧深层水体中物种组成结构相对独立的硅质放射虫生态单元。

海脊隔离效应的形成源于物种对海脊两侧差异化生境的适应性选择。从图7B所示的温盐点聚图可以看出，西卡罗琳海盆和东卡罗琳海盆4000 m深的水文环境参数有显著不同。太平洋深层西边界流是起源于南极绕极流的太平洋经向翻转环流深层部分，由两分支U-PMOC和L-PMOC(Upper and Lower Branches of the Deep Part of the Pacific Meridional Overturning Circulation)组成；其中，U-PMOC在雅浦-马里亚纳海沟海域位于2000–3750 m，携带富营养的上层绕极水(Upper Circumpolar Deep Water，UCDW)和北太平洋深层水(North Pacific Deep Water，NPDW)；L-PMOC大约位于3750 m以深，携带低温(<1.2 ℃)、高盐、高溶解氧和低硅酸盐的下层绕极水(Lower Circumpolar Deep Water，LCDW)(图1B；汪嘉宁

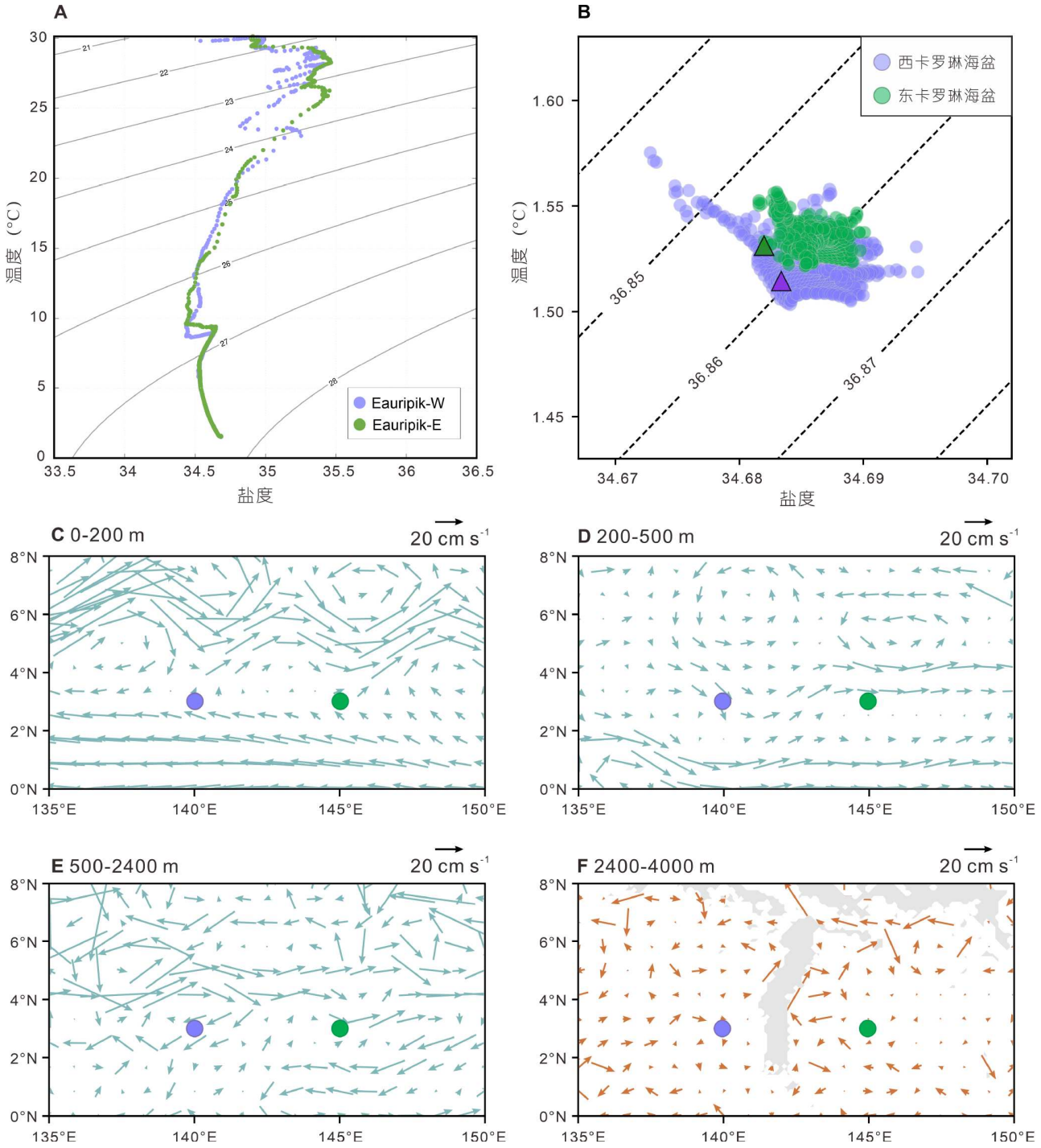


图 7　研究站位温盐点聚图及其所在区域流场图。（A）0–4000 m温盐点聚图，数据来自航次现场CTD实测数据；（B）东卡罗琳海盆和西卡罗琳海盆4000 m深度的温盐点聚图，圆点表示两个海盆的WOA23数据，三角形代表研究站位在4000 m处的CTD实测数据；（C）0–200 m深度流场图；（D）200–500 m深度流场图；（E）500–2400 m深度流场图；（F）2400–4000 m深度流场图。海洋洋流流场为2023年3月数据，来自哥白尼海洋环境观测服务(CMEMS)提供的海洋再分析数据GLORYS12V1

等，2022)。基于西卡罗琳海盆和Eauripik海脊上布设的锚系潜标直接观测证据，Zhang等(2023)发现U-PMOC在11月至次年4月自西向东流。可见，在本研究观测期内，富含营养盐的U-PMOC从西卡罗琳海盆流向东卡罗琳海盆，但受到Eauripik海脊(大约2400 m深)的阻挡作用，只能部分进入东卡罗琳海盆，这可能会引起该深度层西卡罗琳海盆的营养盐偏高，这与图1C硝酸盐浓度剖面变化是一致的；本文观测数据也显示，西卡罗琳海盆活体放

射虫总丰度在2400–3000 m水层也显著高于东卡罗琳海盆(图2)。此外，低硅酸盐的L-PMOC在春季经雅浦海沟进入西卡罗琳海盆(汪嘉宁等，2022；Wang等，2023)后，自西向东流的过程中受Eauripik海脊的阻隔，无法大量进入东卡罗琳海盆，致使西卡罗琳海盆近底层硅酸盐含量显著低于东卡罗琳海盆；这与图1E硅酸盐浓度剖面变化也是一致的，即东卡罗琳海盆深层的硅酸盐浓度明显偏高。与硅酸盐相关性最高的两个优势种*D. hastatus*和*C. trochus*在东卡罗琳海盆的相对丰度明显高于西部(图3、6M和6N)，进一步验证了Cheng等(2026)在热带东印度洋*D. hastatus*分布与高硅酸盐浓度密切相关的结论。与硅酸盐浓度均呈中度相关的*T. melitomma*和*C. trapezoides*相对丰度也呈现出东卡罗琳海盆明显高于西卡罗琳海盆(图3、6I和6L)。然而，西卡罗琳海盆的两个优势种*A. octatignum*(3000–3500 m层)和*Lithelius* cf. *spiralis*(3500–4000 m层)相对丰度显著高于东卡罗琳海盆(图6，表2)，表明其对U-PMOC和L-PMOC影响显著的西卡罗琳海盆深层水生境具有更好的适应性。可见，Eauripik海脊的物理阻隔作用影响了海流的扩散范围，进而造成东、西卡罗琳海盆深层生物生存环境的差异，形成了两侧海盆不同的优势物种分布格局。

此外，卡罗琳海盆海底地形的空间异质性还会影响深水硅质放射虫的丰度。西卡罗琳海盆近底层(3500–4000 m)硅质放射虫丰度值不仅高于其上两层(3000–3500、2400–3000 m)，而且还明显高于东卡罗琳海盆(图2C)。这一观测现象可能与西卡罗琳海盆观测站位更靠近Eauripik海脊有关(图1A)。一般认为，海脊地形会激发强烈的内潮汐，而内潮汐会通过驱动深海垂直混合，促使海底沉积物悬浮、上覆扩散(Read和Pollard，2017)；同时，海脊对深层洋流构成阻隔，当洋流冲击海脊陡坡时，会被迫向上抬升(Zavala Sansón和Provenzale，2009)。这些过程促使沉积物中的部分营养盐扩散至深层水体，为硅质放射虫壳体构建和代谢活动提供必要物质支撑，最终导致西卡罗琳海盆近底层硅质放射虫丰度偏高。

5 结论

作为热带海域首个拓展至4000 m深的深海剖面观测研究，本文利用大型多联网在热带西太平洋Eauripik海脊两侧全水深剖面上一次性连续分9个深度水层采集的浮游生物样品，以硅质放射虫为例，揭示海脊两侧浮游动物群落深度梯度演替变化及其调控因素。主要获得三点新认识。

(1)观测发现Eauripik海脊两侧硅质放射虫总丰度峰值均出现在0–100 m层，随水深增加而递减，但海底地形的空间异质性会影响近底层水体中硅质放射虫丰度的高低。此外，优势种组成随深度变化而逐渐发生改变，生活在真光层中的优势种因其具有光合共生藻类而对温度、叶绿素、盐度和溶解氧具有显著正相关关系，生活在中深层低氧区的优势种则与溶解氧呈现显著负相关关系、开始与营养物质呈正相关关系，生活在海脊顶部以深的优势种主要与营养物质呈正相关关系，尤其是与硅酸盐的相关系数最高。

(2)温度是驱动放射虫垂向属种更替的主控因素。物种二元数据热图分析表明温度驱动放射虫属种垂向分布演替，从表层至深层呈明显的热生态位分化，若以24、8和1.8 ℃为关键温度阈值，划分为四个深度层水体环境指示的放射虫组合型：*Didymocyrtis tetrathalamus*和*Tetrapyle* group等高温混合层种(>24 ℃，0–200 m)；*Larcopyle buetschlii*温跃层种(8–24 ℃，100–500 m)；*Cladoscenium ancoratum*、*Larcopyle weddellium*、*Cycladophora* cf. *davisiana*和*Saturnalis circularis*低温种(1.8–8 ℃，500–2400 m)；*Thecosphaera melitomma*、*Axoprunum octatignum*和*Druppatractus hastatus*等冷水种(<1.8 ℃，2400–4000 m)。

(3)海脊地形在浮游生物群落组成连通性上起着重要的隔离屏障作用。聚类分析结果表明Eauripik海脊以深两侧群落结构不同，受到地形屏障作用引起的南大洋绕极深层水分布不均的影响，绕极深层水因地形屏障而改变其路径与分布，引发两侧生境差异，致使海脊两侧放射虫属种分布存在差异；但在海脊以浅的两侧群落结构呈现出三层且每层均具有良好连通性的垂直生存空间，这与东、西卡罗琳海盆中上层海流的一致性有关。

致谢 本研究的数据及样品采集由“科学”号科考船实施(航次编号：NORC2022-09、NORC2020-09)，特此致谢。

参考文献

胡维芬, 张兰兰, 陈木宏, 等. 2015. 南海断面春季活体放射虫生态分布及其对环境的响应. 中国科学: 地球科学, 45: 83–98
马骏, 宋金明, 李学刚, 等. 2020. 西太平洋Y3海山对营养盐的影响及其生态环境效应. 地学前缘, 27: 322–331
邱卓雅, 张兰兰, 胡邦琦, 等. 2021. 菲律宾海及其邻近海域表层沉积物中放射虫的分布对不同区域环境的响应. 海洋地质与第四纪地质, 41: 87–101
谭智源, 陈木宏. 1999. 中国近海的放射虫. 北京: 科学出版社. 404
汪嘉宁, 马强, 王凡, 等. 2022. 西太平洋深层西边界流研究进展. 地球科学进展, 37: 26–36
武达, 张航, 汪嘉宁, 等. 2026. 西太平洋东卡罗琳海盆深层环流特征及其机制. 海洋与湖沼, 57: 22–32
许驭丹, 董世魁, 李帅, 等. 2019. 植物群落构建的生态过滤机制研究进

展. 生态学报, 39: 2267–2281
张杰, 张兰兰, 陈木宏, 等. 2020. 现代放射虫的高阶分类现状及其生态学意义. 微体古生物学报, 37: 82–98
Baldwin K E, Mountain G S, Rosenthal Y. 2017. Sediment waves in the Caroline Basin suggest evidence for Miocene shifts in bottom water flow in the western equatorial Pacific. Mar Geol, 393: 194–202
Biard T, Stemmann L, Picheral M, et al. 2016. *In situ* imaging reveals the biomass of giant protists in the global ocean. Nature, 532: 504–507
Boltovskoy D. 2017. Vertical distribution patterns of Radiolaria Polycystina (Protista) in the World Ocean: Living ranges, isothermal submersion and settling shells. J Plankton Res, 39: 330–349
Boltovskoy D, Correa N. 2016. Biogeography of Radiolaria Polycystina (Protista) in the World Ocean. Prog Oceanogr, 149: 82–105
Boltovskoy D, Oberhänsli H, Wefer G. 1996. Radiolarian assemblages in the eastern tropical Atlantic: Patterns in the plankton and in sediment trap samples. J Mar Syst, 8: 31–51
Chang F M, Zhuang L H, Li T G, et al. 2003. Radiolarian fauna in surface sediments of the northeastern East China Sea. Mar Micropaleontol, 48: 169–204
Chang H, Zhang L L, Zheng X F, et al. 2025. Deglacial and Holocene evolution of North Pacific upper and intermediate ocean circulation. Paleoceanog Paleocl, 40: e2024PA005061
Chen G, Fang C Y, Zhang C Y, et al. 2004. Observing the coupling effect between warm pool and “rain pool” in the Pacific Ocean. Remote Sens Environ, 91: 153–159
Cheng X W, Zhang L L, Perera B G D O, et al. 2026. Vertical change of living siliceous radiolarians and their responses to water masses in the tropical Southeast Indian Ocean in spring. J Ocean Limnol, doi: 10.1007/s00343-025-5139-4
Cravatte S, Delcroix T, Zhang D X, et al. 2009. Observed freshening and warming of the western Pacific Warm Pool. Clim Dyn, 33: 565–589
Dallas T. 2014. metacom: An R package for the analysis of metacommunity structure. Ecography, 37: 402–405
Dennett M R, Caron D A, Michaels A F, et al. 2002. Video plankton recorder reveals high abundances of colonial Radiolaria in surface waters of the central North Pacific. J Plankton Res, 24: 797–805
Dower J F, Mackas D L. 1996. “Seamount effects” in the zooplankton community near Cobb Seamount. Deep-Sea Res Part I-Oceanogr Res Pap, 43: 837–858
Genin A. 2004. Bio-physical coupling in the formation of zooplankton and fish aggregations over abrupt topographies. J Mar Syst, 50: 3–20
Guidi L, Chaffron S, Bittner L, et al. 2016. Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean. Nature, 532: 465–470
Haeckel E. 1887. Report on the Radiolaria collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–1876. Challenger Zoology, 18: 1–1803
Hernández-Almeida I, Cortese G, Yu P S, et al. 2017. Environmental determinants of radiolarian assemblages in the western Pacific since the last deglaciation. Paleoceanography, 32: 830–847
Hernández-Almeida I, Boltovskoy D, Kruglikova S B, et al. 2020. A new radiolarian transfer function for the Pacific Ocean and application to fossil records: Assessing potential and limitations for the last glacial-interglacial cycle. Glob Planet Change, 190: 103186
Hu D X, Wu L X, Cai W J, et al. 2015. Pacific western boundary currents and their roles in climate. Nature, 522: 299–308
Iizuka M, Itaki T, Seki O, et al. 2024. Radiolarian assemblages related to the ocean-ice interaction around the East Antarctic coast. J Micropalaeontol, 43: 37–53
Ishitani Y, Takahashi K. 2007. The vertical distribution of Radiolaria in the waters surrounding Japan. Mar Micropaleontol, 65: 113–136
Ishitani Y, Takishita K. 2015. Molecular evidence for wide vertical distribution of the marine planktonic protist *Larcopyle buetschlii* (Radiolaria) in a semi-enclosed marginal sea. J Plankton Res, 37: 851–856
Itaki T, Ito M, Narita H, et al. 2003. Depth distribution of radiolarians from the Chukchi and Beaufort Seas, western Arctic. Deep-Sea Res Part I-Oceanogr Res Pap, 50: 1507–1522
Itaki T, Minoshima K, Kawahata H. 2008. Radiolarian flux at an IMAGES site at the western margin of the subarctic Pacific and its seasonal relationship to the Oyashio Cold and Tsugaru Warm currents. Mar Geol, 255: 131–148
Jian Z M, Wang Y, Dang H W, et al. 2022. Warm pool ocean heat content regulates ocean-continent moisture transport. Nature, 612: 92–99
Kaneko H, Tanaka T, Wakita M, et al. 2025. Topographically driven vigorous vertical mixing supports mesoscale biological production in the Tsugaru Gyre. Nat Commun, 16: 3656
Kawabe M, Fujio S. 2010. Pacific ocean circulation based on observation. J Oceanogr, 66: 389–403
Kolde R. 2025. pheatmap: Pretty Heatmaps. R package version 1.0.13, https://CRAN.R-project.org/package=pheatmap
Kraft N J B, Adler P B, Godoy O, et al. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. Funct Ecol, 29: 592–599
Laget M, Drago L, Panaïotis T, et al. 2024. Global census of the significance of giant mesopelagic protists to the marine carbon and silicon cycles. Nat Commun, 15: 3341
Llopis Monferrer N, Boltovskoy D, Tréguer P, et al. 2020. Estimating biogenic silica production of Rhizaria in the global ocean. Glob Biogeochem Cycle, 34: e2019GB006286
Ma J, Song J M, Li X G, et al. 2019. Environmental characteristics in three seamount areas of the Tropical Western Pacific Ocean: Focusing on nutrients. Mar Pollut Bull, 143: 163–174
Matsuzaki K M, Itaki T, Sugisaki S. 2020. Polycystine radiolarians vertical distribution in the subtropical Northwest Pacific during spring 2015 (KS15-4). Paleontol Res, 24: 113–133
McMillen K J, Casey R E. 1978. Distribution of living polycystine radiolarians in the Gulf of Mexico and Caribbean Sea, and comparison with the sedimentary record. Mar Micropaleontol, 3: 121–145
Moore C M, Mills M M, Langlois R, et al. 2008. Relative influence of nitrogen and phosphorous availability on phytoplankton physiology and productivity in the oligotrophic sub-tropical North Atlantic Ocean. Limnol Oceanogr, 53: 291–305
Nimmergut A, Abelmann A. 2002. Spatial and seasonal changes of radiolarian standing stocks in the Sea of Okhotsk. Deep-Sea Res Part I-Oceanogr Res Pap, 49: 463–493
Qiu Z Y, Zhang L L, Xiang R, et al. 2021. Biodiversity of radiolarians in surface sediments from the East Indian Ocean and their implication for water masses. Deep-Sea Res Part I-Oceanogr Res Pap, 177: 103625
Qiu Z Y, Zhang L L, Yang Y P, et al. 2024. Significant terrigenous dilution affected biogenic deposits in the Bay of Bengal during the last deglaciation to glaciation. Glob Planet Change, 238: 104477
Read J, Pollard R. 2017. An introduction to the physical oceanography of six seamounts in the southwest Indian Ocean. Deep-Sea Res Part II-Top Stud Oceanogr, 136: 44–58
Shannon C E, Wiener W. 1949. The Mathematical Theory of Communication. Urbana: University of Illinois Press. 117
Takahashi K, Honjo S. 1991. Radiolaria: Flux, Ecology, and Taxonomy in the Pacific and Atlantic. USA: Woods Hole Oceanographic Institution. 1–303
Vereshchaka A, Abyzova G, Lunina A, et al. 2017. The deep-sea zooplankton of the North, Central, and South Atlantic: Biomass, abundance, diversity. Deep-Sea Res Part II-Top Stud Oceanogr, 137: 89–101
Wang J N, Wang F, Lu Y Y, et al. 2023. Abyssal circulation from the Yap-Mariana Junction to the northern Philippine Basin. Geophys Res Lett,

50: e2022GL100610
Welling L A, Pisias N G. 1998. Radiolarian fluxes, stocks, and population residence times in surface waters of the central equatorial Pacific. Deep-Sea Res Part I-Oceanogr Res Pap, 45: 639–671
Yamashita H, Takahashi K, Fujitani N. 2002. Zonal and vertical distribution of radiolarians in the western and central Equatorial Pacific in January 1999. Deep-Sea Res Part II-Top Stud Oceanogr, 49: 2823–2862
Yang Y P, Zhang L L, Yi L, et al. 2023. A contracting Intertropical Convergence Zone during the Early Heinrich Stadial 1. Nat Commun, 14: 4695
Zavala Sansón L, Provenzale A. 2009. The effects of abrupt topography on plankton dynamics. Theor Popul Biol, 76: 258–267
Zhang H, Wang J N, Wang F, et al. 2023. Observed upper deep branch of the Pacific Meridional Overturning Circulation north of New Guinea. J Phys Oceanogr, 53: 1375–1386
Zhang J, Zhang L L, Xiang R, et al. 2020. Radiolarian biogeographic contrast between spring of 2017 and winter of 2017–2018 in the South China sea and Malacca Strait. Cont Shelf Res, 208: 104245
Zhang L L, Suzuki N, Nakamura Y, et al. 2018. Modern shallow water radiolarians with photosynthetic microbiota in the western North Pacific. Mar Micropaleontol, 139: 1–27
Zhao R J, Zhao F, Feng L, et al. 2023. A deep seamount effect enhanced the vertical connectivity of the planktonic community across 1,000 m above summit. J Geophys Res-Oceans, 128: e2022JC018898

（责任编委：翦知湣）