中国科学: 地球科学 2017 年 第 47 卷 第 3 期: 321 ~ 336
SCIENTIA SINICA Terrae earthcn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS
论 文

西北太平洋边缘海的放射虫生物地理特征

刘玲[1,2], 张强[1,2,3*], 陈木宏[1], 张兰兰[1], 向荣[1]

1. 中国科学院南海海洋研究所, 中国科学院边缘海地质重点实验室, 广州 510301;
2. 中国科学院大学地球科学学院, 北京 100039;
3. 国土资源部海底矿产资源重点实验室, 广州 510301

* 通迅作者, E-mail: zhangqiang210@scsio.ac.cn

收稿日期: 2016-08-26; 接受日期: 2016-12-13; 网络版发表日期: 2017-01-24
国家自然科学基金项目(批准号: 41476037、41606046和91228207)、广东省自然科学基金项目(编号: 2016A030310014)、中国科学院战略专项项目(编号: XDA11030104)、国家重点基础研究发展计划项目(编号: 2013CB956102)和国土资源部海底矿产资源重点实验室开放基金项目(编号: KLMMR-2015-B-08)资助

摘要 系统了解不同海区沉积放射虫组成的区域特色、气候条件及其与水团和海流的关系是进一步探讨放射虫全球性分布规律与应用的重要基础. 通过分析南海、东海、日本海、鄂霍次克海、白令海、菲律宾海以及北太平洋西边界流区等典型区域的代表性海底表层样品, 较好地揭示了西北太平洋海区的放射虫生物地理特征, 并初步探讨了其主要环境控制因素及其与北太平洋环流之间的关系. 结果表明, 西北太平洋各海区沉积物中的放射虫可以划分为类群A和类群B两个大的生物地理区系, 其中, 类群A主要分布在热带-亚热带海区, 其放射虫丰度与分异度较高, 群落组成以暖水种为主; 而类群B主要分布于寒带-亚寒带海区, 放射虫丰度与分异度较低, 群落组成中冷水种含量较高. 此外, 类群A可分为A1至A5五个亚类, 分别对应于东海、菲律宾海、南海、日本海以及黑潮区, 类群B分为B1至B3三个亚类, 分别与鄂霍次克海、白令海和亚北极环流区有着较好的对应关系. 不同生物地理区放射虫沉积分布的总体特征表明, 温度和盐度是西北太平洋海区沉积放射虫具有纬向性分布规律的主要原因, 水体深度是同一海区不同区域放射虫沉积分布存在差异特征的另一影响因素. 主要放射虫属种在相邻海区的出现表明不同生物地理区的放射虫组合存在一定的关联, 进而依据不同海区放射虫共有属种的含量与分布特征, 划出了五个放射虫特征组合, 分别对应着黑潮主流、黑潮-东海分支、黑潮-南海分支、对马暖流以及亲潮水团.

关键词 西北太平洋, 边缘海, 放射虫, 生物地理, 北太平洋环流

1 引言

浮游性放射虫生活于某些特定性质的水团中, 也可随海流或大洋环流而迁移, 是追溯海洋环境变化的重要证据. 北太平洋具有独特的环流系统, 承载着高-低纬度之间不同水团的迁移与交换, 并与各个边缘海的水团性质和构成相互影响与作用, 进而影响着不同海区之间的放射虫群落特征与分布. 长期以来, 相关学者已对北太平洋海区放射虫的区域生态与沉积特征做了一定程度的研究. Casey(1971)最早将太平洋

中文引用格式: 刘玲, 张强, 陈木宏, 张兰兰, 向荣. 2017. 西北太平洋边缘海的放射虫生物地理特征. 中国科学: 地球科学, 47: 321–336, doi: 10.1360/N072016-00179
英文引用格式: Liu L, Zhang Q, Chen M H, Zhang L L, Xiang R. 2017. Radiolarian biogeography in surface sediments of the Northwest Pacific marginal seas. Science China Earth Sciences, 60: 517–530, doi: 10.1007/s11430-016-5179-4

© 2017 《中国科学》杂志社

不同纬度带表层水体中的放射虫划出了七个生物地理区系, 并发现它们与不同区域的水团分布有着较好的对应关系. 此后, 国内外学者相继在北太平洋中部以及各个边缘海开展了有关放射虫“生态调查”和“沉积特征”的研究工作, 前者侧重分析放射虫在水体中的垂向分布特征以及特征属种对特殊水团的示踪作用等(如: Nimmergut和Abelmann, 2002; Itaki, 2003; 张兰兰等, 2005; Zhang等, 2009; Ikenoue等, 2012; 胡维芬等, 2015), 后者则分别调查放射虫在不同海区海底沉积物中的组合特征及其对区域生态环境的指示意义(如: Chen和Tan, 1997; Chang等, 2003; Abelmann和Nimmergut, 2005; 王汝建等, 2005; Wang等, 2006; 陈木宏等, 2008a). 这些成果为阐明放射虫群落对区域性生态环境的响应特征, 以及进一步探索不同海区的古海洋环境演变等积累了宝贵的基础资料.

然而, 已有的这些工作均局限于小范围的放射虫生态与沉积分析. 而已有研究表明, 放射虫的生态和沉积特征与水团的性质、分布和迁移密切相关, 不同海区之间的放射虫群落因海流活动与水团交换存在一定的联系, 但由于原有研究条件的局限性使西北太平洋放射虫组成与分布的大范围生态关联问题至今仍未能得到很好的分析和验证. 因此, 有必要从北太平洋系统环流的角度出发, 探讨较为完整的海洋动力背景条件以及观测海流和水团交换的影响作用下, 不同海区中沉积放射虫组成的区域特色与关联成因, 从而更好地揭示和利用其生态与沉积分布的客观规律, 为深入研究放射虫的古环境意义、生物地层及其合理解释提供新的思路与证据.

本文拟利用西北太平洋的南海、东海、日本海、鄂霍次克海、白令海、菲律宾海盆以及西太平洋边界流区等典型区域的代表性海底表层样品, 系统分析不同纬度带各边缘海及开阔大洋中放射虫群落的组合与分布, 阐明各个海区的生物地理特征; 进而比较它们之间的区域性差异和共性, 探讨不同边缘海放射虫组合与沉积分布特征的主要环境控制因素以及与大洋环流和水团之间的关系.

2 材料与方法

本文的研究样品分别取自西北太平洋(以边缘海为主)的南海、东海、日本海、鄂霍次克海、白令海、菲律宾海盆以及西太平洋边界流区等不同海区的47个具代表性海底表层沉积物样品(图1), 这些样品均采用标准的海底表层样取样方法获得(即取自箱式取样器或抓斗样品表层1~2cm的沉积物). 尽管样品数量相对较少, 但这些样品的站位基本涵盖了西北太平洋的各个典型区域, 可以满足系统分析西北太平洋大区域背景下放射虫生物地理特征的基本要求.

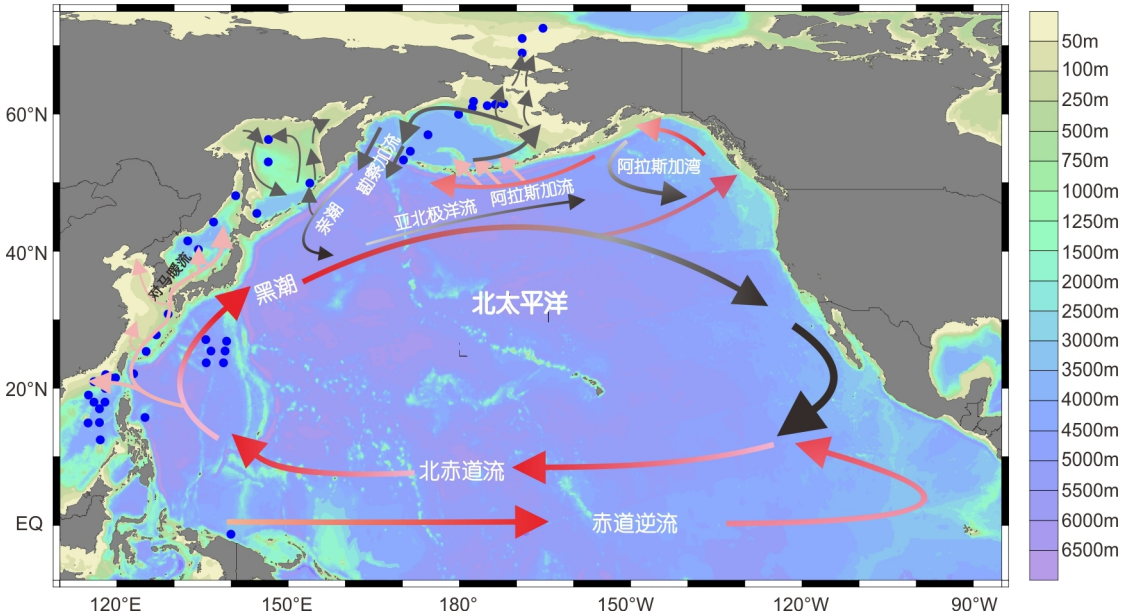


图 1　研究站位(蓝色圆点所示)及北太平洋环流示意图(据Chen等(2014))

对全部的分析样品采用统一的定量处理方法, 样品处理和薄片制备的具体过程如下(张强等, 2014; Zhang等, 2014): (1) 每个沉积物样品称取干重1~2g, 放入烧杯用清水浸泡, 加入25mL浓度10%的H_2O_2, 持续反应30min; (2) 待反应完全后, 超声振荡2min, 再将烧杯移出静置于实验台上2min; (3) 倒去上层悬浊液, 往烧杯中注入去离子水, 静置2min; (4) 重复步骤(3)直至烧杯中的水体清澈; (5) 将烧杯中富集有放射虫标本的液体转移至离心管中, 去除多余的水分之后, 均匀地涂抹于1~2个载玻片上, 滴加适量树脂并用盖玻片封片. 在双目透射生物显微镜下对每个薄片中的放射虫进行了鉴定和统计, 每个样品至少鉴定统计400个个体, 不足400个个体的样品则对全部标本进行鉴定统计. 再依据原始定量统计数据, 换算出放射虫的丰度和各属种的百分含量等.

为了对位于不同地理区域的各个边缘海及开阔大洋现代(或近代)放射虫群落关系进行较系统性的定量分析, 同时排除陆架浅水区统计信息的干扰, 我们依据上述放射虫系统鉴定与定量统计的结果, 选取各海区中含量一般高于5%(少数属种含量高于1%)的59个优势种和水深近1000m以深的21个站位(表1), 进行整个研究海区范围放射虫组合类型的Q型因子分析、分布区域的R型聚类分析、以及与主要环境因子的相关分析, 从中获得不同海区之间放射虫群落组成与结构的相关性与差异性.

3 结果

3.1 放射虫丰度特征

西北太平洋放射虫丰度特征的分析结果显示(图2a), 研究区域表层沉积物中放射虫的丰度(即个体数量)变化很大, 且不同海区之间存在明显的差异. 放射

表 1 用于聚类分析的21个样品站位信息[a)]

站位名	经度	纬度	深度(m)	温度(℃)	盐度(psu)
B02	170.0°E	53.3°N	1937	6.0	32.8
B04-S	171.4°E	54.6°N	3873	4.8	33.0
B06-S	174.5°E	57.0°N	3780	5.6	33.1
Lv55-46-2	144.5°E	45.5°N	942	7.9	32.3
LV55-10-2	153.8°E	50.0°N	1580	5.1	32.8
Lv53-24-2	134.3°E	40.2°N	1374	11.6	33.9
E072	125.1°E	25.4°N	2064	25.6	34.4
A7	127.0°E	27.8°N	1264	25.5	34.4
WP3-6	123.0°E	22.2°N	2700	25.5	34.4
Ph13	124.9°E	15.7°N	3350	28.3	34.4
F120613	139.0°E	25.4°N	4670	26.3	34.7
F110101	135.7°E	23.7°N	5270	26.6	34.7
F131101	135.6°E	27.1°N	5050	24.0	34.7
F120604	136.5°E	25.4°N	5160	25.5	34.7
F110112	138.7°E	23.7°N	5360	26.9	34.8
F120114	139.3°E	26.9°N	4270	25.1	34.8
NE7973	116.0°E	18.0°N	3800	26.3	33.6
NE8227	118.0°E	18.0°N	3912	26.5	33.8
D308	117.0°E	15.0°N	2960	27.1	33.1
NE8217	117.0°E	17.0°N	4041	27.1	33.6
97313	140.0°E	1.2°S	2987	29.1	34.0

a) 温度和盐度为1955~2015年的平均值, 数据来自美国国家海洋和大气局(NOAA)

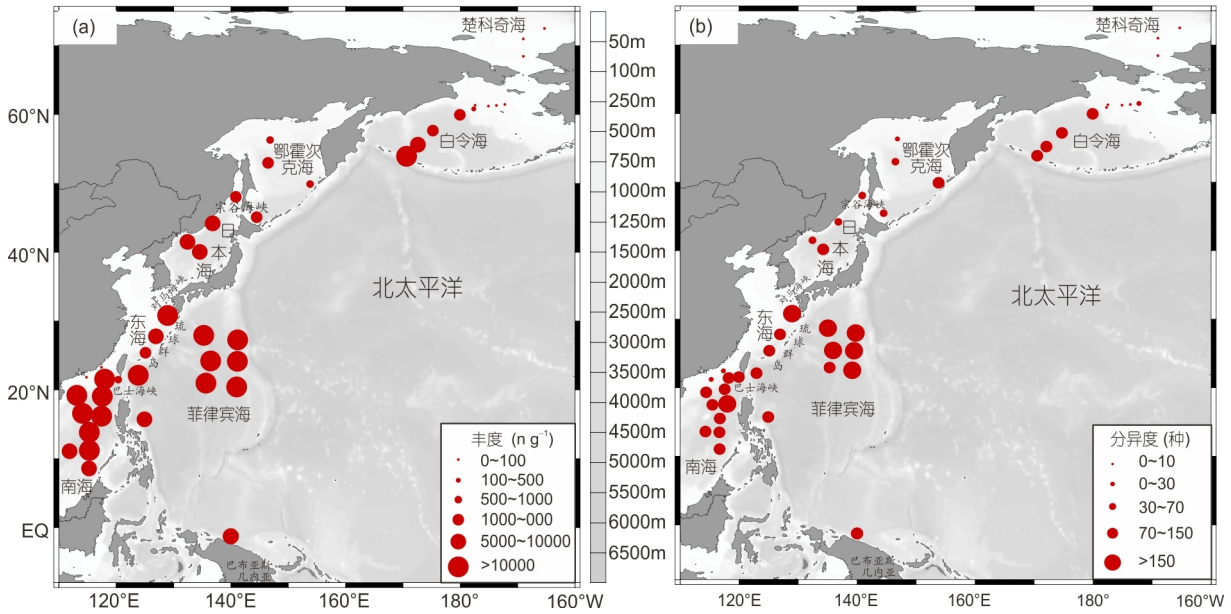


图 2　西北太平洋海区沉积物中放射虫丰度(a)与分异度(b)分布图

虫丰度值在菲律宾海、南海、东海、日本海、鄂霍次克海以及白令海的变化范围分别为5474~295810、893~71456、3684~13375、1196~9248、568~1474和226~13184n g^{-1}(n g^{-1}为个每克), 此外, 在白令海以北的楚克奇海, 放射虫丰度仅为0~9n g^{-1}. 总体上, 放射虫的丰度随各海区地理纬度的增加而减少. 其中, 丰度高值主要出现在热带-亚热带海域的菲律宾海、东海以及南海, 丰度低值则位于亚北极鄂霍次克海、白令海陆架区以及楚克奇海, 日本海不同站位中放射虫的丰度值中等, 且变化幅度相对较小(图2a). 不同海区放射虫丰度受水深变化的影响显著, 总体上高值多位于水深较大的海盆区, 低值多位于水体较浅的陆架区(图3a). 在约500m以浅的站位中, 放射虫个体丰度值随水深的增加急剧升高; 此后随着水深加大, 放射 虫丰度的增幅逐渐变缓; 在约1000m以深的站位中, 放射虫丰度值仅缓慢增加(图4a). 此外, 还有几个特殊的放射虫丰度高值分布区, 分别位于巴士海峡、琉球群岛、对马海峡和宗谷海峡附近的海域, 以及白令海北部陆坡和南部靠近阿留申群岛的海区.

3.2　放射虫分异度特征

西北太平洋各边缘海表层沉积物样品中的放射虫简单分异度(即种类数量)较高, 共鉴定出600余种, 其中包括未定种100余种. 总体上, 研究区域放射虫分异度特征与丰度特征较为一致, 放射虫丰度值高的站位中, 其分异度值也相对较高(图2b). 其在各海区的变化范围分别为菲律宾海102~213种、南海75~150种、东海90~156种、日本海35~84种、鄂霍次克海23~81种、白令海75~112种, 在楚克奇海的分异度值为0~9种. 其中, 高值区主要位于菲律宾海、南海和东海的站位中, 且在菲律宾海和南海海盆区的不同研究站位中, 放射虫分异度值波动较小; 分异度的低值区位于鄂霍次克海、白令海陆架区以及楚克奇海; 而在日本海区分异度值变化幅度相对较小(图2b). 不同海区放射虫分异度值与水深的关系图显示, 放射虫种数变化与水深关系密切, 自陆架至陆坡再到海盆区, 分异度数值随研究站位水深增加近似呈线性增长, 且两者具有较好的相关性(R^2=0.7)(图3b和4b). 研究区域也存在几个特殊的放射虫高分异度值区, 分别位于巴士海峡、琉球群岛、对马海峡和宗谷海峡以及白令海北部陆坡和南部靠近阿留申群岛的海区.

3.3　高-低纬度海区放射虫群落特征

3.3.1　主要属种组成和分布

对整个西北太平洋各边缘海区各个站位沉积物中放射虫种类个体数量的统计结果发现, 放射虫属种组成在各边缘海表层沉积物中具有很大差异, 但是也发育有一些共同属种, 包括: *Cornutella profunda*、

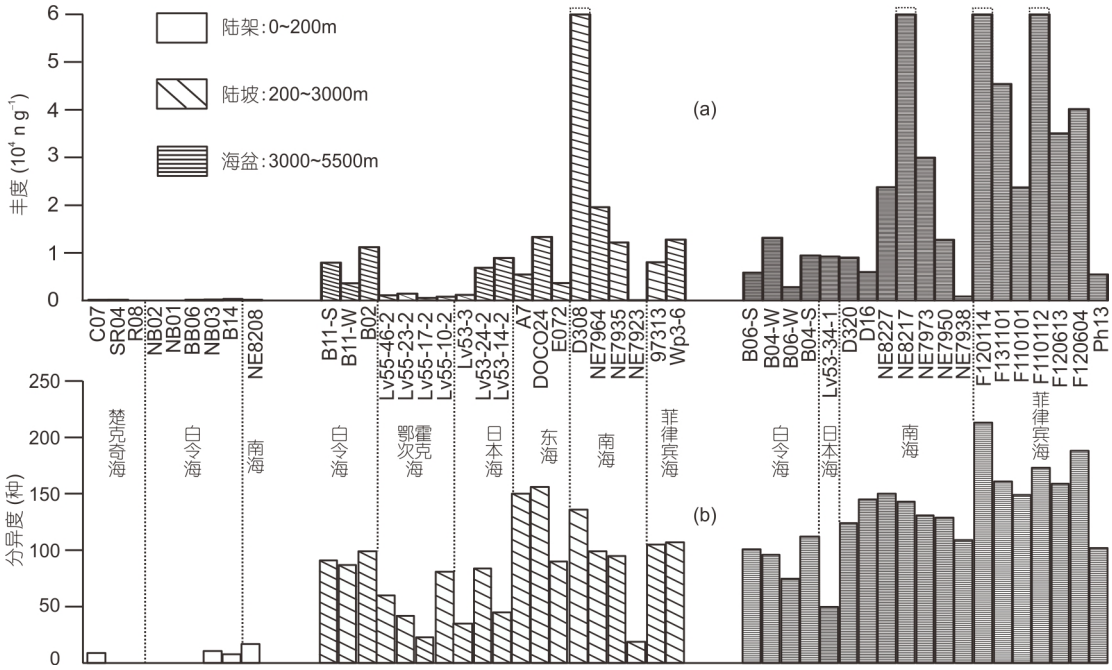


图 3　**放射虫在各海区不同地理单元的丰度(a)和分异度分布特征(b)**

(a)中矩形条顶部的虚线表示超出纵轴的最大值

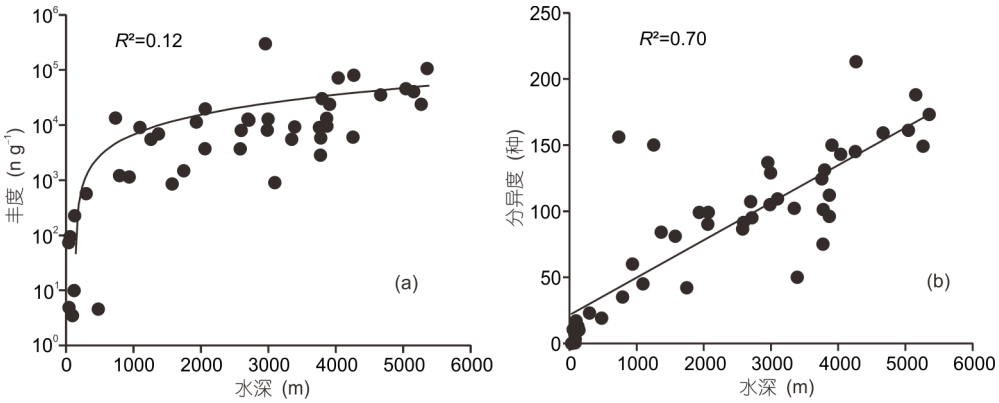


图 4　**放射虫丰度和分异度与水深相关性分析散点图**

Cromyechinus antarctica、*Lithelius minor*、*Lithelius nautiloides*、*Lithelius xanthiformis*、*Lithelius* sp.、*Lithomelissa thoracites*、*Lithelius spiralis*、*Phorticium pylonium*、*Pylodiscus echinatus*、*Spongodiscus resurgens*和*Thecosphaera grecoi*.

为了获得各个海区放射虫的群落结构特征, 本文选取各研究海区不同站位中均有出现, 且相对丰度位于前20名的优势属种代表相应海区表层沉积物中的放射虫群落组成, 其结果详见表2. 在各海区的优势属种中, 中-低纬度的菲律宾海、南海和东海共同出现的有*Monozonium pachystylum*、*Tetrapyle quadriloba*、*Tetrapyle octacantha*、*Euchitonia furcata*和*Acrosphaera spinosa*; 在菲律宾海、东海和日本海共同出现的有*Arachnocorallium calvata*; 仅出现在菲律宾海和南海的有*Ommatartus tetrathalamus tetrathalamus*; 仅在菲律宾海和东海出现的有*P. pylonium*和*Dictyocoryne truncatum*(表2). 在高纬度的楚科奇海、白令海和鄂霍次克海均有出现的放射虫优势属种有*Ceratospyris borealis*、*Siphocampe arachnea*、*Stylochlamydium venustum*; 在白令海、鄂霍次克海和日本海共有的优势属种有*Botry-*

表 2　西北太平洋各海区表层沉积物中的放射虫优势属种

排序	菲律宾海	南海	东海	日本海	鄂霍次克海	白令海	楚科奇海
1	*Stylodictya* sp.	*Tetrapyle quadriloba*	*Monozonium pachystylum*	*Dimelissa thoracites*	*Siphocampe arachnea*	*Siphocampe arachnea*	*Ceratospyris borealis*
2	*Lithocarpium polyacantha*	*Ommatartus tetrathalamus t.*	*Stylodictya* sp.	*Botryopyle setosa*	*Ceratospyris borealis*	*Stylodictya* sp.	*Siphocampe arachnea*
3	*Monozonium pachystylum*	*Giraffospyris angulata*	*Zygocircus acanthophorus*	*Botryocyrtis quinaria*	*Cycladophora davisiana*	*Lithocarpium polyacantha*	*Stylodictya* sp.
4	*Tetrapyle quadriloba*	*Tetrapyle octacantha*	*Tetrapyle quadriloba*	*Arachnocoral-lium calvata*	*Stylochlamydium venustum*	*Stylochlamydium venustum*	*Actinomma pachyderma*
5	*Lithomelissa thoracites*	*Pterocorys campanula*	*Lithomelissa thoracites*	*Lithomelissa setosa*	*Zygocircus acanthophorus*	*Lithelius spiralis*	*Cenosphaera subbotinae*
6	*Stylodictya validispina*	*Streblacantha circumtexta*	*Arachnocoral-lium calvata*	*Larcopyle butschlii*	*Stylodictya* sp.	*Botryocyrtis quinaria*	*Dictyophimus hirundo*
7	*Arachnocoral-lium calvata*	*Euchitonia trianglulum*	*Phorticium pylonium*	*Cycladophora davisiana*	*Botryocyrtis quinaria*	*Cycladophora davisiana*	*Streblacantha circumtexta*
8	*Lithelius spiralis*	*Tholospyris* sp.	*Lithelius spiralis*	*Saccospyris antarctica*	*Lithocarpium polyacantha*	*Ceratospyris borealis*	*Stylochlamydium venustum*
9	*Botryocyrtis scutum*	*Euchitonia furcata*	*Tetrapyle octacantha*	*Plectacantha oikiskos*	*Saccospyris antarctica*	*Artostrobus annulatus*	*Xiphatractus* sp.1
10	*Ommatartus tetrathalamus t.*	*Pterocanium praetextum p.*	*Lithocarpium polyacantha*	*Botryopyle cribosa*	*Botryopyle setosa*	*Botryostrobus aquilonaris*	
11	*Porodiscus ellipticus*	*Lithelius* sp.	*Zygocircus longispinus*	*Botryocampe inflata*	*Spongotrochus glacialis*	*Lithomelissa thoracites*	
12	*Phorticium polycladum*	*Larcopyle butschlii*	*Dictyocoryne truncatum*	*Cycladophora cornuta*	*Lithomelissa thoracites*	*Saccospyris antarctica*	
13	*Streblacantha circumtexta*	*Dictyocoryne profunda*	*Acrosphaera spinosa*	*Stylodictya* sp.	*Lithelius spiralis*	*Phormostichoar-tus pitomorphus*	
14	*Euchitonia furcata*	*Spongaster tetras tetras*	*Euchitonia furcata*	*Lophophaena buetschlii*	*Phormostichoar-tus pitomorphus*	*Dictyophimus hirundo*	
15	*Phorticium pylonium*	*Octopyle* sp.	*Didymocyrtis tetrathalamus*	*Ceratospyris borealis*	*Lithomelissa setosa*	*Lithelius minor*	
16	*Tetrapyle circularis*	*Stylodicya* spp.	*Streblacantha circumtexta*	*Lithomelissa setosa*	*Rhizoplegma boreale*	*Cycladophora cornuta*	
17	*Acrosphaera spinosa*	*Anthocytidium ophirense*	*Spongodiscus resurgens*	*Lithamphora furcaspiculata*	*Amphibrachium* sp.	*Stylodictya validispina*	
18	*Dictyocoryne truncatum*	*Carpocanium* sp.	*Acanthosphaera circopora*	*Ceratocyrtis galeus*	*Eucyrtidium hyperboreum*	*Lithomelissa* sp.1	
19	*Tetrapyle octacantha*	*Monozonium pahystylum*	*Actinomma boreale*	*Stichocorys seriata*	*Lithomelissa* sp.1	*Streblacantha circumtexta*	
20	*Zygocircus acanthophorus*	*Siphonosphaera polysiphonia*	*Lithelius minor*	*Amphimelissa setosa*	*Spongodiscus biconcavus*	*Lithomelissa setosa*	

ocyrtis quinaria、*C. borealis*、*Cycladophora davisiana* 和*Saccospyris Antarctica*; 仅在白令海、鄂霍次克海出现的优势属种有*Phormostichoartus pitomorphus*和*Lithomelissa* sp.1; 仅在鄂霍次克海和日本海发育的优势属种有*Botryopyle setosa*(表2). 此外, 在高纬度白令海、鄂霍次克海和中-低纬度的东海与菲律宾海共同发

育的优势属种有*Lithocarpium polyacantha*、*L. spiralis*和*L. thoracites*(表2).

3.3.2　不同生物地理区的放射虫群落

R型聚类分析结果表明, 西北太平洋不同纬度带边缘海沉积物中放射虫组合分布与现代海洋性气候带和水团特征密切相关, 总体上可以划分为类群A和类群B两个大的放射虫生物地理区系(图5). 类群A主要分布在北太平洋热带-亚热带的西边界流(黑潮)区和边缘海, 该类群中各属种含量在黑潮流经或影响区域很高(如在菲律宾海各站位中的平均含量约为60%), 在黑潮主流或其支流影响较小的区域含量显著减少(如鄂霍次克海南部的Lv55-46-2站位中含量仅为11%)(图6); 而类群B主要分布于寒带-亚寒带边缘海海区, 其含量在亚北极的亲潮流经区或影响区域较高(如鄂霍次克海东部的Lv55-10-2站位中含量约65%), 而在非亲潮影响区含量很低(如日本海Lv53-24-2站位中含量约为20%)(图6). 此外, 类群A可进一步划分为A1、A2、A3、A4和A5五个亚类, 类群B可划分为B1、B2和B3三个亚类(图7), 分别表现出了放射虫群落与各个海区气候和水团特征的对应关系.

(1) 类群 A. 这个类群由39个放射虫优势属种组成, 主要分布于西北太平洋中-低纬度的菲律宾海、南海、东海、日本海等黑潮影响区域, 共包含A1~A5五个亚类.

A1亚类(东海类群)—该类群包含6个放射虫属种:

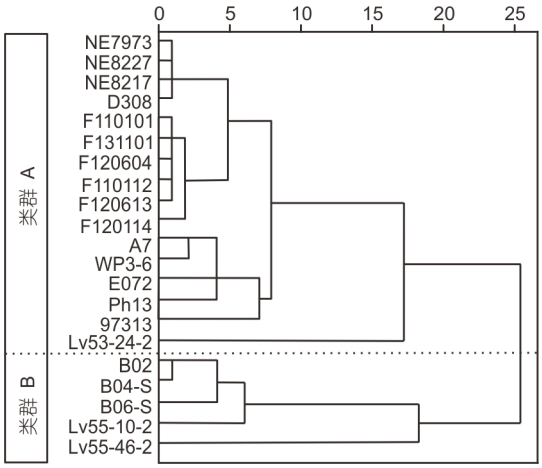


图 5　不同海区表层沉积物中放射虫组合的站位聚类树状图

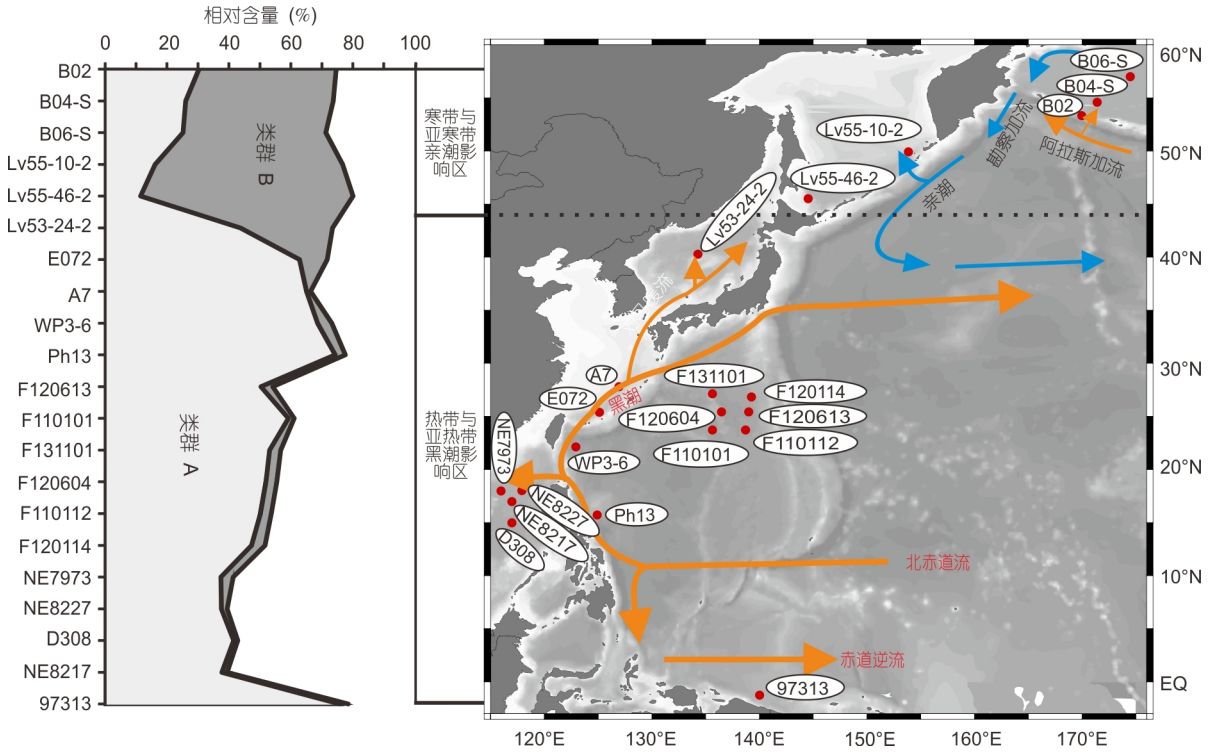


图 6　西北太平洋放射虫生物地理分布特征

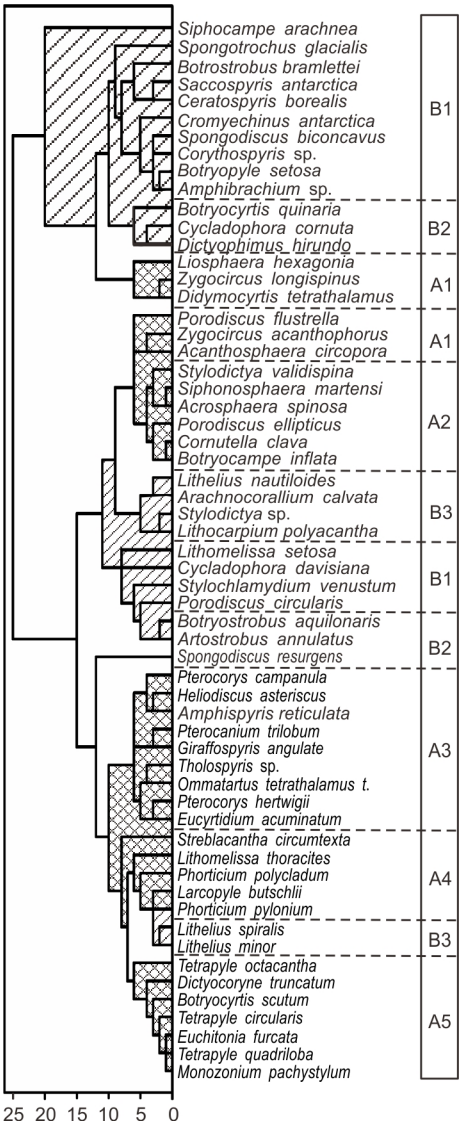


图 7　不同海区表层沉积物中放射虫代表性优势属种的组合树状图

Liosphaera hexagonia、*Zygocircus longispinus*、*Didymocyrtis tetrathalamus*、*Porodiscus flustrella*、*Zygocircus acanthophorus*和*Acanthosphaera circopora*(图7), 这些种类在东海的研究站位中含量最高, 在靠近鄂霍次克海的区域大幅度减少, 在白令海几乎缺失(图8).

A2亚类(菲律宾海类群)—其属种有*Siphonosphaera martensi*、*A. spinosa*、*Porodiscus ellipticus*、*Cornutella clava*和*Botryocampe inflata*(图7), 该类群在菲律宾海区的含量最大, 而在东海和日本海明显减少, 在鄂霍次克海和白令海含量极低.

A3亚类(南海类群)—该类群包含放射虫属种有*Pterocorys campanula*、*Heliodiscus asteriscus*、*Amphispyris reticulate*、*Pterocanium trilobum*、*Giraffospyris angulate*、*Tholospyris* sp.、*O. tetrathalamus tetrathalamus*、*Pterocorys hertwigii*和*Eucyrtidium acuminatum*(图7). 这些属种在南海研究站位中大量分布, 且总体含量最高(图8). 其在菲律宾海分布也较为广泛, 含量仅次于南海.

A4亚类(日本海类群)—该类群的属种有*Streblacantha circumtexta*、*L. thoracites*、*Phorticium polycladum*、*Larcopyle butschlii*和*P. pylonium*(图7), 这些属种在日本海和菲律宾海区中均有广泛分布, 但其总体含量在日本海更高(图8).

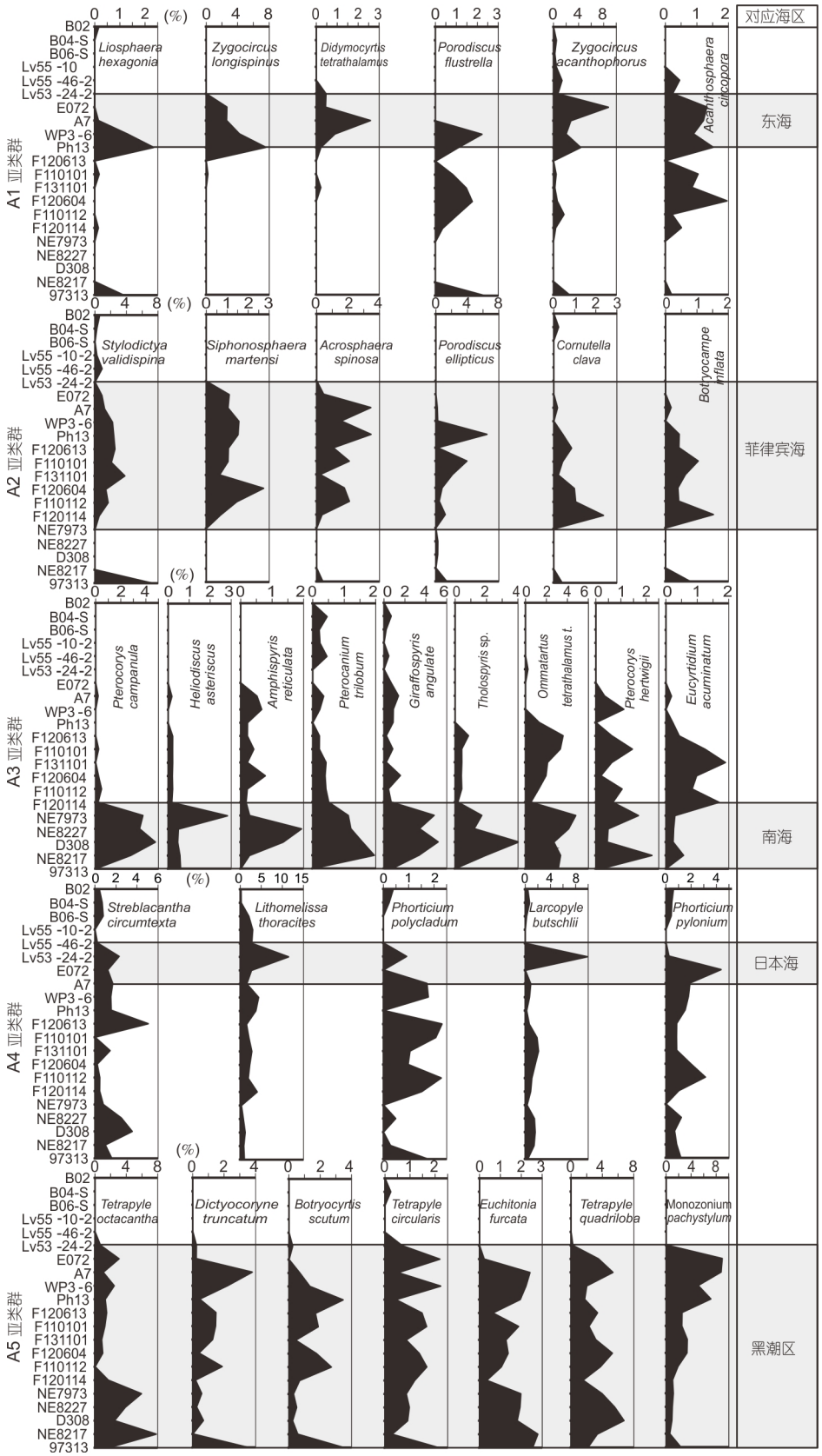
A5亚类(黑潮区类群)—这个类群的放射虫属种为*T. octacantha*、*Dictyocoryne truncatum*、*Botryocyrtis scutum*、*Tetrapyle circularis*、*E. furcata*、*T. quadriloba*和*M. pachystylum*(图7), 这些种类在日本海、东海、南海以及菲律宾海均有广泛分布, 且含量较高, 而在鄂霍次克海含量很低, 在白令海几乎不发育(图8).

(2) 类群 B. 这个类群包含20个优势属种, 主要分布在高纬度的白令海和鄂霍次克海, 共包含B1、B2和B3三个亚类.

B1亚类(鄂霍次克海类群)—该类群的放射虫属种组成为*S. arachnea*、*Spongotrochus glacialis*、*Botrostrobus bramlettei*、*S. antarctica*、*C. borealis*、*C. antarctica*、*Spongodiscus biconcavus*、*Corythospyris* sp.、*B. setosa*、*Amphibrachium* sp.、*Lithomelissa setosa*、*C. davisiana*、*S. venustum*和*Porodiscus circularis*(图7), 这些种类多数在鄂霍次克海的站位中大量出现, 且含量很高. 同时, 这些属种在白令海海区也有广泛分布, 且其含量仅次于鄂霍次克海(图8).

B2亚类(白令海类群)—该类群放射虫属种有*B. quinaria*、*Dictyophimus hirundo*、*Cycladophora cornuta*、*Botryostrobus aquilonaris*、*Artostrobus annulatus*和*S. resurgens*(图7), 这些种类在白令海区广泛分布且含量最高. 其中, *Botryocyrtis quinaria*、*Dictyophimus hirundo*和*Cycladophora cornuta*在鄂霍次克海区也大量出现, 其含量仅次于白令海(图8).

B3亚类(亚北极环流类群)—这一类群的放射虫属种有*L. nautiloides*、*A. calvata*、*Stylodictya* sp.、*L.*


对应海区
A1 亚类群
A2 亚类群
A3 亚类群
A4 亚类群
A5 亚类群
东海
菲律宾海
南海
日本海
黑潮区
(%)
Liosphaera hexagonia
Zygocircus longispinus
Didymocyrtis tetrathalamus
Porodiscus flustrella
Zygocircus acanthophorus
Acanthosphaera cincopora
Stylodictya validispina
Siphonosphaera martensi
Acrosphaera spinosa
Porodiscus ellipticus
Cornutella clava
Botryocampe inflata
Pterocorys campanula
Heliodiscus asteriscus
Amphispyris reticulata
Pterocanium trilobum
Giraffospyris angulata
Tholospyris sp.
Ommatartus tetrathalamus t.
Pterocorys hertwigii
Eucyrtidium acuminatum
Streblacantha circumtexta
Lithomelissa thoracites
Phorticium polycladum
Larcopyle butschlii
Phorticium pylonium
Tetrapyle octacantha
Dictyocoryne truncatum
Botryocyrtis scutum
Tetrapyle circularis
Euchitonia furcata
Tetrapyle quadriloba
Monozonium pachystylum
B02
B04-S
B06-S
Lv55 -10
Lv55 -10-2
Lv55 -46-2
Lv53 -24-2
E072
A7
WP3 -6
Ph13
F120613
F110101
F131101
F120604
F110112
F120114
NE7973
NE8227
D308
NE8217
97313

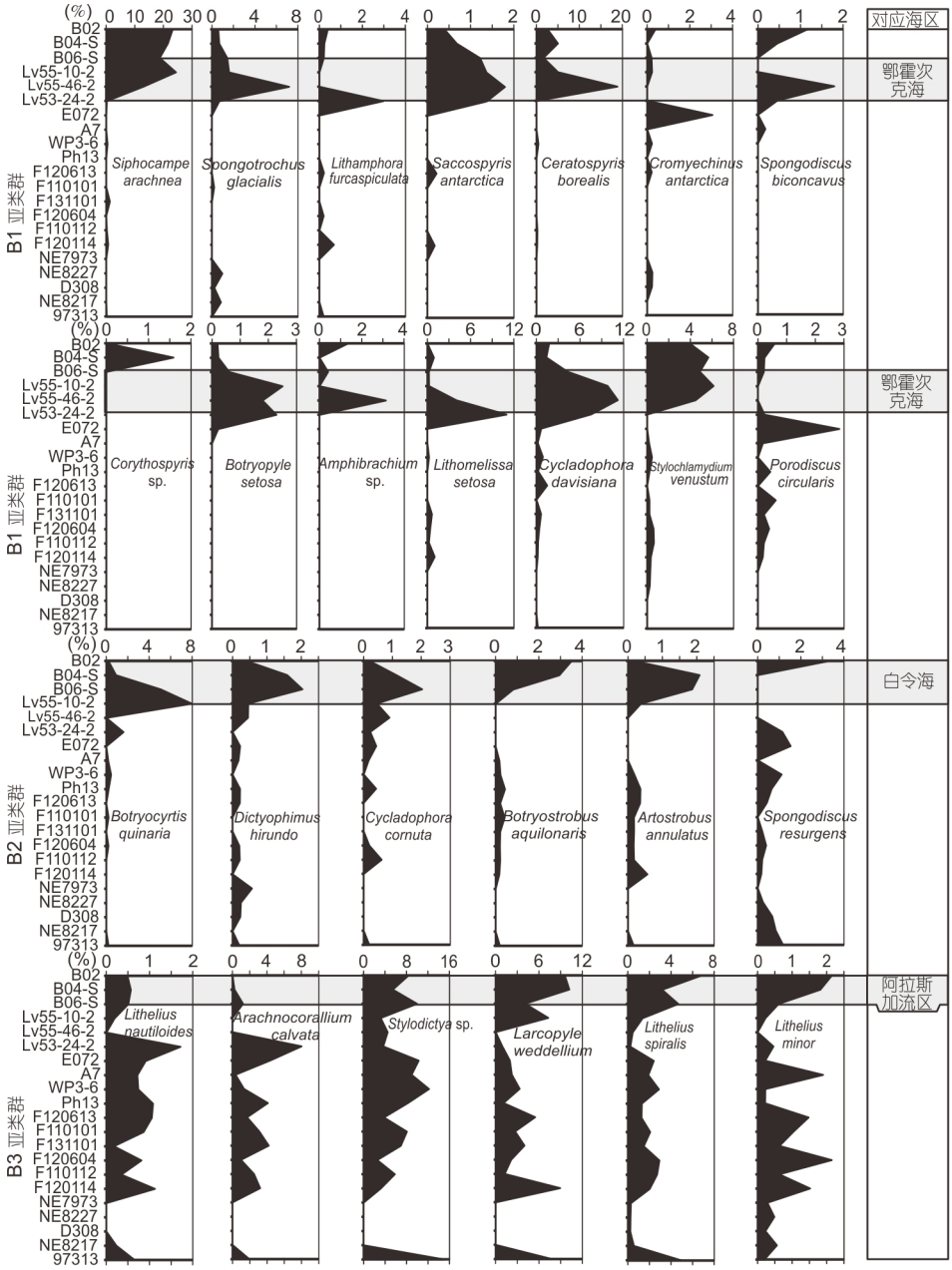


图 8　放射虫代表性优势属种在各个海区的相对含量特征

polyacantha、*L. spiralis*和*L. minor*(图7), 这些种类在白令海广泛分布且含量较高, 同时在日本海、东海以及菲律宾海也大量出现, 而在亚北极区的鄂霍次克海中含量较低(图8). 其中, *L. polyacantha*、*L. spiralis*和*L. minor*在白令海的含量比菲律宾海区的高. 由于黑潮续流的暖水团在太平洋亚北极环流的作用下, 可能最终随阿拉斯加流进入白令海(Chen等, 2014), 因此, B3类群的分布可能与亚北极环流有关.

4　讨论

4.1　不同生物地理区沉积放射虫分布的主要环境控制因素

以往的区域性研究结果表明, 放射虫群落结构、

生态分布及其生产力状况受到许多因素的影响与制约, 水体温度、盐度、营养盐以及初级生产力等都能影响放射虫在水体与沉积物中的含量与分布(Casey, 1971; Chen和Tan, 1997; Itaki, 2003; Abelmann和Nimmergut, 2005; Wang等, 2006; Rogers和De Deckker, 2007; 陈木宏等, 2008b; Zhang等, 2009; 胡维芬等, 2015), 但是, 在大范围的地理区域上, 对放射虫沉积分布的主要环境控制因素尚未有系统的认识.

西北太平洋各研究海区放射虫的分析结果表明, 表层沉积物中放射虫群落丰度和分异度均随纬度增加而减少, 具有明显的纬向性分布特征(图2). 总体上, 放射虫个体和种类数量在中-低纬度海区(白令海除外)呈现较高的值, 其组合以类群A为主, 暖水种占明显优势(如菲律宾海暖水种平均含量约为57%, 冷水种含量约为3%); 而它们在高纬度海区明显降低, 且群落主要为类群B, 暖水种减少, 冷水种含量显著增加(如鄂霍次克海冷水种平均含量约为65%, 暖水种含量约为14%). 不同海区地理纬度和海洋性气候的差异会较大程度地影响各研究海区的水团性质, 水文资料显示, 在水体环境相对稳定的海盆区, 表层水体温度和盐度在低纬度海区较高, 且均随地理纬度的增加而减小(图9). 放射虫群落及其生产量与生活的水团因素关系密切(Chen和Tan, 1997; Abelmann和Nimmergut, 2005; Wang等, 2006; Zhang等, 2009), 而研究海区放射虫丰度和分异度的高值区主要分布在高温高盐的热带-亚热带区, 其低值区主要集中在相对低温低盐的北极-亚北极区, 这与表层海水温度和盐度的纬向性变化有着较好的对应关系. 因此, 放射虫群落在西北太平洋的纬向性分布特征可能主要受到了各海区表层水体温度和盐度差异特征的影响. 为了更好地了解整个研究海区水体温度和盐度与放射虫群落特征的关系, 我们将放射虫丰度、分异度、暖水种百分含量分别与表层海水平均温度和盐度进行了相关性分析. 结果显示, 放射虫丰度、分异度及暖水种含量与表层水体温度和盐度之间均有着一定的正相关性(与表层水体温度的相关系数R^2分别为0.34、0.34和0.58, 而与盐度的相关系数R^2分别为0.18、0.45和0.62) (图10), 温度和盐度较高的海区, 其沉积物中放射虫种类与含量更高, 且暖水种占优势; 反之, 放射虫种类少, 含量低, 且以冷水种为主. 该结果进一步表明了表层水体温度和盐度的纬向性变化可能共同主导了整个西北太平洋海区沉积放射虫的总体分布特征.

然而尽管如此, 对于同一个海区, 由于地理区域范围相对较小, 共同的气候特征使其区域性的表层水体

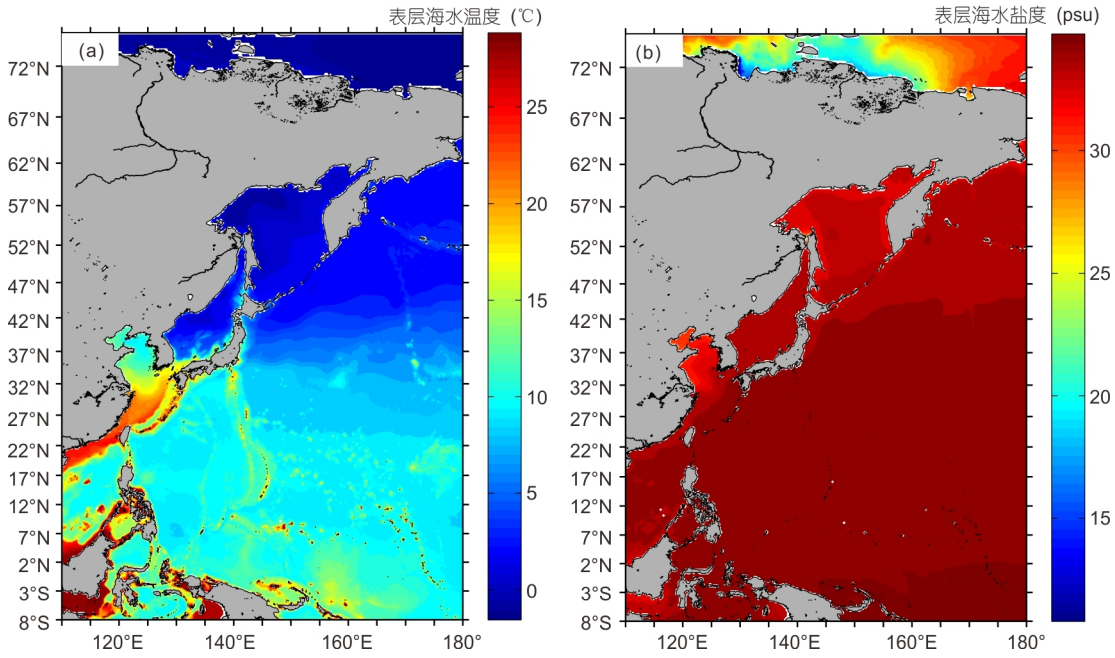


图 9　西北太平洋表层海水年平均温度(a)和盐度(b)变化图

温度和盐度为1955~2015年的平均值, 数据来自美国国家海洋和大气局(NOAA)

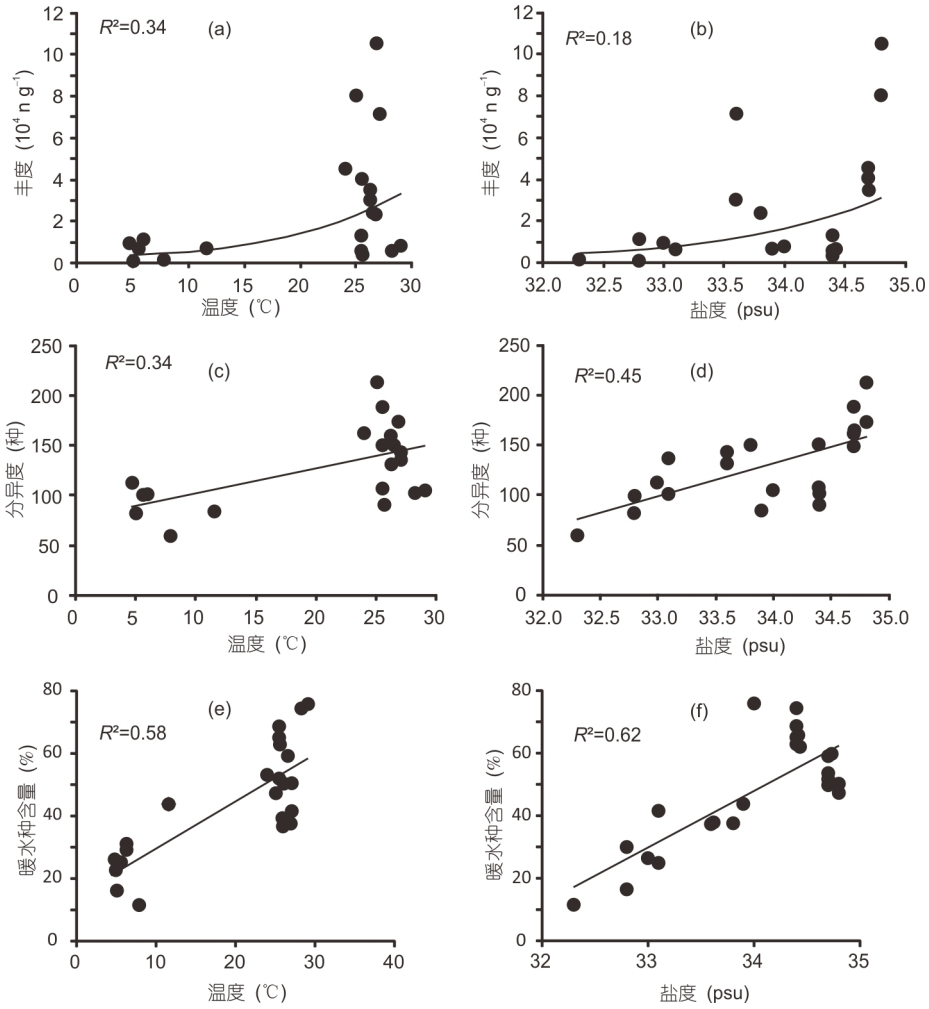


图 10　西北太平洋表层沉积物中放射虫丰度、分异度和暖水种含量与表层水体温度、盐度相关性分析散点图

温度和盐度变化并不明显, 因此, 水体温度和盐度的影响难以解释同一海区小范围区域内不同地理单元沉积放射虫分布的区域性差异. 而在本文的各个研究海区中, 无论是放射虫的遗壳个体数量还是种类的多样性, 均明显表现了从陆架、陆坡到深海盆逐渐增加的特征(图3), 因此, 水体深度可能是影响各研究海区不同区域沉积物中放射虫群落分布特征的另一个重要因素. 进一步的分析发现, 放射虫个体与种类数量与水深之间均有一定正相关性, 总体上呈现出随水深加大而增加的趋势. 尽管两者与水深的相关性程度存在一定差异(前者相关系数为0.12, 后者为0.7)(图4), 但它们的低值主要对应较小的水深, 而高值主要出现在水深较大的区域, 甚至在水深超过5000m的站位也依然呈现增加的趋势, 这表明水深对沉积放射虫数量和种类多样性有着较大的影响与控制作用, 同时也较好地说明了放射虫壳体在西北太平洋各海区的沉积溶解作用并不明显. 由于放射虫属于海洋性微体浮游动物, 水深越大, 海洋环境相对更稳定, 更有利于放射虫群落的生长繁殖(Rogers和De Deckker, 2007); 同时, 放射虫从海水表层至数千米的水深均有分布(Kling, 1979; Abelmann和Gowing, 1997; DeWever等, 2001), 不同水深范围其属种和组合类型也不相同, 因而随水深增加沉降到海底的种类越多, 个体数量也越多; 再者, 从陆架、陆坡再到海盆区, 沉积速率总体上降低, 同时受陆源物质的稀释程度也减小, 因此放射虫壳体也将在沉积物中更富集(陈木宏等, 2008b), 这些可能都是造成沉积物中放射虫个体与种类数量均随水深增加的重要原因.

此外, 营养盐、生产力和特征水团等对各研究海区放射虫的沉积分布也有一定影响. 在受亚北极气候影响的白令海海区, 尽管表层水体温度和盐度较低, 但该区域放射虫丰度和分异度均呈现明显的高值(图2). 白令海是全球典型的高生产力海区之一, 其北部陆坡受气旋活动的影响显著, 上升流发育(Mizobata等, 2006, 2008), 因此区域水体中营养盐丰富, 并大致沿陆坡的等深线方向形成一个高生产的条带状区域, 即"白令绿带"(Springer等, 1996); 其南部水团显著受到北太平洋阿拉斯加流的影响, 该海流的注入在促进南部上层水体混合的同时, 也将为该海区带入大量源自阿留申火山岛弧的营养物质(如硅酸盐)(Okkonen等, 2004; Ladd等, 2005; Stabeno等, 2005; Zhang等, 2016), 进而促进南部海盆区营养物质和生产力的增加. 放射虫的生长繁殖依赖于吸收营养盐和摄食其他幼小浮游动植物, 因此, 该高纬度海区放射虫群落的繁盛明显与该区域性的高营养盐和高生产力特性有关. 另外, 在巴士海峡、琉球群岛、对马海峡和宗谷海峡所在海域的沉积物中, 放射虫个体与种类也非常丰富(图2), 由于这些区域共同受到了黑潮或其支流暖水团的影响, 因而放射虫在这些海区的高值特征可能与北太平洋环流作用下相对高温高盐的暖水团输入有关.

虽然放射虫在海洋沉积物中的分布通常是多种环境因素综合作用的结果, 但西北太平洋不同海区沉积放射虫的总体分布特征表明, 温度和盐度是其具有纬向性分布规律的主导因素; 水体深度可能是同一海区不同区域放射虫沉积分布存在差异特征的另一因素; 营养盐、生产力和特征水团等对各海区影响程度的不同可能是造成放射虫区域分布存在特殊现象的重要原因.

4.2 放射虫组合对北太平洋环流的指示作用

由于浮游性放射虫主要随海流进行迁移, 因此, 一些主要属种或特征种在各海区之间的共同出现能较好地反映不同海区之间水团的迁移与交换(Okazaki等, 2003, 2006; Matul和Abelmann, 2005; Tanaka和Takahashi, 2005). 尽管西北太平洋各海区表层沉积物中放射虫生物地理特征存在着显著差异, 但是各海区的放射虫优势属种组成和分布也呈现出了一定的相似性, 这表明北太平洋环流(西边界流)可能对研究海区的放射虫群落分布特征有着重要的影响作用.

数理统计分析发现, 西北太平洋放射虫的沉积分布存在着2大类明显不同的生物地理区系, 其8个亚类分别与菲律宾海、南海、东海、日本海、鄂霍次克海、白令海以及黑潮区和亚北极环流区有关较好的对应关系. 尽管各生物地理区的放射虫组成与类型不同, 但每一个生物地理区放射虫群落的优势属种在其相邻的海区也有大量分布(如南海的放射虫组合中, *O. tetrathalamus tetrathalamus*、*P. hertwigii*和*E. acuminatum*三个属种在菲律宾海表层沉积物中也有很高的含量). 由于海流是放射虫迁移的主要载体与动力, 不同生物地理区共同属种的出现通常是海流作用下水团交换的结果. 因此, 依据不同生物地理区放射虫主要属种之间的关联以及共有属种的分布特征, 划出了用以指示黑潮主流、黑潮-东海分支、黑潮-南海分支、对马暖流以及亲潮的五个放射虫组合.

组合一(指示黑潮主流): 该放射虫组合为*A. spinosa*、*B. inflata*、*C. clava*、*D. truncatum*、*P. ellipticus*、*S. martensi*和*T. octacantha*. 这些属种主要是一些热带暖水种, 在赤道太平洋等低纬度海区均有广泛报道(Renz, 1976; Welling等, 1996; Yamashita等, 2002). 在研究海区该组合的放射虫属种高含量值主要分布在水深较大的菲律宾海盆区(图8), 代表着西太平洋黑潮流经区高温高盐的海洋环境, 因此, 这些属种可以作为黑潮主流的特征组合. 其中, 该组合中*A. spinosa*、*D. truncatum*和*T. octacantha*对黑潮水团的指示意义与前人报道的结果较一致(Chang等, 2003; Gallagher等, 2015).

组合二(指示黑潮-南海分支): 该海流的放射虫组合主要包括*P. trilobum*、*O. tetrathalamus tetrathalamus*、*P. hertwigii*和*E. acuminatum*. 这一组合的属种以热带暖水种为主, 其中, *P. trilobum*和*P. hertwigii*在南海北部黑潮影响区有广泛的分布, 且前人已报道了这两个属种对黑潮水团的指示作用(Chen和Tan, 1997; Zhang等, 2009). 这些属种在南海北部以及黑潮流经区的菲律宾海中均有较高的含量(图8), 因此, 该组合在南海北部沉积物中的普遍出现可能较好地响应了黑潮南海分支的入侵及其对南海北部区域环境的影响.

组合三(指示黑潮-东海分支): 主要放射虫属种组成为*Z. longispinus*、*D. tetrathalamus*、*Z. acanthophorus*和*A. circopora*. 这些属种在东海均有报道(Chang等, 2003; 谭智源和陈木宏, 1999), 但除了*D. tetrathalamus*,

其它属种含量特征与前人的结果有一定的差异, 这可能与各自的研究区域不同有关(本文研究站位主要位于东海南部, 而Chang等(2003)研究区域主要位于东海东北部). 这个组合的放射虫在菲律宾海和东海沉积物中均有较高的含量(图8), 由于东海海洋环境受黑潮东海分支的影响显著(Chang等, 2003; Li等, 2006). 这些属种在东海的高值分布特征可能较好地反映了该海区受到黑潮暖水团的影响.

组合四(指示对马暖流): 代表该海流的放射虫属种有*S. circumtexta*、*P. polycladum*和*P. pylonium*. 这些属种在日本海南部(Itaki, 2003; Itaki等, 2010)、东海(Chang等, 2003)、南海(陈木宏和谭智源, 1996; Chen和Tan, 1997)以及赤道太平洋(Welling等, 1996; Yamashita等, 2002)均有广泛分布. 在本文的研究站位中, 其在菲律宾海、东海和日本海沉积物中均有较高的含量(图8). 总体上, 日本海海洋生态环境特别是其中、南部海区受到黑潮分支-对马暖流的影响较大, 因此, 这些属种在日本海的高含量特征可能与黑潮支系的对马暖流有关.

组合五(指示亲潮): 其属种组合为*S. arachnea*、*S. glacialis*、*S. antarctica*、*C. borealis*、*B. setosa*、*C. davisiana*和*S. venustum*. 这些属种以冷水种为主, 在亚北极海区有广泛分布和报道(Okazaki等, 2004; 王汝建等, 2005; Abelmann和Nimmergut, 2005; Wang等, 2006; Itaki等, 2008; Zhang等, 2014). 在本文的研究海区中, 该组合的放射虫属种在白令海和鄂霍次克海站位的沉积物中均有较高的含量(图8), 其含量的峰值主要出现在受亲潮冷水团影响的鄂霍次克海东部海区(站位Lv55-10-2), 因此, 该组合的分布特征可能主要受到了亲潮冷水团的控制.

5 结论

(1) 西北太平洋各海区沉积物中的放射虫可以划分为类群A和类群B两个大的生物地理区系. 其中, 类群A主要分布在北太平洋热带-亚热带的西边界流(黑潮)区和边缘海, 其放射虫丰度与分异度较高, 以暖水种为主; 而类群B主要分布于寒带-亚寒带海区, 放射虫丰度与分异度较低, 冷水种含量较高. 此外, 类群A可进一步划分为A1至A5五个亚类, 分别对应于东海、菲律宾海、南海、日本海和黑潮区, 类群B可划分为B1至B3三个亚类, 分别与鄂霍次克海、白令海和亚北极环流区有着较好的对应关系.

(2) 西北太平洋不同生物地理区放射虫沉积分布的总体特征表明, 温度和盐度是沉积放射虫具有明显纬向性分布规律和特殊现象的主导因素, 水深变化是同一海区不同区域放射虫沉积分布存在差异特征的重要原因.

(3) 受西北太平洋环流的影响, 不同生物地理区的放射虫组合存在一定的关联与共性.依据不同海区放射虫共有属种的含量与分布特征, 划出了五个放射虫特征组合, 它们分别较好地指示着黑潮主流、黑潮-东海分支、黑潮-南海分支、对马暖流以及亲潮水团.

致谢 感谢国家海洋局石学法研究员、同济大学王汝建教授以及中国科学院海洋研究所李铁刚研究员提供了部分研究样品.

参考文献

陈木宏, 谭智源. 1996. 南海中、北部沉积物中的放射虫. 北京: 科学出版社. 271

陈木宏, 张兰兰, 张丽丽, 向荣, 陆钧. 2008a. 南海表层沉积物中放射虫的组合特征与海洋环境. 地球科学: 中国地质大学学报, 33: 775–782

陈木宏, 张兰兰, 张丽丽, 向荣, 陆钧. 2008b. 南海表层沉积物中放射虫多样性与丰度的分布与环境. 地球科学: 中国地质大学学报, 33: 431–442

胡维芬, 张兰兰, 陈木宏, 曾丽丽, 周伟华, 向荣, 张强, 刘世昊. 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

谭智源, 陈木宏. 1999. 中国近海的放射虫. 北京: 科学出版社. 404

王汝建, 陈荣华, 肖文申. 2005. 白令海表层沉积物中放射虫的深度分布特征及其海洋学意义. 微体古生物学报, 22: 127–135

张兰兰, 陈木宏, 陆钧, 郑范. 2005. 南海南部上层水体中多孔放射虫的组成与分布特征. 热带海洋学报, 24: 55–64

张强, 陈木宏, 张兰兰, 王汝建, 向荣, 胡维芬. 2014. 白令海南部上新世以来的放射虫生物地层. 中国科学: 地球科学, 44: 227–238

Abelmann A, Gowing M M. 1997. Spatial distribution pattern of living polycystine radiolarian taxa—Baseline study for paleoenvironmental reconstructions in the Southern Ocean (Atlantic sector). Mar Micropaleontol, 30: 3–28

Abelmann A, Nimmergut A. 2005. Radiolarians in the Sea of Okhotsk and their ecological implication for paleoenvironmental reconstructions. Deep-Sea Res Part II-Top Stud Oceanogr, 52: 2302–2331

Casey R E. 1971. Radiolarian as indicators of past and present water-masses. In: Funnell B, Riedel W R, eds. The Micropalaeontology of Oceans. Cambridge: Cambridge University Press. 331–337

Chang F, Zhuang L, Li T, Yan J, Cao Q, Cang S. 2003. Radiolarian fauna in surface sediments of the northeastern East China Sea. Mar Micropaleontol, 48: 169–204

Chen M, Tan Z. 1997. Radiolarian distribution in surface sediments of the northern and central South China Sea. Mar Micropaleontol, 32: 173–194

Chen M H, Zhang Q, Zhang L L, Zarikian C A, Wang R J. 2014. Stratigraphic distribution of the radiolarian *Spongodiscus biconcavus* Haeckel at IODP Site U1340 in the Bering Sea and its paleoceanographic significance. Palaeoworld, 23: 90–104

DeWever P, Dumitrica P, Caulet J P, Nigrini C, Caridroit M. 2001. Radiolarians in the Sedimentary Record. Amsterdam: Gordon and Breach Science Publishers. 533

Gallagher S J, Kitamura A, Iryu Y, Itaki T, Koizumi I, Hoiles P W. 2015. The Pliocene to recent history of the Kuroshio and Tsushima Currents: A multi-proxy approach. Prog Earth Planet Sci, 2: 17

Ikenoue T, Takahashi K, Tanaka S. 2012. Fifteen year time-series of radiolarian fluxes and environmental conditions in the Bering Sea and the central subarctic Pacific, 1990–2005. Deep-Sea Res Part II-Top Stud Oceanogr, 61-64: 17–49

Itaki T. 2003. Depth-related radiolarian assemblage in the water-column and surface sediments of the Japan Sea. Mar Micropaleontol, 47: 253–270

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

Itaki T, Kimoto K, Hasegawa S. 2010. Polycystine radiolarians in the Tsushima Strait in autumn of 2006. Paleontol Res, 14: 19–32

Kling S A. 1979. Vertical distribution of polycystine radiolarians in the central North Pacific. Mar Micropaleontol, 4: 295–318

Ladd C, Hunt G L, Mordy C W, Salo S A, Stabeno P J. 2005. Marine environment of the eastern and central Aleutian Islands. Fish Oceanogr, 14: 22–38

Li G, Han X, Yue S, Wen G, Rongmin Y, Kusky T M. 2006. Monthly variations of water masses in the East China Seas. Cont Shelf Res, 26: 1954–1970

Matul A, Abelmann A. 2005. Pleistocene and Holocene distribution of the radiolarian Amphimelissa setosa Cleve in the North Pacific and North Atlantic: Evidence for water mass movement. Deep-Sea Res Part II-Top Stud Oceanogr, 52: 2351–2364

Mizobata K, Wang J, Saitoh S I. 2006. Eddy-induced cross-slope exchange maintaining summer high productivity of the Bering Sea shelf break. J Geophys Res, 111: C10017

Mizobata K, Saitoh S, Wang J. 2008. Interannual variability of summer biochemical enhancement in relation to mesoscale eddies at the shelf break in the vicinity of the Pribilof Islands, Bering Sea. Deep-Sea Res Part II-Top Stud Oceanogr, 55: 1717–1728

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

Okazaki Y, Takahashi K, Yoshitani H, Nakatsuka T, Ikehara M, Wakatsuchi M. 2003. Radiolarians under the seasonally sea-ice covered conditions in the Okhotsk Sea: Flux and their implications for paleoceanography. Mar Micropaleontol, 49: 195–230

Okazaki Y, Takahashi K, Itaki T, Kawasaki Y. 2004. Comparison of radiolarian vertical distributions in the Okhotsk Sea near the Kuril Islands and in the northwestern North Pacific off Hokkaido Island. Mar Micropaleontol, 51: 257–284

Okazaki Y, Seki O, Nakatsuka T, Sakamoto T, Ikehara M, Takahashi K. 2006. *Cycladophora davisiana* (Radiolaria) in the Okhotsk Sea: A key for reconstructing glacial ocean conditions. J Oceanogr, 62: 639–648

Okkonen S, Schmidt G, Cokelet E, Stabeno P. 2004. Satellite and hydrographic observations of the Bering Sea 'Green Belt'. Deep-Sea Res Part II-Top Stud Oceanogr, 51: 1033–1051

Renz G W. 1976. The Distribution and Ecology of Radiolaria in the Central Pacific: Plankton and Surface Sediments. Berkeley: University of California Press. 262–267

Rogers J, De Deckker P. 2007. Radiolaria as a reflection of environmental conditions in the eastern and southern sectors of the Indian Ocean: A new statistical approach. Mar Micropaleontol, 65: 137–162

Springer A M, McROY C P, Flint M V. 1996. The Bering Sea green belt: Shelf-edge processes and ecosystem production. Fish Oceanogr, 5: 205–223

Stabeno P J, Kachel D G, Kachel N B, Sullivan M E. 2005. Observations from moorings in the Aleutian Passes: Temperature, salinity and transport. Fish Oceanogr, 14: 39–54

Tanaka S, Takahashi K. 2005. Late Quaternary paleoceanographic changes in the Bering Sea and the western subarctic Pacific based on radiolarian assemblages. Deep-Sea Res Part II-Top Stud Oceanogr, 52: 2131–2149

Wang R, Xiao W, Li Q, Chen R. 2006. Polycystine radiolarians in surface sediments from the Bering Sea Green Belt area and their ecological implication for paleoenvironmental reconstructions. Mar Micropaleontol, 59: 135–152

Welling L A, Pisias N G, Johnson E S, White J R. 1996. Distribution of polycystine radiolaria and their relation to the physical environment during the 1992 El Niño and following cold event. Deep-Sea Res Part

II-Top Stud Oceanogr, 43: 1413–1434

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

Zhang L, Chen M, Xiang R, Zhang J, Liu C, Huang L, Lu J. 2009. Distribution of polycystine radiolarians in the northern South China Sea in September 2005. Mar Micropaleontol, 70: 20–38

Zhang Q, Chen M, Zhang L, Hu W, Xiang R. 2014. Variations in the radiolarian assemblages in the Bering Sea since Pliocene and their implications for paleoceanography. Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol, 410: 337–350

Zhang Q, Chen M, Zhang L, Su X, Xiang R. 2016. Changes and influencing factors in biogenic opal export productivity in the Bering Sea over the last 4.3 Ma: Evidence from the records at IODP Site U1340. J Geophys Res Oceans, 121: 5789–5804