



热带西太平洋沉积物浮游有孔虫壳体发育过程的三维重建与壳体形态对生态和古海洋的指示意义

段佰川, 李铁刚

**Three-dimensional reconstruction of ontogeny of planktonic foraminifera in tropical West Pacific sediments and its ecological and paleoceanographic implications**

DUAN Baichuan and LI Tiegang

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.16562/j.cnki.0256-1492.2023071002>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

[Cd元素的古海水化学性质及有孔虫壳体Cd/Ca比值的古海洋学意义](#)

Hydrochemical behaviors of Cd in paleoceans and a review of Cd/Ca ratio in foraminifera shells as a paleoceanographic proxy  
海洋地质与第四纪地质. 2018, 38(5): 122

[南海南部上层水体浮游有孔虫的组成与分布特征](#)

Assemblage and distribution of planktonic foraminifera in the upper water layer of southern South China Sea  
海洋地质与第四纪地质. 2019, 39(1): 124

[X射线CT扫描与三维重建技术在南海北部岩心Core 01中的应用及沉积环境初探](#)

X-ray CT scanning technique and its application to the Core 01 in the northern South China Sea for sedimentary environment reconstruction  
海洋地质与第四纪地质. 2021, 41(4): 215

[南海北部神狐海域晚末次冰期以来有孔虫特征及其对古海洋环境的指示](#)

CHARACTERISTICS OF FORAMINIFERAL ASSEMBLAGES SINCE LAST GLACIAL FROM SHENHU AREA OF NORTHERN SOUTH CHINA SEA AND IMPLICATIONS FOR PALEOCEANOGRAPHIC  
海洋地质与第四纪地质. 2017, 37(2): 127

[长江远端三角洲表层沉积物中底栖有孔虫分布及其对环境的指示](#)

Distribution of benthic foraminifera in the surficial sediments of Changjiang distal delta and its environmental implications  
海洋地质与第四纪地质. 2020, 40(4): 127

[中全新世冲绳海槽北部的水文气候变化:浮游有孔虫群落证据](#)

The hydroclimate changes in the northern Okinawa Trough during middle Holocene: Evidence from planktonic foraminiferal assemblages  
海洋地质与第四纪地质. 2019, 39(1): 113



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

段佰川, 李铁刚. 热带西太平洋沉积物浮游有孔虫壳体发育过程的三维重建与壳体形态对生态和古海洋的指示意义 [J]. 海洋地质与第四纪地质, 2023, 43(4): 17-29.

DUAN Baichuan, LI Tiegang. Three-dimensional reconstruction of ontogeny of planktonic foraminifera in tropical West Pacific sediments and its ecological and paleoceanographic implications[J]. Marine Geology & Quaternary Geology, 2023, 43(4): 17-29.

# 热带西太平洋沉积物浮游有孔虫壳体发育过程的三维重建与壳体形态对生态和古海洋的指示意义

段佰川, 李铁刚

自然资源部第一海洋研究所, 青岛 266061

**摘要:** 浮游有孔虫钙质骨骼的生物学功能及其作用机制尚不完全清楚, 之前的研究认为壳体通过提供负浮力在调节浮游有孔虫的受力平衡中起作用。然而, 很少有研究对浮游有孔虫的个体发育过程进行重建和定量分析以揭示在其生命过程中壳体的功能。本研究利用同步辐射 X 射线断层显微术 (SRXTM) 重建了来自热带西太平洋沉积物岩芯中的 6 个不同属种的浮游有孔虫壳体的个体发育。通过计算每个腔室形成前后的壳体和细胞质的总质量, 能够确定整个个体发育过程中的平均密度变化模式。不同生态位属种的平均密度变化模式差异显著, 表明浮力调节可能与生命周期中的垂直迁移有关, 尤其是对于无刺浮游有孔虫属种。个体发育过程中的平均密度变化模式揭示了整个个体发育过程中浮力调节的范围, 这可能是影响无刺浮游有孔虫属种垂向迁移的因素之一。此外, 浮游有孔虫的形态演化可能涉及对生活水体垂直结构变化的适应。

**关键词:** 浮游有孔虫; 形态功能; 个体发育; 平均密度; 古海洋学

中图分类号: P736

文献标识码: A

DOI: 10.16562/j.cnki.0256-1492.2023071002

## Three-dimensional reconstruction of ontogeny of planktonic foraminifera in tropical West Pacific sediments and its ecological and paleoceanographic implications

DUAN Baichuan, LI Tiegang

First Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources, Qingdao 266061, China

**Abstract:** The biological function and mechanism of the calcareous skeletons of planktonic foraminifera are not fully understood. Previous studies have suggested that the shell plays a role in regulating the force balance of planktonic foraminifera by providing negative buoyancy. However, few studies have reconstructed and quantitatively analyzed the individual development process of planktonic foraminifera to reveal the function of the shell throughout their life cycle. We used synchrotron X-ray tomography to reconstruct the individual development of planktonic foraminiferal chambers from six different genera in sediment cores from the tropical western Pacific. By calculating the total mass of the shell and cytoplasm before and after the formation of each chamber, we were able to determine the average density variation pattern during the entire individual development process. We found significant differences in the patterns of average density among different ecological niche genera, suggesting that buoyancy regulation may be related to vertical migration during the life cycle, especially for non-spinose planktonic foraminifera genera. The density patterns also reveal the range of buoyancy regulation throughout the entire individual development process, which may be one of the factors on the vertical migration of non-spinose planktonic foraminiferal genera. Furthermore, the morphological evolution of planktonic foraminifera chambers may involve adaptation to changes in the vertical structure of the living water column.

**Key words:** planktic foraminifera; functional morphology; ontogeny; mean density; paleoceanography

生物体的形态受功能和结构约束的影响, 这意味着生物体的形态特征与其所处的环境和生态系

统有关。然而, 某些无运动能力的浮游生物, 如浮游有孔虫、放射虫和硅藻等, 这类生物的矿化骨骼

资助项目: 国家自然科学基金项目“晚中新世以来印度洋-太平洋暖池水体交换过程及其气候效应(41830539)”; 崂山实验室科技创新项目“新生代西太平洋环境演化的沉积记录及机制(LSKJ202204200)”; 泰山学者工程专项——泰山学者特聘专家计划(ts20190963)

作者简介: 段佰川(1984—), 男, 副研究员, 主要从事古海洋学与古环境研究, E-mail: duanbch@fo.org.cn

通讯作者: 李铁刚(1965—), 男, 研究员, 主要从事古海洋学与古环境研究, E-mail: tgli@fo.org.cn

收稿日期: 2023-07-10; 改回日期: 2023-08-18. 周立君编辑

具有多样的形态特征,但目前这些特征并不能提供明确的功能信息。有人提出,无运动能力的浮游生物的骨骼在调节水柱中的受力平衡方面起到一定作用<sup>[1-2]</sup>,但其产生作用的机制尚不清楚。

浮游有孔虫是一类重要的具有生物矿化壳体的浮游单细胞原生生物,广泛分布于全球海洋中。其壳体形态进化模式已经得到广泛研究<sup>[3]</sup>。这一类群在生物演化史中的成功和其丰富的多样性一部分归因于它们能够利用生活水体中的垂直栖息地分区<sup>[4]</sup>。浮游有孔虫不仅具有因属种而异的平均栖息深度,而且在其个体生长过程中也会发生栖息深度的变化,然而,控制它们垂直分布的因素仍然不明确<sup>[5]</sup>,前人提出了钙质壳体在调节这一类群的浮力和水体中垂向位置的作用<sup>[1]</sup>。此外,浮游有孔虫的形态分层与它们在上层水体中所生活的不同深度相对应<sup>[4]</sup>。因此,浮游有孔虫的功能形态、生活深度和垂直迁移之间可能存在密切关系。研究者提出了多种浮游有孔虫维持悬浮状态的机制,包括利用海洋表层的湍流再悬浮<sup>[6]</sup>,浮游有孔虫细胞质中原生质组成(如原纤维体)的生理调节<sup>[4,7-8]</sup>,以及骨架本身也有拖曳的特征和结构<sup>[9]</sup>。另外,浮游有孔虫的垂向迁移除了自身的因素,也与水团的性质密切相关,如温度、盐度、营养状况等的影响<sup>[4]</sup>。

为了更好地理解浮游有孔虫壳体的形态功能,研究不仅需要关注总体形态,而且还需要关注壳体的生长过程。浮游有孔虫在生长过程中遵循特定规律,即在其现有的壳体外生长新的房室,壳体的总体形态主要由这些房室的生长过程决定<sup>[4,10-12]</sup>。尽管理解形态功能对于研究浮游有孔虫的生物学、生态学和演化过程具有重要意义,但目前对此的认识仍然有限<sup>[13-14]</sup>。Lipps<sup>[15]</sup>的研究表明,壳体形态可能与有孔虫的密度、浮力以及抵抗下沉和湍流的能力有关。Caromel<sup>[13]</sup>则查明了大小、形状和钙化对沉降速度的影响,表明这些因素的内在限制可能比流体动力学功能更重要,决定了浮游有孔虫的深度分布和壳体形态。然而,个体发生过程作为总体形态的主要制约因素,却很少进行相关的研究。

对于有孔虫而言,钙质壳体内部记录了个体发育的过程,并可以使用各种方法进行分析<sup>[16-20]</sup>。在这些方法中,高分辨率X射线扫描和三维重建因其准确性、全面性和非破坏性而脱颖而出<sup>[21]</sup>。这种方法已成功应用于底栖有孔虫,提供了可视化、基本测量<sup>[22-24]</sup>,并揭示了细胞生长(通过腔室体积表示)与自然节律相关的恒定且显著的振荡<sup>[25]</sup>。在浮游有孔虫的研究中,这种方法已被用于研究进化与发

育之间的联系,揭示壳体的生长和结构的基本模式<sup>[26]</sup>,并证明在个体发育过程中表面积与体积比的变化可以影响有机体对环境变化的脆弱性<sup>[12,27]</sup>。尽管取得了这些进展,与底栖有孔虫相比,浮游有孔虫中观察到的多样的壳形态的生态学意义仍然不明确。

为了解浮游有孔虫如何通过钙质壳体的增长调节其受力,并理解壳体形态的生态学意义,本文重点研究了温跃层无刺浮游有孔虫属种个体。这些属种受到表面湍流的影响较小,且不具有像棘刺或外延的原生质网等复杂结构,这些结构会产生额外的下沉阻力。在这些相对简单的形态中,低密度的原生质可能是抵消钙质壳体重力的主要因素,使得浮力调节过程相对于有刺类群更为简单。本研究的目标是利用高分辨率X射线扫描和三维重建技术,结合一定的假设,揭示钙质壳体的发育如何影响这些生物的迁移行为。

## 1 材料和方法

### 1.1 样品选择

本研究选择了5个无刺浮游有孔虫的标本进行研究:*Globorotalia menardii*、*G. tumida*、*G. truncatulinoides*、*Pulleniatina obliquiloculata*和*Candeina nitida*。此外,还选择了一种混合层种*Globigerinoides ruber*用于比较研究。这些标本来自于热带西太平洋海底沉积物柱状样顶部样品,海水深度约2000m。选择这个深度是为了确保标本的完全发育,并展示我们的方法在沉积物样品中的适用性。

标本的保存状态是一个重要考虑因素。无论是壁内还是壁外的矿物沉淀都可以与生物矿化骨架区分开,并可以在图像处理过程中去除。溶解是一个更大的挑战,因为它很容易影响到壳体的内部房室,导致早期生长阶段的数据丢失。然而,本研究使用的所有标本都保存了从第一个房室到最后一个房室的完整生长序列,表明保存状态良好。本研究在选择扫描个体时,在大量个体中进行筛选,选择了形状、大小具有代表性特征,保存完整且无不规则发育房室的个体,具有一定的普遍意义。

### 1.2 断层扫描

无论是Micro-CT还是SRXTM(同步辐射X射线断层显微术)<sup>[21]</sup>都可以提供适合我们研究的高分辨率图像,而SRXTM技术更加方便。上述标本在上海同步辐射装置的BL13W站进行扫描,像素长

度为 0.65 μm。扫描标本时旋转了 180°, 拍摄了 501 个投影。X 射线束的能量设定为 14.5 keV, 以优化最大对比度。然后, 使用 Lanczos 滤波器对数据集进行重采样, 并将像素大小增加一倍, 以获得更好的信噪比和更快的计算速度。

### 1.3 三维重建

该研究使用 Amira 5.3.2 软件 (Mercury Computer Systems Ltd, www.tgs.com) 进行了重建和分析。每个腔室的壳体和腔室需要手动分割重建。基于其不同的形态和灰度, 将钙质壳体中的次生成分 (例如包括的沉积物和自生矿物) 手动去除。壳体和腔室的体积直接从软件中提取。

### 1.4 个体发育过程中的平均密度

如上所述, 我们假设对于温跃层种无刺浮游有孔虫, 平均密度是调节浮力的主要因素, 因此可以通过重建个体发育过程中的平均密度变化分析浮力调节。在这里, 我们模拟发育过程中个体的密度变化, 假设钙质壳体完全被原生质填充, 并拥有一定量的壳外原生质。这可以表示为方程:

$$\rho_{n,\text{mean}} = \frac{\rho_{\text{cal}} \sum_1^n V_{i,\text{shell}} + \rho_{\text{cyt}} (\sum_1^n V_{i,\text{cav}} + V_{\text{extra}})}{\sum_1^n V_{i,\text{shell}} + \sum_1^n V_{i,\text{cav}} + V_{\text{extra}}} \quad (1)$$

其中,  $\rho_{n,\text{mean}}$  为具有  $n$  个腔室的生物体的平均密度;  $\rho_{\text{cyt}}$  为有孔虫原生质的湿密度,  $\rho_{\text{cal}}$  为 2.71 g/cm<sup>3</sup>;  $V_{i,\text{shell}}$  和  $V_{i,\text{cav}}$  分别为从初房开始数第  $i$  个腔室的壳和腔室的体积;  $V_{\text{extra}}$  为外部原生质的体积。目前关于  $\rho_{\text{cyt}}$  在个体发育或物种间的变异还不清楚。在这里, 我们使用 Korsun [28] 计算的 1 g/cm<sup>3</sup> 作为一个近似估计值。

估算  $V_{\text{extra}}$  的过程遵循了无刺浮游有孔虫腔室形成的报道过程<sup>[4]</sup>。我们设想了两个腔室形成过程的快照, 其中第一个是在腔室的芽胚 (bulge) 形成和钙化过程开始之前。此时, 外壳原生质被收回到壳内, 然后一个具有薄透明膜覆盖和光密内部的细胞质凸起从孔口产生, 同时新腔室的轮廓由原始腔室形成, 但没有钙质添加到壳内<sup>[4]</sup>。此时, 将新形成的腔室的体积分配给  $V_{\text{extra}}$ 。因此, 我们可以计算每个腔室形成过程中的这些特定时间片段的平均密度, 用方程(2)表示为  $\text{density}_{\text{min}}$ 。

$$\rho_{n,\text{min}} = \frac{\rho_{\text{cal}} \sum_1^n V_{i,\text{shell}} + \rho_{\text{cyt}} \sum_1^{n+1} V_{i,\text{cav}}}{\sum_1^n V_{i,\text{shell}} + \sum_1^{n+1} V_{i,\text{cav}}} \quad (2)$$

我们考虑的第二个个体发育阶段是当所有原

生质完全缩回到壳内并填满壳腔时, 假设这个阶段代表了一个健康个体所需要的最少原生质量, 对应于每个个体发育阶段的最大密度。使用方程(3)来计算  $\rho_{n,\text{max}}$ , 表示为  $\text{density}_{\text{max}}$ , 即个体的平均密度的上限。

$$\rho_{n,\text{max}} = \frac{\rho_{\text{cal}} \sum_1^{n+1} V_{i,\text{shell}} + \rho_{\text{cyt}} \sum_1^{n+1} V_{i,\text{cav}}}{\sum_1^{n+1} V_{i,\text{shell}} + \sum_1^{n+1} V_{i,\text{cav}}} \quad (3)$$

每个发育阶段中通过计算得到的平均密度只能近似于实际密度, 主要误差来自于每个浮游有孔虫物种原生质密度数据的缺失, 以及由于壳体分层所导致的难以准确分离各个阶段的壳体, 目前尚无法弥补这些缺陷方法, 需要进一步的研究。尽管存在这些限制, 我们认为模型捕捉到了细胞体积、室壁形状和厚度变化对生命周期中个体密度影响的重要方面, 并可能控制浮力和垂直迁移。

本研究中还包括了一种混合层栖息的有刺浮游有孔虫 *G. ruber*, 采用方程(2)和(3)进行比较。尽管无刺属种和有刺属种具有相似的室内增加模式, 混合层湍流可能为 *G. ruber* 和其他混合层属种提供额外的浮力<sup>[6]</sup>, 而刺和原生质的结合可能显著影响其流体动力学特性, 并使浮力调节过程复杂化, 本研究不做深入探讨。

## 2 结果

研究重建了 6 个浮游有孔虫标本的个体发育序列, 所有标本都显示出了较为保守一致的发育过程, 如表 1 所示。对于生长过程中房室大小的变化, 第二个房室较初房变小, 之后的房室体积迅速增大, 总体积呈指数级增长, 直至终房增长速度可能出现放缓 (*G. menardii*, *G. tumida*) 或减小 (*C. nitida*)。对于生长过程中形态的变化, 所有属种在初期阶段都是平旋, 之后变成各个属种独特的形态。

使用软件识别了每个生长阶段的房室腔和房室壁, 并计算了它们的体积。使用方程(2)和(3), 计算了上述两个转变阶段中生物体 (壳体加原生质) 的平均密度。每个标本的平均密度数据见表 1。这里, 使用  $\text{density}_{\text{min}}$  和  $\text{density}_{\text{max}}$  来代表  $\rho_{\text{min}}$  和  $\rho_{\text{max}}$ , 其中  $\text{density}_{\text{max}}$  表示每个生长阶段健康的浮游有孔虫可能达到的最大密度。如下所示, 平均密度为 1.20~2.23 g/cm<sup>3</sup>, 这在野外实际观察或估算<sup>[29-31]</sup> 的合理范围内。

*G. menardii* 标本由 22 个房室组成, 个体发育导致了平均密度的总体降低 (图 1A, 图 2)。 $\text{density}_{\text{min}}$

表1 6个研究标本的壳体数据统计

Table 1 The test data of six research specimens of *Globorotalia menardii*, *G. tumida*, *G. truncatulinoides*, *Pulleniatina obliquiloculata*, *Candeina nitida*, and *Globigerinoides ruber*. The data includes the volume ( $\mu\text{m}^3$ ) of each chamber and shell, the calculated mean density value ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ), and the test dimensions ( $\mu\text{m}$ )

属种名	房室腔	体积/ $\mu\text{m}^3$	累计体积/ $\mu\text{m}^3$	房室壁	体积/ $\mu\text{m}^3$	累计体积/ $\mu\text{m}^3$	density <sub>min</sub> /( $\text{g}/\text{cm}^3$ )	density <sub>max</sub> /( $\text{g}/\text{cm}^3$ )	壳体大小/ $\mu\text{m}$
<i>Globorotalia menardii</i>	c01	166	166	s01	377	377			38.3
	c02	47	213	s02	162	539	2.09	2.23	28.9
	c03	122	335	s03	236	775	2.05	2.19	36.0
	c04	62	397	s04	257	1032	2.13	2.23	39.3
	c05	194	592	s05	419	1451	2.09	2.21	38.9
	c06	280	872	s06	544	1995	2.07	2.19	45.7
	c07	414	1286	s07	976	2970	2.04	2.19	61.4
	c08	586	1872	s08	1584	4554	2.05	2.21	73.7
	c09	960	2831	s09	1635	6189	2.05	2.17	76.9
	c10	1281	4113	s10	2724	8913	2.03	2.17	97.8
	c11	2267	6380	s11	3950	12863	2.00	2.14	105.0
	c12	3026	9406	s12	5076	17939	1.99	2.12	113.1
	c13	4643	14050	s13	7064	25003	1.96	2.09	115.4
	c14	10869	24919	s14	12170	37172	1.86	2.02	152.8
	c15	16512	41431	s15	18521	55693	1.81	1.98	173.9
	c16	20815	62246	s16	23276	78969	1.81	1.96	223.1
	c17	38229	100475	s17	35268	114237	1.75	1.91	266.9
	c18	110287	210762	s18	83977	198214	1.60	1.83	354.0
	c19	187167	397929	s19	120059	318273	1.57	1.76	386.3
	c20	343677	741606	s20	231420	549693	1.51	1.73	481.3
	c21	714052	1455659	s21	878314	1428007	1.47	1.85	609.2
	c22	995584	2451243	s22	2790535	4218541	1.63	2.08	765.0
<i>G. tumida</i>	c01	414	414	s01	972	972			34.1
	c02	179	593	s02	500	1472	2.06	2.22	52.7
	c03	594	1187	s03	1272	2744	1.95	2.19	57.8
	c04	1256	2443	s04	1775	4518	1.90	2.11	76.1
	c05	1540	3983	s05	3044	7563	1.91	2.12	88.3
	c06	3126	7109	s06	3263	10826	1.88	2.03	96.0
	c07	5451	12560	s07	4788	15614	1.79	1.95	116.4
	c08	6321	18881	s08	6153	21766	1.77	1.92	124.7
	c09	12240	31121	s09	7897	29663	1.70	1.83	152.0
	c10	25155	56276	s10	22104	51767	1.59	1.82	190.8
	c11	52141	108417	s11	30346	82112	1.55	1.74	215.8
	c12	111469	219886	s12	55245	137357	1.46	1.66	283.5

续表 1

属种名	房室腔	体积/ $\mu\text{m}^3$	累计体积/ $\mu\text{m}^3$	房室壁	体积/ $\mu\text{m}^3$	累计体积/ $\mu\text{m}^3$	density <sub>min</sub> /(g/cm <sup>3</sup> )	density <sub>max</sub> /(g/cm <sup>3</sup> )	壳体大小/ $\mu\text{m}$
<i>G. tumida</i>	c13	235483	455369	s13	172385	309742	1.40	1.69	385.5
	c14	389404	844773	s14	301610	611352	1.46	1.72	515.1
	c15	514510	1359283	s15	462381	1073732	1.53	1.75	556.2
	c16	578820	1938103	s16	413016	1486749	1.61	1.74	655.9
	c17	1140357	3078460	s17	1188047	2674796	1.56	1.80	781.4
	c18	2212386	5290846	s18	1406219	4081015	1.57	1.74	932.9
	c19	2578180	7869026	s19	4601611	8682626	1.58	1.90	1063.4
<i>G. truncatulinoides</i>	c01	475	475	s01	759	759			24.0
	c02	116	591	s02	263	1021	1.96	2.08	37.2
	c03	308	899	s03	634	1655	1.91	2.11	46.6
	c04	457	1356	s04	786	2441	1.94	2.10	55.5
	c05	811	2167	s05	2855	5296	1.91	2.21	73.2
	c06	1561	3727	s06	2144	7440	2.00	2.14	74.2
	c07	2082	5809	s07	2906	10346	1.96	2.10	96.6
	c08	4302	10111	s08	4953	15299	1.86	2.03	108.9
	c09	8632	18743	s09	8935	24234	1.77	1.96	118.5
	c10	14377	33120	s10	17830	42064	1.72	1.96	162.9
	c11	28242	61362	s11	31657	73721	1.70	1.93	193.6
	c12	64198	125560	s12	64840	138561	1.63	1.90	237.0
	c13	103852	229412	s13	86609	225169	1.64	1.85	310.9
	c14	188085	417497	s14	112457	337626	1.60	1.76	370.3
	c15	325810	743307	s15	289320	626946	1.53	1.78	397.5
	c16	727026	1470333	s16	432534	1059481	1.51	1.72	487.1
	c17	1191190	2661522	s17	1715440	2774921	1.49	1.87	605.0
<i>Pulleniatina obliquiloculata</i>	c01	996	996	s01	1379	1280			33.5
	c02	739	1735	s02	937	2217	1.73	1.96	48.4
	c03	1760	3495	s03	1519	3736	1.66	1.88	58.5
	c04	4649	8144	s04	3417	7153	1.54	1.80	79.8
	c05	13611	21754	s05	8354	15507	1.42	1.71	109.9
	c06	38918	60673	s06	18227	33733	1.35	1.61	150.5
	c07	92030	152703	s07	36149	69883	1.31	1.54	200.8
	c08	195731	348434	s08	80291	150173	1.29	1.52	247.4
	c09	415248	763682	s09	93320	243493	1.28	1.41	312.1
	c10	854894	1618576	s10	174114	417607	1.22	1.35	376.4
	c11	1392006	3010582	s11	366395	784002	1.21	1.35	459.2
	c12	2900732	5911314	s12	701697	1485698	1.20	1.34	527.6
	c13	4055033	9966347	s13	4283791	5769489	1.22	1.63	712.5

续表 1

属种名	房室腔	体积/ $\mu\text{m}^3$	累计体积/ $\mu\text{m}^3$	房室壁	体积/ $\mu\text{m}^3$	累计体积/ $\mu\text{m}^3$	$\text{density}_{\min}/(\text{g}/\text{cm}^3)$	$\text{density}_{\max}/(\text{g}/\text{cm}^3)$	壳体大小/ $\mu\text{m}$
<i>Candeina nitida</i>	c01	645	645	s01	794	794			31.9
	c02	1278	1923	s02	1014	1809	1.50	1.83	50.6
	c03	2292	4215	s03	1917	3726	1.51	1.80	63.1
	c04	5461	9676	s04	3160	6885	1.48	1.71	81.6
	c05	11501	21177	s05	6096	12981	1.42	1.65	102.9
	c06	31140	52317	s06	12986	25967	1.34	1.57	130.5
	c07	97271	149588	s07	29926	55893	1.25	1.47	175.6
	c08	132344	281932	s08	48221	104115	1.28	1.46	223.2
	c09	317086	599018	s09	91918	196033	1.25	1.42	279.6
	c10	287951	886969	s10	75696	271729	1.31	1.40	298.8
	c11	778892	1665862	s11	159270	430998	1.24	1.35	371.4
	c12	834837	2500698	s12	190084	621082	1.25	1.34	412.3
	c13	1292146	3792844	s13	228612	849694	1.24	1.31	454.7
	c14	587528	4380372	s14	114253	963947	1.28	1.31	501.2
<i>Globigerinoides ruber</i>	c01	699	699	s01	1632	1632			17.6
	c02	395	1094	s02	1028	2661	2.02	2.21	23.1
	c03	448	1542	s03	1189	3849	2.08	2.22	25.4
	c04	778	2320	s04	1358	5207	2.07	2.18	35.0
	c05	1162	3482	s05	2072	7279	2.02	2.16	36.7
	c06	3043	6525	s06	3427	10706	1.90	2.06	43.1
	c07	3579	10104	s07	5475	16181	1.88	2.05	48.0
	c08	7621	17725	s08	11517	27698	1.82	2.04	60.6
	c09	20766	38491	s09	16012	43709	1.72	1.91	67.2
	c10	23090	61582	s10	17609	61318	1.71	1.85	76.4
	c11	49052	110634	s11	47082	108400	1.61	1.85	92.8
	c12	120446	231080	s12	71660	180060	1.55	1.75	116.9
	c13	310757	541837	s13	410887	590947	1.43	1.89	146.3
	c14	592439	1134276	s14	1243357	1834304	1.59	2.06	220.8
	c15	1488848	2623124	s15	1626995	3461299	1.70	1.97	268.9
	c16	2707299	5330423	s16	2311167	5772466	1.67	1.89	328.2
	c17	6108941	11439364	s17	2240540	8013006	1.57	1.70	393.3

从3个房室阶段的  $2.13 \text{ g}/\text{cm}^3$  降至20个房室阶段的  $1.47 \text{ g}/\text{cm}^3$ 。由于厚碳酸钙外壳的生长,  $\text{density}_{\min}$  在21个房室阶段开始增加, 并达到  $1.63 \text{ g}/\text{cm}^3$ 。 $\text{density}_{\max}$  显示了类似的趋势, 最终阶段的值为  $2.08 \text{ g}/\text{cm}^3$ , 接近个体发育初始阶段的  $\text{density}_{\min}$   $2.09 \text{ g}/\text{cm}^3$ , 其主要原因是形成了厚碳酸钙外壳。

*G. tumida* 标本由19个房室组成, 形状与 *G. menardii* 相似, 个体发育的平均密度变化趋势显示出不同的模式(图 1B, 图 3)。 $\text{density}_{\min}$  从1个房室阶段的  $2.06 \text{ g}/\text{cm}^3$  降至12个房室阶段的  $1.40 \text{ g}/\text{cm}^3$ , 然后在18个房室阶段增加至  $1.58 \text{ g}/\text{cm}^3$ 。 $\text{density}_{\max}$  显示类似的模式, 只有在个体的最终阶段, 由于厚碳酸钙

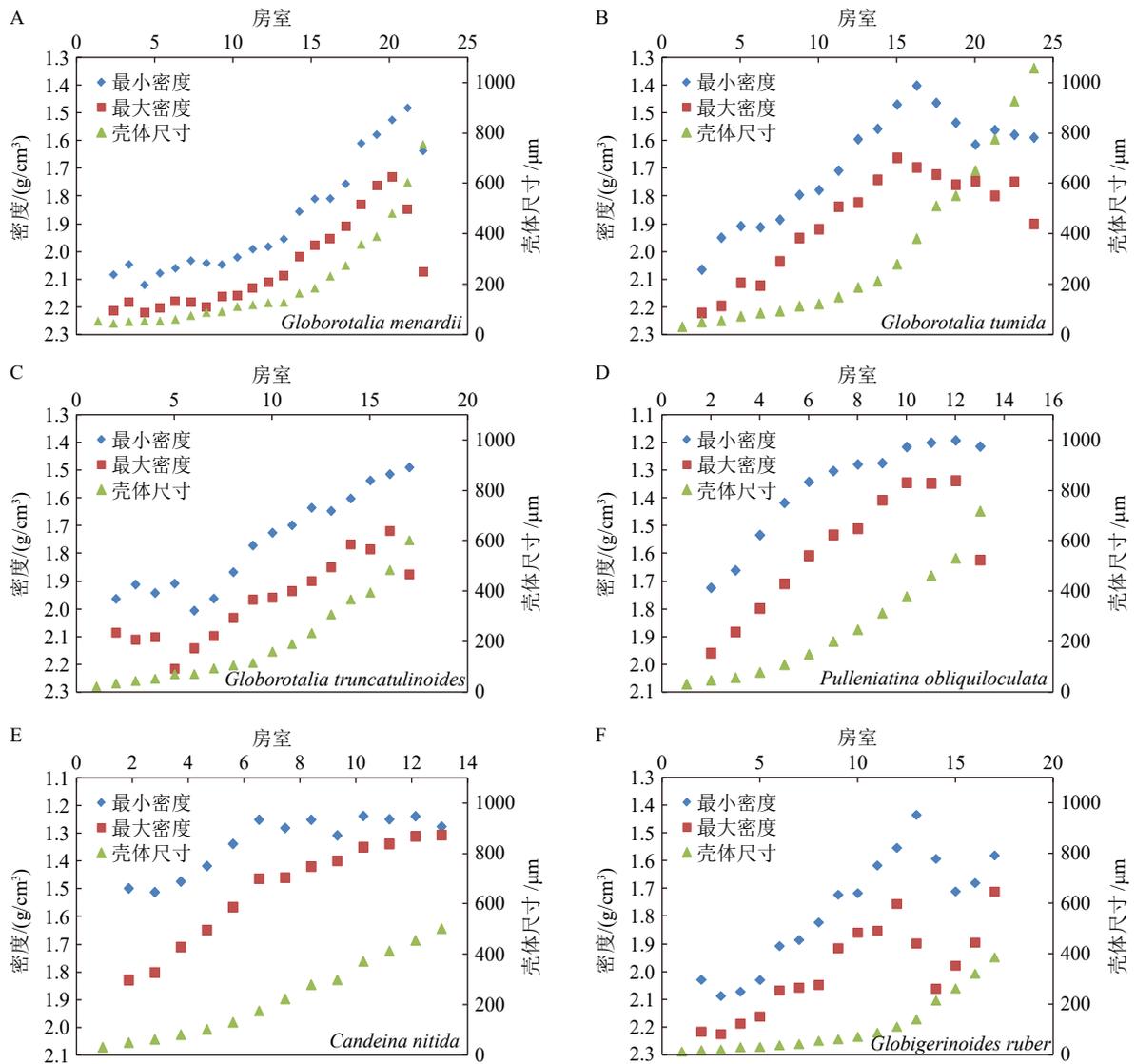


图 1 6 个研究标本的个体发育平均密度变化和壳体生长模式

Fig. 1 The mean density and size growth patterns of six study specimens (*Globorotalia menardii*, *G. tumida*, *G. truncatulinoides*, *Pulleniatina obliquiloculata*, *Candeina nitida*, and *Globigerinoides ruber*)

外壳的增加, 进一步将密度增加至  $1.90 \text{ g/cm}^3$ , 接近初始密度  $2.06 \text{ g/cm}^3$ 。

*G. truncatulinoides* 标本含有 17 个房室, 密度变化模式较为复杂 (图 1C, 图 4)。密度最小值从初房阶段的  $1.96 \text{ g/cm}^3$  增加到 5 个房室阶段的  $2.00 \text{ g/cm}^3$ , 然后在 16 个房室阶段下降到  $1.49 \text{ g/cm}^3$ , 在 12 个房室阶段, 这种下降趋势发生变化。然而, 密度最大值显示, 从 4 个房室阶段到 6 个房室阶段, 以及从 9 个房室阶段到 12 个房室阶段, 增长趋势更为明显。最终阶段显示密度最大值为  $1.87 \text{ g/cm}^3$ , 接近初始密度最小值  $1.96 \text{ g/cm}^3$ 。

*P. obliquiloculata* 标本由 13 个房室组成, 个体生长导致了密度最小值从初房阶段的  $1.73 \text{ g/cm}^3$  迅速减小到 7 个房室阶段的  $1.29 \text{ g/cm}^3$  (图 1D, 图 5)。

从 8 个房室阶段到 12 个房室阶段, 密度最小值逐渐从  $1.28 \text{ g/cm}^3$  降低到  $1.22 \text{ g/cm}^3$ 。密度最大值显示类似的趋势, 厚碳酸钙外壳的形成大大增加了密度最大值, 达到了  $1.63 \text{ g/cm}^3$  的最终阶段, 接近初始密度最小值  $1.73 \text{ g/cm}^3$ 。总体而言, 密度较 *Globorotalia* 属的个体低, 这主要是由于其房室形状更接近球形, 且细胞质与壳体碳酸盐的比例较高有关。

*C. nitida* 标本含有 14 个房室 (图 1E, 图 6)。个体生长过程中的密度最小值较低, 并呈现出总体下降的趋势, 范围从 2 个房室阶段的  $1.75 \text{ g/cm}^3$  减小到 12 个房室阶段的  $1.24 \text{ g/cm}^3$ 。可以识别出两个生长阶段: 密度最小值先从 1 个房室阶段的  $1.50 \text{ g/cm}^3$  迅速下降到 6 个房室阶段的  $1.25 \text{ g/cm}^3$ , 然后在  $1.57 \text{ g/cm}^3$  到  $1.70 \text{ g/cm}^3$  之间振荡, 直到最后阶段。

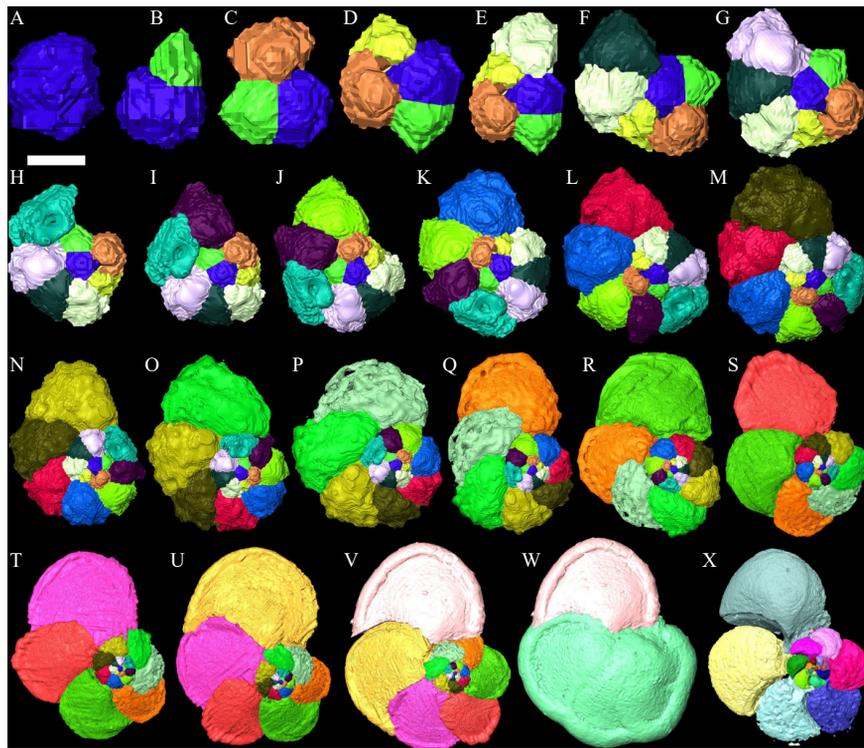


图2 *Globorotalia menardii* 个体发育过程的三维渲染图

字母序号代表每个生长阶段。比例尺分别表示以下长度数值, A: 20  $\mu\text{m}$ , B: 14  $\mu\text{m}$ , C: 16  $\mu\text{m}$ , D: 16  $\mu\text{m}$ , E: 16  $\mu\text{m}$ , F: 17  $\mu\text{m}$ , G: 23  $\mu\text{m}$ , H: 33  $\mu\text{m}$ , I: 30  $\mu\text{m}$ , J: 37  $\mu\text{m}$ , K: 35  $\mu\text{m}$ , L: 37  $\mu\text{m}$ , M: 37  $\mu\text{m}$ , N: 53  $\mu\text{m}$ , O: 56  $\mu\text{m}$ , P: 76  $\mu\text{m}$ , Q: 85  $\mu\text{m}$ , R: 113  $\mu\text{m}$ , S: 118  $\mu\text{m}$ , T: 145  $\mu\text{m}$ , U: 178  $\mu\text{m}$ , V, W, X: 211  $\mu\text{m}$ 。

Fig.2 Three-dimensional rendering of the ontogeny of *Globorotalia menardii*

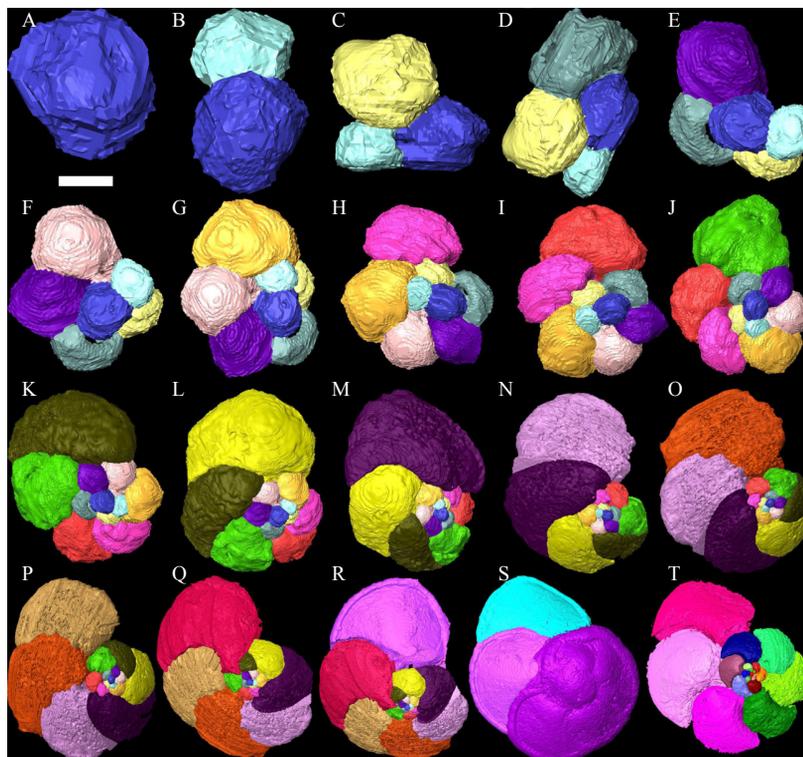


图3 *Globorotalia tumida* 个体发育过程的三维渲染图

字母序号代表每个生长阶段。比例尺分别表示以下长度数值, A: 12  $\mu\text{m}$ , B: 15  $\mu\text{m}$ , C: 18  $\mu\text{m}$ , D: 22  $\mu\text{m}$ , E: 27  $\mu\text{m}$ , F: 31  $\mu\text{m}$ , G: 35  $\mu\text{m}$ , H: 41  $\mu\text{m}$ , I: 47  $\mu\text{m}$ , J: 57  $\mu\text{m}$ , K: 67  $\mu\text{m}$ , L: 83  $\mu\text{m}$ , M: 112  $\mu\text{m}$ , N: 151  $\mu\text{m}$ , O: 163  $\mu\text{m}$ , P: 192  $\mu\text{m}$ , Q: 224  $\mu\text{m}$ , R: 274  $\mu\text{m}$ , S, T: 304  $\mu\text{m}$ 。

Fig.3 Three-dimensional rendering of the ontogeny of *Globorotalia tumida*

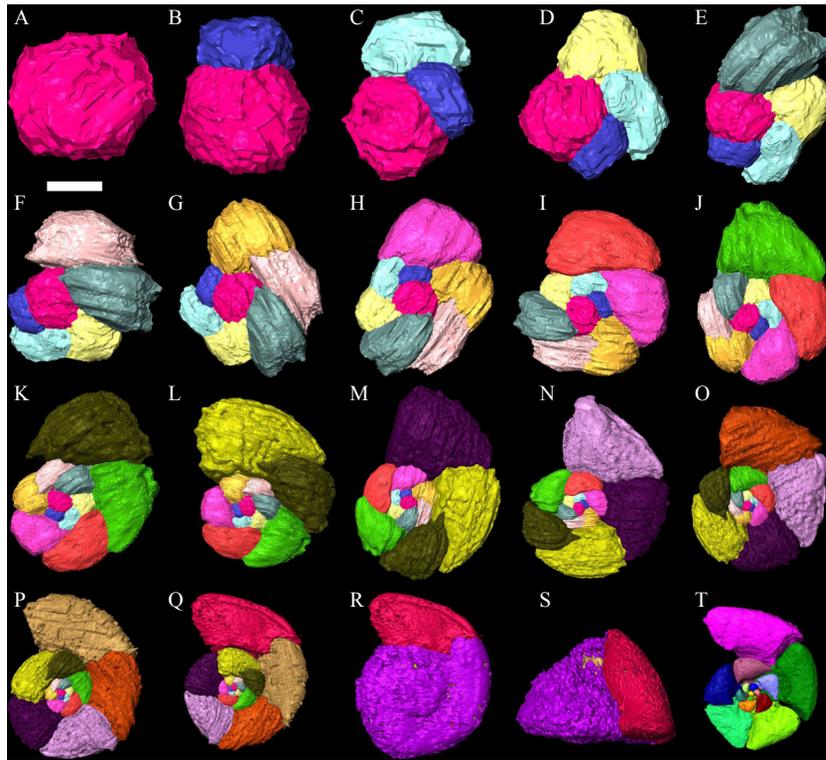


图 4 *Globorotalia truncatulinoides* 个体发育过程的三维渲染图

字母序号代表每个生长阶段。比例尺分别表示以下长度数值, A: 9  $\mu\text{m}$ , B: 13  $\mu\text{m}$ , C: 15  $\mu\text{m}$ , D: 18  $\mu\text{m}$ , E: 23  $\mu\text{m}$ , F: 28  $\mu\text{m}$ , G: 30  $\mu\text{m}$ , H: 34  $\mu\text{m}$ , I: 40  $\mu\text{m}$ , J: 50  $\mu\text{m}$ , K: 58  $\mu\text{m}$ , L: 76  $\mu\text{m}$ , M: 89  $\mu\text{m}$ , N: 112  $\mu\text{m}$ , O: 134  $\mu\text{m}$ , P: 160  $\mu\text{m}$ , Q, R, S, T: 200  $\mu\text{m}$ 。

Fig.4 Three-dimensional rendering of the ontogeny of *Globorotalia truncatulinoides*

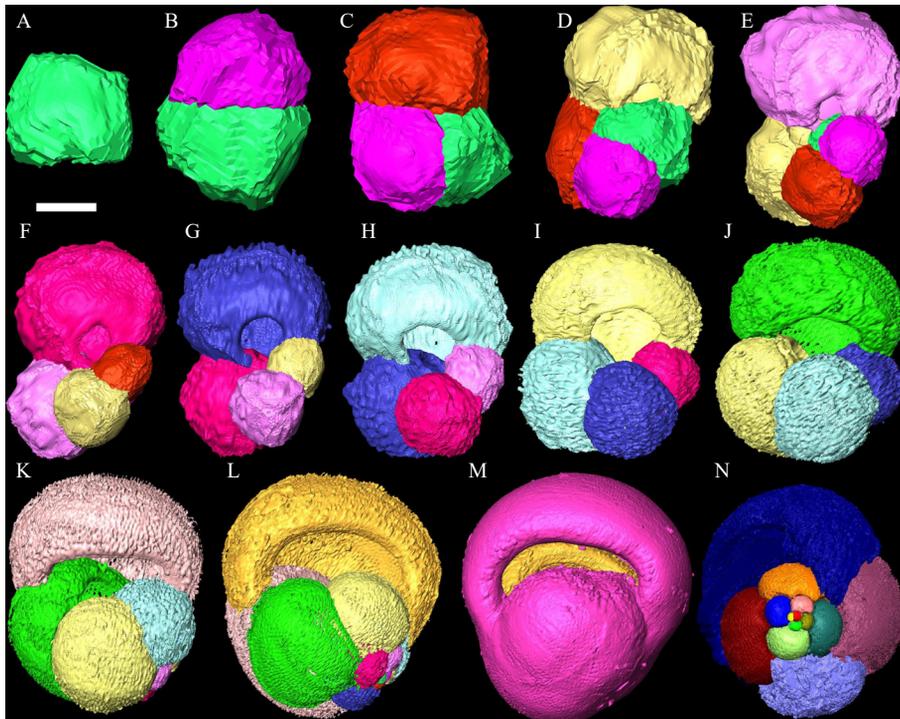


图 5 *Pulleniatina obliquiloculata* 个体发育过程的三维渲染图

字母序号代表每个生长阶段。比例尺分别表示以下长度数值, A: 16  $\mu\text{m}$ , B: 15  $\mu\text{m}$ , C: 17  $\mu\text{m}$ , D: 23  $\mu\text{m}$ , E: 30  $\mu\text{m}$ , F: 41  $\mu\text{m}$ , G: 55  $\mu\text{m}$ , H: 68  $\mu\text{m}$ , I: 85  $\mu\text{m}$ , J: 103  $\mu\text{m}$ , K: 115  $\mu\text{m}$ , L: 130  $\mu\text{m}$ , M, N: 170  $\mu\text{m}$ 。

Fig.5 Three-dimensional rendering of the ontogeny of *Pulleniatina obliquiloculata*

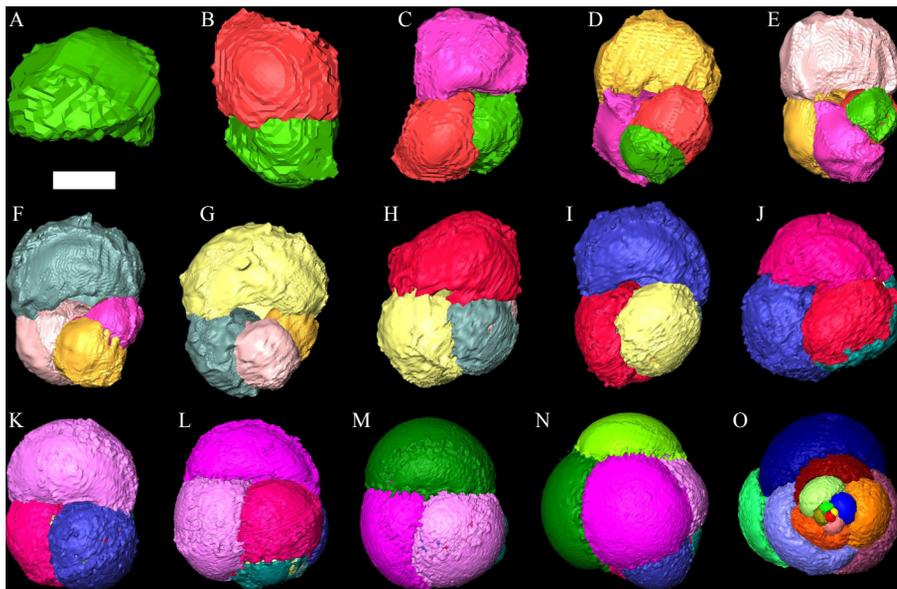


图6 *Candeina nitida* 个体发育过程的三维渲染图

字母序号代表每个生长阶段。比例尺分别表示以下长度数值, A: 13  $\mu\text{m}$ , B: 17  $\mu\text{m}$ , C: 23  $\mu\text{m}$ , D: 29  $\mu\text{m}$ , E: 37  $\mu\text{m}$ , F: 49  $\mu\text{m}$ , G: 63  $\mu\text{m}$ , H: 77  $\mu\text{m}$ , I: 92  $\mu\text{m}$ , J: 110  $\mu\text{m}$ , K: 138  $\mu\text{m}$ , L: 154  $\mu\text{m}$ , M: 166  $\mu\text{m}$ , N, O: 171  $\mu\text{m}$ 。

Fig.6 Three-dimensional rendering of the ontogeny of *Candeina nitida*

1个房室阶段的密度下限为  $1.50 \text{ g/cm}^3$ , 数值异常低, 可能与它在现代浮游有孔虫中拥有最大的初房有关; 最后一个阶段的密度上限相对较低, 没有额外的方解石沉淀。

*G. ruber* 标本中包含 17 个房室, 最后一个阶段出现钙化(图 1F, 图 7)。密度下限从 2 房室阶段的  $2.13 \text{ g/cm}^3$  降至 12 房室阶段的  $1.43 \text{ g/cm}^3$ , 然后在  $1.57 \text{ g/cm}^3$  至  $1.70 \text{ g/cm}^3$  之间振荡, 直到最后阶段。密度上限呈类似趋势。值得注意的是, 在 11 房室阶段和 15 房室阶段之间, 密度上限和密度下限之间的差异特别大。

### 3 讨论

个体发育的平均密度变化可能与浮游有孔虫的垂直迁移行为中特定物种对壳体功能的调节密切相关<sup>[4, 32-34]</sup>。通过流体动力学的方法, 模拟得到了壳体大小和形状对沉降的影响<sup>[13]</sup>, 结果表明当物体密度保持恒定时, 沉降速度与大小近似呈线性关系, 而与形状无关。在这里, 我们增加了对壳体和细胞质质量, 即平均密度, 在个体发育过程中的相对贡献的考虑, 这在研究的标本中表现出显著的种间差异。尽管前人研究了包括大小、总体形状、横截面形状、盘卷方向和个体发育过程等在内的许多壳体的形态指标, 以确定形态与生活环境的关系统<sup>[27, 29, 35-39]</sup>, 但本工作针对个体生长过程中平均密度

变化模式的特定生态意义的研究为进一步讨论潜在机制提供了可能。

我们提出, 受  $\text{density}_{\min}$  和  $\text{density}_{\max}$  的约束, 平均密度变化模式界定了壳体调节浮力以维持生理功能的范围。其中,  $\text{density}_{\min}$  表示个体在特定发育阶段结束时可以达到的最小平均密度, 而  $\text{density}_{\max}$  表示后续阶段中该个体在健康状态下的最大平均密度(假设细胞质在最后阶段不收缩)。在此范围内的所有平均密度值对该个体来说都是可用的, 由钙质壳体和细胞质质量的比率决定。因此, 对于温跃层无刺浮游有孔虫属种, 个体发育过程中的个体平均密度变化可能由水团的性质、食物、光线等因素共同作用, 决定了浮游有孔虫的垂向迁移行为。

#### 3.1 浮游有孔虫个体生长过程中平均密度变化的生态意义

温跃层无刺浮游有孔虫属种的平均密度变化可能是调节它们浮力状况的因素之一, 并可能控制幼年阶段上升和末期阶段下沉。在幼年阶段, 所有研究的标本都显示出慢速增长、扁平的低螺旋的形状, 并且雷诺数低于  $0.5$ <sup>[13]</sup>, 这可能导致较慢的沉降速度或悬浮。在个体生长的末期阶段, 钙质加厚会显著增加平均密度, 而对壳体大小影响不大, 从而导致下沉行为。对于中间阶段, 平均密度变化可能不是流体力学性质的主要控制因素, 而壳体形状多样性、壳体尺寸的比较快速增大以及雷诺数的变

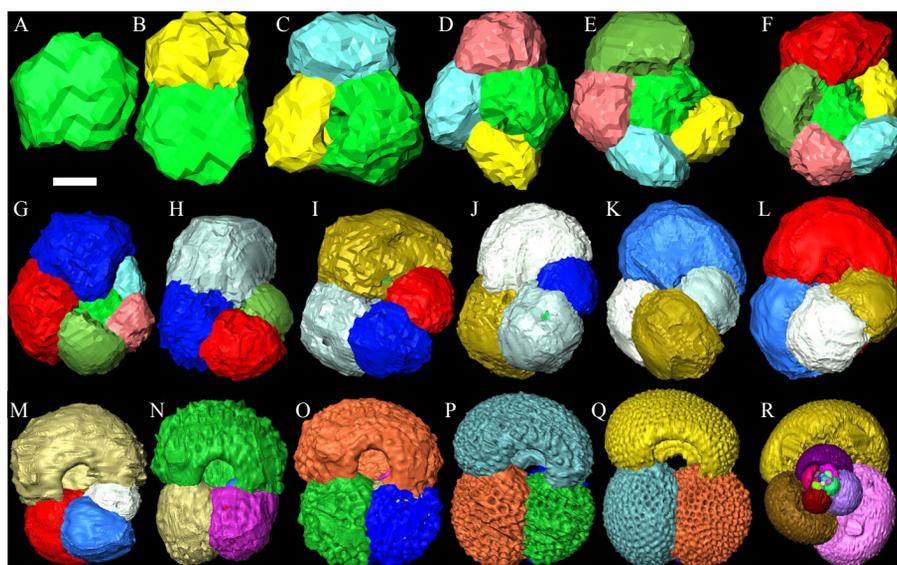


图 7 *Globigerinoides ruber* 个体发育过程的三维渲染图

字母序号代表每个生长阶段。比例尺分别表示以下长度数值: A: 6  $\mu\text{m}$ , B: 6  $\mu\text{m}$ , C: 6  $\mu\text{m}$ , D: 9  $\mu\text{m}$ , E: 9  $\mu\text{m}$ , F: 11  $\mu\text{m}$ , G: 13  $\mu\text{m}$ , H: 16  $\mu\text{m}$ , I: 17  $\mu\text{m}$ , J: 19  $\mu\text{m}$ , K: 23  $\mu\text{m}$ , L: 28  $\mu\text{m}$ , M: 39  $\mu\text{m}$ , N: 58  $\mu\text{m}$ , O: 69  $\mu\text{m}$ , P: 83  $\mu\text{m}$ , Q, R: 96  $\mu\text{m}$ 。

Fig.7 Three-dimensional rendering of the ontogeny of *Globigerinoides ruber*

化使调节过程复杂化。我们认为,在这些阶段,平均密度和壳体形状变化共同影响流体力学行为,可能是影响多样化的垂直分布的因素之一。

对于本研究中的温跃层无刺浮游有孔虫属种个体,个体发育过程的平均密度变化模式显示在约 100  $\mu\text{m}$  之前,  $\text{density}_{\min}$  和  $\text{density}_{\max}$  都呈缓慢下降趋势,之后有所下降,而  $\text{density}_{\min}$  和  $\text{density}_{\max}$  主要在最后两个腔室中明显增大。尽管在不同的属种之间存在差异,在前期发育阶段中,  $\text{density}_{\min}$  和  $\text{density}_{\max}$  之间的差异表现出相对稳定的值,表明这些发育阶段的壳体具有类似的调节能力范围。从成年阶段开始,  $\text{density}_{\min}$  和  $\text{density}_{\max}$  之间的差异逐渐增加,扩大了调节能力范围,并对应着更大的迁移范围。在最后阶段中密度最大值的显著增加极大地提高了生物体下降的能力,这与繁殖有关。

本研究分析了混合层有刺浮游有孔虫 *G. ruber* 以进行比较。结果表明,其密度变化模式可能与浮力没有直接关系,因为该物种具有刺和大量外部细胞质。从 1 个腔室至 10 个腔室阶段的个体发生发育密度显示出迅速下降的趋势,而壳体的尺寸缓慢增加;这些阶段存在刺<sup>[18]</sup>,这可以极大地提高其下沉的阻力(图 7F)。这些特征可能表明了一个快速的上升过程。在 11 个腔室阶段之前,  $\text{density}_{\min}$  和  $\text{density}_{\max}$  之间的差异表现出微小的振荡,表明相对稳定的浮力调节能力。然而,从 12 个腔室到最终阶段,平均密度变化显著,  $\text{density}_{\min}$  和  $\text{density}_{\max}$  之间的差异显著增加,表明其增强的负浮力调节能

力,可能受到混合层湍流、壳体刺状构造和外壳原生质网的影响。

### 3.2 对浮游有孔虫的形态演化和古海洋学意义的启示

作为无自主运动能力的浮游生物,浮游有孔虫如何调节其在水体中的垂直位置仍然是个悬而未决的问题。先前的研究表明,这个过程可能与壳体形态的多样性有关,但机制尚不清楚。我们认为,浮游有孔虫壳体中记录的平均密度变化的信息可能对解决此类问题至关重要,并且通过分析可以更好地理解浮游有孔虫壳体形态的多样性。有孔虫成年个体的壳体形态是通过增加不同形状、位置和壁厚的新房室来构建的<sup>[10-12]</sup>,这导致了不同发育阶段平均密度的差异。这种差异可以改变浮力状态和浮力调节范围,从而成为影响占据水体中不同的垂直生态位的因素之一。为了适应变化的水体分层结构,浮游有孔虫可以通过个体生长过程中的形态变化实现浮力的调节,最终表现为壳体形态的演化。

另一个重要的领域是利用沉积物中的浮游有孔虫的壳体来恢复古海洋学和古气候学的信息。虽然形态学是生物生活环境的重要指标,但是对浮游有孔虫壳体形态而言,这方面的研究并不广泛。主要原因是壳体的形态功能并不清晰,也没有有效的指标来将形态学与古海洋变量联系起来。壳体形态的演化受到个体发育进程的影响,反映了生物

体适应水体结构或营养层变化而调节浮力的能力的过程。因此,量化的壳体形态的变化指标可能成为古代海洋水体分层结构变化的一个潜在指标。

## 4 结论

作为调节浮游有孔虫流体动力学行为的重要因素,平均密度在个体发育过程中显示出相当大的变化,并且其变化模式在不同形态的种类中也有所不同。平均密度的变化可能是调节浮游有孔虫在初始和最终阶段垂直迁移的影响因素之一。温跃层无刺浮游有孔虫个体发育过程中的平均密度变化显示,形态变化通过个体发育导致不同浮力调节能力,限制了个体发育过程中的垂直迁移行为。有刺浮游有孔虫 *G. ruber* 的结果显示,其个体发育后期的平均密度变化显著,表明壳刺对浮力调节的较大影响。这种认识对浮游有孔虫的形态演化和古海洋应用具有重要意义。个体发育中的平均密度变化可能是浮游有孔虫在个体发育过程中实现垂向迁移的方式之一。浮游有孔虫壳体形态差异反映的个体发育过程中平均密度的变化可能与水团的性质、食物、光线等因素共同作用,决定了浮游有孔虫的垂向迁移行为。本文提出了在古海洋学应用中引入浮游有孔虫壳体形态指标,尤其是恢复古海洋水体结构方面的可能性。

**致谢:** 感谢上海同步辐射光源 BL13W 站的何友、谢红兰和付亚楠对扫描工作的帮助,同时感谢“科学”号科考船和船员对沉积物样品采集的帮助。

## 参考文献 (References)

- [1] Marszalek D S. The role of heavy skeletons in vertical movements of non-motile zooplankton[J]. *Marine Behaviour and Physiology*, 1982, 8(4): 295-303.
- [2] Raven J A, Waite A M. The evolution of silicification in diatoms: incapable sinking and sinking as escape?[J]. *New Phytologist*, 2004, 162(1): 45-61.
- [3] Aze T, Ezard T H G, Purvis A, et al. A phylogeny of Cenozoic macroperforate planktonic foraminifera from fossil data[J]. *Biological Reviews*, 2011, 86(4): 900-927.
- [4] Hemleben C, Spindler M, Anderson O R. *Modern Planktonic Foraminifera*[M]. New York: Springer-Verlag, 1989.
- [5] Rebotim A, Voelker A H L, Jonkers L, et al. Factors controlling the depth habitat of planktonic foraminifera in the subtropical eastern North Atlantic[J]. *Biogeosciences*, 2017, 14(4): 827-859.
- [6] Huisman J, Arrayás M, Ebert U, et al. How do sinking phytoplankton species manage to persist?[J]. *The American Naturalist*, 2002, 159(3): 245-254.
- [7] Kahn N, Swift E. Positive buoyancy through ionic control in the non-motile marine dinoflagellate *Pyrocystis noctiluca* Murray ex Schuett[J]. *Limnology and Oceanography*, 1978, 23(4): 649-658.
- [8] Walsby A E, Hayes P K, Boje R et al. The selective advantage of buoyancy provided by gas vesicles for planktonic cyanobacteria in the Baltic Sea[J]. *New Phytologist*, 1997, 136(3): 407-417.
- [9] Smayda T J. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea[J]. *Oceanography and Marine Biology*, 1970, 8: 353-414.
- [10] Berger W H. Planktonic foraminifera: basic morphology and ecologic implications[J]. *Journal of Paleontology*, 1969, 43(6): 1369-1383.
- [11] Tyszka J. Morphospace of foraminiferal shells: results from the moving reference model[J]. *Lethaia*, 2006, 39(1): 1-12.
- [12] Caromel A G M, Schmidt D N, Rayfield E J. Ontogenetic constraints on foraminiferal test construction[J]. *Evolution & Development*, 2017, 19(3): 157-168.
- [13] Caromel A G M, Schmidt D N, Phillips J C, et al. Hydrodynamic constraints on the evolution and ecology of planktic foraminifera[J]. *Marine Micropaleontology*, 2014, 106: 69-78.
- [14] Hsiang A Y, Elder L E, Hull P M. Towards a morphological metric of assemblage dynamics in the fossil record: a test case using planktonic foraminifera[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2016, 371(1691): 20150227.
- [15] Lipps J H. Ecology and paleoecology of planktic foraminifera[M]// Lipps J H, Berger W H, Buzas M A, et al. *Foraminiferal Ecology and Paleoecology*. Tulsa: SEPM Society for Sedimentary Geology, 1979: 62-104.
- [16] Bé A W H, Jongebloed W L, McIntyre A. X-ray microscopy of recent planktonic foraminifera[J]. *Journal of Paleontology*, 1969, 43(6): 1384-1396.
- [17] Brummer G J A, Hemleben C, Spindler M. Planktonic foraminiferal ontogeny and new perspectives for micropalaeontology[J]. *Nature*, 1986, 319(6048): 50-52.
- [18] Brummer G J A, Hemleben C, Spindler M. Ontogeny of extant spinose planktonic foraminifera (Globigerinidae): a concept exemplified by *Globigerinoides sacculifer* (Brady) and *G. ruber* (d'Orbigny)[J]. *Marine Micropaleontology*, 1987, 12: 357-381.
- [19] Sverdløve M S, Bé A W H. Taxonomic and ecological significance of embryonic and juvenile planktonic foraminifera[J]. *Journal of Foraminiferal Research*, 1985, 15(4): 235-241.
- [20] Huber B T. Ontogenetic morphometrics of some Late Cretaceous trochospiral planktonic foraminifera from the austral realm[J]. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 1994, 77: 1-85.
- [21] Donoghue P C J, Bengtson S, Dong X P, et al. Synchrotron X-ray tomographic microscopy of fossil embryos[J]. *Nature*, 2006, 442(7103): 680-683.
- [22] Speijer R P, Van Loo D, Masschaele B, et al. Quantifying foraminiferal growth with high-resolution X-ray computed tomography: new opportunities in foraminiferal ontogeny, phylogeny, and paleoceanology

- graphic applications[J]. *Geosphere*, 2008, 4(4): 760-763.
- [23] Briguglio A, Benedetti A. X-ray microtomography as a tool to present and discuss new taxa: the example of *Risananeiza* sp. from the late Chattian of Porto Badisco[J]. *Rendiconti Online Societa Geologica Italiana*, 2012, 21: 1072-1074.
- [24] Hohenegger J, Briguglio A. Axially oriented sections of Nummulitids: a tool to interpret larger benthic foraminiferal deposits[J]. *Journal of Foraminiferal Research*, 2012, 42(2): 134-142.
- [25] Briguglio A, Hohenegger J. Growth oscillation in larger foraminifera[J]. *Paleobiology*, 2014, 40(3): 494-509.
- [26] Schmidt D N, Rayfield E J, Cocking A, et al. Linking evolution and development: synchrotron radiation X-ray tomographic microscopy of planktic foraminifers[J]. *Palaeontology*, 2013, 56(4): 741-749.
- [27] Caromel A G M, Schmidt D N, Fletcher I, et al. Morphological change during the ontogeny of the planktic foraminifera[J]. *Journal of Micropalaeontology*, 2016, 35(1): 2-19.
- [28] Korsun S, Hald M, Panteleeva N, et al. Biomass of foraminifera in the St. Anna Trough, Russian arctic continental margin[J]. *Sarsia*, 1998, 83(5): 419-431.
- [29] Bé A W H, Tolderlund D S. Distribution and ecology of living planktonic foraminifera in surface waters of the Atlantic and Indian Oceans[M]//Funnell B M, Riedel W K. *The Micropaleontology of the Oceans*. Cambridge: Cambridge University Press, 1971: 105-149.
- [30] Fok-Pun L, Komar P D. Settling velocities of planktonic foraminifera: density variations and shape effects[J]. *Journal of Foraminiferal Research*, 1983, 13(1): 60-68.
- [31] Oehmig R. Entrainment of planktonic foraminifera: effect of bulk density[J]. *Sedimentology*, 1993, 40(5): 869-877.
- [32] Schiebel R, Hemleben C. *Planktic Foraminifers in the Modern Ocean*[M]. Berlin Heidelberg: Springer, 2017.
- [33] Bijma J, Faber W W Jr, Hemleben C. Temperature and salinity limits for growth and survival of some planktonic foraminifers in laboratory cultures[J]. *Journal of Foraminiferal Research*, 1990, 20(2): 95-116.
- [34] Schiebel R, Bijma J, Hemleben C. Population dynamics of the planktic foraminifer *Globigerina bulloides* from the eastern North Atlantic[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 1997, 44(9-10): 1701-1713.
- [35] Schmidt D N, Renaud S, Bollmann J. Response of planktic foraminiferal size to late Quaternary climate change[J]. *Paleoceanography*, 2003, 18(3): 1039.
- [36] Hecht A D, Savin S M. Phenotypic variation and oxygen isotope ratios in Recent planktonic foraminifera[J]. *Journal of Foraminiferal Research*, 1972, 2(2): 55-67.
- [37] Hecht A D. Intraspecific variation in recent populations of *Globigerinoides ruber* and *Globigerinoides trilobus* and their application to paleoenvironmental analysis[J]. *Journal of Paleontology*, 1974, 48(6): 1217-1234.
- [38] Renaud S, Schmidt D N. Habitat tracking as a response of the planktic foraminifer *Globorotalia truncatulinoides* to environmental fluctuations during the last 140 kyr[J]. *Marine Micropaleontology*, 2003, 49(1-2): 97-122.
- [39] Schmidt D N, Renaud S, Bollmann J, et al. Size distribution of Holocene planktic foraminifer assemblages: biogeography, ecology and adaptation[J]. *Marine Micropaleontology*, 2004, 50(3-4): 319-338.