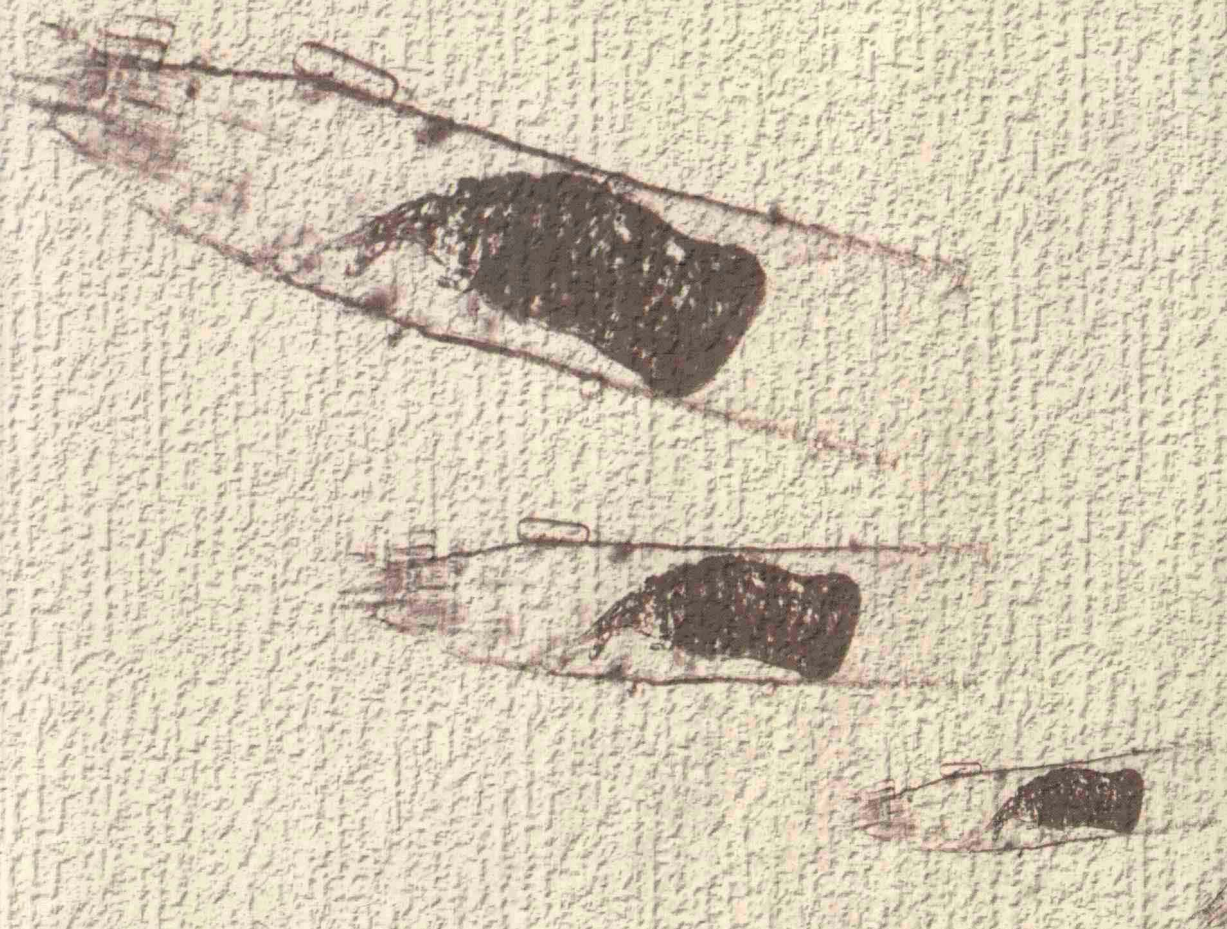


砂壳纤毛虫图谱

张武昌 丰美萍 于莹 张翠霞 肖天 编著



科学出版社

砂壳纤毛虫图谱

张武昌 丰美萍 于莹 张翠霞 肖天 编著

科学出版社

北京

内 容 简 介

砂壳纤毛虫是在水体浮游生活的具壳的旋毛纲纤毛虫原生动动物,大多数种类生活在海水中,是海洋微型浮游动物的重要类群。壳的形态是目前砂壳纤毛虫分类的主要依据。本书收集了世界今生砂壳纤毛虫共 930 种的种名录并给出了中文译名,对种名改变的种类进行了整理。收集了各种的壳的形态图谱(有的还有照片)并按照分类系统顺序排列。

本书适合海洋生物学方面的研究人员、教师和学生、海洋环境监测人员、养殖人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

砂壳纤毛虫图谱 / 张武昌等编著. —北京: 科学出版社, 2012

ISBN 978-7-03-034375-8

I. ①砂… II. ①张… III. ①寡毛纲-图谱 IV. ①Q959.193-64

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2012)第 102848 号

责任编辑: 韩学哲 / 责任校对: 宋玲玲

责任印制: 钱玉芬 / 封面设计: 耕者设计工作室

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

源海印刷有限责任公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2012 年 6 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

2012 年 6 月第一次印刷 印张: 32 3/4

字数: 740 000

定价: 150.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

An Illustrated Guide to Contemporary Tintinnids in the World

by

Zhang Wuchang Feng Meiping Yu Ying Zhang Cuixia Xiao Tian

Science Press

Beijing

序 言

2010 年,我为张武昌博士编写的《中国海浮游桡足类图谱》作序。2011 年末,张武昌博士又邀我为《砂壳纤毛虫图谱》作序。近年来,海洋生物多样性的研究迎来一个新的高潮,国际海洋生物普查计划(Census of Marine Life, CoML)和变化海洋中的生物(Life in a Changing Ocean, LiCO)等国际计划大大推动了海洋生物多样性的研究,《砂壳纤毛虫图谱》总结了以往的砂壳纤毛虫分类的工作,是这一国际热潮的一部分,我作为国际生物多样性计划(DIVERSITAS)中国委员会科学咨询委员会的委员,看到这一工作成果非常高兴。

生物分类学是很重要的基础研究,很枯燥,现在很多人不愿从事这个工作。同时,分类学需要很多的专业知识积累,分类学工作者需要很长的时间才能成为一个类群的分类专家,年轻人大多因为这两个原因不愿从事分类学的工作。张武昌博士以献身精神整理编写了《砂壳纤毛虫图谱》,说明其热爱这些浮游动物及其分类工作,我愿意为其作序以示我的支持和鼓励。

生物分类学的基础是形态分类,生物个体越微小,形态分类就越难。砂壳纤毛虫属于原生动物,同放射虫、有孔虫一样,其早期的分类依据不是虫体的肉体,而是虫体的分泌物,对于砂壳纤毛虫而言,就是虫体的壳。砂壳纤毛虫的壳的形状是不稳定的,近年来有一些这样的报道。纤毛虫的纤毛图式作为砂壳纤毛虫分类的最终依据正在成为共识,但是因为纤毛图式的研究工作进展缓慢,当前不得不以砂壳纤毛虫的壳作为依据。因此,这本图谱记载的物种中肯定有一些隐藏种或有效种的同物异名,这需要在以后的工作中慢慢厘清。

这本图谱整理了世界海洋 900 多种砂壳纤毛虫的壳的线条图,有些还有照片,是很好的参考资料。但是,和《中国海浮游桡足类图谱》一样,书中没有对形态的说明文字,对不了解砂壳纤毛虫的人来说,光看线条图可能不知其所示。我能够理解这本书资料很多,篇幅已经很长,张武昌博士能完成这些已经很不容易,希望日后能补充说明文字,以臻完美。

《中国海浮游桡足类图谱》出版一年多以来,所印 800 本几乎全部售出,说明分类学资料的整理是当前海洋科技工作的需要,很受欢迎的。我也希望这本砂壳纤毛虫的图谱能对读者有帮助。



国际生物多样性计划中国委员会科学咨询委员会委员

中国甲壳动物学会名誉理事长

中国科学院院士

2011 年 12 月于青岛

自序

科学研究是一个积累的过程，后来者要踏在先行者的肩膀上向上攀登。现在比较流行的说法是创新，尽量避免重复前人已经做过的工作，造成人力和财力的浪费。按照我的理解，只有了解了前人的工作，才能知道自己的工作是否是创新，即所谓“温故而知新”，因此对前人工作的总结是非常重要的。

生物分类学的基础是形态学。古谚有云“一图胜千言”，形态图示一直是生物分类学不可缺少的内容，在分类学文献里都要有形态图示。但是这些形态图示散见于各个分类学文献中，查找很不便，对于初学者来说，收集这些文献即第一艰巨的任务。

自进入硕士学习阶段以来，我就以海洋浮游动物作为研究内容，其中接触最多的是桡足类和浮游纤毛虫两个类群，因此多年来积累了一些这两个类群的分类学资料，为方便使用，逐步将这些图片资料整理成图谱，付梓出版以飨同好。在 2010 年 8 月出版了《中国海浮游桡足类图谱》后，我就开始整理出版这本《砂壳纤毛虫图谱》。

砂壳纤毛虫的肉体生活在自己分泌的壳中，有一个柄固着在壳的后端，通过身体的伸缩可以将身体伸出和缩进壳内，在环境不利时，虫体会离开壳，这种生活形式在动物界中是独一无二的。当我在显微镜下面看到它们时，不禁感叹造物的神奇。出版这个图谱也是因为我对这些生物的喜爱。

人们最初认识砂壳纤毛虫是在浮游生物拖网样品中发现它们的壳，在这样的样品中大多数壳是空的，肉体已经丢失。早期的科学家根据壳的形态特征定种，并画了很多的图谱，这些图谱有的很精细，就像工笔画，让人赞叹，有的很简约，只是个线条图。在整理图谱的过程中，感觉自己就像个收藏家，出版这本书即是将我的收藏展示给大家。

我国对于砂壳纤毛虫的研究起始于 20 世纪 30 年代，断断续续 50 年代又有一点研究，然后到 90 年代又逐渐多了起来，所以我国在这方面的研究工作还很少，比较落后。本书并没有学术上的创新，只是资料的堆叠，希望能对海洋浮游生物研究者提供一点参考或线索，能帮助他们节省点时间和精力。因为本书没有种的详细描述，所以如果需要种的更多资料，还是需要查阅原文。

在收集文献和整理图谱的过程中，很多学者帮助查找文献，他们是宋微波、徐奎栋、龚骏、张鸿雁、陈炳章、郭东晖，法国的 John Dolan 教授、Michel Denis 教授、Fabien Lombard 教授、Aude Baranil 教授，日本的 Takashi Kamiyama 教授，印度的 Santosh Kumar Sarkar 教授，黎巴嫩的 Marie Abboud - Abi Saab 教授。在此一并感谢！特别感谢 Dolan 教授同意使用他拍摄的砂壳纤毛虫的照片。

特别感谢刘瑞玉先生的鼓励和支持，并为本书作序。很多同事和同学对本工作有不同程度的参与或提供了帮助，他们是杨波、李超伦、张光涛、陶振铨、程方平、李洪波、赵苑、张芳、徐剑虹、刘敏、赵三军、赵丽、潘红苗、董逸、李海波、杜海舰、李艳、陈一然、张蕊、陈雪、武洪庆、岳海东、赵楠、张宇红、邢素娥、张文燕、周克。

本工作得到下列课题资助：国家重点基础研究规划(“973”)项目“多重压力下近海生态系统可持续产出与适应性管理的科学基础——微食物环与生物地球化学循环的耦合作用(2011CB409804)”、海洋公益性行业科研专项经费项目“我国近海浮游动物物种信息提取与应用示范研究(200805042)”、国家自然科学基金项目“小型浮游动物在我国近海浮游生态系统中的作用研究(40876085)”、国家自然科学基金创新群体项目“我国典型海域生态系统演变过程与机制(41121064)”。

张武昌

2011年12月6日

前言

砂壳纤毛虫是单细胞的原生动物,隶属于纤毛门(Ciliophora)旋毛纲(Spirotrichea)环毛亚纲(Choreotrichia)砂壳目(Tintinnida) (Lynn, 2008)。砂壳纤毛虫是水体微食物环中微型浮游动物(microzooplankton)的重要组成部分,主要摄食浮游硅藻、鞭毛虫和微微型浮游生物,在水体生态系统能量流动和物质循环中占重要地位。

砂壳纤毛虫的虫体生活在壳中,这个外壳大多呈壶形、花瓶形或管形,都有一个开口,有的在反口面还有一个较小的开口,虫体有一个柄固着在壳的后端,通过身体的伸缩可以将身体伸出(图 1A)和缩进(图 1B)壳内。在环境不利时,虫体会离开壳。砂壳纤毛虫的壳在动物界中是独一无二的,本章综述砂壳纤毛虫壳的微细结构、黏附颗粒和生态学意义。

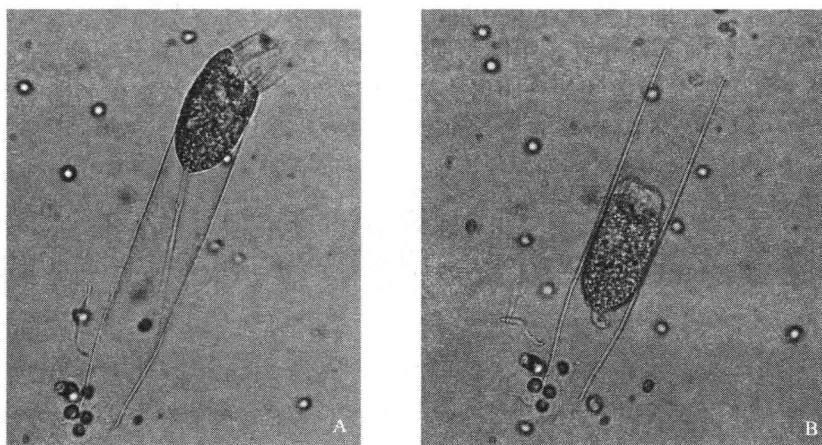


图 1 开孔真铃虫 *Eutintinnus apertus* 活体照片(壳长 90—112 μm)

A. 虫体伸出壳外; B. 虫体缩入壳内

1 壳的大小、形态和肉体占壳的比例

不同种的砂壳纤毛虫的壳的长度和口径变化很大(图 2)。记录中壳长最长的是布比延薄铃虫(*Leprotintinnus bubianicus*),壳长可达 834.3 μm (Skryabin and Al-Yamani, 2007),最小的壳为极小领细壳虫(*Stenosemella perpusilla*),壳长 13 μm (Hada, 1970)。同一个种中,不同海域不同个体间的长度差可达 300 μm 。例如,巨拟网纹虫的最大记录 750 μm (Marshall, 1969),但是大多为 337—576 μm (Campbell, 1942)。同一种中不同个体壳的大小可能是年龄的标志,小壳是幼体,大壳则是成熟的个体(Gold and Morales, 1976b)。

不同种的砂壳纤毛虫的口径为 5—137 μm ,也有的高达 185 μm 。在同一种内,砂壳纤毛虫壳的口径变化很小,是鉴定种类的比较稳定的依据(Dolan, 2010)。砂壳纤毛虫饵料的大小与壳口径有关,饵料的大小最大可达壳口径的 45%,而可口饵料的大小为壳口

径的 25% (Heinbokel, 1978; Dolan et al., 2002)。

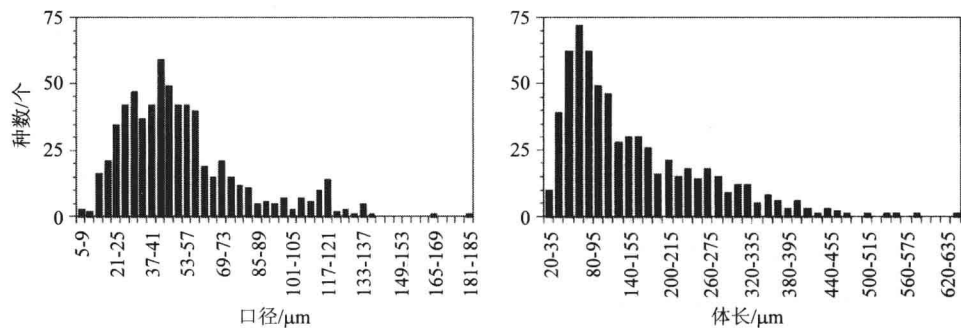


图 2 不同种砂壳纤毛虫口径和体长的种数分布(Dolan, 2010)

根据有没有外来黏附颗粒，砂壳纤毛虫的壳分为两大类(Capriulo et al., 1982)：透明壳(hyaline)上没有任何黏附颗粒，而黏着壳(agglutinated)上粘附外来的颗粒(图 3)。按照外来黏附颗粒是否覆盖全部壳体，黏着壳分为全部黏着壳(totally agglutinated，外来黏附颗粒覆盖壳的全体)和部分黏着壳(partially agglutinated，外来黏附颗粒只覆盖壳的一部分)。有些透明壳的前部有环纹，叫做领部(collar)，没有环纹的部分叫壶部(bowl)。部分黏着壳的外来黏附颗粒覆盖的部分叫做壶部，没有外来黏附颗粒覆盖的透明部分叫做领部。在透明壳的全部壳体和部分黏着壳的领部，可以看到壳壁有纹理，例如网纹虫的壁有六角形的网格，有的有环纹或纵纹。黏着壳的黏附颗粒影响了对壳的结构特征的观察，使得基于传统分类手段的种类鉴定非常困难，这种情况在拟铃虫属(*Tintinnopsis*)尤为明显，该属的壳全部被黏附颗粒覆盖，无法直接观察到壳的基本结构(Kofoed and Campbell, 1929)。

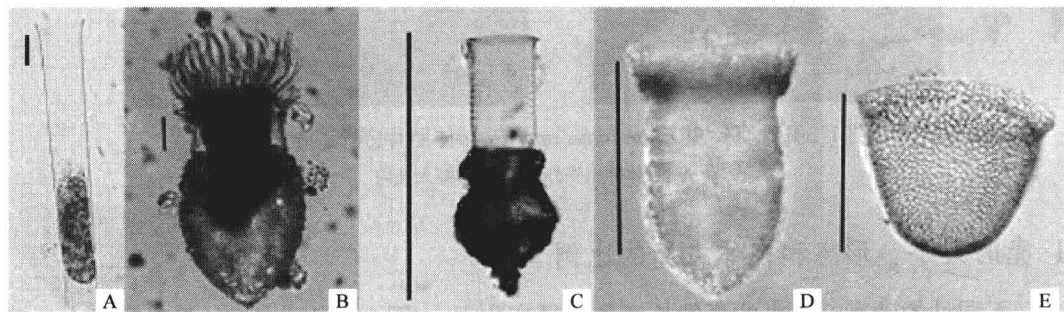


图 3 几种砂壳纤毛虫的壳

A. 透明壳的薄壳真铃虫 *Eutintinnus tenuis*，比例尺 20μm；B. 部分黏着壳的运动类铃虫 *Codonellopsis mobilis*，比例尺 20μm；C. 部分黏着壳的微细类铃虫 *Codonellopsis parva*，比例尺 200μm；D. 全部黏着壳的斯氏拟铃虫 *Tintinnopsis schotti*，比例尺 100μm；E. 全部黏着壳的宽口钟形虫 *Cyttarocyclus eucecryphalus*，比例尺 100μm

砂壳纤毛虫肉体在固定过程中会变形降解，很难测得其肉体体积。壳的体积常被用来推算其肉体体积，一些学者按照肉体的体积是壳室体积的一半来计算(Kofoed and Campbell, 1929)。Gilron 和 Lynn (1989)研究了 17 种砂壳纤毛虫，发现如果按照肉体的体积是壳的体积的 50%来计算，热带砂壳纤毛虫的生物量被高估 317%，温带的被高估

178%，温带砂壳纤毛虫的日生产力则被高估 147%。

Verity 和 Langdon (1984)第一个测量了砂壳纤毛虫体积与碳含量的关系，他们测量了 9 种砂壳纤毛虫，得出碳含量(C)与壳室体积(LV)的关系为 $C=444.5+0.053LV$ 。但由于有些砂壳纤毛虫的壳含有碳酸钙，以碳含量来衡量肉体生物量便高估了。Rychert (2010)采用 0.5%—1.0%酸性 Lugol's 试剂固定法，研究了温带水域砂壳纤毛虫壳与肉体的关系，得到二者之间的公式 $VL=2.74 \times VP^{1.03}$ ，其中 VL 、 VP 分别为壳与肉体的体积(μm^3)。平均来说，肉体占壳室体积的 31%。

2 壳壁的微细结构和组成物质

多数砂壳纤毛虫的壳的表面是平滑的。Burkovsky (1973)首次报道了砂壳纤毛虫壳的微细结构。Wasik 和 Mikolajczyk (1992)和 Wasik 等(Wasik et al., 1997a)用电子显微镜研究了砂壳纤毛虫壳的微细结构。壳的厚度因种而异，一般为 0.3—2.5 μm 。以钻形旋口虫(*Helicostomella subulata*)和弯叶拟铃虫(*Tintinnopsis lobiancoi*)为例(图 4)，壳分为三层：内壁、外壁和中间层，内壁和外壁的厚度为 0.07—0.2 μm ，内壁和外壁之间是垂直于内壁和外壁的隔壁，隔壁的高度为 0.1—2 μm ，隔壁有分叉连成网状，形成蜂窝状构造。内壁、外壁和隔壁将壳壁内部分割成气室。

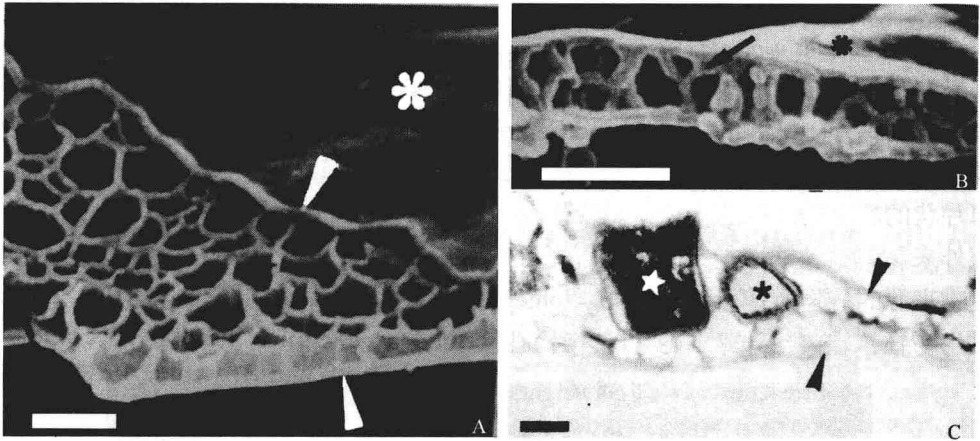


图 4 砂壳纤毛虫壳壁的电镜扫描图(比例尺 1 μm) (Wasik et al., 1997a)

- A. 钻形旋口虫 *Helicostomella subulata* 壳壁(三角箭头)的蜂窝状结构(星号示平滑内表面);
- B. 钻形旋口虫 *H. subulata* 壳壁的横截面, 分叉隔壁(三角箭头)及平滑的内表面(星号);
- C. 弯叶拟铃虫 *Tintinnopsis lobiancoi* 壳壁(三角箭头)上镶嵌黏附颗粒(星号)

Gold 和 Morales (1976c)发现 *Tinnidium* sp.有与众不同的壳壁的构造，壳壁有大量直径 2 μm 的纤维小球，这些小球有好几层，有一些纤维把它们固定在一起(图 5)。

关于壳的组成物质有多种不同的意见，目前还没有定论。Fol (1884)、Entz Jr. (1909)、Gold 和 Morales (1975a) 认为砂壳纤毛虫壳的组成成分是类似几丁质的物质(chitin-like material)，Faure-Fremiet (1908)认为是有机物质，Schweyer (1910)认为可能是纤维物质(cellulosic)，Kofoid 和 Campbell (1929)认为主要是几丁质，也有一些蛋白。Dogiel 等(1962)也认为壳是由蛋白和碳水化合物组成，并把这种物质命名为 tektin。巨拟网纹虫壳上没

有矿物质，主要成分是假几丁质(pseudochitin) (Gold and Morales, 1975a)。透明壳和黏着壳有蛋白特性，而黏着壳可能有酸性多聚糖，因而具有黏性(Wasik et al., 1997b)，这种黏性物质可能是黏着壳能粘附外来颗粒的原因(Gold and Morales, 1976b, c)。此外，在富含球石藻(coccolithophorid)的环境中，如埃内韦塔克(Enewetak)环礁，发现砂壳纤毛虫的壳含有碳酸钙(Gold and Morales, 1977)。

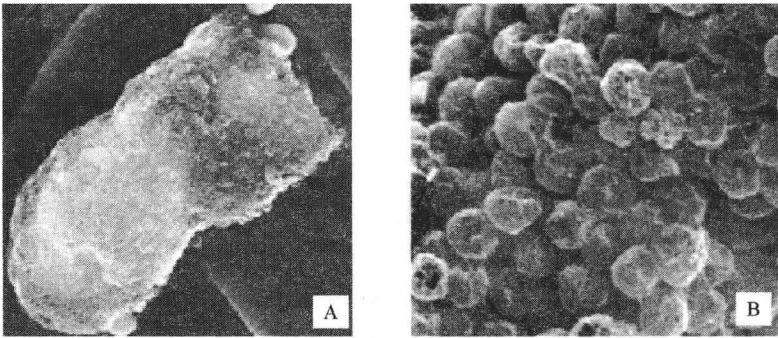


图 5 *Tininnidium* sp.壳壁扫描电镜图(Gold and Morales, 1976c)
A. 整体观; B. 局部放大

3 黏附颗粒

黏着壳的外面有一些颗粒，在 Gold 和 Morales (1976b)以前，人们只分辨出有些颗粒是颗石藻的钙片(cocolith) (Kofoid and Campbell, 1929; Tappan and Loeblich, 1968) (图 6)，不知道其他的颗粒是什么。Gold 和 Morales (1976b)观测了几种黏着壳，发现壳上的颗粒是薄片状的非生物来源的颗粒，而有些壳上是生物来源的颗粒，例如浮游植物的碎片。按照外来黏附颗粒的种类不同，黏着壳可以分为砂质壳(arenaceous，壳上的颗粒主要是非生物来源的矿物质)和生物质壳(agglomerated，壳上黏附颗粒有非生物颗粒，但是大部分是生物颗粒，包括硅藻细胞壁的碎片) (图 7) (Gold and Morales, 1976a)。

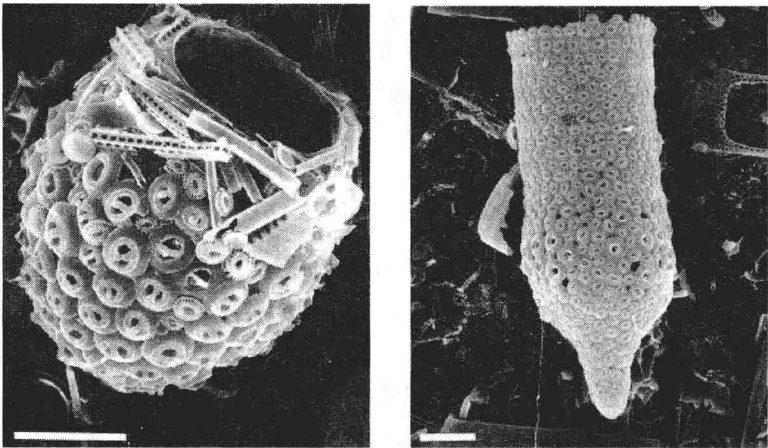


图 6 砂壳纤毛虫壳上黏着颗石藻的钙片
比例尺 10μm (<http://www.geol.sc.edu/msrl/tintin.htm>)

砂质壳的非生物颗粒很小。Rassoulzadegan (1980)用超声把大腹领细壳虫(*Stenosemella ventricosa*)壳上的颗粒从壳上分离出来,用库尔特计数器测定,平均每个壳上有 200 个大于 $3\mu\text{m}$ 的颗粒,80%的大小为 $3\text{—}5\mu\text{m}$ 。一些种的壳口周围的颗粒($1\text{—}4\mu\text{m}$)比其他部位的颗粒($8\text{—}14\mu\text{m}$)小,主要的颗粒成分是石英(Gold and Morales, 1976a)。由于砂质壳上有矿物颗粒,这些砂壳纤毛虫可能有生物成矿作用(Gold and Morales, 1976c; Ehrlich, 2010)。

黏着壳上的黏附颗粒无疑是来自于周围的环境,但是砂壳纤毛虫对颗粒是有选择性的。对于砂质壳,砂壳纤毛虫(如拟铃虫属和领细壳虫属)根据颗粒的大小和类型进行选择(Gold and Morales, 1976b),而且会在壳的表面进行排列,使得砂质壳表面有不太明显的环纹(Tappan and Loeblich, 1968)。

生物质壳上的生物碎屑可能是浮游植物被砂壳纤毛虫吃掉后才将碎屑粘附到壳上的(Takahashi and Ling, 1984; Gowing and Garrison, 1992)。砂壳纤毛虫对这些生物碎屑也有选择性,有的大洋表层生活的具生物质壳的砂壳纤毛虫壳上只粘着单种颗石藻的球石钙片,并且排列与颗石藻的排列类似,但是环境中的颗石藻不止一种(Takahashi and Ling, 1984), Winter 等(1986)认为这些砂壳纤毛虫选择的是球石钙片的粒级,而不是颗石藻的种类。有些黏附硅藻碎片的生物质壳对硅藻也有选择性(Wasik et al., 1996)。Henjes 和 Assmy (2008)发现同一种类的砂壳纤毛虫在不同的浮游植物水华中的个体,其壳上的生物颗粒不同,颗石藻水华中的个体壳上主要是颗石藻钙片,而硅藻水华中的个体壳上主要是硅藻的碎屑。

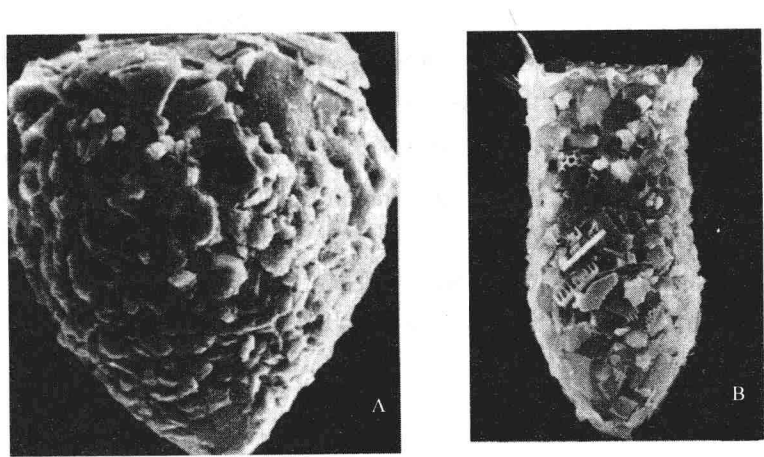


图 7 黏着壳表面的扫描电镜照片

- A. 大腹领细壳虫 *Stenosemella ventricosa* 壳上的非生物黏附颗粒(Gold and Morales, 1976b);
B. *Tintinnopsis* sp.壳上全部覆盖生物颗粒(Gold and Morales, 1976a)

除了这些没有生命的碎片外,有的砂壳纤毛虫(如真铃虫属)的壳会粘附在悬浮的颗粒物上(Jonsson et al., 2004)或共生有活的硅藻(Gomez, 2007) (图 8),这些大型颗粒物的存在可以改变纤毛虫摄食的水流,可能使砂壳纤毛虫提高摄食率。

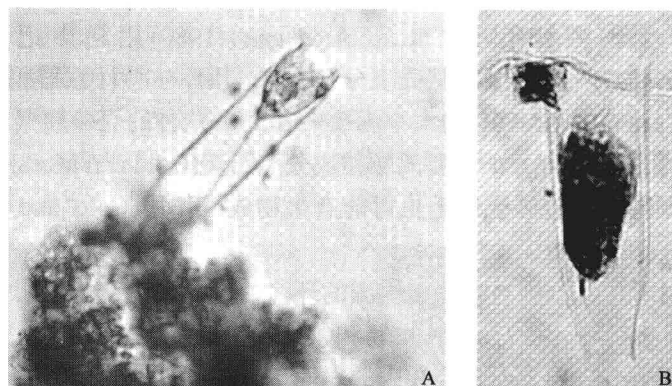


图 8 砂壳纤毛虫(如真铃虫属)的壳

A. 粘附在悬浮的颗粒物上(Jonsson et al., 2004); B. 共生有活的硅藻(Gomez, 2007)

4 壳的生成

许多学者根据壳的形状推测了壳的生成过程, Laval-Peuto (1981)认为这些推测没有实际依据都应该放弃。目前观察到壳生成的种有淡水筒壳虫(*Tintinnidium fluviatile*) (Entz Sr., 1885), 亚尖拟铃虫(*Tintinnopsis subacuta*) (Biernacka, 1952)和爱氏网纹虫(*Favella ehrenbergii*) (Laval-Peuto, 1981)。这些观察的结果表明, 砂壳纤毛虫分裂后, 形成在前部的前仔虫和在后部的后仔虫, 后仔虫继承原来的壳, 前仔虫则离开原来的壳, 单独制作壳, 制作过程总体来说是从后部向前部顺序完成, 为避免伤害, 纤毛虫壳的构建过程很迅速, 制作过程中受环境的影响, 壳后端的形状和体长最易受到影响。壳制作完成以后不会再有大的改变, 一些砂壳纤毛虫会增加领的长度, 或抛弃原来的壳另作新壳。

Laval-Peuto (1981)研究了爱氏网纹虫壳的生成过程(图 9)。爱氏网纹虫是分裂生殖, 前仔虫和后仔虫有明显的不同: 前仔虫体内有建造壳需要的物质(LM, lorica building material), 形成的一个不透明的囊(opaque granule), 而后仔虫没有。细胞分裂后, 前仔虫离开原来的壳建造新壳, 建造新壳的过程分为三个阶段。第一阶段, 前仔虫在分裂完成 2min 之内开始单独制作新壳, LM 流向后端, 涂抹在身体周围固定成型, 当在尾端封口时, 壳的末端突起形成了, 末端突起的形状是随机的, 有的长而尖, 有的短而粗,

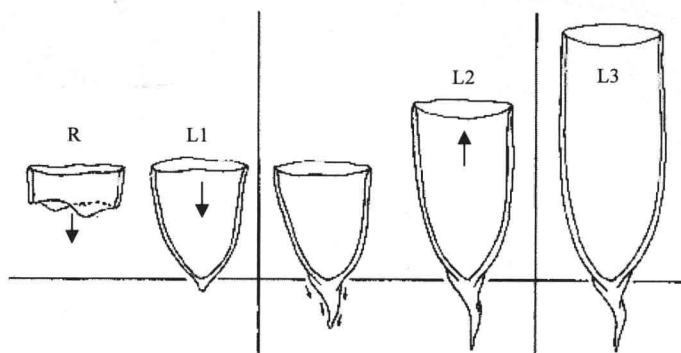


图 9 爱氏网纹虫 *Favella ehrenbergii* 壳的建构步骤(Laval-Peuto, 1981)

R: 环状; L1, L2: 壳的构建过程; L3: 巩固阶段。箭头示生长方向

也可能没有末端突起，这些形状可能大体反映形成时末端水流的影响。这时，仔虫会有一个柄将身体固着在壳上。第二阶段，在第一阶段的基础上用 5—10min 的时间从后向前建造新壳，直到壳长是口径的 2 倍。第三阶段即正常的生活阶段，虫体会慢慢增加壳的长度。

5 壳的下沉和进化意义

壳为砂壳纤毛虫增加了额外的重量，由于增加了黏附颗粒的重量，黏着壳比透明壳重一些。例如，领细壳虫属的砂壳纤毛虫的肉体的重量为 0.02—0.08 μg ，而壳的重量为 0.25 μg (Capriulo et al., 1982)。Takahashi (1982)测量类铃虫属(*Codonellopsis*)的一些黏着颗粒的壳，干重为 $0.04 \pm 0.02\mu\text{g}$ 。

由于自身的重力比浮力大，砂壳纤毛虫同海水中的其他浮游生物一样面临下沉的宿命。一些砂壳纤毛虫的沉降速率见表 1。黏着壳的沉降速率要比透明壳大一些，五种透明壳的沉降速率为 $0.25\text{—}2.08\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$ ，两种黏着壳的沉降速率为 $1.90\text{—}15.9\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$ ，壳的沉降速率与透明壳的体积、表面积、口径成正相关(Suzuki and Taniguchi, 1995)。Smayda and Bienfang (1983)认为砂质壳的沉降速率比颗石藻沉降速率($1.6\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$)的三倍还要大。

Capriulo 等(1982)假设领细壳虫属的砂壳纤毛虫的壳的重量为 0.3 μg ，利用 Reynolds 系数 0.23 和 Stoke's 定律，估计这个壳的沉降速率为 $4600\mu\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ ，合 $400\text{m} \cdot \text{d}^{-1}$ ，明显大于其他结果(Smayda and Bienfang, 1983; Suzuki and Taniguchi, 1995)。

浮游动物需要停留在真光层中摄食浮游植物，所以需要耗费能量克服重力。砂壳纤毛虫不但花费了能量和物质建造壳，而且比没有壳的浮游动物耗费更多的能量克服来重力(Capriulo et al., 1982)。砂壳纤毛虫为壳付出的同时，肯定有所收益。

Capriulo 等(1982)分析了壳对砂壳纤毛虫的有益之处。首先，壳自身的结构对于砂壳纤毛虫的保护可能没有帮助，因为砂壳纤毛虫的捕食者是桡足类、箭虫、水母等浮游动物，这些捕食者能将砂壳纤毛虫连壳吃下，在浮游动物食性分析中经常看到砂壳纤毛虫的壳(Robertson, 1983, 图 10—11)。壳对砂壳纤毛虫的保护可能来自另一方面。由于肉体藏在壳中，减少了与海水接触的面积，从而减少了砂壳纤毛虫释放的化学信号，从而保护砂壳纤毛虫减少被捕食的风险。

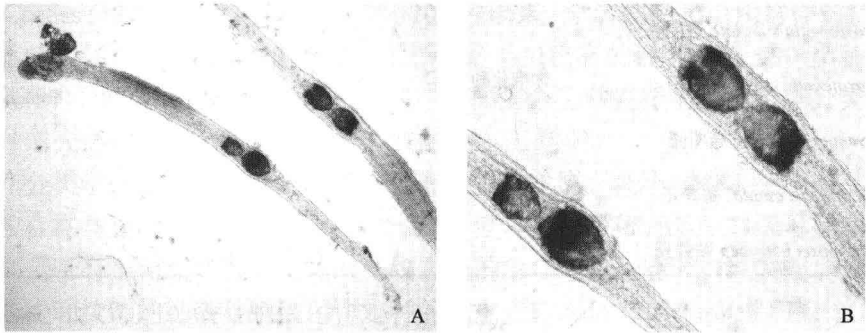


图 10 箭虫体内的砂壳纤毛虫
A. 整体观; B. 局部放大

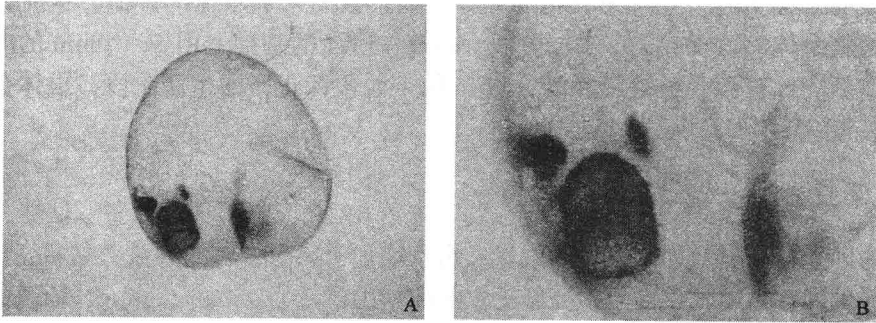


图 11 夜光虫体内的砂壳纤毛虫
A. 整体观; B. 局部放大

壳对砂壳纤毛虫的保护可能来自自然选择导致的逃避行为。砂壳纤毛虫受到扰动时，会停止游动而下沉，就像飞蛾遇到蝙蝠时停止飞行掉落地面。砂壳纤毛虫通过这种行为逃离捕食者的运动路径，从而增加存活几率。壳越重，下沉的速度越快，逃生的几率越大，但是砂壳纤毛虫克服重力消耗的能量也越大，所以砂壳纤毛虫需要平衡逃生的收益和克服重力的付出。由于水体的扰动越大，砂壳纤毛虫越容易克服重力，所以在近岸和上升流区域，砂壳纤毛虫的丰度要大一点(Capriulo et al., 1982)。

砂壳纤毛虫的壳越大，其表面积越大，浮力加大，其下沉的速度会减小。同时大个体砂壳纤毛虫的摄食者的个体也越大，游泳速度越快，所以较大的砂壳纤毛虫通过下沉的方式逃脱摄食的几率降低。这些较大的摄食者通过视觉探测饵料，较大的砂壳纤毛虫用黏着颗粒的方法增加壳重的同时，也增加了被摄食者视觉探测的风险。所以较大的砂壳纤毛虫大多是透明的(Capriulo et al., 1982)。

表 1 一些砂壳纤毛虫壳的沉降速率

种类	温度/℃	沉降速率/m · d ⁻¹	引自
<i>Acanthostomella norvegica</i> 透明壳		0.25	
<i>Favella taraikaensis</i> 透明壳		2.08	
<i>Helicostomella subulata</i> 透明壳		0.46	
<i>Parafavella</i> spp. 透明壳	标准化为 20℃	0.57	Suzuki and Taniguchi (1995)
<i>Ptychocyliis obtuse</i> 透明壳		0.66	
<i>Tintinnopsis ampla</i> 黏着壳		15.90	
<i>Tintinnopsis beroidea</i> 黏着壳		1.90	
黏着壳	25℃	1.59 ± 0.33	Smayda and Bienfang (1983)
透明壳		1.11 ± 0.44	

6 沉积物和化石中的砂壳纤毛虫的壳

死亡的砂壳纤毛虫的壳会下沉到海底。Dale (1989)在挪威 Lindaspollene 研究沉积物中的砂壳纤毛虫的壳,发现壳的沉积在其水体丰度最大的时候最高。壳的日均沉积量(daily fluxes)是水体平均现存量的 1%—7%。沉积到峡湾最深层的齿口拟网纹虫(*Parafavella denticulata*)的沉积速度为 8.9×10^6 个壳 $\cdot \text{m}^{-2}$, 相当于碳生物量 $0.038\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$, 约为年均初级生产力的 0.04%。

古代沉降到海底的壳可以形成化石,已发现的化石最早可追溯到 4 亿—5 亿年前古生代的奥陶纪,最大的多样性出现在中生代。化石中的砂壳纤毛虫有 30 多个属,大多没有今生的种类(Tappan and Loeblich, 1968)。

7 砂壳纤毛虫的分类

对砂壳纤毛虫的认识是从壳开始的。第一个发现砂壳纤毛虫的是 Müller (1776),发现的种类是客居筒壳虫(*Tintinnidium inquilinum*)。早期采集浮游生物样品是用浮游生物网拖网,样品保存在甲醛中。这些样品中的砂壳纤毛虫标本,有的肉体丢失了,壳是空的,有的虽有肉体,但是缩成一团,有的纤毛也丢失了,因此没有明显的分类特征。像许多浮游原生动物(有孔虫和放射虫)的分类依据是细胞的硬质部分一样,壳的形态特征成为砂壳纤毛虫的分类依据。

早期的砂壳纤毛虫的专著有 Daday (1887)、Brandt (1906, 1907)、Laackmann (1907, 1910)等,由于其他纤毛虫的分类依据是细胞特征(主要是纤毛系和表膜下纤毛系的特征),Entz Sr. (1885)、Daday (1887)和 Brandt (1906, 1907)曾提出砂壳纤毛虫的分类工作中有增加细胞特征的必要性。但是由于壳的特征比细胞的特征更容易保存和观察,随后的砂壳纤毛虫分类著作 Jörgensen (1924)、Hofker (1931)以及 Kofoid 和 Campbell (1929, 1939)仍旧只是依据壳的特征。Kofoid 和 Campbell (1929, 1939)依据壳的特征整理了 1000 多种砂壳纤毛虫壳的形态并给出砂壳纤毛虫的分类系统和初步生态资料,为此后砂壳纤毛虫分类研究奠定基础(Alder, 1999; Abboud-Abi Saab, 2008)。后期又有一些作者主要依据壳的特征描述了不同海区的砂壳纤毛虫,发现了一些新种。

自 Corliss (1979)估计砂壳纤毛虫有 1200 种以来,学者们一直沿用这样的估计,但是没有完整的名录,张武昌等(2011)统计了砂壳纤毛虫已有的种名,共 900 余种,本书对张武昌等(2011)的名录进行了修订,并进一步搜集今生砂壳纤毛虫的形态分类资料,整理每个种的壳的图谱,为生态学工作者提供一本工具书。

用作分类学资料依据的壳的特征主要有:整体轮廓、大小(壳体口径、长度和体积)、黏着颗粒存在与否(透明壳与黏着壳)、分区(是否具有领部和壶部)、口缘形状和小齿的有无、领部是否有小窗或环纹、壳体的环纹、壳的反口端是否有开口或突起。壳的大小、形状、结构和纹饰的细微差别被用作定种的依据。Kofoid 和 Campbell (1929, 1939)在总结前人的工作时,在砂壳纤毛虫的分类中把壳的各个特征看得同等重要,并把体长和口径的比例作为种间差异的依据,把前人认为的相同种的不同的型(forma)定为真正的种。

壳作为分类依据有重要的不足,主要表现在两个方面。首先,同一种内不同个体的

壳的特征有很大变化。在活体培养中, Schulz 和 Wulff (1929)发现拟网纹虫属(*Parafavella*)和笛杯虫属(*Ptychocylis*)的种内体长的变化非常大。有的黏着壳在培养过程中会变成透明壳(Gold, 1968, 1973), 而有的壳的螺纹发生变化, 如培养爱氏网纹虫(*Favella ehrenbergii*)的过程中, 出现了网纹型(*favella form*)与螺纹型(*coxliella form*)两种类型, 壳壁上出现螺纹虫属(*Coxliella*)的螺纹, 壳后端的突起弯曲, 或者出现反常的开口, 而某些个体的大小远远小于正常个体(Laval-Peuto, 1981)。

一些种的自然种群中的壳也有很大的变化, Gold 和 Morales (1975c)发现有些种的壳的长度随季节有明显的变化。

第二, 在海上采集的砂壳纤毛虫(例如拟网纹虫属和笛杯虫属)的壳的形态往往是连续变化的(Margalef and Duran, 1953; Halme and Lukkarinen, 1960; Biernacka, 1965; Bernatzky et al., 1981; Davis, 1978, 1981), 对于这个连续变化的形态谱, 很难根据 Kofoid 和 Campbell (1929, 1939)判定出截然不同的种类。

对已有砂壳纤毛虫分类资料的怀疑可能还因为砂壳纤毛虫的种数与纤毛虫其他门类相比显得太多。纤毛虫门类众多, 所有的纤毛虫种数共有 7500 种左右(Laval-Peuto and Brownlee, 1986), 无壳寡毛类纤毛虫的种数为 140 种左右(Agatha, 2011)。

这些资料说明, 在已定名的种中, 可能有很多同物异名。Larval-Peuto 和 Brownlee (1986)认为以壳的形态为依据的传统分类需要做较大的修正。Alder (1999)认为文献中形态相近的种很可能是同一种的不同的型(*forma*), 所以实际存在的种数很可能大大降低。

但是由于除壳之外其他的信息比较少, 对传统分类的修正比较困难。Larval-Peuto 和 Brownlee (1986)认为对传统分类的修正可能要经历三个阶段(本书作者认为这是可以同时进行的三个方面): 第一, 充分认识自然种群的壳的变化, 鉴别出变化最小的特征。第二, 通过光学显微镜和电子显微镜研究细胞学的特征作为分类依据。第三, 在分类学中加入形态之外的指标, 如生物学特点、生理特点、生化特点、行为特点、生态特点等, 并在分类工作中使用统计学的方法对这些形态特征和非形态特征进行分析。

上述三个方面的工作的进展如下:

对于第一方面, Larval-Peuto 和 Brownlee (1986)已经讨论了壳的不同特征, 认为种内变化较小(保守型好)可以用作分类的比较可靠的特征有壳的整体形状或轮廓、口缘的特征、壳壁的质地、口的内径、体长的范围; 壳的后端(尤其是后端突起)特征变化较大, 不宜作为分类依据。

第二方面的进展比较缓慢, 目前有纤毛图式的砂壳纤毛虫共有 44 种(张武昌等, 2011)。

第三方面的进展也比较缓慢, 研究形态学以外的特点需要对活体细胞进行培养, 目前成功培养过的种类有 10 种(于莹等, 2011)。另外活体培养下虫体的特点是否能用于分类也需要商讨, 活体培养过程中看到的壳的很多变化在自然界中是否发生还需要证明(Boltovskoy et al., 1990)。

应用分子生物学技术进行分类鉴定, 首先需要准确的形态分类为基础建立基因库, 然后才能反过来使用分子生物学手段进行分类。应用分子生物学技术鉴定砂壳纤毛虫目前还处在建立基因库的阶段, 已有 27 种砂壳纤毛虫在基因库中有 18S rDNA 序列。