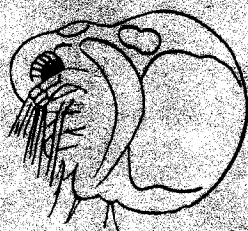
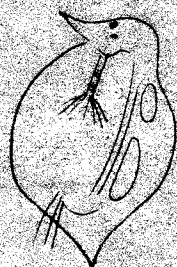
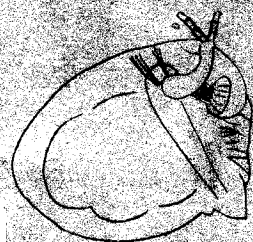


郑重 曹文清 编著

# 海洋枝角类生物学

厦门大学出版社



9.1

# 海洋枝角类生物学

郑重 曹文清 编著

\*

厦门大学出版社出版

福建省新华书店发行

三明市印刷厂印刷

\*

开本787×1092 1/32 4印张 88千字

1987年9月第1版 1987年9月第1次印刷

印数 1—1000册

ISBN 7-5615-0022-x

Q·2

书号:13407·007

定价: 0.65 元

## 内 容 简 介

本书是《海洋浮游动物生物学》小丛书的第一册，专述海洋枝角类。这是一类海洋种类很少（仅约11种）的小型低等甲壳动物，但由于数量大、分布广，尤其在繁殖盛季的近海浮游生物群落中占着相当重要地位。此外，由于它是经济鱼类，特别是幼鱼的饵料基础，枝角类具有一定经济意义。

本书把枝角类的形态、分类、分布、个体和种群生态，以及生理、生化等方面作了全面叙述，可作为大专院校有关生物专业师生学习浮游生物学和无脊椎动物学的教学和科研参考书。

# 《海洋浮游动物生物学》小丛书

主编 郑 重 付主编 李少菁

近30年来，通过海上调查和实验研究，我国年轻的海洋浮游生物学已从无到有，从小到大地成长起来了，各类浮游动物的研究已取得不同程度的成果。编者认为，把这些研究成果汇集成册，对教学、科研和调查都有一定帮助。为了争取该书早日问世，拟在最近三年内先把研究比较成熟的浮游甲壳动物编写出版（第一册枝角类、第二册桡足类、第三册磷虾类和莹虾类），以后陆续撰写其他浮游动物（水母类、毛颚类，以及浮游原生动物、软体动物、被囊动物，以及浮游幼虫等）。各册内容比较广泛，包括形态、分类、生态、生理、生化等方面。故本丛书称为《海洋浮游动物生物学》较为恰当，本丛书以介绍本国各类浮游动物的研究成果为主，但也适当地增添一些国外较新资料，特别是一些国内还没有研究或基本空白的生理、生化等方面内容。使本丛书的内容能较为全面、充实、新颖，使质量有所提高。希望读者对丛书的各个分册提出批评、指正。

## 序 言

浮游生物学 (Planktology) 作为一门自然科学, 迄今还不到100年。由于历史不长, 这门学科的论著远不如其他生物学科那么多。不过, 近年来这门新兴学科的发展很快, 特别是通过各种水域 (主要是近海及港湾) 的调查研究, 鉴定了很多种类, 积累了大量资料, 为撰写专著奠定了基础。作者过去编写的二本著作 (《浮游生物学概论》、《海洋浮游生物学》) 就是在这基础上写成的; 但浮游生物的种类繁多, 既有浮游植物, 又有浮游动物, 而以后者更多; 要求在一本书里把各类生物各个方面 (分类、形态、生态、生理、生化等) 作全面、详细的叙述, 显然是不可能的。看来, 分门别类地撰写各类生物的专著, 是解决这个问题的好办法。作者从事海洋浮游动物 (主要是枝角类和桡足类) 研究多年, 积累了比较丰富的资料。为此, 先把这二类比较熟悉的海洋浮游甲壳动物的生物学在一、二年内写出来, 作为《海洋浮游动物生物学》小丛书的第一、二册, 以后再陆续编写其他各类如磷虾类、莹虾类、水母类、毛颚类、被囊类等生物学, 希望能在10年内出齐。作者认为, 这套小丛书的问世, 由于内容比较全面、深入、新颖, 对教学、科研及海洋调查 (特别是渔场调查), 都有一定参考价值。

本书是这套小丛书的第一册, 专述海洋枝角类, 涉及分类、形态、生态、生理、生化, 以及个体生物学等各个方面, 而以个体生物学 (包括生长、生殖、发育、生活史、食性等) 为本书的重点。

为了充实内容、提高质量, 本书引用了一些研究较多的

淡水枝角类的实验生态和生理、生化的资料，以弥补海洋枝角类在这方面研究的不足；同时这些资料对枝角类的全面了解，对今后海洋枝角类的深入研究，是很有帮助的。

郑 重

1987年2月于厦门大学

# 目 录

|           |        |
|-----------|--------|
| 绪言        | ( 1 )  |
| 第一章 形态    | ( 3 )  |
| 基本形态      | ( 3 )  |
| 外部形态      | ( 3 )  |
| 内部形态      | ( 12 ) |
| 第二章 分类    | ( 20 ) |
| 第三章 分布    | ( 28 ) |
| 平面分布      | ( 28 ) |
| 垂直分布      | ( 33 ) |
| 季节分布      | ( 34 ) |
| 分布和环境关系   | ( 39 ) |
| 第四章 个体生态  | ( 43 ) |
| 生长        | ( 43 ) |
| 生殖        | ( 53 ) |
| 性别        | ( 71 ) |
| 发育        | ( 74 ) |
| 寿命、生活史    | ( 78 ) |
| 摄食生态      | ( 82 ) |
| 第五章 种群生态  | ( 87 ) |
| 种群增长      | ( 87 ) |
| 种群密度      | ( 88 ) |
| 数量变动      | ( 89 ) |
| 种间关系      | ( 90 ) |
| 第六章 生理、生化 | ( 92 ) |
| 代谢生理      | ( 92 ) |

|                       |         |
|-----------------------|---------|
| 循环生理.....             | ( 93 )  |
| 感觉生理.....             | ( 96 )  |
| 生化成份.....             | ( 96 )  |
| <b>第七章 经济意义</b> ..... | ( 98 )  |
| 实践上的重要性.....          | ( 98 )  |
| 理论上的重要性 .....         | ( 100 ) |
| <b>附录 培养方法</b> .....  | ( 102 ) |
| 分类系统 .....            | ( 104 ) |
| <b>参考文献</b> .....     | ( 106 ) |
| <b>索引</b> .....       | ( 115 ) |

## 绪 言

枝角类 (Cladocera) 是一类小型低等甲壳动物, 大多生活在淡水水域 (约有400多种), 而在海洋中的种数很少, 迄今只发现11种, 其中只有8种 (鸟喙尖头溞 *Penilia avirostris* Dana、中型圆囊溞 *Podon intermedius* Lillj、刘氏圆囊溞 *Podon leuckarti* G.O.Sars、史氏圆囊溞 *Podon schmackeri* Poppe、多型圆囊溞 *Podon polyphemoides* (Leuckart)、诺氏三角溞 *Evadne nordmanni* Loven、刺尾三角溞 *Evadne spinifera* P.E. Muller、肥胖三角溞 *Evadne tergestina* Claus) 被认为是真正的海洋枝角类。\*据作者和陈孝鳞 (1966) 的调查结果, 迄今我国沿海只发现有5种, 即鸟喙尖头溞、史氏圆囊溞、多型圆囊溞、诺氏三角溞、肥胖三角溞; 但刺尾三角溞在我国近海发现的可能性还是很大的, 因这种枝角类在世界海洋的分布是很广的。

海洋枝角类的种数虽少, 但分布很广, 几乎遍及世界各海, 并且数量很大, 尤其是在繁殖盛季 (主要是夏季), 常在近海上层浮游生物群落中占一定优势 (有时可占浮游动物总量的30%或更多)。由于滤食性种类大多以浮游植物为主食, 枝角类把浮游植物 (在光合作用中吸收的日光能转变为

---

\* 值得提出的是, 在波罗的海里生活着一种半咸水枝角类, 叫简弧象鼻溞 (*Bosmina coregoni maritima*), 不能认为是真正海洋枝角类, 因为它只能适应盐度很低的海洋环境 (主要是河口、港湾)。Purasjoki (1958) 曾对它的生物学作过深入的研究。

化学能)的化学能再转变为机械能,并把能量传递给浮食性鱼类(包括鲱形鱼类和一切幼鱼)。由此可见,枝角类在海洋生态系统的食物链(food chain)或食物网(food web)和能量流动(energy flow)中起着重要作用。此外,海洋枝角类作为经济鱼类的饵料基础和生物资源的组成部分,具有一定经济价值(详见第七章经济意义)。

枝角类研究,和其他生物研究一样,是从分类、形态开始。Lilljeborg(1900)早在1900年写出了枝角类的分类巨著,为分类、形态研究奠定了基础。之后,海洋枝角类的各方面研究都蓬勃开展起来,并取得不同程度的成果,比较突出的是:Dolgopolkaya(1958)、Mordukhai-Boltovskoi(1968,1971,1978)的分类研究,Claus(1877)、Meurice(1982)、Nival(1979)的形态研究,Croce(1972,1973)、Bosch(1968,1973)的分布研究,Onbe(1973,1977,1983)、Takashi(1978)、Pavlova(1959,1961,1964)、Paffenhofer(1986)的生物学(包括生长、生殖、发育、生活史、食性等)研究,以及Gieskes(1971)和Platt(1977)的自然生态研究。至于我国海洋枝角类研究,则仍处在萌芽期,仅作者等(1966,1982,1984)曾撰写了分类、分布和生殖三篇论文。总的看来,目前,世界各国的海洋枝角类研究基本上以分类、形态、生物学和自然生态为主;换言之,仍处在早期描述性研究阶段,不过随着人工培养的逐步成功和现代化仪器的广泛应用,生理、生化及实验生态的定量研究将在不久将来蓬勃开展起来,并将与生产实践(养殖、捕捞)密切结合起来。作者深信,海洋枝角类的研究水平将会很快赶上淡水枝角类的研究水平,并从而提高整个海洋浮游动物的研究水平。

# 第一章 形态

## (一) 基本形态

枝角类的身体一般短小、不分节，分为头部和躯部，但不易区分（图1）。壳瓣（bivalve shell 或 carapace）透明，呈介壳状；壳瓣较小，只覆盖躯部，一般仅在背面连合，腹面分离，故后腹部能伸出体外。后腹部一般折向腹面，并向末端缩小；末端呈爪状，称为尾爪（caudal claw 或 furca）。躯肢4—6对。触角2对，第一对有雌雄差异——在雌性短小，退化，在雄性较发达；第二对很强大（图1）为游泳器官。发育为不完全变态，没有浮游幼虫期；但单足族（Haplopoda）的薄皮溞科（Leptodoridae）则有无节幼虫（nauplius larva）。生活史较复杂，有世代交替（alternation of generations）——孤雌生殖（parthenogenesis）世代和有性生殖（gamogenesis）世代交替进行，这是枝角类的一个显著特点。

## (二) 外部形态

### 1. 外形（图1）

枝角类的身体左右侧扁，没有分节（薄皮溞类除外，可分为头部和躯部，但不明显；这二个部分常被一浅凹（称为颈沟 *cervical notch*）分开。这在海洋枝角类的圆囊溞属（*Podon*）较为明显（图15）。头部形状和大小随种类而

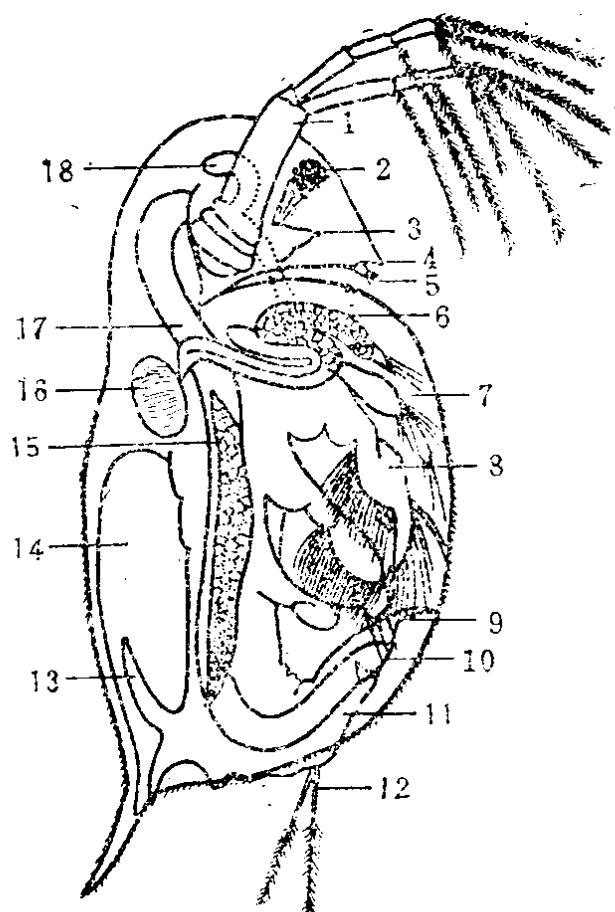


图1 枝角类的雌体形态(仿Pennak, 1966)

1. 第二触角; 2. 复眼; 3. 眼点; 4. 额角;  
5. 第一触角; 6. 壳腺; 7. 壳瓣; 8. 躯肢(第三对); 9. 尾爪; 10. 肛门; 11. 后腹部; 12. 腹刺毛; 13. 腹突起; 14. 育室; 15. 卵巢; 16. 心脏;  
17. 肠; 18. 盲囊

异, 在淡水枝角类的溞属 (*Daphnia*) (如长刺溞 *D. longispina*、头巾溞 *D. cucullata* 等), 头部形状还有季节变化, 称为周期变态 (cyclomorphosis) —— 在夏季, 头部前端向前延伸为椎状突起 (crest), 也称头盔 (helmet); 在冬季消失。这和适应浮游有关, 因夏季水温增高, 密度降低, 溞类以扩大头部表面积来增强漂浮能力。这个体形的周期变态在淡水浮游生物的轮虫类 (如龟甲轮虫 *Keratella cochlearis*) 和甲藻类 (如铠甲藻 *Ceratium hirundinella*)

也都发现。Ostwald(1902)曾提出漂浮学说(buoyancy theory)来解说这个现象。值得提出的是,实验结果也证实了对发生这个现象的解说——水温增高,溞类产生头盔;水温降低,头盔消失(Brooks,1946)、Coker(1938)认为,温度是影响周期变态的主要因素。此外,食料也是一个不可忽视的因素,因食物丰富会引起头盔的产生,而食物贫乏会使头盔消失(Woltereck,1921)。

在头部有一个大的复眼和一个小的单眼(ocellus)或称眼点。后者有时消失。在复眼之前的头部称为额,额向下延伸为鸟喙状突起,称为吻(rostrum),这在海洋枝角类的鸟喙尖头溞特别发达,而在圆囊溞和三角溞基本消失;但在圆囊溞科的头部腹面有一半圆形斑块称为颈腺(cervical gland),这在三角溞尤为明显(图17,18),其功能尚欠明瞭(可能是一种附着于海中漂浮物(如海藻)的器官)。躯部由胸、腹部组成,一般短胖,而在淡水的薄皮溞科则变为狭长,并有分节现象。在雌性枝角类的躯部背面有一个相当大的空间,称为育儿囊(也称)育室或孵卵室(brood chamber或pouch),与外界相通;这是卵的发育场所;育儿囊的大小和卵或胚胎的数目有关——卵或胚胎愈多,育儿囊愈大。躯部向后缩小,那后段的狭小部分称为后腹部(post-abdomen),由最末腹节形成,其前端部分常具有长短不等的指状突起,称为腹突(abdomenal process),一般4个(有时没有),其中前2个较为发达,有阻止卵或胚胎向体外逸出的功用。在腹突之后,还有1个小的节状突起,从这个节突上,生出1对细长腹刚毛(abdominal seta),末端呈羽状,有感觉功能。接近尾爪的后腹部边缘(肛门周围)遍生微小肛刺(anal spine);尾爪的基部常有一列梳状小

棘，称为栉（pecten）。肛刺的数目和栉的有无都是鉴定种的根据。

枝角类的壳瓣是由头部向后延伸的上皮皱褶及这一皱褶的外层上皮细胞所产生的角质膜形成；壳瓣表面常有不同花纹（图2），有的种类还有不同颜色的色素（如肥胖三角溞，（图18(1)）；壳瓣有大小区别，在淡水种类（薄皮溞科除外），一般较大，把躯部和躯肢完全包被起来；而在海洋枝角类的圆囊溞科，壳瓣较小，仅复盖育儿囊，而躯肢暴露于体外。此外，壳瓣的头部背面二侧常向外突出，称为壳弧（fornix），这在淡水枝角类的溞科（Daphnidae）较为明显，它的发达程度和形状也是鉴定种的一个特征。

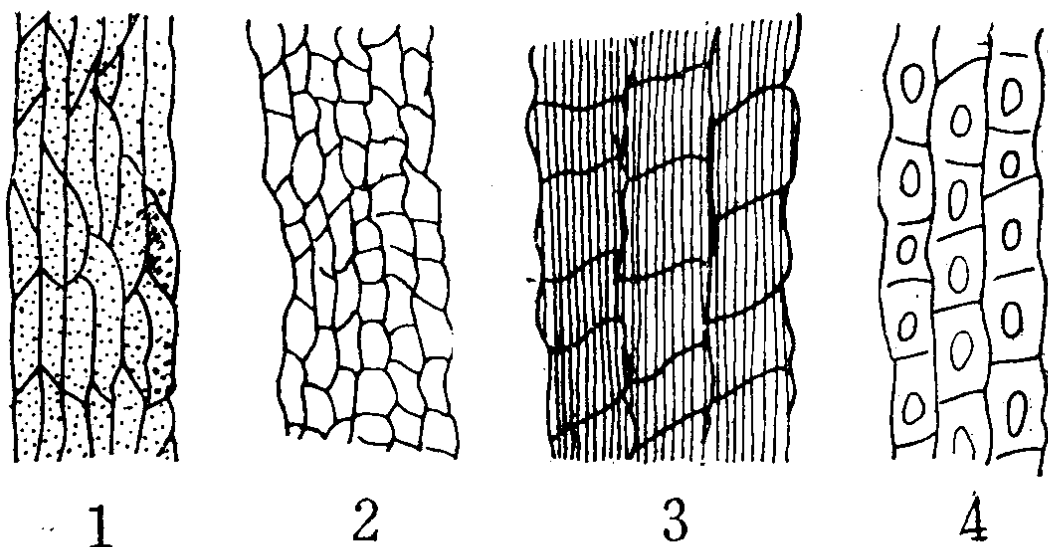


图2 枝角类的壳纹（仿蒋燮治、堵南山，1979）

1. 低额溞（*Simocephalus*）；
2. 网纹溞（*Ceriodaphnia*）； 3. 锐额溞（*Alonella*）； 4. 盘肠溞（*Chydorus*）

## 2. 附肢

枝角类的附肢较少，只有 9—11 对。除 5 对头肢外，其余均为躯肢，其中第Ⅲ—Ⅳ对在淡水枝角类的栉足族（Cte-

nopoda) 都呈扁平、叶状, 并具细长羽状刺毛, 有滤食作用。

(1) 头肢 (图 3)

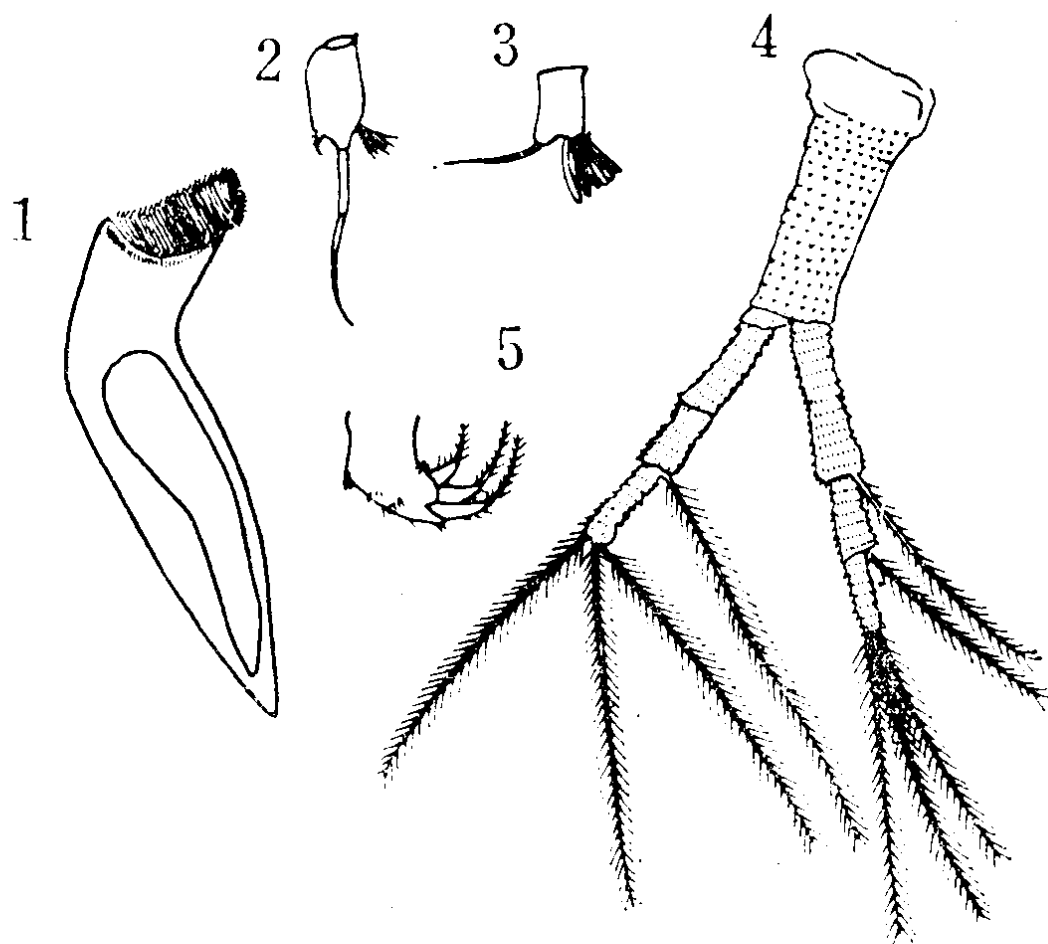


图3 蚤 *Daphnia* 的头肢 (仿蒋燮治、堵南山, 1979)

1. 大颚; 2. 第一触角(雄); 3. 第一触角(雌); 4. 第二触角; 5. 第一小颚

[1] 第一触角 (小触角 antennule) 这是 1 对 弱小的单肢型 (uniramus) 附肢, 位于头部腹面 (图 5(1,2)), 1—2 节, 常呈棒状 (图 3(2,3)), 具有触毛 (通常 1 根) 和嗅毛 (6—9 根), 后者有神经纤维与神经节联系 (图 4), 有感觉功能。这对触角的性别差异一般十分显著 (图 3(2,3))——雌

者短小、退化，基部与头部愈合，不能活动；末端有一束感觉毛(图3(3))；雄者较长大，能活动，末端除一束短小感觉毛外，另有1根细长刚毛(图3(2))，当交配时，借以攀附在雌体身上。

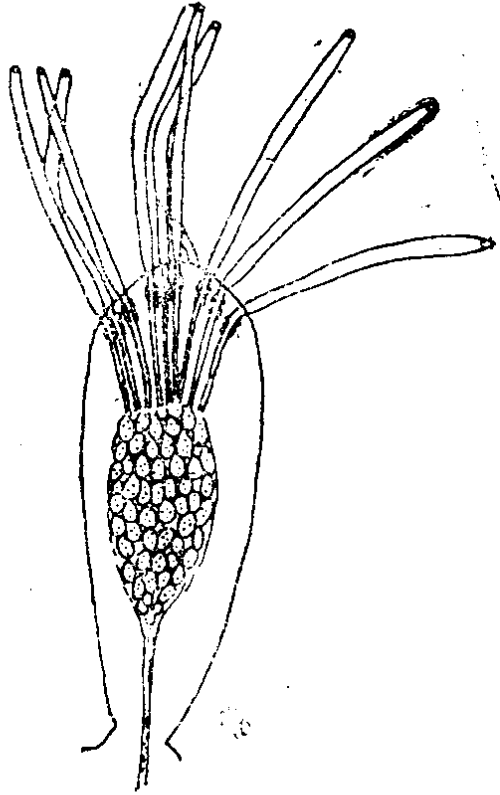


图4 雌性薄皮溞(*Leptodora*)第一触角末端的  
嗅毛(仿蒋燮治、堵南山, 1979)

〔2〕第二触角(大触角 antenna) 这是1对很发达的双肢型(biramous)附肢(图3(4)),位于头部后面(头、躯部交界处附近),具有1个粗大的柄部和细长、分节的内肢(endopodite)和外肢(exopodite)(图3(4))。这二肢的节数和每个节的羽状刚毛数随种类而异,称为‘刚毛公式’。例如,溞属的外肢分4节(第Ⅰ、Ⅱ节没有刚毛,第Ⅲ节有1根刚毛,第Ⅳ节有3根刚毛;内肢分3节(第Ⅰ、Ⅱ节各有1根刚毛,第Ⅲ节有3根刚毛)。这样,它的刚毛

公式为  $\frac{0-0-1-3(\text{外肢})}{1-1-3(\text{内肢})}$  所以，刚毛公式也可作为分类特征之一。这对触角是枝角类的游泳器官，如果停止摆动，就会慢慢下沉。

〔3〕大颚 (mandible) 这是1对狭长、坚硬的几丁质板 (图3(1))，没有颚须，位于头、躯部之间。在活的标本，可以看到它们的咀嚼面在一停地相互摩擦着。所以，这是磨碎食物的器官。值得提出的是，大颚形状与食性有关：滤食者的大颚呈槌状，捕食者呈尖钩状，而无咀嚼面，但具有发达的锐齿。这是形态与功能统一的一例。

〔4〕小颚 这是2对很小的附肢，位于大颚后方，十分退化。第一小颚 (maxillula) (图3(5)) 为一对半圆形小片，不分节，仅具刺毛，隐藏在大颚和下唇的中间，有推送食物团进入大颚之间的功用。第二小颚 (maxilla) 在有些种类退化为仅具刺毛的一个微小节突，而在有的种类则完全退化。

大、小颚和上、下唇 (各一片，为头部的突出物，并非由附肢演变而成) 构成了枝角类的口器。这个口器在滤食性种类没有磨碎食物的功能，而只用来把腹沟内形成的食物团引入口中；可是捕食者的口器则有捣碎食物的功能。

## (2) 躯肢

枝角类的躯肢很少，仅4—6对，位于躯部腹面，有大小区别，一般是最末对较小。第I对常有雌雄区别：雄性常具一钩状突起 (图17(7)) 和一长鞭 (图5(3))，而在雌性没有 (图5(4))。第Ⅲ、Ⅳ对在异足族 (Anomopoda) 常较发达，呈扁平、叶状，并有细长梳状刺毛，而这些刺毛相互交织成网状 (图6(3,4))。由于这些躯肢的不停摆动，产生水流，把微小生物送入口中，故有滤食作用。