

中国动物志

无脊椎动物 第三十八卷

毛颚动物门

箭虫纲

科学出版社

中国科学院中国动物志编辑委员会主编

中国动物志

无脊椎动物 第三十八卷

毛颚动物门

箭虫纲

萧贻昌 编著

中国科学院知识创新工程重大项目

国家自然科学基金重大项目

(国家自然科学基金委员会 中国科学院 科学技术部 资助)

科学出版社

内 容 简 介

毛颚动物是无脊椎动物的一门，现存种类都隶属于箭虫纲。本卷对中国海域箭虫纲2目5科6属的41种(型)毛颚动物(其中含2新种)进行了比较全面系统的描述和论证。分总论和各论两部分。总论概述了毛颚类的研究历史、形态结构、分类系统、个体生物学、分布和生态、区系分析、化石资料和经济意义。各论部分对中国海毛颚类的描述，包括形态特征、生物学资料、地理分布和分类讨论等，并有系统检索表。本卷共有插图89幅、表9个。附参考文献、英文摘要、中名和学名索引。

本书可供海洋生物学、海洋生态学、海洋学和海洋水产资源科技人员以及大专院校有关专业师生参考。

中国科学院中国动物志编辑委员会主编

中国动物志

无脊椎动物 第三十八卷

毛颚动物门

箭虫纲

萧贻昌 编著

责任编辑 霍春雁 赵甘泉

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>

中国科学院印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2004年7月第一版 开本:787×1092 1/16

2004年7月第一次印刷 印张:13 1/2

印数:1—900 字数:298 000

ISBN 7-03-012914-8/Q·1379

定价:50.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈科印〉)

中国科学院中国动物志编辑委员会

主 任：陈宜瑜

常务副主任：黄大卫

副 主 任：宋大祥 冯祚建

编 委：(按姓氏笔画顺序排列)

卜文俊	马 勇	尹文英	王应祥
冯祚建	任国栋	刘瑞玉	刘锡兴
何舜平	吴 岷	吴燕如	宋大祥
张广学	张春光	张雅林	李新正
杨 定	杨大同	杨思谅	杨星科
汪兴鉴	沈韞芬	陈 军	陈宜瑜
陈清潮	周红章	武春生	郑光美
金道超	赵尔宓	陶 冶	黄大卫
薛大勇			

**EDITORIAL COMMITTEE OF FAUNA SINICA,
CHINESE ACADEMY OF SCIENCES**

Chairman

Chen Yiyu

Executive Vice Chairman

Huang Dawei

Vice Chairmen

Song Daxiang (Sung Tahsiang)

Feng Zuojian

Members

Bu Wenjun

Chen Jun

Chen Qingchao

Chen Yiyu

Feng Zuojian

He Shunping

Huang Dawei

Jin Daochao

Li Xinzheng

Liu Ruiyu (Liu Juiyu)

Liu Xixing

Ma Yong (Ma Yung)

Ren Guodong

Shen Yunfen

Song Daxiang (Sung Tahsiang)

Tao Ye

Wang Xingjian

Wang Yingxiang

Wu Chunsheng

Wu Min

Wu Yanru

Xue Dayong

Yang Datong

Yang Ding

Yang Siliang

Yang Xingke

Yin Wenying

Zhang Chunguang

Zhang Guangxue

Zhang Yalin

Zhao Ermi (Chao Ermi)

Zheng Guangmei

Zhou Hongzhang

前 言

毛颚类是无脊椎动物的一门，现存的毛颚动物都属于箭虫纲。全部栖息于海洋，是海洋浮游动物重要的类群之一。

毛颚动物形态结构简单、特殊，而具体腔，在发生上应属后口动物，但分类地位迄难确定，历来被认为是生物进化史研究的一个课题。种类不多，但数量大，广泛分布于世界海洋的各水层，大多数种营浮游生活，少数的营底栖生活。与海洋环境关系密切，可作为标志一定的海流、水团和探索渔场、鱼群良好的指示生物。是许多经济鱼类的天然饵料，又大量捕食其他浮游动物、浮游幼虫和仔稚鱼，对海洋生态系统的能量流动和物质循环起一定的作用。在海洋生物学、海洋生态学研究 and 海洋生物资源调查中一直受到重视。

解放前，我国对毛颚类仅有零星报道，国外对中国海域毛颚动物的调查和了解也不多。解放后，通过全国海洋综合调查，全国海岸带调查，南海诸岛海域调查，黑潮调查以及海洋、水产、环保各专题调查，使我们对中国海毛颚类有了比较全面、系统的认识。

现在已知中国海域毛颚动物有 41 种（型）（本卷记载含 2 新种），分隶于 2 目 5 科 6 属，占确认的世界毛颚动物 117 种（型）中的 35%，在世界毛颚类区系中居重要地位。就总体上说，中国海毛颚动物属于印度-西太平洋区系范围。但黄、渤海毛颚类区系组成与日本西部海区高度相似，为北太平洋暖温带区系；东海外海，尤其南海外海毛颚类区系性质与印度-西太平洋热带区系最接近。两区系在黄海东南部、东海西部和南海北部沿岸又互有交叉渗透。据此，可将中国海毛颚类分为三个地理区。

中国海毛颚类区系的生物多样性高，包含的生态类群多，区系间相互渗透的范围大，区系组成的地域性明显（地方性特有种占区系成员的 1/4 左右），这些特点的形成都与中国海疆辽阔，毗邻印度-西太平洋热带区，海流复杂交汇频繁有关。毛颚动物存在的形态变异多样性、生境多样性以及异域分化现象等，亦无不受到环境条件变化的种种影响。笔者对毛颚动物的分布与生态作了较多的铺陈，以为这样可以使诸如上述的一些生物学现象得到较好的阐释和理解。

本卷据以进行分类研究的主要是全国海洋综合调查（1958—1960）和中国科学院海洋研究所历年调查采集的标本，同时也补充了张谷贤、陈清潮（1983）对南海诸岛海域（1974—1982 年间）和庄世德、陈孝麟（1978）对南黄海和东海（1974—1977）毛颚类分类研究的部分成果，参考了 Alvariño（1967）蛇神号南海和泰国湾调查（Naga Expedition, 1959—1961）的毛颚动物分类报告，经分析研究编写而成。成果列为中国科学院海洋研究所调查研究报告第 4381 号。

本志是在中国科学院中国动物志编辑委员会和中国科学院海洋研究所领导的关注和指导下完成的。在编写中得到郑守仪院士、陈清潮教授、李嘉泳教授、久保田正 (T. Kubota) 教授、陈惠莲教授和仲学锋博士的支持和帮助, 在此一并致以衷心的感谢。

综观中国海毛颚动物的区系特点和生态、分布, 笔者感到外海深水调查仍嫌不足, 近海调查手段有待改进, 可能还会发现一些深水种、小型种和地方性底栖种。

文稿几经修改、补充, 限于作者的水平, 疏漏和错误恐仍难免, 敬祈读者指正批评。

萧贻昌

2001 年于青岛

目 录

前言

总论	(1)
一、研究简史	(1)
二、形态结构	(7)
(一) 外部形态	(7)
(二) 内部结构	(15)
(三) 毛颚动物的形态多样性	(27)
三、分类系统和分类地位	(28)
(一) 分类系统	(28)
(二) 分类地位	(32)
四、个体生物学	(32)
(一) 运动	(32)
(二) 食性	(32)
(三) 生殖	(34)
(四) 发育	(39)
(五) 生长	(41)
(六) 再生	(41)
五、分布和生态	(41)
(一) 地理分布	(42)
(二) 深度分布	(47)
(三) 昼夜垂直移栖	(48)
(四) 季节分布	(51)
(五) 与其他生物的关系	(54)
六、区系	(56)
(一) 种类组成和生态类群	(56)
(二) 各海区的区系性质	(57)
(三) 中国海域毛颚动物区系和地理区	(59)
(四) 中国海域毛颚类区系特点	(65)
七、化石资料	(65)

八、经济意义	(66)
各论	(67)
箭虫纲 <i>Sagittoidea</i>	(67)
腹横肌目 <i>Phragmophora</i>	(68)
一、锄虫科 <i>Spadellidae</i> Tokioka, 1965	(68)
1. 锄虫属 <i>Spadella</i> Langerhans, 1880	(68)
(1) 头翼锄虫 <i>Spadella cephaloptera</i> (Busch, 1851)	(69)
(2) 平滑锄虫, 新种 <i>Spadella plana</i> Xiao sp. nov.	(70)
二、真镰虫科 <i>Eukrohniidae</i> Tokioka, 1965	(72)
2. 真镰虫属 <i>Eukrohnia</i> Ritter-Záhony, 1909	(75)
(3) 钩状真镰虫 <i>Eukrohnia hamata</i> (Möbius, 1875)	(75)
(4) 南极真镰虫 <i>Eukrohnia bathyantartica</i> David, 1958	(77)
(5) 深水真镰虫 <i>Eukrohnia bathypelagica</i> Alvaríno, 1962	(77)
(6) 福勒真镰虫 <i>Eukrohnia fowleri</i> Ritter-Záhony, 1909	(80)
3. 异镰虫属 <i>Heterokrohnia</i> Ritter-Záhony, 1911	(80)
(7) 中华异镰虫 <i>Heterokrohnia sinica</i> (Zhang et Chen, 1983)	(82)
无横肌目 <i>Aphragmophora</i>	(83)
扇齿亚目 <i>Flabellodontina</i>	(83)
三、镰虫科 <i>Krohnittidae</i> Tokioka, 1965	(84)
4. 镰虫属 <i>Krohnitta</i> Ritter-Záhony, 1910	(84)
(8) 纤细镰虫 <i>Krohnitta subtilis</i> (Grassi, 1881)	(84)
(9) 太平洋镰虫 <i>Krohnitta pacifica</i> (Aida, 1897)	(86)
栉齿亚目 <i>Ctenodontina</i>	(88)
四、翼箭虫科 <i>Pterosagittidae</i> Tokioka, 1965	(88)
5. 翼箭虫属 <i>Pterosagitta</i> Costa, 1869	(88)
(10) 龙翼箭虫 <i>Pterosagitta draco</i> (Krohn, 1853)	(89)
五、箭虫科 <i>Sagittidae</i> Claus et Grobben, 1905	(89)
6. 箭虫属 <i>Sagitta</i> Quoy et Gaimard, 1827	(92)
(11) 六翼箭虫 <i>Sagitta hexaptera</i> d'Orbigny, 1834	(94)
(12) 肥胖箭虫 <i>Sagitta enflata</i> Grassi, 1881	(96)
(13) 琴形箭虫 <i>Sagitta lyra</i> Krohn, 1853	(99)
(14) 美丽箭虫 <i>Sagitta pulchra</i> Doncaster, 1903	(101)
(15) 百陶箭虫 <i>Sagitta bedoti</i> Béranec, 1895	(103)
(16) 纳嘎箭虫 <i>Sagitta nagae</i> Alvaríno, 1967	(105)

(17) 中华箭虫, 新种 <i>Sagitta sinica</i> Xiao sp. nov.	(105)
(18) 布氏箭虫 <i>Sagitta bruuni</i> Alvarino, 1967	(110)
(19) 瘦箭虫 <i>Sagitta tenuis</i> Conant, 1896	(110)
(20) 太平洋箭虫 <i>Sagitta pacifica</i> Tokioka, 1940	(113)
(21) 假锯齿箭虫 <i>Sagitta pseudoserratodentata</i> Tokioka, 1939	(116)
(22) 双斑箭虫 <i>Sagitta bipunctata</i> Quoy et Gaimard, 1827	(118)
(23) 大头箭虫 <i>Sagitta macrocephala</i> Fowler, 1905	(118)
(24) 漂浮箭虫 <i>Sagitta planctonis</i> Steinhaus, 1896	(121)
(25) 寻觅箭虫 <i>Sagitta zetesios</i> Fowler, 1905	(123)
(26) 微形箭虫 <i>Sagitta minima</i> Grassi, 1881	(125)
(27) 多变箭虫 <i>Sagitta decipiens</i> Fowler, 1905	(125)
(28) 新多变箭虫 <i>Sagitta neodecipiens</i> Tokioka, 1959	(128)
(29) 凶形箭虫 <i>Sagitta ferox</i> Doncaster, 1903	(130)
(30) 粗壮箭虫 <i>Sagitta robusta</i> Doncaster, 1903	(130)
(31) 时冈隆箭虫 <i>Sagitta tokiokai</i> Alvarino, 1967	(134)
(32) 强壮箭虫 <i>Sagitta crassa</i> Tokioka, 1938	(136)
(33) 强壮箭虫内海型 <i>Sagitta crassa</i> f. <i>naikaiensis</i> Tokioka, 1939	(139)
(34) 肿胀箭虫 <i>Sagitta tumida</i> Tokioka, 1939	(141)
(35) 柔弱箭虫 <i>Sagitta delicata</i> Tokioka, 1939	(144)
(36) 小形箭虫 <i>Sagitta neglecta</i> Aida, 1897	(145)
(37) 正形箭虫 <i>Sagitta regularis</i> Aida, 1897	(147)
(38) 贝德福箭虫 <i>Sagitta bedfordii</i> Doncaster, 1903	(149)
(39) 柔佛箭虫 <i>Sagitta johorensis</i> Pathansali et Tokioka, 1963	(150)
(40) 大洋箭虫 <i>Sagitta oceania</i> Grey, 1930	(152)
(41) 隔状箭虫 <i>Sagitta septata</i> Doncaster, 1903	(152)
参考文献	(156)
英文摘要	(174)
中名索引	(183)
学名索引	(186)
《中国动物志》已出版书目	(190)

总 论

一、研究简史

毛颚动物属无脊椎动物的一门。现存的只一箭虫纲，全部生活于海洋，是海洋浮游动物重要的类群之一。种类不多，但数量大，广泛分布于世界各海洋，与海洋环境关系密切。它的研究历史如同其他海洋浮游生物，也是由海洋生物学向生物海洋学发展的。但由于其本身生物学上的特殊性，形态、分类和系统地位的研讨一直受到关注，伴随着生物海洋学的发展而逐步深入，不断有新的发现和见解。自然生态始终是研究的主流，随着生化、生理学科的渗透，已逐渐同实验生态结合，毛颚动物生物学与海洋生态学研究的发展也呈日益密切之势。

从 Martin Slabber (1768) 在荷兰外海首次发现箭虫，1769—1778 年发表了有关论文，至今已 200 多年。他把这类动物称为海虫 (zee worm) 或箭虫 (*Sagitta*)。Scoresby (1820) 在鲸的食物中也见到箭虫。Quoy 和 Gaimard (1827) 报道，1826 年在直布罗陀海峡采集到箭虫，即现今所称的双斑箭虫 *Sagitta bipunctata*。不久，A. d'Orbigny (1843)，在南美洲的航行中，发现 5 只毛颚动物标本，C. R. 达尔文参加英国海军“贝格尔”号舰环球考察航行 (1831—1836) 后，于 1844 年又报道这类动物在北大西洋和巴西、阿根廷、智利外海都很多。从此，毛颚动物便进入海洋浮游动物研究的领域。

19 世纪中叶，对毛颚动物海洋生物学的研究开始了，从此至 20 世纪 20 年代，形态和分类是研究的中心。陆续开展的海洋考察活动提供了越来越丰富的毛颚动物研究资料。其中著名的如德国“羚羊”号 (*Gazelle*) 调查 (1874—1876)、摩纳哥“赫龙德尔和艾丽斯公主”号 (*Hirondelle et Princesse Alice*) 调查 (1885—1910)、丹麦 Ingolf 调查 (1895—1896)、荷兰 Siboga 调查 (1899—1900)、德国南极调查 (1901—1903)、“信天翁”号 (*Albatross*) 菲律宾海域调查 (1907—1910)、美国南极“Terra Nova”调查 (1910)、德国“流星”号 (*Meteor*) 南大西洋调查 (1925—1927)、荷兰 Snellius 调查 (1929—1930) 以及丹麦“丹纳”号 (*Dana*) 调查等。调查范围跨越三大洋，主要是大西洋，并涉及两极海域，发表了很多报告和论著，为毛颚动物的分类工作打下了基础，也初步展示了毛颚动物的分布概貌。其中值得特别提起的有 R. von Ritter-Záhony (1911) 的《毛颚动物分类校订》、G. B. Grassi (1883) 的《那不勒斯湾毛颚动物志》、G. H. Fowler (1906) 的《Siboga 调查的毛颚类》、Germain 和 Joubin (1916) 的《摩

纳哥的海洋考察报告》以及 E. L. Michael (1919) 的《信天翁号菲律宾调查报告》等。

毛颚动物一经发现, 它存在的分类地位问题便凸显出来。C. R. 达尔文 (1844) 早就指出这是“以其亲缘关系不明著称”的一类动物。同年, Krohn 鉴于双斑箭虫解剖学和配子发生的特点, 深感正确处置箭虫系统地位的难度。此后 19 世纪末至 20 世纪, 学者一直围绕着探讨毛颚动物的分类地位问题, 开展了毛颚动物解剖学、胚胎学和亲缘关系的许多研究, 作了不懈的努力。但众说纷纭, 迄无一致支持的见解。推测与毛颚动物有亲缘关系的, 从线虫动物 Nematoda 至脊索动物 Chordata, 几乎涉及所有的门类 (Ghirardelli, 1968)。其中认为与线虫有亲缘关系的观点 (如 Leuckart, 1854; Gegenbaur, 1858; Schneider, 1866 和 Metschnikov, 1867 等) 一直沿袭到 20 世纪, 甚至 1985 年还有 C. Nielsen 把它置于腹神经动物类 Gastroneuralia 中, 与线虫等并列于袋形动物 Aschelminthes 之下。但在研究中有些学者已认识到把它归于任何一类都是不合适的, 1854 年 Leuckart 提出毛颚动物应单独建立一类的建议, 命名为毛颚类 Chaetognathi。接着 Gegenbaur (1858) 先是将这类动物建立为箭虫纲 Oestelhelminthes, 后又认同 Leuckart 的命名。后来临经许多学者多年的调查研究, 依据胚胎发育和生态习性的特征, 才确立为毛颚动物门 Chaetognatha。另一方面, 胚胎学并结合解剖学、组织学的研究成果 (Kowalevsky, 1871; O. Hertwig, 1880; Grassi, 1883 等), 逐步阐明毛颚动物系后口动物的观点。Burfield (1927) 的工作表明, 毛颚动物是起源于原始的原体腔动物祖先的一个侧支, Hyman (1959) 认为它是后口动物独立的一支, 可能与其他后口动物两侧对称祖先的关系较疏远。G. L. Shinn (1993) 研究毛颚动物中胚层结构的上皮起源, 提出体腔动物是由双胚层祖先经复杂演化而来的看法。而今后口动物说已为多数动物学家所接受。此外, 对 Walcott (1911) 发现的古箭虫 *Amiskwia sagittiformis* 化石和 Schram (1973) 发现的 *Paucijaculum samamithion* 化石, 论者曾先后涉及毛颚动物的起源问题。

由上述情况可以看出, 这时期毛颚动物的形态学研究已有一定发展, 许多学者相继描述了形态结构特征, 在解剖研究基础上进行了比较解剖和组织学观察, 胚胎学研究逐步展开, 揭示了早期发育特征。在分类方面, 调查发现的大多属于海洋常见的上层浮游种类, 种类虽少, 但已形成毛颚动物分类系统雏形。此外, 生殖生物学、生理学也做了些工作。已发现毛颚动物有被寄生现象和再生能力。O. Hertwig (1880) 连续发表的专著和论文, Burfield (1927) 的《箭虫》是这期间毛颚动物生物学研究的代表作。

20 世纪 30 年代起毛颚动物研究开始跨入生物海洋学阶段, 主要表现是自然生态研究的蓬勃兴起。从 20 世纪 30 年代到 60 年代, 生态研究由种群生态发展到群落生态, 生物学方面得到深入广泛的研究, 毛颚动物的研究全面展开, 趋于成熟。

此期间, 海洋调查活动活跃, 许多调查都涉及毛颚动物。调查重点逐渐由大西洋转

移到印度洋、太平洋,加强了极区和深海考察。其中重要的如前苏联“勇士”号(Витязь)太平洋考察(1949—1958),国际印度洋调查(ИИОЕ, 1959—1965)、黑潮联合调查(CSK, 1965—1977)以及美、越、泰合作“蛇神”号南海和泰国湾调查(Naga Expedition, 1959—1961)等,为这些海域毛颚动物的生物学、生态学研究提供了丰富的资料。20世纪30年代德国南极考察和英国“发现II”号(Discovery II)考查,系统研究了南大洋毛颚类。日本对日本近海和北太平洋西部的毛颚类也进行了深入的调查研究。所有的调查结果,不仅报道了毛颚类的分类、分布,而且进行了生态分析。在此基础上,T. Tokioka论述了印度-太平洋的毛颚动物(1952)和北太平洋毛颚类的分类和分布(1959),R. Bieri(1959)探讨了太平洋毛颚动物分布与水团的关系,A. Alvaríño(1964)提出了毛颚动物的动物地理学,加上其他学者有关的工作,逐步阐明了毛颚类的地理区划和特定水团的群落生态特征。调查发现了许多新种(40种以上),比原先的种数翻了一倍还多,其中包括新发现的底栖属和深海种。发现的种类已突破原来的分类系统框架,又鉴于分类上存在的问题,T. Tokioka(1965)的《毛颚动物分类纲要》的发表,适时地为毛颚动物分类系统的完善推进了一步。个体生态和种群生态的研究结果表明,有些毛颚动物与水文环境关系特别密切,可作为水团、海流的指示生物。F. S. Russell(1935)率先应用秀箭虫*Sagitta elegans*和毛箭虫*S. setosa*来探索大西洋水团和北海水团在英吉利海峡相互消长、推移的情况,取得成功的经验,为以后浮游指示生物的生态研究铺平了道路。随后开展的有苏格兰海域、智利近海、北卡罗来纳陆棚、东海以及北太平洋等区域毛颚类指示种的探讨。

生物学工作向纵深发展,在总体形态观察之外,还注意到形态的季节变化,如Kado(1954)和Hirota(1957, 1959)对强壮箭虫*Sagitta crassa*形态变化的研究,并开始应用扫描电镜技术研究眼、肌肉和后脑器等组织、器官的超微结构。在自然环境下观察毛颚类生物学已演进到实验室活体生物学观察,做了很多工作。虽然未能通观浮游生活种类发育的全过程,但已获得生殖、生殖周期、摄食、再生能力、纤毛冠感觉功能和环境因子对形态、习性的影响,以及化学要素和离心作用对卵子发育的影响等信息。此项工作还推动了毛颚类的培养试验,近岸种如多刺箭虫*Sagitta hispida*、毛箭虫和强壮箭虫的培养获得不同程度的成功,底栖种头翼锄虫*Spadella cephaloptera*能在实验室孵化养活至性成熟。对此仅E. Ghirardelli在20世纪50—60年代就发表了40多篇文章,涉及个体生物学各方面的成就。W. Kuhl(1938)、L. H. Hyman(1959)、A. Alvaríño(1965)和E. Ghirardelli(1968)的专著是这时期研究成果的总结,从他们丰富翔实的资料中,可以比较全面地了解研究进展的趋势。

20世纪70年代以后,毛颚类生态学研究进入生态系统,自然生态与实验生态相结合,生物学研究有理论升华,形态研究深入到超微结构,向生化、生理机制的探讨发展。

南大洋国际联合调查 (FIBEX, 1981—1982; SIBEX, 1983/1984—1984/1985), 是此期间大规模的调查, 获得南大洋系统的毛颚类分类、生态资料, 成果散见于各国的调查报告。更多的是散布于各大洋的区域性调查, 在种类组成、数量时空分布及其与环境的关系之外, 还着重研究了种群结构和数学模型, 并探讨了分布型、深海异域分布与物种形成的关系和毛颚动物地理学。其中, 对印度洋毛颚动物研究的成果, 在揭示种的来源的基础上, 提出印度洋是沟通大西洋-太平洋的“生物链”(biological link)的见解 (Alvariño, 1974), 具有重要意义。研究发现, 毛颚类不仅是特定水团、海流的指标, 而且可作为厄尔尼诺 (El Niño) 现象的指示生物 (Sandoral de Castillo, 1984), 这就表明毛颚动物研究与物理海洋学的关系更趋密切。孟买湾污水对毛颚类影响明显 (Nair 等, 1991, 1992), 日本西岸三湾 (Baibhive 等, 1993) 和孟加拉湾 (Subranamanvam, 1990) 毛颚类对重金属的积累, 说明毛颚动物的指示生物研究已向污染指示生物推进了一步。Lough 等 (1989) 的《毛颚动物和海洋学》展示了在更广泛的海域研究指示种的前景。

实验工作有长足的发展, 不仅研究个体生物学, 也研究生态现象, 毛箭虫、秀箭虫、多刺箭虫、强壮箭虫和裂翼拟锄虫 *Paraspadella schizoptera* 等受到关注。Reeve 等 (1972—1974) 比较系统地研究了多刺箭虫的产卵过程、受精方法、食物大小的选择、培养条件、温盐度对生长和世代周期的影响。其他学者对其他种还研究了生殖、发育、交配过程等。做得较多的是摄食生态和营养生态。Nagasawa (1984—1985) 观察了强壮箭虫的食性、摄食过程和消化效率。马萨诸塞州秀箭虫低温下的摄食, 肥胖箭虫 *Sagitta enflata* 和毛箭虫等的捕食都在研究之列。对营养生态的研究, 还探讨了毛颚动物摄食的能量平衡和食物多种成分的重要性。从而又涉及能量收支和海洋次级生产研究。如多刺箭虫的能量来源、消化过程和粪粒的产生 (Reeve, 1970, 1975), 秀箭虫的年呼吸率、能量收支估算和生产 (Sameoto, 1972a, b), 以及亚热带毛颚类的消耗率和生长率, 南佛州毛颚类的生产, 强壮箭虫的摄食和产卵等。在实验的基础上, 有些毛颚动物 (如多刺箭虫) 已能达到发育全过程的培养。此外, Nagasawa (1984, 1985) 还进行了一系列细菌入侵致畸试验, 取得较好的结果。

深入广泛的调查、研究, 逐渐揭示了海洋生态系统毛颚类错综复杂的生物间关系。不但讲表层毛颚类的食性, 而且探讨中、深层种类的摄食, 探讨毛颚类摄食对浮游动物-浮游植物群落个体数量平衡的关系, 对桡足类 Copepoda 群落营养物质富集的影响。Dilling 和 Alldredge (1993) 的《毛颚类粪便对碳通量的贡献》的研究, 表明毛颚类在生物地球化学循环中的作用不容忽视。寄生物发现的种类陆续增加, 已知有原生动物的 (如纤毛虫)、蠕虫 (如吸虫) 和细菌等。盲蚕类 *Typhloscolex* 多毛动物是外寄生物, 又捕食毛颚动物, 是自然环境下出现无头毛颚动物个体的原因。寄生还改变宿主的行为, 造成畸形或丧失生殖力。生物畸异的背后往往蕴含着许多未知的生态学意义。

形态研究更深入、系统化。亚显微结构观察有明显的发展,研究内容包括神经系统、感觉器官、肌肉组织、前庭器、颧毛、齿以及精细胞等。在视觉系统的特殊结构研究中,探讨了系统发育的影响,眼的比较形态差异暗示与栖息深度的关系密切。肠上皮和感觉细胞精细结构研究涉及酶组织化学。Boltovskoy (1981) 的《毛颧类的形态》是这时期形态学工作的综述。

分类学有新的发展。新种时有发现,特别是南大洋和深水有新种和新属发现。“群”(group)的概念进一步发展。种下分类和多样性在讨论之列。R. Bieri (1991) 在 T. Tokioka (1965) 分类纲要的基础上,充实后来的研究成果,提出新的分类系统,使分类系统进一步完善。

生化、生理研究是薄弱环节,但也取得一定的进展。化学组成就一些地区、个别种作了分析。生化工作除分析裂翼拟锄虫眼视紫红质的组织化学表现之外,主要是探讨肌肉组织的生化过程,如运动肌两类纤维腺苷三磷酸钙酶的细胞化学检测,并与内脏肌比较,以及骨骼肌乙酰胆碱的可能传导功能研究。20世纪80年代,通过生物检定方法发现毛颧类头部的毒素系神经毒素,经鉴定为河豚毒素(TTX)结构(Thuesen *et al.*, 1988),揭示了毛颧动物与TTX—细菌的复杂关系。生理方面做了毛箭虫躯干原肌钙的生理学和躯干肌肉的收缩生理,眼的光敏感性,生化组分C、N、S的趋光作用,并探讨了光感反应与昼夜垂直移栖的关系。

Q. Bone, H. Kapp 和 A. C. Pierrot-Bults (1991) 的《毛颧类生物学》、D. Boltovskoy (1975) 的《毛颧类生物统计学、生态学、形态和分布的若干问题》和 M. R. Reeve 等 (1975) 的《毛颧动物的繁殖和发育》,从不同角度总结了这阶段的研究成果。

对中国海毛颧类的调查研究,国外主要是“信天翁”号调查(E. L. Michael, 1919)和“蛇神”号调查(A. Alvarino, 1967)报道了南海局部水域的毛颧类,黑潮联合调查(CSK)在毛颧类只涉及台湾海域,朝鲜和韩国的调查限于黄海东部,日本的调查研究较多(如 T. Tokioka, 1940c, 1957; 古桥贤造, 1958; M. Matsuzaki, 1975a, b; 等),包括黄海、东海及南海,但都局限部分海域。可以说,国外对中国海,尤其中国近海毛颧动物的了解是不完整的。

解放前,国内的调查是零星的,徐凤早(1943)最先报道了中国近海的毛颧类(胶州湾1种,三亚港3种),随后史若兰(N. G. Sproston, 1949)在舟山区域也发现了毛颧动物。解放后,厦门地区首先进行的海洋浮游生物调查,黄、渤、东海陆续开展的海洋学和渔业资源综合调查项目,都包括毛颧类。特别是1958—1960年的全国海洋综合调查,为中国海毛颧动物的研究收集了大量系统的样品和资料,调查报告(郑重、郑执中, 1964)全面反映了中国近海毛颧动物种类组成和时空分布概貌,奠定了中国海毛颧类研究的基础。后来进行的全国海岸带和海涂资源综合调查(1981—1986)和全国海

岛资源综合调查(1991—1993),查明了全国海岸带和众多岛屿沿岸毛颚类自北到南的分布变化。20世纪80年代台湾海峡调查填补了原先近海调查的空白(福建海洋所,1988;戴燕玉,1989)。胶州湾(1980—1981,1991—1993)、大亚湾(1987)和北部湾(1960—1962)调查结果显示各湾区毛颚类各具特点。在中日联合黑潮调查(1986—1992)中,研究了黑潮区毛颚动物的种类组成和分布(李钦亮、孟凡,1990;李钦亮,1992)。20世纪70年代开展的中、西沙群岛海域调查和20世纪80年代开始的南沙综合科学考察,获得了丰富的包括热带深海毛颚类的样品和资料,作了比较深入的分析研究(张谷贤、陈清湖,1991)。从1984年我国开始南极考察以来,积累的南大洋毛颚类标本也不少,曾对南极半岛西北水域的毛颚类进行了初步研究(何德华,1988)。

新中国毛颚动物的分类研究始于克拉克(M. I. Clark, 1951)的《厦门的毛颚类》,描述了厦门港毛颚动物8种。20世纪60年代初,笔者开始从事毛颚动物研究,对全国海洋综合调查获得的毛颚类样品和资料,进行了分类研究,共描述25种(型)(其中2种后来研究确认为新种),分隶于4属。同时也研究了南海北部毛颚类的生态分布,部分内容纳入全国海洋综合调查报告(浮游生物部分)。庄世德、陈孝麟(1978)对南黄海、东海毛颚类的分类研究,鉴定了3属25种(型)。其中5种为新记录,增加了若干暖水种。张谷贤、陈清湖(1983)根据南海北部和中部多次调查结果,经分类研究共鉴定毛颚类4属35种,其中1新种,5种为首次记录,新添了低温深海种。近年,戴燕玉(1995)分析了中国海毛颚动物的多样性。本卷各论部分即是在笔者分类研究的基础上,综合上述学者和A. Alvarino(1967)的部分分类工作成果编写而成的。

毛颚类的生态工作主要是自然生态研究,许多调查报告在提到毛颚类时,大都涉及它的种类组成、数量分布及其与水文环境的关系。其中,如烟威鲈鱼渔场调查(1955—1958)和浙江近海渔业资源调查(1960—1961)还分析了毛颚类主要种的昼夜垂直移栖现象,探讨与鱼类觅食的关系。研究表明,东海夏季毛颚类的垂直分布明显(林雅蓉,1985),南海中、南部更突出。对南沙群岛海区春、夏季毛颚类的生态研究(张谷贤、陈清湖,1991),除种类组成、数量分布(平面分布和垂直分布)之外,还探讨了群落的区系性质,主要种的种群结构、体长、体重和肠含物组分。毛颚动物是一类良好的指示生物,在毛颚类生态研究的初期,就对中国海及邻近水域海流、水团指标种进行了初步探讨(郑执中、萧贻昌,1963)。其后在台湾海峡澎湖列岛周围混合水团(廖文宽,1970)、东海陆架区(林雅蓉,1982)以及某些渔场调查、海洋学调查中都作了探讨水团、海流或渔场毛颚动物指标种的尝试。笔者(1983)在摸索了强壮箭虫的多型性后,曾提出以其内海型*S. crassa* f. *naikaiensis*作为黄海水南下的跟踪指标种的建议。王春生(1990)用数学方法分析毛颚类与水团的依存关系,讨论和探讨了相应的指示生物,使毛颚类指示生物研究推进了一步。

多种经济鱼类的食性分析(杨纪明等,1962,1966;白雪娥,1966;李军,1990

等)表明,毛颚动物是上、中层鱼类和幼鱼的食物组分之一,又是桡足类及其他浮游动物的捕食者(李军,1990;张谷贤、陈清潮,1991;杨纪明、李军,1995),在海洋食物链中居于重要环节。早在20世纪60年代初李嘉泳就开始培养强壮箭虫的试验,先后指导研究生研究强壮箭虫的生殖、卵子发生和受精(蔡亚能,1964)和强壮箭虫卵细胞发育过程中亚显微结构的变化(王萍,1986),揭示了毛颚动物生殖细胞的一些生物学问题。近年,吴友吕、何德华(1988)对南极毛颚动物纤毛感觉器官进行了扫描电镜研究,取得较好的结果。郑重、李少菁、许振祖(1984)在《海洋浮游生物学》毛颚动物一章中,全面扼要地介绍了国内、外毛颚动物研究成就,值得参考。

二、形态结构

毛颚动物是结构特殊,极为活跃、凶猛而具有肉食性动物典型特征的一类海洋浮游动物。身体透明或半透明、细长如箭、两侧对称、背腹扁平,体长大约2—120mm。雌雄同体,神经系统和感觉器官复杂,捕食器官和肌肉发达,有体腔,体腔液流动起循环介质的作用,而没有呼吸和排泄系统。

(一) 外部形态

毛颚动物身体被前、后两个横隔膜(transverse septum)分为头部、躯干和尾节三部分(图1)。

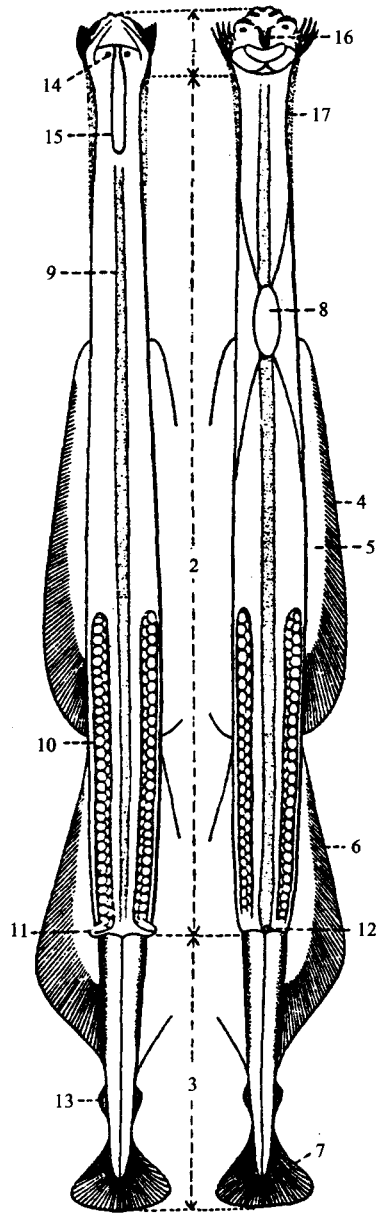


图1 箭虫 *Sagitta* 模式图(仿 Tokioka, 1940a)

左:背面 右:腹面

1. 头部; 2. 躯干; 3. 尾节; 4. 前鳍; 5. 无鳍条带;
6. 后鳍; 7. 尾鳍; 8. 腹神经节; 9. 肠; 10. 卵巢;
11. 雌性生殖孔; 12. 肛门; 13. 贮精囊; 14. 眼;
15. 纤毛冠; 16. 口; 17. 泡状组织。