



博士后文库

中国博士后科学基金资助出版

# 中国与两极海域桡叶螳科 刺胞动物多样性

宋希坤 著

非外借



科学出版社



博士后文库  
中国博士后科学基金资助出版

# 中国与两极海域桡叶螳科 刺胞动物多样性

宋希坤 著

厦门大学近海海洋环境科学国家重点实验室、海洋与地球学院  
中国科学院海洋研究所海洋生物分类与系统演化实验室、海洋生物标本馆  
中国科学院大学

科学出版社

北京

## 内 容 简 介

本书结合形态学与分子系统学等研究手段,系统描述了我国 60 多年来在中国和南、北极海域 30 多个科学考察航次所采集到的近 2000 号、104 种桡叶水母科刺胞动物,发现 2 新属、2 新种,修订 1 属,建立 7 个分类新组合,图文并茂,并发现主要单系群呈平行进化、趋同进化及地域性分布等特点,为该类群在我国及极地海域的生物多样性认知、资源开发与保护提供了基础资料,契合我国极地国家战略需求。本书是我国极地科学考察首部动物系统学专著,也是我国首部水母类系统学与多样性专著。

本书可供海洋生物学、海洋生物多样性、极地科学领域的教学、科研与管理人员使用。

### 图书在版编目 (CIP) 数据

中国与两极海域桡叶水母科刺胞动物多样性 / 宋希坤著. —北京: 科学出版社, 2019.10

(博士后文库)

ISBN 978-7-03-061849-8

I. ①中… II. ①宋… III. ①水母纲—生物多样性—研究  
IV. ①Q959.131

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2019)第 142976 号

责任编辑: 张会格 白 雪 / 责任校对: 郑金红

责任印制: 吴兆东 / 封面设计: 刘新新

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>

北京虎彩文化传播有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2019 年 10 月第 一 版 开本: B5 (720×1000)

2019 年 10 月第一次印刷 印张: 17 1/2

字数: 358 000

定价: 198.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

**Biodiversity of Sertulariidae Lamouroux, 1812  
(Cnidaria: Hydrozoa) in Chinese Seas, with  
records from Chinese National Arctic and  
Antarctic Research Expeditions**

Xikun Song (1922–2012)

State Key Laboratory of Marine Environmental Science, College of Ocean  
and Earth Sciences, Xiamen University

Department of Marine Organism Taxonomy and Phylogeny, Marine  
Biological Museum, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences  
University of Chinese Academy of Sciences

Email: xksong@xmu.edu.cn

Science Press  
Beijing

## 《博士后文库》编委会名单

主任 陈立增

副主任

本书献给我国两位海洋生物学家

秘书长 邱春雷

中国科学院海洋研究所：刘瑞玉院士（1922—2012）

厦门大学海洋底栖生物学实验室：李复雪教授（1928—2018）

This monograph is dedicated to two marine biologists in China:

Ruiyu Liu (J. Y. Liu, 1922 - 2012), CAS academician, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences

Fuxue Li (1928 - 2018), professor, Laboratory of Marine Benthology, Xiamen University



## 《博士后文库》编委会名单

主任 陈宜瑜

副主任 詹文龙 李 扬

秘书长 邱春雷

编委(按姓氏汉语拼音排序)

付小兵 傅伯杰 郭坤宇 胡 滨 贾国柱 刘 伟

卢秉恒 毛大立 权良柱 任南琪 万国华 王光谦

吴硕贤 杨宝峰 印遇龙 喻树迅 张文栋 赵 路

赵晓哲 钟登华 周宪梁

2015年,国务院办公厅印发了《关于改革完善博士后制度的意见》(国办发〔2015〕87号),将“实施自然科学、人文社会科学优秀博士后论文出版支持计划”作为“十三五”期间博士后工作的主要内容和提升博士后研究人员培养质量的重要手段,这更加凸显了出版资助工作的意义。我相信,我们提供的这个出版资助平台将帮助博士后研究人员发表创新成果,表现创新能力发挥独特作用,促使博士后研究人员的创新成果更好地服务于创新驱动发展战略和创新型国家的建设。

愿广大博士后研究人员在博士后科学基金的资助下早日成长为栋梁之才,为实现中华民族伟大复兴的中国梦做出更大的贡献。

陈宜瑜

中国博士后科学基金会理事长

## 《博士后文库》序言

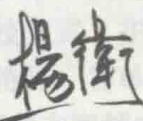
1985年，在李政道先生的倡议和邓小平同志的亲自关怀下，我国建立了博士后制度，同时设立了博士后科学基金。30多年来，在党和国家的高度重视下，在社会各方面的关心和支持下，博士后制度为我国培养了一大批青年高层次创新人才。在这一过程中，博士后科学基金发挥了不可替代的独特作用。

博士后科学基金是中国特色博士后制度的重要组成部分，专门用于资助博士后研究人员开展创新探索。博士后科学基金的资助，对正处于独立科研生涯起步阶段的博士后研究人员来说，适逢其时，有利于培养他们独立的科研人格、在选题方面的竞争意识以及负责的精神，是他们独立从事科研工作的“第一桶金”。尽管博士后科学基金资助金额不大，但对博士后青年创新人才的培养和激励作用不可估量。四两拨千斤，博士后科学基金有效地推动了博士后研究人员迅速成长为高水平的研究人才，“小基金发挥了大作用”。

在博士后科学基金的资助下，博士后研究人员的优秀学术成果不断涌现。2013年，为提高博士后科学基金的资助效益，中国博士后科学基金会联合科学出版社开展了博士后优秀学术专著出版资助工作，通过专家评审遴选出优秀的博士后学术著作，收入《博士后文库》，由博士后科学基金资助、科学出版社出版。我们希望，借此打造专属于博士后学术创新的旗舰图书品牌，激励博士后研究人员潜心科研，扎实治学，提升博士后优秀学术成果的社会影响力。

2015年，国务院办公厅印发了《关于改革完善博士后制度的意见》（国办发〔2015〕87号），将“实施自然科学、人文社会科学优秀博士后论著出版支持计划”作为“十三五”期间博士后工作的重要内容和提升博士后研究人员培养质量的重要手段，这更加凸显了出版资助工作的意义。我相信，我们提供的这个出版资助平台将对博士后研究人员激发创新智慧、凝聚创新力量发挥独特的作用，促使博士后研究人员的创新成果更好地服务于创新驱动发展战略和创新型国家的建设。

祝愿广大博士后研究人员在博士后科学基金的资助下早日成长为栋梁之才，为实现中华民族伟大复兴的中国梦做出更大的贡献。



中国博士后科学基金会理事长

## 前 言

中国自然环境的形成和演化是地球系统的一部分,极地的存在和演化关乎中国的环境和生态系统。极地蕴含丰富的能源、矿产、渔业、遗传基因等资源,关乎极地和非极地国家的国家利益和政策选择,而推动极地科学考察是进而实现各国(包括中国)政治、科研、经济政策和利益的关键环节。

近 60 年来,我国在中国及南、北极海域开展了大量海洋科学综合考察,获得了丰富的海洋底栖生物样品,分散保存于中国科学院海洋研究所、自然资源部第一海洋研究所、自然资源部第三海洋研究所、厦门大学等单位。主要的航次有全国第一次海洋普查及中越北部湾联合考察(1958-1960, 1962),东海大陆架调查(1975-1976),中国科学院西沙群岛海洋生物学考察(1975-1978),中国科学院南沙群岛海区综合科学考察(1984-2000),我国第一次(1999)、第三次(2008)、第四次(2010)、第五次(2012)、第六次(2014)北极科学考察,我国第一次(1984-1985)和第二十二次(2005-2006)南极科学考察,以及近年来国家自然科学基金委渤海、东海共享航次等。

海洋水螅类是重要的大型底栖动物类群,是上述航次中常见的底栖刺胞动物优势类群之一,广泛分布于全球海洋环境中的硬质基底上,部分水螅如巨螅目桧叶螅科(刺胞动物门:水螅虫纲)的种类在海底形成大面积“海草床”,为其他生物提供栖息环境,或附生于码头、网箱、船底等人工设施上,是重要的污损生物成员。尽管我国积累了大量水螅类标本,但其系统分类学和多样性研究除笔者外极少有人涉及,更缺乏系统性的研究成果。

本研究充分利用上述 30 多个科学考察航次积累的 4000 多号水螅样品,对其中近 2000 号桧叶螅科水螅类(刺胞动物门:水螅虫纲:巨螅目)样品开展了较全面、系统的分类学与分子系统学研究,并从美国自然历史博物馆、德国巴伐利亚州动物收藏馆等国外单位租借百余号相关标本,共描述 104 种桧叶螅科种类,发现 2 新属、2 新种,建立 7 个分类新组合,对部分属、种的分类学地位进行了厘定。对采自全球的近 90 种桧叶螅的分子和形态数据进行了分析,发现桧叶螅科主要单系群间呈现平行进化关系,重复出现简单与复杂的分枝方式,在不同进化支上出现芽鞘多列、特化的雌性生殖体保护结构等趋同进化特征,各单系群内具较多共源特征,部分单系群具明显的地域性,仅分布在北极等北方海域或南极海域,少数广布种则重获水母体阶段。



本书是我国极地科学考察首部动物系统学专著，也是我国首部水螅类系统学与多样性专著，为该类群在我国及极地海域的生物多样性认知、资源开发与保护提供基础资料，契合我国极地国家战略需求，对极地生物资源管理、应对全球变化具重要参考价值。本书第1章介绍了研究背景；第2章介绍了研究的航次、样品来源及研究方法；第3章介绍了分子系统学结果，并作为本书分类系统的依据；第4章为系统分类与物种多样性；第5章以近全球的视野，对研究类群的进化趋势进行了分析，并对该研究进行了总结和展望；最后在附录中列出了近2000号研究标本的详细信息，包括采集时间、海域、底质类型等，可进一步用于生物地理学分析。本书的部分学术观点、研究思路和新属、新种已在 *Polar Biology*、*Zootaxa*、*Invertebrate Systematics*、*Systematics and Biodiversity* 等专业权威 SCI 期刊上发表，获国际同行认可，其中发表的雪龙桡叶螭是我国北极科学考察发表的第一个大型底栖动物新物种、深海新物种。

本书反映了笔者在博士和博士后10年期间的持续研究积累与集成。同时研究我国在中国和极地海域积累的样品，样品海域来源广，但聚焦于进化和遗传上密切关联的同一海洋生物类群，有利于未来对科学问题进行深入挖掘和提炼，工作量大，具创新性、开拓性和研究特色，对笔者而言是一次巨大的挑战与积极尝试。首先，系统地将水螅类标本从历史航次的底栖动物标本中分选出来，同时兼顾整理、登记其他底栖动物类群，工作量巨大；第二，水螅类多固生或附生于岩石或其他大型底栖动物表面，分选时需借助体视显微镜，增加了研究难度；第三，系统梳理近200年的分类学文献资料，并将形态学与分子系统学数据相结合，研究周期长。

本书在笔者导师刘瑞玉院士和柯才焕教授的精心指导下完成，期间得到了王建军、徐奎栋、张素萍、沙忠利、李超伦、李新正、张光涛、刘晨临等研究员及王少青、王永强、帅莲梅等标本馆管理人员的帮助，得到了肖泽丰、陈金晶、于楠、王晓婷、林玮、黄玉霖等22位来自聊城大学、中国海洋大学和厦门大学的本科生协助，还得到了 Cinzia Gravili 和 Bernhard Ruthensteiner 等国外教授的帮助。限于航次数量、标本质量及笔者水平，疏漏和错误在所难免，恳请各位读者指正。

本研究在国家自然科学基金(41876180)、中国博士后科学基金(2018M632579、2018T110647)、福建省自然科学基金(2019J01019)、厦门大学近海海洋环境科学国家重点实验室杰出博士后基金、亚洲极地科学基金(KOPRI-APSFP2018)等项目的资助下完成，本书获评2018年度中国博士后科学基金会优秀学术专著并资助出版。本书为笔者的科学研究报告 QT06。

著者

2019年5月23日

# 目 录

## 《博士后文库》序言

## 前言

|                    |    |
|--------------------|----|
| 第1章 绪论             | 1  |
| 1.1 海洋水螅类价值与危害     | 1  |
| 1.2 分类地位           | 4  |
| 1.3 系统分类学研究进展      | 5  |
| 1.4 主要属级鉴别特征       | 6  |
| 1.5 分子系统学研究进展      | 7  |
| 1.6 选题与设计          | 8  |
| 第2章 材料与方法          | 9  |
| 2.1 分类学资料电子化       | 9  |
| 2.2 样品整理与登记        | 9  |
| 2.3 刺细胞封片制备        | 10 |
| 2.4 选模             | 11 |
| 2.5 扫描电镜           | 12 |
| 2.6 拍照与绘图          | 13 |
| 2.7 DNA提取、扩增、克隆与测序 | 13 |
| 2.8 DNA序列拼接        | 16 |
| 2.9 DNA序列多态性及准确性检测 | 17 |
| 2.10 分子系统学         | 18 |
| 2.11 进化特点分析        | 19 |
| 第3章 分子系统发育         | 20 |
| 3.1 形态分类学争议示例      | 20 |
| 3.2 DNA序列多态性与假基因   | 24 |
| 3.3 构建的分子进化树概况     | 27 |
| 3.4 主要单系群          | 34 |
| 3.5 形态与分子数据综合分析    | 35 |



|                                                                                   |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 3.6 本书分类系统选定与说明                                                                   | 43  |
| 第4章 系统学与物种多样性                                                                     | 44  |
| 4.1 十字螅属 <i>Staurotheca</i> Allman, 1888                                          | 44  |
| 4.2 弗氏辨螅属 <i>Fraseroscyphus</i> Boero & Bouillon, 1993                            | 49  |
| 4.3 辨螅属 <i>Symplectoscyphus</i> Marktanner-Turneretscher, 1890                    | 58  |
| 4.4 复合辨螅属 <i>Mixoscyphus</i> Peña Cantero & Vervoort, 2005                        | 72  |
| 4.5 南极辨螅属 <i>Antarctoscyphus</i> Peña Cantero, García Carrascosa & Vervoort, 1997 | 73  |
| 4.6 双褶螅属 <i>Bicaularia</i> Song, Lyu, Ruthensteiner, Wang & Gravili, 2019         | 78  |
| 4.7 星雨螅属 <i>Xingyurella</i> Song, Gravili, Ruthensteiner, Lyu & Wang, 2018        | 83  |
| 4.8 小桧叶螅属 <i>Sertularella</i> Gary, 1848                                          | 90  |
| 4.9 蝶盖螅属 <i>Papilionella</i> Antsulevich & Vervoort, 1993                         | 113 |
| 4.10 特异螅属 <i>Idiellana</i> Codfrey & Godfrey, 1942                                | 114 |
| 4.11 海女螅属 <i>Salacia</i> Lamouroux, 1816                                          | 115 |
| 4.12 双唇螅属 <i>Diphasia</i> L. Agassiz, 1862                                        | 119 |
| 4.13 对鞘螅属 <i>Amphisbetia</i> L. Agassiz, 1862                                     | 125 |
| 4.14 强叶螅属 <i>Dynamena</i> Lamouroux, 1812                                         | 126 |
| 4.15 奥鞘螅属 <i>Hydrallmania</i> Hincks, 1868                                        | 131 |
| 4.16 枞螅属 <i>Abietinaria</i> Kirchenpauer, 1884                                    | 133 |
| 4.17 柏螅属 <i>Thuiaria</i> Fleming, 1828                                            | 143 |
| 4.18 桧叶螅属 <i>Sertularia</i> Linnaeus, 1758                                        | 170 |
| 第5章 进化特点                                                                          | 189 |
| 5.1 表型进化特点                                                                        | 189 |
| 5.2 极地相关性、连通性与物种分化                                                                | 190 |
| 5.3 极地特有种属及两极同源                                                                   | 191 |
| 5.4 全球气候变化与生物多样性保护策略                                                              | 192 |
| 5.5 研究结论与展望                                                                       | 192 |
| 参考文献                                                                              | 194 |
| 附录1 样品信息登记                                                                        | 215 |
| 附录2 桧叶螅科代表性属种形态特征比较表                                                              | 245 |

|                      |     |
|----------------------|-----|
| 附录 3 标本索引、保存单位及数量统计  | 252 |
| 附录 4 修订或发表的新分类阶元     | 253 |
| 附录 5 英文摘要 (Abstract) | 254 |
| 中名索引                 | 257 |
| 拉丁名索引                | 260 |
| 编后记                  | 262 |

国对外国野生生态系统, 影响是深远的(国家海洋科学考察队, 2010; 陈建等, 2010)。中国的海洋生态系统与北冰洋和北太平洋密切相关。例如, 北冰洋和北太平洋的冷水生物区系, 在晚更新世末次冰期分布到黄海、东海及朝鲜海域得以生存和保持下来, 并在数量上占很大优势(刘增基, 2008)。极地富含丰富的能源、矿产、渔业、生物遗传基因等资源, 关于陆地和海洋地区国家的利益和政策选择, 而极地科学考察是维护中国国家环境利益的核心, 是贯彻国家政府、国际和地区政策的关键环节(丁烈 2016)。

我国自 1984 年首次开展科学考察以来, 已开展 26 次海洋科学考察, 自 1999 年起今开展 7 次北冰洋科学考察(丁烈 2016)。在北大洋、北冰洋和北太平洋等海域采集到丰富而珍贵的生物、冰岩、岩矿、陨石及沉积物样品, 部分生物样品(包括本手册的附送样品)已登记至极地标本资源共享平台(<http://bbs.chinamuseum.org.cn/index/>)。这一举措, 系统性地研究现存及新采集的极地样品, 契合我国极地国家战略。

海洋水螅类是重要的大型腔肠动物类群, 广泛分布于全球海洋环境中的较浅基础上, 部分水螅如巨罐目的种类在海底形成大而耐“海草床”, 为其他生物提供栖息环境, 或附生于码头、网箱、船底等人工设施上, 是重要的寄居生物成员。近 60 年来, 我国已通过历次海洋调查采集了大量水螅类标本, 但其系统分类和多样性研究鲜有介入涉及, 更缺乏系统性的研究成果。

本研究充分利用我国在中国海域及阿、北冰海域的 30 多个科学考察航次采集的 4000 多号标本, 首次对其中近 2000 号水螅类进行了较全面的分类与分子系统学调查。

## 1.1 海洋水螅类价值与危害

生物学中通常将水螅纲(腔肠动物门)中广泛存在的种类称为水螅水母类, 主要包括腔肠动物门(Cnidaria)中的水螅目(Hydrozoa)、水母目(Scyphozoa)、立方水母目(Cubozoa), 以及栉水母纲(Ctenophora)中的种类(Richardson et al. 2009)。根据 Bouillon 等(2006)及 Sclafani et al. (2011, WoRMS)提供的物种名录统计, 全

①“水螅”, 古语多指水螅纲(Hydrozoa)中广泛存在的种类称为水螅水母类(Hydrozoa)的物种(包括水螅、水母等), 或指水螅纲(Hydrozoa)中的水螅目(Hydrozoa)的物种(包括水螅、水母等)。



# 第 1 章 绪 论

中国自然环境的形成和演化是地球系统的一部分，极地的存在和演化关乎中国的环境和生态系统，影响经济和社会发展（中国首次北极科学考察队 2000；陈连增 2008）。中国的海洋生态系统也与北冰洋和北太平洋密切相关。例如，北冰洋和北太平洋的冷水生物区系，在晚更新世末次冰期分布到黄海、东海及相邻海域得以生存和保持下来，且在数量上占很大优势（刘瑞玉 2008）。极地蕴含丰富的能源、矿产、渔业、生物遗传基因等资源，关乎极地和非极地国家的利益和政策选择，而推动极地科学考察是美国等国家环境利益的核心，是进而实现政治、科研和经济政策和利益的关键环节（丁煌 2016）。

我国自 1984 年首次南极科学考察以来，已开展 26 次南大洋考察，自 1999 年至今开展 7 次北极科学考察（丁煌 2016），在南大洋、北冰洋和北太平洋等海域采集到丰富而珍贵的生物、冰雪、岩矿、陨石及沉积物样品，部分生物样品（包括本书中的极地样品）已登记至极地标本资源共享平台（<http://birds.chinare.org.cn/index/>）。进一步深入、系统地研究现有及新采集的极地样品，契合我国的极地国家战略。

海洋水螅类是重要的大型底栖动物类群，广泛分布于全球海洋环境中的硬质基底上，部分水螅如巨螅目的种类在海底形成大面积“海草床”，为其他生物提供栖息环境，或附生于码头、网箱、船底等人工设施上，是重要的污损生物成员。近 60 年来，我国已通过历次海洋调查积累了大量水螅类标本，但其系统分类和多样性除笔者外极少有人涉及，更缺乏系统性的研究成果。

本研究充分利用我国在中国海域及南、北极海域的 30 多个科学考察航次积累的 4000 多号样品，首次对其中近 2000 号桧叶螅科<sup>①</sup>水螅样品开展了较全面的分类与分子系统学研究。

## 1.1 海洋水螅类价值与危害

生物学中通常将以水螅形和（或）水母形存在的种类称为水螅水母类，主要包括刺胞动物门 Cnidaria 中的水螅虫纲 Hydrozoa、钵水母纲 Scyphozoa、立方水母纲 Cubozoa，以及栉水母门 Ctenophora 中的种类（Richardson *et al.* 2009）。根据 Bouillon 等（2006）及 Schuchert（2015, WoRMS）提供的物种名录统计，全

<sup>①</sup>“桧”，汉语拼音 gui 或 hui，因桧叶螅科模式种 *Sertularia argentea* 的群体特征形似植物桧（gui）树（圆柏），读音与桧树一致，读 gui。

球水螅水母约 4100 种，中国记录 669 种（Tang & Gao 2008; Chen & Li 2008），约占全球的 16%，具体统计数据见表 1-1。海洋水螅水母生活史复杂，大部分种类生活史中伴随世代交替，部分种类仅具水螅体或水母体阶段，营底栖或（和）浮游生活（表 1-1），环境适应能力强，在海洋环境中广泛分布。大部分水螅水母具水螅体阶段（表 1-1），水螅体一直是国内海洋生物学研究中重要但被忽视的阶段。水螅与人类的生产和生活相关，因其对人类的影响方式和程度不同，以及人类对它们的开发、利用方式不同，对人类有利也有弊。

表 1-1 海洋水螅水母类分类系统、物种数量统计及生活史

| 门                  | 总纲/纲/亚纲                        | 世界种数<br>(Bouillon <i>et al.</i><br>2006/WoRMS<br>2019) | 中国种数<br>(Tang &<br>Gao 2008) | 生活史                                                                      |
|--------------------|--------------------------------|--------------------------------------------------------|------------------------------|--------------------------------------------------------------------------|
| 刺胞动物门<br>Cnidaria  | 水螅虫总纲<br><b>Hydrozoa</b>       | 3702/3667                                              | 615                          |                                                                          |
|                    | 自生水母纲<br><b>Automedusa</b>     | 134/143                                                | 32                           | 无水螅体阶段，终生浮游。浮浪幼体（planulae）不经附着直接发育为水母，少数寄生种类除外。                          |
|                    | 辐射水母亚纲<br><b>Actinulidae</b>   | —                                                      | 0                            |                                                                          |
|                    | 筐水母亚纲<br><b>Narcomedusae</b>   | —                                                      | 13                           |                                                                          |
|                    | 硬水母亚纲<br><b>Trachymedusae</b>  | —                                                      | 19                           |                                                                          |
|                    | 水螅水母纲<br><b>Hydroidmedusa</b>  | 3567/3524                                              | 583                          |                                                                          |
|                    | 裸芽螅亚纲<br><b>Anthomedusae</b>   | —/1263                                                 | 195                          | 水螅发达，有水母体阶段，有些种如筒螅 <i>Tubularia</i> 水母退化为辐射幼体。                           |
|                    | 被鞘螅亚纲<br><b>Leptomedusae</b>   | —/2073                                                 | 285                          | 水螅体发达，从生殖体中释放浮浪幼体，附着变态后形成新水螅体。也有少数种类经浮游的水螅体直接发育为水母体。                     |
|                    | 淡水水母亚纲<br><b>Limnomedusae</b>  | —/—                                                    | 3                            | 有水螅体阶段，水螅很小且简单。                                                          |
|                    | 兰水母亚纲<br><b>Laingiomedusae</b> | —/—                                                    | 1                            | 是否有水螅体阶段，未知。                                                             |
|                    | 管水母亚纲<br><b>Siphonophorae</b>  | —/188                                                  | 99                           | 无水螅体阶段，除 <i>Rhodaliidae</i> 科个别种类营底栖生活外，绝大多数终身浮游。                        |
|                    | 多足螅纲<br><b>Polypodiozoa</b>    | 1/1                                                    | 0                            | 早期寄生于鲱科或长吻鲱科鱼类卵巢卵母细胞内，鱼卵排至水中后，寄生结构层经反转形成水螅体，成熟后释放水母。                     |
|                    | 钵水母总纲<br><b>Scyphozoa</b>      | 192 (WoRMS<br>2019)                                    | 41                           | 水螅体简单，通过横裂释放水母，水母体发达。                                                    |
| 栉水母门<br>Ctenophora | 立方水母总纲<br><b>Cubozoa</b>       | 47 (WoRMS<br>2019)                                     | 3                            | 水螅体简单，水螅体经变态直接发育成水母，水母体发达。                                               |
|                    |                                | 200 (WoRMS<br>2019)                                    | 10 (Cheng<br>& Li 2008)      | 无水螅体，水母体雌雄同体，体外受精，经球栉水母幼体阶段，不经变态，直接成长为栉水母成体 (Brusca <i>et al.</i> 2016)。 |

注：加粗表示具水螅体阶段；本研究中的系统学部分采用 WoRMS 建议的分类系统（WoRMS 2019）。



大多数水螅体固生于硬质基底之上,是重要的底栖动物功能群。部分大型水螅种类形成大面积“海草床”或“海底草原”。例如,单列羽螅 *Monoserius pennarius* (Linnaeus, 1758),通常高 30–100cm,最高可超过 2m,与固生于其表面的小型水螅种类形成的羽螅组合 (assemblage),分布在印度—西太平洋热带动物区 (印度尼西亚、马来亚区和中日亚区) 水深 50–100m 的中陆架区的泥沙混合海底,数量大,形成“海底草原”的模样 (Tang 1991b)。又如,另一种大型水螅,银色桧叶螅 *Sertularia cupressina* Linnaeus, 1758,与其他大型底栖动物如牡蛎等形成底栖群落 (Möbius 1877),其生态功能似“海草床”。早在 19 世纪,欧洲北部的一些国家就存在白色海草渔业 (white weed fishery),并配有专用的捕获渔具 (Decker 1898),主要捕获对象正是银色桧叶螅,用于各种室内外装潢、装饰等用途 (Wagler *et al.* 2009)。

多孔螅科 Milleporidae、柱星螅科 Stylasteridae 的全部种类与介螅水母科 Hydractiniidae 的部分水螅种类具钙质外骨骼,具造礁功能,它们为其他海洋生物提供了栖息环境,其生态功能与造礁珊瑚类似 (Stearn & Riding 1973; Miglietta 2005)。据报道,澳大利亚大堡礁中的多孔螅礁石内富含油气资源 (Bellamy & Risk 1982)。

附生于码头、网箱、浮标、船底等人工设施上的大型水螅类是重要的污损生物,它们的存在影响水体交换,导致船速下降,增加金属腐蚀速率 (Song 2006; Zhang *et al.* 2015)。至 1984 年,全球记录污损水螅类 66 属 260 种,中国沿海记录 18 属 34 种,常见的属有筒螅属 *Tubularia*、真枝螅属 *Eudendrium* 和桧叶螅属 *Sertularia* 等 (Huang & Cai 1984)。

少数水螅寄生或共生于其他动物体内,如日本真裸水螅水母 *Eutima japonica* Kubota, 1979、日本真瘤水螅水母 *Eugymnanthea japonica* Uchida, 1925 等及和平水螅水母科 Eirenidae 的种类,其水螅体共生或寄生于紫贻贝 *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819、菲律宾蛤仔 *Venerupis philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) 等经济双壳类的外套腔内 (Kubota 1992),摄食宿主滤食后的残渣及宿主外套腔内寄生吸虫,对宿主有益。而当水螅数量过高时则会影响双壳类的生长,进而影响双壳类的水产养殖 (Piraino *et al.* 1994; Mladineo *et al.* 2012)。多足螅 *Polypodium hydriforme* Ussov, 1885 寄生于鲟科 Acipenseridae 或长吻鲟科 Polyodontidae 鱼类的卵母细胞内,对此类国家级保护动物的繁育具有不利影响 (Bouillon *et al.* 2006)。

据笔者近期的野外与实验观察结果 (未发表数据),一种和平水母 *Eirene* sp. 的水螅体可在短时间内大量、快速繁殖,并捕食经济贝类的稚贝,在 48h 内对方斑东风螺早期稚贝的捕食致死率近 80%,严重危害水产苗种的繁育,造成经济损失。



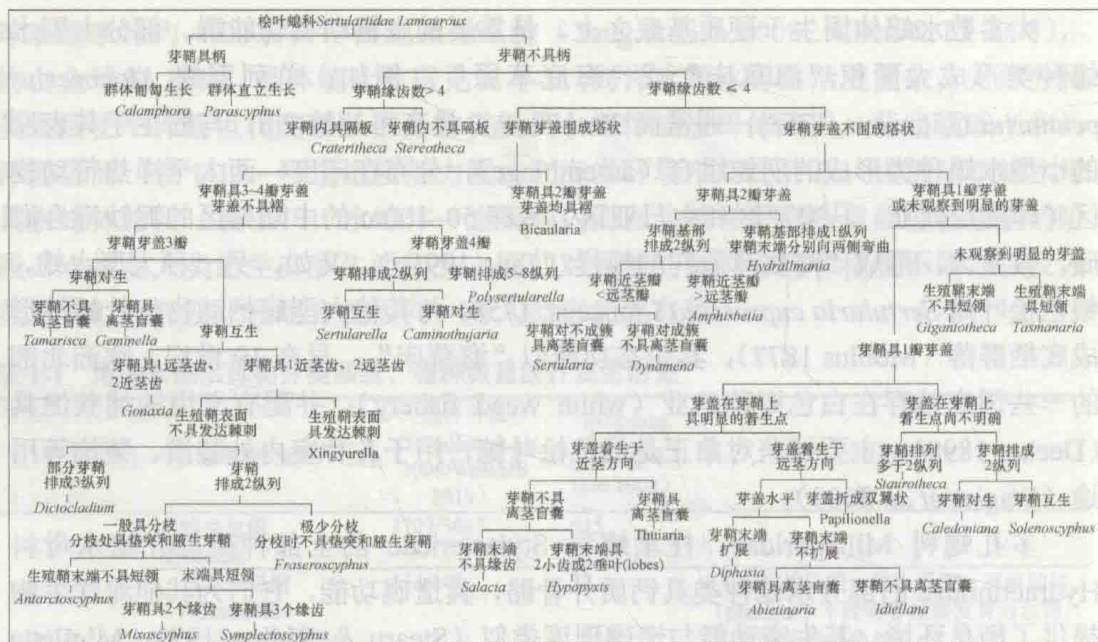


图 1-1 桉叶螽科各属检索表

## 1.2 分类地位

目前关于水螅虫纲的高级分类系统尚存在争议, 主要具两个代表性的分类系统。其中一个是由 Bouillon 和 Boero (2000) 所提议的系统, 主要依据生活史与形态数据, 将水螅虫纲提升为水螅虫总纲, 下设 3 个纲: Automedusa、Hydroidmedusa、Polypodiozoa (表 1-1)。另一个是目前 WoRMS 中所使用的系统 (Schuchert 2015, <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=1337>), 基于部分物种的线粒体和核基因数据 (Daly *et al.* 2007; Cartwright *et al.* 2008; Collins *et al.* 2008; Kayal *et al.* 2013), 未将水螅虫纲提升为总纲, 将水螅虫纲分为水螅亚纲 Hydroidolina (3511 种) 和硬水母亚纲 Trachylinae (151 种)。按照这两类系统, 桧叶螅科的系统学位置分别如下。

Bouillon 和 Boero (2000)、Bouillon 等 (2006):

水螅虫总纲 Hydrozoa Owen, 1843

水螅水母纲 Hydroidmedusa Claus, 1877

软水母亚纲 Leptomedusae Haeckel, 1866 (1879)

锥螭水母目 Conica Broch, 1910

桫叶螭科 Sertulariidae Lamouroux, 1812

Schuchert (2015, WoRMS):

水螅虫纲 Hydrozoa Owen, 1843

水螅亚纲 Hydroidolina Collins, 2000

被鞘螅目 Leptothecata Cornelius, 1992

桧叶螅科 Sertulariidae Lamouroux, 1812

目前这两个系统在近期发表的论文中分别存在, 研究人员之间尚未达成一致。Tang 和 Gao (2008) 采用 Bouillon 等 (2006) 的系统, 但增设亚门, 将刺胞动物门分为珊瑚亚门 Anthozoa 和水母亚门 Medusozoa, 水母亚门下设水螅虫总纲 Hydrozoa、钵水母总纲 Scyphozoa 和立方水母总纲 Cubozoa。本研究的主要研究思路综合使用形态和分子数据, 在有些情况下更多优先使用分子数据作为引导, 因此本研究更倾向于使用 Schuchert (2015) 的系统。由于在这两个系统中, 桧叶螅科以下的分类阶元基本一致, 本研究中具体到种属划分时不受限于这两个系统, 而是视数据支撑情况而定。

### 1.3 系统分类学研究进展

桧叶螅科是最常见的海洋水螅类, 其系统学研究史可追溯至林奈时代。在研究早期, 几乎所有的水螅虫和部分苔藓虫种类都被归至桧叶螅属 *Sertularia* Linnaeus, 1758, 之后大部分物种逐渐从该属中移出 (Cornelius 1979, 1995)。根据 Bouillon 等 (2006) 及 Schuchert (2015) 所提供的物种名录, 桧叶螅科目前已经命名 600 多个物种, 本研究追溯了这些物种的原始描述 (见第 2 章), 大部分物种在 18 世纪、19 世纪及 20 世纪早期命名, 形态特征描述简单, 如仅有芽鞘形态, 缺少分枝方式等特征, 或基于不完整的标本, 如缺少生殖鞘标本, 这给后面的研究 (包括本研究) 增加了难度。

北欧、北冰洋及北大西洋的桧叶螅类的分类学研究相对系统, 已经有较多的研究工作 (Clark 1877; Jäderholm 1907; Broch 1910; Kudelin 1914; Naumov 1960; Calder 1970, 1972; Antsulevich 1987, 2008, 2015; Cornelius 1995; Schuchert 2001; Song *et al.* 2016a), 形成了相对完整的水螅物种名录, 如针对欧亚北冰洋海域 (Stepan'yants 2001) 及北冰洋海域 (Ronowicz *et al.* 2015) 的名录。相对而言, 西北冰洋、白令海的研究还较薄弱。

对南极 (南大洋) 的桧叶螅科物种发现和描述相对较晚, 在相关研究中的形态描述资料相对完整, 已经有较多系统性的形态学修订工作 (Tang 1991c; Peña Cantero *et al.* 1997a, 1997b, 1999, 2002)。

中国海域的水螅系统学研究较少, 仅在有限的论文中零星描述少数 (新) 物种 (Marktanner-Turneretscher 1890; Jäderholm 1896; Hargitt 1927; Ling 1938; Gao *et al.* 1958; Wei 1959; Zou 1978; Huang 1988; Tang 1991a, 1991b, 1998; Tang & Huang 1986, 1987; Yeh 1995; Zhou *et al.* 2013; He *et al.* 2014; Song *et al.* 2016b,