

# 浮游被囊动物的分类及其生态学研究进展

李开枝, 尹健强\*, 黄良民, 陈清潮, 宋星宇

(中国科学院海洋生物资源可持续利用重点实验室, 广州 510301)

**摘要:** 被囊动物(Tunicata)是一类低等脊索动物, 包括3个纲: 有尾纲、海樽纲和海鞘纲; 全部生活在海洋里, 其中有尾纲和海樽纲营浮游生活。综述了国内外浮游被囊动物分类和生态研究的现状和进展, 综述介绍了有尾纲和海樽纲的分类依据、研究现状、趋势和在海洋生态系统中的作用。浮游被囊动物是热带和亚热带海域重要的浮游动物类群, 种类和数量的分布变化受物理和生物环境因素的影响; 它一方面大量摄食浮游细菌和微小浮游植物, 另一方面被一些经济动物摄食, 因此在海洋食物链的传递和生态系统的物质循环中占有重要位置。

**关键词:** 被囊动物; 有尾纲; 海樽纲; 分类; 生态

## Advances on classification and ecology of pelagic tunicates

LI Kaizhi\*, YIN Jianqiang\*, HUANG Liangmin, CHEN Qingchao, SONG Xingyu

LMB, South China Sea Institute of Oceanology, CAS, Guangzhou 510301, China

**Abstract:** Tunicata, belonging to Urochordata, is comprised of three classes: Appendicularia, Thaliacea and Ascidiacea, with the former two being planktonic while Ascidiacea benthic. This paper summarizes research status and progress on classification and ecology of pelagic tunicates in China and abroad, and introduces in detail the basis of classification, current status and trends in Appendicularia and Thaliacea research. Pelagic tunicates are an important group of zooplankton in the subtropic and tropic waters. Distribution and variation of their species richness and abundance are influenced by physical and biological factors. Pelagic tunicates play an important role in marine food web carbon cycle as they feed on bacterioplankton and pico- and nano-phytoplankton and meanwhile are preys for commercial animals.

**Key Words:** tunicata; appendicularia; thaliacea; classification; ecology

脊索动物门(Chordata)是动物界最高等的一门动物, 包括3个亚门: 尾索动物亚门(Urochordata)、头索动物亚门(Cephalochordata)和脊椎动物亚门(Vertebrata)。被囊动物(Tunicata)是一类低等脊索动物, 属于尾索动物亚门, 包括3个纲: 有尾纲(Appendicularia)、海樽纲(Thaliacea)和海鞘纲(Ascidiacea)。被囊动物全部生活在海洋里, 除海鞘纲营底栖生活外, 有尾纲和海樽纲皆营浮游生活。浮游被囊动物数量大, 分布广, 是海洋浮游动物的重要类群。

浮游被囊动物在渔业资源学和生物海洋学研究中越来越受到重视, 一方面有些浮游被囊动物是某些经济鱼类(如鲳鱼)的饵料, 另一方面它们的大量聚集对一些中上层鱼类的渔获量造成明显的损害影响, 包括争食浮游植物和小型浮游动物等基础饵料、堵塞渔网和阻碍经济鱼类的洄游路线等<sup>[1-2]</sup>。另外, 许多种类的分布和海流的关系十分密切, 常可作为暖流的指示种, 甚至可以作为上升流的指示种<sup>[3]</sup>。浮游被囊类的数量波动影响桡足类种群数量的变化, 进而影响整个浮游生物的群落结构<sup>[4-5]</sup>。有尾纲和海樽纲的种类是滤食性的,

**基金项目:** 中国科学院创新方向资助项目(KZCX2-YW-213, KZCX2-YW-Q07); 中国科学院知识创新工程青年人才领域前沿资助项目(SQ200704); 中国近海海洋综合调查与评价专项资助项目(908-01-ST08); 国家自然科学基金资助项目(40531006); 中国科学院“优秀博士学位论文、院长奖获得者”科研启动专项基金资助项目

收稿日期: 2008-09-13; 修订日期: 2008-11-25

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jqyin@scsio.ac.cn

食物范围从浮游细菌、硅藻到微型浮游动物;它们脱落的“住屋”和快速沉降的大量粪便参与海洋的物质循环,为深海和底栖生物提供食物,在海洋生态系统碳循环中占重要位置<sup>[6-9]</sup>。因此研究海洋浮游被囊动物的分类和生态学具有一定的理论和现实意义。

本文综述了国内外关于有尾纲和海樽纲的分类和生态方面研究的进展,以期为深入研究我国海域浮游被囊动物分类和在生态系统物质循环中的作用提供基础资料。

## 1 有尾纲分类的研究进展

### 1.1 有尾纲的分类依据

有尾纲(Appendicularia)是一类小型、透明的浮游被囊类,发育不变态,成体仍保留着幼虫的尾部和形态,也称为幼形纲(Laevacea)。有尾纲的繁殖是连续的,一般为雌雄同体,体外受精;少数种类为雌雄异体<sup>[10]</sup>。

有尾纲分类的主要依据是:(1)躯体和尾部的大小比例及其形态;(2)口腺的有无、形态及位置;(3)内柱的形态;(4)鳃孔的位置;(5)胃的大小、形态;(6)生殖腺的形态;(7)尾部是否有亚脊索细胞及其排列如何;(8)帽(躯体背面的膜状附属物)的有无<sup>[4,10-11]</sup>。

### 1.2 国外有尾纲分类的研究进展

国外关于有尾纲的分类工作开始于19世纪。Chamisso最先记录了有尾类外部形态,发现与水母很相似,把它归入到水母类<sup>[12]</sup>。Mertens描述与软体动物相似<sup>[13]</sup>,Quoy和Gaimard认为是一种类似植物的海洋动物<sup>[14]</sup>,只到1851年才被Huxley正式定为被囊动物<sup>[15]</sup>。Fol在墨西哥海峡采集了大量的被囊动物标本,为其后的分类研究工作奠定了基础<sup>[16]</sup>。有尾纲的分类系统最先是由Lohman提出,后来一直被采用,通过身体形状、内柱、鳃孔尾部等特征后被分为3个科:住囊虫科、住筒虫科和Kowalevskiidae<sup>[17]</sup>。

到了20世纪,关于不同海域有尾纲的种类描述逐渐兴起。Thompson通过对1938—1941年澳大利亚联邦科学与工业研究组织(CSIRO)的调查资料,报道了从Capricorn海峡到澳大利亚南部海域的有尾类22种,并进行详细的形态和图形描述<sup>[18]</sup>。Tokioka阐述了有尾纲种类的地理分布<sup>[19]</sup>。山路勇描述了日本海域13种住囊虫、16种住筒虫种和1种科瓦列夫斯基虫的形态特征和分布特点<sup>[20]</sup>。Grégoire和Maurice记录了地中海12种住囊虫、9种住筒虫和1种科瓦列夫斯基虫的形态特征,并配有图谱<sup>[21]</sup>。Fenaux在Thompson研究的基础上进一步分析了澳大利亚海域7种住筒虫(*Fritillaria*)的分布特征<sup>[11]</sup>。Aravena和Palma首次描述了智利北部沿岸海域的8种住囊虫(*Oikopleura longicauda*, *O. cophocerca*, *O. dioica*, *O. rufescens*, *O. fusiformis*, *O. albicans*, *O. gracilis*和*Megalocercus abyssorum*)和7种住筒虫(*Fritillaria pellucida typica*, *F. pellucida omani*, *F. haplostoma*, *F. tenella*, *F. formica digitata*, *F. venusta*和*F. fraudax*)的形态特征<sup>[22]</sup>。

深海和极地有尾纲分类的研究较少。Hopcroft和Robison通过遥控潜水器观察了加利福尼亚海域蒙特雷湾180—735m水层的3种住筒虫:*Fritillaria rex*, *F. amphigonadis*和*F. lucifer*,其中*F. rex*是至今发现住筒虫科个体最大的种,躯体长10mm,尾部长18mm<sup>[23]</sup>。Capitanio研究了南极海域“*Oikopleura gaussica* group”( *O. gaussica*, *O. valdiviae*, *O. drygalskii*和*O. weddelli*)群体种类。通过检测495份性成熟标本,鉴别其形态特征,把以上4种归纳为单一一种(*O. gaussica*)的不同发育阶段。这个种的特征是:生殖腺呈三角形,有两个相同大小的胃,食管从胃的左边插入脊部,有4—14个亚脊索细胞呈单线排列在脊索右边<sup>[24]</sup>。随着调查和观察技术的改进,有尾类的新种被不断发现。

### 1.3 国内有尾纲分类的研究现状

我国关于有尾类分类描述的专门文献几乎没有,仅是报道一些海域出现的种类。陈清潮报道了西沙、中沙群岛周围海域、南海中部和东北部海区采集到的10余种有尾类<sup>[25-27]</sup>。1984年出版的《海洋浮游生物学》一书介绍了有尾纲的基本外部和内部形态,简要地记述了我国海域常出现的种类如长尾住囊虫(*Oikopleura longicauda*)、异体住囊虫(*O. dioica*)、红住囊虫(*O. rufescens*)、梭形住囊虫(*O. fusiformis*)、中型住囊虫(*O. intermedia*)和透明住筒虫(*Fritillaria pellucida*)的形态和分布特点,为我国有尾类的分类鉴定工作提供了基础资料<sup>[10, 28]</sup>。黄宗国主编的《中国海洋生物种类与分布》一书较全面地总结了我国海域出现15种住囊虫和11

种住筒虫的种类名录<sup>[29]</sup>。

## 2 海樽纲分类的研究进展

### 2.1 海樽纲的分类依据

海樽纲(Thaliacea)的动物呈酒桶形,有两个显著特点:一是能分泌一种类似植物纤维素性质的胶质囊包着身体的外面;囊的下面具肌带。囊壁厚度、形状及肌带宽度、数目和排列方式是鉴定该纲种类的重要依据<sup>[4]</sup>。二是它们在胚胎发育过程中,有一蝌蚪幼虫期,它的尾部还存在着脊索和神经管,经过变态到成体时,尾部消失(有尾类除外),脊索和神经管也随之消失,这是生物界一个逆行变态的实例<sup>[4,10]</sup>。

海樽类生活史较复杂,有世代交替现象;种类不同,繁殖方式也有差异。

### 2.2 国外海樽纲分类的研究进展

国外关于海樽纲的分类研究,开始于19世纪欧洲的一些大型环球科学考察,如法国的“*Astrolabe*号”、英国的“挑战者号”和德国的“瓦尔迪维亚号”调查等。根据肌带的特征,海樽纲分为3个目:全肌目、半肌目和磷海樽目;每个目各包括一个科,分别是海樽科、纽鳃樽科和火体虫科<sup>[30-31]</sup>。海樽科中的小齿海樽(*Doliolum denticulatum*)和软拟海樽(*Dolioletta gegenbauri*)是最常见的两个种。

纽鳃樽科的分类研究,自Metcalf建立的分类系统以后<sup>[32]</sup>,Ihle和Ihle-Landenberg将Metcalf建立的亚属提升为属,这个分类系统一直沿用至今<sup>[33]</sup>。Yount根据肌肉的排列形式,把纽鳃樽科分为两个亚科:环纽鳃樽亚科(Cyclosalpinae)和纽鳃樽亚科(Salpinae)<sup>[34]</sup>。火体虫科又分为两个亚科:Pyrosomatinae亚科(Pyrosoma, Péron; Pyrosomella, Van Soest)和Pyrostremmatinae亚科(Pyrostremma, Garstang)<sup>[35-37]</sup>。

### 2.3 国内海樽纲分类的研究现状

Metcalf根据美国“信天翁号”调查最早记录了我国海域海樽纲的3个种,Thompson记录了中国海域的4个种<sup>[18]</sup>。20世纪60年代,先是杨国峰在中国动物学会30周年学术讨论会上报道了南海的海樽纲12种<sup>[38]</sup>,胡晴波和郑执中报道了中国近海纽鳃樽14种<sup>[39]</sup>;到了20世纪70年代,杨国峰又报道了南海北部大陆架海樽纲21种<sup>[40]</sup>,陈清潮在80年代南海中部和东北部的调查报道海樽纲20余种<sup>[26-27]</sup>。以上的研究文献仅是报道种,直到1978年陈介康对北黄海发现的两种纽鳃樽作了分类描述<sup>[41]</sup>。较全面记述我国海域海樽类分类研究是1985年胡晴波详细地描述了我国近海纽鳃樽科的两个亚科,11属、17种和5个亚种<sup>[42]</sup>,和侯舒民描述了在西热太平洋热带海域调查的半肌目纽鳃樽科的15种和5个亚种的形态特征<sup>[43]</sup>。

## 3 有尾类生态学的研究进展

有尾类数量大,分布广,在海洋食物链中起着重要作用,是许多经济动物的饵料,如太平洋鲱、小沙丁鱼和凤尾鱼等<sup>[1,44]</sup>。Aldredge分析发现有尾类脱落的“住屋”在海洋生态系统碳循环中占重要位置,一方面脱落的“住屋”本身可以被桡足类、介形类和磷虾类消耗;另一方面“住屋”上面黏附一些生物碎屑,参与生态系统的物质循环<sup>[45]</sup>。

### 3.1 有尾类种类和数量分布与环境因素的关系

有尾类种类和数量的分布及变化受物理和生物环境因素的影响。Uye和Ichino研究发现日本海域一个富营养化的内湾异体住囊虫的丰度、个体大小、生物量有明显季节变化,早春和夏季中期丰度最少,夏季初期丰度最多,并且夏季中期种群数量的降低与蛾水母(*Bolinopsis mikado*)的摄食有关;个体的成熟度没有季节变化,性成熟个体的躯干长度与水温成反比;种群生物量的变化与丰度的变化趋势相似<sup>[46]</sup>。有尾类还出现垂直分布上的变化,主要分布在100 m以上水层,在0—50 m水层最为丰富,主要与该水层高叶绿素a浓度有关,其季节的丰度变化主要受生物因素而不是物理因素如温度、盐度的影响<sup>[47]</sup>。大西洋沿岸阿根廷海域有尾类的种类组成、丰度、个体大小、生物量变化受物理和生物因子的影响,异体住囊虫是常年出现的种类,当叶绿素a浓度高时,桡足类丰度低,而有尾类丰度高;其中北方住筒虫(*Fritillaria borealis*)丰度的变化与温度有关<sup>[26]</sup>。有尾类种类数量分布受水团的影响<sup>[48]</sup>。

Lopez-Urrutia等研究认为尽管有尾类生长快,但在数量上还是低于中型浮游动物群落中的桡足类,原因

是肉食性桡足类能摄食有尾类的卵和幼体<sup>[49]</sup>。研究结果表明桡足类 *Calanus helgolandicus*, *Candacia armata*, *Centropages typicus*, *Subeucalanus crassus* 和 *Temora longicornis* 对异体住囊虫卵的平均清滤率是 300 mL / (copepod · d), 其摄食压力随有尾类体长增大而降低, 这说明在海洋食物链中, 从微型浮游植物→有尾类→桡足类→鱼类之间物质的传递也很重要<sup>[49-50]</sup>。

我国关于有尾类生态方面的研究较少, 仅在南海北部和东海作了一些研究<sup>[51-53]</sup>。徐兆礼等探讨了东海有尾类种的组成和数量变化, 东海有尾类主要分布在以外海暖流势力控制的水域为主, 个别优势种的集群性强, 多样性指数值较低。有尾类的数量波动, 与东海暖流势力消长有密切的联系, 并且暖流势力较强的海域往往可以成为有尾类高丰度分布区域。同时秋季有尾类高分布区出现, 对东海北部外海绿鳍马面鲷渔场和东海南部的带鱼和日本鲭等多种经济鱼类渔场的形成有重要意义<sup>[52-53]</sup>。

有尾类是微型浮游植物和浮游细菌的高效滤食者, 但对影响其丰度和生物量分布变化的综合因素并不是十分了解, 特别是在室内实验方面。

### 3.2 有尾类的摄食量

有尾类是滤食性动物, 借尾部的击动, 激起水流通过囊壁和复杂的过滤系统, 细小的饵料颗粒进入“住屋”, 整个过滤过程大约需要 30s<sup>[54]</sup>。住囊虫能滤食它每天增长量的 205%—435%, 这样高的滤食率不仅能满足幼鱼的捕食量, 又能保持自身种群的稳定性<sup>[55]</sup>。Bochdansky 和 Deibel 应用 3 种实验方法研究有尾类的摄食生理学: 常规的静态实验、流动装置实验和电视录像观察, 发现食物通过体内的时间不受食物浓度的影响, 其粪便排泄量随食物浓度的升高而下降, 而产生粪便颗粒的间隔时间不受食物浓度的影响<sup>[56]</sup>。Scheinberg 等利用流式细胞仪技术分析了夏威夷 Kaneohe 湾长尾住囊虫和梭形住囊虫的滤食率, 发现对不同大小颗粒的异养细菌 (Hbact)、聚球藻 (Syn) 和自养真核生物 (Aeuks) 的滤食率不同, 平均值分别为 (12 ± 7)、(27 ± 6) mL/(ind · h) 和 (34 ± 18) mL/(ind · h), 种间的滤食率也不相同。有尾类的高滤食率使其年产量和对初级生产的摄食压力升高<sup>[57]</sup>。研究发现日本东京湾住囊虫的丰度和摄食量存在季节变化, 生物量仅是桡足类的 2.5%, 次级产量却是桡足类的 12.4%, 其对颗粒有机碳的日摄食压力为 0.05%—5%, 与桡足类的摄食压力接近, 说明尽管桡足类和水母是重要的次级生产者, 但有尾类住囊虫也是从初级生产者到高级消费者中间的重要过渡<sup>[58]</sup>。Lopez-Urrutia 等研究了温带水域住囊虫群体对初级生产的摄食压力。有尾类肠道色素含量与个体大小有关, 有尾类群体在外海对初级生产的摄食压力较沿岸高, 能转移 10% 的初级生产量, 并且摄食压力随初级生产力的提高而增加。有尾类群体摄食量占中型浮游动物摄食的 40%, 说明在贫营养海域是初级生产的重要传递者<sup>[59]</sup>。

### 3.3 有尾类“住屋”特征及其在海洋碳垂直转移中的作用

有尾类的显著特征是, 具有由表面上皮细胞分泌的胶质构成的“住屋”。有尾类的“住屋”是经常更换的, 往往几分钟内旧的“住屋”膨胀, 便分泌出新的“住屋”, 一般住屋在 2—4h 内就要更新 1 次<sup>[60]</sup>。脱落的“住屋”成为海水中有有机碎屑的重要组成部分, 提供一些小型游泳生物的饵料, 对丰富水域的营养物质有重要意义。一般住囊虫虫体被包于“住屋”之内; 住筒虫则附于“住屋”下面<sup>[10]</sup>。住屋不但起着保护作用, 而且是滤食器官的一个重要组成部分。

有尾类脱落的“住屋”和粪便颗粒在海洋生态系统的生源要素循环中起重要作用。利用沉积物捕捉器研究了夏威夷 Kaneohe 湾长尾住囊虫周年的粪便排泄和住屋产量, 粪便平均排泄率是 (243 ± 105) 粒/d ( $P < 0.05$ ), 住屋的生产速率是 (5.3 ± 3) houses/d, 每个住屋包含 (65 ± 32) 个粪便小球。粪便颗粒的平均沉降率是 (6.3 ± 2) × 10<sup>6</sup> 粒/(m<sup>2</sup> · d), 占浮游动物总粪便通量的 44%。脱落的“住屋”平均沉降率是 (8.9 ± 3) × 10<sup>4</sup> houses/(m<sup>2</sup> · d), 住屋内颗粒有机物质的含量是周围水域的 10 倍<sup>[61]</sup>。在百慕大群岛和巴哈马群岛中层水域 (490—760 m) 通过重复观测和大量收集住囊虫的住屋, 结果发现粘附在住囊虫上的微藻和生物碎屑比周围平行水柱的高出 1—3 个数量级, 其参与的碳通量循环占总碳通量的 8%<sup>[62]</sup>。脱落的“住屋”有粘性, 能粘附许多微小浮游植物和细菌, 为其他生物提供饵料, 如桡足类、毛颚类、磷虾类、十足类和多毛类幼虫等<sup>[63-64]</sup>。

有尾类“住屋”的产量受外界环境因素的影响。日本富士湾长尾住囊虫产量的季节变化范围是  $0.03\text{—}103\text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ , 住屋产量为  $0.11\text{—}266\text{ mgC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ , 跟其它浮游动物相比, 尽管生物量低, 但仍是重要的次级生产者<sup>[65]</sup>。Capitanio 等分析大西洋沿岸阿根廷海域有尾类的产量为  $76\text{ mgC}/(\text{m}^3 \cdot \text{a})$ , 住屋的产量为  $123\text{ mgC}/(\text{m}^3 \cdot \text{a})$ <sup>[66]</sup>。通过温度、食物浓度和食物质量的变化研究异体住囊虫的生长模型和住屋产量变化, 发现在不同温度下, 食物浓度和质量的改变影响住囊虫的躯体长度、世代更新时间、呼吸率、排泄率和住屋产量<sup>[67]</sup>。Sato 等研究盐度在  $25\text{—}30$  之间, 食物浓度为  $4 \times 10^4\text{ cells/mL}$  条件下,  $15^\circ\text{C}$  时, 住囊虫世代更替时间为  $6\text{d}$ ;  $20^\circ\text{C}$  时为  $4\text{d}$ ,  $25^\circ\text{C}$  时为  $3\text{d}$ 。产生新“住屋”的碳含量占住囊虫碳含量的  $(15.3 \pm 4.8)\%$ 。住屋的更新速率随温度的升高和盐度的降低而增加, 个体大小和光照条件不影响住屋的更新速率。新住屋的产量是其生物量的  $130\%\text{—}290\%$ , 而脱落住屋的产量是其生物量的  $490\%\text{—}1100\%$ <sup>[68]</sup>。

有尾类在转移海洋碳垂直通量上有两种途径: 一是有尾类本身及其住屋其它浮游动物和经济动物的饵料, 二是脱落的“住屋”粘附大量的生物碎屑沉降, 所以在中层浮游动物的新陈代谢中起重要作用<sup>[69-70]</sup>。海洋底层生物面临的一个大问题就是食物的需求和供应。通过对加利福尼亚海域蒙特雷湾  $10\text{a}$  的监测, 有尾类脱落的大量粘性的“住屋”能把上层的有机物质携带到底层, 满足底层生物的食物需求<sup>[71]</sup>。往往受传统的采样和观测方法的限制, 忽略了有尾纲“住屋”在海洋碳垂直转移中的作用。

### 3.4 有尾类与 FDOM 和 CDOM 的关系

海洋中溶解有机物质的含量虽然很低, 但它参与海洋中许多物理、化学和生物作用, 对认识海洋环境中所发生的各种过程具有重要意义<sup>[72]</sup>。FDOM 是海洋 DOM 的主要成分之一, 其地球化学过程是全球碳通量和海洋碳循环的重要而活跃的部分, CDOM 是水体中一类重要的光吸收物质, 在短波的吸收大大降低了紫外辐射在水体的衰减, 因而研究有尾类参与 FDOM 和 CDOM 的循环对水体生态系统产生的影响有重要意义。

天然海水中的荧光物质可分为两部分: 由溶解有机物 (DOM) 产生的“溶解”荧光和由浮游植物光合色素产生的“颗粒”荧光, 前者被称为荧光溶解有机物 (fluorescent dissolved organic matter, 简称 FDOM)。根据 FDOM 结构和性质的差异, 可将其分为两类: 类蛋白质 (protein-like) 和类腐殖质 (humic-like) 荧光物质, 类蛋白质荧光物质由具有芳香结构的氨基酸如色氨酸、酪氨酸等产生, 而类腐殖质荧光物质则由分子结构复杂的腐殖质类物质产生。它们是海洋有色溶解有机物 (chromophoric or colored dissolved organic matter, 简称 CDOM) 吸收紫外可见光后可发射荧光的部分<sup>[72-74]</sup>。

Urban-Rich 等最新研究发现, 有尾类能排泄 FDOM, 产生类蛋白质荧光物质和类腐殖质荧光物质。它们产生的类腐殖质荧光物质转换为短波长, 可为浮游动物提供荧光标记; 进一步分析了异体住囊虫的 CDOM 分子重量, 产生的 CDOM 大约  $30\text{ kDa}$ 。有尾类是沿岸水域 FDOM 和 CDOM 的物质的重要来源<sup>[75]</sup>。异体住囊虫每天能过滤大于  $10\text{ kDa}$  的  $0.5\text{ mL}$  类腐殖质 (humic-like) 荧光物质和  $8.9\text{ mL}$  类蛋白质 (protein-like) 荧光物质, 而通过代谢排泄产生的 CDOM 小于  $5\text{ kDa}$ , 表明异体住囊虫能过滤大的 CDOM ( $>10\text{ kDa}$ ) 分子, 产生小的 CDOM ( $<5\text{ kDa}$ ) 分子, 导致自然海水中 CDOM 物质大小的转变, 对 CDOM 的摄入和排泄会影响海水中 CDOM 分子大小的分布和水体的颜色<sup>[76]</sup>。

## 4 海樽类生态学的研究进展

主要栖息于热带海表层, 也可分布至  $180\text{ m}$  的深度。海樽类是暖水性动物, 数量大, 分布广, 为热带海域浮游动物的重要组成部分。个体大, 含水量高, 丰度高, 对整个浮游动物湿重生物量有较大的贡献; 而且它们具有较高的滤水率, 能有效的过滤微小浮游植物和浮游细菌, 生长快<sup>[77-80]</sup>。有些海樽种类是经济鱼类食物的组成部分<sup>[81]</sup>。海樽类通过摄食和粪便的快速沉降, 在海洋生物地球化学循环中起重要作用<sup>[8]</sup>。海樽常能与多种虫戎类共栖, 如叶虫戎于纽鳃樽、环纽鳃樽及萨利亚纽鳃樽的体中, 拟长脚虫戎在贫肌纽鳃樽体中, 巧虫戎于火体虫的空腔中<sup>[82-83]</sup>。

### 4.1 海樽类的分布与环境因素的关系

Paffenhöfer 等研究美国加利福尼亚南部海域冬季海樽类丰度和分布变化与物理、生物环境因素之间的关

系。浮游动物群落表现的特征是海樽类的丰度高,桡足类的丰度低。近岸海域海樽类的丰度和哲水蚤的丰度成反比,原因可能有:(1)海樽摄食大量食物颗粒,降低了哲水蚤的食物浓度,导致其繁殖率降低;(2)海樽摄食哲水蚤的卵和幼体,减少其资源补充;(3)桡足类向下移动逃避海樽类的捕食;(4)上层和下层水柱分层,阻隔了桡足类上移。外海海樽类丰度和微型浮游植物丰度成反比,同时近岸海樽类出现的频率可以评估水团、海流状况<sup>[84]</sup>。海樽类因为高摄食率和特有的生殖方式对浮游动物群落产生两个方面的影响:直接摄食桡足类的卵和间接降低浮游植物浓度而导致桡足类的繁殖率降低,减少资源补充量。

海樽类有昼夜垂直移动现象。研究发现台湾西南部海域海樽类的昼夜垂直移动现象显著,小齿海樽和萨利纽鳃樽(*Thalia democratica*)是该海域最常见的种类,种数与丰度有明显的季节变化,无论在哪个季节,夜间丰度总比白天高;并且两个种类存在有性生殖和无性生殖方式的季节性差异;不同时期的丰度受温度和盐度影响,以上说明这些种不同发育时期适应的水层不相同,昼夜垂直移动受生殖方式或者食物浓度的影响<sup>[85]</sup>。Lavanigos 和 Ohman 研究发现海樽类生物量的长期变化决定着整个浮游动物生物量的变化,并且海樽类数量的长期变化受气候影响,如发生厄尔尼诺事件时,太平洋东北部海樽类(主要是纽鳃樽)聚集性特别强烈,数量剧增;出现拉尼娜现象时,纽鳃樽的数量急剧下降<sup>[86]</sup>。

我国对海樽类生态研究主要集中在东海和台湾海峡海域。张金标等首次报道了台湾海峡东部海域浮游海樽类的种类组成和数量季节变化,并且分析该海域海樽类丰度的季节变化与浮游植物总量呈正相关,认为外海高盐水团是台湾海峡南湾区冬季海樽类生态特征的主要制约因子<sup>[87-88]</sup>。徐兆礼等研究东海海樽类种类数量变化的结果表明:海樽类是东海浮游动物第二大类群,在数量上仅次于桡足类;东海海樽类物种季节的更替是温度的季节变化和暖流势力消长共同作用的结果,其种类季节特征和地区特征的形成,主要与暖流势力消长有关,高丰度区常位于暖流与各水团交汇处的偏暖流一侧,其数量变化的动力主要来自暖流势力的消长<sup>[89-90]</sup>。

#### 4.2 海樽类的高滤食率对食物传递的贡献

纽鳃樽的滤食主要是借助体壁肌带的收缩,使吸入的水流通过它们的过滤系统。纽鳃樽个体大小决定食物在体内的周转时间<sup>[91]</sup>。海樽类是将小颗粒转化为大颗粒的最有效的生物类群之一,对饵料颗粒缺乏选择能力,大于 1  $\mu\text{m}$  到小于 1 mm 的颗粒都能被其滤食<sup>[92]</sup>,比沿岸桡足类的滤食率高  $10^3$  倍<sup>[93]</sup>。由于纽鳃樽的高生长率和短世代交替时间,其分布特征会改变海洋浮游生物的群落结构,从而对海洋渔业也产生了一定的影响<sup>[94]</sup>。

海樽类通过滤食浮游植物,从而对海区初级生产力具有一定的调控作用。在南极 Lazarev 海的调查结果表明纽鳃樽对浮游植物现存量的摄食压力为 0.001%—21%,对海洋初级生产力的摄食压力为 0.3%—108%,高丰度纽鳃樽的出现导致磷虾数量下降<sup>[95]</sup>。南极普里兹湾纽鳃樽(*Salpa thompsoni*)对于初级生产力的摄食压力达 72.2%<sup>[96]</sup>。在南太平洋的调查结果表明,纽鳃樽对海洋初级生产力的摄食压力也较高,超过 100%<sup>[97]</sup>,贝环纽鳃樽(*Cyclosalpa bakeri*)在北太平洋海域夏季摄食压力占初级生产力的 136%<sup>[98]</sup>。Huskin 等研究西班牙西北沿岸盐水入侵的区域,发现梭形纽鳃樽(*Salpa fusiformis*)丰度高的区域出现在咸淡水交汇的锋面区域,总摄食量 Chl-a 变化范围为 0.001—15  $\text{mg}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ ,其最大值也是出现在咸淡水交汇区,对浮游植物现存量的平均摄食压力为 7%<sup>[99]</sup>。Perissinotto 等发现大西洋火体虫(*Pyrosoma atlantic*)群体清滤率很高,每小时达 35L,尽管清滤率很高,但对浮游植物和初级生产力的日摄食压力分别为 0.01%—4.91% 和 0.02%—5.74%<sup>[100]</sup>。总体来说,海樽类对初级生产的摄食率较高,但也因种类和调查海域而异。

#### 4.3 海樽类的爆发及对赤潮的影响

近几年来许多关于海樽类异常旺发影响生态环境的报道愈益被人们所重视。海樽类在海洋中普遍存在,通常丰度较小,有时海樽类会大量产生,形成海樽类的水华,这时可能对海洋物质通量形成有较大的贡献<sup>[101]</sup>。Nakamum 报道了日本濑户海住囊虫和软拟海樽的爆发现象,有尾类的水柱生物量平均值为 3.2  $\mu\text{gC}/\text{L}$ ,是桡足类生物量的 70%,其产量比桡足类高 2.4 倍,反映有尾类生长率特别快;软拟海樽的水柱生物量是

37  $\mu\text{gC}/\text{L}$ <sup>[102]</sup>。日本海域 2004 年春季大刺纽鳃樽 (*Thetys vagina*) 的爆发,其表层拖网的生物量达 0.9  $\text{g}/\text{m}^3$ ,水平分布特征表明高生物量出现在对马暖流区域 (Warm Tsushima Current); 硅藻 (*Coscinodiscus* spp., 直径约 13—55  $\mu\text{m}$ ) 是其肠道内含物的主要成分,同时该区域春季发生硅藻赤潮<sup>[103]</sup>。Tsuda 等发现北太平洋黑潮区域 200m 水深以上海域纽鳃樽占大型浮游动物湿重生物量的 47% 以上; 尽管纽鳃樽在暖流边界和邻近南部水域广泛分布并且有较高生物量,但是在北边的水域很少出现; 不同种栖息的水层不同, 萨利海樽在表层 (0—20 m) 最丰富, 梭形纽鳃樽主要分布在 50—75 m, 并且出现昼夜垂直移动现象<sup>[104]</sup>。浮游被囊类的短暂时增值不仅与食物浓度有关, 与其繁殖方式也有关系, 从而调控沿岸、大陆架和大洋的初级生产力。

一般认为草食性桡足类对赤潮的生消过程中起一定调控作用, 但近年来研究发现浮游被囊类对赤潮的生消也有一定的影响<sup>[105]</sup>。Deibel 发现佐治亚海湾一次赤潮过后, 海樽是重要的消耗者, 其中软拟海樽每天能过滤周围水体 40%—120% 的量<sup>[106]</sup>。Perissinotto 和 Pakhomov 评估了纽鳃樽 (*Salpa thompsoni*) 在南极 Lazarev 海赤潮发生期间的作用。赤潮开始发生时, 纽鳃樽大量聚集, 摄食率呈指数增加, 摄食压力占浮游植物生产力的 108%, 占浮游植物现存量的 21%。并且纽鳃樽粪便颗粒中含大量的碳, 沉降快, 比桡足类和磷虾更有效的携带碳从真光层下降到底层<sup>[95]</sup>。目前关于浮游被囊类的偶尔爆发现象及其对赤潮生消过程的调控研究较少, 需要进一步关注。

## 5 研究展望

### 5.1 浮游被囊动物分类方法的改进

经典分类在浮游被囊动物分类学中仍占主导地位, 而形态观察技术方面有很大改进, 从光学显微镜、透射电镜到扫描电镜, 不断观察到新的特征, 如 Kimura 等利用电子衍射技术研究红住囊虫的住屋纤维结构<sup>[108]</sup>; Brena 等利用光学和扫描电镜相结合的方法研究住筒虫 (*Fritillaria pellucida* 和 *Fritillaria formica*) 内脏的形态和功能来解释其在海洋中快的生长率和数量分布扩散模式<sup>[109]</sup>。

将现代技术应用到浮游被囊动物分类的研究, 利用电镜扫描技术和组织解剖, 对外部和内部形态进行比较, 并将分子生物学技术引入到分类鉴定工作中, 探讨浮游被囊动物之间的亲缘关系和进化关系, 是进行被囊动物分类研究的发展趋势。

### 5.2 浮游被囊类在海洋碳循环中的作用需要重视和深入研究

桡足类被认为是海洋浮游生态系统次级生产力的重要组成者, 忽视了浮游被囊动物在物质传输中的作用<sup>[110]</sup>。浮游被囊动物在海洋碳循环中占有重要位置, 它们产生大量粪便和新脱落的“住屋”及其黏附大量的有机碎屑, 快速沉降, 垂直转移有机物质, 为中层和底层海洋动物提供饵料, 在海洋生物地球化学循环中起重要作用。植食性浮游动物, 主要是桡足类和被囊类, 其消耗大洋上的绝大部分初级产品, 它们所形成的粪便颗粒相对于其他有机颗粒大而密实、且呈流线型沉降速度快 (每天几十到几百米) 沉降过程中能抵御微生物的分解, 从而得以到达深层和海底<sup>[113]</sup>。关于植食性桡足类对初级生产碳的转移在我国海域研究较多<sup>[111-115]</sup>, 但有关我国海域特别是南海关于浮游被囊动物的摄食定量研究几乎是个空白, 从而忽略了在海洋碳循环中的作用。

### 5.3 浮游被囊动物生物进化研究方面的作用

自从被囊动物的脊索被发现以来, 其被认为是在无脊椎动物进化的关键作用<sup>[116]</sup>。传统观点认为, 头索动物是与脊椎动物最接近的类群, 而被囊动物被认为是脊索动物的早期类群。其主要根据是头索动物和脊椎动物相对于被囊动物具有形态上的相似性和明显的复杂性。Philippe 等通过对 14 种后口动物和 24 种进化缓慢动物的 146 个核基因的对比分析发现, 是被囊动物而不是头索动物与现生脊椎动物具有最近的亲缘关系<sup>[117]</sup>。Delsuc 等研究得出结论被囊动物而非头索动物是现生脊椎动物的最近类群。被囊动物或尾索动物 (海鞘类动物)、头索动物 (文昌鱼) 和脊椎动物构成了脊索动物门现生的 3 个类群。

## Reference:

- [1] Capitanio F L, Pajaro M, Esnal G B. Appendicularians (Chordata, Tunicata) in the diet of anchovy (*Engraulis anchoita*) in the Argentine sea.

- Scientia Marina, 1997, 61: 9-15.
- [ 2 ] Chiba S, Horimoto N, Satoh R, Yamaguchi Y, Ishimaru T. Macrozooplankton distribution around the Antarctic divergence off Wilkes Land in the 1996 Austral summer: with reference to high abundance of *Salpa thompsoni*. Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology, 1998, 11: 33-50.
- [ 3 ] Haskell A G E, Hofmann E E, Paffenhofer G A, Verity P G. Modeling the effects of doliolids on the plankton community structure of the southeastern US continental shelf. Journal of Plankton Research, 1999, 21(9): 1725-1752.
- [ 4 ] Bone Q. The Biology of Pelagic Tunicates. Oxford: Oxford University Press, 1998.
- [ 5 ] Dubischar C D, Bathmann U V. Grazing impact of copepods and salps on phytoplankton in the Atlantic sector of the Southern Ocean. Deep Sea Research II, 1997, 49: 415-433.
- [ 6 ] Pomeroy L R, Deibel D. Aggregation of matter by pelagic tunicates. Limnology and Oceanography, 1980, 25: 643-652.
- [ 7 ] Caron D A, Madin L P, Cole J J. Composition and degradation of salps fecal pellets: implications for vertical flux in oceanic environments. Journal of Marine Research, 1989, 47: 829-850.
- [ 8 ] Kremer P, Madin L P. Particle retention efficiency of salps. Journal of Plankton Research, 1992, 14: 1009-1015.
- [ 9 ] Perissinotto R, Pakhomov E A. The trophic role of the tunicate *Salpa thompsoni* in the Antarctic marine ecosystem. Journal of Marine Systems, 1998, 17(1/4): 361-374.
- [ 10 ] Zheng Z, Li S J, Xu Z Z. Marine plankton. Beijing: Ocean Press, 1984: 527-546.
- [ 11 ] Fenaux R. The classification of Appendicularia (Tunicata): history and current state. Mémoires de l'Institut Océanographique Monaco, 1993, 17: 1-123.
- [ 12 ] Chamisso A von in Chamisso A von, Eysenhardt C W. De animalibus quibusdam e classe Vermium Linneana // Circumnavigatione Terrae, auspiciante Comite N. Romanzoff, duce Ottone de Kotzebue, annis 1815-1818, peracta. observatio. Fasciculus secundus, reliquos vermes continens. Nova Acta Academiae Leopoldinae, 1821, 10(2): 543-574 pl. xxxi.
- [ 13 ] Mertens C H. Beschreibung der *Oikopleura*, einer neuen Mollusken-Gattung. Mémoires Académie Impériale Scientifique St Pétersbourg, 1830, 6(2): 205-220.
- [ 14 ] Quoy J R C, Gaimard J P. Zoologie, Zoophytes. 304-306 // Voyage de découvertes de l'Astrolabe. 1831. 1824-1829 Vol. 4. Paris: Pilet Aîné.
- [ 15 ] Huxley T H. Remarks upon *Appendicularia* and *Doliolum*, two genera of the Tunicata. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 1851, 2: 595-605 pl. xviii.
- [ 16 ] Fol H. Etudes sur les Appendiculaires du détroit de Messine. Mémoires de la Société de Physique d'Histoire Naturelle de Genève, 1872, 21(2): 445-499 pls i-xi.
- [ 17 ] Lohmann H. Die Appendicularien der Plankton-Expedition. Ergebn Plankton-Expedition, 1896, 2(E. C.): 1-148.
- [ 18 ] Thompson H. Pelagic Tunicates of Australia. Melbourne: Council for Scientific and Industrial Research, 1945: 196.
- [ 19 ] Tokioka T. Studies on the distribution of appendicularians and some thaliaceans of the North Pacific, with some morphological notes. Publications Seto Marine Biological Laboratory Kyoto University, 1960, 8(2): 351-443.
- [ 20 ] 山路勇著. 日本海洋浮遊生物図鑑. 保育社, 1977: 289-296.
- [ 21 ] Grégoire T, Maurice R. Manuel de planctologie Méditerranéenne Tome I. Paris: éditions du centre national de la recherche scientifique. 1978. 512-536.
- [ 22 ] Aravena G, Palma S. Taxonomic identification of appendicularians collected in the epipelagic waters off northern Chile (Tunicata, Appendicularia). Revista chilena de historia natural, 2002, 75(2): 307-325.
- [ 23 ] Hopcroft R R, Robison B H. New mesopelagic larvaceans in the genus *Fritillaria* from Monterey Bay, California. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2005, 85(3): 665-678.
- [ 24 ] Capitanio F L, Daponte M C, Esnal G B. The classification of Antarctic appendicularians: the *Oikopleura gaussica* group. Antarctic Science, 2003, 15(4): 476-482.
- [ 25 ] Chen Q C, Zhang G X, Chen B Y. The horizontal and vertical distribution of the zooplankton in the waters around the Xisha islands and Zhongsha reefs // SCSIO eds. Collections on marine biology in the waters around the Xisha islands and Zhongsha reefs. Beijing: Science Press, 1978: 63-72.
- [ 26 ] Chen Q C. A preliminary study on the plankton of the central area of South China Sea // SCSIO eds. Integrated investigation and research report in the South China Sea I. Beijing: Science Press, 1982: 199-215.
- [ 27 ] Chen Q C. Zooplankton // SCSIO eds. Integrated investigation and research report in the South China Sea II. Beijing: Science Press, 1985: 357-379.
- [ 28 ] Xiamen Fishery College. Marine Plankton. Beijing: Agriculture Press, 1981: 157-167.
- [ 29 ] Huang Z G. Marine species and their distributions in China's Sea. Beijing: Ocean Press, 1994: 650-651.



- [30] Bronn H G. Weichthiere. 1281-1772. In, Die Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs, 1862, (3): Suppl. 89-98.
- [31] Lahille F. Etude systématique des tuniciers. Compte Rendu Association France Avancé Scientific, 1888, (2): 667-677.
- [32] Metcalf M M. The Salpidae: A Taxonomic Study. Bulletin of United States National Museum (Bull. 100), 1918, 2(2): 5-182.
- [33] Ihle J E W, Ihle-Landenberg M E. Cyclosalpa polae. Sigl. Publica Stazione Zoologica di Napoli, 1936, 14: 1-4.
- [34] Yount J L. Taxonomy of the Salpidae (Tunicata) of the Central Pacific ocean. Pacific Scientific, 1954, 8(3): 276-328.
- [35] Péron F. Mémoire sur le nouveau genre *Pyrosoma*. Annales Muséum National D'Histoire Naturelle Paris, 1804, 4(12): 437-446.
- [36] Van Soest R W M. Revised classification of the order Pyrosomatida (Tunicata, Thaliacea) with the description of a new genus. Steenstrupia, 1979, 5(11): 197-217.
- [37] Garstang W. Tunicates. Encyclopedia Britannica, 1929, 14: 549-555.
- [38] Yang G F. A preliminary study on pelagic tunicata in the South China Sea // Zoology Society of China. Collections on 30th anniversary academy symposium of zoology society of China. Beijing: Science Press, 1965: 153-154.
- [39] Hu Q B, Zheng Z Z. The pelagic tunicate off the coast of China. Qingdao: Institute of Oceanology, 1964.
- [40] Yang G F. A preliminary study on pelagic tunicate in the shelf of northern South China Sea // South China Sea Branch and South China Sea Fisheries Research Institute. Reports on fish resources by trawling in the shelf of northern South China Sea, 1979: 558-568.
- [41] Chen J K. Two species of salpas in the northern Yellow Sea. Chinese Journal of Zoology, 1978, 2: 13-16.
- [42] Hu Q B. The pelagic tunicate off the coast of China. Journal of Xiamen Fisheries College, 1985, 1: 1-22.
- [43] Hou S M. The hemimyraria (Tunicata) in tropical waters of the western Pacific Ocean // Third Institute of Oceanography National Bureau of Oceanography eds. Proceedings of the plankton from the tropical waters of the western Pacific Ocean. Beijing: Ocean Press, 1984: 217-258.
- [44] Capitanio F L, Pjaro M, Esnal G B. Appendicularians: an important food supply for the Argentine anchovy *Engraulis anchoita* in coastal waters. Journal of Applied Ichthyology, 2005, 21(5): 414-419.
- [45] Aldredge A L. Field behavior and adaptive strategies of appendicularians (Chordata: Tunicata). Marine Biology, 1976, 38: 29-29.
- [46] Uye S I, Ichino S. Seasonal variations in abundance, size composition, biomass and production rate of *Oikopleura dioica* (Fol) (Tunicata: Appendicularia) in a temperate eutrophic inlet. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1999, 189(1-2): 1-11.
- [47] Tomita M, Shiga N, Ikeda T. Seasonal occurrence and vertical distribution of appendicularians in Foyama Bay, southern Japan Sea. Journal of Plankton Research, 2003, 25(6): 579-589.
- [48] Willis K, Cottier F, Kwasniewski S, Word A, Falk-Petersen S. The influence of advection on zooplankton community composition in an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard). Journal of Marine Systems, 2006, 61: 39-54.
- [49] Lopez-Urrutia A, Harris R P, Smith T. Predation by calanoid copepods on the appendicularian *Oikopleura dioica*. Limnology and Oceanography, 2004, 49(1): 303-307.
- [50] Stibor H, Vadstein O, Lippert B, Roederer W, Olsen Y. Calanoid copepods and nutrient enrichment determine population dynamics of the appendicularian *Oikopleura dioica*: a mesocosm experiment. Marine Ecology Progress Series, 2004, 270: 209-215.
- [51] Yang G F. Preliminary study on Appendicularia of the Northern Part of South Sea. Proc. On Marine Biology of the South China Sea. Beijing: Ocean Press, 1988: 143-152.
- [52] Xu Z L, Zhang F Y. Species distribution and diversity of Appendicularia in the East China Sea. Journal of Shanghai Fisheries University, 2006, 15(3): 286-291.
- [53] Xu Z L, Zhang F Y, Wang Y L. Abundance and distribution of Appendicularia in the East China Sea. Marine Fisheries, 2006, 28(2): 94-98.
- [54] Flood P R. House formation and feeding behaviour of *Fritillaria borealis* (Appendicularia; Tunicata). Marine Biology, 2003, 143(3): 467-475.
- [55] Paffenhofer G A. On the biology of appendicularia of the southeastern North Sea. Proc 10<sup>th</sup> Eur Symp Marine Biology, 1975, 2: 437-455.
- [56] Bochdansky A B, Deibel D. Functional feeding response and behavioral ecology of *Oikopleura vanhoeffeni* (Appendicularia, Tunicata). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1999, 233(2): 181-211.
- [57] Scheinberg R D, Landry M R, Calbet A. Grazing of two common appendicularians on the natural prey assemblage of a tropical coastal ecosystem. Marine Ecology Progress Series, 2005, 294: 201-212.
- [58] Sato R, Ishibashi Y, Tanaka Y, Ishimaru T, Dagg M J. Productivity and grazing impact of *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) in Tokyo Bay. Journal of Plankton Research, 2008, 30(3): 299-309.
- [59] Lopez-Urrutia A, Irigoien X, Acuna J L, Harris R. *In situ* feeding physiology and grazing impact of the appendicularian community in temperate waters. Marine Ecology Progress Series, 2003, 252: 125-141.
- [60] Barham E. Giant larvacean houses: observations from deep submersibles. Science, 1979, 205: 1129-1131.
- [61] Taguchi S. Seasonal study of fecal pellets and discarded houses of Appendicularia in a subtropical inlet, Kaneohe Bay, Hawaii. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 1982, 14(5): 545-555.

- [62] Davoll P J, Youngbluth M J. Heterotrophic activity on appendicularian (Tunicata: Appendicularia) houses in mesopelagic regions and their potential contribution to particle flux. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 1990, 37(2): 285-294.
- [63] Ohtsuka S, Kubo N. Larvaceans and their houses as important food some pelagic copepods. *Bulletin of Plankton Society of Japan (Special)*, 1991, 535-551.
- [64] Esnal G B. Appendicularia. In: Boltovskoy D ed. *South Atlantic zooplankton*. Backhuys Publication, Leiden, The Netherlands. 1999. 1375-1399.
- [65] Tomita M, Ikeda T, Shiga N. Production of *Oikopleura longicauda* (Tunicata: Appendicularia) in Toyama bay, southern Japan Sea. *Journal of Plankton Research*, 1999, 21(12): 2421-2430.
- [66] Capitano F L, Curelovich J, Tresguerres M, Negri R M, Viñas M D, Esnal G B. Seasonal cycle of appendicularians at a coastal station (38 degrees 28' S, 57 degrees 41' W) of the SW Atlantic Ocean. *Bulletin of Marine Science*, 2008, 82(2): 171-184.
- [67] Touratier F, Carlotti F, Gorsky G. Individual growth model for the appendicularian *Oikopleura dioica*. *Marine Ecology Progress Series*, 2003, 248: 141-163.
- [68] Steinberg D K, Silver M W, Pilskaln C H. House production by *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) under laboratory conditions. *Journal of Plankton Research*, 2001, 23(4): 415-423.
- [69] Steinberg D K, Silver M W, Pilskaln C H. Role of mesopelagic zooplankton in the community metabolism of giant larvacean house detritus in Monterey Bay, California, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, 147: 167-179.
- [70] Sato R, Tanaka Y, Ishimaru T. Species-specific house productivity of appendicularians. *Marine Ecology Progress Series*, 2003, 259: 163-172.
- [71] Robison B H, Reisenbichler K R, Sherlock R E. Giant larvacean houses: rapid carbon transport to the Deep Sea Floor. *Science*, 2005, 308(5728): 1609-1611.
- [72] Guo W D, Cheng Y Y, Wu F. An overview of marine fluorescent dissolved organic matter. *Journal of Marine Science Bulletin*, 2007, 26(1): 98-106.
- [73] Zhang Y L. Advances in chromophoric dissolved organic matter in aquatic ecosystems. *Transaction of Oceanology and Limnology*, 2006, 3: 119-127.
- [74] Wang J T, Guan H S G W, Zhao W H. Study of fluorescent dissolved organic matter in sea water. *Periodical of Ocean University of China*, 2007, 37(5): 801-806.
- [75] Urban-Rich J, McCarty J T, Ferná'ndez D, Acuna J L. Larvaceans and copepods excrete fluorescent dissolved organic matter (FDOM). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2006, 332: 96-105.
- [76] Urban-Rich J, Fernandez D, Acuna J L. Grazing impact on chromophoric dissolved organic matter (CDOM) by the larvacean *Oikopleura dioica*. *Marine Ecology Progress Series*, 2008, 317: 101-110.
- [77] Alldredge A L, Madin L P. Pelagic tunicates: unique herbivores in the marine plankton. *BioScience*, 1982, 32: 655-663.
- [78] Deibel D. Laboratory determined mortality, fecundity and growth rates of *Thalia democratica* Forskal and *Doliolletta gegenbauri* Uljanin (Tunicata, Thaliacea). *Journal of Plankton Research*, 1982, 4: 143-153.
- [79] Hopcroft R R, Roff J C. Zooplankton growth rates-extraordinary production by the larvacean *Oikopleura dioica* in tropical waters. *Journal of Plankton Research*, 1995, 17: 205-220.
- [80] Gibson D M, Paffenhöfer G A. Feeding and growth rates of the doliolid *Doliolletta gegenbauri* Uljanin (Tunicata, Thaliacea). *Journal of Plankton Research*, 2000, 22: 1485-1500.
- [81] Sever T M, Bayhan B, Bilecenoglu M, Mavili S. Diet composition of the juvenile chub mackerel (*Scomber japonicus*) in the Aegean Sea (Izmir Bay, Turkey). *Journal of Applied Ichthyology*, 2006, 22(2): 145-148.
- [82] Laval P. Hyperiid amphipods as crustacean parasitoids associated with gelatinous zooplankton. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 1980, 18: 11-56.
- [83] Harbison G R. The parasites and predators of Thaliacea// Bone, Q. ed. *The Biology of Pelagic Tunicates*. Oxford: Oxford University Press, 1998: 187-214.
- [84] Paffenhöfer G A, Atkinson L P, Lee T N, Verity P G, Bulluck L R. Distribution and abundance of thaliaceans and copepods off the southeastern U. S. A. during winter. *Continental Shelf Research*, 1995, 15(2-3): 255-280.
- [85] Tew K S, Lo W T. Distribution of Thaliacea in SW Taiwan coastal water in 1997, with special reference to *Doliolum denticulatum*, *Thalia democratica* and *T-orientalis*. *Marine Ecology Progress Series*, 2005, 292: 181-193.
- [86] Lavaniegos B E, Ohman M D. Long-term changes in pelagic tunicates of the California Current. *Deep-Sea Research II*, 2003, 50: 2473-2498.
- [87] Zhang J B, Lian G S, Wang Y L, Xu Z L, Chen Y Q. Distribution of Thaliacea (Tunicata) in eastern Taiwan Strait. *Journal of Oceanography in Taiwan Strait*, 2003, 22(3): 279-285.
- [88] Zhang J B, Huang J X, Lian G S. Species Composition and Abundance Distribution of Thaliacea in Late Autumn and Early Winter in the Nanwan

- Bay of Taiwan, China. Marine Science Bulletin, 2003, 22(6): 9-16.
- [89] Xu Z L, Lin M. Species composition and diversity of Thaliacea in the East China Sea. Marine Fisheries Research, 2007, 28(1): 26-32.
- [90] Xu Z L, Lin M, Zhang J B. Relationship of water environment and abundance distribution of Thaliacea of the East China Sea. Oceanology and Limnologia Sinica, 2007, 38(6): 549-554.
- [91] Mullin M M. *In situ* measurement of filtering rates of the salp *Thalia democratica* on phytoplankton and bacteria. Journal of Plankton Research, 1983, 5(2): 279-288.
- [92] Madin L P. Field observations on the feeding behavior of salps (Tunicata: Thaliacea). Marine Biology, 1974, 25: 143-147.
- [93] Heron A C. Population ecology of a colonizing species: the pelagic tunicate *Thalia democratica*. I. Individual growth rate and generation time. Oecologia, 1972, 10: 269-293.
- [94] Harbison G R, Gilmer W. The feeding rates of the pelagic tunicate *Pegea confoederata* and two other salps. Limnology and Oceanography, 1976, 20: 907-917.
- [95] Perissinotto R, Pakhomov E A. Contribution of salps to carbon flux of marginal ice zone of the Lazarev sea, southern ocean. Marine Biology, 1998, 131(1): 25-32.
- [96] Li C L, Sun S, Zhang G T, Ji P. Grazing of *Salpa thompsoni* on phytoplankton in summer in the Prydz Bay. Antarctica, 2000, 12(2): 97-104.
- [97] Dubischar C D, Bathmann U V. Grazing impact of copepods and salps on phytoplankton in the Atlantic sector of the Southern Ocean. Deep Sea Res II, 1997, 49: 415-433.
- [98] Madin L P, Purcell J E, Miller C B. Abundance and grazing effects of *Cyclosalpa bakeri* in the subarctic Pacific. Marine Ecology Progress Series, 1997, 157: 175-183.
- [99] Huskin M J, Anadón R. Salp distribution and grazing in a saline intrusion off NW Spain. Journal of Marine Systems, 2003, 42: 1-11.
- [100] Perissinotto R, Mayzaud P, Nichols P D, Labat J P. Grazing by *Pyrosoma atlanticum* (Tunicata, Thaliacea) in the south Indian Ocean. Marine Ecology Progress Series, 2007, 330: 1-11.
- [101] Zhang W C, Zhang F, Wang K. Marine zooplankton fecal pellets flux. Advance in Earth Sciences, 2001, 16(1): 113-119.
- [102] Nakamura Y. Blooms of tunicates *Oikopleura* spp. and *Doliolletta gegenbauri* in the Seto Inland Sea, Japan during summer. Hydrobiologia, 1998, 385(1-3): 183-192.
- [103] Iguchi N, Kidokoro H. Horizontal distribution of *Thetys vagina* Tilesius (Tunicata, Thaliacea) in the Japan Sea during spring 2004. Journal of Plankton Research, 2006, 28(6): 537-541.
- [104] Tsuda A, Nemoto T. Distribution and growth of salps in Kuroshio warm-core ring during summer 1987. Deep-Sea Research, 1992, 39(1A): S219-S229.
- [105] Mauchline J. The biology of calanoid copepods. Advance in Marine Biology, 1998, 33: 1-710.
- [106] Deibel D. Blooms of the pelagic tunicate *Doliolletta gegenbauri*: Are they associated with Gulf Stream frontal eddies? Journal of Marine Research, 1985, 43: 211-236.
- [107] Song D X. The current status and trends in the research of animal taxonomy. Acta Arachnologica Sinica, 1995, 4(2): 154-158.
- [108] Kimura S, Hirose E, Nishikawa J, Itoh T, Ohshima C. Cellulose in the house of the appendicularian *Oikopleura rufescens*. Protoplasma, 2000, 216(1/2): 71-74.
- [109] Brena C, Cima F, Burighel P. The highly specialised gut of Fritillariidae (Appendicularia: Tunicata). Marine Biology, 2003, 143(1): 57-71.
- [110] Hoppercroft R R, Roff J C. Zooplankton growth rates: extraordinary production by the larvacean *Oikopleura dioica* in tropical waters. Journal of Plankton Research, 1995, 17: 205-220.
- [111] Wang R, Fan C L. Copepods feeding activities and its contribution to downwards vertical flux of carbon in the East China Sea. Oceanology and Limnologia Sinica, 1997, 28(6): 579-587.
- [112] Li C L, Wang R, Sun S. Grazing impact of copepods on phytoplankton in the Bohai Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2003, 58(3): 487-498.
- [113] Zhang W C, Tao Z C, Sun J, Sun S. Copepod grazing pressure on phytoplankton in northern South China Sea. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(2): 4342-4348.
- [114] Tan Y H, Huang L M, Dong J D, Wang H, Song X. Species composition of copepods and feeding impact on phytoplankton. Journal of Tropical Oceanography, 2004, 23(5): 17-24.
- [115] Tan Y H, Huang L M, Chen Q C. Seasonal variation in zooplankton composition and grazing impact on phytoplankton standing stock in the Pearl River estuary, China. Continental Shelf Research, 2004, 24(16): 1949-1968.
- [116] Stach T, Turbeville J M. Phylogeny of Tunicata inferred from molecular and morphological characters. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2002, 25: 408-428.

- [117] Delsuc F, Brinkmann H, Chourrout D, Philippe H. Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates. *Nature*, 2006, 439(7079): 965-968.
- [118] Bassham S, Postlethwait J B. Expression in Embryos of a Larvacean Urochordate, *Oikopleura dioica*, and the Ancestral Role of T. *Developmental Biology*, 2000, 220: 322-332.
- [119] Cupit P M, Lennard M L, Hikima J, Warr G W, Cunningham C. Characterization of two POU transcription factor family members from the urochordate *Oikopleura dioica*. *Gene*, 2006, 383, 1-11.
- [120] Yokobori S, Oshima T, Wada H. Complete nucleotide sequence of the mitochondrial genome of *Doliolum nationalis* with implications for evolution of urochordates. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2005, 34: 73-283.

#### 参考文献:

- [10] 郑重, 李少菁, 许振祖编著. 海洋浮游生物学. 北京: 海洋出版社, 1984: 527-546.
- [25] 陈清潮, 张谷贤, 陈柏云. 西沙、中沙群岛周围海域浮游动物的平面分布和垂直分布. 见: 中国科学院南海海洋研究所编. 我国西沙、中沙群岛海域海洋生物调查研究报告集. 北京: 科学出版社, 1978: 63-72.
- [26] 陈清潮. 南海中部海域浮游生物的初步研究//中国科学院南海海洋研究所编辑, 南海海区综合调查研究报告(一). 北京: 科学出版社, 1982: 199-215.
- [27] 陈清潮. 浮游动物. 见: 中国科学院南海海洋研究所编辑, 南海海区综合调查研究报告(二). 北京: 科学出版社, 1985: 357-379.
- [28] 厦门水产学院主编. 海洋浮游生物学. 北京: 农业出版社, 1981: 157-167.
- [29] 黄宗国主编. 中国海洋生物种类与分布. 北京: 海洋出版社, 1994: 650-651.
- [38] 杨国峰. 南海浮游被囊类的初步研究. 中国动物学会. 中国动物学会 30 周年学术讨论会论文摘要汇编. 北京: 科学出版社, 1965: 153-154.
- [39] 胡晴波, 郑执中. 中国近海纽鳃樽浮游被囊类的研究. 青岛: 中国科学院海洋研究所, 1964.
- [40] 杨国峰. 南海北部大陆架海域浮游被囊类 Pelagic tunicata 的初步分析. 国家海洋局南海分局、国家水产总局南海水产研究所. 南海北部大陆架外海底拖网鱼类资源调查报告集, 海洋环境部分(下册), 1979: 558-568.
- [41] 陈介康. 在黄海北部发现的两种纽鳃樽. 动物学杂志, 1978, 2: 13-16.
- [42] 胡晴波. 中国近海的浮游被囊动物纽鳃樽科的分类研究. 厦门水产学院学报, 1985, 1: 1-22.
- [43] 侯舒民. 西太平洋热带水域的半肌目(Hemimyraria)被囊类. 国家海洋局第三海洋研究所主编. 西太平洋热带水域浮游生物论文集. 北京: 海洋出版社, 1984: 217-258.
- [70] 徐兆礼, 张凤英. 东海有尾类种类分布和多样性. 上海水产大学学报, 2006, 15(3): 286-291.
- [71] 徐兆礼, 张凤英, 王云龙. 东海有尾类数量分布. 海洋渔业, 2006, 28(2): 94-98.
- [72] 郭卫东, 程远月, 吴芳. 海洋荧光溶解有机物研究进展. 海洋通报, 2007, 26(1): 98-106.
- [73] 张运林. 水体中有色可溶性有机物的研究进展. 海洋湖沼通报, 2006, 3: 119-127.
- [74] 王江涛, 关哈斯高娃, 赵卫红. 海洋荧光溶解有机物质的研究. 中国海洋大学学报, 2007, 37(5): 801-806.
- [87] 张金标, 连光山, 王云龙, 徐兆礼, 陈亚瞿. 台湾海峡东部海域海樽类被囊动物的分布. 台湾海峡, 2003, 22(3): 279-285.
- [88] 张金标, 黄将修, 连光山. 台湾南湾区秋末冬初海樽类的种类组成和数量分布. 海洋通报, 2003, 22(6): 9-16.
- [89] 徐兆礼, 林茂. 东海海樽类种类组成和多样性. 海洋水产研究, 2007, 28(1): 26-32.
- [90] 徐兆礼, 林茂, 张金标. 东海海樽类数量分布及与环境的关系. 海洋与湖沼, 2007, 38(6): 549-554.
- [96] 李超伦, 孙松, 张光涛, 吉鹏. 南极普里兹湾临近海域夏季纽鳃樽对浮游植物的摄食研究. 极地研究, 2000, 12(2): 97-104.
- [101] 张武昌, 张芳, 王克. 海洋浮游动物粪便通量. 地球科学进展, 2001, 16(1): 113-119.
- [107] 宋大祥. 动物分类学的研究现状和趋势. 珠形学报, 1995, 4(2): 154-158.
- [111] 王荣, 范春雷. 东海浮游桡足类的摄食活动及其对垂直碳通量的贡献. 海洋与湖沼, 1997, 28(6): 579-587.
- [112] 张武昌, 陶振铎, 孙军, 孙松. 南海北部浮游桡足类对浮游植物的摄食压力. 生态学报, 2007, 27(2): 4342-4348.
- [113] 谭烨辉, 黄良民, 董俊德, 王汉奎, 宋星宇. 三亚湾秋季桡足类分布与种类组成及对浮游植物现存量的摄食压力. 热带海洋学报, 2004, 23(5): 17-24.