

桡足类大颚齿缘与摄食机制关系的研究*

郑小衍

(福建省水产研究所, 厦门)

郑 重

(厦门大学)

提要 扫描电镜 (SEM) 观察结果揭示了 13 种常见桡足类大颚齿缘的形态特征, 表明食性不同的种类在齿式、齿数及齿形等方面有明显差异, 并发现同一食性的种类具有两种不同的颚齿构造, 因而推测它们有着不同的咀嚼机制。SEM 图片还揭示了一些在光镜下无法看到的细微结构, 如小孔及刺毛等。这些细微结构的发现有助于当前关于桡足类摄食机制的讨论。此外, 计算结果证实了肉食性种类的齿缘指数 (EI) 远大于草食性桡足类; 但介于二者之间的杂食性类群, 其 EI 值变动幅度大于 Itoh 指定的范围。

在桡足类口器附肢形态与摄食机制的关系方面, 过去不少学者的研究结果都表明, 大颚齿数和齿形与动物的食性密切相关^[1,3,5,8]。不过, 上述工作都是在光学显微镜观察的基础上分析讨论的。事实上, 大颚齿缘是一个复杂的三维结构, 很难用光镜来正确地描述它的立体形态及细微结构。当前电子显微镜已在这一领域得到应用^[9,11,15], 由于只侧重于描述种间的差异, 或只对很少的两三个种进行了研究, 因此都不能对不同食性的齿缘电镜结构作系统的比较。此外, 已有研究结果表明, 桡足类的口器附肢存在各种感受器^[7], 桡足类的食性转换及食物选择的现象都是通过其感受机制实现的^[6,10~12]。但有关齿缘细微结构的研究尚未见报道。本文在前人工作的基础上, 用 SEM 观察了桡足类的 13 个常见种 (包括三个不同的摄食类群) 的大颚齿缘, 研究齿缘形态与摄食习性的关系; 并根据齿缘上存在的小孔及刺毛等微结构, 讨论了它们在摄食中的功能; 还论述了 EI 值变化与食性之间的关系。

一、材料与方 法

用 SEM 观察以下材料 (皆为雌性成体): 火腿许水蚤 *Schmackeria poplesia*、小型拟哲水蚤 *Paracalanus parvus*、近海伪镖水蚤 *Pseudodiaptomas marinus*、中华哲水蚤 *Calanus sinicus*、亚强真哲水蚤 *Eucalanus subcrassus*、尖宽水蚤 *Temora turbinata*、瘦尾胸刺水蚤 *Centropages tenuiremis*、太平洋纺锤水蚤 *Acartia pacifica*、真刺唇角水蚤 *Labidocera euchaete*、汤氏长足水蚤 *Calanopia thompsoni*、平滑真刺水蚤 *Euchaeta plana*、中华异水蚤 *Acartiella sinensis*、右突歪水蚤 *Tortanus dextrilobatus*。

所有标本均采自九龙江河口生态系调查中的各指定站位^[2]。将各种类的大颚分别取下来, 用蒸馏水洗净后, 在 30%, 50%, 75%, 95% 及 100% (二次) 乙醇中各脱水 15min, 经自然干燥后用离子喷涂机 (Eiko IB-3) 喷上厚约 100 Å 的金或合金 (40 钼: 60 金)。制

* 在实验期间, 先后得到福建省农科院电镜室黄进华、王红梅等同志及校电镜室倪子绵、陈细发老师等的热情帮助; 在完成论文期间, 得到李少菁、李松老师等的关心指导, 特此一并致谢。

收稿日期: 1986 年 7 月 30 日。

成的样品用 S-520 扫描电镜在 15kV 下观察, 对各种齿缘均从不同角度观察其顶面、内侧面及外侧面, 直到齿缘的三维结构被准确地认识为止, 选择合适的图像拍照。

大颚齿缘指数系根据 Itoh 提出的公式计算:

$$EI = \sum \left(\frac{W_i}{W} \cdot \frac{h_i}{H} \cdot 10^4 \right) / N$$

式中, W 为齿缘总宽度; H 是最大高度; W_i 为两个相邻齿间宽度; h_i 为相邻两齿连线中点的高度; N 为齿数。各参数的测量标准如图 1 所示。

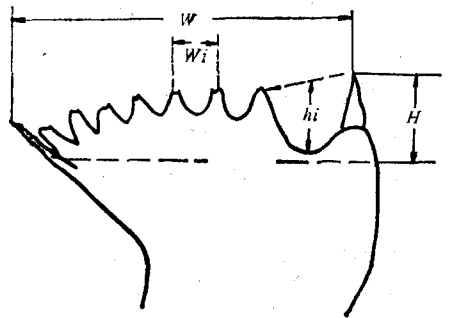


图 1 大颚齿缘指数图解(仿 Itoh, 1970)

Fig. 1 Diagram of mandibular edge index

二、结果与讨论

1. 齿缘形态及其与食性的关系¹⁾

火腿许水蚤和近海伪镖水蚤的齿缘形态比较相似(图版 I: 1~2), 都具有 9 枚缘齿及 1 根发达的缘刺, 齿式可用 $V_1 + C_{1-5} + D_{1-3} + Se$ 表示。式中 V 代表腹齿, C 为中央齿, D 为背齿, Se 代表缘刺(下同。齿群分类见文献[1], [5])。除腹齿外, 中央齿和背齿都有 2~3 个齿峰, 各齿之间排列紧密。这两种齿缘均较宽厚, 顶端圆钝, 齿面较光滑, 呈厚实的臼齿状。显然, 这种齿形适于以研磨的方式咀嚼硅藻等食物。所不同的是, 火腿许水蚤的齿形较近海伪镖水蚤更为圆钝, 从而表明前者草食性较后者强。

小型拟哲水蚤和亚强真哲水蚤的齿缘有着相似之处(图版 I: 3~4)。它们的中央齿部分都特别宽厚, 其形态复杂多变, 但都具有一些深的凹槽和尖的凸起, 各齿之间排列亦很紧密。看来这种齿形更适于挤压硅藻。不同的是, 拟哲水蚤的齿数稍多, 为 9 枚, 齿式是 $V_{1-2} + C_{1-4} + D_{1-3} + Se$; 而真哲水蚤的齿数为 8, 齿式是 $V_1 + C_{1-3} + D_{1-4} + Se$ 。此外, 亚强真哲水蚤的腹齿顶端延伸成一尖锐的弯钩, 从形态上看, 它们可能是一种适于钩咬较大个体食物的结构。这些特点都反映了亚强真哲水蚤具有一定的杂食性, 而小型拟哲水蚤的草食性更强。

中华哲水蚤有 9 枚缘齿, 但第二腹齿几乎完全退化消失, 只在 V_1 的落坡处呈一很不

1) 各种桡足类胃含物分析结果参见文献[1]及郑小衍“九龙江口一些常见桡足类摄食生态的初步研究”一文。

明显的小隆起(图版 I: 5)。尖宽水蚤和瘦尾胸刺水蚤各具 8 枚缘齿(图版 I: 6—7), 它们的齿式均可用 $V_1 + C_{1-4} + D_{1-3} + Se$ 表示。中华哲水蚤和尖宽水蚤的腹齿和中央齿都有 2~3 个齿峰, 但前者的腹齿长而粗壮, 中央齿粗短钝圆; 后者的腹齿和第一中央齿顶端各有两根短的刺突, 其它各齿也都较短而钝。瘦尾胸刺水蚤的齿形较上两种稍尖锐狭长, 但中央齿和背齿也都具有两个齿峰。上述三种桡足类的齿缘形态都显示出杂食性偏草食性的特点, 但草食性依瘦尾胸刺水蚤、尖宽水蚤及中华哲水蚤次序增强。

太平洋纺锤水蚤具有 7 枚缘齿(图版 I: 8)。齿式为 $V_1 + C_{1-2} + D_{1-4}$ 。腹齿下部粗壮而上部锐长, 中央齿亦为尖锐的单峰齿, 背齿则有 2 个较钝的齿峰。此外, 在 C_1 与 C_2 之间, D_1 与 D_2 之间及 D_2 与 D_3 之间各具 1 个小齿状突起。太平洋纺锤水蚤的齿缘形态表现出典型的杂食性特点。

真刺唇角水蚤和汤氏长足水蚤的齿缘很相似(图版 II: 1~2), 都有 5 枚缘齿, 齿式为 $V_1 + C_1 + D_{1-3}$ 。其腹齿和中央齿都是尖锐的单峰齿, 齿间距离也较宽。背齿则都有两个较钝圆的齿峰。此外, 背齿基部均有粗长且排列整齐的刺毛。不同的是, 真刺唇角水蚤的齿形较汤氏长足水蚤稍圆钝, 刺毛也不如后者发达。这两种齿缘, 尤其是 V 齿及 C 齿的形态特征表明其肉食性较强, 但它们的 D 齿形态则反映出一定程度的草食性特点, 因而可归为杂食性偏肉食性的种类。相比之下, 汤氏长足水蚤的肉食性稍强于真刺唇角水蚤。

平滑真刺水蚤和中华异水蚤都只有 5 枚缘齿(图版 II: 3~4), 但二者的形态差别甚大。中华异水蚤的齿缘薄而形态简单, 齿形尖锐狭长, 均为单峰齿, 齿缘表面无特殊结构。平滑真刺水蚤的齿缘则较宽厚且形态复杂, 齿形粗长钝实, 腹齿具有凹凸不平的细齿状顶面, C 齿有 3 个齿峰, 而 D 齿则有两个较尖锐的齿峰, 但各齿之间的距离均较宽。此外, 平滑真刺水蚤还有 1 根发达的缘刺, 中华异水蚤则无。这两个同属肉食性的种类, 齿缘形态却相差甚远, 反映出它们在捕获和咀嚼猎物的方式上不同。

右突歪水蚤齿数最少, 只有 4 枚(图版 II: 5)。其腹齿十分长而尖锐, 中央齿分为尖锐的两叉(正面图像有时会使人误以为是各自独立的中央齿, 但其它角度的 SEM 观察均表明它是一齿二叉), 各齿间距较大, 在 C 齿及 D 齿基部各有一列整齐排列的粗长刚毛。右突歪水蚤的齿缘形态明显反映出其强肉食性的特点。

上述结果表明, 肉食性齿缘具有齿数、齿峰较少, 齿间距离较宽以及齿形长而尖锐的特点; 草食性齿缘则显示齿数、齿峰较多, 齿间距离较密且颞齿宽厚钝实的特点。值得指出的是, 即使属于同一食性的种类, 齿缘形态也有很大差异, 说明其咀嚼机制有所不同。例如火腿许水蚤和小型拟哲水蚤, 都是典型的草食性种类, 它们都具有宽厚钝实的齿缘和排列紧密的缘齿, 但前者规则而圆钝的臼齿状 V 齿及 C 齿(图版 II: 6), 表明它主要以研磨的方式咀嚼硅藻等食物, 近海伪镖水蚤、中华哲水蚤等的齿缘较接近这一类型; 而小型拟哲水蚤宽厚的齿床及凹凸不平的齿面(图版 II: 7)则表现出它们更适于挤压硅藻等食物, 亚强真哲水蚤的齿缘与此类型相近。又如肉食性均较强的平滑真刺水蚤和中华异水蚤, 在齿缘形态上却截然不同, 后者尖锐而单薄的齿缘似更适于刺穿或撕碎捕获物, 而前者由于有强大的颞足协助捕食, 因此其厚实的缘齿可能更多地用于咀嚼已入口的食物。

2. 齿缘上的细微结构及其在摄食中的功能

从上述图片还可以看到, 除中华异水蚤外, 几乎所有的种类在缘齿基部, 主要在背齿

及部分中央齿基部都具有一些小刺毛。这些刺毛的数目、粗细、形状及排列方式、着生部位等均随种类不同而异,但一般肉食性种的刺毛较草食性种发达。例如,右突歪水蚤的刺毛特别长且多,排列也非常整齐和规则。汤氏长足水蚤、真刺唇角水蚤及平滑真刺水蚤等的刺毛也都较发达,而小型拟哲水蚤、火腿许水蚤、近海伪镖水蚤等,都只有为数不多且较细小的刺毛分布在背齿上或其基部。这些刺毛不是简单的表皮突起,其根部着生在齿缘表面的凹穴中,此连接部位及形态与分布在第一触角 (A_1) 上的小刚毛相似。已有人证实,这种小刚毛实际上是一种机械感觉毛,它们对于桡足类探测水流中可动食物起着重要作用^[43]。另外一些学者用 TEM 观察 A_1 切片上有关机械感受器的亚显微结构,也证实了这种感受器通过压电效应起作用^[7]。那么,齿缘上的刺毛本身是否也有这种机械感觉毛的功能,以在咀嚼过程中感觉到捕获物的存在呢? 这还有待进一步证实。此外,多数草食性或偏草食性的种类在 D 齿之后都有一根发达的缘刺,其功能在于清扫或感触口腔内的食物碎屑,而肉食性或偏肉食性的种(仅平滑真刺水蚤除外)则不具此缘刺。

除了刺毛外,在一些种类的齿缘上还发现了小孔。例如,火腿许水蚤的 C_1 与 C_2 之间靠近基部处有一个明显的小孔,其孔径不到 $1\mu\text{m}$,且口缘较光滑,无其它结构(图版 I: 1)。近海伪镖水蚤在 V 齿 C_2 上,及 C_1 与 C_2 之间的基部也各有一个相似的小孔(图版 I: 2),根据对不同个体但角度相似的样品(3~4 个)的观察结果来看,这两种齿缘上的小孔均在各自相同的位置上出现,表明小孔的存在就同种类来说并非个别现象。此外,在尖宽水蚤齿缘内侧面也可以看到 C 齿基部有两个小孔(图版 II: 8~9),其中一个与上述两个种类的小孔相似,口缘较光滑;另一个小孔的口缘则较粗糙,且位于一凹穴之下,它更象是刺毛脱落后显露出来的小孔。

当前,有关桡足类头部附肢存在的各种感受器已有报道。一般认为,机械感受器通过压电效应起作用^[7,43],化学感受器则靠食物或水流中化学成分诱发而起反应^[6,10,11]。因此,外界物质与内部化学感受器之间必定有一定的通道,借以完成整个反应过程。据报道,大

表 1 13 种桡足类的齿数及齿缘指数

Tab. 1 Tooth number and edge index of the thirteen Copepods

编 号	种 名	观察个数 (n)	齿 数 (N)	BI ^①
1	火腿许水蚤	15	9	287
2	小型拟哲水蚤	7	9	376
3	近海伪镖水蚤	12	9	496
4	中华哲水蚤	10	8	523
5	亚强真哲水蚤	10	8	556
6	尖宽水蚤	12	8	616
7	瘦尾胸刺水蚤	8	8	623
8	太平洋纺锤水蚤	9	7	778
9	真刺唇角水蚤	12	5	967
10	汤氏长足水蚤	9	5	1009
11	平滑真刺水蚤	6	5	1223
12	中华异水蚤	15	5	1397
13	右突歪水蚤	8	4	1713

① 各种的 BI 测量及计算系选择一张典型清晰且为正面的图片进行。

颚的化学感受器包裹在几丁质的角质层外鞘中并终止于齿缘上的小孔,这是通过切片及 TEM 观察得出的结论^[7]。用 SEM 观察到的齿缘上的小孔正是外界物质与大颚内部感受器相连的通道。在咀嚼过程中,食物的化学组分可通过小孔而刺激内部的感受器,从而诱发桡足类判断及选择食物的感觉过程。过去就有学者曾观察到桡足类对到口的颗粒经“破碎”及“品尝”后又将其丢弃的现象^[4,10]。以往的研究未能发现齿缘上这种小孔,与早期的 SEM 分辨率不高有关,也可能由于制样过程或种类不同所致。

3. 齿缘指数与食性的关系

表 1 及图 2 表明,这些种类的 EI 值基本上随肉食性增强而增大。草食性种如火腿

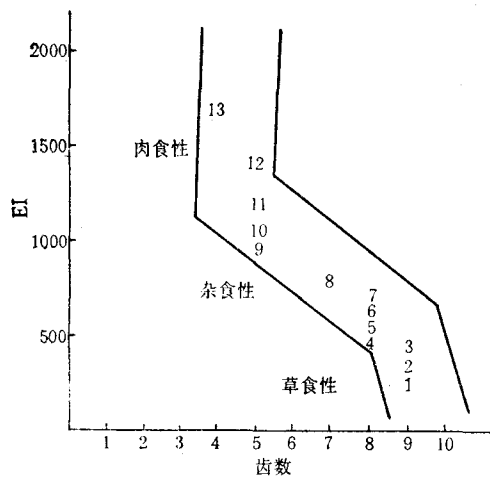


图 2 齿缘指数与齿数的关系

Fig. 2 Relationship between edge index and tooth number

图中 1~13 所代表的种类依次列于表 1。

许水蚤和小型拟哲水蚤等的 EI 值都很低,而肉食性强的种类如中华异水蚤、右突歪水蚤等都有很高的 EI 值。其它一些种类介于这两型之间,均有杂食性的特点。但有的偏草食性,其 EI 值也相对较低,如亚强真哲水蚤、中华哲水蚤、尖宽水蚤等;有的则偏肉食性,其 EI 值也相应较高,如真刺唇角水蚤、汤氏长足水蚤等。

值得提到的是,过去把中华哲水蚤、尖宽水蚤等看作是草食性种类,但它们不仅在齿缘形态上表现出杂食性的特点,而且在实验条件下能看到它们有效地捕食小型甲壳类,如无节幼虫及小型桡足类等;此外,其摄食曲线也与杂食性明显的瘦尾胸刺水蚤更相似,而与草食

性强的火腿许水蚤不同^[1]。因此,可将这几个种类归于杂食性类群。从表 1 及图 2 还可以看到,真刺唇角水蚤及汤氏长足水蚤等的 EI 值均超过 900。按 Itoh 的分类范围, EI < 500 的属草食性类群; EI > 900 的为肉食性类群; EI 500~900 之间的是杂食性类群。事实上,根据作者和前人检测消化道内含物的结果,表明这些种类除了具有较强的捕食能力外,还能有效地滤食浮游植物^[1,15]。SEM 图片也表明其齿缘形态兼有二型的特点。

综上所述,桡足类的齿缘指数与其食性之间存在着一定的关系。它们基本符合 Itoh 提出的分类原则,即 EI 值随肉食性增强而增大。因此,可以在一定程度上根据 EI 值大小来大致判断桡足类的食性。但是,若要具体划分不同食性类群的 EI 范围,则杂食性类群当比 Itoh 所指定的有更大的变动幅度。

参 考 文 献

- [1] 李少菁, 1964. 厦门几种海洋浮游桡足类的食性与饵料成分的初步研究. 厦门大学学报(自然科学版) 11(3): 93~109.
- [2] 黄加祺, 1983. 九龙江口大中型浮游动物的种类组成和分布. 厦门大学学报(自然科学版) 22(1): 88~95.

- [3] Anraku, M. & M. Omori, 1963. A preliminary survey of the relationship between the feeding habits and the structure of the mouth-part of marine copepods. *Limnol. Oceanogr.* 8(1): 116—126.
- [4] Conover, R. J., 1966. Feeding on large particles by *Calanus hyperboreus* (Kroyer). Some Contemporary Studies in Marine Science. Ed. by H. B. Allen & L. Unwin, 187—194.
- [5] Corkett, C. J., & I. A. McLaren., 1978. The biology of pseudocalanus. VIII. nutrition. *Adv. Mar. Biol.* 15: 54—79.
- [6] Cowles, T. J., & J. R. Strickler, 1983. Characterization of feeding activity patterns in the planktonic copepod *Centropages typicus* under various food condition. *Limnol. Oceanogr.* 28: 106—115.
- [7] Friedman, M. M., 1980. Comparison morphology and functional significance of copepod receptors and oral structure. *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. pp. 198—218.
- [8] Itoh, K., 1970. A consideration on feeding habits of planktonic copepods in relation to the structure of their oral parts. *Bull. Plankton Soc. Japan.* 17: 1—10.
- [9] Nival, S., & P. Nival., 1978. Scanning electron microscope study of the part played in feeding by the cephalic appendages of two planktonic copepods *Temora stylifera* Dana and *Candacia armata* Bood. *Arch. Zool. Exp. Gen.* 119: 83—93.
- [10] Poulet, S. A. & P. Marsot, 1978. Chemosensory grazing by marine calanoid copepods (Arthropoda: Crustacea). *Science* 200: 1403—1405.
- [11] Poulet, S. A. & P. Marsot, 1980. Chemosensory feeding and food-gathering by omnivorous marine copepods. *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*, pp. 198—218.
- [12] Price, H. J., G. A. Paffenhofer., and J. R. Strickler, 1983. Modes of cell capture in calanoid copepods. *Limnol. Oceanogr.* 28: 116—123.
- [13] Strickler, J. R., & A. K. Bal., 1973. Setae of the first antennae of the copepod *Cyclops scutifer* (Sars): their structure and importance. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 70: 2656—2659.
- [14] Sullivan, B. K., C. B. Miller., W. T. Peterson and A. H. Soeldner, 1975. A scanning electron microscope study of the mandibular morphology of boreal copepods. *Mar. Biol.* 30: 175—182.
- [15] Turner, J. T., 1978. Feeding habits and mouthparts of pontellid copepods. *Bull. Mar. Sci.* 28: 487—500.

STUDY ON THE RELATIONSHIP BETWEEN MANDIBULAR EDGE AND FEEDING MECHANISM OF COPEPODA

Zheng Xiaoyan

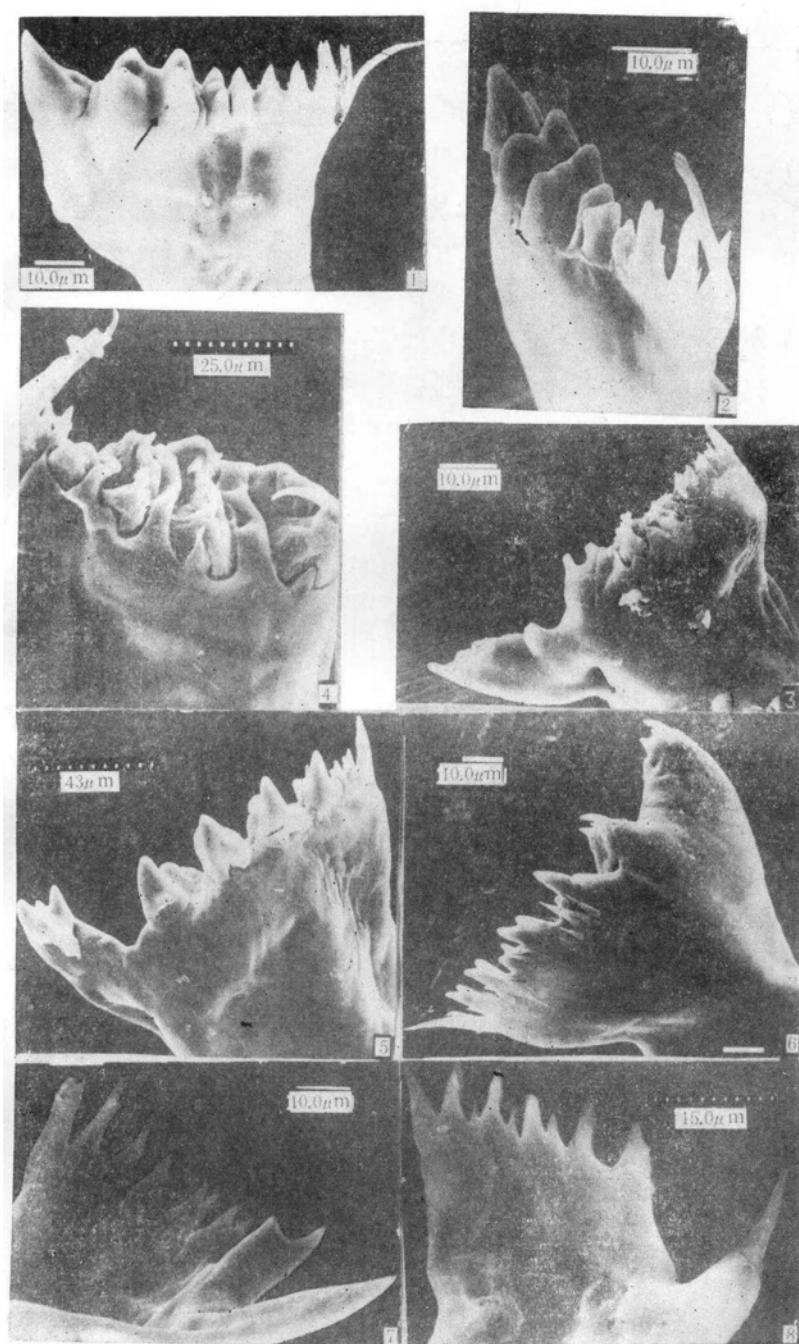
(Fujian Fisheries Research Institute, Xiamen)

Zheng Zhong

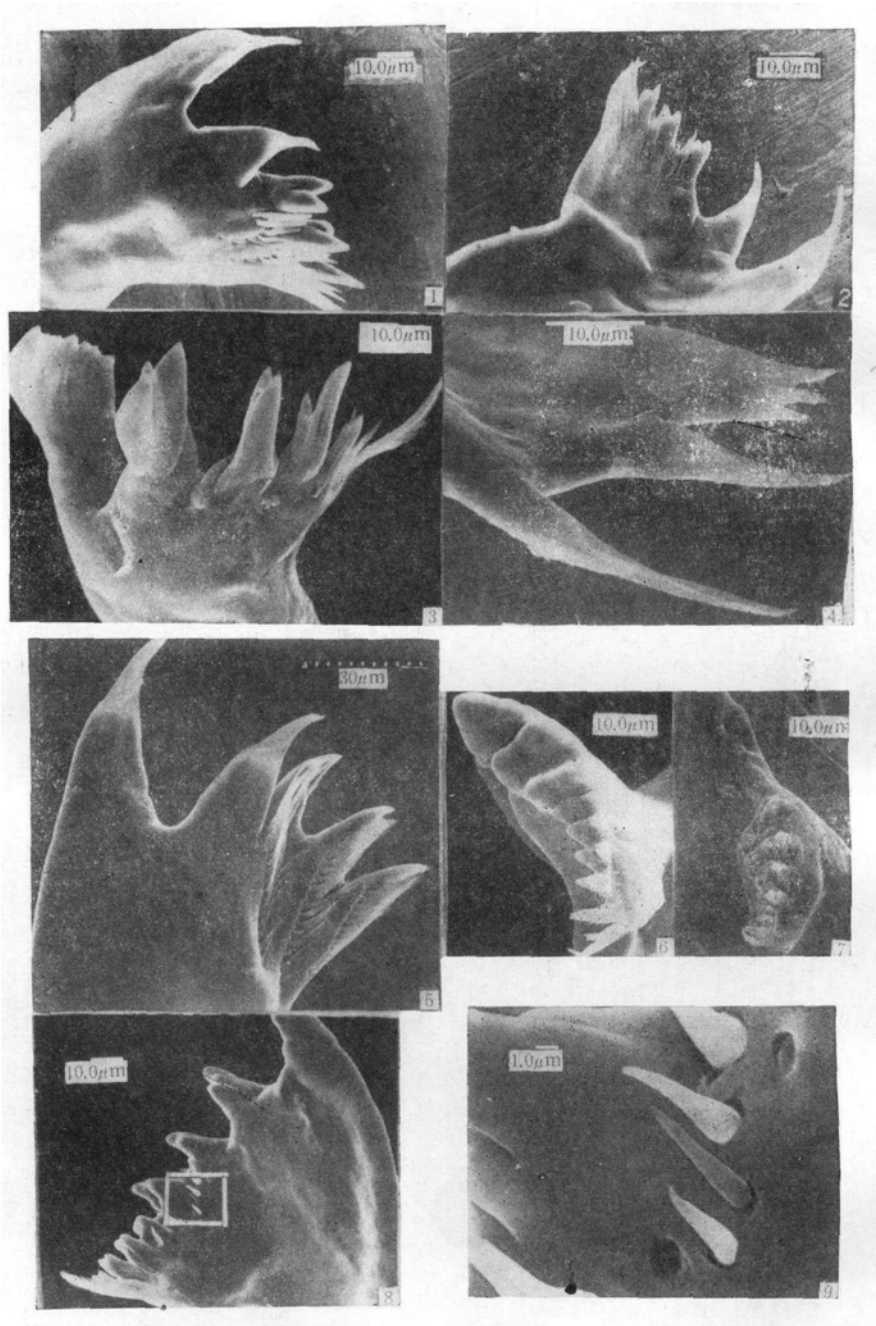
(Xiamen University)

ABSTRACT

The photographs obtained by SEM show the complex three-dimensional structure of mandibular edge of thirteen common copepods occurring in Jiulong River Estuary and its vicinity. The present investigation reveals the difference among the separate feeding patterns in edge model, number and shape of teeth, and shows that there are two kinds of edge shape in the same feeding patterns. The photos also show structural details which cannot be observed under the optical microscope. The results reveal that most of species have microsetae at the basal-part of teeth. In addition, a kind of small pore is found on the edge of some species. All these microstructure may be related to the receptors of mandibles. The calculation of "edge index", (*EI*) from the SEM photos shows that in these copepods, *EI* values confirm to a tendency of increasing with predacity. But the *EI* value of omnivorous copepods tends to have more variable range than that stated by Itoh.



1.火腿许水蚤 *Schmackeria poplesia*; 2.近海伪镖水蚤 *Pseudodiaptomus marinus*; 3.小型拟哲水蚤 *Paracalanus parvus*; 4.亚强真哲水蚤 *Eucalanus subcrassus*; 5.中华哲水蚤 *Calanus sinicus*; 6.尖宽水蚤 *Temora turbinata*; 7.瘦尾胸刺水蚤 *Centropages tenuiremis*; 8.太平洋纺锤水蚤 *Acartia pacifica*。



1.真刺唇角水蚤 *Lalidocera euchaeta*; 2.汤氏长足水蚤 *Calanopia thompsoni*; 3.平滑真刺水蚤 *Euchaeta plana*; 4.中华异水蚤 *Acartiella sinensis*; 5.右突歪水蚤 *Tortanus dextrilobatus*,
6.草食性齿缘(许水蚤型)顶面观; 7.草食性齿缘(拟哲水蚤型)顶面观; 8.示刺毛与小孔; 9.图8
中白框部分放大。