

隐虾类对其生态环境的适应性形态变异*

ADAPTIVE MORPHOLOGICAL VARIATIONS OF PONTONIINE SHRIMPS TO THEIR ECOLOGICAL NICHES

李新正

(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

隐虾亚科是长臂虾科中种类最多的亚科,目前世界已知约 70 多属 410 余种。我国虽无系统研究,但据 Bruce^[4,5]对香港水域和笔者对海南岛个别地点^[10]、南沙群岛^[1]少数几个礁的礁盘(1~3m)的采集和初步鉴定,即发现约 53 种,隶属 16 个属,说明我国的隐虾类区系相当丰富。无论从物种数量,还是形态变异和复杂程度上,隐虾类均为真虾类中物种多样性程度最高的科级单元。这与此类虾的生活习性大有关系。长臂虾科包括两个大的亚科。长臂虾亚科主要分布于热带淡水和温带的海水环境中,几乎全部为自由生活的种类。隐虾亚科则全为海生,绝大多数种类生活于热带和亚热带的浅海,尤喜珊瑚礁环境(深海种类较少见,但有 1 820m 的分布记录, *Periclimenes pholeter*^[6]),大约 80% 的种类或多或少地与其它海洋无脊椎动物共栖,共栖宿主多种多样,涉及软体动物门中的大中型双壳类,棘皮动物门中所有的 5 个纲,被囊动物门中的海鞘纲,海绵动物门中的寻常海绵纲(Demospongiae)和六放海绵纲(Hexactinella),腔肠动物门中的珊瑚虫纲(Anthozoa)、水螅虫纲(Hydrozoa)、钵水母纲(Scyphozoa)等类群的种类^[2,3],另外,个别种类还在大甲鲆属(*Megalaspis sp.*)鱼类的体表(滨虾属的 *Periclimenes magnificus*)^[7]和一种马尾藻(*Sargassum sp.*)间(滨虾属的 *P. seychellensis*)^[8]发现过。据分析,隐虾类是由营自由生活的一类长臂虾科祖先为逃避天敌侵害而以珊瑚类腔肠动物(特别是枝状珊瑚(branching corals)所形成的小空间为安全屏障,进而逐渐适应了这样的生活,并逐渐过渡到与这类珊瑚共栖,以后又渐与大部分珊瑚类群共栖进而扩展到与其它腔肠动物,直至发展到今天的可与各种各样门类的宿主营共栖生活的格局(李新正,隐虾亚科属间关系系统发育初探。海洋与湖沼待刊。)。正是由于适应各种不同的宿主所提供的生活空间、生活环境,才使得隐虾类在形态上发生了各种各样的变异,形成了现在丰富多彩的隐虾类区系。

1 隐虾类在形态上对宿主的适应性变异

隐虾亚科中有一部分属及某些属中的部分种类是营自由生活的,它们在形态上与较原始的长臂虾亚科中的原始类群非常接近。而营共栖生活的属、种,则在形态上为适应宿主所提供的生存环境而发生了相应的变化。从形态上来说,头胸甲、口器和第二步足的变化是最多的,是最能表现隐虾亚科形态多样性的三个部位。而且,由于共栖生活的方向一致,使隐虾类的进化在许多部位表现出了类群趋势(group trends),从而发生了许多趋同(convergence)或平行(parallelism)现象。以下简略介绍隐虾类各属在适应各类宿主过程中形态上所起的变化,即隐虾类的各类海洋无脊椎动物宿主在隐虾类形态变异中所起的作用。

1.1 身体变得极度侧扁

如 *Anapontonia* 和 *Ischnopontonia*,二者均与盔形珊瑚属(*Galaxea*)共栖。这是为适应在宿主狭窄的空间中游动形成的。*Ctenopontonia*(与刺星珊瑚属(*Cyphastrea*)共栖)身体也极度侧扁。

1.2 体圆柱形或背腹扁平

自由生活的隐虾身体是略侧扁的,适于快速游泳。共栖者则由于宿主提供稳定的生活环境不再需要很强的游泳能力,其游泳能力不同程度地下降,于是身体也变得呈圆柱形或背腹扁平。这在亚科内是较为普遍的现象,属类群进化趋势。如 *Coralliocaris*, *Harpiliopsis*, *Jocaste*, *Platycaris*, *Chacella* 等,它们与腔肠动物中的石珊瑚目种类共栖。大部分与双壳类共栖者其躯体变得呈圆柱形或背腹扁平,如 *Anchistus*, *Chernocaris*, *Conchodytes*, *Neoanchistus*, *Notopontonia* 等,它们生活于双壳类的外套腔中,成体几乎不再游泳。另一些属,如 *Altopontonia*, *Parapontonia*, *Zenopontonia*(与棘皮动物共栖)、*Apopontonia*, *Hamiger*(与海绵动物共栖), *Dasella*(与海鞘共栖)等躯体也变得呈圆筒

* 本课题呈国家自然科学基金(39470096)及中国科学院生物分类区系特别支持资助。承蒙中国科学院海洋研究所刘瑞玉教授指导并提供重要资料,谨此致谢。中国科学院海洋研究所调查研究报告第 2682 号。

收稿日期:1995 年 9 月 26 日

形或背腹扁平。

1.3 额角(rostrum)变化多样

隐虾亚科中的许多类群特别是自由生活的类群与长臂体虾亚科的种类的额角都非常发达,远远伸过眼的末端,并略向上翘,侧扁,背腹缘均具许多齿。而在共栖的类群中则发生了多种多样的变化以适应环境。如 *Onycocaris*, *Typton*, *Exopontonia*, *Onycocaridella* 等,其额角很不发达,不伸过眼末端,齿变少或无,它们都与海绵动物共栖。可能是由于海绵动物所提供的空间太小,额角发达会限制其活动。而 *Chacella* 和 *Paratypton* 两属的额角则干脆退化掉。有的属额角由侧扁变为圆柱形(如 *Dasycaris*, *Pseudocoutierea* 或背腹扁平(如 *Chernocaris*, *Conchodytes*, *Platycaris*),它们大多是与双壳类共栖的属。有些属的额角在变得背腹扁平的基础上又引起头胸甲前部的扩展,以便可以为眼睛提供一个保护槽,便于在宿主内的行动,如 *Coutierea*, *Neoanchistus*。额角上的齿,特别是腹缘上的齿退化甚至缺失的现象在共栖类群中更是普遍。由于额角上的变化均为适应宿主所致,其平行进化和异源同形现象很多,各特征状态不一定是同源的。

1.4 第二触角鳞片(scaphocerite)退化

由于游泳能力的下降,司平衡作用的第二触角鳞片由自由生活类群中的发达状态向着共栖生活类群中的退化、变小方向发展。这在 *Paratypton* 和 *Typton* 属表现得尤为突出,二者的第二触角鳞片退化至芽状。

1.5 胸甲(carapace)上的齿刺数量趋于减少

头胸甲上在长臂体虾亚科和自由生活的隐虾类中常见的齿、刺,如肝刺(hepatic spine)、触角刺(antennal spine),在隐虾亚科共栖类群中缺失现象很普遍,与额角上齿的退化较为一致。肝刺在许多共栖类群中缺失。除少数较不进化的属尚保留肝刺外其余大部分属肝刺缺失。但 *Allopontonia*, *Zenopontonia*, *Dasella*, *Paranchistus* 四属的肝刺由固定刺变为活动刺,前二属分别与海胆纲和海星纲动物共栖,位于宿主的口周围和叉棘间, *Dasella* 与海鞘动物共栖, *Paranchistus* 则与双壳类软体动物共栖。活动肝刺与其宿主的关系尚需进一步研究,但可以肯定,活动肝刺是适应共栖的一个进化特征状态,在自由生活和与腔肠动物共栖者中没有此状态。有 20 个属的触角刺缺失,这大多是与腔肠动物、软体动物、海绵动物共栖的属,如 *Anapontonia*, *Mesopontonia*, *Conchodytes*, *Typton* 等。生活于软体动物外套腔中的隐虾类其头胸甲上一般无刺,额角上的齿也退化掉,以免对宿主造成不利刺激。还有一些属在亚科内头胸甲上的齿、刺减少的类群进化趋势下分化出一些特殊的刺。如 *Epipontonia* 属和 *Typton* 属的某些种类在眼眶腹缘中央分化出一个大型的副眼刺

(*paraorbital spine*),二者均与海绵共栖;*Ctenopontonia* 属在眼眶边缘出现 20~30 个利齿,而 *Fennera* 则在眼眶后有具 3~5 个成排的刺,二者均与珊瑚共栖。这些齿、刺的出现可能与其宿主内行动时保护眼睛有关。

1.6 头胸甲颊角区具明显缺刻(ptyergostomial notch)

在一些属特别是分布于热带美洲水域及分布于印度-太平洋热带水域且与美洲属形态上接近的属,其头胸甲前侧角附近常出现一个缺刻,如 *Coutierea*, *Pseudopontonides*, *Veleroniopsis*, *Miopontonia* 等。目前尚无人研究此缺刻的作用,但可以推测,由于宿主内(间)生活稳定,水流量必然减小,水的含氧量相对较低,这一缺刻的出现可使鳃能有更多的机会与水接触以便摄取足量的氧,从而更好地呼吸。

1.7 口上片(epistome)具一对大型呈叉状的刺

仅 *Araiopontonia* 和 *Parapontonia* 有此特征。相应地,它们的额角中脊在基部变宽而呈“十”字形,并具尖锐的眼上刺(*superorbital spine*)。二者与海百合类共栖,它们这两方面的性状变化是否是相互相关的?与棘皮动物共栖者如 *Stegopontonia*, *Periclimenes* 中的某些种类,其额角也多呈上述形状,说明此变异与宿主相关。

1.8 大颚须(mandible palp)缺失

除自由生活的 *Palaemonella*, *Vir* 和 *Eupontonia* 这三个在亚科内最低等的属^[11]外,其余各属均或多或少与共栖生活有关,它们的大颚须均缺失。这是由于在共栖生活方式下食物来源相对丰富、柔软,且易于得到,无需大颚须协助把握,大颚须功能渐失而退化掉。大颚须的退化是自由生活类群向共栖生活类群进化中的一个最明显、最重要的标志,在亚科内是同源的。

1.9 第二小颚内小叶(endite of maxilla)及颚足(maxillipeds)上的附肢趋于退化

由于共栖生活对于运动和感觉能力的要求降低,使口器附肢的附属肢体从数量上到发达程度上均呈退化趋势,尤以第三颚足为甚。这是隐虾亚科中的最普遍现象,有类群趋势。如第三颚足侧鳃(*pleurobranch*)在亚科内全部退化,关节鳃(*anthrobranch*)也约有一半属退化掉;颚足外肢(*exopod*)的退化顺序为第三颚足→第二颚足→第一颚足,即第三颚足外肢退化者最多,有 20 属,第一颚足缺外肢者最少,不到 10 属,第二颚足外肢缺失者 10 多属;外肢鞭(*flagellum*)和上肢(肢鳃)(*epipod*)的退化也有类似规律。这与第一颚足离口最近,而第三颚足离口最远有关。近一半的隐虾亚科属中第二小颚内小叶由发达的二叉状退化为单枝状、芽状,尤其在 *Exopontonia*, *Paratypton*, *Platycaris*, *Pseudopontonia*, *Tectopontonia*, *Ctenoponto-*

nia 等,已完全退化掉。显然,离口越近者由于进食的需要其功能退化得越慢。

1.10 大颚切齿 (incisor process of mandible) 端部变宽

隐虾亚科中大多数属的大颚切齿是由基部向端部逐渐变细,端部具数个齿的形状。而 *Araiopontonia*, *Ctenopontonia*, *Fennera*, *Hamodactylus*, *Paratypton* 等的切齿则由基部向端部逐渐变宽。除前者与海百合共栖外,后四属均与珊瑚共栖。*Ctenopontonia* 和 *Fennera* 在眼眶后缘分别具有成排的刺或齿,是否与大颚切齿端部变宽有协同关系? *Paratypton* 成对生活在宿主形成的胞囊中,以浮游生物为食^[9],是很特化的属。上述各属切齿的变宽是否同源尚需研究。

1.11 第二步足 (second pereopods) 形态变化多样

第二步足在亚科内的形态变化极为丰富多样。这与宿主种类的变化多样直接相关。在不同宿主,隐虾类步足有不同的形态变化以使其功能适应共栖生活的需要。步足是与宿主基质直接接触的界面,第二步足是长臂虾类捕食、防御等活动的主要工具,其形态的变异演化在种级水平上尤显重要,也是分类学上鉴别种类的主要依据之一。在属级水平上,其演化也有一些规律。如,由于共栖生活的活动空间相对狭窄,使一些属左右第二步足的功能发生变化,以一侧为主,使得左右步足的大小、形状由基本一致变得差别较大,便是隐虾类的又一个类群进化趋势,这些变化不一定同源,即平行演化现象较多。有些属的螯 (chela) 极度侧扁, *Isopontonia* 的指节 (可动指) 着生于掌节 (固定指) 的腹面,等等,也是适应在宿主形成的狭窄空间中摄取食物的方便而发生的变异。*Periclimenaeus* 在大螯上发生了一个发声装置,即在大螯可动指上有一大的“白齿” (plunger), 在固定指相对位置上有一窝槽 (socket), 两指用力铰合时白齿叩打窝槽发出“叭”的响声 (鼓虾科中鼓虾属 (*Alpheus*) 种类也有类似装置,不过是在第一步足上)。发声装置的功能尚未见报道,但有可能有种群内的信息联系作用。

1.12 第三~五步足 (3rd-5th pereopods) 上的变化

隐虾亚科类的第三~第五步足同其它真虾类一样为步行足。隐虾类的腹足因游泳需要渐弱而从低等类群向高等类群逐渐呈退化趋势,但相应地在宿主体 (内) 的爬行机会渐多,第三~第五步足也较发达,特别在指节上 (与基质直接接触) 发生了一些特殊的结构。如 *Chernocaris*, *Conchodytes* (与双壳类共栖), *Dasella* (与海鞘类共栖), *Fennera* (与石珊瑚类共栖), *Hamodactyloides* (与水螅虫

类共栖), *Stegopontonia*, *Tuleariocaris* (与海胆类共栖) 等属的指节基部发生疣突 (basal protuberance), 在 *Coralliocaris* 和 *Jocaste* (与石珊瑚类共栖) 疣突相当发达。疣突的发生涉及与不同类宿主共栖的属,似为平行演化现象。与海绵共栖的属大多在指节腹缘上有一个至多个附加齿 (accessory teeth), 使指节双齿 (biunguiculate) 或多齿状,如 *Apopontonia*, *Mesopontonia*, *Onycocaris*, *Onycocaridella*, *Orthopontonia*, *Paraclimenaes*, *Thaumastocaris*, *Typton* 等。与双壳类共栖的 *Anchiopontonia*, *Anchistus*, *Notopontonia*, *Paranchistus*, *Pontonia*, *Pseudopontonia* 及与海胆共栖的 *Alloppontonia*, *Alloppontonia*, *Diapontonia*, *Stegopontonia*, *Tuleariocaris* 等也为双齿或多齿状。*Anchiopontonia* 的爪部还向两侧扩展以增大与基质的接触面积。第三~五步足指节上发生的上述附属构造可能是为了更牢固地抓紧宿主或利于在宿主体表攀援而出现的适应性变化。

1.13 尾扇 (rhipidura, tail fan) 上的变化

由于在宿主体内的运动 (游泳、爬行) 与自由生活有较大差异,在运动特别是快速退缩中起重要作用的、由尾肢 (uropods) 和尾节 (telson) 构成的尾扇在隐虾亚科某些属中发生了变化,但每个变化却很特殊,范围很小,分别在 1~2 个属内发生。如 *Ischnopontonia* 的尾肢侧肢末端具一大型外弯的刺,而在 *Anapontonia* 则是一排强固定刺; *Plesiopontonia* 的尾节背刺变为 4 对 (其它属为 2 对), 而 *Anapontonia* 的背刺已退化掉; *Pseudopontonia* 尾节端部由 3 对刺变为 6 对,而 *Chernocaris* 则变为 2 对, *Araiopontonia* 则无刺, *Hamopontonia* 的尾节端部是两个大型向腹面弯曲成钩状的突起,刺已缺失。

2 小结

与腔肠动物共栖的隐虾类大约 30 个属,种类也相当多,在属种数量上比与其它门类无脊椎动物共栖者要多得多。这一方面是因为隐虾最早是与珊瑚类共栖^[11],与腔肠动物的共栖历史最长,另一方面,腔肠动物是珊瑚礁构造的主体,所提供的适于隐虾类生活的生态位最多,形式最丰富多样,再者,腔肠动物,特别是珊瑚,主要分布于热带,隐虾类也大多生活于温暖的珊瑚礁环境中,在这样的环境中,活的珊瑚和其它生活在珊瑚礁上的生物所提供的食饵如有机碎屑、粘液等较多,因此,隐虾类在与腔肠动物共栖生活中得到了很好的分化发展。与腔肠动物共栖的隐虾类的发展进化有可能在很大程度上依赖于珊瑚礁环境的变迁、珊瑚礁生物群落的变化以及宿主的形态特点。之后,由于分异自然选择 (diversifying natural selection) 的作用和在新环境中的创始效应 (founder effect), 由与珊瑚类共栖的隐虾类群又分化出

海洋科学

了与棘皮动物、海绵动物、双壳类、海鞘类等共栖的隐虾类群。这些类群与其宿主的关系或许更为密切,但是否存在协同进化关系尚需进一步研究证实。因为隐虾类对其宿主并不造成任何侵害,也无什么益处,对宿主的进化几乎不造成压力。

滨虾属(*Periclimenes*)在隐虾类由自由生活向共栖生活的进化过程中起到了桥梁作用(李新正,隐虾亚科属间关系系统发育初探,海洋与湖沼待刊)。此属已被描述约 164 种,占隐虾亚科种类的 2/5,是该亚科最大的属,也是形态变异幅度最大的属。此属不但有大量的种营自由生活,许多种与珊瑚类、水螅虫类、钵水母类腔肠动物共栖,而且尚有一些种可与某些棘皮动物、海绵动物共栖^[2,3]。

上述对宿主在隐虾类形态各个方面发生变异、进化中所起的作用的讨论将为下一步隐虾类属间关系系统发育等研究打下基础。

参考文献

- [1] 李新正, 1996. 南沙群岛及其邻近海区海洋生物分类区系与生物地理研究 2: 222~233.
- [2] 李新正, 1993. 海洋科学 1993(6): 43~48.
- [3] 李新正, 1994. 海洋科学 1994(1): 42~48.
- [4] Bruce A J, 1982. *Proceedings of the First International Marine Biological Workshop: The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China, Hong Kong*, 1980, 1982, 234-284.
- [5] Bruce A J, 1990. *Proceedings of the Second International Marine Biological Workshop: The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China, Hong Kong*, 1986, 611-648.
- [6] Bruce A J, 1992. *Rec. Aus. Mus.*, 44: 45-84.
- [7] Bruce A J, and A Svoboda, 1984. *Asian Marine Biology*, 1: 87-99.
- [8] Bruce A J, 1979. *Cah. Indo-Pac.* 1(2): 215-248.
- [9] Bruce A J, 1969. *Crustaceana* 17(2): 171-186.
- [10] LI, Xinzhen, Ruiyu LIU, 1993. *Proceedings of the International Senckenberg Symposium Crustacea Decapoda*, 36.