

鼓虾科分类学研究进展

Advances in Classification of Alpheidae (Crustacea: Decapoda)

崔冬玲^{1,2}, 沙忠利¹

(1. 中国科学院 海洋研究所, 山东 青岛 266071; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

中图分类号: Q959.22 文献标识码: A 文章编号: 1000-3096(2015)08-0110-06

doi: 10.11759/hyxx20140612001

1 鼓虾科简介

鼓虾科(Alpheidae)隶属于节肢动物门(Arthropoda)甲壳动物亚门(Crustacea)十足目(Decapoda)真虾下目(Caridea), 是一个物种丰富和生态多样性非常高的科^[1], 至今已建立 47 属^[2], 其中仅鼓虾属(*Alpheus*)就已发现近 300 种^[2-5]。本科中多为穴居或潜伏生活的种类, 大部分种生活于热带和亚热带浅海, 以印度洋-西太平洋区种类最为丰富^[6], 少数种生活在寒温带。几乎所有的鼓虾都生活在海底, 很少有离开底部游泳的。少数鼓虾生活在寡盐环境中, 在红树林、江口和深海地区也有其生活^[7-8]。在海洋硬底质和软底质环境中, 它是最常见的虾, 有时在物种和个体数量上都是占主导地位的十足类^[1]。鼓虾营自由生活或共生生活, 许多鼓虾与其他生物如海绵、刺胞动物、软体动物、棘皮动物、其他甲壳动物、蠕虫动物和虾虎鱼等共生^[9-14]。

鼓虾外部形态包括 3 部分: 体躯、附肢和鳃。体躯分为头胸部和腹部。头胸部由 13 节构成, 各节之分界不甚明显, 背面及两侧包被一片甲壳(头胸甲), 眼的全部或部分被头胸甲前缘覆盖, 头胸甲光滑, 前端突出形成额角, 额角一般短小或全无, 不呈锯齿状, 额角形状在各种间有变化, 为鼓虾科分类的主要根据之一。为了描述方便, 学者常将头胸甲分为若干区(额区、眼区等), 其上的刺、脊及沟则依据所在的区而命名, 例如: 眼上刺、颊刺、额角后脊和侧沟等, 鼓虾多无触角刺, 有时具眼上刺及颊刺。腹部由 7 节构成, 包括 6 腹节和 1 尾节, 腹节各节之间各自分离, 故可自由屈伸。各腹节都包被有侧甲, 第 2 腹节的侧甲覆盖在第 1、3 腹节侧甲上, 其余的是前面的覆盖后面的侧甲; 尾节宽而短, 呈舌状。每个附

肢皆由基肢、内肢和外肢构成。因为每一附肢的功能不同, 所以其形状亦不同。如口器部分各肢体, 功能在于抱持或咀嚼食物, 其基肢较发达; 而胸部的肢体, 为捕食及爬行的器官, 其主要部分则为极发达内肢; 至于腹部肢体, 其内外肢均皆发达, 适于游泳之用。头部的附肢包括 2 对触角、1 对大颚和 2 对小颚, 大颚有门齿部及臼齿部, 有触须, 须由 2 节构成。

胸部的附肢为第 1~3 颚足和第 1~5 步足, 第 2 颚足末端第 1 节接于第 2 节的侧面, 第 3 颚足具外肢; 第 1 步足钳状, 一般甚强大, 左右多不对称, 大、小螯的形态为鼓虾分类鉴定最主要的根据; 第 2 步足细小, 亦为钳状, 其腕由 3、4 或 5 小节构成, 各小节的相对长度也为分类鉴定的主要依据之一, 末 3 对步足爪状。第 1~5 腹肢和尾肢属于腹部附肢。鳃有侧鳃、关节鳃、足鳃和肢鳃(上肢), 鳃式因种而异。

鼓虾的循环系统为开管式循环, 心脏有 3 对心孔, 由心脏发出 7 条动脉; 用鳃呼吸; 中枢神经系统由脑、食管下神经节和腹神经链 3 部分组成, 脑较发达; 雌雄异体, 雌性有抱卵习性, 雌体排出的受精卵粘附在自身的腹肢上直到孵出幼体, 除合鼓虾属(*Synalpheus*)外, 雄性第 2 腹肢一般都有雄性附肢。

鼓虾遇敌时开闭大螯之指, 发出响声如小鼓, 故称鼓虾。对于鼓虾如何发出声响的, 早期的研究者^[15-18]认为: 大螯两指有特殊的发声结构(可动指上有杵突, 不动指上有臼窝), 两指骤然合拢时, 可动指上的杵

收稿日期: 2014-06-12; 修回日期: 2014-08-18

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31172054); 科技基础性工作专项(2015FY210300)

作者简介: 崔冬玲(1988-), 女, 山东济宁人, 硕士研究生, 主要从事海洋虾类分类学研究, 电话: 0532-82898903, Email: cd1881020@163.com; 沙忠利, 通信作者, 副研究员, Email: shazl@qdio.ac.cn

突打入不动指的臼窝,射出一股强劲的水流,同时发出响亮的爆音。然而,最近有证据^[19]表明:当鼓虾的大螯快速合拢时,会产生一股高速水流,这股水流使水压在短时间内急剧降低,在瞬间形成一个水泡,随着压力恢复正常,水泡会马上破裂,响声就是在水泡破裂时发出的。

2 鼓虾科研究价值

鼓虾肉可鲜食或干制虾米,中国海区的日本鼓虾(*Alpheus japonicus* Miers)和长指鼓虾(*Alpheus digitalis* de Haan)等种是沿海渔业的捕捞对象,有一定的经济价值,水产工作者也希望了解它们的生物学特点和资源情况^[6]。鼓虾大量成群时发出的声响此起彼伏,形成相当强的噪音,能干扰水下通讯、声制导武器和潜艇的侦查等活动,在海底,潜艇的声纳系统所受到的最主要的干扰就来自于鼓虾。因此,自第二次世界大战以来,这类虾的发声习性和所发声响的性质,引起了海洋生物学和水生学工作者的重视和研究^[6]。此外,鼓虾的形态鉴定特征比较细微,种间差别小,是真虾形态学分类鉴定的难点,搞清鼓虾科的种类对于其他真虾的多样性研究具有重要的借鉴意义。

3 鼓虾科分类学研究历史与现状

鼓虾科属于鼓虾总科,由 Rafinesque 在 1815 年建立,目前包括 47 属近 700 种,其中鼓虾属是鼓虾科中物种数目最多的一个属,目前已发现近 300 种^[2-5],合鼓虾属是第二大属,约有 160 种^[2],折螯鼓虾属(*Salmones*)有 42 种^[2],角鼓虾属(*Athanas*)有 36 种^[2],拟鼓虾属(*Alpheopsis*)有 21 种^[2],乙鼓虾属(*Betaeus*)有 16 种^[2],波拖马鼓虾属(*Potamalpheops*)有 13 种^[2],其他的属有 1~9 种^[2]。

鼓虾属的命名有两次变化^[20]:最初,Weber 把 Fabricius 命名为马拉巴河螯虾(*Astacus malabaricus*)的物种放入新属-褐虾属(*Crangon*)中。然而,Fabricius 在他后来的出版物中,忽略了 Weber 的工作,并且为马拉巴(*malabaricus*)和其他物种建立了新属——鼓虾属,将褐虾属用于林奈定名的物种——*Cancer crangon*。所有随后的学者,或者是不熟悉 Weber 的工作或者是忽略了他的工作。遵循优先率原则,Rathbun 表示原来被称为鼓虾属的属应该称为褐虾属,原来被称为褐虾属的必须给予一个新的名称——*Crago Lamarck*。在随后的 50 年中,大部分的美

者和一些澳大利亚学者遵循了 Rathbun 的意见,然而欧洲学者忽略了这一改变。在这种情况下,学者们要想知道是褐虾属=鼓虾属还是鼓虾属/褐虾属=*Crago*,那么就必须知道作者的国籍。最后,1955 年国际动物学命名委员会规定鼓虾属使用 *Alpheus* Fabricius,鼓虾科使用 Alpheidae。鼓虾属物种数目较多,为了分类上的方便,学者将鼓虾属分为了一些组群,但是随着研究的不断发展,鼓虾属的分组情况也经历了一些变化:鼓虾属最初被 Coutière^[21]分为巨螯(Megacheles),大螯(Macrochirus),毛环(Crinitus),短角(Brevirostris)和埃德华(Edwardsi)5 个组群,随后他于 1905 年^[22]又将毛环(Crinitus)分为锤指 Obesomanus,毛环 Crinitus 和显目 Insignis 3 个亚组群。这 3 个亚组群又被 Banner 等^[23]提升到了组群水平。由于同物异名的关系,显目被改成了强脊(Diadema),巨改为了大螯,大螯改为了沟掌。尽管经历了以上变化,但目前为大多数学者所承认确定的分组情况是鼓虾属分为 7 个组群,分别为:短角组、毛环组、强(突)脊组、埃德华组、大螯组、锤指组和沟掌组^[20-23]。同时也给出了各组群的鉴别特征。

合鼓虾属是由 Bate 于 1888 年从鼓虾属中分离出来的。最初,Coutière^[24-25]将合鼓虾属分为了 6 个非正式的组群: Brevicarpus group、Biunguiculatus group、Comatularum group、Laevimanus group、Neomeris group 和 Paulsoni group。在后来的研究中,Biunguiculatus group 和 Laevimanus group 又分别被改为了 Coutierei group 和 Gambarelloides group。最近的分子系统学研究表明其中的 3 个组群(Brevicarpus group、Comatularum group 和 Gambarelloides group)在分类学上有足够的形态学支持^[26]。从生态学和系统发生的角度,最大的组群 Gambarelloides(已描述的物种超过 70 种)是该属研究最好的,而且该组群在生态上相当同质,专门寄居在海绵的内食管^[27-30],分子证据也指出了该组群的单系性^[31-33]。根据这些证据,Ríos 等^[30]为 Gambarelloides 组群建立了一个新属 *Zuzalpheus*。但 Anker 等^[34]指出 *Zuzalpheus* 与鼓虾属的区别是基于较小的和不明确的形态差异,将 Gambarelloides 组群提出作为一个新属在分类学上和系统发生上是有问题的。现有的其他一些属也有的是从其他科或最初的鼓虾属中分离出来的。如:后鼓虾属(*Metalpheus* Coutière, 1908)是 Coutière 于 1908 年从鼓虾属中分离的,又被 Chace 于 1972 年重新定义了^[20]。

自 20 世纪以来,一些国外学者进行了区域性的鼓虾采集调查及分类鉴定。De Man^[35]在 1908 年对“Siboga-Expedition”中的鼓虾属的种进行了系统地描述和分类鉴定。Banner 等^[23]于 1956~1983 年分别对泰国、红海和亚丁湾^[36]、澳大利亚^[20, 37]、太平洋和西印度洋^[38]的鼓虾进行了分类鉴定和记录描述,建立了 1 新属^[39],发现了多个新种^[38, 40-42],指出了一些同物异名^[38],总结了鼓虾的 4 种生活环境,概述了鼓虾标本的采集和保存方法。Kim 等^[43]和 Chace 等^[44]分别于 1988 年对东太平洋和菲律宾的鼓虾进行了分类鉴定和描述,记录了东太平洋鼓虾属 44 种及菲律宾 14 属 127 种。De Grave 等^[2]列出了已经确定的鼓虾科的所有种以及同物异名。

与国外相比,中国国内对鼓虾的分类学研究较少。Yu 等^[45]分别在北戴河和威海卫发现了鲜明鼓虾(*Alpheus heterocarpus*)和同螯鼓虾(*Alpheus homochirus*)。刘瑞玉^[46]在《中国北部的经济虾类》这本书中描述了鲜明鼓虾、短脊鼓虾(*Alpheus brevicristatus*)、日本鼓虾和刺螯鼓虾(*Alpheus hoplocheles*)4 种鼓虾。杨德渐等^[47]在《中国北部海洋无脊椎动物》中简单描述了这 4 种鼓虾。刘瑞玉和蓝金运^[6]详细描述了西沙群岛采集到的 18 种鼓虾,其中发现一新种西沙鼓虾(*Alpheus xishaensis*)。Sha 等^[48-49]对中国海的角鼓虾属和阿莱鼓虾属(*Arete*)进行了分类学研究,并提供了中国海角鼓虾种的检索表。刘瑞玉^[50]在《中国海洋生物名录》中共记录了鼓虾科 13 属 126 种。上述这些记录大多为零星的报道,而且有些只是简单的记录并没有全面的描述,中国对鼓虾科的分类学研究与国外相比还有很大的差距。

近年来,随着分子生物学技术的发展,对于鼓虾的研究不仅有传统的形态分类还借助分子生物学技术进行一些系统发育方面的研究。Williams 等^[51]利用两个核基因(GPI 和 EF-1 α)和线粒体基因 *COI* 的序列数据来推断鼓虾属内的系统发生关系,结果表明以形态特征为依据的 7 个组群在分子上聚为 3 个进化枝。Hultgren 等^[52]对合鼓虾属进行了分子系统分析,分子数据支持公认的以形态为基础分类的 3 个组群的单系性,另外 3 个组群不是单系的。申欣等^[53]的线粒体基因组的系统发育分析结果强烈支持鼓虾科为单系群。

4 鼓虾科分类学研究目前存在的问题

由于鼓虾科物种数目较多(特别是鼓虾属和合鼓

虾属共有约 500 种),加之鼓虾体型小(10 mm~100 mm)、标本易碎(特别是大螯在捕捞时容易脱落)、用于物种鉴别的形态特征非常细微,而有些形态特征又存在很大的种内变异,鼓虾的分类鉴别长期被视作真虾分类研究中的难点。对物种描述的原始文献也存在一些问题,如:有些物种的原始文献描述太简略且没有特征图,有些特征不容易把握,容易导致错误的鉴定结果。

长久以来,对于鼓虾的分类学研究主要是应用形态学鉴定方法。鼓虾雌雄异型;同一物种成熟个体与未成熟个体形态特征常有差异;有些形态特征存在很大的变异,种内变异与种间差异的度不好把握。因此,单一的应用形态学方法对鼓虾科分类鉴定是有局限性的。形态学鉴定方法以生物的表型为基础,表型由基因型与环境共同决定,分子生物学技术可以在基因分子水平研究动物的分类及进化,但由于生长环境的原因,有时分子数据结果与形态学结果不一致。单一的利用形态学证据或分子生物学数据,都不能全面地反映动物的分类地位及进化关系,所以将形态学方法与分子生物学方法相结合,进一步联系环境因素,将是鼓虾科分类鉴定及系统发育研究的必然趋势之一。

5 中国鼓虾科研究展望

中国的海洋生物资源和生物多样性都特别丰富,广阔的海域面积(南北跨度达 38 个纬度,东西跨度有 25 个经度)、复杂的地形和变化多样的水文和潮汐等,使中国海是全球海洋生物多样性最具代表性的海域之一。与国外相比,中国鼓虾科的分类学研究处于落后状态,缺乏系统的大范围研究和整理分类,与国际同类的研究差距很大,因此,今后需要加强对于中国不同生境下鼓虾的调查及分类学研究,应注重以下几方面的工作:加强对中国海特殊生境鼓虾标本的调查采集;加强与国际同行的联系与合作;在依靠传统形态特征的基础上,联合分子生物学手段,对鼓虾科进行分类学研究,并进一步探讨其系统发育关系。

对鼓虾科的研究将依托中国科学院海洋生物标本馆自建国以来采集的丰富标本,并利用中国科学院海洋研究所传统分类学的优势,采用形态分类学与分子生物学技术相结合的方法,同时结合动物的地理分布和生物学特性,对中国海域分布的鼓虾科进行系统分类学和动物地理学研究。通过系统分类

学研究,进一步明确各种属的鉴别特征,澄清混淆种和同物异名,解决疑难种及近似种的鉴定问题,并找出其亲缘关系,完善分类系统,摸清中国海鼓虾科的种类组成和分布状况。可为该类群动物的系统演化及中国海洋生物多样性研究提供基础资料 and 重要科学依据。

参考文献:

- [1] Anker A, Ahyong S T, Noël P Y, et al. Morphological phylogeny of alpheid shrimps: Parallel preadaptation and the origin of a key morphological innovation, the snapping claw[J]. *Evolution*, 2006, 60(12): 2507- 2528.
- [2] De Grave S, Franssen C H J M. Carideorum catalogus: the recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda)[J]. *Zoologische Mededelingen Leiden*, 2011, 89(5): 195-589.
- [3] Anker A. Revision of the western Atlantic members of the *Alpheus armillatus* H. Milne Edwards, 1837 species complex (Decapoda, Alpheidae), with description of seven new species[J]. *Zootaxa*, 2012, 3386: 1-109.
- [4] Almeida A O, Terossi M, Araújo-Silva C L, et al. Description of *Alpheus buckupi* spec. nov., a new ampho-Atlantic snapping shrimp (Caridea: Alpheidae), based on morphological and molecular data[J]. *Zootaxa*, 2013, 3652: 437-452.
- [5] Anker A, Pachelle P P G. Re-examination of the eastern Pacific and Atlantic material of *Alpheus malleator* Dana, 1852, with the description of *Alpheus wonkimi* sp. nov. (Crustacea: Decapoda: Alpheidae)[J]. *Zootaxa*, 2013, 3637: 412-431.
- [6] 刘瑞玉, 蓝金运. 西沙群岛鼓虾属初步研究[J]. *海洋科学集刊*, 1980, 17: 77-115.
- [7] Anker A. Alpheid shrimps from the mangroves and mudflats of Singapore. Part I. Genera *Salmoneus*, *Athanas* and *Potamalpheops*, with the description of two new species (Crustacea: Decapoda: Caridea)[J]. *Raffles Bull Zool*, 2003, 51: 283-314.
- [8] Anker A. New records of *Salmoneus* Holthuis, 1955 (Crustacea: Decapoda: Alpheidae) from northern Australia, with description of one new species and remarks on *S. serratidigitus* Coutie're, (1896)[J]. *Beagle*, 2003, 19: 101-109.
- [9] Jones O A, Endean R. *Biology and Geology of Coral Reefs*(Vol. 3. Biology2)[M]. New York : Academic Press, 1976: 37-94.
- [10] Karplus I. The association between gobiid fishes and burrowing alpheid shrimps[J]. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev*, 1987, 25: 507-562.
- [11] Dworschak P C, Anker A, Abed-Navandi D. A new genus and three new species of alpheids (Decapoda: Caridea) associated with thalassinids[J]. *Ann Nat Mus Wien*, 2000, 102B: 301-320.
- [12] Anker A, Jeng M S, Chan T Y. Two unusual species of Alpheidae (Decapoda: Caridea), associated with upogebiid mudshrimps in the mudflats of Taiwan and Vietnam[J]. *J Crustacean Biol*, 2001, 21: 1049-1061.
- [13] Anker A, Murina, G V, Lira C, et al. Macrofauna associated with echiuran burrows: a review with new observations of the innkeeper worm, *Ochetostoma erythrogrammon* Leuckart and Rü ppele, in Venezuela[J]. *Zool Stud*, 2005, 44: 157-190.
- [14] Marin I N, Anker A, Britayev T A, et al. Symbiosis between the alpheid shrimp *Athanas ornithorhynchus* Banner and Banner, 1973 (Crustacea: Decapoda) and the brittle star *Macrophiothrix longipeda* (Lamarck, 1816) (Echinodermata: Ophiuroidea)[J]. *Zool Stud*, 2005, 44: 234-242.
- [15] Coutière H. Les "Alpheidae", morphologie externe et interne, formes larvaires, bionomie[J]. *Ann Sci Nat Zool Ser*, 1899, 8, 9: 1-560, plates 1-6.
- [16] Volz P. Studien ü ber das Knallen der Alpheidien, nach Untersuchungen am *Alpheus dentipes* Guérin und *Synalpheus laevimanus* (Heller)[J]. *Zoomorphology*, 1938, 34(2): 272-316.
- [17] Knowlton R E, Moulton J M. Sound production in the snapping shrimp *Alpheus* (*Crangon*) and *Synalpheus*[J]. *Biol Bull*, 1963, 125: 311-331.
- [18] Ritzmann R E. Mechanisms for the snapping behavior of two alpheid shrimp, *Alpheus californiensis* and *A. heterochaelis*[J]. *J Comp Physiol*, 1974, 95: 217-236.
- [19] Versluis M B, Schmitz A, Heydt von der, et al. How snapping shrimp snap: through cavitating bubbles[J]. *Science*, 2000, 289: 2114-2117.

- [20] Banner D M, Banner A H. The alpheid shrimp of Australia Part III: The remaining alpheids, principally the genus *Alpheus*, and the family Ogyrididae[J]. Records of the Australian Museum, 1982, 34(1): 1-357.
- [21] Coutière H. Les "Alpheidae", morphologie externe et interne, formes larvaires, bionomie[J]. Annales des Science Naturelles, Zoologie, 1899, 8(9): 1-560.
- [22] Coutière H, Les Alpheidae. The fauna and geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes[M]. Cambridge, UK: Cambridge Univ Press, 1905: 852-921.
- [23] Banner A H, Banner D M. The Alpheid shrimp of thailand[J]. The Siam Society Monograph Series, 1966, 3: 1-168.
- [24] Coutière H. Sur les *Synalpheus* américaines[J]. Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, 1908, 146: 710-712.
- [25] Coutière H. The American species of snapping shrimps of the genus *Synalpheus*[J]. Proc US Nat Mus, 1909, 36: 1-93.
- [26] Hermoso-Salazar M, Wicksten M, Morrone J. Phylogenetic analysis of the Paulsoni species group (Decapoda: Alpheidae) from the American Pacific, with implications for the phylogenetic classification of the genus *Synalpheus*[J]. Zootaxa, 2008, 1744: 19-30.
- [27] Banner D M, Banner A H. The alpheid shrimp of Australia. Part 2: the genus *Synalpheus*[J]. Rec Aust Mus, 1975, 29: 267-389.
- [28] Dardeau M. *Synalpheus* shrimps (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). I. The Gambarelloides group, with a description of a new species[J]. Mem Hourglass Cruises, 1984, 7(2): 1-125.
- [29] Chace F. The caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition, 1907-1910, Part 5: family Alpheidae[J]. Smithsonian Contributions to Zoology. 1988, 466: 1-99.
- [30] Ríos R, Duffy J. A review of the sponge-dwelling snapping shrimp from Carrie Bow Cay, Belize, with description of *Zuzalpheus*, new genus, and six new species (Crustacea: Decapoda: Alpheidae)[J]. Zootaxa, 2007, 1602: 3-89.
- [31] Duffy J, Morrison C, Ríos R. Multiple origins of eusociality among sponge dwelling shrimps (*Synalpheus*)[J]. Evolution, 2000, 54: 503-516.
- [32] Morrison C, Ríos R, Duffy J. Phylogenetic evidence for an ancient rapid radiation of Caribbean sponge-dwelling snapping shrimps (*Synalpheus*)[J]. Mol Phylogenet Evol, 2004, 30: 563-581.
- [33] Hultgren K M, Duffy J E. Multi-locus phylogeny of sponge-dwelling snapping shrimp (Caridea: Alpheidae: *Synalpheus*) supports morphology based species concepts[J]. J Crust Biol, 2011, 31: 352-360.
- [34] Anker A, De Grave S. *Zuzalpheus* Ríos and Duffy, 2007: a junior synonym of *Synalpheus* Bate, 1888 (Decapoda: Alpheidae)[J]. J Crust Biol, 2008, 28: 735-740.
- [35] De Man J G. Note XIV, diagnoses of new species of macrurous decapod Crustacea from the "Siboga-Expedition"[M]. Leyden, Holland: Biodiversity Heritage Library, 1908: 104-111.
- [36] Banner D M, Banner A H. Annotated checklist of the alpheid shrimp of the Red Sea and Gulf of Aden[J]. Zoologische Verhandlungen, Leiden, 1981, 190: 1-99.
- [37] Banner D M, Banner A H. The alpheid shrimp of Australia. Part 2: The genus *Synalpheus*[J]. Records of the Australian Museum, 1975, 29(12): 267-389.
- [38] Banner A H, Banner D M. An annotated checklist of the alpheid shrimp from the western Indian Ocean[M]. Travaux et Documents de l'ORSTOM. Bondy: ORSTOM, 1983, 1-164.
- [39] Banner A H, Banner D M. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean. Part VI. *Prionalpheus*, a new genus of the Alpheidae[J]. Pacific Science, 1960, 14: 292-298.
- [40] Banner A H, Banner D M. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean Part XVI. A new shrimp of the genus *Synalpheus* (Decapoda, Alpheidae) from Palau[J]. Micronesica, 1972, 8(1-2): 137-139.
- [41] Banner A H, Banner D M. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean. Part VII. On *Metabetaeus* Borradaile, with a new species from Hawaii[J]. Pacific Science, 1960, 14:

- 299-303.
- [42] Banner A H, Banner D M. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean. Part XVIII: A new species of the genus *Alpheus* from the mouth of the Sepik River, New Guinea[J]. Records of the Australian Museum, 1975, 29(11): 261-266.
- [43] Kim W, Abele L G. The snapping shrimp genus *Alpheus* from the Eastern Pacific (Decapoda: Caridea: Alpheidae)[J]. Smithsonian Contributions to Zoology, 1988, 454: 1-119.
- [44] Chace F A J. The caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition, 1907-1910, Part5: Family Alpheidae[J]. Smithsonian Contributions to Zoology, 1988, 466: 1-99.
- [45] Yu S C. Sur les crevettes chinoises appartenant au genre *Crangon* (*Alpheus*) avec descriptions de nouvelles espèces[J]. The Chinese Journal of Zoology, 1935, 1: 55-67.
- [46] 刘瑞玉. 中国北部的经济虾类[M]. 北京: 科学出版社, 1955, 28-33.
- [47] 杨德渐, 王永良. 中国北部海洋无脊椎动物[M]. 北京: 高等教育出版社, 1996: 333-335.
- [48] Sha Z L, Liu R Y. Study on Alpheidae (Crustacea: Decapoda) of China seas, genus *Athanas* Leach[J]. Acta Zootaxonomica Sinica, 2007, 32(4): 749-755 .
- [49] Sha Z L, Liu R Y. Study on genus *Arete* Stimpson of Alpheidae (Crustacea: Decapoda) from China seas[J]. Acta Zootaxonomica Sinica, 2008, 33(1): 7-9 .
- [50] 刘瑞玉. 中国海洋生物名录[M]. 北京: 科学出版社, 2008: 712-714.
- [51] Williams S T, Knowlton N, Weigt L A, et al. Evidence for three major clades within the snapping shrimp genus *Alpheus* inferred from nuclear and mitochondrial gene sequence data[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2001, 20(3): 375-389.
- [52] Hultgren K M, Hurt C, Anker A. Phylogenetic relationships within the snapping shrimp genus *Synalpheus* (Decapoda: Alpheidae)[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2014, 77: 116-125.
- [53] 申欣, 李晓, 沙忠利, 等. 日本鼓虾线粒体基因组: 真虾下目内部的基因重排与系统发育[J]. 中国科学: 生命科学, 2012, 42(7): 595-602.

(本文编辑: 谭雪静)