

隐虾亚科(十足目:长臂虾科) 系统发育初探*

李新正 刘瑞玉

(中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

提要 于1993年7月—1995年7月,基于隐虾亚科绝大部分属的分类学、系统学、比较形态学研究及部分生物学文献资料并对17个属的标本进行解剖分析,以支序分析方法对隐虾亚科作了系统发育初步探讨。结果表明,隐虾亚科为一单系类群,起源于原始的行自由生活的长臂虾类祖先,该类群因躲避敌害而在石珊瑚形成的小空间中营隐蔽生活,逐渐发展到可与腔肠动物、棘皮动物、海绵动物、双壳类软体动物等营共栖生活;与海绵动物和双壳类共栖者可能是亚科内较高等的类群;岩虾属(*Periclimenes*)是自由生活类群向共栖生活类群过渡的桥梁;亚科起源中心在印度-西太平洋热带珊瑚礁水域。

关键词 隐虾亚科 系统发育 支序分析 共栖

隐虾亚科(Pontoniinae)隶属长臂虾科(Palaemonidae),全为海生,多栖息于珊瑚礁环境,大多与其它海洋无脊椎动物共栖(李新正,1993,1994),个体小,栖所隐蔽,不易采集,故称隐虾。由于适应类型繁多的宿主,因而隐虾类生活习性有诸多不同,形态分化强,差异大,是真虾类中最大的科级单元,也是种的多样性程度最高的类群,在分类学和生态学研究,尤其在珊瑚礁环境保护方面显得越来越重要。目前此类虾尚无系统发育方面的研究,属间关系不甚明确。为探讨各属的系统发育关系,找出整个亚科发展过程中特别是与其宿主共栖相互作用中的规律,作者于1993年初开始至1995年7月对此类群做了大量比较形态学研究工作,并在此基础上,以已有属为分析单元,利用支序分析方法,对此亚科进行系统发育的初步探讨,以期为此类群的分类系统学、生物多样性研究以及生物共栖、珊瑚礁资源保护等研究提供科学依据。

1 材料和方法

隐虾亚科迄今已发现和描述72属(Holthuis,1994)。本研究除*Periclimenes*(岩虾属)的二亚属[即*Periclimenes*(s. str.)和*Harpilius*]各为一分析单元外,其余各属各为一个,共计73个。对绝大部分有关隐虾亚科分类学、系统学、形态学及部分生物学等方面的文献资料进行综合分析;对现有标本的17属¹⁾,即*Anchistus*(贝隐虾属),*Conchodytes*

* 国家自然科学基金资助项目,39470096号;中国科学院生物分类区系特别支持费资助项目。李新正,男,出生于1963年10月,博士,副研究员。

中国科学院海洋研究所郑守仪教授和高抒博士修改英文摘要,特此志谢。

1) 中国科学院海洋研究所海洋生物标本馆收藏。

收稿日期:1995年8月11日,接受日期:1996年11月8日。

表1 隐虾亚科特征状态表(“0”示祖征,“1”示新征,“2”示更高级的新征)

Tab.1 Character transformation series used in the phylogenetic analysis of the Pontoninae (0=plesiomorphous state; 1, 2=apomorphous states in transformation series)

| | |
|---|---|
| 1. 自由生活(0)→与石珊瑚目腔肠动物共栖(1) | 44. 第4胸节腹板具短而粗的中突(0)→中突缺失(1) |
| 2. 自由生活(0)→与海葵目腔肠动物共栖(1) | 45. 口上片无特化(0)→口上片具一对大型呈叉状的刺(1) |
| 3. 自由生活(0)→与角珊瑚目腔肠动物共栖(1) | 46. 大颚具触须(0)→触须缺失(1) |
| 4. 自由生活(0)→与海鸡冠目腔肠动物共栖(1) | 47. 大颚切齿向端部变细(0)→切齿端部变宽(1) |
| 5. 自由生活(0)→与柳珊瑚目腔肠动物共栖(1) | 48. 第二小颚内小叶发达, 两叉状(0)→内小叶不分叉(1)或缺失(2) |
| 6. 自由生活(0)→与海鳃目腔肠动物共栖(1) | 49. 第一颚足具外肢(0)→外肢缺失(1) |
| 7. 自由生活(0)→与珊瑚形海葵目腔肠动物共栖(1) | 50. 第一颚足外肢鞭存在(0)→外肢鞭缺失(1) |
| 8. 自由生活(0)→与水螅虫纲腔肠动物共栖(1) | 51. 第二颚足具外肢(0)→外肢缺失(1) |
| 9. 自由生活(0)→与双壳类软体动物共栖(1) | 52. 第二颚足具上肢(0)→上肢缺失(1) |
| 10. 自由生活(0)→与海鞘类被囊动物共栖(1) | 53. 第二颚足外肢鞭存在→外肢鞭缺失(1) |
| 11. 自由生活(0)→与寻常海绵纲动物共栖(1) | 54. 第三颚足具外肢(0)→外肢缺失(1) |
| 12. 自由生活(0)→与六放海绵纲动物共栖(1) | 55. 第三颚足具上肢(0)→上肢缺失(1) |
| 13. 自由生活(0)→与海星纲棘皮动物共栖(1) | 56. 第三颚足具外肢鞭存在(0)→外肢鞭缺失(1) |
| 14. 自由生活(0)→与海百合纲棘皮动物共栖(1) | 57. 第三颚足具侧颚(0)→侧颚缺失(1) |
| 15. 自由生活(0)→与海胆纲棘皮动物共栖(1) | 58. 第三颚足具关节颚(0)→关节颚缺失(1) |
| 16. 自由生活(0)→与沙蚕共栖(1) | 59. 第一步足腕节完整(0)→腕节分为若干亚节(1) |
| 17. 全球热带或亚热带海洋分布(0)→仅分布于印度-西太平洋海域(1) | 60. 第二步足发达(0)→第二步足很退化, 细而短(1) |
| 18. 全球热带或亚热带海洋分布(0)→仅分布于热带美洲及邻近海域(1) | 61. 左右第二步足大小近似(0)→左右第二步足大小明显不同(1) |
| 19. 分布于浅水(100m水深以内)(0)→分布于深水(100m水深以下)(1) | 62. 左右第二步足形状似(0)→左右第二步足形状明显不同(1) |
| 20. 额角存在(0)→额角消失(1) | 63. 第二步足两指无发声装置(0)→具发声装置(1) |
| 21. 额角发达, 伸过眼端(0)→额角不发达, 不超过眼末端(1) | 64. 第二步足指节着生于掌节背面(0)→第二步足指节着生于掌节腹面(1) |
| 22. 额角侧扁(0)→额角近柱状(1) | 65. 第二步足指节(可动指)与固定指约等长(0)→第二步足指节极长, 远长于固定指, 并呈钩状(1) |
| 23. 额角侧扁(0)→额角平扁(1) | 66. 第二步足螯的掌部稍微圆柱形(0)→掌部极度侧扁(1) |
| 24. 额角正常(0)→额角侧脊后延, 在眼眶上扩展(1) | 67. 第三步足由7节组成(0)→第三步足包括6节(座节和长节愈合)(1) |
| 25. 额角具腹齿(0)→额角腹齿缺失(1) | 68. 第三步足指节基部无疣突(0)→具疣突(1) |
| 26. 额角具背齿(0)→额角背齿缺失(1) | 69. 第三步足指节简单(0)→指节双齿(1)或多齿状(2) |
| 27. 第一触角上鞭与副鞭完全分离(0)→二者在基部愈合(1) | 70. 第四、五步足指节简单(0)→指节双齿(1)或多齿状(2) |
| 28. 第二触角鳞片发达(0)→鳞片退化变小(1)至芽状(2) | 71. 第二—五步足指节正常(0)→第三—五步足指节的爪部向两侧扩展(1) |
| 29. 头胸甲正常(0)→头胸甲具雕刻线, 分区明显(1) | 72. 雄体第二腹足具雄性附肢(0)→雄性附肢缺失(1) |
| 30. 头胸甲具纵缝(0)→头胸甲无纵缝(1) | 73. 尾肢侧肢外端缘无大型刺(0)→尾节侧肢外端具一大型向外侧弯曲的刺(1) |
| 31. 头胸甲略侧扁(0)→头胸甲极度侧扁(1) | 74. 尾肢侧肢外端缘无或仅1个固定刺(0)→尾节侧肢端缘外侧1/2部分具一排强固定刺(1) |
| 32. 头胸甲略侧扁(0)→头胸甲圆柱状(1) | 75. 尾节具2对背刺(0)→具4对背刺(1) |
| 33. 头胸甲略侧扁(0)→头胸甲平扁(1) | 76. 尾节具2对背刺(0)→背刺缺失(1) |
| 34. 头胸甲颊角圆(0)→颊角区具明显缺刻(1) | 77. 尾节具2对端刺(0)→具3对端刺(1)→退化为2对(2) |
| 35. 头胸甲正常(0)→头胸甲前部背面具2个极大的齿(1) | 78. 尾节端部具刺(0)→尾节端部深裂, 形成两个粗而锐、向腹面弯曲的钩状突起(1) |
| 36. 头胸甲正常(0)→额角齿后延至头胸甲前半部背面(1) | 79. 尾节端部具3对端刺(0)→6对(1) |
| 37. 头胸甲具肝刺(0)→肝刺缺失(1) | 80. 尾节端部具3对端刺(0)→无刺, 圆形(1) |
| 38. 头胸甲肝刺为固定刺(0)→肝刺为活动刺(1) | |
| 39. 头胸甲具触角刺(0)→触角刺缺失(1) | |
| 40. 头胸甲无眼上刺(0)→眼上刺明显(1) | |
| 41. 头胸甲眼眶无齿(0)→沿眼眶边缘具20—30个利齿(1) | |
| 42. 头胸甲眼眶后脊无刺(0)→头胸甲眼眶后脊具3—5个成排的刺(1) | |
| 43. 头胸甲眼眶边缘无刺(0)→眼眶腹缘中央具一副眼刺(1) | |

(江瑶虾属), *Coralliocaris* (珊瑚虾属), *Dasycaris* (尖腹虾属), *Epipontonia* (表隐虾属), *Eupontonia* (真隐虾属), *Harpiliopsis* (拟钩岩虾属), *Ischnopontonia* (扁隐虾属), *Jocaste* (尤卡虾属), *Onycocaridites*, *Onycocaris* (双爪虾属), *Palaemonella* (拟长臂虾属), *Periclimenaeus* (小岩虾属), *Periclimenes* [包括 *Periclimenes* (s. str.) 和 *Harpilius* 二亚属], *Philarius* (菲隐虾属), *Pontonia* (隐虾属), *Stegopontonia* (盖隐虾属), 共计 50 余种进行解剖分析和系统发育研究。在属内各种的特征不统一时, 以模式种的特征为依据。特征状态的极化即特征分析, 采用了外群比较、内群比较、特征系列比较等方法。已有的研究 (Holthuis, 1950, 1952, 1994; 等等) 表明, 同科的长臂虾亚科较为原始, 为此, 在外群比较时以长臂虾亚科为特征分析的外群最合适; 另外选取真虾类其它类群为辅助外群。特征分析是此研究的基础和关键, 研究结果作者已另文发表 (李新正, 1996)。主要结论有: 身体变得极度侧扁; 体圆柱形或背腹扁平; 额角 (rostrum) 变化多样; 第二触角鳞片 (scaphocerite) 退化; 胸甲 (carapace) 上的齿刺数量趋于减少; 头胸甲颊角区具明显缺刻 (pterygostomial notch); 口前板 (epistome) 具一对大型呈叉状的刺; 大颚触须 (mandible palp) 缺失; 第二小颚内小叶 (endite of maxilla) 及颚足 (maxillipeds) 上的附肢趋于退化; 大颚切齿 (incisor process of mandible) 端部变宽; 第二步足 (second pereopods) 形态变化多样; 第三—五步足 (3rd—5th pereopods) 上的变化; 尾扇 (rhipidura, tail fan) 上的变化。经过反复研究比较, 选择了 80 个特征共计 165 个特征状态作为建立支序图的依据, 见表 1。由于共栖生活中食性特征及与呼吸、体形等有关的特征变化较大, 因而选取的特征较多。特征矩阵如表 2。计算程序采用 Hennig 86 (version 1.5), 在 IBM486 兼容机上运算。程序 options 选取了 'mhennig*' 和 'bb'。

2 结果与讨论

经计算, 'mhennig*' 得到一棵树 (length 350, CI 25, RI 56); 经 'bb' 运算后得到 1 308 棵 'length' 均为 348 的树, 这些树与 'mhennig*' 运算所得树的特征基本相同, 仅在各分支末端各属位置略有变化。本文选取 'mhennig*' 所得树作为支序图 (或称分支图, cladogram) (图 1) 进行分析讨论。由支序图可以看出, 所有 73 个分析单元由 4 个共有新征 (sympomorph) 组成一单系群 (monophyletic group), 即第一触角上鞭与副鞭在基部愈合 (27), 头胸甲无纵缝 (30), 第三颚足无侧鳃 (57), 尾节具 3 对端刺 (77), 证明此亚科成立。从支序图主干上最早分出 *Palaemonella* 和 *Vir + Eupontonia* 两分支共 3 属, 它们原始特征较多, 在形态上最接近长臂虾亚科 (Palaemoninae), 如额角发达, 具大颚须, 身体略侧扁, 附肢特化少, 自由生活等。它们是最原始的隐虾亚科类群。

其余各属以大颚触须缺失 (新征 46) 为共有新征组成一单系群。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, 在亚科共栖类群内是同源的。*Periclimenes* 的两亚属是这些属中最早从主干上分出来的, 不但有许多营自由生活的种, 而且还有众多的种分别与腔肠动物、海绵动物、棘皮动物共栖, 是亚科内种最多 (已被描述约 164 种, 占亚科种的 2/5) 也是形态变化幅度最大的属, 营自由生活的种与 *Palaemonella* 很相似, 共栖的种则发生各种特化。

表2 隐虾亚科各属特征矩阵(特征解释及数字意义见表1,“?”示未知数据)

Tab.2 Distribution of character states in Pontoniinae genera [Unknown states are indicated with “?” (see Tab.1 for description of characters and explanation of character numbers)]

| 属 | 特 征 |
|------------------------|---|
| | 0000000011111111112222222223333333334444444445555555556666666667777777778 12345678901234567890123456789012345678901234567890123456789012345678901234567890 |
| <i>Allopontonia</i> | 00000000000001000000000001001000000100001010000000001000000000022000001000 |
| <i>Atopontonia</i> | 0000000000000101010000010100101000010000010100000000010001100000011000001000 |
| <i>Amphipontonia</i> | 00000000000000010100100111001010000100000101000000001010001100000011000001000 |
| <i>Anapontonia</i> | 100000000000000100010001010011000011010000101010001000010000000000000102011000 |
| <i>Anchiopontonia</i> | 0000000010000001000000011100100100010000001010000000010110000000000221000001000 |
| <i>Anchistus</i> | 00000000100000010000000101001010000107000010100000100101700000000011000001000 |
| <i>Apopontonia</i> | 000000000100001000000110110101000010010001010100000000110011000000110001001000 |
| <i>Araiopontonia</i> | 000000000000010010000000010010000001001000?11100000000010000000000110000000001 |
| <i>Balssia</i> | 0000100000000000010000000010110000001001000?010?01?1?1?1?0?0?00000000?00001000 |
| <i>Carinopontonia</i> | ????????00000000100000001110010100000000000100000000101000?00?00?0000001000 |
| <i>Chacella</i> | 001000000000000001011000111001010010?0?000000101010011011000?00?00000?00001000 |
| <i>Chernocaris</i> | 0000000010000001000001011100100200010100001010?000000001?0000000001110?00002000 |
| <i>Conchodytes</i> | 0000000010000001000001011100100100010100001010100000011110000000001110000001000 |
| <i>Coralliocaris</i> | 10000000000000001000000001001001000100000010101000000001?0000100002000000001000 |
| <i>Coutierea</i> | 000000000000010001100111110010??1000001000?01000?1011011100?000000110?00001000 |
| <i>Ctenopontonia</i> | 100000000000000010000000111001100?0010101001011201101101100000000000000000001000 |
| <i>Dasella</i> | 0000000001000001000000011100101010001000001010000000010110010000001110000001000 |
| <i>Dasycaris</i> | 001001000000000010?0010010101010010000000001010?00?000?1?001000000000?00001000 |
| <i>Diapontonia</i> | 00000000000000100110000000100100000010000001010000000010110010000000220000001000 |
| <i>Epipontonia</i> | 00000000001000001000000000110100000010000001101000001000011000000000000000001000 |
| <i>Eupontonia</i> | 00000000000000010000000001001000000100100000000000000010000000000000000000001000 |
| <i>Exopontonia</i> | 0000000000?00001000100010110100000010000001010200000010110001000000110?00001000 |
| <i>Fennera</i> | 100000000000000000000000001011010010001000010?011?00?00?1?00?000001000?00001000 |
| <i>Hamiger</i> | 00000000001000001010000000110101000010000001010000000010100011000000110000001000 |
| <i>Hamodactyloides</i> | 0000000100000000100000001010010010000000000101010111101100010000001000000001000 |
| <i>Hamodactylus</i> | 00011000000000001000000010100101000000010001011000101101110110001000000?00001000 |
| <i>Hamopontonia</i> | 100000000000000010000000101001010000100000010101000000001000100000000000000001000 |
| <i>Harpiliopsis</i> | 1000000000000000100000000010010010000000000101000000000010000000000000000000001000 |
| <i>Harpilius</i> | 0000000000000000000000000000100100000000000001010000000000100000000000000000001000 |
| <i>Ischnopontonia</i> | 100000000000000010000000101001100001101000010101000000001000000000000000000010001000 |
| <i>Isopontonia</i> | 0000000000?00001000000011100100000010000001010000000000110010010100110000001000 |
| <i>Jocaste</i> | 10000001000000001000000000100100200000000001010100000000100011000002000?00001000 |
| <i>Lipkebe</i> | 0000000000000100011000011110010100000000000?0100001011011?0011000000000?00001000 |
| <i>Mesopontonia</i> | 00001000000100001010000000100101000000100001010000000101100011000000110000001000 |
| <i>Metapontonia</i> | 10000000000000001000100011100101000010000001010100010011110010000000000?00001000 |
| <i>Miopontonia</i> | ????????????????100000001110010011000000001010001101101110000000000000000001000 |

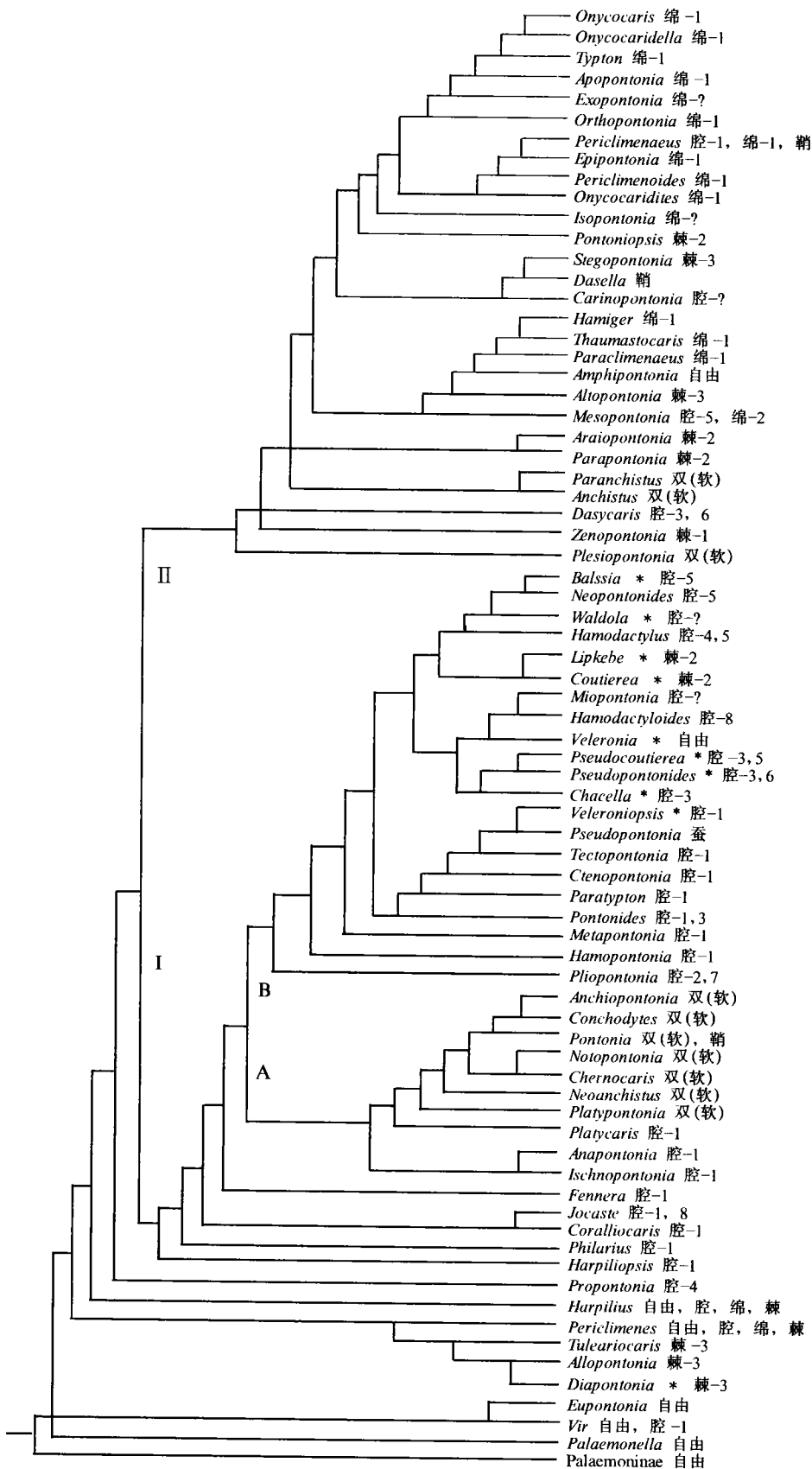


图 1 隐虾亚科属间系统发育关系支序图

Fig.1 Cladogram of the phylogenetic relationships among Pontonine genera

自由: 自由生活 (free-living); 腔-1: 与石珊瑚目腔肠动物共栖 (associated with scleractinian corals); 腔-2: 与海葵目腔肠动物共栖 (asso. with actinarian coelenterates); 腔-3: 与角珊瑚目腔肠动物共栖 (with antipatharian corals); 腔-4: 与海鸡冠目腔肠动物共栖 (with alcyonacean coelenterates); 腔-5: 与柳珊瑚目腔肠动物共栖 (with gorgonacean corals); 腔-6: 与海鳃目腔肠动物共栖 (with pennatulacean coelenterates); 腔-7: 与珊瑚形海葵目腔肠动物共栖 (with corallimorphan coelenterates); 腔-8: 与水螅虫纲腔肠动物共栖 (with hydrozoan coelenterates); 双(软): 与双壳类软体动物共栖 (with bivalve mollusks); 鞘: 与海鞘类被囊动物共栖 (with ascidians (Tunicata)); 绵-1: 与寻常海绵纲动物共栖 (with sponges of the Class Demospongia); 绵-2: 与六放海绵纲动物共栖 (with sponges of the Class Hexactinella); 棘-1: 与海星纲棘皮动物共栖 (with echinoderms of the Class Asteroidea); 棘-2: 与海百合纲棘皮动物共栖 (with echinoderms of the Class Crinoidea); 棘-3: 与海胆纲棘皮动物共栖 (with echinoderms of the Class Echinoidea); 蚕: 与沙蚕共栖 (with nereid worms). * 只在热带美洲分布 (tropic American and neighboring waters only).

Periclimenes 之后的属, 其体形除个别的外基本上已由两侧略侧扁的典型自由生活体形变为圆筒形或平扁形, 标志着在对共栖生活进一步适应的同时游泳能力的降低。它们又分成两大支(图 1 中的 I, II), I 大支包括共有新征为体形平扁形(新征 33)的属。*Harpiliopsis*, *Philarius*, *Coralliocaris-Jocaste*, *Fennera* 等与石珊瑚目腔肠动物共栖的属先后分出; 之后各属又分别以触角刺缺失(新征 39)和两侧第二步足大小明显不同(新征 61)为共有新征而归于两亚支(图 1 中的 A, B)。两亚支基部大多是与石珊瑚目腔肠动物共栖者, 但 A 的端部是与双壳类软体动物共栖的大部分属, 它们的额角平扁, 头胸甲上的齿刺变小, 数目变少或退化掉(新征 23, 26, 37—43); B 的端部则大多是与石珊瑚目之外的腔肠动物共栖的类群, 而且仅分布于热带美洲两岸的 10 属(图 1 中带 * 者)中的 9 个处在这一亚支上, 它们的第二、三颚足外肢和外肢鞭以及第三颚足关节鳃缺失(新征 51, 53, 54, 56, 58)。II 大支包括共有新征为体形圆筒形(新征 32)的属。除基部分出的有几属为与腔肠动物和软体动物共栖者外, 大部与海绵动物和棘皮动物共栖。它们大多额角上的齿趋于退化减少(新征 25, 26), 第三—五步足指节腹面具一附加齿(指节双爪状)(新征 69, 70)。与海鞘类被囊动物共栖者也在此大支上。

由支序图有关参数(太长太杂, 从略)分析, 与宿主有关的新征(1—16)在支序图或各大支、亚支的基部没有分布, 仅出现在各分支的较近端部位置, 证明与同类宿主共栖的隐虾类在演化过程中形态上也发生了相同或相似的变化。

隐虾亚科各属之间的系统发育关系有许多讨论, 如 *Paranchistus*, Holthuis (1952) 将其从 *Anchistus* 中分出时认为二者关系最近; *Philarius* 是由 *Harpilius* 分出的, 并认为两者很相似; *Platycaris* 与 *Pontonia* 很接近; *Jocaste* 由 *Coralliocaris* 分出, 二者关系最近。本文支序图支持上述观点。Bruce 关于 *Ischnopontonia* 与 *Anapontonia* (1966), *Eupontonia* 与 *Vir* (1971), 分别有最近的亲缘关系; *Apopontonia*, *Epipontonia*, *Onycoaridella*,

Isopontonia, *Orthopontonia*, *Miopontonia* 与 *Periclimenaeus*, *Onycocaris* 等与海绵动物共栖的属亲缘关系很近(1977); *Chacella* 与 *Coutierea*, *Pseudocoutierea*, *Veleronia*, *Veleroniopsis*, *Neopontonides*, *Lipkebe*, *Balssia*, *Pontonides*, *Miopontonia*, 分别有较近的亲缘关系(1986)等的意见和观点, 均得到了本文支序图的支持或证明。本文支序图所示的系统发育关系与 Bruce 的一些意见也有一些不尽相同之处。他认为, *Metapontonia* 与 *Pontoniopsis*, *Pontonia*, *Platycaris* 等, 有许多相同的特征(1967), 而在支序图所示的系统发育关系上这些属却离得较远, 甚至不在一个大支上; 关于 *Exopontonia* 与 *Fennera*, *Pliopontonia*, *Platycaris* 相近的看法, 本文支序图所示与之不一。究其原因, Bruce 在讨论属间关系时应用的特征相似性既有原始性状(祖征)的相同又有衍生性状(新征)的相同; 而本文据支序分析原理, 完全利用衍生性状的相同, 即新征的一致来确定系统发育关系, 避免了因异源同形(趋同或平行现象)引起的外形相似而实际上并不同源的现象, 使支序图所示的系统发育关系能够真正反映出属间的亲缘关系。另外的一些学者在发表新属时也对其系统学地位作了讨论。如 Johnson(1967)认为, *Chernocaris* 很接近 *Conchodytes*, 本文支序图所示二者关系与之相似。Chace(1969)认为, *Lipkebe* 与 *Coutierea*, *Pseudocoutierea* 相似, 本文支序图支持了他的观点。Fujino 等(1970)认为, *Araiopontonia* 与 *Parapontonia* 亲缘关系最近, 本文意见与之完全一致。Fujino(1973)认为, *Hamodactyloides* 与 *Hamodactylus* 亲缘关系密切, 作者意见与之相似。Gore(1981)认为, *Veleroniopsis* 与 *Lipkebe*, *Veleronia*, *Pontonides*, *Neopontonides* 有许多共同的特征状态, 从支序图看, 这些属均在一个亚支上。Heard(1986)认为, *Neopontonides principis* 与该属其它种有较大差异而将之单立为 *Pseudopontonides* 属, 从支序图看二者虽在同一较大分支上, 但亲缘关系并不近, 单立一属成立。

3 结论

从上述的分支关系结果可以得出以下推论。

3.1 隐虾亚科的祖先近似于原始的长臂虾亚科, 营自由捕食生活, *Palaemonella* 的现存种为此类祖先的后裔。其后, 有一支开始在腔肠动物中的石珊瑚目种形成的空间中生活, 以便躲避天敌的捕食, 并逐渐适应了这样的环境, 现代 *Periclimenes* 的种特别是营半自由半共栖生活的种便是此类型种的代表。此后, 随着适应共栖生活的本领越来越高, 从 *Periclimenes* 属型中逐渐分化出一些类群, 它们分别向着与石珊瑚外的腔肠动物和其它的能提供更多食物(如分泌粘液)、或能提供更安全的生活空间的、或二者兼有的无脊椎动物共栖的方向发展。可以认为, *Periclimenes* 是隐虾类由自由生活类群向共栖生活类群进化过程中的桥梁, 其它共栖生活的属均是由营共栖生活的 *Periclimenes* 种经过形态和习性上的进一步特化才逐渐达到了目前独立为属的水平。隐虾类目前的系统发育格局, 即绝大多数种营共栖生活, 是 *Periclimenes* 式的祖先经过多元分化以适应与各种各样海洋无脊椎动物宿主共栖, 逐渐发展到了宿主专一性, 对某一类群的宿主动物有了较强的选择和依赖性, 直至其生活史的大部分生活于宿主体内, 从而造成了此亚科现代这种形态分化强烈、生活方式多样、宿主繁杂不一的进化结果。

3.2 首先从 *Periclimenes* 型祖先分化出的隐虾类很可能是与各类腔肠动物, 包括各类珊瑚、海葵、水螅虫等共栖的类群; 与海胆纲棘皮动物共栖者分化出的也较早, 并由之分

化出了与海百合、海星、蛇尾、海参等类棘皮动物共栖的类群；与海绵动物共栖者由支序图判断分化发生得较晚，与 *Palaemonella* 等原始类群比较，形态上的变异也大于与腔肠动物、棘皮动物共栖的属，应是较高等的隐虾类；与双壳类软体动物共栖者显然是由与石珊瑚类共栖的类群演化来的，形态上与 *Palaemonella* 等也差异较大，也是高等的隐虾类。与海鞘类被囊动物共栖者较少(3 属)，其起源可能为与海绵或双壳类共栖的隐虾类祖先，也或许直接由与腔肠动物共栖者分化而出。上述推论可以图 2 表示。

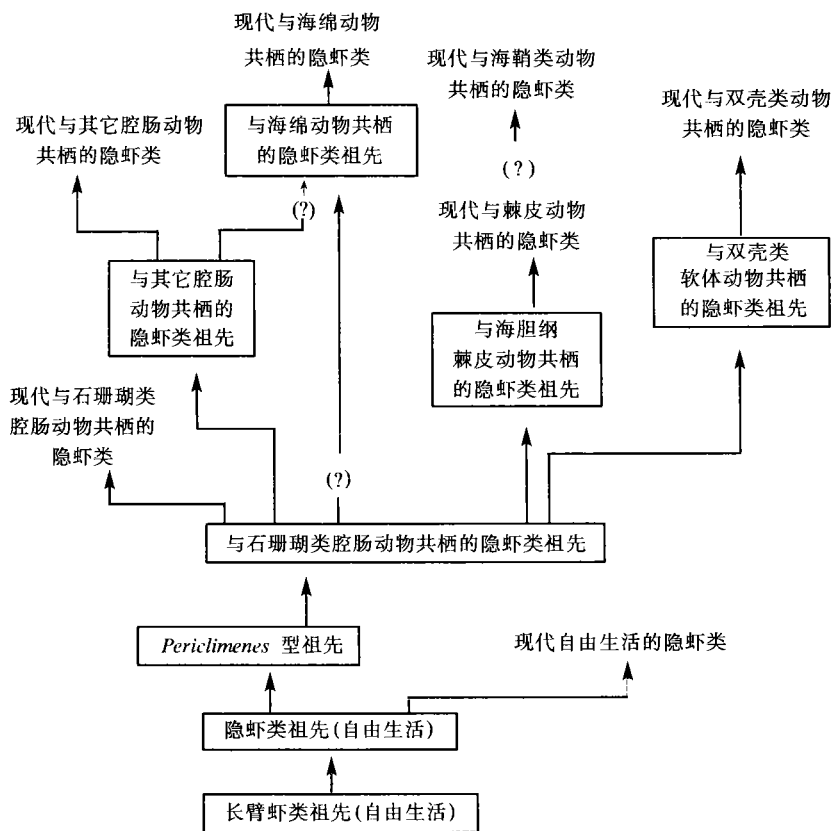


图 2 假想的隐虾类对共栖宿主的适应性进化趋势

Fig.2 Hypothetical pattern of evolutionary trends of Pontoniine groups adapting to their hosts

3.3 从地理分布的演替上看，隐虾类的起源中心应在印度-西太平洋热带水域的珊瑚礁环境，并在这一水域得到了很好的分化与发展。热带美洲的类群则很可能是在古地中海尚开放时大西洋与印度-太平洋相通时由印度-西太平洋水域扩散过去的，其共栖宿主仅涉及腔肠动物和棘皮动物，在形态上较为原始但在某些特征上却很特化，如 *Balssia* 和 *Coutierea* 的体形怪异，*Hamodactylus* 的第二步足指节呈钩状等。

本研究只是对隐虾亚科系统发育的一个最初步的探讨，目前此亚科新种新属仍在以较快的速度被发现，有关的问题需要进一步研究探索。

参 考 文 献

- 李新正, 1993, 海洋科学, 6: 43—48.
- 李新正, 1994, 海洋科学, 1: 42—48.
- 李新正, 1996, 海洋科学, 4: 48—51.
- Bruce, A. J., 1966, *Bull. Mar. Sci.*, 16: 584—598.
- Bruce, A. J., 1967, *Zool. Verh.*, 87: 1—73.
- Bruce, A. J., 1971, *Crustaceana*, 20: 225—236.
- Bruce, A. J., 1977, *Crustaceana*, 32(3): 304—315.
- Bruce, A. J., 1986, *J. Crust. Biol.*, 6(3): 485—490.
- Chace, F. A., 1969, *Crustaceana*, 16: 251—272.
- Fujino, T., 1973, *Crustaceana*, 25(2): 171—180.
- Fujino, T. and Miyake, S., 1970, *OHMU*, 3(1): 1—10.
- Gore, R. H., 1981, *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 94(1): 135—162.
- Heard, R. W., 1986, *J. Crust. Biol.*, 6(3): 471—484.
- Holthuis, L. B., 1950, *Siboga-Expeditie*, 39a(9): 268, 52 figs.
- Holthuis, L. B., 1952, *Siboga-Expeditie*, 39a(10): 254., 110 figs.
- Holthuis, L. B., 1994, The recent Genera of the Caridean and Stenopodidean Shrimps (Crustacea, Decapoda):
With an Appendix on the Order Amphionidacea, National Natuurhistorisch Museum (Leiden), 328 pp.
- Johnson, D. S., 1967, *J. Zool., Lond.*, 153: 499—526.

A PRELIMINARY STUDY ON THE PHYLOGENY OF PONTONIINAE (DECAPODA: PALAEMONIDAE)

Li Xinzhen, Liu Ruiyu (J. Y. Liu)

(Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071)

Abstract In recent years, many new genera were established in the subfamily Pontoniinae, Palaemonidae. In order to approach the position of these genera and the systematic relationships among the genera of the subfamily, a preliminary phylogenetic analysis using cladistics was made in the present paper. 80 morphological characteristics were analysed and 165 characteristic states, including 85 apomorphic conditions, were determined, based on a comparative morphological study and characteristic analysis of 72 genera of all the 75 genera (*Climeniperaeus*, *Exoclimenella* and *Periclimenella* are not included in this study) of this subfamily. 17 of the 72 genera, i.e., *Anchistus*, *Conchodytes*, *Coralliocaris*, *Dasycaris*, *Epipontonia*, *Eupontonia*, *Harpiliopsis*, *Ischnopontonia*, *Jocaste*, *Onycocaridites*, *Onycocaris*, *Palaemonella*, *Periclimenaeus*, *Periclimenes* [including the two subgenera, *Periclimenes* (s. str.) and *Harpilius*], *Philarius*, *Pontonia*, *Stegopontonia*, were studied in detail. 73 OTUs (operational taxonomic units) were identified: every studied genus was regarded as one OTU except *Periclimenes*, for which, the two subgenera, *Periclimenes* (s. str.) and

Harpilius, were regarded as one OTU respectively. Palaemoninae, the other subfamily of Palaemonidae, was selected as the outgroup for the character analysis. The determined apomorphic conditions (see Tab.1) are mainly from the following aspects: 1) variations of the mouthparts (including the mandible, maxilla, maxillipeds and epistome); 2) variations of the apical part of pereopods; 3) variations on the carapace, such as the spines fewer and the surface sculptured; 4) body form, such as the variations from more or less compressed laterally to compressed strongly or, to depressed dorsoventrally; 5) associations with other invertebrates; 6) distributions; 7) variations of rostrum and antenna; 8) variations on the tail fan. According to the apomorphic conditions outlined in Tab.1, the distributions of the characteristic states of the 73 OTUs are shown in Tab.2. The analysis was carried out with Hennig 86 program (version 1.5) to obtain a cladogram of the phylogenetic relationships among the 73 OTUs (Fig. 1). The cladogram shows that the Pontoniinae is a typical monophyletic group, but the systematic position of some genera proposed in recent years, particularly the monotypic ones, needs further study. In accordance with the cladogram, we suppose that: (1) the ancestor of Pontoniinae is a free-living palaemonid shrimp, like the existing primitive groups of subfamily Palaemoninae, and to avoid predator, some early groups hide in the pore spaces formed by scleractinian corals and adapte to this environments, and by diversifying natural selections and multiple differentiation, gradually some groups are associated with certain coelenterate hosts, while other groups adapted to some extent to hosts such as echinoderms, sponges, bivalve mollusks; (2) the genus *Periclimenes* represents a link between the free-living groups and those associated with other invertebrates; (3) it appears the genera associated with sponges and bivalves are more advanced in the evolutionary trunk than the free-living groups and those associated with coelenterates and echinoderms; and (4) the original zoogeographical centre of this subfamily must have been located in some coral reef areas of the tropic Indo-West Pacific waters. The hypothetical pattern of evolutionary trends of pontoniinae groups adapting to their hosts is shown in Fig.2.

Key words Pontoniinae Phylogeny Cladistics Association