柔海胆科(Echinothuriidae)3 个属叉棘 超微结构的研究^{*}

郑婉瑞¹ 肖 $宁^2$ 安建梅¹

(1. 山西师范大学生命科学学院 临汾 041000; 2. 中国科学院海洋研究所 海洋生物分类与系统演化实验室 青岛 266071)

摘要 海胆的叉棘是海胆御敌、清除体表异物的重要器官,其形状在海胆的分类上具有重要意义。 本文通过扫描电子显微镜对西太平洋海山区柔海胆科软海胆属 Araeosoma、兜海胆属 Sperosoma 和 革海胆属 Hygrosoma 的叉棘形态与结构特征进行研究,并提供了柔海胆科属的检索表。结果表明:柔 海胆有三种常见的叉棘形式,三叉叉棘、三叶叉棘和指状叉棘。三叉叉棘和三叶叉棘在 3 个属中均 存在,指状叉棘只在软海胆属中存在,三叶叉棘和指状叉棘的超微结构变化比较细微,三叉叉棘的 超微结构特征具有明显的种属间差异。建议将叉棘的种类和结构作为柔海胆科的分类依据。

关键词 深海;柔海胆;叉棘;形态学;扫描电镜 中图分类号 Q959.268 doi: 10.11693/hyhz20191100207

叉棘是棘皮动物海胆纲和海星纲特有的一种微小 的棘, 尤以海胆纲最为发达, 是海胆御敌、清除体表异 物的重要器官、在海胆壳的棘间、围口部和围肛部最为 丰富(Tamori et al, 2018)。 叉棘的头部通常有 3 个瓣, 但 偶尔有 2 个、4 个或 5 个, 连接在长度不同的柄上, 头 部和柄之间相接可伸缩的颈部(连接部)(Ramalingam et al, 1975)。叉棘的头部和柄部为钙质组成, 表面覆盖很 厚的肌肉组织(吴古远等, 2017), 连接部也由肌肉组织 构成、头部肌肉具有开放或关闭瓣的作用。根据其头部 结构的不同可将叉棘分为4种基本形式:三叉叉棘、三 叶叉棘、蛇首叉棘和球形叉棘(廖玉麟, 1982), 每种叉棘 都有不同的大小和形状的变化、其形状是海胆的分类 上的重要特征(由香莉, 2003)。Brosseau 等(2003)利用扫 描电镜对柄头帕海胆近似种的叉棘结构进行了详细的 描述;吴古远等(2017)通过扫描电镜研究了刻肋海胆科 的四种叉棘、证明叉棘的超微结构在刻肋海胆科中具 有明显的种间差异; Tamori 等(2018)研究了喇叭毒棘海 胆球形叉棘的结构及作用机制。但目前专门针对深海柔 海胆叉棘的研究还是较少。

柔海胆科(Echinothuriidae)隶属于棘皮动物门 (Echinodermata) 海胆纲 (Echinoidea) 柔海胆目 (Echinothurioida)(Kroh et al, 2010), 包含7属52种。当 中除了囊海胆属 Asthenosoma 的种类主要分布在沿岸海 域、其余完全为半深海或深海种。柔海胆类具有柔软的 壳体与薄的重叠的骨板很容易与其它海胆区分、与其 它海胆相比, 它们壳体又宽又低, 被捕获时, 壳体通常 会完全塌陷变扁平(Anderson, 2013, 2016)。由于水压等 原因、采集的柔海胆标本经常破损、因此仅凭柔海胆的 外部形态及步带、间步带、顶系和管足孔等特征难以较 准确的进行分类工作。叉棘在柔海胆中非常丰富、有着 不同的数量、大小和形状(Mortensen, 1935), 且特征明显, 可以为分类学提供更有效的数据。柔海胆叉棘的有四种: 三叉叉棘、三叶叉棘、指状叉棘和蛇首叉棘,真正的球 形叉棘在任何柔海胆中均未发现(Mortensen, 1935), 蛇 首叉棘非常罕见、指状叉棘为软海胆属 Araeosoma 所特 有的(Mortensen, 1903; Mooi et al, 2004)。目前已有的柔海 胆叉棘描述大多为文字描述以及手绘的方式,难以清楚 的展现柔海胆叉棘的细微结构。本研究采用扫描电子显

^{*} 中国科学院战略生物资源计划, KFJ-BRP-017-38 号; 中国科学院战略性先导 A 类专项, XDA22050203 号。郑婉瑞, 硕士 研究生, E-mail: 1670772386@qq.com

通信作者: 肖 宁, 博士, E-mail: xiaoning@qdio.ac.cn; 安建梅, 硕士生导师, 教授, E-mail: anjianmei@sxnu.edu.cn 收稿日期: 2019-11-07, 收修改稿日期: 2020-01-27

微镜的方式获得柔海胆科软海胆属 Araeosoma、兜海胆属 Sperosoma 和革海胆属 Hygrosoma 海胆叉棘的超微结构,丰富了柔海胆叉棘的研究。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验样品分别采自西太平洋南海蛟龙海山区、雅 浦海山区、马里亚纳海山区、卡罗琳海山区,采集方 式为潜水机器人(remotely operated vehicle, ROV),采 集时间从 2014 年至 2019 年。海胆采集后用海水冲净 表面异物,用 75%的乙醇固定备用。实验样品具体采 集信息(见表 1)。

Та

1.2 实验方法

在解剖镜下找到完整的海胆叉棘,用镊子小心 取下,浸泡于95%的乙醇中备用。将取到的叉棘置于 培养皿中,加入 10%的次氯酸钠溶液,没过叉棘,以 分离和移除瓣膜中的肌肉组织。根据不同浸泡效果可 适当调节浸泡时间,叉棘不同浸泡时间不同,浸泡过 程中不时在显微镜下观察,以免浸泡过度。待叉棘表 面的肌肉组织溶解完全后,蒸馏水清洗2遍酒精清洗 1遍,清洗过程中注意不要损坏叉棘。将清洗后的叉 棘置于碳导电双面胶带上(15mm),干燥,喷金。在扫 描电子显微镜(Hitachi-3400N)下找到目标叉棘,观察 单个瓣以及整体的形态与结构特征,并拍照记录。

	表 1	实验海胆的采集信息	
h 1	The informati	on of the sample collection	for the stud

Tab.1 The information of the sample concerton for the study							
种名	采集号	站位	经度	纬度	水深(m)		
方格软海胆 Araeosoma tesselatum	Y30154	FX-Dive21	137°47′E	8°51′N	307—381		
两瓣软海胆 Araeosoma bidentatum	M8039	FX-Dive 224	140°04′E	10°36′N	805		
软海胆 Araeosoma sp.	YM014	FX-Dive58	139°19′E	11°19′N	361		
精美软海胆 Araeosoma leptaleum	YM131	FX-Dive64	139°21′E	11°18′N	416		
蹄棘革海胆 Hygrosoma cf. hoplacantha	C135	FX-Dive137	140°07′E	10°35′N	1309		
隐兜海胆 Sperosoma obscurum	M5495	FX-Dive 222	140°09′E	10°04′N	1724		

2 结果

不同海胆因栖息环境与生活习性的不同,海胆 叉棘的种类和结构存在明显的分类特征。而海胆叉棘 的连接部与柄部基本相同,因此本研究以海胆叉棘 的头部为主。

2.1 三叉叉棘

三叉叉棘在柔海胆中较丰富,并且有许多不同 的大小和形状。其基本特征为瓣具有复杂的网状结构, 基部膨大呈三角形,闭合时整体呈锥形。

隐兜海胆 Sperosoma <u>obscurum</u> 具有一个类型的 三叉叉棘,为简单的叶形,其基部向上渐窄,近顶端 微宽;瓣狭长,不内卷;闭合时仅末端与 1/2 的瓣相 接, 半封闭(图 1a, b), 有的边缘具刺状凸起(图 3a), 有的边缘无刺状凸起(图 3b)。

两瓣软海胆 Araeosoma bidentatum 具有三个类型 的三叉叉棘。较大的三叉叉棘瓣具龙骨,有强烈的内 卷;顶端宽度约为基部的 2/3,边缘深波状;颈部细 长于 2/3 处向外凸起,长度约为整体的 1/3;闭合时首 尾在铰合部连接,中间不相连,内部包被空间(图 1c, 图 3c)。中等的三叉叉棘瓣狭长,不内卷边缘无锯齿; 基部向上渐窄,闭合时瓣全部相接,仅近基部微开口 (图 1d,图 3d)。较小的三叉叉棘仅由两瓣组成,瓣短 而粗,边缘无锯齿,不内卷;闭合时瓣全部相接,仅 近基部微开口(图 1e)。



图 1 三叉叉棘(2-1) Fig.1 Tridentate pedicellariae (Part 1 of 2) 注: a—b: 隐兜海胆 Sperosoma obscurum; c—e: 两瓣软海胆 Araeosoma bidentatum; f—g: 方格软海胆 Araeosoma tesselatum

方格海胆 Araeosoma tesselatum 具有三个类型的三 叉叉棘。大的三叉叉棘瓣有强烈的内卷,中间窄;顶端 边缘深波状,宽度约为基部一半,颈长约为整体的 1/2; 闭合时,首尾在铰合部连接,中间不相连,内部包被空 间(图 1f)。中等的三叉叉棘顶端稍宽越为基部的一半, 边缘无锯齿;颈部短,约为整体的 1/4;瓣具龙骨,内卷; 闭合时首尾在铰合部连接,在中间约有 1/3 的开口(图 1g,图 3e)。小的三叉叉棘无头颈之分,瓣狭长,基部向 上渐窄,约1/3处停止;边缘无锯齿,不内卷(图3f)。

软海胆 Araeosoma sp.具有两个类型的三叉叉棘。 大的三叉叉棘瓣强烈内卷;顶端宽约为基部的 1/3, 边缘深波状;颈狭长,长度约为整体的 1/2;闭合时 首尾在较合部连接,中间不相连,内部包被空间(图 2a,图4a)。小的三叉叉棘瓣宽,无头颈之分,具龙骨; 边缘无锯齿,不内卷;闭合时瓣全部相接,仅近基部 微开口(图 2b,图 4b)。



图 2 三叉叉棘(2-2)

Fig.2 Tridentate pedicellariae (Part 2 of 2)

注: a—b: 软海胆 Araeosoma sp.; c: 精美软海胆 Araeosoma leptaleum; d—e: 蹄棘革海胆 Hygrosoma cf. hoplacanth



图 3 三叉叉棘的瓣(2-1)

Fig.3 Tridentate pedicellariae valves (Part 1 of 2)

注: a—b: 隐兜海胆 Sperosoma obscurum; c—d: 两瓣软海胆 Araeosoma bidentatum; e—f: 方格软海胆 Araeosoma tesselatum

精美软海胆 Araeosoma leptaleum 具有两个类 型的三叉叉棘。第一种三叉叉棘具不同大小, 瓣宽, 边缘深波状具龙骨, 不内卷; 基部向上渐窄, 闭合 时瓣全部相接, 完全封闭(图 2c, 图 4c)。第二种三 叉叉棘瓣狭长, 基部向上渐窄, 边缘无锯齿, 不内 卷(图 4d)。

蹄棘革海胆 Hygrosoma cf. hoplacantha 具有两个 类型的三叉叉棘。较大的三叉叉棘瓣狭长,内卷;顶 端宽度约为基部的 1/4 倍,边缘无锯齿,内凹;颈部 狭长约为顶端长的 3 倍;闭合时首尾在铰合部连接, 中间不相连,内部包被空间(图 2d,图 4e)。较小的三 叉叉棘内卷,顶端勺子状,宽度约为基部的 1/3 倍; 颈部狭长,约为顶端长的 1.5 倍;闭合时首尾在铰合 部连接,中间不相连,内部包被空间(图 2e,图 4f)。



图 4 三叉叉棘的瓣(2-2) Fig4 Tridentate pedicellariae valves (Part 2 of 2) 注: a—b: 软海胆 Araeosoma sp.; c—d: 精美软海胆 Araeosoma leptaleum; e—f: 蹄棘革海胆 Hygrosoma cf. hoplacanth

2.2 三叶叉棘

三叶叉棘是最小的叉棘, 在柔海胆科中变化不 大, 具短而宽的瓣, 每瓣呈叶片状, 顶端弯曲略内凹, 边缘密布规则的栅栏状锯齿, 排列紧密; 瓣充满了极 其密集和复杂的网状结构(Agassiz, 1879); 基部窄顶 端宽; 闭合时在顶端不相接, 内部包被空间(图 5a)。 隐兜海胆 *Sperosoma obscurum* 的三叶叉棘内部有竖 向支架呈"Y"字形, "Y"字形横向支架连向瓣两侧边 缘,边缘内凹(图 5b)。两瓣软海胆 Araeosoma bidentatum 三叶叉棘内部有竖向支架呈"工"字形,上 下同宽,"工"字形横向支架连向瓣两侧边缘,边缘内 卷(5c)。蹄棘革海胆 Hygrosoma cf. hoplacantha 的三 叶叉棘内部有竖向支架呈"Y"字形,"Y"字形横向支 架连向瓣两侧边缘,边缘内卷(图 5g)。其余物种内部 无"工"字形或"Y"字形支架,瓣两侧连接部较多,边 缘均内卷且有网状结构(图 5d, e, f)。



图 5 三叶叉棘 Fig.5 Triphyllous pedicellariae

注: a—b: 隐兜海胆 Sperosoma obscurum; c: 两瓣软海胆 Araeosoma bidentatum; d: 方格软海胆 Araeosoma tesselatum; e: 软海胆 Araeosoma sp.; f: 精美软海胆 Araeosoma leptaleum; g: 蹄棘革海胆 Hygrosoma cf. hoplacanth

2.3 指状叉棘

指状叉棘为软海胆属 Araeosoma 所特有的 (Mortensen, 1903; Mooi et al, 2004), 瓣发达, 形稍精 致,因具毒囊可能是球形叉棘变形。本研究的样品在 采集过程和保存过程中或多或少有些损伤,所以本 实验只在两瓣软海胆 Araeosoma bidentatum 中发现了 指状叉棘。其具有 6 个瓣, 瓣精美, 形狭长, 顶端呈 匙状, 其边缘类似牙齿的形状(图 6)。



图 6 两瓣软海胆的指状叉棘 Fig.6 Dactylous pedicellariae of Araeosoma bidentatum

3 讨论

3.1 叉棘在柔海胆科属间的差异比较

见表 2。本实验共取得了三种叉棘形式: 三叉叉 棘、三叶叉棘和指状叉棘。三叉叉棘和三叶叉棘在3 个属所有标本中均取得, 兜海胆属 Sperosoma 三叉 叉棘形状较原始、为简单的叶形、边缘无内卷、瓣 上或多或少布满了复杂的网状结构,有的凸起成刺 状、闭合时瓣全部相接、仅近基部微开口(图 1a, b)。 软海胆属 Araeosoma 三叉叉棘除简单的叶形之外(图 1d), 还有的发展成复杂的形式(图 1c), 具内卷, 深 波状的瓣;从一个仅基部有点开放和扩大的封闭锥 形体结构发展成内部包被空间的锥形体结构。革海 胆属 Hygrosoma 较小的三叉叉棘顶端具有典型的勺 子状, 高度复杂, 边缘内卷, 闭合时内部包被空间。 由此可见、三叉叉棘的超微结构特征具有明显的属 间差异。三叶叉棘典型叶片状(图 5), 在柔海胆科中 变化较小,顶端弯曲略内凹,边缘密布规则的栅栏 状锯齿, 排列紧密; 瓣充满了极其密集和复杂的网 状结构。指状叉棘是软海胆属的典型叉棘(图 6)、比 较罕见、本研究只在两瓣软海胆 Araeosoma bidentatum 中取得,一般具有4或5个瓣(少数具6 个瓣), 瓣精美, 形狭长, 顶端呈匙状, 其边缘类似 牙齿的形状、变化细微。

Tub.2 The unreferences of the pedicentariae						
类型	兜海胆属	软海胆属	革海胆属 //			
	Sperosomu	Araeosoma	nygrosoma			
三叉叉棘	简单的叶形, 边 缘无内卷, 闭合 时瓣全部相接, 仅近基部微开口	两个类型, 一种 为简单的叶形; 一种为复杂的 形式, 瓣内卷, 内部包被空间	较小的叉棘顶 端具典型的勺 子状,高度复 杂,边缘内卷, 闭合时内部包 被空间			
三叶叉棘	柔海胆科的典型 结构	柔海胆科的典 型结构	柔海胆科的典 型结构			
指状叉棘	无	有	无			

表 2 海胆叉棘差异 Tab 2 The differences of the pedicellariae

3.2 三叉叉棘在软海胆属种间的差异比较

从我们的研究中,可以看出三叉叉棘的种类与 结构在软海胆属种间差异明显,特别是复杂形式的 三叉叉棘边缘、顶端与基部宽的比和颈长。如:两瓣 软海胆 Araeosoma bidentatum 顶端宽度约为基部的 2/3,边缘深波状,颈长约为整体的 1/3(图 1c,图 3c)。 方格软海胆 Araeosoma tesselatum 较大的三叉叉棘顶 端宽度约为基部 1/2,边缘深波状,颈长约为整体的 1/2(图 1f)。较小的三叉叉棘顶端宽越为基部的 1/2,边 缘无锯齿,颈长约为整体的 1/4(图 1g,图 3e)。软海 胆 Araeosoma sp.顶端宽约为基部的 1/3,边缘深波状; 颈长约为整体的 1/2(图 2a,图 4a)。精美软海胆 Araeosoma leptaleum 仅具简单叶形,无复杂的三叉叉 棘等。

4 结论

本文通过扫描电子显微镜对西太平洋海山区柔 海胆科软海胆属 Araeosoma、兜海胆属 Sperosoma 和 革海胆属 Hygrosoma 的叉棘形态与结构特征进行了 研究。描述了 3 种叉棘的形态特征,提供了叉棘整体 与单个瓣结构的电镜图,并比较了叉棘在柔海胆科 属间和种间的差异。结果表明:叉棘的种类和结构可 以作为柔海胆科的重要分类依据,特别是三叉叉棘 的超微结构。为今后柔海胆科的分类工作提供了有效 数据。由于我们目前只采集到了柔海胆科三个属的标 本,该科另外四个属的叉棘结构仍需进行进一步的 比较研究。

致谢 感谢台湾自然科学博物馆生物学组李坤瑄老师在实验过程中的指导以及文章撰写中的建议,感谢中国科学院实验海洋生物学重点实验室刘伟老师 在扫描电镜拍摄中给予的帮助, 谨致谢忱。

参考文献

- 由香莉,2003. 黄、东海海胆分类学研究. 青岛: 中国科学院研 究生院(海洋研究所)硕士学位论文,6
- 吴古远, 付婉莹, 姚 旺等, 2017. 刻肋海胆科 4 种海胆叉棘 超微结构的研究. 海洋湖沼通报, (4): 134—138

廖玉麟, 1982. 海胆生物学概况. 水产科学, (3):1-8

- Agassiz A, 1879. Preliminary report on the Echini of the Exploring Expedition of H.M.S "Challenger". Sir C. Wyville Thomson Chief of Civilian Staff. Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences, 6: 190–212
- Anderson O F, 2013. A review of New Zealand and southeast Australian echinothuriinids (Echinodermata: Echinothuriidae) with descriptions of seven new species. Zootaxa, 3609(6): 521-567
- Anderson O F, 2016. A review of New Zealand and southeast Australian echinothurioids (Echinodermata: Echinothurioida) excluding the subfamily Echinothuriinae—with a description of a new species of *Tromikosoma*. Zootaxa, 4092(4): 451—488
- Brosseau O, Eléaume M, 2003. Morphometric analysis of pedicellariae in *Stylocidaris affinis* (Philippi, 1845) (Echinodermata, Echinoidea, Cidaridae) using scanning electron microscopy (SEM). In: Echinoderm Research 2001: Proceedings of the 6th European Conference on Echinoderm Research, 137—142

- Kroh A, Smith A B, 2010. The phylogeny and classification of post-Palaeozoic echinoids. Journal of Systematic Palaeontology, 8(2): 147–212
- Mooi R, Constable H, Lockhart S et al, 2004. Echinothurioid phylogeny and the phylogenetic significance of Kamptosoma (Echinoidea: Echinodermata). Deep Sea Research II: Topical Studies in Oceanography, 51(14—16): 1903—1919
- Mortensen T, 1903. The Danish Ingolf-Expedition 1895-1896. Vol.4, No.2. Echinoidea, pt.1. Bianco Luno, Copenhagen, 198pp.page(s): 53, 63-64
- Mortensen T, 1935. A Monorgraph of the Echinoidea, 2 (Bothriocidaroida, Melonechinoida, Lepidocentroida and Stirodonta). Copenhagen: Mortensen Th, pp.101–102 text-figs., 89pls
- Ramalingam K, Ravindranath M H, Krishnan R, 1975. Histochemical studies of pedicellaria of an echinoid, Salmacis bicolor. Acta Histochemica, 52(2): 222–230
- Smith A B, 2013. Key to genera of Echinothuriidae. In: Smith A B, Kroh A eds. The Echinoid Directory. World Wide Web Electronic Publication, available online at http://www. nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/echinoid-dire ctory/taxa/taxon.jsp?id=884
- Tamori M, Koki J, Motokawa T, 2018. Dumbbell-shaped ossicles discovered in pedicellaria of flower sea urchins. Zoological Science, 35(1): 92–98

STUDY ON ULTRASTRUCTURE OF PEDICELLARIAE OF THREE GENERA IN FAMILY ECHINOTHURIIDAE

ZHENG Wan-Rui¹, XIAO Ning², AN Jian-Mei¹

(1. School of Life Science, Shanxi Normal University, Linfen 041000, China; 2. Department of Marine Organism Taxonomy and Phylogeny, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China)

Abstract The pedicellariae of sea urchins can defend the invader and remove foreign matters on the surface. The shape of pedicellariae is one of the key characters for classification. The morphology characteristics of pedicellariae of *Araeosoma*, *Sperosoma* and *Hygrosoma* in the western Pacific Ocean were studied by scanning electron microscope. A key to the genus of the Echinothuriidae was provided. Three common forms of pedicellariae in Echinothuriidae were recognized: tridentate pedicellarias, triphyllous pedicellarias, and dactylous pedicellarias. Tridentate pedicellarias and triphyllous pedicellarias occur in all three genera. In addition, dactylous pedicellarias was found in *Araeosoma* only. The ultrastructure of triphyllous pedicellarias and dactylous pedicellarias changed slightly. The ultrastructural characteristics of tridentate pedicellarias were obviously different among species and genera. It is suggested that the type and structure of pedicellariae should be taken as the basis for the classification of the Echinothuriidae.

Key words deep sea; echinoids; pedicellariae; morphology; SEM

附录 柔海胆科属的检索表(改自 Smith, 2013	3)
1. 步带管足孔在口面与反口面均为三列	
- 步带管足孔在口面形成不规则的一列, 一些在壳顶排列成三列	
2. 步带靠外侧的次级板大并且和侧辐缝合线相接。赤道部步带区几乎与步带间区	一样宽
- 步带次级板小,并且不与侧辐缝合线相接。赤道部步带区小于间步带区	······革海胆属 Hygrosoma Mortensen, 1903
3. 鳃缺失或退化。步带初级板通常不分裂	··脆海胆属 Tromikosoma Mortensen, 1903
- 具鳃。步带初级板分裂成有孔区和无孔区	······· 兜海胆属 Sperosoma Koehler, 1897
4. 大疣在口面间步带的侧辐边缘与中央区丰富。步带区具大疣	
- 口周围间步带侧辐边缘没有明显的大疣。大疣在步带和间步带的中央区缺失。	围口部步带区的孔对单列
	… 脻 海胆属 Hapalosoma Mortensen, 1903
5. 围口部管足孔对成四行排列。生殖孔在生殖板外侧膜隙中	
- 围口部管足孔对成双行排列。生殖孔在生殖板内	·······囊海胆属 Asthenosoma Grube, 1868
6. 具蛇首叉棘。间步带板间的膜隙仅在口面明显	秃海胆属 Calveriosoma Mortensen, 1934