

唇口目苔藓虫群体早期发育的演化意义

I. 软壁亚目膜孔苔虫科和琥珀苔虫科的 群体早期发育特点及一新属、六新种*

刘锡兴 尹学明 夏 娃

(中国科学院海洋研究所)

苔藓动物的群体是由生理上互相连系、以无性繁殖方法复制的称之为个虫的成员组成。幼虫变态后,绝大多数苔藓虫形成构成群体基础的单一个虫,称为初虫,这些单一的初虫通常为一摄食个虫,有时则为形态多样的无摄食功能的空个虫;另一些幼虫变态后则形成 2 个、3 个或 5 个个虫,称之为初虫群,初虫群的每一个体均为摄食个虫。绝大多数苔藓虫群体都由单一的初虫或初虫群以无性出芽而成,只有极少数苔藓虫群体由休眠芽产生或由裂殖方式产生。按照苔藓动物学关于群体性质的一般概念,每一群体由若干类型的个虫和多个虫部分构成,而某些群体还包括个虫外部分。个虫是无性繁殖产生、分别执行如摄食、生殖、支撑、保护等主要生理或结构功能的自然连系的形态单位。多个虫部分包括既存个虫界限外面生长的连续体壁层及其包裹的体腔,随着群体发育,它们便成为个虫之一部分。个虫外部分在群体整个生命期间都位于个虫界限之外,包括体壁(有骨骼层或无骨骼层)、非体壁之一部分的骨骼以及相邻的体腔。群体是一个可与单体动物相比拟而与环境相互作用的完整生命机体,一般说来,群体是均匀一致的。组成群体的成员除初虫或初虫群是以有性生殖方式产生外,所有其他部分都是由细胞生理上连续的有丝分裂和非细胞部分的分泌作用产生的。如果假定它们的基因是均匀性的,那么就可以说在一群体内的个虫在形态上是同一的,然而一苔藓动物群体内的个虫在某些特征上通常是不同的。一群体内表征上不同的个虫表达了那些未必反映基因差异的形态变异,任一群体所显示的这种非遗传变异都可归于下述诱发群体内形态变异的四个非遗传因素:个虫和个虫外结构的个体发育、群体发育(或群育)、多形结构和微环境。

1. 个体发育

个体发育变异是源自一个虫(或群体内任一个虫外部分)在发育过程中所产生的变化;这些变化在个虫整个生命期间可以是连续的,也可不连续。图 1 表示一假定的苔藓动

* 中国科学院海洋研究所调查研究报告第 3159 号。

国家自然科学基金资助项目(No. 39670100)和中国科学院生物区系特别支持费资助项目。

收稿日期:1998 年 2 月 9 日。

物群体在群育重复带内个虫形态、个体发育的式样。在左图所示的个虫列中,从生长缘到充分发育的形态 A,个虫骨骼量在指向始端的梯度上逐渐增长,并有若干中间形态类型;与生长缘相同间距的个虫形态相同,因为该图假定无多形差异和微环境差异;随着群体生长(如图 1 右图所示),具有原初形态或中间形态的个体全部变成形态 A,但未进一步个体发育的个体除外。从图 1 可知,个体发育变化在绝大多数苔藓动物一群体范围内都是可以识别的,识别的标志是个虫长宽和复杂度沿着一梯度方向增加,这一梯度是以一始端方向从生长缘伸向初虫。随着群体发育,较年幼而复杂度较低的个虫成长为年长而复杂度较高的个虫(个虫形态 A)。因此,个虫和个虫外部分在指向始端的个体发育阶段的个虫列中构成了一连续记录,而每一个虫列的始端个虫都经历了这些个体发育阶段。

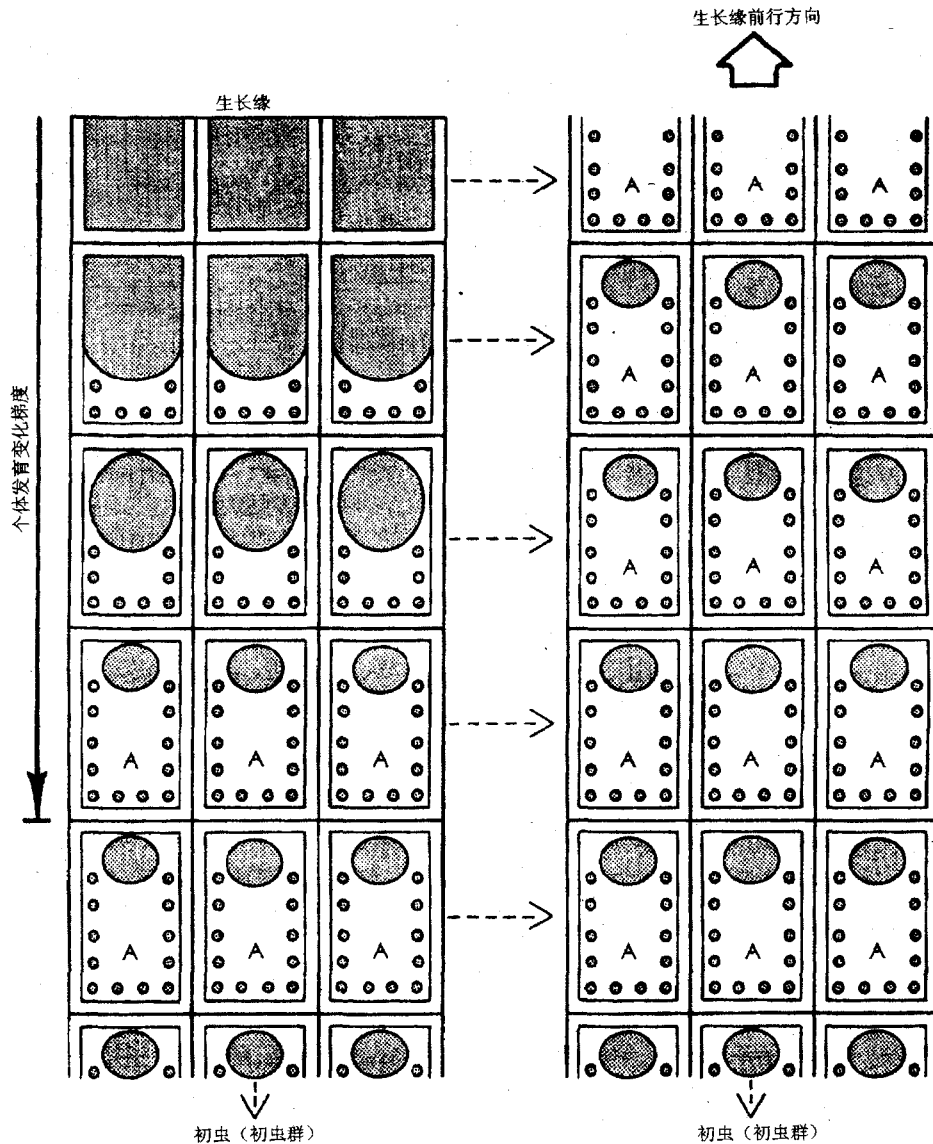


图 1 群体形态变异,示一假定的苔藓动物群体在群育重复带内个虫形态个体发育差异的式样(Boardman *et al.*, 1983)

2. 群体发育

群体发育(或群育)是个虫无性世代和与其一起构成一群体个虫外部分的连续发育过程。大多数苔藓动物的群体涉及接续在初虫或初虫群之后的个虫世代之间的个虫大小和复杂度方面的形态差异。这些形态差异定义为群体变化初生带;在其末端群育变化初生带发育出一个能使个虫无限重复的式样,即群育重复初生带。图2表示一假定的苔藓动物群

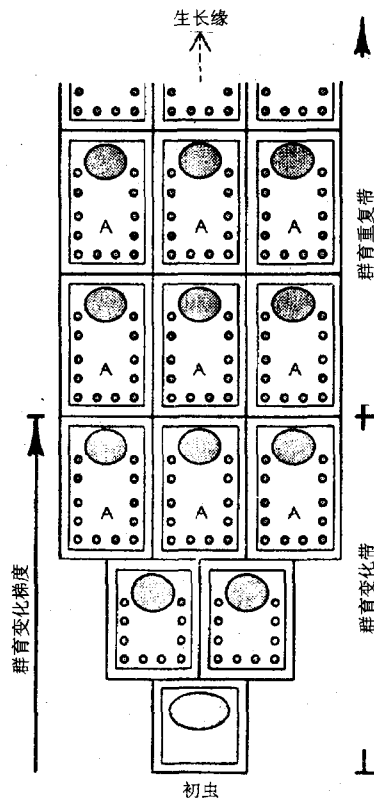


图2 群体形态变异,示一假定的苔藓动物群体在变化带内个虫形态群育差异的式样(Boardman *et al.*, 1983)

体在群育变化带内个虫形态群育差异的式样。从图2可知,在从初虫指向个虫形态A的个虫形态变化梯度上,中间有一居间形态的无性世代;隶于同一世代的个虫形态相同,因为该图中假定无多形差异和微环境差异。随着群体生长,该变化带内的个体保留它们同世代个虫所特有的形态。群育变化初生带通常只有离初虫末端很近的几个个虫世代,初生带几个个虫世代之间有明显的形态差异。因此,在一个变化带内,在指向末端的个虫列中每一世代的个虫都具有该个虫世代所特有的形态特征。群育重复初生带内产生大量的形态重复的个虫。在某些苔藓动物中,一群体在群育重复初生带的末端可发育出群育变化次生带;在群育变化次生带的末端还可发育出一群育重复次生带,在群育重复次生带内有无限重复的个虫式样,这些个虫式样既可与群育重复初生带的相似,也可与其不同。群育变化次生带和群育重复次生带可为正常出芽类型的一部分,如某些唇口目苔藓虫的前出芽;也可受微环境事件的刺激,如许多狭唇类所共有的群体内螯生成斑块。

3. 多形结构

多形结构是群体内个虫形态的不连续变异,可存在于群育变化带同一个虫世代内,或存在于群育重复带内同一个虫世代的任何个虫内。图3表示一假定的苔藓动物群体在群育重复带内个虫形态的多形差异。从图3可知,隶于同一个虫世代的个虫形态为A或B,两者之间无中间形态类型。多形也可存在于某些种的群育变化带内。多形结构是唇口目苔藓虫最普遍和最复杂的形态分化现象,例如育卵室(=卵胞)存在于大多数唇口目苔藓虫群体的某些个虫上,各种类型的鸟头体(avicularia)和空个虫(kenozooids)是唇口目苔藓虫群体中最普遍的特化个体,它们不仅在结构上,而且在功能上都明显不同于群体内其他个虫。

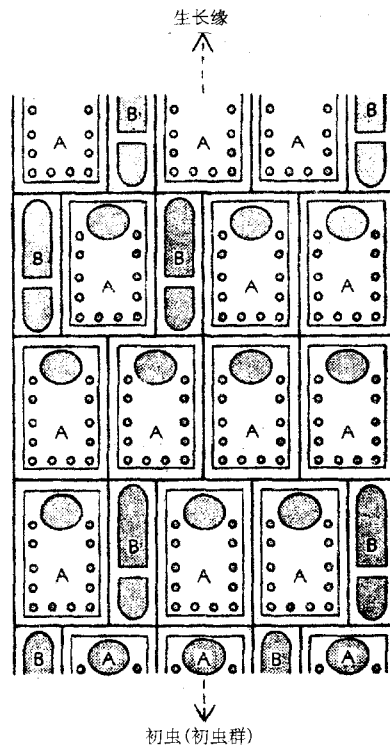


图3 群体形态变异,示一假定的苔藓动物群体在群育重复带内个虫形态的多形差异(Boardman *et al.*, 1983)

4. 微环境

群体内个体的表型(即个虫形态)是基因型和群体所处环境之间不断相互作用的结果;在群体生长全过程中,在特定的时空内,这一相互作用过程都表达在群体之中。群体内微环境变异是不能用个体发育变异、群育变异或多形结构来解释的,而仅是由于环境作用而产生的群体内变异。这种形态变异可出现在群体某一个或若干个部位上,也可出现于分散的个别个虫上。图4表示一假定的苔藓动物群体在群育重复带内个虫形态的微环境差异。从图4可知,属于同一个虫世代的个虫形态变化较小,所有个虫形态饰变皆属A型,个虫极端形态之间的差异与障碍附近的生长有关,可用来解释群体内形态变异(但影响整个群体)的环境因素并不多。目前已发现的微环境因素为:由于群体本身生长所引起的拥

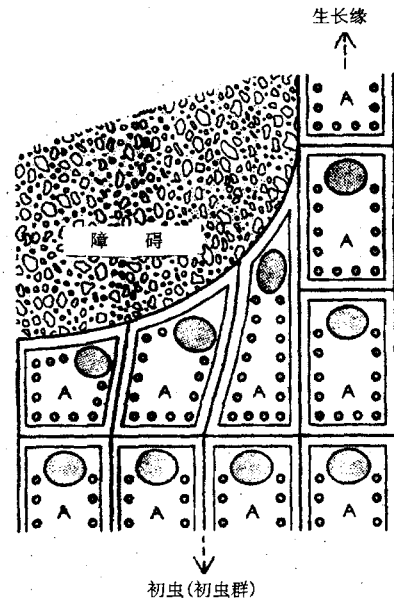


图4 群体形态变异,示一假定的苔藓动物群体在群育重复带内个虫形态的微环境差异(Boardman *et al.*, 1983)

挤,或由于其他生物竞争生长所引起的拥挤和附着基的不规则,以及由于群体本身或其他生物的覆盖、不同的扰乱及各种各样的破损、钻孔、不同的沉积物积聚等。温度、盐度和光照强度的差别、忍耐力、营养和其他环境因子都已证明会影响个虫形态,但这些因素对群体内形态变异的作用目前尚未弄清楚。微环境变异可识别为个虫之间的不规则差异或梯度差异,这些差异未必在一群体内重复出现。不规则差异可存在于群体任何一处。梯度差异可出现于群育变化带内隶于同一世代的个虫上,或出现于群育重复带相同或不同个虫世代(但同一个体发育阶段)内。

图1—4中,在一假定的苔藓动物群体所见到的把群体内形态变异人为地限定为单一式样的情况在真正的苔藓动物群体中可能是从来不会出现的。图1—4中的四种式样通常是综合出现的,但能归结于每一变异源的差异是可以分别识别的。图5表示一假定的苔藓动物群体内个虫形态的个体发育差异、群育差异、多形结构和微环境差异的综合式样;图中所示个虫形态A,B的空间排列是为了便于比较(尽管彼此相似的式样存在于裸唇纲某些类群中);在实际群体内,多形在该出芽类型中是交杂的。应当指出,没有两个个虫(即使是两个隶于相同多形和相同个虫世代的个虫)所示的形态特征是相同的。如图5所示,形态个体发育差异和形态群体发育差异都会存在于与出芽方向平行的个虫列中。在大多数苔藓动物中,个体发育差异的标志是复杂度向始端逐渐增大,而群体发育差异的标志则是复杂度向末端逐渐增大,由于出芽的顺序特性,这两种差异都具有相对的时度意义。由多形结构和微环境差异产生的群体变异未必是有顺序性的。

上述的假定例子以及对具体群体的大多数研究都始终强调个虫体壁(尤其是其骨骼层)的形态变异式样。个虫器官的形态变异式样可能不完全与体壁的变异式样一致。例如在裸唇类(Gymnolaemates)和狭唇类(Stenolaemates)中,触手冠及其相关器官的周期性退化和再生能使诸如触手冠长度之类的性状从生长端向始端的个体发育梯度出现周期性

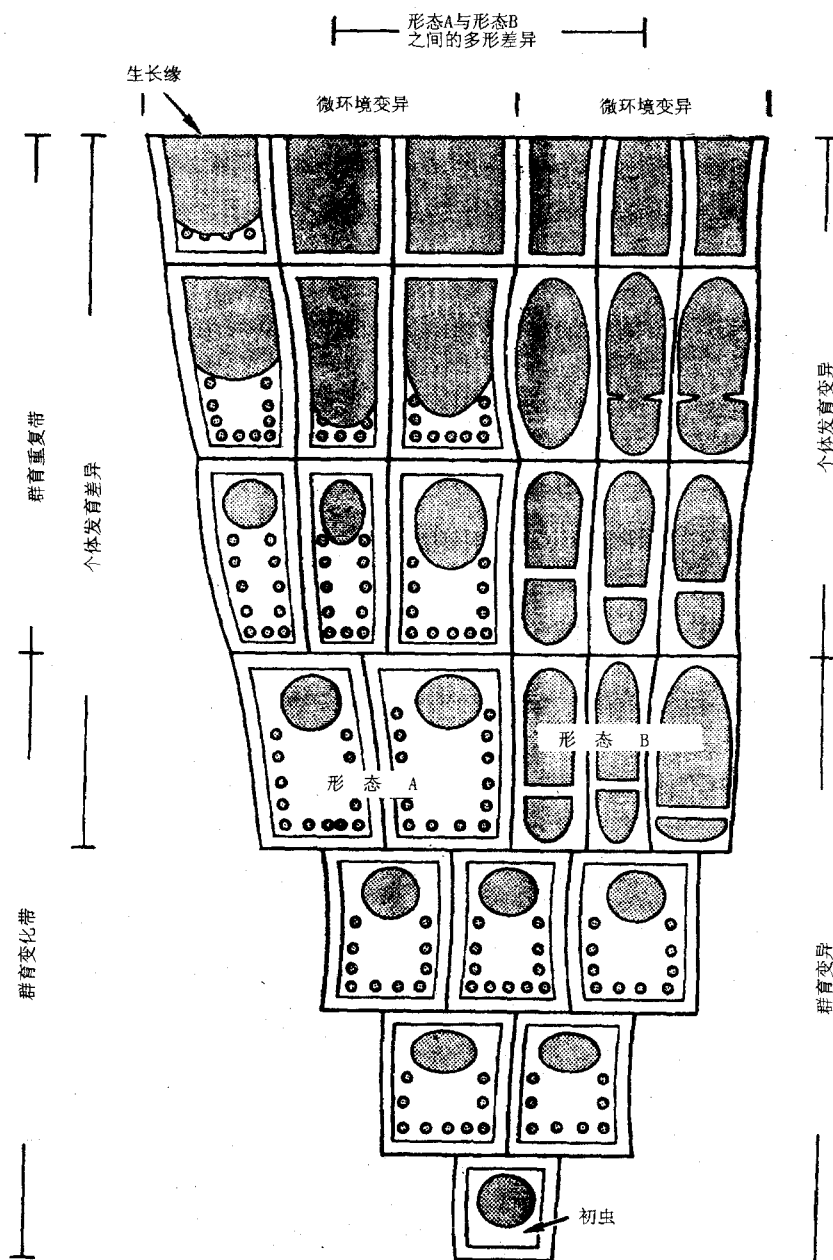


图5 群体形态变异,示一假定的苔藓动物群体内个虫形态的个体发育差异、群育差异、多形结构和微环境差异的综合式样(Boardman *et al.*, 1983)

重复。触手冠和其他器官也随个虫性别而变化,而具有这些变化的个虫骨骼是不能辨别的。然而,在大多数群体范围内,个体发育差异、群体发育差异、多形结构差异和微环境差异全都反映在个虫骨骼中,因此这些差异既可存在于化石分类单元中,也可存在于现生分

类单元中,因而易于识别,也是分类研究所讨论的内容。

群体之自然整体性以及假定其基因均匀性使群体成为苔藓动物一个生存并赐予基因库的单位。群体通过其各种功能对环境作出反映,这些功能可在其群体组织结构任一水平上行使(从整个群体到其组成成员个虫和个虫外部分,从个虫器官、组织到细胞)。在上述这些组织水平上的结构可各自对环境作出反映,因而置于自然选择的作用下。苔藓动物群体在其个体发育某阶段可执行有性生殖、个虫的无性繁殖、摄食、消化以及营养物在群体内扩散、粪丸的形成和排放、群体本身的结构支撑、生长和损伤的修补,以及个虫器官的退化和再生,这些功能既有单体动物所必需的功能,也有作为群体组织结构所特有的功能。因此在功能上苔藓动物群体和单体动物之间只有一部分是可以互相比较的。在形态上和功能上个虫和单体动物的可比性最大,个虫是苔藓动物基本的形态与功能单位,但是个虫本身不是一个可生存的单位,它们必须彼此间、与个虫外部分互相协调生长并执行各种功能才能得以构成一可生存的群体。因此,把个虫的形态和功能与群体的形态和功能分割开来是不可能的。

从上述可知,无论是一个人们假定的苔藓动物群体,还是一个客观存在的具体的群体;无论是一个群体被人们假定是受单一的非遗传因素(个体发育或群体发育,多形结构或微环境)影响所产生的群体内形态变异,还是一个群体在自然条件下受上述四个非遗传因素的综合作用而发生的群体内形态变异,尽管群体内形态变异的式样不同,但都是可以识别的。另一方面,每一群体的单一初虫(大多数群体)或初虫群(少数群体)都是由单一的幼虫变态而成。群体其余的后续个虫都是以无性出芽方式产生、自初虫开始顺序排列的(见图 1,2,5)。

因此,除非体细胞突变(这种突变通常罕见,而且一般表征表达可忽略不计),一个群体的所有个虫都分享一共同的基因型,这就使人们能对这些表征上可变的、但在遗传上同一的个体(个虫)进行比较。显而易见的是,一群体内所有表征变异都陷于该群体基因型潜在表达范围之内,从这一意义说,所有表型变异都是有遗传基础的。然而在系统发育研究中所使用的遗传上控制的变异仅仅适合于那些反映基因型差异的表征变异(除非发生体细胞突变)。那些遗传上控制的变异可以通过对不同群体中的个体(个虫)进行比较来估计,这种比较不是任意进行的,因为群体内的个体虽然表征上是多变的,但这些群体内变异不是杂乱无章的,而是可区分为若干可识别的式样。当人们对不同群体内的个体进行比较时,必然考虑这些可识别的群体内形态变异式样。

由此可知,即使在最简单的群体类型中,每一群体都包括一群育变化初生带和一群育重复初生带两部分。无论是分带简单的群体还是分带复杂的群体,位于群体始端群育变化初生带的个虫均较少(仅几个个虫世代),而初虫和初虫出芽产生的围初虫在形态上都与群体其余后续个虫明显不同,在大多数苔藓虫中,这些明显的形态区别是物种鉴别的重要依据,因而具有明显的分类意义。然而在苔藓动物研究中所使用的材料大多数是由群体碎片或断枝组成,这些碎片或断枝本身显然不能显示一完整群体的结构整体。因此在大多数分类研究报告中都没有使用群育变化初生带所显示的分类性状,这或许是由于反映群育变化初生带的材料不易获得、初虫和围初虫常易因各种机械磨损而毁坏,或因群体本身的生长而被覆盖的缘故。Harmer(1902)首次记录了唇口目初虫的特征,他在“关于唇口目苔藓虫的形态学”一文中描述了 9 种无囊类的初虫形态。然而 Waters(1924)是苔藓动物研

究历史上对苔藓虫群体早期发育进行研究,并把初虫和群体早期发育特点应用于分类研究的第一位学者。自本世纪 80 年代以来,唇口目苔藓虫群体早期发育的研究越发受到某些学者的注意,例如 Ryland 等(1977)描述了某些无囊类苔藓虫的初虫和群体早期发育特点, Cook(1973)对三种有囊类苔藓虫(*Smittina levenseni*, *Metrarabdotos ungniculatum* 和 *Stylopoma duboisii*)的幼虫扩散附着行为,以及群体早期发育特点作了详细报道,她于 1977 年还描述了无卵室亚目列胞苔虫属 *Aetea* 的群体早期发育特点,在苔藓动物研究史中首次指出了所有列胞苔虫的初虫均由匍匐部分和直立部分构成,并详细描述初虫两部分的形成过程。Taylor(1986)对两种原始唇口类(链枝梨孔苔虫 *Pyripora catenularia* 和波地拟梨孔苔虫 *Pyriporopsis portlandensis*)的初虫和群体早期生长式样作了比较研究。Ristedt(1991)在其“某些无囊类苔藓虫的初虫和群体早期发育它们在分类上的重要性和可能的系统发育意义”一文中,不仅强调了初虫和围初虫是唇口目苔藓虫物种鉴别中的重要分类性状,而且在分析了藻苔虫科 Flustridae、丽苔虫科 Calloporidae 和小孔苔虫科 Microporidae 3 科 14 属种的初虫和围初虫的个体发育(裸壁 *gymnocyst* 和隐壁 *cryptocyst* 的个体发育)态势的基础上,指出了群体早期发育特点可反映唇口目苔藓虫(他在文中仅指无囊类唇口目苔藓虫)的系统发育趋势,因而具有明显的演化意义。

尽管国际苔藓动物学界对初虫及群体早期发育在分类与系统发生中的重要意义至今仍有不同的认识,但作者认为其意义是十分明显的。作者按现有的 Gordon(1984, 1986, 1989a, b)分类体系,拟以软壁亚目 *Malacostegina*、新唇口亚目 *Neocheilostomina*(假软壁次目、*Pseudomalacostegomorpha*、枝室次目 *Cellulariomorpha* 和隐壁次目 *Cryptocystomorpha*)、有囊亚目 *Ascophorina*(筛壁次目 *Cribriomorpha*、敏胞次目 *Hippothoomorpha*、楯胞次目 *Umbonnlomorpha* 和皮壳次目 *Lepraliomorpha*)约 120 属 300 种唇口目苔藓虫早期发育材料为基础,系统阐述群体早期发育特点:对主要科属代表种的初虫和围初虫的形态特征进行比较研究。在对初虫进行系统分类的基础上,对初虫属性(直立或被覆或被覆一直立;单一或双生、三生、五生),裸壁和隐壁存在与否、裸壁和隐壁的发育程度,前膜与裸壁的相对比例、隐壁与膜下孔的相对比例、隐壁孔存在与否及其出现位置,个虫外部分(如刺或附根)存在与否、初虫和围初虫前壁钙化类型、口盖的形态及口盖与前膜的分化程度等分类性状进行特征分析,把聚类分析的结果与目前普遍采纳的 Gordon 分类体系进行比较,以阐述唇口目苔藓虫群体早期发育的分类意义和演化意义。

本文论述了软壁亚目膜孔苔虫科和琥珀苔虫科苔藓虫群体早期发育特点,并对一新属、六新种给予详细描述。

一、膜孔苔虫科 *Membraniporidae* Busk, 1854

膜孔苔虫是科的苔藓虫是原始的唇口目苔藓虫之一,膜孔苔虫属 *Membranipora* 和帐苔虫属 *Conopeum* 是该科最重要的属,其成员广泛分布于现代海洋中。膜孔苔虫科所有成员都只有分带简单的群体,即每一群体仅由群育变化初生带和群育重复初生带两部分组成。

(一)膜孔苔虫属 *Membranipora* Blainville, 1830 成员的群体早期发育特点

膜孔苔虫属的成员都具有浮游生物营养的双壳幼虫。和所有其他唇口目苔藓虫一样,膜孔苔虫的幼虫变态后也产生一前初虫(preancestrula)。双壳幼虫变态后产生盘状前初虫,前初虫在其形成后不久由“Y”形隔壁分成一对大的虫包囊,分别位于Y形隔壁每一侧,每一虫包囊各自形成其虫体。这两个同时产生、而且同步发育的个体便是双生初虫(twin ancestrulae)。在双生初虫末端中央(其位置相当于Y形隔壁的末端中央)有一末端中央围初虫,系由双生初虫两个体共同出芽而成,每一双生初虫的各个体末端或端侧面各自产生两个端芽或端侧芽发育成为双生初虫的末端或端侧位围初虫。随着群体进一步发育,双生初虫末端或端侧位围初虫和嵌于双生初虫末端中央内侧(即Y形叉底中央的围初虫)各自出芽产生新的个虫世代。所有膜孔苔虫中,双壳幼虫变态后形成的原初虫团块(preancestrular mass)均发育成一对双生初虫,并为末端中央围初虫和两对端侧围初虫的发育提供原基(primordia),这是膜孔苔虫属成员群体早期发育的共有模式。有的种,如伊氏膜孔苔虫 *Membranipora isabelleana*,原初虫团块还为另外6—8个围初虫(属保护性刺个虫 spinozooids)的发育提供虫包囊原基(Zimmer *et al.*, 1977)。然而在其余所有的膜孔苔虫中均未发现这种空个虫性质的围初虫。有的膜孔苔虫,如相似膜孔苔虫 *Membranipora similis*(图版 I : 2, 图 6),双生初虫产生一个末端中央围初虫、两对末端侧位围初虫,每侧一个侧位围初虫和两对端侧位围初虫的外侧个虫弯向始端,内侧个虫斜向末端,内侧个虫与中央围初虫相楔处各嵌入一平行排列的指向末端的中央个虫,即内侧个虫产生3个末端个虫。双生初虫始端中央一个虫通常在群体发育至第6—8个虫世代时才出现,恰好与双生初虫末端中央一围初虫相对应,因此相似膜孔苔虫的双生初虫周围有8个围初虫。位于围初虫始端或始端两隅的半球形突起与所有其余个虫的一样,系由始端或始端两隅的体壁螯生而成。群育变化初生带由4—6个个虫世代组成,个虫由长卵圆形、椭圆形向类六角形和长方形变化,长度也逐渐增加。有的种如萨氏膜孔苔虫 *Membranipora savartii* 的双生初虫产生的一个末端中央围初虫恰好嵌于双生个虫Y形叉底中央,双生初虫之每个个体各产生一端芽和端侧芽,而在其始端侧面各分出一个个虫,因此围初虫为7个(Mawatari, 1974),根据 Mawatari 的图示和对现有标本的观察得知,萨氏膜孔苔虫位于双生初虫始端一侧的一对个虫是和第2无性世代几乎同时出现的。然而假大室膜孔苔虫 *Membranipora paragranticella*(图版 I : 1)的双生初虫产生一个末端中央围初虫,每侧各产生3个端侧围初虫,当群体发育至第5—6无性世代时又在其始端产生一指向始端的个虫,因此包围双生初虫的围初虫共8个。由上述可知,包围膜孔苔虫双生初虫的个虫数在不同膜孔苔虫中是不同的,但至少5个,多达11个,不论围初虫多少,5个均位于末端(一个末端中央,两对端位或端侧位)。包围双生初虫两侧和始端的个虫的多少取决于双生初虫每个个体的末端出芽方式,如端出芽(distal budding),则个虫数较少(仅2个);如双生初虫每个体的子个虫一为端芽(distal bud),另一为端侧芽(disto-lateral bud),则个虫数较多(多达6个)。至于从始端和两侧包围双生初虫的个虫究竟是双生初虫出芽而成,还是后来的个虫世代“贴近”双生初虫所致,只有直接观察双壳幼虫附着变态后1—2d,甚至更短的时间内根据双生初虫出芽实际情况才能断定。

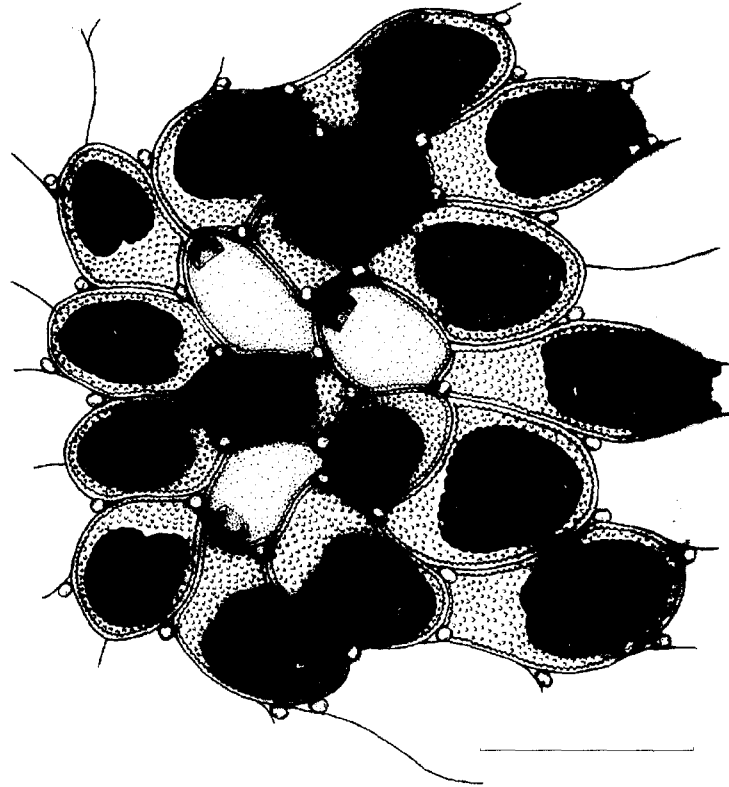


图6 相似膜孔苔虫 *Membranipora similis* 的部分幼群体前面观,示双生初虫、围初虫及其后续个虫(比例尺 0.5mm)

双生初虫是膜孔苔虫属各成员所特有的初虫类型。绝大多数双生初虫左右两个体都大小相近,但无规膜孔苔虫 *Membranipora irregularata* 和假无规膜孔苔虫 *Membranipora pseudirregularata* 的双生初虫大小不等,通常左大右小;而有的种,如萨氏膜孔苔虫的双生初虫左右两个体通常大小相近,但有时也出现左大右小的情况。双生初虫与其后续围初虫和群育重复初生带的个虫形态截然不同,通常呈长卵圆形或椭圆形,常具狭小的始端裸壁,隐壁的发育程度及稳壁表面装饰、膜下孔大小与隐壁发育的相对比例等都因种而异。绝大多数膜孔苔虫的双生初虫和群体其余个虫一样,墙缘周围无边缘刺等保护性个虫外结构,这一特征表明了膜孔苔虫的原始性质。但少数膜孔苔虫,如膜孔苔虫 *Membranipora membranacea* 的双生初虫末端两隅具粗壮的刺状突起,群体其余个虫也有类似的刺状突起(Ryland *et al.*, 1977),这种保护性构造的存在表明膜孔苔虫属中仍有较进化的成员。

当然这种个虫外部分出现在群育变化初生带未必是遗传控制的结果。Yoshioda (1982)曾指出,膜孔苔虫 *Membranipora membranacea* 当受捕食动物(裸鳃类软体动物)侵害时,整个群体的个虫(当然包括双生初虫和围初虫)都会发育出刺状构造以抵御捕食动物的侵袭,而无捕食动物侵害的群体则个虫无这种刺状构造。

双生初虫通常与其邻近的 2—4 个个虫世代(即第一无性世代到第四无性世代)构成了群育变化初生带,但有的膜孔苔虫初生带的个虫世代较多(5—7 个世代),初生带的个虫除初虫外也与群育重复初生带的不同,均小于重复带的个虫,形状也明显不同,如假大

室膜孔苔虫重复带的个虫呈长方形,而变化带的个虫呈卵圆形、类六角形。

如前所述,几乎所有的膜孔苔虫的自个虫(autozooids)墙缘四周都无边缘刺,双生初虫墙缘四周也无边缘刺。从前被归于膜孔苔虫属、且个虫具两根粗壮端刺的“厦门膜孔苔虫 *Membranipora amoyensis*”和“安娜膜孔苔虫 *Membranipora annae*”因其具代位鸟头体(vicarious avicularia)和初虫单一,而且具端刺而被归于藻苔虫科 Flustridae 的华藻苔虫属 *Sinoflustra*(刘锡兴等,1995)。由王复振等(1976)报道的个虫末端两隅各具花状端刺的双花棘膜苔虫 *Acanthadesia bifloris*(图版Ⅱ:2)和由 Liu(1992)报道的个虫末端两隅各具一细刺的双刺膜孔苔虫 *Membranipora bispinosa*(图版Ⅱ:1),根据作者最近获得的群体早期发育材料发现,这两种苔虫的初虫均单一,初虫末端两隅皆具刺,因而它们不是膜孔苔虫属的成员。

(二) 帐苔虫属 *Conopeum* Gray, 1848 成员的群体早期发育特点

帐苔虫属的苔虫个虫形态与膜孔苔虫较近似,特别是当间隔相邻个虫之间的室间沟均有几丁质线通过、个虫前膜均饰有几丁质细刺、并且始端裸壁皆较明显时,两类苔虫易混淆,但两者最基本的区别是前者初虫单一,初虫是区别膜孔苔虫和帐苔虫最可靠的依据。本属的模式种网纱帐苔虫 *Conopeum reticulum* 是大西洋种,其单一的初虫有发达的裸壁,无刺,在其始端中央产生底芽(proximal bud),而在其末端两侧各产生一端侧芽(disto-lateral buds),即单一的初虫产生 3 个以初虫为中心、呈三叉形排列的围初虫,围初虫各具 2 端刺,但无侧刺,裸壁均发达;随着群体发育裸壁逐渐缩小,而侧刺逐渐增多(Ryland *et al.*, 1977)。由 Androsova(1959, 1963)、王复振等(1977)以及 Huang 等(1990)报道的中国近岸水域的网纱帐苔虫 *Conopeum reticulum* 个虫均无侧刺。经作者查核中国科学院海洋研究所所藏标本(特别是观察了群体早期发育材料),发现过去被定为“网纱帐苔虫”的苔虫与 Liu(1992)订名的相似膜孔苔虫是同一种,应归于相似膜孔苔虫范畴内。另对过去被订为“*Conopeum reticulum*”或 *Membranipora similis* 的标本进行电镜扫描观察发现, Liu(1992)在其文中所述相似膜孔苔虫个虫横壁壁孔室为许多小形单孔形小孔的表述是错误的,应更正为“壁孔室由两个并列于基壁一侧的多孔型孔室组成”。日本学者 Mawatari(1974)的“网纱帐苔虫 *Conopeum reticulum*”由于其初虫为双生初虫,故显然不是帐苔虫属的成员,而是一种膜孔苔虫。

分布于中国南海北部水域的强壮帐苔虫 *Conopeum eriophorum* 和豪猪帐苔虫 *Conopeum hirtissimum* 具有与网纱帐苔虫不同的群体早期发育式样。强壮帐苔虫单一的初虫呈末端较狭、始端较宽、中部两侧以下最宽的短卵圆型,无裸壁,隐壁为末端和两侧细狭、始端宽阔的周缘型,表面颗粒状,内缘细锯齿状,膜下孔为宽大于长的横卵圆形,其大小只有初虫前区的 1/2 左右,初虫末端分出一个呈长方形的末端中央围初虫,每侧一个略呈五角形的侧围初虫。围初虫均无裸壁,周缘型隐壁末端和两侧较狭,始端宽阔,其表面装饰与初虫的相仿,但膜下孔均为长大于宽的长椭圆形。末端中央围初虫分出一端芽,而每侧的围初虫产生一端芽和一端侧芽,此端侧子个虫恰好嵌于末端中央围初虫之端芽与同侧围初虫端芽之间,这些端芽和端侧芽及其后续个虫长度与宽度逐渐加大,隐壁逐渐加宽,表面颗粒逐渐变小而稀疏,至第 4—5 个虫世代,个虫逐渐呈两端较狭、中部两侧较宽

的亚六角形。因此强壮帐苔虫的群育变化初生带由 5—6 个个虫世代组成(图版 I:3)。

豪猪帐苔虫的单一初虫呈两端稍狭、两侧略平行的类长方形,具末端细狭、两侧稍宽大的周缘型隐壁,隐壁表面细颗粒状,内缘细锯齿状,膜下孔卵圆形。初虫在其末端产生 2 个端芽,每侧一个侧芽。两末端围初虫各产生两个末端个虫,而每侧的围初虫各产生三个子个虫(1 端芽、2 端侧芽)。从第 4 无性世代开始隐壁逐渐变狭、并向基面倾斜,表面颗粒逐渐变细、变稀,内缘锯齿逐渐模糊,因而膜下孔逐渐增大,当群体发育至第 5—6 无性世代时个虫遂成为长方形,隐壁细狭,表面颗粒稀疏,甚至光滑无颗粒,内缘锯齿稀少,甚至呈光滑状态,膜下孔呈典型的类长方形。因此豪猪帐苔虫群育变化初生带由 6—7 个个虫世代组成。

(三)假膜孔苔虫属 *Membraniporopsis*(新属)成员的群体早期发育特点

根据海上挂板所获群体早期发育材料发现,王复振等(1976)订名的双花棘膜苔虫 *Acanthodesia bifloris*(*Acanthodesia* 系 *Membranipora* 的同物异名)和 Liu(1992)订名的双刺膜孔苔虫 *Membranipora bispinosa* 的初虫均单一,而非膜孔苔虫所特有的双生初虫,故不是膜孔苔虫属的成员,不能归于膜孔苔虫科现有已知属,故以双花棘膜苔虫为模式种建立一新属,取名为假膜孔苔虫属(新属)*Membraniporopsis* Liu gen. nov.。双刺膜孔苔虫无疑是此新属的成员,拟缘膜孔苔虫 *Membranipora serillamelloides* Liu et Li, 1987 也可能是新属的成员之一(见下述新属、新种描述一节)。

1. 双花假膜孔苔虫 *Membraniporopsis bifloris*(图版 II:2)

前初虫(其形态未观察到)产生单一的初虫。初虫长卵圆形,两端狭,中部两侧宽,末端两隅各有一自由端呈球形的端刺,以一细柄附于裸壁上,中空的球形体常分出 1—2 根细刺。始端裸壁明显,约占初虫前区的 $1/5$ — $1/4$,表面光滑,侧裸壁狭而隆起,表面也光滑。隐壁狭,周缘型,表面颗粒状,内缘细锯齿状。膜下孔略小于前膜。前膜大,约占初虫前区的 $3/4$ — $4/5$ 。初虫末端产生两围初虫,围初虫呈类长方形,前膜和膜下孔两端比初虫的宽,末端两隅的端刺比初虫的稍粗壮。当群体发育至第 4 无性世代时,个虫呈长方形,前膜和膜下孔也呈长方形,因此群育变化初生带由 5 个个虫世代组成。在初虫侧面和始端的 5—6 个个虫是隶于第 5 或第 6 无性世代以后的个虫,虽然在位置上相当于围初虫,但不隶于群育变化初生带,在形态上隶于群育重复初生代。

2. 双刺假膜孔苔虫 *Membraniporopsis bispinosa*(图版 II:1)

前初虫(其形态未观察到)产生单一的初虫。初虫长卵圆形,中部两侧稍宽,位于口盖末端两隅的裸壁上各有一基部具关节的细刺,其自由端常弯向始端;始端裸壁狭小,仅占初虫前区的 $1/10$ — $1/8$,其表面光滑。无侧裸壁。隐壁狭,周缘型,表面细颗粒状,内缘细锯齿状。膜下孔略小于前膜,长椭圆形。前膜大,约占初虫前区的 $7/8$ — $9/10$ 。初虫产生一末端个虫,末端围初虫在其末端产生一末端个虫,而在其两侧各产生一端侧位个虫,此末端个虫又以同样方式产生三个子个虫,两个端侧位个虫和一个末端个虫。这一出芽方式一直向群体生长缘延伸,因此群体有一自初虫伸向末端的个虫列充作其中轴,在个虫列向末端增长途中,在此“轴个虫”一侧间或有形状与大小不规则的空个虫出现。这种空个虫有一被其体壁包围的前膜、相对发达的隐壁和形状不规则的膜下孔,当群体发育至第 3 无性世代

后,个虫遂成为类六角形或类长方形,并出现侧刺。因此,群育变化初生带由4个个虫世代组成。根据样品扫描电镜的观察结果,位于每一个虫末端两隅的基部具关节的端刺系由口盖部位末端两隅的裸壁伸出并覆盖在末端墙缘上,因此Liu(1992)在描述本种时把由裸壁伸出的端刺归于墙缘“螯生而成”是错误的。

二、琥珀苔虫科 Electridae Stach, 1937

琥珀苔虫科苔藓虫也是原始的唇口目苔藓虫。每一群体均只由群育变化初生带和群育重复初生带组成。初虫均单一,边缘刺存在与否以及边缘刺的多少因种而异。

琥珀苔虫科苔藓虫的群体早期发育的式样比膜孔苔虫科的丰富。梨孔苔虫属 *Pyripora* 的群体系由被覆生长的单列分枝链组成,群育变化初生带和群育重复初生带的个虫在形态上较相似,但个虫大小区别明显。例如链枝梨孔苔虫 *Pyripora catenularia*, 群育变化初生带的初虫呈长椭圆形,中部两侧较宽,从两端和两侧各分出一围初虫,四围初虫恰好以初虫为中心呈十字形交叉(Taylor, 1986);群育变化初生带由2—6个个虫世代组成,个虫长度自围初虫向生长端逐渐加大。波地拟梨孔苔虫 *Pyriporopsis portlandensis* 是产于侏罗纪地层的化石种,其群育变化初生带由5个个虫世代组成,初虫呈长椭圆形或梨形,很小,长仅为0.23—0.24mm,宽仅为0.17—0.30mm;初虫在其末端和始端各产生一围初虫,因此自围初虫开始形成两支方向相反的分枝(Taylor, 1986)。这种群体早期发育特点也存在于某些琥珀苔虫中,如艳丽琥珀苔虫 *Electra bellula* (图版Ⅱ:4)和细小琥珀苔虫 *Electra gracilis* (图版Ⅲ:4—5)。有的琥珀苔虫,如有轴琥珀苔虫 *Electra axialata* (图8)在群体发育中始终有一大致将群体分为左右两半的中轴,此中轴由初虫开始一直伸向群体生长缘,中轴两侧宽窄不一的分枝系由中轴个虫分出的侧芽行无性出芽方式复制而成,而位于中轴的个虫列中的每一个虫则均产生单一的末端个虫。楯琥珀苔虫属 *Aspidelectra* 的单一初虫呈卵圆形或椭圆形(图版Ⅰ:4;图9,10),其末端产生两个围初虫,围初虫的前膜被一由侧刺在中线愈合而成的前盔(frontal shield)覆盖,初虫和围初虫之末端两隅均各具一根基部具关节的“端刺”,虽然其着生位置恰好在初虫或围初虫“末端”两隅,但却分别附于两围初虫的始端裸壁的始端(指初虫末端两隅的刺),或围初虫后续个虫始端裸壁的始端(指围初虫末端两隅的刺),因此,楯琥珀苔虫属的初虫实际上无端刺。所有梨孔苔虫属和拟梨孔属苔藓虫的初虫均无刺,而琥珀苔虫属苔藓虫初虫边缘刺的存在与否是种间区别的重要分类性状。

(一)琥珀苔虫属 *Electra* Lamouroux, 1816 成员的群体早期发育特点

绝大多数琥珀苔虫之单一的初虫产生末端两个围初虫,例如分布于中国近岸水域美丽琥珀苔虫 *E. tenella*、多毛琥珀苔虫 *E. pilosa*、假多毛琥珀苔虫 *E. pseudopilosa*、孟加拉琥珀苔虫 *E. bengaliensis* (图版Ⅲ:1)、德文琥珀苔虫 *E. devinensis* (图7)、厦门琥珀苔虫 *Electra xiamenensis* (图版Ⅰ:5,图版Ⅱ:3)、多刺琥珀苔虫 *E. spinigera* (图版Ⅲ:2,3)等。在单一的初虫末端和始端分别产生一围初虫,因而群体由方向相反的两支树形分枝组成的有艳丽琥珀苔虫 *Electra bellula* 和细小琥珀苔虫 *Electra gracilis* (图版Ⅱ:4,5)。初虫在

其末端仅产生单一围初虫的种目前仅知只有有轴琥珀苔虫 *Electra axialata* Liu sp. nov. (图 9)。而项链琥珀苔虫 *Electra monilophora*、无刺琥珀苔虫 *E. inarmata*、光裸琥珀苔虫 *E. inermis*、假多刺琥珀苔虫 *E. pseudospinigera* 和小刺琥珀苔虫 *E. crustulenta spiniculata* 等,因未获得其群体早期发育材料,故它们的初虫和围初虫特点目前尚不清楚。初虫无边缘刺或端刺的琥珀苔虫有美丽琥珀苔虫、德文琥珀苔虫、有轴琥珀苔虫 3 种,孟加拉琥珀苔虫的初虫具 2 根发达的端刺。除上述 5 种初虫情况不明的琥珀苔虫,以及美丽琥珀苔虫、德文琥珀苔虫和有轴琥珀苔虫外,所有其它琥珀苔虫的初虫均有数量不等的边缘刺。

1. 美丽琥珀苔虫 *Electra tenella*

初虫短,呈圆六角形,末端狭、始端宽;光滑的裸壁末端和两侧细狭、始端稍宽;墙缘光滑,无边缘刺。前膜大,呈从始端向末端逐渐变狭的卵圆形,约占初虫前区的 4/5;隐壁周缘型,细狭,内缘细锯齿状。双壳幼虫两枚介壳部分在中线重叠,形成一狭窄的三角形小区,因而在初虫两侧有一翼状构造,这一构造只有在群体处于生活状态下才能观察到,但在扫描电镜下因样品已被次氯酸钠处理故观察不到。初虫末端产生两个围初虫,围初虫最多只有 3 对侧刺,始端裸壁上无刺。相邻两围初虫各产生两个端侧芽,这两个末端个虫各产生两个子个虫,因而形成一宽阔的扇状体。群育变化初生带由 7—9 个个虫世代组成,个虫长度与宽度随无性世代增加而增大,由第一世代两围初虫的 3 对侧刺增到第 7—9 世代的 4—6 对,同时室口末端的隐壁消失,室口两侧以下的隐壁逐渐加宽,始端裸壁始端或始端两隅的刺自第 2 无性世代开始出现,个虫由类六角形逐渐变成长方形。

2. 德文琥珀苔虫 *Electra devinensis* (图 7)

初虫比美丽琥珀苔虫长,呈长卵圆形,末端狭,始端宽;光滑的裸壁末端和两侧狭窄,始端稍宽;墙缘光滑,无边缘刺;前膜大,呈长椭圆形,约占初虫前区 7/8;隐壁细狭,周缘型,内缘细锯齿状。与美丽琥珀苔虫一样,德文琥珀苔虫双壳幼虫的双壳残基也在初虫两侧形成一翼状构造。初虫产生末端两个围初虫;两围初虫各产生两个末端子个虫(但有的群体两围初虫中只有一个产生两末端子个虫,另一个只产生单一的末端子个虫)。围初虫侧刺 8—9 对,皆细而短,从不超越中线,均伸向内侧。在现已观察到的 5 个幼群体中只有一个幼群体的两围初虫始端各有一基部具关节的细刺,群育变化初生带的其余个虫始端或始端两隅均各有一类似的刺;其余 4 个幼群体围初虫始端均无类似的刺,当群体发育至第 4 或第 5 无性世代时个虫始端裸壁上才出现上述基部具关节的刺。群育变化初生带由 8—10 个虫世代组成,个虫侧刺由第 1—2 无性世代的 9—10 对增加到第 6 无性世代的 13—14 对、第 8—10 无性世代的 16—18 对,大多数幼群体自第 4 无性世代开始,个虫始端或始端两隅的刺均无例外地存在。个虫长度与宽度自第一无性世代开始向群体生长缘逐渐增大,个虫由类六角形逐渐发展为长方形,前膜也由长椭圆形发展为狭长的类长方形,隐壁也逐渐加宽,在群育重复初生带绝大多数个虫侧刺都在 16 对以上。

3. 有轴琥珀苔虫 *Electra axialata* (图 8)

有轴琥珀苔虫是现有琥珀苔虫属中惟一在群体中有一自初虫开始伸向末端的个虫列成为群体中轴的成员。初虫略呈卵圆形,两端比两侧稍狭,很小,其长度只有围初虫的 4/5,群育变化初生带其余个虫的 1/3—1/2 及群育重复初生带个虫的 1/4—1/3;而其宽度只有围初虫的 3/4,群育变化带其余个虫的 2/3 及群育重复初生带个虫的 1/2—2/3。初虫无

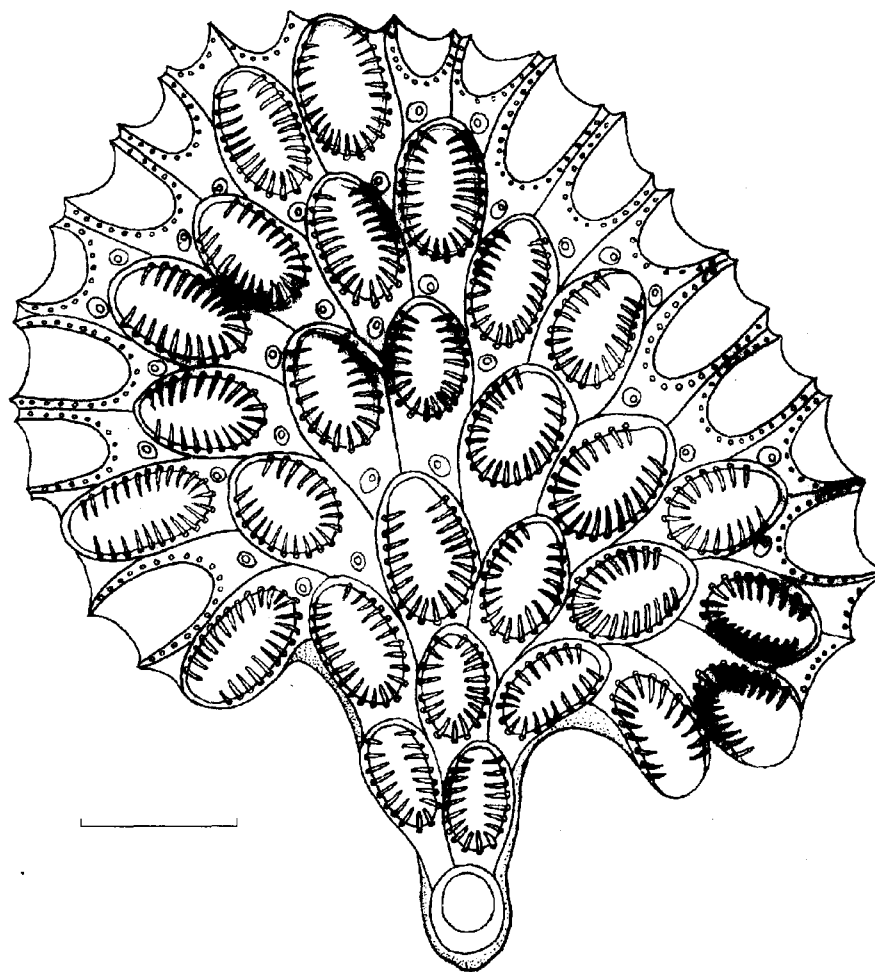


图7 德文琥珀苔虫 *Electra devinensis* 的幼群体, 示群育变化初生带的初虫、围初虫及其后续个虫的形态特征(比例尺 0.5mm)

边缘刺;裸壁两侧狭,始端宽,表面光滑;隐壁周缘型,表面光滑、内缘无锯齿。前膜大,类长方形,约占前区的4/5;膜下孔类长方形,略小于前膜。初虫仅产生一末端围初虫。围初虫亚六角形,两侧宽、两端狭,前膜呈末端狭、始端宽的长卵圆形,周缘型隐壁内缘无锯齿,表面光滑;侧裸壁和始端裸壁均狭小;3对侧刺均指向内侧。围初虫仅产生一末端个虫(第2无性世代),该末端个虫类六角形,其长度约为初虫的2倍,围初虫的1.5倍,前膜和膜下孔的长度也相应增大,除3对侧刺外另有一对指向末端的端刺,由于个虫长度增加,故始端裸壁远比初虫和围初虫的发达。该末端个虫(即第2无性世代)产生一末端子个虫和一端侧子个虫(第3无性世代)。自第3无性世代开始,位于与初虫同一个虫列中的个虫均产生一末端个虫,间或产生另一端侧个虫。在群育变化初生带,轴个虫列中一个虫的端侧子个虫和该个虫后续的端侧子个虫互不相连,但在群育重复初生带则常互相邻接或由各种形状的空个虫接合在一起。当群体发育到中轴个虫列第6无性世代时,个虫即发育成狭长的类长方形,具发达的裸壁、4对侧刺和1对端刺,因此群育变化初生带由7个个虫世代

组成。自第2无性世代开始,个虫长度逐渐增大,前膜和膜下孔的长度也随之增加,个虫由类六角形逐渐发育为长方形,始端裸壁和侧裸壁也随之相应增宽,绝大多数侧刺为4对,自第2无性世代开始,每一个虫均有一对侧刺。

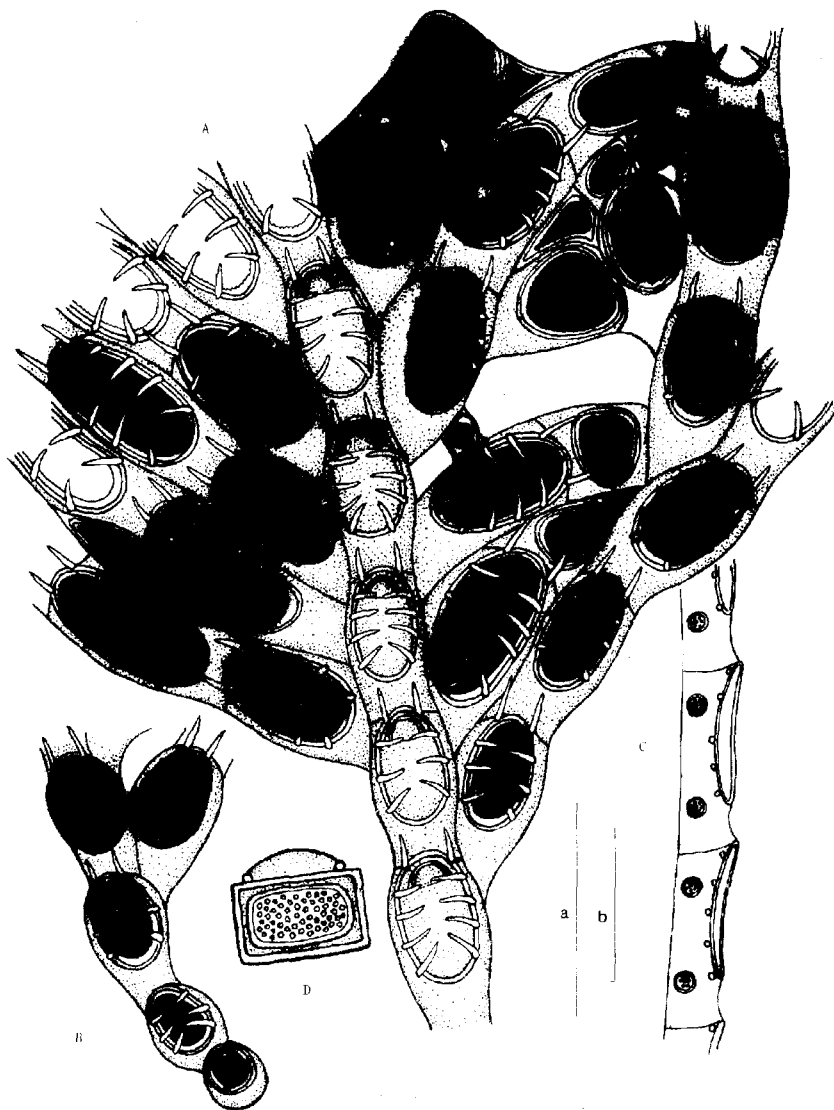


图8 有轴琥珀苔虫(新种)*Electra axialata* Liu sp. nov.

A. 群体中央部分的中轴个虫列及其侧枝借空个虫互相接合,个虫的侧刺、端刺、前膜、口盖、膜下孔;B. 群育变化初生带的始端部分,示初虫、围

初虫及其后续个虫的出芽;C. 个虫侧壁的2个多孔壁孔室;D. 横壁单一的多孔型大孔(A—C比例尺为a,0.5mm;D比例尺为b,0.3mm)

4. 艳丽琥珀苔虫 *Electra bellula* (图版 II :4)

艳丽琥珀苔虫群体的群育变化初生带由3—4个个虫世代组成。初虫椭圆形,具发达而表面光滑的裸壁,前膜呈末端狭而钝圆,底边最宽的圆三角形,除位于末端两隅、自由端具分叉或不分叉的端刺外无其他边缘刺,隐壁狭,仅限于始端。初虫末端产生两个端侧围

初虫、始端产生一个始端围初虫。围初虫末端两隅各有一自由端分叉或不分叉的端刺,前膜始端中央的裸壁上有一指向末端的刺较粗壮,其自由端不分叉,中央刺每侧各有一指向末端的侧刺,其自由端常分叉。围初虫隐壁明显,常呈新月状,中央有一突起伸入膜下孔,表面均呈细颗粒状。始端与末端的围初虫末端均产生两个端侧芽,因此群体由以初虫为中心的两支方向相反的树形分枝构成。树形分枝的宽度变化较大,其末端部分的相邻分枝常接合成网状。群育变化初生带除初虫外的所有个虫在形态上与群育重复带的个虫无很大区别,只是前一分带内个虫较小,隐壁较狭;当群体发育至第2或第3无性世代后,不同世代的个虫形态,无论是隐壁发育程度或前膜末端与始端两隅的边缘刺自由端分叉情况均无很大区别。

5. 细小琥珀苔虫 *Electra gracilis* (图版Ⅲ:4,5)

细小琥珀苔虫的群育变化初生带由4—5个个虫世代组成。初虫很小,其长度只有围初虫的 $1/3-1/2$ 、群育重复初生带个虫的 $1/3$,在其末端和始端各产生一围初虫,末端围初虫较小,始端围初虫较大,前者长度约为后者的 $2/3$ 。初虫具8根几与初虫平面垂直的边缘刺,与其前膜相比裸壁狭小,仅占初虫前区的 $1/4$,其周缘型的隐壁非常狭,几呈包围膜下孔的边缘脊,内缘锯齿不明显。围初虫具4对侧刺,从第2无性世代开始,增加至5—6对。群育变化初生带每一个虫世代的所有个虫末端两隅皆有源自后续个虫始端裸壁上的“端刺”伸向始端,并覆盖在口盖两侧。自围初虫开始,个虫始端裸壁随着群体发育个虫长度增加而增大,因而有明显的向末端方向递增的趋向,侧刺由4—5对增加至6—7对,但无论是群育变化初生带还是群育重复初生带,个虫隐壁均狭小而不明显。

6. 厦门琥珀苔虫 *Electra xiamenensis* (图版Ⅰ:5;图版Ⅱ:3)

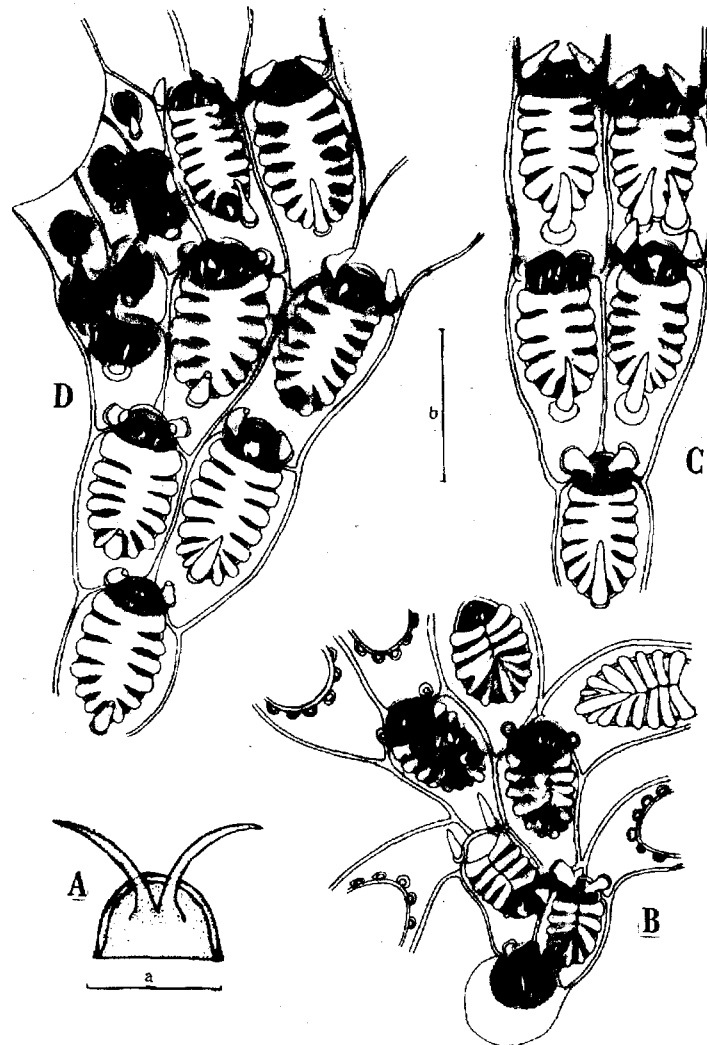
厦门琥珀苔虫的群育变化初生带由4个个虫世代组成。初虫类长方形,两端稍狭,两侧几乎平行,侧裸壁比始端裸壁狭,但十分隆起,表面均光滑。前膜长卵圆形,末端比始端稍狭,墙缘薄而隆起,表面细锯齿状,无隐壁,边缘刺8根,其中2根端刺位于末端两隅,其自由端斜向始端,其余6根边缘刺沿室口两侧墙缘排列,几与初虫平面垂直。初虫末端产生两围初虫,围初虫类六角形,具1对端刺和3对侧刺,细狭的隐壁自室口末端两隅向始端延伸,第2—3无性世代个虫具边缘刺4—5对,自第2无性世代开始,绝大多数个虫前膜始端中央的裸壁上有一由钙质球状疣突支持、指向末端的几丁质长刺。从第4无性世代开始,隐壁始端部分加宽,表面颗粒常呈放射状排列,边缘刺通常5—6对。

7. 多刺琥珀苔虫 *Electra spinigera* (图版Ⅲ:3)

多刺琥珀苔虫群育变化初生带仅由4个个虫世代组成。初虫倒卵圆形,末端宽、始端狭,除末端两隅各有一端刺外无其他边缘刺,侧裸壁隆起,始端裸壁狭小,前膜呈末端宽、始端狭的倒卵圆形,约占前区的 $3/4$,无隐壁。初虫末端两隅各产生一互相分离的围初虫。围初虫类六角形,侧裸壁宽而隆起,始端裸壁低陷,表面均光滑,具细狭而表面光滑、内缘无锯齿的周缘型隐壁,墙缘四周除室口末端部分外有10—12根指向内侧的边缘刺。当群体发育至第4无性世代时在绕室口顶边的裸壁上,与群育重复初生带的所有个虫一样,个虫开始出现多达4—8根端刺。由于初虫产生的两末端围初虫分离,因而形成两支向不同方向延伸的分枝及其分出的分枝,这些不规则分歧的相邻树形分枝常互相接合成网状。

(二) 楯琥珀苔虫属 *Aspidelectra* Levinsen, 1909 成员的群体早期发育特点

楯琥珀苔虫属由 Levinsen(1909)建立,因其前膜被一由侧刺在中线愈合而成的前盔覆盖,与筛壁亚目的肋盔相似,故放入筛壁苔虫科 Cribrilinidae 内,但其个虫形态更接近于琥珀苔虫科的成员,因此 Ryland 等(1977)将其置于琥珀苔虫科内。楯琥珀苔虫属苔藓虫的初虫与某些琥珀苔虫的初虫相似,具发达的裸壁,墙缘无边缘刺,其末端两隅的管状“口刺”或“端刺”是起始于后续个虫(即围初虫)的始端裸壁。楯琥珀苔虫属成员的群体也只由群育变化初生带和群育重复初生带两部分组成。

1. 东方楯琥珀苔虫 *Aspidelectra orientalis* (图 9; 图版 I : 4)图 9 东方楯琥珀苔虫 *Aspidelectra orientalis*

A. 口盖; B. 群育变化初生带: 初虫、围初虫及其后续个虫; C. 群育重复初生带的部分个虫; D. 群育重复初生带的个虫和空个虫(树形分枝的边缘部分)(A 比例尺为 a, 0.25mm; B—D 为 b, 0.5mm, B—D 均未给出隐壁)

东方楯琥珀苔虫群体被覆,始终单层;群体呈不规则树形分枝构成的斑块状,分枝由1—10列个虫组成。在群育重复初生带个虫列较多,常由4—10列个虫组成,树形分枝常接合成网状,常嵌入数量不等、形状与大小不一的空个虫。群育变化初生带个虫列较少,仅由1—4列个虫组成,从不出现上述空个虫。群育变化初生带由6—8个个虫世代组成。初虫椭圆形,具发达而表面光滑的裸壁,卵圆形的前膜,其周缘型的隐壁表面光滑、内缘无锯齿,其墙缘四周无边缘刺,其末端两隅的“口刺”或“端刺”源自其两末端个虫(围初虫)的始端裸壁,但伸向始端覆盖在其口盖的上方。初虫末端产生两围初虫,围初虫亚六角形,其前盔由4—5对侧刺在个虫中线愈合而成,侧刺虽呈板状,但较狭,侧刺在中线的愈合部狭,几呈线状,始端3—4根刺常不愈合,两围初虫常大小不等,各以不同角度指向或斜向末端,各分出两个末端个虫,其内侧的末端个虫彼此相贴,而其外侧者则各斜向一侧,形成树形分枝的始端个虫。自第2无性世代开始,侧刺宽度逐渐增大,它们在中线的愈合部逐渐加宽,至第9无性世代开始,除前膜始端附近的1—2根刺未与其他刺愈合外,其余所有的刺均互相愈合,在中线的愈合部呈宽板状(图9C)。因此在群育变化初生带,从初虫至第5—7个虫世代,个虫长度与宽度递增,侧刺宽度逐渐加大,侧刺在中线的愈合部逐渐加宽,个虫由长椭圆形逐渐发育成为亚六角形和类长方形。

2. 双钩楯琥珀苔虫 *Aspidelectra bihamata* (图10)

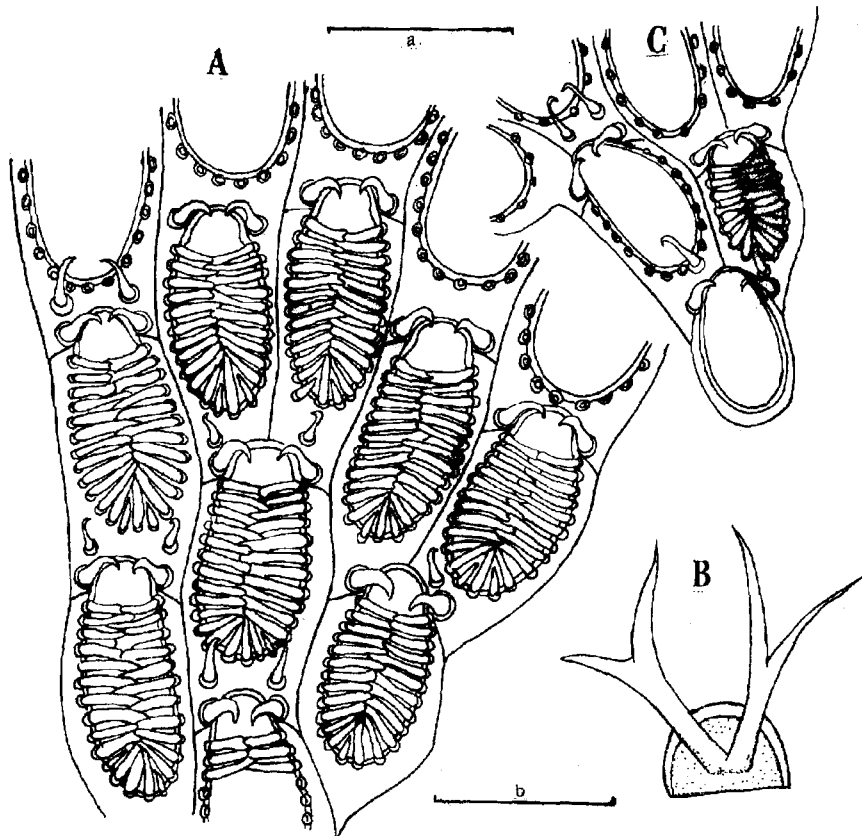


图10 双钩楯琥珀苔虫 *Aspidelectra bihamata*

A. 群育重复带初生带的部分个虫; B. 具分叉状几丁质刺的口盖; C. 群育变化

初生带的始端部分, 示初虫和围初虫(A和C比例尺均为a, 0.5mm; B为b, 0.25mm)

双钩楯琥珀苔虫群体被覆,通常为由单层个虫组成的亚圆形或不规则形的皮壳状,有时为由多层个虫组成的团块状。初虫长椭圆形,末端稍比始端狭,中部两侧略宽;裸壁狭,表面光滑;前膜大,长椭圆形,约占初虫前区的 9/10;隐壁周缘型,狭小,表面光滑,内缘无锯齿。口盖小,半圆形,宽大于长,表面有 2 根分叉的几丁质刺伸向末端;无边缘刺;末端两隅略收缢,在收缢处各有一源自围初虫始端裸壁的钩形刺。初虫末端以端侧出芽方式产生两个围初虫。围初虫亚六角形,其前膜被一由 17—18 根边缘刺在中线愈合而成的前盔覆盖,当群体发育至第 4—6 无性世代时,前盔由 24—32 根边缘刺愈合而成,个虫遂成为长方形。因此群育变化初生带由 5—7 个个虫世代组成,个虫大小自第一世代开始向末端逐渐增大,边缘刺增多,刺的宽度增加,个虫由亚六角形逐渐成为长方形。绝大多数群体为宽大的单层群体,某些群体为多层个虫叠覆而成的团块状,通常出现在表面积狭小(如绳索)的附着基上,这种以改变群体类型来适应不同的生境的特性,是苔藓动物(特别是污损苔虫)中常见的适应方式。

从上述可知,膜孔苔虫科和琥珀苔虫科苔藓虫群体仅由群育变化初生带和群育重复初生带组成,群育变化初生带只由数个个虫世代组成;无论是双生初虫还是单一初虫都有一较大的前膜区。自第 1 无性世代至变化带的末端,不同世代之间的区别仅表现在个虫大小由始端向末端的梯度增长,通常由卵圆形、椭圆形向亚六角形或长方形演变;多形结构从不出现在群育变化初生带。因此,这两科的成员都是原始的唇口类苔藓虫。

膜孔苔虫属成员的初虫均为双生初虫,双生初虫产生一末端中央围初虫,各产生两个末端围初虫或各产生一末端围初虫和一端侧围初虫,即双生初虫在末端和端侧面有 5 个围初虫是膜孔苔虫属成员群体早期发育最基本的特点。除少数膜孔苔虫(如膜孔苔虫和伊氏膜孔苔虫)外,绝大多数种的双生初虫前膜区均无端刺或边缘刺。

帐苔虫属苔藓虫个虫形态与膜孔苔虫属十分相似,有时会互相混淆,但最准确可靠的鉴别特征是前者单一的初虫均无刺。大多数帐苔虫的初虫只产生 2 个末端围初虫,有的种多达 4 个末端和端侧围初虫,有的种则产生 2 个末端围初虫和 1 个始端围初虫。

假膜孔苔虫属苔藓虫个虫形态与膜孔苔虫属相似,但前者末端两隅均有口刺(端刺),初虫单一,且均有端刺。双花假膜孔苔虫的初虫产生两末端围初虫,而双刺假膜孔苔虫的初虫出芽产生单一的末端围初虫,后者出芽产生一末端中央个虫和每侧一端侧个虫,此末端中央个虫也以同样的出芽方式产生三个子个虫,以此类推,因而在群体中央形成一中央个虫列把群体分为左右两半。

链枝梨孔苔虫的初虫在其两端和两侧分别出芽,产生 4 个比其小的围初虫,因而形成四支单列分枝。东方楯琥珀苔虫的初虫产生两个大小和指向不同的末端围初虫,围初虫产生的两内列子个虫相连,而两外列子个虫分离,因而形成由不规则树形分枝组成的斑块。大多数琥珀苔虫的初虫均产生两末端围初虫,围初虫产生两末端个虫或一末端个虫和一端侧个虫,前种情况下常形成扇状或亚圆形斑块状群体,后种情况下群体则常呈不规则分枝状。少数琥珀苔虫,如艳丽琥珀苔虫和细小琥珀苔虫的初虫产生一末端围初虫和一始端围初虫,因而形成两支方向相反的扇形斑块或不规则树形分枝。个别种,如有轴琥珀苔虫在群体中有一一起始于初虫的中央个虫列,把群体分为左右两部分,群育重复初生带位于此中轴个虫列的末端和两侧,相邻分枝常以空个虫互相连接。由此可见,琥珀苔虫科成员初虫出芽方式比膜孔苔虫科多,因而群体形态也比膜孔苔虫科的多。

无论是膜孔苔虫科还是琥珀苔虫科,群体内从未发现前出芽现象,这就是为什么这两类苔藓虫都没有鸟头体或振鞭体这类特殊的异个虫,绝大多数成员的群体都是单层被覆群体的原因所在,反映了它们都是较原始的苔藓虫。某些膜孔苔虫,如大室膜孔苔虫 *Membranipora grandicella* 具有牡丹花状群体,无规膜孔苔虫 *M. irregulata* 具有多层块状群体,并非由前出芽方式产生,前者是由部分个虫脱离基质直立生长、并由两层个虫背向排列而成,后者则是部分个虫脱离基质叠复生长而成。而泥栖膜孔苔虫 *M. limosa* 和假多毛琥珀苔虫 *E. pseudopilosa* 的 4 列或多列个虫组成的胞苔虫型分枝 (cellariform branches) 也是由部分个虫脱离基质绕一中轴直立生长而成。

三、新属、新种的描述

假膜孔苔虫属(新属) *Membraniporopsis* Liu gen nov.

Membranipora (pars) Liu, 1992: 128—129 (nec *Membranipora* de Blainville, 1830 and auctt.)

模式种 双花棘膜孔苔虫 *Acanthodesia bifloris* Wang et Tung, 1976。

群体被覆。个虫类长方形,在口盖末端两隅各有一收缢,相邻个虫以细沟间隔,个虫界限清楚。前膜几占个虫整个前区。始端裸壁无或仅显痕迹。隐壁狭,表面颗粒状,内缘细锯齿状。无基孔室,有壁孔室。无鸟头体。初虫单一,具端刺,前膜卵圆形,始端裸壁发达。

讨论 除模式种外,双刺膜孔苔虫 *Membranipora bispinosa* 也归于本新属内,而 Liu (1992) 则将上述两种都归于膜孔苔虫属内。作者最近发现,它们的初虫不是膜孔苔虫所特有的双生初虫,显然不是膜孔苔虫属的成员。由于它们无鸟头体,无卵胞,个虫无墙孔,前膜几占或占个虫整个前区,始端裸壁无或仅显痕迹,只能归于膜孔苔虫科内,但由于不能归于现有已知属内,故建立一新属。

假膜孔苔虫属上述两成员的初虫、围初虫以及群体所有其余个虫在口盖末端两隅都有一收缢,两根端刺均着生于个虫末端两隅的裸壁上。由于双刺假膜孔苔虫个虫两根端刺虽然附着于裸壁上,但其自由端的大部分盖在墙缘上,故 Liu (1992) 在描述该种时误把两端刺视为墙缘的螯生物,应予以纠正。

本新属除上述两种外,也可能包括拟缘膜孔苔虫 *Membranipora serrilamelloides* Liu et Li, 1987, 因该种个虫末端两隅各有一收缢,收缢处着生一自由端呈尖形的端刺,无始端裸壁,无墙孔,无鸟头体,但至今未发现其初虫,故是否为本新属成员尚待进一步研究。

1. 拟疣膜孔苔虫(新种) *Membranipora tuberculatoidea* Liu sp. nov. (图 11—12)

正模标本 No. 89BBS1220, 1989 年 12 月 21 日采自南沙群岛水域 (4°30'N, 113°18' E), 1 群体附于悬浮的马尾藻叶状体上。保存于中国科学院海洋研究所。

其他标本 No. 89BBS1221, 1989 年 12 月 21 日采自南沙群岛水域(经、纬度同上), 许多群体附于马尾藻叶状体及果孢囊上; No. 74BBS 7410, 1974 年 4 月 28 日采自西沙群岛永兴岛, 2 群体附于马尾藻叶状体上。所有标本均保存于中国科学院海洋研究所。

鉴别特征 群体被覆, 白色。个虫卵圆形、类六角形或长方形, 五点形排列, 个虫界限清楚。每一个虫始端具基部连在一起的片状疣突。片状疣突仅外表面钙化, 内表面未钙化, 呈沟状。双生初虫几呈末端钝圆、始端狭长的圆三角形, 末端中央产生 1 个围初虫和各产生一对末端围初虫以及一个侧围初虫(即共 7 个围初虫)。

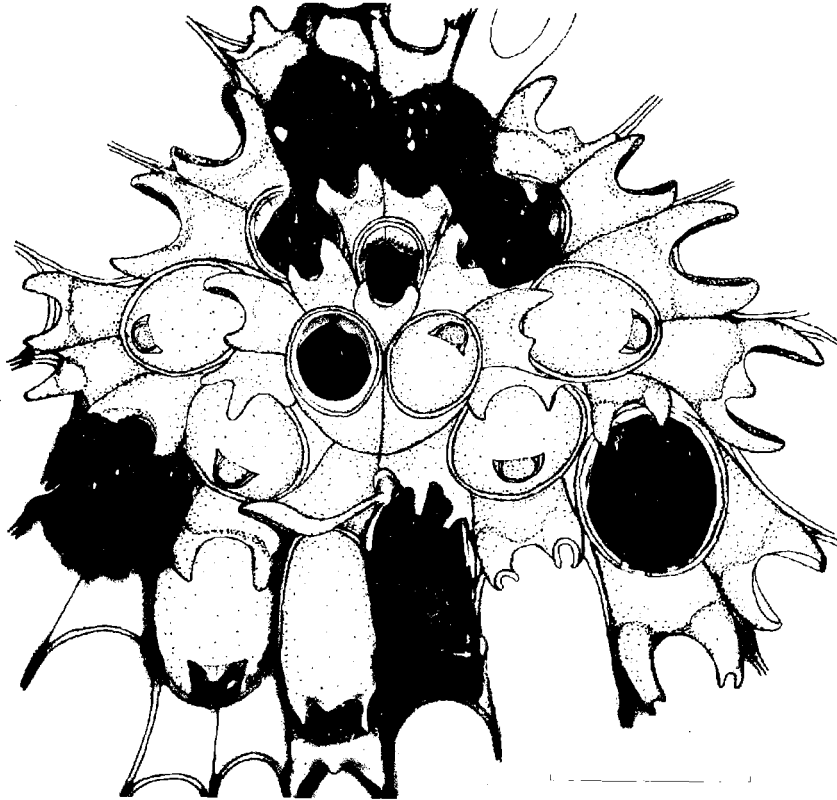


图 11 拟疣膜孔苔虫(新种)*Membranipora tuberculatoidea* Liu sp. nov. 的部分幼群体前面观,示双生初虫、围初虫及其后续个虫(比例尺 0.5mm)

形态描述 群体被覆,在基质(马尾藻)上形成单层亚圆形白色斑块,或绕马尾藻茎被覆生长,形成中空管状构造,或被覆在果孢囊上形成中空圆球形皮壳。个虫长卵圆形,长椭圆形或类六角形及长方形,五点形排列,相邻个虫以细沟间隔,个虫界限清楚。前膜长卵圆形、椭圆形、类六角形或长方形,约占个虫前区 4/5(或更大)。口盖小,半圆形,宽大于长,沿弧缘有一细狭的几丁质硬缘。始端裸壁狭小,约占个虫前区 1/5 或更小,但均被一源自个虫始端体壁的片状疣突所覆盖。墙缘薄而隆起,表面光滑。隐壁周缘形,表面光滑,内缘无锯齿。位于个虫始端的片状疣突系个虫始端和始端两侧的体壁隆起而成,此体壁螯生构造在个虫始端形成片状结构覆盖在始端裸壁上,其末端常形成 1—4(通常 2—3)个管状突起伸向末端盖在侧壁和前膜上。此片状构造及其管状延伸前表面均钙化,但其基面均未钙化,而是被一膜质外皮,当除去外皮时均显出很深的凹槽。横壁壁孔室由 8—14 个单孔型小孔组成,紧贴基壁处排成一行。侧壁壁孔室由 6—8 个较小的多孔型孔室组成,在基壁附近排成一纵列。双生初虫呈始端细狭、末端宽大而钝圆的圆三角形,始端裸壁呈始端细狭、末端两侧较宽的亚三角形,表面光滑,无侧裸壁。前膜卵圆形,两端较狭,两侧较宽,约占初虫前区 2/3。隐壁周缘型,末端和两侧较始端狭,表面光滑,内缘无锯齿。膜下孔几呈圆形,比前膜小。口盖形状与普通个虫的相似,半圆形,宽大于长;无边缘刺或端刺。双生初虫产生一个末端中央围个虫,各产生一对末端围个虫和一个侧围初虫,末端中央一围初

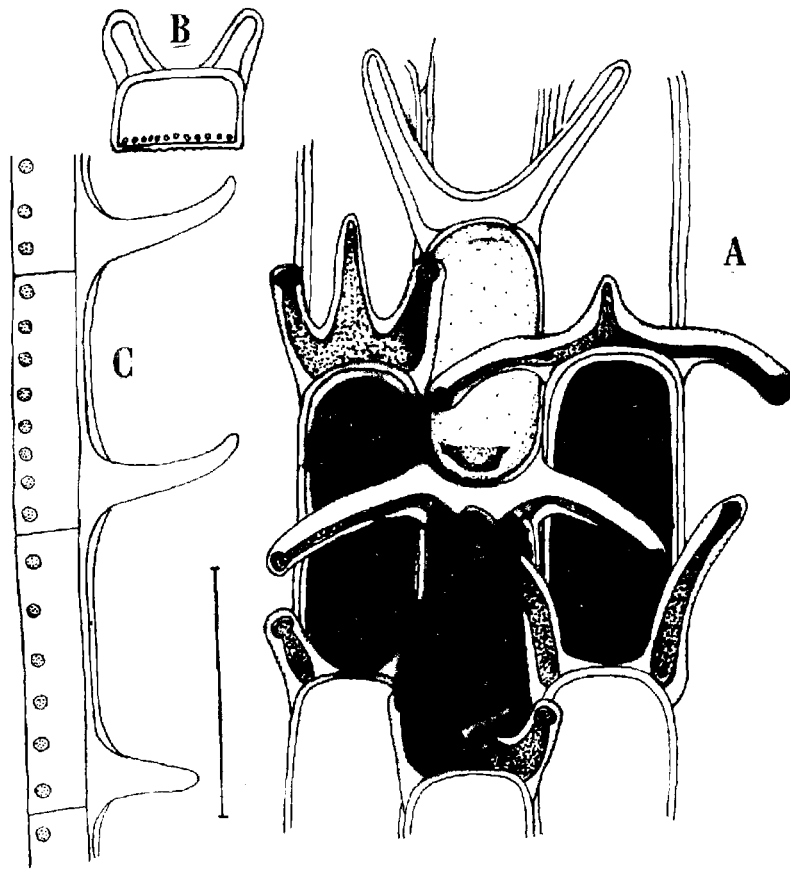


图 12 拟疣膜孔苔虫(新种) *Membranipora tuberculatoidea* Liu sp. nov.

A. 部分群体俯视图, 示个虫始端片状疣突及其管状延伸基面(内表面)未钙化的沟槽; B. 横壁壁孔室; C. 侧壁壁孔室(比例尺均为 0.5mm)

虫较小, 其长宽只有双生初虫的 $2/3$, 呈长三角形, 一对末端围初虫较大, 略呈类六角形, 通常外侧一周初虫大于内侧一周初虫, 一个侧围初虫呈亚圆形, 均指向始端。当群体发育至第 4—5 个虫世代时双生初虫始端发育出一对始端“围初虫”, 其形态与群育重复带的个虫相似, 呈长方形。所有围初虫始端裸壁均被一内表面未钙化的刺状构造覆盖。群育变化初生带由 5—6 个个虫世代组成, 个虫由第 2 世代开始向末端逐渐增大, 个虫由长三角形或短小的类六角形逐渐发育为延长的类六角形或长方形, 个虫始端的片状结构及其管状延伸加宽、增长。基面观每一个虫底边呈锯齿状。

标本测量(mm)

	普通个虫			双生初虫			N
	R	M	R(r)	R(l)	M(r)	M(l)	
Lz	0.772—0.812 (0.338—0.535)	0.808(0.495)	0.390—0.410	0.380—0.416	0.396	0.386	5
Wz	0.446—0.556 (0.298—0.338)	0.460(0.312)	0.267—0.290	0.252—0.268	0.226	0.258	5
Lfm	0.535—0.653	0.609(0.395)	0.232—0.242	0.224—0.244	0.236	0.230	5

	(0.317—0.555)						
Wfm	0.406—0.554 (0.277—0.540)	0.434(0.285)	0.222—0.236	0.232—0.238	0.230	0.234	5
Lop	0.535—0.614 (0.277—0.316)	0.573 (0.352)	0.222—0.234	0.234—0.240	0.228	0.226	5
Wop	0.298—0.416 (0.238—0.278)	0.394 (0.252)	0.192—0.200	0.184—0.196	0.196	0.190	5
Lo	0.078—0.084 (0.070—0.080)	0.080 (0.074)	0.060—0.070	0.060—0.076	0.062	0.072	5
Wo	0.139—0.0168 (0.110—0.130)	0.158 (0.120)	0.086—0.096	0.096—0.106	0.090	0.100	5

(括号内为群育变化初生带的个虫测量数值)

地理分布 迄今仅发现于中国西沙群岛和南沙群岛水域,水深0—10m。

讨论 本新种与疣突膜孔苔虫 *Membranipora tuberculata* (Bosc, 1802) 的个虫形态(特别是始端片状疣突)十分相似,但后者的片状疣突及其球状延伸均钙化(幼小状态时末端未钙化,老成状态时全面钙化),隐壁在个虫幼小状态时分别位于末端和始端,在老成个虫中则包围膜下孔,表面均呈颗粒状,内缘呈锯齿状,有时隐壁向体腔内伸出梳状隐壁小刺。本新种个虫始端的片状疣突及其管状延伸在个虫发育过程中内表面(基面)均未钙化,具明显的沟槽,隐壁始终为周缘型,包裹膜下孔,从不向体腔内伸出梳状隐壁小刺。

2. 假萨氏膜孔苔虫(新种) *Membranipora parasavartii* Liu sp. nov. (图13)

正模标本 No. 59BBE9150, 1959年9月15日采自东海近岸水域(17°30'N, 124°00'E),水深70m,底质为泥质沙,1群体附于贝壳上。保存于中国科学院海洋研究所。

鉴别特征 群体被覆一直立,被覆部分单层,直立部分双层。个虫长方形,五点形排列,相邻个虫以墙缘相连。无裸壁。隐壁周缘型,末端与末端两侧有一隆起的弓形隐壁脊,始端有一横长方形的中央突起。横壁壁孔室为两个较小的多孔型孔室和若干单孔型小孔,在横中线附近排成一行。

形态描述 群体被覆一直立,淡黄色,被覆部分狭小,单层,直立部分呈由双层个虫背向排列而成的牡丹花状。个虫长方形,五点形排列,相邻个虫以墙缘相连,个虫界限清楚。墙缘薄而隆起,表面光滑。每一个虫列以始端个虫为最小,末端个虫最大,由始端向末端逐渐增大。隐壁周缘型,末端和两侧狭小,很陡,始端宽大而平坦,有一横长方形中央突起,中央突起斜向基面,自由缘常呈锯齿状;整个隐壁表面光滑或有若干稀疏颗粒,除始端中央突起外,内缘均光滑无锯齿。在个虫末端和末端两侧隐壁表面有一条沿室口顶边分别走向两侧始端的弓形脊,其表面呈念珠状,此念珠状颗粒在末端粗壮而明显,在两侧则逐渐由末端向始端变小而不明显,约至膜下孔底边附近隆起脊消失。这条弓形隆起脊初看似个虫墙缘,但仔细检查可清楚地发现与薄而隆起的墙缘之间有一条同样呈弓形的深沟。膜下孔卵圆形或椭圆形,因隐壁发育而远小于前膜。口盖半圆形,宽大于长,沿弧缘有一条粗壮的黄色几丁质硬缘。横壁壁孔室由两个分别位于一侧的小型多孔型孔室和许多微小的单孔型小孔组成,并在中线处排成一行。侧壁壁孔室由4—5个较大的多孔型孔室组成,在基壁一侧排成一纵列。

标本测量(mm)

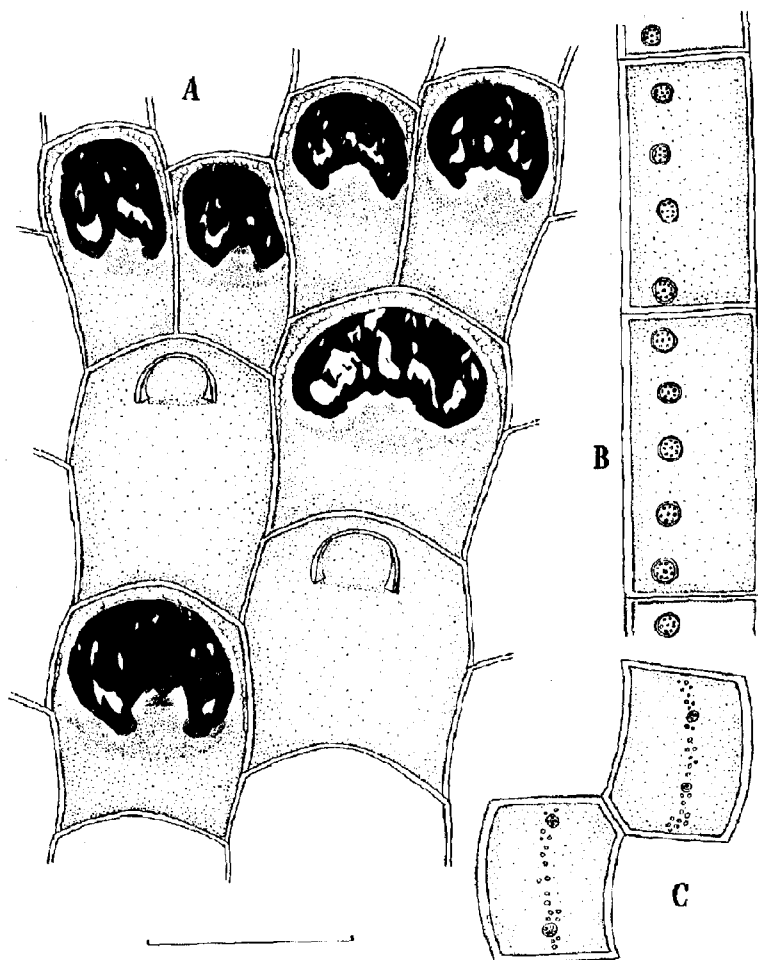


图 13 假萨氏膜孔苔虫(新种) *Membranipora parasavartii* Liu sp. nov.

A. 部分群体前面观, 示个虫及其前膜、口盖、膜下孔、隐壁及其弓形脊;

B. 侧壁壁孔室; C. 横壁壁孔室(比例尺均为 0.5mm)

	R	M	N
Lz	0.620—0.764	0.692	5
Wz	0.364—0.602	0.588	5
Lop	0.310—0.482	0.380	5
Wop	0.292—0.446	0.342	5
Lo	0.110—0.164	0.140	5
Wo	0.146—0.237	0.194	5

地理分布 迄今仅发现于东海。

讨论 本新种的群体之被覆-直立生长, 群体直立部分呈牡丹花状, 由双层个虫背向排列而成, 个虫隐壁始端有一中央突起等特征与萨氏膜孔苔虫 *M. savartii* 极其相似, 但本新种相邻个虫以隆起而光滑的墙缘相连接, 隐壁末端和末端两侧有一表面呈颗粒状的隐壁隆起脊, 个虫横壁壁孔室由位于横中线附近排成一横行的两个小型的多孔型小孔

和许多单孔型小孔组成,而萨氏膜孔苔虫相邻个虫以深沟间隔,墙缘内缘锯齿状或念珠状,隐壁末端和两侧无隆起脊,横壁壁孔室大,由两个多孔型大孔组成。

3. 有轴琥珀苔虫(新种)*Electra axialata* Liu sp. nov. (图 8)

正模标本 No. 74BYT7465, 1974 年 7 月 26 日采自青岛张戈庄潮间带, 1 群体附于贝壳上。保存于中国科学院海洋研究所。

鉴别特征 群体被覆, 有一自初虫开始伸向末端的单列个虫构成的中轴, 由中轴个虫出芽形成多列分枝。个虫多数呈长方形。端刺 1 对, 侧刺 4 对。隐壁周缘型。横壁壁孔室为单一的多孔型小孔。初虫单一, 膜孔型, 无边缘刺。

形态描述 群体被覆, 单层, 由初虫起始的单个虫列构成群体中轴; 由初虫起始的第 3 个虫开始, 个虫分出一端芽和一端侧芽形成新的多列分枝。从中轴第 6 个虫开始, 每一个中轴个虫分出一端芽和两侧芽, 两侧芽形成新的分枝。这两个单列侧枝可与中轴前位个虫和后续个虫分出的相应侧枝愈合后形成多列分枝, 或与相应侧枝分离, 遂借形状不规则的空个虫与相邻分枝接合成网状, 从而使群体成为不规则网扇状皮壳。初虫膜孔型, 卵圆形, 具发达的裸壁; 墙缘光滑; 隐壁狭, 周缘型, 表面光滑, 内缘无锯齿; 无边缘刺。初虫分出一端芽形成围初虫, 围初虫两侧比两端稍宽, 每侧各有 3 根侧刺指向内侧。围初虫分出一端芽形成第 2 无性世代, 此个虫比围初虫稍大, 除每侧 3 根侧刺外, 另有 2 根指向末端的端刺。此第 2 无性世代个虫分出一端芽和一端侧芽, 形状、大小和边缘刺的分布与其前位个虫相似。其中轴个虫和侧枝个虫形态大小相近。群体内从初虫开始, 个虫具有从卵圆形向长方形逐渐过渡的趋势, 但在相邻分枝接合处, 个虫形状不规则。绝大部分的中轴个虫和侧枝个虫皆呈长方形, 具 4 对侧刺(指向内侧)和 1 对端刺(指向末端)。在多列分枝内, 个虫不规则放射状排列, 相邻个虫以室间沟间隔, 个虫界限清楚。前膜长椭圆形, 约占个虫前区 3/4, 侧裸壁和始端裸壁发达。隐壁周缘形, 始端稍宽, 末端均细狭, 表面光滑或细颗粒状, 内缘一般锯齿状, 但有时光滑无齿。口盖半圆形, 宽大于长, 有一细狭的半圆形几丁质硬缘。墙缘薄, 稍隆起, 表面光滑。联结相邻分枝的空个虫形状、大小变化极大, 有些空个虫与自个虫大小、形状相仿, 但均无边缘刺。侧壁具 2 个多孔型壁孔室, 分别位于末端附近和始端附近。横壁具两个较大的多孔型孔室, 并列于基壁一侧。

标本测量(mm)

	普通个虫		初虫	
	R	M	N	
Lz	0.368—0.506	0.475	5	0.160
Wz	0.202—0.368	0.224	5	0.145
Lfm	0.258—0.377	0.300	5	0.110
Wfm	0.156—0.182	0.172	5	0.090
Lop	0.219—0.360	0.294	5	0.080
Wop	0.129—0.164	0.148	5	0.070
Lo	0.046—0.055	0.050	5	0.020
Wo	0.100—0.120	0.110	5	0.040

地理分布 迄今仅发现于青岛近岸水域。

讨论 本新种个虫形态和边缘刺的排列与小刺琥珀苔虫 *Electra crustulenta spiculata* (Canu, 1928) 很相似, 但个虫排列方式不同。新种群体内有明显的中轴, 不同分枝借空个虫接合成网状, 而小刺琥珀苔虫则形成由个虫放射状排列的单层皮壳状群体。

4. 厦门琥珀苔虫(新种)*Electra xiamenensis* Liu sp. nov. (图版 I :5;图版 II :3)

正模标本 No. 84BET055, 1984年6月15日采自厦门大学附近潮间带, 1群体附于贝壳上。保存于中国科学院海洋研究所。

其他标本 No. 95BET112, 1995年9月15日用人工挂板方法采自厦门鼓浪屿海峡, 5群体附于扇贝壳上; No. 95BET113—133, 1995年9月1日—12月30日用人工挂板方法采自厦门鼓浪屿海峡, 许多群体附于贝壳上。保存于中国科学院海洋研究所。

鉴别特征 群体被覆。个虫长方形。侧刺3—4对, 端刺1对。始端裸壁上有一中央刺指向末端。初虫类长方形, 边缘刺8根。

形态描述 群体被覆, 黄白色, 单层, 在基质上形成不规则薄膜。个虫长方形, 中部两侧略宽, 五点形排列, 相邻个虫以细沟间隔, 个虫界限清楚。墙缘薄, 略隆起, 内缘锯齿状。口盖半椭圆形, 长大于宽, 沿弧缘有一褐色或黄褐色几丁质硬缘。前膜卵圆形或长卵圆形, 约占个虫前区的3/4。裸壁末端和两侧较狭, 始端较宽, 表面光滑。隐壁在室口末端未包裹膜下孔, 由室口顶边两侧伸向始端, 两侧较狭, 始端较宽, 内缘细锯齿状, 表面细颗粒状, 这些表面颗粒常作放射状排列。边缘刺4—6对, 其中1对端刺, 3—5对侧刺, 端刺弯向始端, 覆盖在口盖上, 侧刺向内生长覆盖在前膜上, 所有边缘刺基部均有关节, 附于前膜周围裸壁的疣突上。每一个虫前膜始端中央的裸壁上有一指向末端的粗壮几丁质长刺, 附着在粗壮的钙质球形疣突上。横壁壁孔室为2个并列于基壁一侧的多孔型大孔。侧壁壁孔室为3—4个较小的多孔型小孔, 在中线处排成一纵列。初虫单一, 膜孔型, 类长方形, 前膜长卵圆形, 墙缘薄而隆起, 内缘锯齿状, 边缘刺8根, 无隐壁, 裸壁发达、表面光滑。初虫产生两个末端围初虫。群育变化初生带由5—6无性世代组成。

标本测量(mm)

	普通个虫			初虫		
	R	M	N	R	M	N
Lz	0.424—0.552	0.478	5	0.218—0.237	0.222	5
Wz	0.230—0.276	0.254	5	0.173—0.200	0.188	5
Lfm	0.267—0.350	0.310	5	0.128—0.145	0.136	5
Wfm	0.156—0.210	0.192	5	0.145—0.164	0.157	5
Lop	0.258—0.304	0.268	5	0.145—0.164	0.158	5
Wop	0.145—0.182	0.164	5	0.110—0.128	0.118	5
Lo	0.110—0.130	0.120	5	0.064—0.082	0.075	5
Wo	0.090—0.110	0.100	5	0.030—0.054	0.046	5

地理分布 迄今仅发现于厦门地区近岸水域, 0—8m。

讨论 本新种个虫形态与美丽琥珀苔虫 *E. tenella* 相似, 但新种初虫具边缘刺, 普通个虫边缘刺少, 呈自由端较尖细的细长圆锥形, 始端裸壁上的刺始终单一, 而美丽琥珀苔虫初虫无边缘刺, 普通个虫边缘刺多, 呈自由端与附着端宽度几乎相等的扁平带形, 始端裸壁上的刺均成对(但在每个虫列最始端个虫的始端刺单一)。

根据我们在1994年8月—1995年9月间于厦门鼓浪屿海峡所做的13个月连续挂板试验以及潮间带采集所获样品分析结果表明, 前人报道于厦门港的“美丽琥珀苔虫”实际上含有两个种, 一种为美丽琥珀苔虫, 另一种即为本新种。

5. 项链琥珀苔虫(新种)*Electra monilophora* Liu sp. nov. (图14)

正模标本 No. 57BYT015, 1957年5月14日采自河北七口, 1群体附于石花菜叶状体上。保存

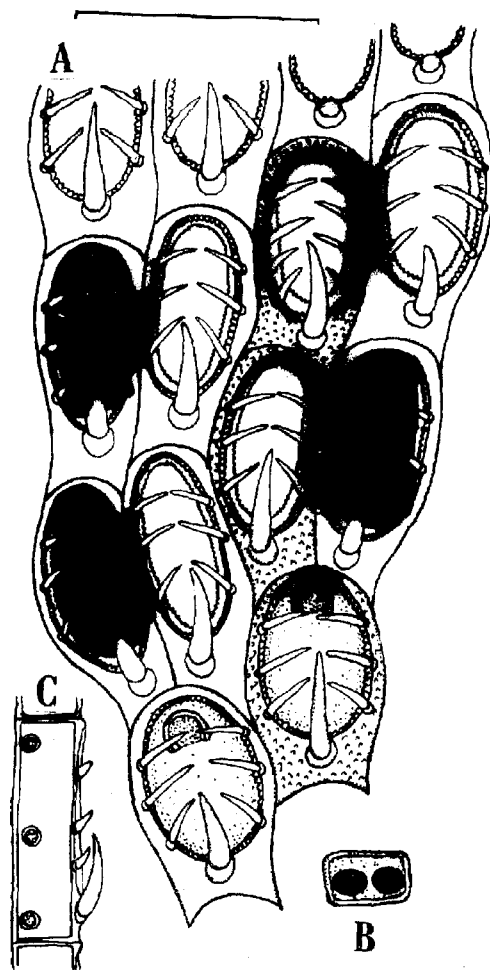


图 14 项链琥珀苔虫(新种)*Electra monilophora* Liu sp. nov.

A. 部分群体前面观,示个虫及其前膜、口盖、裸壁、隐壁、膜下孔、边缘刺;

B. 横壁壁孔室;C. 侧壁壁孔室(比例尺均为 0.5mm)

于中国科学院海洋研究所。

鉴别特征 群体被覆。个虫长方形或类六角形。墙缘表面念珠状。裸壁表面细颗粒状。隐壁周缘型。侧刺 3—4 对,无端刺。横壁壁孔室为 2 个多孔型大孔。

形态描述 群体被覆,黄褐色,在基质上形成单层不规则薄膜。个虫长方形或类六角形,放射状排列,相邻个虫以细沟间隔,个虫界限清楚。墙缘厚而隆起,表面念珠状。口盖半椭圆形,长大于宽,沿弧缘有一褐色几丁质硬缘。前膜长卵圆形或长椭圆形,约占个虫前区 4/5。裸壁末端细狭,两侧和始端宽而平坦,表面均呈细颗粒状。隐壁周缘型,末端和两侧狭而陡,始端宽而平坦,表面细颗粒状,内缘细锯齿状。侧刺 3(大多数个虫)—4(少数个虫)对,基部附于侧裸壁的小疣突上;所有疣突均钙化,刺本部多数钙化,但有的刺末端部分未钙化而露出褐色几丁质。侧刺或向内生长覆盖在前膜上,或几与个虫平面垂直。在每一个虫始端裸壁中央一粗壮的球形钙质疣突上附有一粗壮的几丁质刺;几丁质刺或指向末端或几与个虫平面垂直。横壁具 2 个并列的横椭圆形多孔型壁孔室。侧壁具 3 个较

小的多孔型壁孔室,分别位于侧壁基壁一侧的末端、中间和始端。未发现初虫。

	普通个虫		初虫	
	R	M	N	
Lz	0.460—0.534	0.498	5	0.166
Wz	0.202—0.276	0.240	5	0.120
Lfm	0.285—0.350	0.330	5	0.100
Wfm	0.162—0.202	0.176	5	0.080
Lop	0.258—0.315	0.293	5	0.065
Wop	0.130—0.175	0.142	5	0.065
Lo	0.064—0.084	0.072	5	0.028
Wo	0.074—0.092	0.082	5	0.038

标本测量(mm)

地理分布 迄今仅发现于河北省近岸水域,0—10m。

讨论 本新种个虫形态和 3—4 对侧刺与小刺琥珀苔虫较相似,但后者具 1 对端刺,始端裸壁上无长刺,裸壁表面光滑;而本新种无端刺,墙缘念珠状,始端裸壁中央均有一几丁质长刺,裸壁表面细颗粒状。现有标本为一中央部分损坏的单层群体,初虫及围初虫都已磨损,故今后需补充采集标本以获取初虫和围初虫的资料。因其表面呈颗粒状的裸壁、念珠状的墙缘,个虫无端刺但始端裸壁有粗壮的几丁质刺,所以本新种易与有轴琥珀苔虫(新种)*Electra axialata* 加以区别。

6. 细小琥珀苔虫(新种)*Electra gracilis* Liu sp. nov. (图版Ⅲ:4—5)

正模标本 No. 94BEF120,用人工挂板方法于 1994 年 10 月 30 日采自福建厦门鼓浪屿海峡,水深 5m,1 群体附于扇贝壳上。保存于中国科学院海洋研究所。

其他标本 No. 94BEFT125,用人工挂板方法于 1994 年 8 月 30 日采自福建厦门鼓浪屿海峡,水深 8m,1 群体附于扇贝壳上。保存于中国科学院海洋研究所。

鉴别特征 群体被覆,单层,树形分枝状。个虫长方形,在室口末端两隅各有一收缢,放射状排列,个虫界限清楚。边缘刺纤细,侧刺 5—7 对,均指向内侧,1 根始端中央刺指向末端。在末端两隅收缢处各有一源自后续个虫始端裸壁的“口刺”,斜向始端,所有刺的基部均有关节。初虫卵圆形,具边缘刺 8 根,在其末端和始端分别产生一围初虫。

形态描述 群体被覆,淡黄色,在基质上形成以初虫为中心、方向相反的两支不规则分枝的树形分枝,在其边缘部分不同分枝常以空个虫接合成网状。个虫长方形,末端两隅各有一收缢,两端比中部两侧稍狭,放射状排列,相邻个虫以细沟间隔,个虫界限清楚。侧裸壁狭而隆起,始端裸壁狭小,占个虫前区 1/5—1/4,表面光滑,无颗粒装饰。隐壁狭小,几呈线状,周缘型,表面细颗粒状,内缘锯齿不明显。膜下孔长椭圆形,略小于前膜。前膜大,长椭圆形,占个虫前区 3/4—4/5。口盖半圆形,宽大于长,沿弧缘有一细狭的黄褐色几丁质硬缘。边缘刺纤细,11—15 根,其中 4—7 对为指向内侧的侧刺,始端一根中央刺指向末端,所有刺的基部均有关节。每一个虫末端两隅的刺系源自其后续个虫的始端裸壁,但其自由端弯向始端,盖在口盖上。墙缘薄而隆起,表面光滑。横壁在基壁附近有一行(8—10)单孔型小孔。侧壁 4—5 个较大的多孔型孔室在中线附近排成一纵列。初虫单一,卵圆形;侧裸壁隆起,表面光滑,始端裸壁狭小,约占前区 1/4,其表面光滑,无颗粒装饰;隐壁周缘型,十分细狭,表面颗粒和内缘锯齿均不明显;墙缘薄而隆起,表面光滑;前膜大,长椭圆形,约占前区 5/6—6/7;口盖半圆形,宽大于长;边缘刺 8 根,几与初虫平面垂直。初虫

在其末端和始端分别产生一末端围初虫和一始端围初虫,因而形成了与艳丽琥珀苔虫相似的、两支方向相反的、不规则分歧的树形分枝;同侧相邻分枝的末端部分或直接或借空个虫接合成网状。

标本测量(mm)

	普通个虫		初虫	
	R	M	N	
Lz	0.480—0.640	0.580	5	0.172
Wz	0.320—0.440	0.360	5	0.112
Lfm	0.480—0.520	0.496	5	0.124
Wfm	0.280—0.300	0.312	5	0.106
Lop	0.420—0.500	0.464	5	0.102
Wop	0.260—0.280	0.272	5	0.098
Lo	0.060—0.080	0.072	5	0.032
Wo	0.120—0.130	0.112	5	0.046

地理分布 迄今仅发现于中国福建厦门海域,水深5--8m。

讨论 本新种群体早期发育特点与艳丽琥珀苔虫 *Electra bellula* (Hincks, 1881) 十分相似,初虫在其末端和始端分别产生一围初虫,遂形成两支方向相反的树形分枝(树形分枝的末端相邻分枝常接合成网状),但两者的个虫形态及边缘刺明显不同,艳丽琥珀苔虫的个虫具发达的新月形片状隐壁,末端和始端两隅的刺自由端常多次分叉,从而覆盖在前膜上形成前盔(刺盔);而本新种的边缘刺十分纤细,自由端从不分叉。与各自的围初虫相比,本新种的初虫很小,其长度约为末端围初虫的1/2、约为始端围初虫的1/3,其墙缘四周有8根边缘刺,其末端和始端分别产生一围初虫,其前膜长椭圆形,隐壁十分细狭,仅是膜下孔周围的细线状包裹圈;而艳丽琥珀苔虫初虫较大,其长度约为末端围初虫的1/2,仅具2根端刺,前膜呈末端狭始端宽的圆三角形,末端产生两个端侧围初虫,始端产生一始端围初虫,普通个虫的始端隐壁十分发育,呈新月形宽片状。

参 考 文 献

- 王复振、董聿茂,1976,中国外肛动物一新种,动物学报,22(3):302—303。
王复振、蔡如星,1977,东海外肛动物(苔藓虫类)调查报告,海洋科技,7:14—47。
刘锡兴,1991,南沙群岛水域无囊亚目和筛壁亚目唇口类苔藓虫的初步研究,南沙群岛及邻近海区海洋生物研究论文集(1),海洋出版社,6—18。
刘锡兴、李传燕,1987,香港及珠江口水域苔藓虫六新种,台湾海峡,6(1):53—66。
刘锡兴、杨则禹,1995,厦门膜孔苔虫(唇口目:膜孔苔虫超科)的分类地位,台湾海峡及邻近海域海洋科学讨论会论文集,海洋出版社,346—355。
张松龄、刘锡兴,1995,中国南部海域膜孔苔虫属一新种,动物分类学报,20(2):133—136。
安德罗索娃(Androsova, E. I.), 1959,黄海苔藓虫研究初步报告,中国科学院海洋研究所丛刊,1(4):56—70。
安德罗索娃(Androsova, E. I.), 1963,南中国海的苔藓虫,海洋科学集刊,4:21—45。
Androsova, E. I., 1958, Bryozoa of order Cheilostomata of the north part of the Sea of Japan, *Essle Fauny mor i Akad Nauk SSSR*, 5:90—204。
Androsova, E. J., 1971, Bryozoa of the possject Bay of the Sea of Japan, Faund and Flora of the Possject Bay of the Sea of Japan. *Akad. Sci., SSSRZool. Inst. Exped. Fauna of Far Seas*, 8(10):144—156。
Bassler, R. S., 1953, "Bryozoa", In Moore R. C. (Ed.): "Treatise on Invertebrate Palenotology". *Geol. Soc. Amer. Univ. Kansas Press*, New York, Part G: xiii + 1—253。

- Boardman, R. S. et al., 1983, *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part G. Revised*, Vol. 1. Geological Society of America, Boulder, Colorado, and University of Kansas, Lawrence, Kansas, 1—625.
- Boardman, R. S., A. H. Cheetham and P. L. Cook, 1969. Intraecology variation and the conception in Bryozoa. *Proceedings of the North American Palaeontological Convention*, Park City, Utah, United States of America, 294—320.
- Boardman, R. S., A. H. Cheetham and P. L. Cook, 1983, Introduction to the Bryozoa. In R. S. Boardman et al. (Eds.): "Treatise on Invertebrate Paleontology Part G. Bryozoa (revised)", Volume 1: Introduction, Order Cystoporata, Order Cryptostomata". *Geological Society of America, Inc.* The University of Kansas, Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas, 2—48.
- Borg, F., 1931, On some species of *Membranipora*, *Ark. f. Zool.*, **22A**(2): 1—35.
- Canu, F., 1928, Les Bryozoaires du Maroc et de Mauritanie, 2e Memoire, *Mem. Soc. des Sci. Natur du Maroc*, 18: 1—85.
- Cheetham, A. H. and P. L. Cook, 1983, General features of the Class Gymnolaemata. In R. S. Boardman et al. (Eds.): "Treatise on Invertebrate Paleontology Part G. Bryozoa (revised)", Volume 1: Introduction, Order Cystoporata, Order Cryptostomata", Geological Society of America, Inc. The University of Kansas, Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas, 138—207.
- Chimonides, P. J. and P. L. Cook, 1981, Observations on living colonies of *Selenaria* (Bryozoa, Cheilostomata) II, *Cah. Biol. Mar.*, **22**: 207—219.
- Chimonides, P. J. and P. L. Cook, 1994, Notes on the genus *Cranosina* (Bryozoa, Cheilostomata), *Zool. Scr.*, **23**: 43—49.
- Cook, P. L., 1962, The early development of *Membranipora seurati* (Canu) and *Electra crustulenta* (Pallas), *Polyzoa, Cah. Biol. Mar.*, **3**(1): 57—60.
- Cook, P. L., 1963a, Observations on living lunuliform zoaria of Polyzoa, *Bull. Br. Mus (Nat. Hist). Zool.*, **13**(5): 151—187.
- Cook, P. L., 1963b, Observation on live lunuliform zoaria of polyzoa, *Cah. Biol. Mar.*, **4**: 407—413.
- Cook, P. L., 1964, The development of *Electra monostrachys* (Busk) and *Conopeum reticulum* (Linnaeus), *Polyzoa, Anasca, Cah. Biol. Mar.*, **5**(4): 391—397.
- Cook, P. L., 1966, some "sand fauna" polyzoa (Bryozoa) from Eastern Africa and the Northern Indian Ocean, *Cah. Biol. Mar.*, **7**: 207—223.
- Cook, P. L., 1973, Settlement and early colony development in some Cheilostomata. In G. P. Larwood: "Living and Fossil Bryozoa", Academic press, London & New York, 65—71.
- Cook, P. L., 1977, Early Colony Development in *Aetea* (Bryozoa), *Amer. Zool.*, **17**: 55—61.
- Cook, P. L. and P. J. Chimonides, 1980, Early ontogeny of some rooted cheilostome Bryozoa. In Nilsen, C. & G. P. Larwood (Eds): "Recent and Fossil Bryozoa", Olsen and Olsen, Fredensborg, 59—64.
- Gordon, D. P., 1984, The marine fauna of New Zealand: Bryozoa: Gymnolaemata from the Kermadec Ridge, *N. Z. Oceanographic Institute Memoire*, **91**: 1—198.
- Gordon, D. P., 1985, Additional species and records of gymnolaemate Bryozoa from the Kermadec region, *N. Z. Oceanographic Institute Reords*, **4**(14): 159—183.
- Gordon, D. P., 1986, The marine fauna of New Zealand: Bryozoa: Gymnolaemata (Ctenostomata and Cheilostomata Anasca) from the west South Island continental shelf and slope. *N. Z. Oceanographic Institute Memoire*, **95**: 1—87 (pls. 1—31).
- Gordon, D. P., 1989a, The marine fauna of New Zealand: Bryozoa: Gymnolaemata (Cheilostomata Ascophora) from the West South Island continental shelf and slope, *N. Z. Oceanographic Institute Memoire* **97**: 1—158 (pls. 1—50).
- Gordon, D. P., 1989b, Intertidal bryozoans from coral reef—flat rubble Saaga, Western Samoa, *New Zealand Journ. Zool.*, **16**: 447—463, figs. 1—28.
- Harmer, S. F., 1902, On the Morphology of the Cheilostomata, *Quart. Journ. Micr. Sci.*, *n. s.* **46**: 263—250. Pls. 15.

- 18.
- Harmer, S. F., 1926, The Polyzoa of the Siboga Expedition Part 2. Cheilostomata Anasca, *Sibog. Exped.*, 28b: 181—501, pls. 13—34, text-figs. 1—23.
- Hincks, T., 1880, A History of British Museum Polyzoa, London, Vol. 1 text 1—601, Vol. 2, plates 1—83.
- Hincks, T., 1881, Contribution towards to a General History of the Marine Polyzoa. Polyzoa from Bass's Strait. VII. Foreign Membranipora (Third Series). VIII. Foreign Cheilostomata (mosecellaneous), *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 5 (8): 1—14, 122—136, pls. 1—5.
- Huang, Z. G. (黄宗国), C. Y. Li (李传燕), X. X. Liu (刘锡兴), 1990, The Bryozoans foulers of Hong Kong and neighbouring waters. In: B. Morton (Ed.), Proc. Second Internat. Mar. Biol. Workshop. The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China, Hong Kong, 1986. Hong Kong University Press Kong and Southern China, Hong Kong, 1986. Hong Kong University Press. 737—765.
- Liu, X. X., 1992, On the genus *Membranipora* (Anasca: Cheilostomata) from South Chinese Seas, *Raffles Bull. Zool.*, 40(1): 103—144.
- Liu, X. X. and H. Ristedt, 1999, Cheilostome Bryozoans from Hainan Island, China I. Inovicellina, Malacostegina and Neocheilostomina (Infraorders Paramalacostegina and Cellulariomorpha), *Senckenberg Mar. Fauna* (In press).
- Liu X. X. and R. E. Wass, 1999, Cheilostomes in Chinese Seas, *Invertebrates Taxonomy* (In press).
- Mawatari, S., 1953, On *Electra angulata* Levinsen, one of the fouling Bryozoans in Japan, *Misc. Rep. Res. Inst. Natur. Resources*, 32: 5—10.
- Mawatari, S. F., 1973, The Post-larval Development of *Membranipora serrilamella* Osburn (Bryozoa, Cheilostomata), *Proc. Jap. Syst. Zool.*, 9: 45—56.
- Mawatari, S., 1974, Studies on Japanese Bryozoa. 3. Division Malacostega (1), *Bull. Natn. Sci. Mus, Tokyo*, 17(1): 17—51.
- Menon, N. R. and N. B. Nair, 1975, Indian species of Malacostega (Polyzoa, Ectoprocta), *J. Mar. Biol. Asso. India*, 17 (3): 553—579.
- Osburn, R. C., 1950, Bryozoa of the Pacific Coast of the America Part 1. Cheilostomata-Anasca, *Allan Hancock Pacif. Exped.*, 14(1): 1—270.
- Ristedt, H., 1991, Ancestrula and early astogeny of some Anascan Bryozoa; their taxonomic importance and possible phylogenetic implication. In E. P. Bigey. (Ed.), Bryozoaires Actuels et Fossiles; Bryozoa Living and Fossil, *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest Fr. Mem. HS 1 Nantes, France*, 371—382.
- Ryland, J. S. and P. J. Hayward, 1977, British Anasca Bryozoa. In: D. M. Kermack and R. S. K. Barnes (Eds.) Synopses of the British Fauna N. S., Linn. Soc. London, and The Estuarine and Brackish Waters Sciences Association, Academic Press, London, New York and San Francisco, 10: 1—188.
- Taylor, P. D., 1986, The Ancestrula and early growth patterns in two primitive cheilostome bryozoans: pyripora catenularia (Fleming) and *Pyriporopsis Portlandensis* Pohowsky, *Jour. Not. Hist.*, 20: 101—110.
- Waters, A. B., 1924, The Ancestrula of *Membranipora pilosa* L. and of other cheilostomatous Bryozoa, *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 9(14): 594—612.
- Waters, A. B., 1925, Ancestrulae of cheilostomatous Bryozoa. Part II, *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 9(15): 341—345.
- Yoshida, P. M., 1982, Predator-induced polymorphisms in the bryozoan *Membranipora membranacea* (L.), *J. Exp. Mar. Ecol.*, 61: 233—242.
- Zimmer, R. L. and R. M. Woollacott, 1977, Metamorphosis, Ancestrulate, and Coloniality in Bryozoan life cycles. In Woollacott, R. M. and R. L. Zimmer (Eds.), "Biology of Bryozoans", Academic Press, New York, San Francisco and London, 91—142.

**SIGNIFICANCE OF EARLY ASTOGENY OF
CHEILOSTOME BRYOZOANS IN THEIR
EVOLUTION I. THE CHARACTERISTICS
OF EARLY ASTOGENY OF SUBORDER
MALACOSTEGINA (MEMBRANIPORIDAE AND
ELECTRIDAE), WITH DESCRIPTIONS
OF A NEW GENUS AND SIX NEW SPECIES***

Liu Xixing, Yin Xueming, Xia Wa

(*Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences*)

ABSTRACT

It is well known that, even a simple colony in the primitive cheilostome bryozoans (such as *Membraniporid* and *Electrid* forms) is composed of two zones: a primary zone of astogenetic change and a primary zone of ontogenetic repetition. Within a colony, ontogenetic changes in morphology are recognizable along a gradient proximally from the growing margin and astogenetic changes in morphology are expressed on a gradient distally from the ancestrula. Therefore, morphological variations within a colony are usually recognizable and used often as the characters by which different taxa are distinguished from one another. The ancestrula or ancestrular group formed after metamorphosis of the larvae may be similar to the subsequently formed zooids (periancestrulae) in appearance, but is usually different from the daughter zooids in morphological details.

Although there is controversy on the taxonomic and phylogenetic significance of the ancestrula and early astogeny of cheilostome bryozoans have been discussed, the authors try their best to address the subject on the basis of the abundant data on ancestrulae and early astogeny found in about 300 species of suborders Malacostegina, Neocheilostomina (infraorders Pseudomalacostegomorpha, Cellulariomorpha and Cryptocystomorpha) and Ascophorina (infraorders Cribriomorpha, Hippothoomotpha, Umbonulomorpha and Lepraliomorpha), and attempt to reveal their morphological series in order to extract some information about the mode of evolution supportive of the phylogenetic development of Cheilostome Bryozoans.

This paper is a theses on the subject《Significance of Early Astogeny of Cheilostome Bryozoans in their Evolution》, deals with the early astogeny of suborder Malacostegina (Families Membraniporidae and Flustridae), and includes descriptions of a new genus

* Contribution No. 3159 from the Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences.

and six new species.

Early astogeny of the genus *Membranipora* follows the common early colony growth pattern; twin ancestrulae produce a distal median periancestrula and two pairs of distal or disto-lateral periancestrulae. The lateral and latero-parximal and proximal periancestrulae are dependent in number on the budding mode of the twin ancestrulae. when the twin ancestrulae give rise to their two pairs of distal periancestrulae the periancestrulae surrounding latero-proximally and proximally the twin ancestrulae are in number more than those when they produce the two pairs of disto-lateral daughter zooids. The lateral and latero-proximal periancestrulae are not in the same generation as that of the distal or disto-lateral periancestrulae, and are not usually budded from the twin ancestrulae.

All the species of the genus *Membranipora* have a type of twin ancestrulae. The ancestrular type is a distinguishing character from the other *Membraniporidae* forms. Therefore, "*Conopeum reticulum*" reported by Mawatari (1974) from Japanese waters is not a member of the genus *Conopeum* but a member of the genus *Membranipora* because it has a type of twin ancestrulae. Both *Acanthodesia bifloris* recorded by Wang and Tung (1976) from China and *Membranipora bispinosa* discovered by Liu (1992) from China is not a member of the genus *Membranipora* but a member of the new genus *Membraniporopsis* Liu gen. nov. because the ancestrula either in *A. bifloris* or in *M. bispinosa* is single. *Membraniporopsis bispinosa* (Liu, 1992) is very peculiar in that an axial series of zooids is present within a colony. The single ancestrula produces a single distal periancestrula. The periancestrula gives rise to a median distal daughter zooid and a disto-lateral one at either of its disto-lateral ends. The median daughter zooid and its median successor zooids produce respectively their three daughter zooids in such a similar budding mode that an axial series of zooids is present in a colony.

Early astogeny of the genus *Electra* has a different colony growth mode. *Electra gracilis* Liu sp. nov. has an early astogeny pattern similar to that in *Electra bellula* (Hincks, 1880). Its ancestrula produces a distal periancestrula and a proximal one, and therefore forms two opposite branches to each other respectively at the distal and proximal ends. *Electra axialata* Liu sp. nov. has an axial series of zooids and the lateral branches are respectively budded from the axial zooids. The presence or absence of spines surrounding the mural rim of the ancestrula is distinct in different species and therefore is a very useful diagnostic feature.

In family Membraniporidae and in family Electridae, polymorphs are never found in the primary zone of astogeny. This reveals the primitive nature of the two families.

Membraniporopsis Liu gen. nov.

Diagnosis Colony encrusting. Zooids subrectangular, constricted at both distal

corners, distinct, and separated by grooves. Frontal membrane nearly occupying the whole frontal area. Proximal gymnocyst wanting or vestigial. Two distal spines present. Cryptocyst narrow and granular. Mural porechambers present. No ditellae, ovicells, or avicularia. Ancestrula single, membraniporid, with two distal spines, with a large proximal gymnocyst and an oval frontal membrane.

Type species *Acanthodesia bifloris* Wang et Tung, 1976

Remarks Except for the type species, *Membranipora bispinosa* Liu, 1992 is referred to the new genus. The two species were added to the genus *Membranipora* by Liu (1992). They were recently found to have a single ancestrula (see pl. II, Figs. 1-2) instead of the twin ancestrulae characteristic of the genus *Membranipora*. They have no ovicells or ditellae, and have a frontal membrane occupying nearly the whole frontal area, and so are members of the suborder Malacostegina. As they have a single ancestrula and no kenozooidal tubercles at the proximal corners of the zooid, they cannot be a member of the genus *Conopeum*, and as they can not be referred to any known genera of the suborder Malacostegina, it seems reasonable for us to establish a new genus for the two species. It seems to the author that *Membranipora serrilamelloides* discovered by Liu & Li (1987) from the waters off Hong Kong, China, may be a member of the new genus because the species has the following features characteristic of the new genus: no ditellae, avicularia, or ovicells, no proximal gymnocyst, and presence of a constriction at both distal corners of the zooid, though the information about the ancestrulae of the membraniporid form has not been found up to now.

***Membranipora tuberculatoidea* Liu sp. nov.**

(text-figs. 11-12)

Description Colony encrusting, white in colour, and forming a unilaminar subcircular patch on the seaweed (*Sargassum* sp.) or a hollow tubular incrustation along the stem of the seaweed or a hollow globose incrustation growing on the float capsule of the seaweed. Zooids elongate oval, elliptical, subhexangular or subrectangular, arranged in quincuncial series, distinct, and separated by fine grooves. Mural rim thin, raised, and smooth on its edge. Frontal membrane elongate oval, elliptical, subhexangular, or subrectangular, and occupying four fifths of the frontal area or more. Operculum small, semicircular, wider than long, and with a fine brown chitinous sclerite along its arched margin. Proximal gymnocyst occupying about a fifth of the frontal area, and concealed by the proximal plate-like tubercle. Cryptocyst marginal, smooth on its surface, and without a serration in its inner border. A well developed plate-like tubercle present at the proximal end in all the zooids except for the twin ancestrulae, derived from the outgrowth of the proximal body walls, producing one to four (usually two to three) tubular extensions directed upwards over the frontal membrane, calcified frontally but uncalcified and deeply concave or groovy basally. Proximal border of every zooid finely

serrated from basal view. A transverse series of 8-14 minute uniporous pores on the transverse wall near the side of the basal wall. Mural porechambers in each lateral wall composed of 6-8 small multiporous pores arranged in a longitudinal row near the median longitudinal line of the wall. Twin ancestrulae round triangular, obtusely rounded distally, narrowest proximally, with a subtriangular proximal gymnocyst whose disto-lateral dimension is the largest and whose proxi-lateral dimension is the smallest, with an oval frontal membrane narrower distally and proximally than mid-laterally and occupying two thirds of the frontal area, with a marginal cryptocyst being smooth on the surface and without any serration in the inner margin, and marked with no marginal spines. Twin ancestrulae producing a median distal periancestrular zooid and two pairs of disto-lateral periancestrulae.

Remarks The new species is similar to *Membranipora tuberculata* (Bose, 1802) in the presence of the proximal plate-like tubercles, but different from that species in the cryptocyst which is permanently marginal and smooth, and in the proximal plate-like tubercles being never calcified basally.

Membranipora parasavartii Liusp. nov.

(text-fig. 13)

Description Colony encrusting-erect, yellowish in colour. Encrusting portion narrow and unilaminar; erect portion bilaminar, roseflower-shaped and formed by the back-to-back arrangement of two layers of zooids. Zooids rectangular, arranged in quincuncial series, distinct, and connected by the raised mural rim. An extremely distal zooid in a zooidal series largest while extremely proximal zooid in the same series smallest, with a distally increasing gradient. Mural rim thin, raised, and smooth on its edge. Gymnocyst absent. Cryptocyst marginal, narrower and steep laterally, wider and flattened proximally, tubercular or smooth on its surface, without serration in the inner margin except for the large, transversely rectangular, and median process which is a protruding structure of the proximal cryptocyst into the opesia and whose free edge is serrated. A raised ridge extending from the distal border of the orifice to the proximal end of the cryptocyst present, and marked with bead-like tubercles on its edge. Tubercles on the ridge with a decreasing trend in size from the distal end to the proximal end and nearly disappearing proximally to the level of the proximal border of the cryptocyst along the ridge. Such a low arched ridge can be mistaken as the mural rim at first sight, but is easily recognized by an arched groove between the ridge and the true mural rim. Opesia oval or elliptical and much smaller than the frontal membrane owing to the development of the broad cryptocyst. Operculum semicircular, wider than long, and with a yellow robust arched chitinous sclerite. Mural porechambers in the transverse wall composed of two lateral small multiporous and many minute uniporous pores which are arranged in a line at the transversal median line of the wall. Mural porechambers in each

lateral wall made up of 4-5 small multiporous pores arranged in a longitudinal row. Twin ancestrulae not discovered.

Remarks The present new species is similar to *Membranipora savartii* (Audouin, 1826) especially in the shape of its colony, in its growth mode, and in its cryptocyst with a proximal median process protruding into the opesia. It is easily distinguished from the latter species by its smooth mural rims by which neighbouring zooids in its colony are connected, by its mural porechambers in the transverse wall being two lateral multiporous and many minute uniporous pores arranged in a transverse median line, and by the presence of an elongated raised ridge on the cryptocyst along the disto-lateral mural rim.

Electra axialata Liu sp. nov.

(text—fig. 8)

Description Colony encrusting, unilaminar, anastomosing, and with an axis composed of a series of zooids whose preceding bud is connected to its distal bud in the same zooidal row commencing from the ancestrula. Ordinary zooids subrectangular, distinct and separated by grooves. Frontal membrane elliptical, and occupying three quarters of the frontal area. Operculum semicircular, wider than long and with a fine chitinous selerits along the arched border. Mural rim thin, raised and smooth on its edge. Cryptocyst marginal, narrower distally than latero-proximally, smooth or granular on its surface, usually serrated in the inner margin. Three to four lateral spines on the gymnocyst besides the frontal membrane, and directed inwards. A distal spine present on every distal corner of the zooid and directed upwards. Irregularly-shaped and sized kenozooids by which are anastomosed neighbouring branches present. Two multiporous mural porechambers in each lateral wall of the zooid, one distal and the other proximal. Two large multiporous mural porechambers in the transverse wall and near the side of the basal wall. Ancestrula membraniporiform, oval, expanding proximally, with a developed gymnocyst, a marginal type of cryptocyst, an oval frontal membrane, and without marginal spines and producing a distal periancestrula.

Remarks This new species is peculiar in the mode of colony formation. The colonial axis commencing from the ancestrula is formed in such a way that the distal zooid arising from the ancestrula has a distal bud whose successor gives rise to the distal zooid which has a distal bud participating in the formation of the colonial axis and a lateral bud being the most proximal member of a new branch. From the sixth zooid on, every axis zooid has a distal successor which is a member of the axis row of zooids and two lateral successors, each of them being the most proximal zooid of a lateral branch. The branches formed in such a way are anastomosed by irregularly-shaped and sized kenozooids which have a more or less developed gymnocyst, a marginal type of cryptocyst, a frontal membrane varying in shape and size, and without marginal spines.

The periancestrula has no marginal spines and its successor has two distal spines and three lateral spines at each side.

This new species is somewhat similar to *Electra crustulenta spiculata* (Canu, 1928) in the shape of zooids and in the number of the marginal spines, but is distinguished by the distinct mode of colony formation from that species whose colony is encrusting to form a thin incrustation on the substratum.

***Electra xiamenensis* Liu sp. nov.**

(Pl. I: 5; Pl. II: 3)

Description Colony encrusting, yellowish-white in colour, and forming an irregularly shaped unilaminar sheet on the substratum. Zooids rectangular, slightly wider mid-laterally than distally and proximally, arranged in quincuncial series, distinct, and separated by fine grooves. Mural rim thin, raised, and serrated on its edge. Operculum semielliptical, longer than wide, and with a yellow or brown fine sclerite along its arched margin. Frontal membrane oval or elliptical, and occupying about three quarters of the frontal area. Gymnocyst narrower distally and laterally, wider proximally, and smooth on its surface. Cryptocyst not enclosing the opesia at distal border of the orifice and descending proximally at both sides of the orifice, wider proximally than laterally, finely serrated in the inner border, and granular on its surface. Granules on the cryptocyst usually arranged in radial ribs. Four to six pairs of marginal spines jointed at their base present, a pairs of which are distal and directed downwards over the operculum while the other pairs are lateral and curved inwards over the frontal membrane. A chitinous spine attaching on the summit of the calcareous globular tubercle at the proximal gymnocyst of every zooid immediately below the frontal membrane. Mural porechambers composed of two large multiporous pores in the transverse wall and of 3-4 small multiporous pores arranged in a longitudinal row at the position of the longitudinal median line in each of the lateral walls. Ancestrula single, subhexangular, with an elongate oval frontal membrane, marked with 8 marginal spines around its mural rim, two of them are distal and directed downwards and the others are nearly perpendicular to the zooidal plane, and producing two distal periancestrulae.

Remarks This new species is similar to *Electra tenella* (Hincks, 1880) in the outline shape of its zooids, but different from the latter species in its ancestrula with marginal spines, in its marginal spines whose number is not so many as those in *E. tenella*, and in its spine on the proximal gymnoystal tubercle being always single in all the zooids within the colony.

***Electra monilophora* Liu sp. nov.**

(text-fig. 14)

Description Colony encrusting, yellowish-white in colour, and forming an

irregularly shaped unilaminar sheet on the substratum. Zooids rectangular or subhexangular, arranged in radial lines, distinct, and separated by fine grooves. Operculum semicircular, wider than long, and with a brown chitinous sclerite along its arched border. Frontal membrane elongate oval or elliptical, and occupying about four fifths of the frontal area. Mural rim thick, raised, and bead-like on its edge. Gymnocyst narrow, wider laterally and proximally, and marked with fine granules. Cryptocyst marginal, narrow and steep distally and laterally, wider and flattened proximally, granular on its surface, and serrated in the inner margin. Three (in most of zooids) or four (in some few zooids) pairs of marginal spines present on the calcareous tubercles of the lateral gymnocyst, calcareous largely and sometimes chitinous at their termination which is brown. A robust chitinous spine present on a calcareous tubercle of the proximal gymnocyst and perpendicular to the zooidal plane or directed distally. Mural porechambers composed of two large multiporous pores arranged side-by side in the transverse wall. Mural porechambers in each of the lateral walls made up of three small multiporous pores, first one being distal, the second being median, and the third being proximal.

Remarks The present new species is similar to *Electra crustulenta spiculata* (Canu, 1928) in the zooidal shape and in the three or four pairs of lateral spines, but is easily distinguished from the latter species by its bead-like mural rim, by the granular ornaments on its gymnocyst, and by the presence of the robust chitinous spine on its proximal gymnocyst. It is distinguished from *Electra xiamenensis* Liu sp. nov. by its bead-like mural rims and by the granular ornaments on its gymnocyst.

***Electra gracilis* Liu sp. nov.**

(Pl. III: 4-5)

Description Colony encrusting, yellowish in colour, and forming two opposite dendritic branches to each other respectively at the distal and proximal ends of the ancestrula. Zooids rectangular, constricted at their distal corners, arranged in radial lines, distinct, and separated by fine grooves. Lateral gymnocyst narrow and raised, proximal one narrow and occupying a fifth to a quarter of the frontal area, both smooth. Cryptocyst marginal, so narrow that it is only a lineal border enclosing the opesia, granular on its surface and without obvious serration in its inner margin. Opesia large and slightly smaller than the frontal membrane. Frontal membrane large, elliptical, and occupying three quarters to four fifths of the frontal area. Operculum semicircular, wider than long, with a yellow-brown sclerite along its arched border. Marginal spines delicate, jointed at their base, and 11-15 in number, 4-7 pairs of them being lateral and directed inwards over the frontal membrane, one being median, immediately below the frontal membrane and directed upwards. Two "distal" spines present at both distal corners of each zooid, derived from its successor(s) and obliquely directed downwards at

their free termination. Mural rim thin, raised, and smooth on its edge. Mural porechambers on the transverse wall composed of 8-10 small uniporous pores arranged in a transverse line near the side of the basal wall. Mural porechambers on every lateral wall made up of 4-5 large multiporous pores arranged in a longitudinal row near the longitudinal median line. Ancestrula membraniporiform, oval, with a narrow and raised lateral and lowered proximal gymncyst without any granular ornament, with a narrow and raised mural rim without serration, with an elongate oval frontal membrane occupying five sixths to six sevenths of the frontal area, with such a very narrow marginal cryptocyst that it is only a lineal ridge circling the opesia, and marked with 8 marginal spines nearly perpendicular to the ancestrular zooid plane. Ancestrula giving rise to a distal periancestrular zooid and a proximal periancestrular zooid.

Remarks The new species has early colony growth pattern similar to that found in *Electra bellula* (Hincks, 1880), but differs from that species in the morphology of the zooids both in the primary zone of astogenetic change and in the primary zone of ontogenetic repetition.

图版说明

吴长功等: Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 K^{+} 及胰蛋白酶和
胰蛋白酶抑制剂对中国对虾卵子激活的影响

图版(Plate) I

1. 无 Mg^{2+} 人工海水中卵子不能激活, 正常形态被破坏, $\times 200$; 2. 无 Ca^{2+} 人工海水中可以正常激活的卵子, $\times 100$; 3. 无 K^{+} 人工海水中卵子可以激活, 皮质棒消散不完全, 孵化膜已经举起, $\times 100$; 4. 无 Mg^{2+} 及 Ca^{2+} 人工海水中卵子不能激活, 正常形态被严重破坏, 卵子已解体, $\times 100$; 5. 卵子产出后 2 分钟, 受 SBTI 作用皮质棒停止释放, $\times 300$; 6. 受 SBTI 的抑制作用而停留在不同激活状态的卵子, $\times 300$; 7. SBTI 抑制胶质层的消散及孵化膜的形成, 并使卵裂异常, $\times 200$; 8. 卵子产出后 15min 胰蛋白酶作用使胶质层消散, 孵化膜不完全消散, 卵裂出现异常, $\times 300$; 9. 卵子产出后 5min 受胰蛋白酶作用, 16 细胞期卵裂球表面扫描形态, 胶质层及孵化膜均消失, $\times 300$; 10. 卵子产出后 10min 受胰蛋白酶作用, 16 细胞期卵裂球表面扫描形态, $\times 200$

宋裕昌、侯兰英: 生长激素对中国对虾仔虾生长的影响

图版(Plate) I

1—2. 高盐度海水中的对虾仔虾鳃上皮

1. 高度肿胀的线粒体(M)和粗面内质网(re), 原生质膜形成褶曲断裂和膨大(箭头), $\times 15,000$; 2. 细胞基质疏松, 游离核糖体缺失, 核周隙扩大, 部分核外膜消失, 线粒体外膜消失(Δ), $\times 12,000$; 3. 用生长激素预处理 1h 以后, 再入高盐度海水仔虾鳃渗透压调节组织图像, 上部为鳃角质层(C), 下部为基膜(BM), $\times 48,000$; 4. 仔虾用生长激素预处理 1h 以后, 再入高盐度海水其鳃渗透压调节组织的高倍图像, $\times 12,000$

AL. 顶部质膜褶曲; BL. 基部质膜褶曲; BM. 基膜; C. 角质层; Fr. 游离核糖体; H. 血淋巴; H $\uparrow$. 渗透压调节组织与血淋巴接触处; M. 线粒体; N. 细胞核; re. 粗面内质网

刘锡兴等: 唇口目苔藓虫群体早期发育的演化意义

I. 软壁目膜孔苔虫科和琥珀苔虫科的群体
早期发育特点及一新属、六新种

图版(Plate) I

1. 假大室膜孔苔虫 *Membranipora paragrandidicella* 的双生初虫、围初虫及其后续个虫(比例尺 100 μm); 2. 相似膜孔苔虫 *Membranipora similis* 的双生初虫、围初虫及其后续个虫(比例尺 1mm); 3. 强壮帐苔虫 *Conopeum eriophorum* 的初虫、围初虫及其后续个虫(比例尺 300 μm); 4. 东方楯琥珀苔虫 *Aspidelectra orientalis* 的初虫和围初虫(比例尺 100 μm); 5. 厦门琥珀苔虫(新种) *Electra xiamenensis* Liu sp. nov. 群育重复初生带的个虫(比例尺 100 μm)

(图 1—4 中 a 表示初虫)

图版(Plate) II

1. 双刺假膜孔苔虫 *Membraniporopsis bispinosa* 的群育变化初生带, 包括初虫、围初虫及其后续个虫(比例尺

500 μ m);2. 双花假膜孔苔虫 *Membraniporopsis bifloris* 的群育变化初生带,包括初虫、围初虫及其后续个虫(比例尺 1mm);3. 厦门琥珀苔虫(新种) *Electra xiamenensis* Liu sp. nov. 的群育变化初生带的初虫、围初虫及其后续个虫(比例尺 100 μ m);4. 艳丽琥珀苔虫 *Electra bellula* 的初虫及其两末端围初虫和一始端围初虫(比例尺 100 μ m)

(图 1—4 中 a 表示初虫)

图版(Plate) III

1. 孟加拉琥珀苔虫 *Electra bengaliensis* 的初虫、围初虫及其后续个虫(比例尺 100 μ m);2. 多刺琥珀苔虫 *Electra spinigera* 群育重复带的个虫(比例尺 100 μ m);3. 多刺琥珀苔虫的初虫、围初虫及其后续个虫(比例尺 100 μ m);4. 细小琥珀苔虫(新种) *Electra gracilis* Liu sp. nov. 群育重复带的个虫(比例尺 1mm);5. 细小琥珀苔虫(新种) *Eledra gracilis* Liu sp. nov. 的群育变化初生带,包括初虫、末端和始端围初虫形成的两支方向相反的树形分枝(比例尺 1mm)

(图 1—3 和 5 中的 a 表示初虫)

匡梅等:中国麒麟菜族的分类研究

图版(Plate) I

1. 珊瑚状麒麟菜 *Eucheuma arnoldii* 的成熟囊果,示中央融合胞,及周围的果孢子囊,通过原生质通道与中央融合胞相连,AST75-1402;2. 珊瑚状麒麟菜的成熟囊果,示囊果孔及通过囊果孔向外释放的果孢子,AST80-170;3. 贝他藻 *Betaphycus gelatinum* 的成熟囊果,示中央融合胞及周围的果孢子囊堆及胶质空间,AST59-4192;4. 贝他藻的成熟囊果,在一个生殖性突起中同时有两个果胞受精并发育成熟,AST59-4192。5. 耳突卡帕藻 *Kappaphycus cottonii* 的成熟囊果,示中央融合胞及周围与之相联系的果孢子囊堆和囊果被,AST77-81;6. 耳突卡帕藻的成熟囊果,成熟的囊果位于球形突起中,切面观囊果被呈椭圆形,AST77-81

图版(Plate) II 贝他藻 *Betaphycus gelatinum* 的外形

1. 囊果体(♀)AST93-600 和四分孢子体(♂)(较光滑,无乳突)AST60-7969;2. 放大的囊果体,囊果位于边生的球状突起中,突起下有柄,AST93-600

图版(Plate) III 珊瑚状麒麟菜 *Eucheuma arnoldii* 的外形

1. 营养体(V.)AST80-164A 和四分孢子体(♂)AST80-164 分枝轮生;2. 囊果体 AST75-1402

图版(Plate) IV 麒麟菜 *Eucheuma denticulatum* 的错综麒麟菜 *Eucheuma perplexum* 的外形

1. 麒麟菜 AST76-661;2. 错综麒麟菜 AST78-100

图版(Plate) V 齿状麒麟菜 *Eucheuma aerra* 和西沙麒麟菜 *Eucheuma xishaensis* sp. nov. 的外形

1. 齿状麒麟菜 AST70-001;2. 西沙麒麟菜,营养体(左),AST80-1447A 和囊果体(右),AST80-1477。图版 VI 耳突卡帕藻 *Kappaphycus cottonii* 和异枝卡帕藻 *K. striatum* 的外形 1. 耳突卡帕藻囊果体(左),AST58-4417,四分孢子体(右),AST55-4278;2. 异枝卡帕藻囊果体(左),AST58-4154A,营养体(右),AST58-4769B

图版 VI 耳突卡帕藻 *Kappaphycus cottonii* 和异枝卡帕藻 *K. striatum* 的外形

1. 耳突卡帕藻囊果体(♀)AST58-4417,四分孢子体(♂)AST55-4278;2. 异枝卡帕藻囊果体(♀)AST58-4154A,

