

鰓及鰓式在蝦類分類學上的應用

李定安、吳繼倫

水產試驗所海洋漁業組

前言

鰓是甲殼十足目動物蝦、蟹類的主要呼吸器官，其次是具有氣體交換功能的表皮層（見於螢蝦類及某些陸棲短尾類）。依據鰓及鰓軸形態與結構的不同，可區分為枝鰓（dendrobranchia）、葉鰓（phyllobranchia）及絲鰓（trichobranchia）等三類。枝鰓僅存在於櫻蝦及對蝦二總科（圖 1）；葉鰓出現於腹胚亞目中的真蝦次目（圖 2）、短尾次目（蟹類）及異尾次目（寄居蟹，少數種類例外）；絲鰓則見於螳蝦次目、龍蝦次目、螯蝦次目及海蜆蝦次目（圖 3）。另外，鰓在體壁或附肢旁著生位置的不同，又分別稱為側鰓（壁鰓，pleurobranchiae）、關節鰓（節鰓，arthrobranchiae）、足鰓（podobranchiae）及肢鰓（上肢，mastigobranchiae）等四種（圖 4）。側鰓著生於胸肢底節上方的體壁；關節鰓則著生於底節上方的關節膜；足鰓直接自底節伸出；肢鰓亦著生於底節，根部與足鰓相連結，常為薄片狀或叢簇狀。自第一顎足至第五步足所在的各個胸節（即第 7 至第 14 體節），有數目不等或種類不同的鰓著生其間；通常每個體節的總鰓數不超過 5 枚。若將其列表顯示，即為鰓式（branchial formula）。鰓式為十足目枝鰓亞目動物分類學中，屬別鑑定的重要依據之一。此外，由於各胸肢是否具有外肢，也是判定屬別的重要依據，因此一併列入分析討論。

現生甲殼類十足目枝鰓亞目包含 2 總

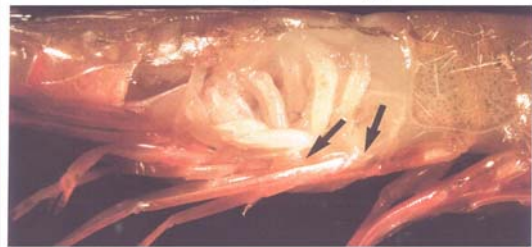
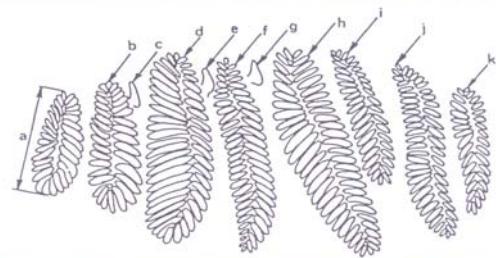
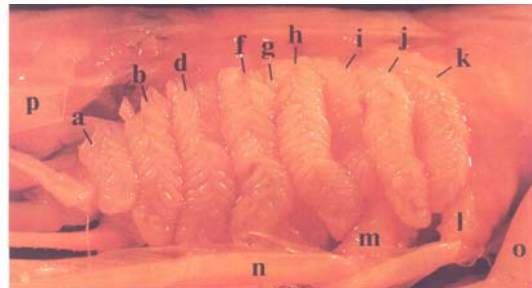


圖 1 上圖顯示櫻蝦類的鰓，在頭胸部左側鰓腔內的排列情形（巨型櫻蝦，*Sergia maxima*, ♂, cl. 31.2 mm, bl. 108.8 mm，浸液標本）。中圖則顯示櫻蝦類鰓組的大小、類別、長短及相對位置（after Vereshchaka, 2000）。a：第 8 體節的關節鰓，縱軸長（背腹方向）；b：第 9 體節關節鰓；c：同前，柄狀雛形；d、e：第 10 體節關節鰓及雛形；f、g：同前，第 11 體節；h、i：同前，第 12 體節，2 枚；j、k：第 13 體節，2 枚；l：第 5 步足基節，m、n：第 4 步足基節及座節；o：第 1 腹足，基肢；p：頭胸甲（鰓腔部分已剪除）。下圖為對蝦類的鰓（劍蝦，*Parapenaeopsis hardwickii*, ♀, cl. 23.6 mm, bl. 76.6 mm，新鮮標本），顯示其種類及數目均較櫻蝦類多。箭頭所指處為叉狀的肢鰓



圖 2 屬於真蝦類的日本玻璃蝦（俗稱“白丁”，*Pasiphaea japonica*, ♂, cl. 16.0 mm, bl. 58.0 mm）。照片顯示呈散熱片狀排列的葉鰓

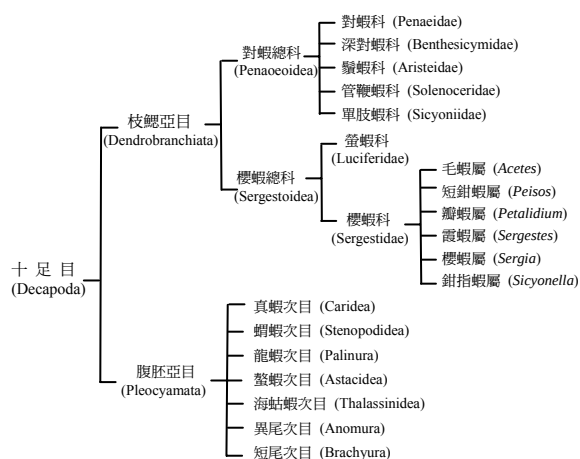
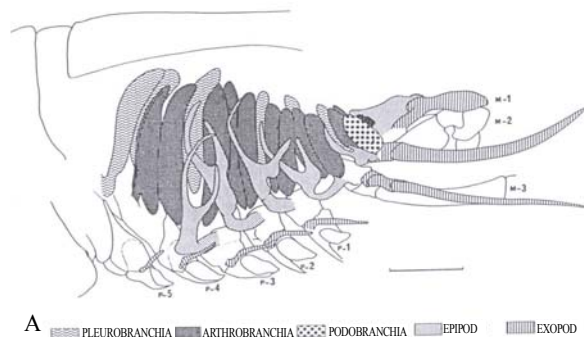


圖 3 甲殼類十足目的現行分類體系

科、7 科、56 屬 (Pérez-Farfante and Kensley, 1997)。其中，螢蝦科僅於稚蝦期具鰓，至成蝦期後，鰓即完全退化。因此，將螢蝦科置於“枝鰓”亞目之下仍有疑議；然而，若非如此安排，則該科在十足目的分類體系中，究竟應置於何處方稱恰當？目前迄無定論。本文係以鰓式所呈現的數值特徵作為操作單元 (operational taxonomic unit, OTU) 進行分析，因此乃將沒有鰓式的螢蝦科排除在外。為瞭解其餘科、屬間的類緣關係，本文選取產於台灣沿近海的蝦類 6 科 14 屬，以數



A

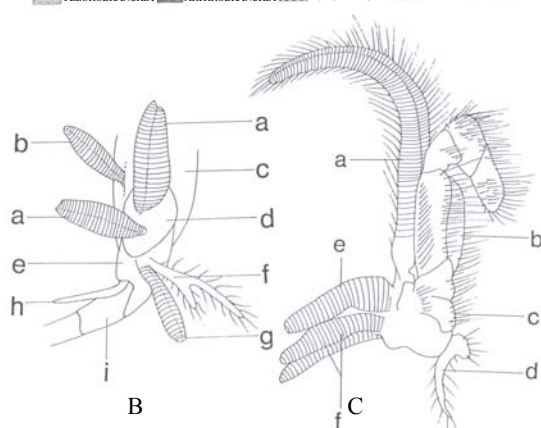


圖 4 對蝦類各種鰓的相對位置及名稱。圖 B: a.關節鰓 b.側鰓 c.體壁 d.關節膜 e.底節 f.肢鰓 g.足鰓 h.外肢 i.基節。圖 C 第二顎足: d.肢鰓 e.足鰓 f.關節鰓 (A: after Hayashi, 1992; B, C: after Lee, 1979)

值分類法分析其鰓式。其中部分係深海蝦類，另外則為常見於河口及淺海域的對蝦屬 (*Penaeus* s. s., 如草蝦 *P. monodon*)、毛蝦屬 (*Acetes*, 如赤尾星 *A. intermedius*) 及產於陸棚邊緣的管鞭蝦屬 (*Solenocera*, 如大頭蝦 *S. alticarinata*) 等。

結果

枝鰓類的側鰓總數為 0—6 枚，可區分為 3 個類型：櫻蝦屬、霞蝦屬、毛蝦屬等三屬均無側鰓；單肢蝦屬有 2 枚；其餘各屬均為 6 枚，分別位於第 9—14 胸節（相當於第二顎足至第五步足所在處）(表 1)。關節鰓總數 6 (5

+ r) 至 14 枚 ($12 + r + s$)，也可以區分為 3 個類型：櫻蝦屬、霞蝦屬、毛蝦屬等三屬的關節鰓只有 6—8 枚發育完全，有 1—4 枚是發育不全的雛形鰓(r)。單肢蝦屬有 12 枚關節鰓，其中有 9 枚發育完全，有 3 枚是雛形鰓。第三類則包括刺顎蝦屬及對蝦屬等 10 屬，其單一體側的關節鰓均為 11—13 枚，以及 1—2 枚發育不全的小型(s)及雛形鰓。足鰓總數 0 至 5 枚：櫻蝦屬缺如；毛蝦屬僅具 1 枚雛形鰓；霞蝦屬、刺顎蝦屬、單肢蝦屬、屈腕蝦屬、對蝦屬及管鞭蝦屬、膜對蝦屬等，各具 1 枚；似鬚蝦、近對蝦、深對蝦、肝刺蝦及擬肝刺蝦等屬具有 4—5 枚足鰓。肢鰓 2—7 枚，粗分 3 類：櫻蝦屬、霞蝦屬、毛蝦屬均為 2 枚；單肢蝦屬 5 枚；其餘各屬 6—7 枚。

各胸肢的外肢最多僅有 1 枚，其發育情況及所在的胸節亦隨屬的不同而異，鰓總數則自 1 枚 (毛蝦屬、櫻蝦屬、霞蝦屬及單肢蝦屬) 至 8 枚 (管鞭蝦屬及膜對蝦屬) 不等。若以鰓總數論之，毛蝦屬最少 ($8 + 2r$)，深對蝦屬最多 ($34 + 5s$)：

科	別	鰓 總 數
螢蝦科 (Luciferidae)		0
櫻蝦科 (Sergestidae)		10-15($8+2r$; $11+4r$)
單肢蝦科 (Sicyoniidae)		21($18+3r$)
鬚蝦科 (Aristeidae)		33-39($32+s$; $31+5r+3s$)
對蝦科 (Penaeidae)		33($32+r$; $24+r+8s$)
管鞭蝦科 (Solenoceridae)		35-36($34+r$; $34+r+s$)
深對蝦科 (Benthescymidae)		30-39($29+r$; $34+5s$)

如上所述，根據鰓種及數目的不同列出檢索表如下：

- 1a. 各胸節均無側鰓；鰓及胸肢之外肢總數 10-15 ----- 2
- 1b. 側鰓至少 1 枚；鰓及胸肢之外肢總數 ≥ 20 ----- 4
- 2a. 第 3-7 胸節各具 1 枚關節鰓 ----- 毛蝦屬
- 2b. 第 3-7 胸節各具 2 枚關節鰓 ----- 3
- 3a. 第 2 胸節無足鰓 ----- 櫻蝦屬
- 3b. 第 2 胸節具 1 枚足鰓 ----- 霞蝦屬
- 4a. 第 3 胸節無肢鰓；鰓及胸肢之外肢總數 21 ----- 單肢蝦屬
- 4b. 第 3 胸節具肢鰓；鰓及胸肢之外肢總數 ≥ 30 ----- 5
- 5a. 鰓及胸肢之外肢總數 30 ----- 屈腕蝦屬
- 5b. 鰓及胸肢之外肢總數 ≥ 33 ----- 6
- 6a. 鰓及胸肢之外肢總數 33 ----- 7
- 6b. 鰓及胸肢之外肢總數 ≥ 34 ----- 9
- 7a. 第 2-5 胸節各具 1 枚足鰓 ----- 擬肝刺蝦屬
- 7b. 第 2-5 胸節無足鰓 ----- 8
- 8a. 第 5 步足具外肢 ----- 刺顎蝦屬
- 8b. 第 5 步足無外肢 ----- 對蝦屬
- 9a. 胸肢均具外肢 ----- 10
- 9b. 部分胸肢無外肢 ----- 11
- 10a. 鰓及胸肢之外肢總數 35 ----- 膜對蝦屬



10b. 鰓及胸肢之外肢總數 36	管鞭蝦屬
11a. 鰓及胸肢之外肢總數 34-37	12
11b. 鰓及胸肢之外肢總數 39	13
12a. 第 1-4 步足具外肢	肝刺蝦屬
12b. 第 1-4 步足無外肢	似鬚蝦屬
13a. 第 7 胸節之肢鰓雛形	近對蝦屬
13b. 第 7 胸節之肢鰓正常	深對蝦屬

進一步試以鰓式的聚類分析探討枝鰓亞目所屬各科屬的類緣關係，其結果可用於檢討比較過去分類學者僅依據額齒數、步足之鉗指正常抑或退化、第一觸角鞭之著生位置，以及眼後刺、第一觸角內附肢等之有無，所制定的科、屬檢索表分類系統 (Liu and Zhong, 1986; Hayashi, 1992; Pérez-Farfante and Kensley, 1997) 是否貼近其自然之類緣關係。

依據傳統形態特徵所擬定的十足目枝鰓亞目各科的檢索表：

1a. 前三對步足鉗狀；末二對步足正常	對蝦總科 3
1b. 前三對步足鉗指退化；末二對步足退化，或缺少一對	櫻蝦總科 2
2a. 鰓終生存在	櫻蝦科
2b. 成體無鰓	螢蝦科
3a. 具眼後刺	管鞭蝦科
3b. 無眼後刺	4
4a. 第 3 至 5 腹足單肢型，無內肢	單肢蝦科
4b. 第 3 至 5 腹足雙肢型，具內肢	5
5a. 額齒 1 至 2 枚	深對蝦科
5b. 額齒至少 3 枚	6
6a. 第一觸角柄部具內附肢	對蝦科
6b. 第一觸角柄部無內附肢	鬚蝦科

本項研究係選取 14 屬 (*Genera*) 產於台灣沿、近海的蝦類，取其鰓式內 40 個經轉化後的特徵值 (character score) 進行分析，即以 Jaccard 係數計算相似度後，以不加權對偶算數平均法 (unweighted pair-group method with arithmetic averages, UPGMA) 進行聚類分析 (SAS, 1993)，可得 14 屬蝦類的親緣表型圖 (phenogram) (圖 5)，結果如下：

一、以相對連結距離 65% 作為劃分標準，可

劃分為 2 個群聚 (clusters)：

群聚一：櫻蝦科 (櫻蝦屬、霞蝦屬、毛蝦屬)
單肢蝦科 (單肢蝦屬)

群聚二：深對蝦科 (深對蝦屬、屈腕蝦屬)、
鬚蝦科 (似鬚蝦屬、肝刺蝦屬、擬
肝刺蝦屬、近對蝦屬)、管鞭蝦科 (膜
對蝦屬、管鞭蝦屬)、對蝦科 (對蝦
屬、刺顎蝦屬)

二、以相對連結距離 36% 作為劃分標準，則

14 屬可以分為 6 個群聚 (圖 5)：

群聚一：櫻蝦屬 Sg、霞蝦屬 Se、毛蝦屬 Ac

群聚二：單肢蝦屬 Si

群聚三：對蝦屬 Pe、刺顎蝦屬 Fu

群聚四：膜對蝦屬 Hy、管鞭蝦屬 So

群聚五：似鬚蝦屬 Ar、肝刺蝦屬 He、擬肝刺蝦屬 Ph、近對蝦屬 Pl、深對蝦屬 Be

群聚六：屈腕蝦屬 Ge

以 65% 相對連結距離所劃分之群聚一包含櫻蝦科及單肢蝦科。此二科有別於其他枝鰓亞目之成員者，首在於鰓的總數：二者的鰓數明顯少於他群，同時其形態及生態特徵，也存有很大的差異。

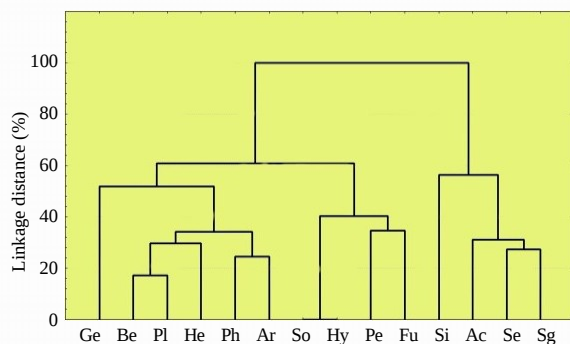


圖 5 分析台灣沿近海產 14 屬蝦類鰓式內的 40 個特徵值所得的親緣表型圖

討論

枝鰓亞目之下為數眾多的屬種中，漂泳(水層)性的蝦種其總鰓數較少，有些僅為其他蝦科的半數左右，例如櫻蝦科之霞蝦屬及櫻蝦屬等；而深對蝦屬則略少於其他蝦科。體型小、棲息於河口域的水層性蝦種，其總鰓數最少，例如毛蝦屬等是。一般而言，體型較大的蝦類，其總鰓數也較多。另一方面，總鰓數較多的蝦種，包括了深海產及淺海產者，此即意味蝦類鰓數的多寡，與其棲息的

水深並無直接的關係。以櫻蝦屬及霞蝦屬為例，其晝夜垂直洄游(日周洄游)範圍甚廣，水深涵蓋表中層或中深層，在日夜不停游動的情況下，其鰓數不多，卻能有效遂行呼吸作用。單肢蝦類為完全相反的例子，其總鰓數與櫻蝦類相近，但卻為完全底棲且甚少移動的蝦種。此亦顯示櫻蝦科與單肢蝦科為近緣之蝦類，來自共同的祖先，但是在演化的過程中，因棲所及生態的不同而產生不同的發展方向(e.g. 漂泳 vs. 底棲；軟甲 vs. 硬殼；雙肢 vs. 單肢)。類似的例子還包括同為對蝦科的刺顎蝦屬及對蝦屬，二者在大顎及口器的構造上也有明顯的歧異。管鞭蝦科與對蝦科在類緣關係上較為相近，其位置介於對蝦科與鬚蝦科之間。由於對蝦科一般分布於陸棚淺海區，鬚蝦科分布於陸坡深海區，而管鞭蝦科則大多棲息於陸棚外緣至陸坡上緣的過渡區。由圖 5 可印證對蝦類系出管鞭蝦類，後者乃較為原始的類群(鬚蝦科)由深海移棲至淺海乃至陸地(淡水)時，所遺留下來的一个分支。

以 36% 相對連結距離所劃分之群聚五包含似鬚蝦屬、肝刺蝦屬、擬肝刺蝦屬、近對蝦屬及深對蝦屬。其中前四者屬於鬚蝦科，該科先前由 Crosnier (1978) 依據眼後刺及觸角後刺之有無、額齒數及第一觸角鞭等特徵的不同，將鬚蝦科分成 3 亞科：鬚蝦亞科(Aristeinae)、管鞭蝦亞科(Solenocerinae)、及深對蝦亞科(Benthescyminae)。其後又經 Pérez-Farfante and Kensley (1997) 等學者明確將上述三亞科提陞為科。由圖所示之分析結果，此三科確實屬於三個不同的類群。但是其中深對蝦屬與近對蝦屬的相對連結距離(18%) 較之屈腕蝦屬與深對蝦屬的 36% 短一半。此一結果意味，將深對蝦屬置於鬚蝦科之下，應該更為貼近自然類緣關係。