

文章编号: 1674-5566(2009)02-0227-08

· 综述 ·

头足类发光器及其在分类学上的应用

刘必林^{1,2,3}, 陈新军^{1,2,3}

(1. 上海海洋大学海洋科学学院 201306 上海;

2. 大洋生物资源开发利用上海市高校重点实验室 201306 上海;

3. 大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室 201306 上海)

摘要: 发光器是一些头足类的重要组织之一。据不完全统计,头足类中具有发光器的种类有 6 目 23 科 57 属 198 种,占世界头足类总数的 26%,其中又以大洋性的开眼亚目为最多,近海生活的闭眼亚目和乌贼类较少。头足类发光器通常可分为本体发光器和腺体发光器两类,前者位于体表,后者位于外套腔内。发光器不仅具有照明、求偶、诱捕食物、迷惑和警告捕食者的作用,也在科、属、种的分类中得到广泛的应用。重点以科、属为基本单元,描述头足类发光器的类型、部位、大小、数量以及排列方式等特征,同时列举其在分类中的应用。最后,建议有必要细化不同科、属间的发光器特征,建立发光头足类的检索表,以便为国内外头足类研究者提供参考。

关键词: 头足类; 发光器; 分类学

中图分类号: S917 **文献标识码:** A

Light organ of cephalopods and its application to taxonomy

LIU Bilin^{1,2,3}, CHEN Xinjun^{1,2,3}

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

2. The Key Laboratory of Shanghai Education Commission for Oceanic
Fisheries Resources Exploitation, Shanghai 201306, China

3. The key Laboratory of Sustainable Exploitation of Shanghai Education Commission, Shanghai 201306, China)

Abstract: Light organ is one of the important tissues for some Cephalopods. There are 198 species with light organs belonging to 6 orders 23 families 57 genus occupying 26 percent of the total cephalopods. And among these species, most of them are Oegopsida squid inhabiting in ocean but minors are Myopsida squid and cuttlefish in Coastal waters. The light organs can be sorted as two types mainly in cephalopods, one is intrinsic photophore on body surface and the other is glandulose photophore within mantle cavity. Light organ of Cephalopods not only play an important role in illumination, courtship, trapping food, signal to confuse or warn predators, but also is applied into the taxonomy at family, genus and species level. In this paper the characteristics of cephalopods light organ from family and genus level have been described as well as their photophore type, position, size, quantity, arrangement and so on. Meanwhile, their application to taxonomy

收稿日期: 2008-05-22

基金项目: 国家自然科学基金 (NSFC40876090); 2006 年度教育部新世纪优秀人才计划 (NCET-06-0437); 国家科技支撑计划 (2006BAD09A05) 和上海市捕捞学重点学科 (S30702)

作者简介: 刘必林 (1980-), 男, 江苏南京人, 助理工程师, 主要从事海洋生物学和头足类的研究, E-mail: ll-li@shou.edu.cn

通讯作者: 陈新军, E-mail: xjchen@shou.edu.cn

is taken as example. Finally, it is necessary for us to describe the detailed features of light organ from different family and genus, and establish the searching table of cephalopods with light organ, which will provide reference for the domestic and international cephalopod researchers.

Key words: Cephalopod; light organ; taxonomy

头足类隶属软体动物门,最先出现于4.5亿年以前,广泛分布于除波罗的海和黑海以外的世界各大洋及海域,极少数种类能够在河口低盐度水域生活^[1],主要包括鹦鹉螺(*Nautilus*)、鱿鱼(*Squid*)、乌贼(*Cuttlefish*)、蛸(*Octopus*)和幽灵蛸(*Vampire squid*)五大类^[2]。它们中的许多种类能够发光,且发光形式有两种,一种为自身发光,另一种为共生的发光细菌发光^[2]。Herring首次统计了具有发光器的头足类,共计19科71属^[3]。深奇乌贼(*Bathothauma vixima*)^[4]、异鱿乌贼(*Heteroteuthis dispar*)^[5]、大帆乌贼(*Histioteuthis macrohista*)^[6]、火乌贼(*Pyroteuthis margaritifera*)^[7]、月乌贼(*Selenoteuthis scintillans*)^[8]、乍波蛸(*Japetia diaphana*)^[9]、幽灵蛸(*Vampyroteuthis infernalis*)^[10]、十字蛸(*Stauroteuthis syrtensis*)^[11]等许多种的发光器在解剖学水平上得到了详细描述。头足类发光器不仅在生态学上十分重要,而且在分类学上具有重要作用,它在科、属乃至种水平上的分类得到了广泛应用。本文将根据国内外学者的研究资料,系统描述发光器的微结构特征、生态学特性,以及各大类头足类的发光器类型、部位、数目、大小等,并初步统计具有发光器的头足类种数,为以后国内学者对头足类分类学的研究提供基础资料。

1 发光器类型及结构

头足类中的许多种类具有发光器,通常可分为本体发光器和腺体发光器两大类^[12]。本体发光器位于外套、头部、眼球、腕等部位,由血管、神经、发光晶体、发光细胞、晶状体、反光器、滤光器等结构构成^[13](图1),在三磷酸苷和荧光素相互作用下,形成放射性的复合物,并在氧气、镁离子和荧光酶的参与下,发出冷光^[12]。腺体发光器位于外套腔内的墨囊、鳃、肠、肛门等内脏组织上,由血管和反射器等构成,主要通过发光腺体中的分泌物和共栖于发光器腺体中的发光器细菌(例如费氏弧菌 *Vibrio fischeri*^[14-15]和费氏发光杆菌 *Photobacterium fischeri*^[16])发光。夏威夷四盘耳乌贼(*Euprymna scolopes*)是研究发光细菌发光的理想材料,海水中的发光器细菌随着水流(图2A中蓝色)由外套腔开口进入乌贼的体腔,水流经过内脏的纤毛区(图2A中绿色)时,发光细菌寄居在发光器表面的小孔内(图2B白色三角形箭头),最后水流由漏斗排除体外^[17]。

本体发光器根据部位又可分为表皮发光器和眼球发光器,表皮发光器是指分布在外套、头部、漏斗、鳍、腕、腕间膜、触腕等体表部分的发光器;眼球发光器指位于眼球上的发光器,通常由1-3个发光器系列组成。腺体发光器根据部位可分为墨囊发光器、肠发光器和鳃发光器。

头足类的发光组织具有照明、求偶、诱捕食物的作用,也可作为迷惑、警告捕食者的讯号。太平洋塔

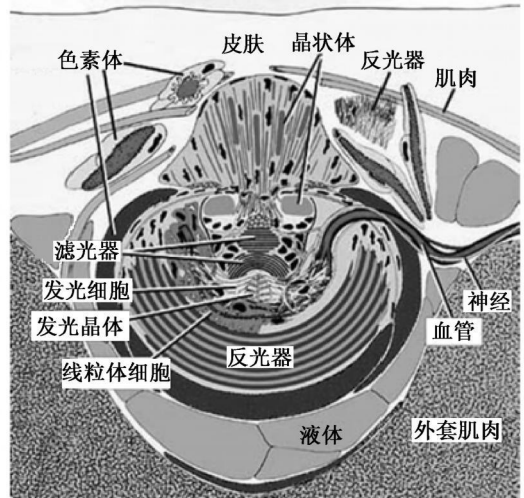


图1 头足类本体发光器微结构示意图

Fig. 1 Microstructure of cephalopod intrinsic light organ

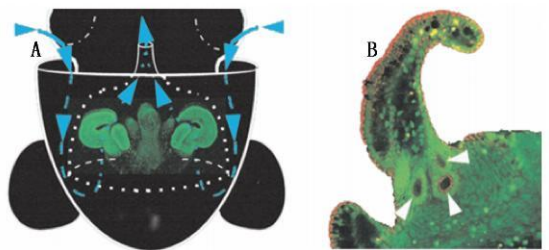


图2 夏威夷四盘耳乌贼发光器细菌在腺体发光器中的寄居过程

Fig. 2 Symbiosis process of light bacterium in glandular light organ of *E. scolopes*

乌贼 (*Lepidoteuthis pacifica*) 成熟雌性第 3 腕顶端的发光器, 以及乍波蛸 (*Japetella diaphana*) 成熟雌性口周围具黄色的环形发光器, 均具有吸引雄性交配的功能^[18]。许多中层水域生活的头足类, 其体表发光器多位于外套腹部或眼睛腹面, 呈“反阴影”式分布, 生物体所发的光与太阳光入射方向相同, 因而减小了生物体在水中的影像, 从而达到迷惑或干扰捕食者的效果^[19-21]。

2 发光器在分类学上的应用

2.1 具有发光器的头足类种数

发光器的类型、大小、结构、部位均是头足类分类学上的重要分类性状。现行头足类共分为 2 个亚纲、8 个目、6 个亚目、46 个科、13 个亚科、147 个属、755 种, 具有发光器的种类有 6 目、23 科、57 属、198 种, 占世界头足类种类总数的 26%, 这其中又以大洋性生活的枪形目开眼亚目为最多, 近海生活的闭眼亚目和乌贼类较少 (表 1)^[22-53]。

表 1 具有发光器的头足类
Table 1 Cephalopods with light organ

| 目 | 科 | 属 | 种数 | 目 | 科 | 属 | 种数 |
|-------|-------|--------|----|-------|-------|---------|----|
| 深海乌贼目 | 深海乌贼科 | 深海乌贼属 | 3 | 枪形目 | 狼乌贼科 | 灯乌贼属 | 1 |
| | | 栉鳍乌贼属 | 2 | | | 狼乌贼属 | 2 |
| 枪形目 | 荆棘乌贼科 | 荆棘乌贼属 | 1 | | | 线灯乌贼属 | 2 |
| | 手乌贼科 | 糙乌贼属 | 1 | | | 月乌贼属 | 1 |
| | | 手乌贼属 | 6 | | 火乌贼科 | 翼乌贼属 | 3 |
| | | 古洞乌贼属 | 1 | | | 火乌贼属 | 3 |
| | 鞭乌贼科 | 鞭乌贼属 | 11 | | 黯乌贼科 | 黯乌贼属 | 1 |
| | 小头乌贼科 | 小头乌贼属 | 1 | | 帆乌贼科 | 帆乌贼属 | 15 |
| | | 塔乌贼属 | 5 | | | 相模帆乌贼属 | 3 |
| | | 纺锤乌贼属 | 2 | | 寒海乌贼科 | 寒海乌贼属 | 1 |
| | | 深奇乌贼属 | 1 | | 蛸乌贼科 | 蛸乌贼属 | 7 |
| | | 艾格乌贼属 | 1 | | | 唐宁乌贼属 | 1 |
| | | 盖乌贼属 | 5 | | 柔鱼科 | 柔鱼属 | 3 |
| | | 小猪乌贼属 | 3 | | | 茎柔鱼属 | 1 |
| | | 里古乌贼属 | 1 | | | 发光柔鱼属 | 1 |
| | | 巨小头乌贼属 | 2 | | | 玻璃柔鱼属 | 1 |
| | | 梅思乌贼属 | 1 | | | 乌柔鱼属 | 2 |
| | | 履乌贼属 | 1 | | | 鸢乌贼属 | 1 |
| | | 孔雀乌贼属 | 2 | | 爪乌贼科 | 爪乌贼属 | 4 |
| | | 欧文乌贼属 | 3 | | 澳洲乌贼科 | 澳洲乌贼属 | 1 |
| | 圆乌贼科 | 圆乌贼属 | 1 | | 枪乌贼科 | 尾枪乌贼属 | 13 |
| | | 圆盘乌贼属 | 2 | 乌贼目 | 耳乌贼科 | 耳乌贼属 | 14 |
| | 鱼钩乌贼科 | 鱼钩乌贼属 | 1 | | | 四盘耳乌贼属 | 10 |
| | 武装乌贼科 | 钩腕乌贼属 | 19 | | | 龙德莱耳乌贼属 | 2 |
| | | 小钩腕乌贼属 | 11 | 旋壳乌贼目 | 旋壳乌贼科 | 旋壳乌贼属 | 1 |
| | | 武装乌贼属 | 10 | 八腕目 | 十字蛸科 | 十字蛸属 | 2 |
| | | 莹乌贼属 | 1 | | 单盘蛸科 | 单盘蛸属 | 1 |
| | | | | | | 乍波蛸属 | 2 |
| | | | | 幽灵蛸目 | 幽灵蛸科 | 幽灵蛸属 | 1 |

2.2 科属的发光器

2.2.1 深海乌贼目 (*Bathyteuthoida*)

深海乌贼科 (*Bathyteuthidae*), 深海乌贼属 (*Bathyteuthis*) 第 1—3 腕反口面基部皮下组织各嵌有 1 个小的简单发光器^[22]。

栉鳍乌贼科 (*Chtenopterygidae*) 中, 栉鳍乌贼属 (*Chtenopteryx*) 的圆胖栉鳍乌贼 (*Chtenopteryx sepioides*) 眼球和内脏具发光器^[23], 栉鳍乌贼 (*Chtenopteryx sicula*) 眼球具发光器, 而另外一种加那利栉

鳍乌贼 (*Chtenopteryx canariensis*) 无发光器^[24]。

2.2.2 枪形目 (Teuthoidea)

荆棘乌贼科 (Batoteuthidae) 中, 荆棘乌贼属 (*Batoteuthis*) 大个体雄性亚成体, 第 4 腕顶端反口面具大发光器; 大个体雌性亚成体, 第 4 腕反口面具小发光器^[25]。

手乌贼科 (Chiroteuthidae) 中, 除漫游乌贼属 (*Planctoteuthis*) 外其余各种均具发光器^[26-28]。发光器分布在眼球、腕和触腕上, 触腕具特殊的发光器“垫”; 内脏具腺体发光器。

鞭乌贼科 (Mastigoteuthidae) 中, 鞭乌贼属 (*Mastigoteuthis*) 多数种类具本体发光器, 发光器位于眼球、皮表, 其中皮表发光器由 1 个覆盖的大色素体、1 个厚圆杯形的发光器单元、1 个穿过发光器单元至色素体的细胞束组成^[29]。

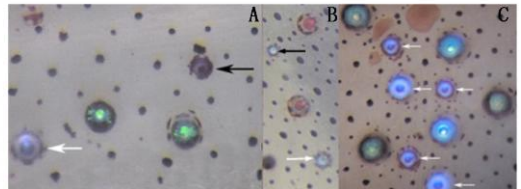
小头乌贼科 (Cranchiidae) 中, 具发光器^[21-30]。眼球发光器, 在种的分类水平具有重要意义。

圆乌贼科 (Cycloteuthidae) 中, 圆乌贼属 (*Cyclo-teuthis*) 内脏腺体发光器, 眼睑具本体发光器, 体表无本体发光器; 圆盘乌贼属 (*Disco-teuthis*) 内脏无腺体发光器, 眼睑、外套、腕间膜具本体发光器^[31]。

鱼钩乌贼科 (Ancistroleuthidae) 中, 体表具大量小发光器, 眼球无发光器, 内脏具腺体发光器^[32]。

武装乌贼科 (Enoplateuthidae) 中, 外套、漏斗、头、腕具表皮发光器, 触腕和大部分种类的鳍无表皮发光器; 眼球发光器 1 列, 前面和后面的一个发光器般最大; 内脏无发光器^[33]。表皮发光器有“晶体”型、“简单”型和“复杂”型三种类型。其中, 钩腕乌贼属 (*Abrialia*), “晶体”型发光器类似眼睛晶体, 中间为蓝色, 周围一圈为白环; “简单”型为小的紫色或蓝色圆形发光器; “复杂”型发光器中间绿色, 周围具绿色小点环绕, 通常情况下它们表现出蓝色而非绿色。第 4 腕顶端一般不具扩大的发光器, 若有, 则发光器表面也无黑色色素体覆盖。眼睛发光器 5-12 个。小钩腕乌贼属 (*Abrialopsis*), “晶体”型发光器类似眼睛晶体, 中间为蓝色周围一圈为白色的环; “简单”型为小的蓝色圆形发光器; “复杂”型发光器中间红色, 周围具红色小点围绕, 该发光器具红光过滤器。第 4 对腕顶端各具 2~4 个 (通常 3 个) 覆盖黑色色素体的发光器。眼球发光器 5 个。武装乌贼属 (*Enoplateuthis*), 具“简单”和“复杂”两种表皮发光器, 无“晶体”型发光器, “复杂”型发光器无红光过滤器。第 4 腕顶端无扩大的发光器, 眼球发光器 9~10 个。萤乌贼属 (*Watasenia*), 具“复杂”型的表皮发光器, 发光器上具红光过滤器。第 4 腕顶端具 2~4 个覆盖黑色色素体的大发光器。眼球发光器 5 个。

狼乌贼科 (Lycoteuthidae) 中, 眼球具 4 或 5 个卵形发光器; 肛门、鳃、后腹部具发光器, 多数种类具腹部发光器; 触腕具 2~5 个嵌入的球形发光器 (图 4)^[34]。其中, 灯乌贼属 (*Lampadoteuthis*) 眼球发光器 4 个, 腹面 3 个成一列, 侧面 1 个; 触腕发光器 5 个, 基部发光器具柄; 鳃发光器横向沿长; 腹部无发光



A 钩腕乌贼属; B 小钩腕乌贼属; C 武装乌贼属

图 3 武装乌贼科表皮发光器

Fig 3 Integumental Photophores of Enoplateuthidae

A 钩腕乌贼属; B 小钩腕乌贼属; C 武装乌贼属 (白色箭头为“晶体”型发光器, 黑色箭头为“简单”型发光器, 无箭头为“复杂”型发光器)



图 4 狼乌贼科发光器分布示意图

Fig 4 Photophores distribution of Lycoteuthidae

器,腹部后端具 1 个发光器^[35]。狼乌贼属 (*Lycoteuthis*) 雄性第 2 腕十分延长,反口面具一系列等间距的发光器;触腕发光器 2 个,外套腹部发光器 3 个,尾部具侧扁的嵌入发光器,雄性第 2 腕、头和外套具附属发光器^[39]。线灯乌贼属 (*Nematolampa*) 外套后端顶点无大发光器;第 3 腕具大量发光器,第 2 和第 3 腕发光器亚端生,触腕各具两个发光器^[36-37]。月乌贼属 (*Selenoteuthis*) 眼球腹侧具 1 列 5 个直线排列的发光器;外套后腹部具 3 个毗连的发光器;雄性第 2 第 3 腕末端具球形发光器,尾部具 1 个大球形发光器;触腕发光器 3 个,分别位于触腕基部、中部和触腕穗腕骨簇基部^[36]。

火乌贼科 (*Pyroteuthidae*) 中,内脏、眼球和触腕具发光器,外套、漏斗、头表面和腕无发光器^[28-34]。仅翼乌贼属 (*Pterygoteuthis*) 具生睑的眼球发光器;翼乌贼属和火乌贼属 (*Pyroteuthis*) 内脏发光器位置和排列基本相同,但是翼乌贼鳃发光器明显较火乌贼的大;火乌贼前腹部内脏发光器包括 3 个发光器,而翼乌贼仅包括 1 个发光器。

魷乌贼科 (*Gonatidae*) 中,仅火魷乌贼 (*Gonatus pyros*) 1 种具眼球发光器^[28]。

帆乌贼科 (*Histioteuthid*) 中,体表的表皮发光器,尤其头部发光器是类群区分和种类鉴定的重要依据,Young and Vecchione^[38] 对此进行了归类,依据分布位置不同将头部发光器分为 14 种类型 (图 5): (1) 第 4 腕基行,基行发光器数即第 4 腕发光器列数; (2) 中线; (3) 右眼睑内列; (4) 左眼睑内列; (5) 右眼睑外列; (6) 左眼睑外列; (7) 腹发光器组; (8) 纵列 (细蓝线); (9) 右基行; (10) 左基行; (11) 基行; (12) 右附列; (13) 左附列; (14) “特殊”发光器 (紫色圆点)。

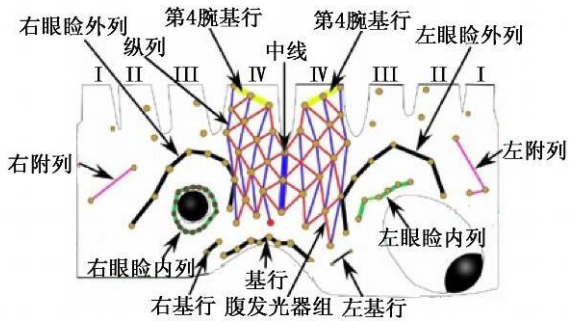


图 5 帆乌贼科头部发光器分布示意图
Fig 5 *Histioteuthid* head Phosphore Pattern

根据这 14 种发光器的数目不同,可将头部发光器分为 $TPYq$ 和 $TPY2$ 两种主要类型,两者又可细分为 $TPYq a$ $TPYq b$ $TPY2 a$ $TPY2 b$ 4 种次要类型 (表 2), $TPYq a$ 型有阿克特氏相模帆乌贼 (*S. arcuri*)、相模帆乌贼 (*S. dofleini*) 和霍氏相模帆乌贼 (*S. hoyleyi*) 3 种, $TPYq b$ 型有赛里特帆乌贼 (*H. celestaria*)、无脊帆乌贼 (*H. inermis*)、太平洋帆乌贼 (*H. pacifica*) 和新种 (*Histioteuthis sp. A*) 4 种, $TPY2 a$ 型有赛拉斯帆乌贼 (*H. cerasina*) 和光帆乌贼 (*H. corna*) 2 种, $TPY2 b$ 型有贝氏帆乌贼 (*H. berryi*) 1 种^[39-40]。左基行、右基行、基行发光器数目在种的水平上变换较大,其中又以基行发光器在种的鉴别上意义更大,例如:霍氏相模帆乌贼基行具 3 个锯齿形排列的发光器,新种具 1 个锯齿形排列的发光器,而太平洋帆乌贼则没有锯齿状排列的发光器^[39-40]。

表 2 帆乌贼 4 种类型发光器特征
Tab 2 Characteristic of four kinds of Phosphore for *Histioteuthid*

| | $TPYq a$ | $TPYq b$ | $TPY2 a$ | $TPY2 b$ |
|---------|----------------------------|---------------------------------|--------------------|---------------------------------|
| 第 4 腕基行 | 3 | 3 | 4 | 4 |
| 中线发 | 3 | 3 | 2 | 2 |
| 腹发光器组 | 9 列, 38 个, 横向不成行, 无“特殊”发光器 | 9 列, 38 个, 横向不成行, 包括 1 个“特殊”发光器 | 11 列, 42 个, 横向排列成行 | 11 列, 48 个, 包括 6 个附属发光器, 横向排列成行 |
| 右眼脸内列 | 17 | 17 | 17 | 17 |
| 左眼脸内列 | 6 | 6 | 6 | 6 |
| 右眼脸外列 | 8 | 8 | 8 | 8 |
| 左眼脸外列 | 7 | 7 | 7 | 7 |
| 右附列 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| 左附列 | 3 | 3 | 3 | 3 |

寒海乌贼科 (*Psychroteuthidae*) 中,寒海乌贼 (*Psychroteuthis glacialis*) 成熟雄性第 3 和成熟雌性第 2 腕顶端具大发光器,除此之外无其它发光器^[41]。

蛸乌贼科 (*Octopoteuthidae*) 中,蛸乌贼属 (*Octopoteuthis*) 各腕顶端具纤细的黑色发光器,发光器无肌

肉质险覆盖,但具黑色色素体;尾部具1或2个大的发光器^[28]。唐宁乌贼属(*Taningia*)第2腕顶端具大的发光器,发光器表面被强健的壳腺,其余各腕顶端无发光器;无尾发光器;具内脏发光器^[42]。

柔鱼科(*Ommastrephidae*)中,柔鱼亚科(*Ommastrephinae*)某些种类具皮下、内脏和眼球发光器,褶柔鱼亚科(*Todarodinae*)和滑柔鱼亚科(*Illicinae*)无发光器^[42]。

爪乌贼科(*Onychoteuthidae*)中,仅爪乌贼属(*Onychoteuthis*)具发光器,两眼腹面各具两个大发光器,肠具两个发光器^[28 43]。

澳洲乌贼科(*Australiteuthidae*)中,澳洲乌贼(*Australiteuthis aldrichi*)墨囊上具“哑铃”形发光器^[44]。

枪乌贼科(*Loliginidae*)中,仅尾枪乌贼属(*Uroteuthis*)具发光器,其墨囊腹面具1对发光器,肠位于两发光器之间^[45]。

2.2.3 旋壳乌贼目(*Spirulida*)

旋壳乌贼(*Spirula spirula*)外套后部末端具大发光器^[16]。

2.2.4 乌贼目(*Sepioidea*)

耳乌贼科(*Sepiidae*)中,耳乌贼亚科(*Sepiinae*)若墨囊两侧具发光器,则发光器通常具独立的豆状晶状体和反光体^[46]。该亚科耳乌贼属(*Sepioida*)具1对内脏发光器^[47-48];四盘耳乌贼属(*Euprymna*)具1对豆状内脏发光器^[48];龙德莱耳乌贼属(*Rondeletiola*)具愈合成1个圆形的内脏发光器^[48-49];暗耳乌贼属(*Injoteuthis*)和小耳乌贼属(*Sepietta*)无内脏发光器^[46]。僧头乌贼亚科(*Rossinae*)若具发光器,发光器具独立的卵形小晶状体^[50]。该亚科半僧头乌贼属(*Semirossia*)墨囊发光器双叶型^[47],僧头乌贼属(*Rossia*)、新僧头乌贼属(*Neorossia*)和南方僧头乌贼属(*Austrossia*)无内脏发光器^[47-48]。异鱿乌贼亚科(*Heteroteuthinae*)墨囊发光器愈合成一个大发光器,发光器腹面具1个大的圆形晶状体^[19]。

2.2.5 八腕目(*Octopoda*)

在须蛸亚目(*Cirrata*)十字蛸科(*Stauroteuthidae*)中,十字蛸(*Stauroteuthis syrensis*)吸盘具有发光机制^[11 51];可发出蓝绿色光,发光机制尚不清楚,推断可能具有诱捕饵料的功能。这种蓝绿色光,最大波长470 nm,持续时间可达5 min,闪烁时间1~2 s。

无须蛸亚目(*Incirrata*)的单盘蛸科(*Bolitaenidae*),其成熟雌性口周围具一个环形发光器^[9 18]。

2.2.6 幽灵蛸目(*Vampyromorpha*)

幽灵蛸科(*Vampyroteuthidae*)中,幽灵蛸(*Vampyroteuthis infernalis*)成体鳍后方各具一个生壳腺的圆形大发光器(即鳍基部发光器),外套腹部、漏斗、头以及腕和腕间膜反口面具大量小发光器(即皮肤节发光器),头部背表面具两个块状感光器,腕顶端发光器产生闪烁的冷光^[10 52-53]。

3 结论

头足类是软体动物门三大重要类群之一,人们对它的认识至少始于16世纪^[1],对其分类学的研究最早始于18世纪中叶^[54]。经过两三个世纪以来分类学家的努力,头足类分类学的研究基本趋于成熟,不管是腕、触腕、胴体、鳍等外部形态,还是消化系统、呼吸系统、繁殖系统等内部构造方面都得到了广泛而系统的研究^[42 47]。发光器作为头足类的特殊结构,也受到分类学家的重视,但是描述性的介绍比较多,至今规律性总结比较少^[40]。据不完全统计,头足类中具有发光器的种类有6目、23科、57属、198种,其中仅有武装乌贼科、狼乌贼科和帆乌贼科的发光器的类型、部位、排列方式等得到了充分的研究。在今后的研究中,有必要细化不同科、属间的发光器特征,并尽可能建立发光头足类的检索表。尽管发光器在生态学上也有着重要作用,但是有关这方面的研究报道很少^[18-21],在以后的研究中,应结合其生物学、生理学以及行为学等方面内容加深研究。

参考文献:

- [1] Nixon M, Young J Z. The Biaries and Lives of Cephalopods M]. New York: Oxford University, 2003: 1-392.
- [2] Boyle P, Rodhouse P. Cephalopods Ecology and Fisheries M]. Blackwell Science, 2005: 1-452.

- [3] Herring P J Luminescence in cephalopods and fish [J]. London Symposium of the Zoological Society 1977, 38: 127—159.
- [4] Dilly P N, Herring P J The ocular light organ of *Bathothauma pyrosoma* (Mollusca: Cephalopoda) [J]. Journal of Zoology, 1974, 172: 811—800.
- [5] Dilly P N The light organ and ink sac of *Heteroteuthis dispar* (Mollusca: Cephalopoda) [J]. Journal of Zoology, 1978, 186: 47—59.
- [6] Dilly P N, Herring P J Ultrastructural features of the light organs of *Heteroteuthis macrochisa* (Mollusca: Cephalopoda) [J]. Journal of Zoology, 1981, 195: 255—266.
- [7] Butler S, Dilly P N, Herring P J The comparative morphology of the photophores of the squid *Pyroteuthis margaritifera* (Cephalopoda: Euproteuthidae) [J]. Journal of Zoology, 1982, 196: 133—150.
- [8] Herring P J, Dilly P N, Cope C The photophore morphology of *Seioteuthis scintillans* Voss and other *Pyroteuthis* (Cephalopoda: Lycoteuthidae) [J]. Journal of Zoology, 1985, 206: 567—589.
- [9] Herring P J, Dilly P N, Cope C The morphology of the luminescent tissue of the cephalopod *Japetella diaphana* (Cephalopoda: Bolitaenidae) [J]. Journal of Zoology, 1987, 212: 245—254.
- [10] Herring P J, Dilly P N, Cope C The bioluminescent organs of the deep-sea cephalopod *Vampyroteuthis infernalis* (Cephalopoda: Vampyromorpha) [J]. Journal of Zoology, 1994, 233: 45—55.
- [11] Ohnson S, Balser E, J Wilder E A L Emittering suckers in an octopus [J]. Nature, 1998, 398: 113.
- [12] 董正之. 世界大洋经济头足类生物学 [M]. 济南: 山东科学技术出版社, 1991: 1—279.
- [13] Gallo J Imprimiendo un libro [M]. Argentina: Tesco, 2007: 21—22.
- [14] Dunlap P V, Kikuchi T, Watabe Y, et al. Isolation and characterization of a visible luminescent variant of *Vibrio fischeri* strain ES14 from the sepioid squid *Euprymna scolopes* [J]. Arch Microbiol, 1995, 164: 194—202.
- [15] McFall Ngai M Animal-bacterial interactions in the early life history of marine invertebrates: the *Euprymna scolopes* *Vibrio* fishery symbiosis [J]. American Zoologist, 1994, 34: 554—561.
- [16] Herring P J, Clark M R, Bolezky S V, et al. The light organs of *Sepietta atlantica* and *Spirula spirula* (Mollusca: Cephalopoda), bacterial and intrinsic systems in the order Sepioida [J]. Journal of the Marine Biological Society of the United Kingdom, 1981, 61: 901—916.
- [17] Nyholm S P, Stabb E V, Ruby E G, et al. Establishment of an animal-bacterial association: Recruiting symbiotic vibrios from the environment [J]. PNAS, 2000, 97(18): 10 231—10 235.
- [18] Robison B, Young R E Bioluminescence in pelagic octopods [J]. Pac Sci, 1981, 35: 39—44.
- [19] Young R E, Roper C F E Intensive regulation of bioluminescence during countershading in living midwater animals [J]. Fishery Bulletin, 1977, 75: 239—252.
- [20] Young R E Bioluminescent countershading in midwater animals: evidence from living squid [J]. Science, 1975, 191: 1046—1048.
- [21] Herring P J, Dilly P N, Cope C The photophores of the squid family Cranchiidae (Cephalopoda: Oegopsida) [J]. Journal of Zoology, London, 2002, 258: 73—90.
- [22] Roper C F E Preliminary descriptions of two new species of the bathypelagic squid *Bathyteuthis* (Cephalopoda: Oegopsida) [J]. Proceedings of the Biological Society of Washington, 1968, 81: 261—272.
- [23] Rancurel P Les contenus stomacaux d' *Alpiosaurus ferox* dans le Sud-ouest Pacifique (Cephalopodes) [J]. Cahiers de l'Institut Français pour l'Etude de la Mer, 1970, 8: 3—87.
- [24] Salcedo Vargas M A, Guerrero K, Ramirez J Three new cephalopods from the Atlantic Ocean [J]. Mitthamb Zool Mus Inst, 2000, 97: 31—44.
- [25] Young R E, Roper C F E The *Baoteuthidae*: a new family of squid (Cephalopoda: Oegopsida) from Antarctic waters [J]. Antarctic Research, 1968, 2: 185—202.
- [26] Tsuchiya K, Okuwani T Rare and interesting squids in Japan. X Recent occurrences of big squids from Okinawa [J]. Venus, 1993, 52: 299—311.
- [27] Lu C C A new species of squid *Chiroteuthis acanthodema* from the Southwest Pacific (Cephalopoda: Chiroteuthidae) [J]. Steenstrupia, 1977, 4: 179—188.
- [28] Young R E The systematics and areal distribution of pelagic cephalopods from the seas off Southern California [J]. Smithsonian Contributions to Zoology, 1972, 97: 1—159.
- [29] Vecchione M, Young R E, Lindgren A Tree of Life: Cephalopoda EB/OI. 2007. <http://www.tolweb.org/Mastigoteuthidae/19453>
- [30] Voss N A A generic revision of the Cranchiidae (Cephalopoda: Oegopsida) [J]. Bull Mar Sci, 1980, 30: 365—412.
- [31] Young R E, Roper C F E A monograph of the Cephalopoda of the North Atlantic: The family Cycloteuthidae [J]. Smithsonian Contributions to Zoology, 1969, 5: 1—24.
- [32] Okuwani T Epipelagic decapod cephalopods collected by mackerel trawls during the EASTROPAC expeditions, 1967—1968 (Systematic

- Parý [J. Bull Tokai Reg Fish Res Lab 1974 80 29—118
- [33] Young R E, Burgess L A, Roper C F E, et al. Classification of the Enopterothidae, Pyrothoidea and Ancistrocheiridae [J]. Smithsonian contributions to Zoology 1998 586(1): 239—256
- [34] Chun C. Die Cephalopoden Oegopsida [M]. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition "Valdivia" 1898—1899 1910 18 1—522.
- [35] Young R E. A note on three specimens of the squid *Lampadoteuthis megalaja* Berry 1916 (Cephalopoda Oegopsida) from the Atlantic Ocean with a description of the male [J]. Bull Mar Sci Gulf Caribb 1964, 14(3): 444—452.
- [36] Voss G L. A monograph of the Cephalopoda of the North Atlantic I. The Family Lycoteuthidae [J]. Bull Mar Sci Gulf Caribb 1962 12 264—305
- [37] Arocha F. A new species of *Nematolampas* (Cephalopoda Oegopsida) from the Western Central Atlantic with an overview of the family Lycoteuthidae [J]. Bull Mar Sci 2003 72 941—953
- [38] Young R E, Vecchione M. Tree of Life Cephalopoda EB/OI. 2003 http://www.tolweb.org/accessory/Histoiteuthidae_PhotoPhore_Patterns_acc_id=1180
- [39] Voss N A. A monograph of the Cephalopoda of the North Atlantic. The family Histioiteuthidae [J]. Bull Mar Sci 1969 19 713—867
- [40] Voss N A, Nesis K N, Rodhouse P G. The cephalopod family Histioiteuthidae (Oegopsida): Systematics, biology, and biogeography [J]. Smithsonian Contr Zool 1998 586(2): 293—372
- [41] Piakowski U. Tree of Life Cephalopoda EB/OI. 1999, http://www.tolweb.org/Psychroteuthis_glacialis/19783
- [42] Roper C F E, Sweeney M J, Nauen C E. Cephalopod of the world [M]. FAO Fisheries Synopsis 1984 125(3): 1—277
- [43] Rancurel P, Okunani T. A new species of squid genus *Onychoteuthis* from the Southwest Pacific [J]. Venus 1990 49 25—30
- [44] Lu C C. A new family of myopsid squid from Australasian waters (Cephalopoda Teuthida) [J]. Phuket Marine Biological Center Research Bulletin 2005, 66 71—82
- [45] Vecchione M, Białkowski T F, Natsukari Y, et al. A Provisional Generic Classification of the Family Loliginidae [J]. Smithsonian Contr Zool 1998 586 215—222.
- [46] Vecchione M, Young R E. Tree of Life Cephalopoda EB/OI. 2004 <http://www.tolweb.org/Sepolinae/20035>
- [47] Jereb P, Roper C F E. Cephalopod of the world 2005 [M]. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes, 2005, 4(1): 1—262
- [48] Naef A. Die Cephalopoden Fauna e Flora del Golfo di Napoli [M]. Monographie 35, Vol I Paris I and II Systematik 1921—1923 1—863
- [49] Voss G L. South African Cephalopods [J]. Transactions of the Royal Society of South Africa 1962 36(4): 245—272.
- [50] Vecchione M, Young R E. Tree of Life Cephalopoda EB/OI. 2004 <http://www.tolweb.org/Rossinae/20023>
- [51] Johnsen S, Balser E J, Fisher E C, et al. Bioluminescence in the deep-sea cirrate octopod *Stauroteuthis syrtensis* verill (Mollusca Cephalopoda) [J]. Biological Bulletin 1999 197 26—39
- [52] Hunt J C. The behavior and ecology of midwater cephalopods from Monterey Bay. Submersible and laboratory observations [D]. Dissertation Univ Calif Los Angeles 1996 231.
- [53] Robison B H, Reisenbichler K R, Hunt J C, et al. Light production by the arms tips of the deep-sea cephalopod *Vampyroteuthis* in females [J]. Biol Bull 2003, 205 102—109.
- [54] 董正之. 中国动物志软体动物门头足纲 [M]. 北京: 科学出版社, 1987 1—201