

多毛類幼蟲之發育多態性 是否為一種適應？

謝恆毅

中山大學海洋生物研究所

摘要：「多毛類 *Streblospio benedicti* 的發育多態性是經天擇後適應或是祖先擁有而代代相傳的特徵？」對幼體生態學家來說，這是一個有趣的問題。由 *S. benedicti* 不同發育形式的群體之間沒有生殖隔離，發育形式由遺傳因子所決定而且不受環境因子影響，另外不同的發育形式群體之間適合度有差異；及從演化歷史上及遺傳上的角度來看也無法證明 *S. benedicti* 不同的發育形式是代代相傳所擁有特徵。綜上所述，*S. benedicti* 有不同的發育形式是一種適應而不是代代相傳所擁有特徵。我們進而推測適應造成海洋無脊椎動物有不同的幼生發育形式。

關鍵字：多毛類，植營性、卵營性，發育多態性，適應。

本 文

海洋無脊椎動物的幼生發育形態可由不同的標準來區分。例如：由棲地或分布地點不同可分為漂洋性 (pelagic) 及非漂洋性 (non-pelagic) (Scheltema, 1978)；由營養來源不同可分為植營性 (planktonotrophic) 及卵營性 (lecithotrophic) 等 (Thorson, 1950; Strathmann, 1978)。但不論是依哪個標準來區分，大多數的無脊椎動物都只擁有一種發育的型式。然而，在北美洲卻發現一種多毛類 *Streblospio benedicti*，同時擁有植營性以及卵營性的幼生，這種同時擁有多種發育形式的現象叫做發育多態性 (poecilogony) (Levin, 1984)。因此，這種多毛類便提供了研究幼生食性及發育形態關係的良好材料，因為種內發育型式的比較可免除一些在不同種間比較所遭遇到像因演化歷史上、生理上或類源關係上有差異造成的困擾。例如：從觀察不同的海洋無脊椎動物，我們知道海洋無脊椎動物，體型較大的物種，趨向產生個數較多、卵徑較小的植營性幼生；體型較小的物種，則趨向產生個數較少、卵徑較大的卵營性幼生 (Jablonski et al., 1983)。例如：*Ophiolepis* 屬的幾種陽遂足就表現出上述的趨勢 (Hendler, 1979)。現在有了一種生物擁有兩種營養方式，我們就可以比較這兩種營養方式的幼生期，對其生活史其他特徵有何不同的影響，而不必去考慮這些差異可能是因種間類源關係或其他因素造成的。

海洋無脊椎動物的浮游幼生形態相態相當多樣化，即使是在類源關係上相近的物種，也可能有外表形態完全不同的幼生。例如：同屬棘皮動物門的海星及海膽，海星的對稱幼蟲 (bipleurula) 及海膽的長腕幼蟲 (pluteus) 外觀迥異。到底幼生的形態或發育形

式是經過天擇的壓力後的適應(adaptation)或只是因為祖先早已擁有而代代相傳的特徵(constraint)? 因為, *S. benedicti* 同時擁有植營性及卵營性兩種不同發育形式的幼生, 如果我們能確定這兩種不同幼生營養方式的個體是同種的話, 那牠就是回答上面問題的良好材料。經過了在野外觀察到兩類不同幼生發育形態的雜交個體(hybrids), 以及在實驗室中的雜交實際結果發現, 這兩種不同幼生發育形式的個體間並沒有生殖隔離(Levin, 1984)。因此以生物種的觀念(biological species concepts)來說, 牠們的確是同種。

S. benedicti 是一種小型(成體體長 $< 20\text{mm}$)多毛綱的環節動物(Levin, 1984), 牠生活在在底泥以下幾公分處, 以底泥上的有機沈積物或底泥附近的懸浮物為食。分布區域廣闊, 在北美的太平洋、大西洋岸及墨西哥灣的鹽濕地, 河口區皆可發現其蹤跡(Fig. 1)。*S. benedicti* 雌雄異體, 一生多產, 交配之後, 雌性個體可將雄性個體的精子暫時儲存在精莢(spermatophores)裡, 等到卵子成熟移動到前端體節後, 再靠這些精子行體內受精, 受精卵則進入雌性背部成對的哺育囊(brooding pouch)中, 幼生在釋出外界之前皆在此囊中發育。哺育植營性幼生之雌體, 只在北美大西洋沿岸發現; 而哺育卵營性幼生的雌體在北美太平洋、大西洋及墨西哥灣皆可發現(Fig. 1)。植營性幼生的卵徑平均約為63微米, 每一雌體一次可釋出約100-400個幼生, 這些幼生在哺育囊中7-8天後釋入水中, 剛釋入水中時的幼生並不具著苗能力, 必須經過在水體中浮游10-21天(最長可達45天)後著苗, 浮游期間以浮游性藻類為食。卵營性的幼生, 成熟卵徑平均約為152微米, 每一雌體一次可釋出約70個幼生, 這些幼生在哺育囊中2-3天後釋離母體, 一經釋離母體就具有著苗能力, 但仍會浮游幾天(少於一星期)且不進食, 再行著苗。

以往幼體生態學家們普遍認為, 具有植營式幼生的海洋無脊椎動物, 在族群或個體的特性上, 比較接近r-選擇的物種; 而具卵營式幼生的海洋無脊椎動物則是較接近K-選擇的物種(Jablonski et al., 1983)。每種生物不論是海生或陸生, 都具有獨特之生活史及族群結構上的特徵, 生物學家們通常把這些不同的生活史劃分為兩個極端的形式(Pianka, 1970)。一種是r-選擇(r-selection)的物種, 此類的生物, 族群大小受族群內在成長率r(Intrinsic population growth rate)的控制, 而r值直接受個體出生率b及個體死亡率m的影響($r = b - m$), 個體出生率高或個體死亡率低的物種族群大小成長速率較快, 反之則否, 就因為天擇作用在族群的成長率上, 所以叫r-選擇。代表性的生物都是一些投機生物(opportunistic species), 如藤壺, 趁著環境適宜的時候, 快速的繁衍子

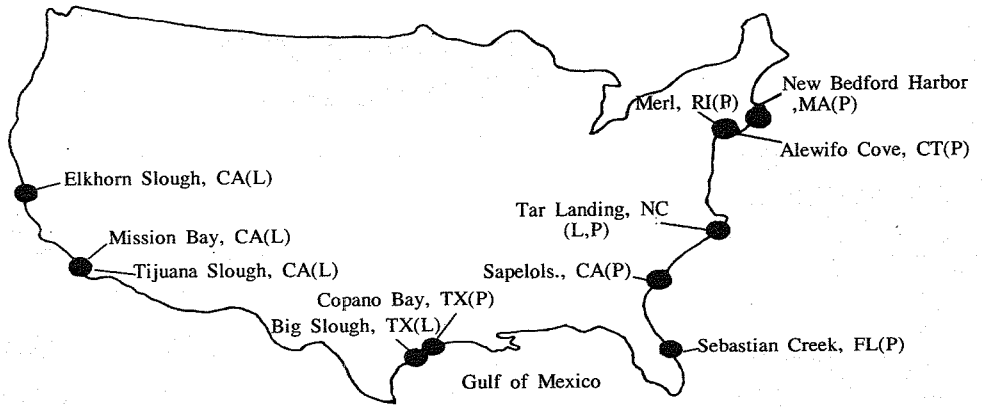


Figure. 1. 多毛類 *Streblospio benedicti* 在美國的分佈情形
P: 代表植營性; L: 代表卵營性

代增加族群大小、族群大小受到環境因素的影響較大。另一種是K-選擇(K-selection)的物種，此類的生物，隨著族群大小的增加，族群成長率會下降，使得族群密度會維持在一個定值，這個值就是所謂的環境承載量K(carrying capacity)。天擇作用在環境承載量上所以叫K-選擇。代表性的生物是一些負載平衡的生物(equilibrium species)，如鯨，不論環境惡劣與否，都能維持較穩定的族群密度。

一般說來，r-選擇的物種體型較小(Table. 1)、世代時長(generation time)較短(也就是達到性成熟的時間比較短)、產生的子代數較多、通常居住的環境多變或不穩定，對新的環境或棲地可以較快的適應，而快速繁衍及生殖、死亡率較高、生命期較短、可提供較高的生產力(productivity)給下一個食性階層(trophic level)。(P(productivity): B(biomass)ratio 較高，也就是代表族群裡本食性階層的生物質量中，可當作生產力提供給下一個食性階層使用的比例較多；反之，則越少)等。那相對來看，K-選擇的物種體型較大、世代時長較長、產生的子代數較少、通常居住的環境較穩定、死亡率較低、生命期較長、提供給下一個食性階層的生產力較少(P: B ratio 較低)等(Lalli et al, 1993)。在 *S. benedicti* 個體的生殖特徵上(Levin et al., 1990)(Table. 2)，植營式個體會產生較多而且較小的卵，每個卵所分配到親代的生殖投資比較少；卵營式個體相對地則產生較少而且較大的卵，每個卵所分配到親代的生殖投資比較多。另外從幼生的特徵也可發現，植營式的幼生在發育階段較早期(發育的程度判定是以幼生具有剛毛的體節數多寡來決定)就離開母體，這時體長較短，具有游泳剛毛，有著較長的漂浮時間。卵營式的幼生產生時的發育程度較完全，體長較長，產出時並沒有游泳剛毛，而漂浮時間

多毛類幼蟲之發育多態性是否為一種適應？

極短。

Table. 1 r,K-選擇物種生活史特徵的比較

| 生活史特徵 | r-選擇的物種 | K-選擇的物種 |
|----------|---------|---------|
| 環境狀況 | 較多變 | 較穩定 |
| 成體大小 | 較小 | 較大 |
| 成長率 | 較快 | 較小 |
| 世代時長 | 較短 | 較長 |
| 子代數 | 較多 | 較少 |
| 擴散能力 | 較高 | 較低 |
| 競爭能力 | 較強 | 較弱 |
| 死亡率 | 較高 | 較低 |
| 生命期 | 較短 | 較長 |
| 生產力/生物質量 | 較高 | 較低 |

(Lalli et al., 1993)

Table. 2 *S. benedicti*植營式及卵營式幼生及雌性之生殖特徵

| | 植營式個體 | 雜交個體 | 卵營式個體 |
|---------------------------------------|-------|-------|-------|
| 雌性生殖特徵： | | | |
| 平均卵徑(um) | 63 | 67-80 | 152 |
| 平均卵容量($\mu\text{l} \times 10^{-3}$) | 0.5 | ? | 3.8 |
| 每個哺育囊產生平均幼生數 | 10 | 5 | 3 |
| 每次抱卵產生之平均幼生數 | 206.8 | 80 | 34.3 |
| 幼生特徵： | | | |
| 幼生產出時之發育程度 (具剛毛體節的個數) | 3-5 | ? | 7-12 |
| 幼生產出時之體長(um) | 250 | ? | 600 |
| 幼生游泳剛毛之有無 | 有 | 不定 | 無 |
| 幼生漂浮時間(days) | 14-49 | 7-19 | <8 |
| 幼生營養方式 | 植營式 | 兼營式 | 卵營式 |

(Levin, 1984)

Table. 3 植營式及卵營式*S. Benedicti*之族群特徵

| 統計上沒有顯著差異特徵 | 植營式個體 | 卵營式個體 |
|----------------------------|-----------|-----------|
| 族群成長率r (實驗室) | 0.186 | 0.276 |
| 族群成長率r (野外, 1986) | 0.003 | 0.034 |
| 族群成長率r (野外, 1987) | 0.075 | 0.011 |
| 生產力: 生物質量 (P:B) | 3.13±0.96 | 0.35±0.68 |
| 世代時距 (wks) | 15.4 | 16.4 |
| 統計上有顯著差異特徵 | | |
| 生殖力 (平均產出子代的個數) | 206.8 | 34.3 |
| 幼生生存率 (%) | 17 | 70.7 |
| 生物密度 (個數/m ²) | 5030 | 12935 |
| 二級生產力 (mg/m ²) | 3677 | 2656 |

(Levin et al., 1987; 1990)

要如何判斷生物的特徵或特質是經天擇的壓力而造成的適應呢？它必須符合兩個條件。首先，這個現象必須具有可遺傳的變異(inheritable variance)；另外，擁有不同變異的個體之間適應度(fitness)要有差異。我們如果想回答：*S. benedicti*幼生不同的發育形式是否為適應？那我們得先看看 *S. benedicti* 幼生營養形式是由遺傳還是其他的環境因子決定。經實驗室的實驗結果得知(Levin et al., 1986)，不同的環境因子（食物、溫度、及日照長度）(Table. 4)，對 *S. benedicti* 某些成體的生殖特徵、成長、生存率等等，會有正面或負面的影響。但是幼生的營養方式卻完全不受到環境因子的影響，在實驗觀察中也從來沒有發現到幼生的營養方式由於環境因子的不同而轉變的。因此由上述可知幼生的營養方式是不受環境因子所控制。

Table. 4 環境因子對*S. benedicti*生殖特徵及幼生特徵之影響

| 特 徵 | 食 物 | | 溫 度 | | 日 照 長 度 | |
|--------|-----|---|-----|---|---------|---|
| | P | L | P | L | P | L |
| 成體 | | | | | | |
| 生存率 | ○ | + | - | - | ○ | |
| 成熟速率 | | | ○ | | ○ | |
| 生殖活性 | ○ | + | +/- | + | + | |
| 體長(成長) | + | ○ | +/- | - | + | |
| 卵 | | | | | | |
| 卵徑 | ○ | ○ | | + | | |
| 卵數 | + | + | + | + | + | |
| 卵質組成 | | ○ | | | | |
| 幼生 | | | | | | |
| 營養方式 | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | |
| 幼生體長 | | ○ | | | | |

※P: Planktonotrophy; L: Lecithotrophy

※○: 沒有影響; +: 正相關; -: 負相關

(Levin, 1994)

再看看遺傳因子對雌性生殖特徵及幼生發育特徵又有多大的影響呢？Levin 等人(1991)在實驗室中分別以純系的植營式個體及卵營式個體輪替當成雜交的雌、雄親代，得到4種雜交的第一子代(F1)（基因組成以代號表示：PP、PL、LP、LL；P：植營性；L：卵營性），再以這四種第一子代去雜交得到16種基因組合第二子代(F2)，然後去分析第二子代的特徵表現，以數值統計表示出接受測試的每個特徵（包括個體之生殖特徵：如卵徑、雌性體長；及幼生的特徵：如漂浮時間、幼生生存率），它們的差別能由遺傳因子解釋的百分比。實驗的結果顯示(Table. 5)，幾乎所有接受測試的特徵都可由基因加成效應(genetic additive effects)解釋90%以上，剩下的特徵可由基因交互作用(genetic interactive effects)或母系遺傳效應(maternal effects)解釋。總括來說，*S. Benedicti*的生殖特徵以及幼生特徵都是由遺傳來決定，至少到目前為止，幼生發育

多毛類幼蟲之發育多態性是否為一種適應？

的形式90%以上由遺傳所決定。這已經符合了判定 *S. benedicti* 幼生不同的發育形態是適應的第一個條件—幼生發育的形式是由遺傳所決定。

Table. 5 遺傳因子對*S. benedicti*生物特徵及幼生特徵之影響

| | 基因加成性效應 | 基因交互作用效應 | 母系遺傳效應 |
|---------------|---------|----------|--------|
| 雌性生殖特徵 | | | |
| 雌性體長 | ○ | | |
| 卵徑 | ○ | | |
| 卵數/每個卵巢 | ○ | ○ | |
| 幼生數/每個哺育囊 | ○ | | |
| 幼生數/每次產卵 | ○ | | |
| 第一哺育囊位置 | ○ | | |
| 第一生殖體節 | ○ | | |
| 幼生 | | | |
| 游泳剛毛有無 | ○ | ○ | |
| 漂浮時期 | ○ | | |
| 幼生生存率 | | ○ | ○ |

(Levin et al., 1991)

Levin(Levin et al., 1987)又在實驗室裡將植營式個體以及卵營式個體的幼生，放置於同一個環境下飼養，他們發現卵營式幼生的個體具有較高的適應度優勢(fitness advantage)，而終究將處在同一環境植營式幼生個體間接地淘汰、排除。但從 *S. benedicti* 族群的特徵來看(Table. 3)，可發現未如一般想像的情形就是：兩種幼生形式的族群成長率，不論是在野外或實驗室中觀察所得到數值，都沒有顯著差異。若是以r,K選擇的觀點來看，植營式的個體應擁有較高的r值；卵營式的個體應擁有較低的r值。Levin等人(1990)解釋沒有顯著差異的原因，可能是植營式個體在生殖力上所佔的優勢，被後來浮游幼生面臨到的高死亡率所抵消了，也就是說植營式及卵營式的個體在生殖力及幼生死亡率上達到了一個微妙的平衡。雖然野外的情形太過多變而無法掌握，冒然的將實驗室所得到的結果直接應用在野外的現象解釋上，難免會有出入，但至少我們知道 *S. benedicti* 兩種不同發育形式的幼生，在適應度上是有差別的。這也符合了判定 *S. benedicti* 不同的幼生發育形態是適應的第二條件—不同發育形式的幼生，在適應度上是有差別。

依據這些敘述可以相信，*S. benedicti* 不同的幼生發育形態是適應。至於天擇作用在幼生的哪一個特徵，造成不同發育形態的幼生有不同的適應度，這就無法由實驗室單純理想化的實驗設計所能回答。不過在野外的採集發現 *S. benedicti* 的分布，除了Tar

Landing Bay 這個地方之外，不同發育形式的族群不相重疊(Fig. 1)，而且不同的地點有不同的優勢族群，而不是像實驗室所得到的結果：卵營式的族群具有較高的適應度優勢。這也就表示天擇的壓力在不同的環境下，作用在兩個不同發育形式幼生的特徵上，結果不一樣，而這個不一樣的結果，也就是導致不同的族群在不同的環境下，有不同的適應的情形(Gooch, 1975)。Levin等人(1987)認為 *S. benedicti* 有兩種不同的幼生發育型態可能由下列幾個因素造成：一、可能是微觀的環境異質性(micro-environment heterogeneity)所造成的。例如：(1)較細小的顆粒底質適合體型較小的植營式個體著苗、潛藏；(2)潮流較急的水文狀態，可能使具有較大密度沈性卵之卵營式幼生的區域性著苗狀況較佳；(3)較頻繁的捕食壓力，會使產生幼生個數較多、體型較小的植營式個體有較多的機會著苗、存活。二、是週期性的環境變異所造成的。例如：年週期性的藻華(blooms)，會使以浮游植物為食的植營式幼生有充足的食物來源，而使植營式的幼生在這段時間內生存率大增，造成區域性的植營式個體優勢族群。三、是分散能力與競爭能力互補所造成。卵營式幼生發育較完全，接受親代的生殖投資較多，而且幼生浮游階段不必依靠外界的營養來源，浮游時間短，遭受捕食之機率較低，所以卵營式幼生在區域性的競爭力，一般來說是優於植營式個體。但是植營式個體由於具備了較小的體型，以及較長的浮游時間，使得牠的擴散能力不論是主動（有較多的游泳剛毛）或被動（密度較小及體形較小易受潮流或水體帶動）的傳播方式，都要比卵營式個體強的多。所以也許在小區域環境，植營式的競爭力較弱，但牠可以散佈到其他有利植營式幼生的環境（如第一第二項所述），而在那拓殖族群，因此植營式的幼生在面臨不利環境時，比卵營式幼生更能具有適應環境的能力，而不至於坐以待斃，甚至遭到滅絕。

除了積極地從正面的方向去解釋、證明 *S. benedicti* 的不同幼生發育形式是適應之外，我們也可以從另一個角度去探討這個問題，也就是從否定「*S. benedicti* 的不同幼生發育形式只是因為祖先早已擁有而代代相傳的特徵」這個方面著手。先看看 *S. benedicti* 的不同幼生發育形式是否為種系起源上演化歷史代代相傳的特徵(phylogenetically historical constraints)呢？發育多態性的情形，在海洋無脊椎動物裡發現的例子幾乎沒有，動物界裡除了在豐年蝦(brine shrimp)(Browne, 1980)、蟾蜍(Crump, 1989)、蝶螈(Harris, 1987)有發現外，還沒有其他已經發表的例子。而且上述三種動物所具有的發育多態性，可在一生中變換其幼生的營養方式，顯然牠們所具有發育多態性會受到後天環境因子之影響，而和本文中探討 *S. benedicti* 的發育多態性不改變幼生的營養方式不同。此外其他的多毛類也沒有發現到發育多態性之情形，因此 *S. benedicti* 的發育多

態性特徵是 *S. Benedicti* 自己這一種所獨立發展出的後衍特徵 (derived characters, apomorph)，而並非是祖先的特徵 (primary characters, plesiomorph)。所以由演化的歷史看來，*S. benedicti* 的發育多態性並不是一種演化歷史上代代相傳的特徵。

另外一種遺傳上代代相傳的特徵叫做雜交優勢 (heterosis, hybrid advantage)。我們舉個例來說明這種理論。假設 AA 之基因型擁有 W_{AA} 的平均 Fitness value (適應度)，而 aa 之基因型擁有 W_{aa} 的平均適合度。假若 A_a 之基因型的平均適合度 W_{Aa} 高於 W_{AA} 及 W_{aa} 的話，即使 AA 及 aa 個體所表現出來的表型，會被天擇所選擇掉，但由 Aa 交配所得到的下一代免不了會出現 AA 及 aa 的個體，這並不表示 AA 及 aa 的個體適合存活在此環境下。那套用到 *S. benedicti* 的例子，我們如果發現 *S. benedicti* 的雜交型個體擁有較高的適合度優勢，就可以支持它是遺傳上的特徵的說法了。但是我們卻發現 *S. benedicti* 的雜交個體，各項特徵 (包括雌性生殖特徵及幼生特徵) 都是介於純植營式個體及卵營式個體之間 (Table. 2)，且適應度也未較高。所以從雜交優勢的角度來看，也無法支持它是遺傳上代代相傳的特徵的說法。

幼生生態學家們長久以來就想找出：造成海洋無脊椎動物幼生發育形態不一的機制是什麼？今天藉著 *S. benedicti*，我們沒有辦法肯定 *S. benedicti* 的不同發育形式是一種代代相傳的特徵，再加上從適應的方向去推敲所得到之支持證據，我們較有理由去相信，造成 *S. Benedicti* 擁有兩種不同的幼生發育形式是適應。據此我們可以大膽推論，現今所看到海洋無脊椎動物的發育多態性是經過天擇的適應。

參考文獻

1. Browne, R.A. 1980. Competition experiments between parthenogenetic and sexual strains of the brine shrimp *Artemia salinna*. Ecology (61): 471-474.
2. Crump, M.L. 1989. Life history consequences of feeding versus non-feeding in a facultatively non-feeding toad larva. Oecologia (78): 486-489.
3. Gooch, J.L. 1975. Mechanisms of evolution and population genetics. In Kinn, O. (ed.) Marine ecology Vol. 11 pp. 349-409. Wiley. London.
4. Harris, R.N. 1987. Density dependent pedomorphosis in the salamander *Notophthalmus viridescens dorsalis*. Ecology (68): 705-712.
5. Hendler, G. 1979. Sex-reversal and viviparity in *Ophiolepis kieri*, n. sp., with notes on viviparous brittlestars from the Caribbean (Echinodermata : Ophiuroidea).

- Proceedings of the Biological Society of Washington (92): 783-795.
6. Jablonski, D.J. and R.A. Lutz. 1983. Larval ecology of marine benthic invertebrates: paleobiological implications. *Biological Review* (58): 21-89.
 7. Lalli, C.M. and T.R. Parsons. 1983. *Biological oceanography: an introduction*. Pergman Press. New York.
 8. Levin, L.A. 1984. Multiple patterns of development in *Streblospio benedicti* Webster (Spionidae) from three coasts of North America. *Biological Bulletin* (166): 494-508.
 9. Levin, L. A., and E.L Creed. 1986. Effects of temperature and food availability on reproductive responses of *Streblospio benedicti* (Polychaete: Spionidae) with planktonrophic or lecithotrophic development. *Marine Biology* (92): 103-113.
 10. Levin, L.A., H. Caswell, K.D. Depatra, and E. L Creed. 1987. Demographic consequences of larval development mode: Planktontrophy vs. lecithotrophy in *Streblospio benedicti*. *Ecology* (68): 1877-1886.
 11. Levin, L.A., and D.V. Huggett. 1990. Implications of alternative reproductive modes for seasonality and demography in an estuarine polychaete. *Ecology* (71): 2191-2208.
 12. Levin, L.A., J. Zhu, and E. Creed. 1991. The genetic basis of life-history characters in a polychaete exhibiting planktontrophy and lecithotrophy. *Evolution* (45): 380-397.
 13. Levin, L.A., and T.S. Bridges. 1994. Control and consequences of alternative development modes in a poecilogonous polychaete. *American Zoologist* (34): 323-332.
 14. Pianka, E.R. 1970. On 'r' and 'K' selection. *American Naturalist* (104): 592-597
 15. Scheltema, R.S. 1978. *Marine organisms: genetics, ecology, and evolution*. pp. 303-322. Plenum Press. New York.
 16. Strathmann, R.R. 1978. The evolution and loss of feeding larval stages of marine invertebrates. *Evolution* (32): 894-906.
 17. Thorson, G. 1950. Reproduction and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Review* (25): 1-45.

Alternative developmental modes in a Poecilogonous Polychaete *Streblospio benedicti*

Hern-Yi Hsieh

Institute of Marine Biology, National Sun Yat-Sen University

Abstract

Poecilogony (multiple larval developmental patterns) of *Streblospio benedicti* is an adaptation after selection or a constraint is interesting to larvae ecologists. There is no reproductive isolation between the two groups of different developmental patterns. Developmental patterns are determined by genetic factors, not by environmental factors. There are differences in fitness advantages between the two groups. In addition, from the view of evolutionary historical and genetic aspects, we can not prove that poecilogony of *S. benedicti* is a constraint. Above all, we know that poecilogony of *S. benedicti* is an adaptation after selection not a constraint and suggest that poecilogony of the marine invertebrates we see today is an adaptation.

Key words: *Streblospio benedicti*, polychaete, poecilogony, planktontrophy, lecithotrophy, adaptation, constraint.

(收稿日期：85年5月30日，接受日期：85年8月8日)

(上承第27頁)

- Mayer, R.E. (1992). Teaching of thinking skills in the science and mathematics: In enhancing thinking skill in the science and mathematics. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, 99.
- Rieber, L.P. (1992). Computer based microworlds: A bridge between constructivism and direct instruction. ETR & D, 40(1), 93-106.
- Scardamalia, M., & Bereiter, C. (1991). Higher levels of agency for children in knowledge building: A challenge for the design of new knowledge media. The Journal of the Learning Science, 1, 37-68.
- Schank, R.C., Fano, A., Bell, B., & Jona, M. (1993/1994). The Design of Goal based scenario. The Journal of the Learning Sciences, 3(4), 305-345.
- Thornburg, D. (1992). As we may learn: Multimedia and the intuitive learner. The Designers' Forum, 1(1), 8-11.