



蟹类的系统发育*

戴爱云

(中国科学院动物研究所)

早在十九世纪初,许多分类学者想用系统发育的彩带去串连蟹类的亲缘关系,以便显示蟹类家族(短尾派 *Brachyura*)在整个甲壳纲 *Crustacea* 十足目 *Decapoda* 中的地位和历史发展的渊源。他们主要是从比较形态学、个体发育史及古生物学等方面进行比较分析。二十世纪以来,随着动物地理学、生态学、行为学和血清试验法及蛋白质抗原反应等学科的发展,以多种途径反映蟹类的自然分类系统,探索它们的发育过程便有了更为充分的依据。但由于资料不足,许多问题仍有待进一步研究和证实。本文仅就蟹类的起源、蟹类的短尾化 *brachyurization* (Stevcic 1971) 及其分类系统作一初步综述。

一、蟹类的起源

为说明蟹类的起源,这里有必要介绍一下十足目的分类系统。目前有两种不同的排列。一种是在爬行亚目下设立三个派,如:

- 十足目 Order *Decapoda*
- 游泳亚目 Suborder *Natantia*
- 爬行亚目 Suborder *Reptantia*
- 长尾派 Section *Macrura*
- 龙虾总科 Superfamily *Palinura*
- 螯虾总科 Superfamily *Astacura*
- 海姑虾总科 Superfamily *Thalassinidea*
- 异尾派 Section *Anomura*
- 铠甲虾总科 Superfamily *Galatheaidea*
- 蝉蟹总科 Superfamily *Hippidea*
- 寄居蟹总科 Superfamily *Paguridea*
- 短尾派 Section *Brachyura*
- 绵蟹总科 Superfamily *Dromiacea*
- 人面蟹总科 Superfamily *Homoloidea*

- 裸甲总科 Superfamily *Gymnopleura*
- 盔蟹总科 Superfamily *Corystoidea*
- 尖口总科 Superfamily *Oxystomata*
- 尖额总科 Superfamily *Oxyrhyncha*
- 方额总科 Superfamily *Brachyrhyncha*
- 珊瑚总科 Superfamily *Hapalocarcini-*
dea

另一系统是在爬行亚目下设立四个亚派。短尾派的分类系统则有较大的不同。

- 十足目 Order *Decapoda*
- 游泳亚目 Suborder *Natantia*
- 爬行亚目 Suborder *Reptantia*
- 龙虾派 Section *Palinura*
- 蝉蟹总科 Superfamily *Scyllaridea*
- 螯蟹总科 Superfamily *Eryonidea*
- 螯虾派 Section *Astacura*
- 海螯虾总科 Superfamily *Nephropsidea*
- 螯龙虾总科 Superfamily *Homaridea*
- 异尾派 Section *Anomura*
- 海姑虾总科 Superfamily *Thalassinidea*
- 寄居蟹总科 Superfamily *Paguridea*
- 铠甲虾总科 Superfamily *Galatheaidea*
- 蝉蟹总科 Superfamily *Hippidea*
- 短尾派 Section *Brachyura*
- 肢孔亚派 Subsection *Podotremata*
- 异孔亚派 Subsection *Heterotremata*
- 胸孔亚派 Subsection *Thoracotremata*

有关蟹类起源的见解可归纳三类。第一个最古老的推断即“长尾类假说”,它是 Huxley (1878) 开始的。他详细的比较了鳃的基本结构及数目,认为短尾类的一些科属,如蛙蟹科 *Raninidae* 连同人面蟹 *Homola* 和绵蟹属 *Dro-*

* 承刘瑞玉先生指正,特致谢意。

*mia*在内,可能是从螯虾类*Astacura*的螯龙虾*Homarine*主干进化而来,特别着重指出*Dromia*和*Homarus*的鳃的结构和数目是十分相近的。因而他认为蟹类不可能从寄居蟹科*Paguridae*衍生,亦非铠甲虾科*Galatheidae*抑或海蛄虾科*Thalassinidae*,而是由螯虾科*Astacidae*起源。和他相近的解释是Bouvier(1896, 1940)。在比较形态学以外,他还应用了古生物学及个体发育史资料,认为短尾派是由海螯虾总科*Nephropsidea* (*Homaridea*)所衍生。另一个完全不同的学说是Boas(1880)的异尾类假说,他根据幼体发育和成体解剖两方面的资料,认为短尾类是由海蛄虾总科*Thalassinidea*中与甲虾*Axius*有关的类别衍生。Ortmann(1892, 1896)认为短尾派是由异尾类的寄居蟹总科及铠甲虾总科*Galatheidea*的中间型所产生,并且认为绵蟹总科*Dromiacea*是高级的异尾类或是原生的短尾类。Gurney(1942)根据幼体发育史的观察和比较结果,认为原始的绵蟹是从海蛄虾类衍生,而绵蟹类是真正的短尾派的祖先。如能解决绵蟹类的起源,短尾派的起源则可迎刃而解。近年来支持这个学说的有Pike and Williamson(1960),他们认为绵蟹类是由海螯虾总科及海蛄虾总科的中间类型所衍生。最后一种学说是Straelen(1928)根据古生物学的资料而推断短尾类的祖先可由三叠纪的化石*Pemphicoidea*追溯。如Withers(1932)在下侏罗纪地层中发现的一种化石蟹,古蟹*Eocarcinus praecursor*是地质年代里已知最早的蟹类。根据其特征则与三叠纪的蟹类*Glaphyidea* (*Pemphicoidea*)中的*Pseudopemphix*更为接近,因此考虑是从较原始的*Pseudopemphix*分出的支干或是同一主干上的另一个支干*Pemphix*高度特化而成。古蟹的构造说明短尾类不是从海螯虾类或异尾类进化而来,而是从与龙虾类有关的早期蟹类所演化。这种见解被Beurlen(1930)、Glaessner(1930, 1960)以及Forster(1967)所支持补充。

短尾派是否系单源系统,也有不同见解。

Ortmann(1892, 1896)及Gurney(1942)将绵蟹视为异尾类。Bourne(1922)则认为蛙蟹科是单独起源于河虾科*Astacidae*而与其他蟹类无关。占优势的见解如Glaessner(1930, 1960),Bouvier(1940),Arahamczik-Scanzoni及Balss(1940—61)等均认为蟹类系单一祖先,为单源系统,是由其他十足目衍生而来。

二、蟹类的短尾化

蟹类的系统发育有一个短尾化的过程,从化石中以及现生蟹中,可以追溯组织结构的逐渐改进,发现从那些极原始的类型到最先进类型的连续进程。在短尾化过程中的第一步则出现了一些“假短尾化”,如在蟹形异尾类中,存在着许多短尾化的形状,但并未达到短尾化的组织水平。如蝉蟹类*Hippidea*中的岩蟹科*Lithodidae*、瓷蟹科*Porcellanidae*以及寄居蟹科*Paguridae*中的一些种类,均有一个扁平加宽的头胸甲,前侧缘发达(如岩蟹*Lithodes*),额部退化,较短而宽,腹部虽部分折褶在头胸甲之下,但有些种类仍依赖腹部游泳(如瓷蟹*Porcellana*),这些类型中有些雌性第一对腹肢退化(如瓷蟹科),内骨骼连续(如岩蟹科)。短尾派在这些类群到达的组织水平上,开始它们的发展进程。

腹部的折褶是完成短尾化的决定性步骤。在底栖爬行类*Reptantia*中,长大的腹部逐步失去运动的机能,渐渐退化并折褶在头胸甲之下以护柔软的腹甲,相应的步足则粗壮化,产生了头胸甲的扁平及加宽。仅依靠胸足行动的发展,要求肌肉更加发达;内骨骼的发达及腹甲的愈合则使之更为坚固。这个过程开始于侏罗纪*Jurassic*,到了白垩纪*Cretaceous*才产生了真正的蟹类。

短尾化原始阶段的人面绵蟹科*Homolodromiidae*具有很多古老的特征,如头胸甲呈圆柱形,无眼窝,额部突出且完全未与口前板愈合,第一触角未与口前板愈合;还保留着触角

棘及尾肢；两性生殖孔均在步足底节，鳃呈丝状分枝，数量很多；腹部的一半没有折摺在头胸甲之下，这与化石的Eocarcinidae, Proso-
ponidae 具相同的组织水平。而人面蟹科 Homolidae和蛛形蟹科Latreillidae原始的特征则减少，额部稍突出，并具连续的内骨骼。蛙蟹科和怪蟹科Tymolidae 均停留在原短尾化的组织水平上。它们与真正短尾类群的差别除腹部未完全贴近腹甲外，发育中的蚤状幼体不具典型的短尾派特征及结构，成体的腹甲窄，具原始的纳精囊，第一触角纵卧平行，许多种类的末对步足位于背部。此外绵蟹科 Dromiidae、蛛形蟹科、怪蟹科等还具腹甲沟；且人面蟹科、蛛形蟹科的雌性仍保留第一对腹肢等等。

关公蟹科Dorippidae、馒头蟹科 Calappidae、蜘蛛蟹科Majidae等，则基本上完成了真正的短尾化，虽然关公蟹科的末两对步足位于背部。又如扁蟹科Palicidae的末对步足虽退化，但额部的缩短、口前板的愈合、鳃数的减少等，均比前一类群跃进了一步。其雄性生殖孔位于底节，而雌性生殖孔则位于胸甲。梭子蟹科Portunidae扇蟹科Xanthidae等在短尾化的线系路线上达到了成功的发展，它们已具备有典型短尾化的特点，头胸甲横宽，扁平，额短而宽，前缘拱形。第一触角与口前板愈合，第二触角横卧，额足扁平，螯足紧贴于前侧缘的腹下方，腹部完全折摺在头胸甲下，内骨骼高度发展。幼体发育过程中，蚤状幼体具典型短尾类的特点，有背刺，缺少单眼及额器。而地蟹科Gecarcinidae、方蟹科Grapsidae和沙蟹科Ocypodidae等则胸部腹甲完全愈合，两性生殖孔位于胸部腹甲上，进一步达到了短尾化的高级水平。

显然短尾化的过程使组织结构逐步达到一个较为高的水平，因而能够大幅度的适应自然环境，并扩展新的栖息地；原始的短尾类大部适应于水下，而多数扇蟹、梭子蟹及蜘蛛蟹等生活在沿岸带；地蟹、方蟹、沙蟹等则适应了复杂而变化多端的潮间带及陆地环境。更为特殊的是其中的溪蟹，已完全进入淡水成为独特

的一个分支。

三、蟹类的分类系统

十九世纪中叶分类学者便注意到在庞大复杂的蟹类中，除了一些初级原始的绵蟹类群外，其余的蟹类依口框的形状分为两大类群，即尖口类Oxystomata及方口类Brachygnatha。而在方口类中，根据前额的形状，分为尖额类Oxyrhyncha及方额类Brachyrhyncha。到了20世纪则形成了许多作者所采用的系统，虽然其中所包括的类群有所更动，但基本上已形成了下述的系统（Borradaile 1907, Calman 1909）。

短尾派Section Brachyura

绵蟹亚派Subsection Dromiacea

绵蟹总科Superfamily Dromiidea

人面蟹总科Superfamily Homolidea

尖口亚派Subsection Oxystomata

方口亚派Subsection Brachygnatha

尖额总科Superfamily Oxyrhyncha

方额总科Superfamily Brachyrhyncha

二十世纪初期至七十年代以来，除上述比较形态上以头胸甲整体形态区分大的类群外，还进一步考虑到内部解剖（Bourne 1922）、幼体发育（Gurney 1942, Pike and Williamson 1960, Williamson 1965）、古生物学（Glaessner 1929—1969）、血清比较（Leene 1954）等等，逐步使蟹类的分类系统达到一个较为完善的水平。Serene（1968）及Sakai（1976）等所使用的分类系统，在短尾派之下设立八个总科（绵蟹总科、人面蟹总科、裸甲蟹总科、盔蟹总科、尖口总科、尖额总科、方额总科、珊瑚蟹总科），但毕竟不能突破原有的以形态上的相似性而归类的分类概念，反映蟹类的自然分类系统。

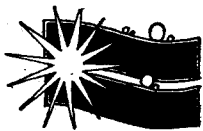
Guinot（1977, 1978, 1979）打破了上述传统的分类系统，他认为尖口框、尖额顶等特征不过是一种适应穴居和不同环境而产生的趋同现象，而正是那些不被人们注意的胸部腹甲

的愈合程度、胸部腹腔的形状、胸内隔以及两性生殖器官的结构才是寻找蟹类进化路线的可靠性状。他提出两性生殖孔是最为稳定的形态特征，从整个十足目的进化来看，在蟹类中有三个质变的阶段，如原始的蟹类两性生殖孔均在末对步足底节，这是共同祖征。称肢孔派 Podotremata 进一步发展到雄孔在末对步足底节而雌孔在胸部腹甲，这是一种离征。称异孔派 Heterotremata，更为进步的类群是两性生殖孔均在胸部腹甲。称胸孔派 Thoracotremata，而“派”之下包括的各科顺序也有了一定的更动。但各科之间的亲缘关系，科下种群的发展，还需进一步作大量的工作，才能达到反映系统发育的自然分类水平。

参 考 文 献

[1] Beurlen, K., 1932. *Paläont. Z. Berlin* 14:52—66.
 [2] Boas, J. E. V., 1880. *Danske Selsk.*

Skr. Nat. og Mat. 1:25—210.
 [3] Borradaile, L. A., 1907. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 19:457—486.
 [4] Bourne, G. C., 1922. *J. Linn. Soc. London* 35:25—78.
 [5] Calman, W. T., 1909. *Crustacea* 7(3):1—346.
 [6] Guinot, D., 1977. *C. R. Acad. Sc. Paris* 285:1—1052.
 [7] _____, 1978. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique* 62(3):212—292
 [8] _____, 1979. *Mem Mus. nat. D'Hist. Nat.* 112:1—354
 [9] Gurney, R., 1942. *Larvae of decapod Crustacea* 129:1—306.
 [10] Huxley, T. H., 1878. *Proc. Zool. Soc. London* 1878:752—788.
 [11] Ortmann, A., 1892. *Zool. Jahrb. Syst* 6:532—588.
 [12] Stevcic, Z., 1971. *Syst. Zool* 20(3):331—340.
 [13] Withers, T. H., 1932. *Ann. Mag. nat. Hist* 9:313—323.



名 词 解 释

放射虫: 属原生动物门肉足纲的一个目，是海洋浮游生物中的一个大类群。本类动物的许多种类的骨骼和伪足呈辐射状排列，故被称为放射虫。其身体构造可分为软硬两部分。软部分包括中央囊、细胞内质、细胞外质、细胞核、脂肪球、胶泡、胶泡内网、胶泡表网、伪足（包括胶伪足和轴足），某些种类的细胞质内还有肌纤维和色素体。其硬部分是骨骼，骨骼的形状呈多种型式，如球型、盘型和笼型等。放射虫生活在各大洋不同深度的水层中，但在

热带的大洋表层分布较多。我国沿海已知的放射虫约有500种。另外，几乎在各个地质时期的沉积岩中都可以找到放射虫的化石，其中以中生代和新生代较多。放射虫的种群数量和生态特点因不同水层、水团和不同地层而异，因而被人们作为水文学和地层学的某种指标来研究。某些放射虫的骨骼构造与锶（Sr）元素有关，所以也被用作对放射性锶（⁹⁰Sr）的检测。
 （谭智源）

