

近代甲壳动物的分类

戴 爱 云

(中国科学院动物研究所)

近50年来,随着甲壳动物分类学研究的不断深入,特别是近代采集技术的发展,广泛进行了远洋、深海以及洞穴甲壳动物的调查,发现了不少新的物种和类别,填补了甲壳类进化路线上的空白,丰富了系统发育的内容,至今已知种已达38721种,并建立更多较高级的分类单元,而整个甲壳类至少作为节肢动物门下的一个总纲,有些作者认为应提升为亚门或门。目前分类系统的排列主要根据Moore and McCormick(1969),但个别分类单元随着当今的发展略有改变。

Calman(1909)在甲壳纲Crustacea下设立五个亚纲:鳃足亚纲Branchiopoda,介形亚纲Ostraeoda,桡足亚纲Copepoda,蔓足亚纲Cirripedia和软甲亚纲Malacostraca.

Pennak and Zinn(1943)和Sanders(1955)分别发现了鬚虾亚纲Mystaeocarida和头虾亚纲Cephalocarida。在这一时期内,Linder(1941,1945)以及Preuss(1951)将鳃足类分为两个亚纲,即无甲亚纲及叶足亚纲。同时将鳃类作为靠近桡足类的独立的亚纲。因此至1955年在甲壳纲下设立了9个亚纲:无甲亚纲,叶足亚纲,头虾亚纲,介形亚纲,鬚虾亚纲,桡足亚纲,鳃亚纲,蔓足亚纲和软甲亚纲。

1956年Dahl试图建立一个新的系统,形式如下:

- 顎甲亚纲 Ganthostraca Dahl, 1956
 - 无甲目 Anotstraca
 - 叶足目 Phyllopoda
 - 头虾目 Cephalocarida
- 顎足亚纲 Maxillopoda Dahl, 1956
 - 鬚虾目 Mystacocarida
 - 桡足目 Copepoda
 - 鳃目 Branchiura
 - 蔓足目 Cirripedia
- 介形亚纲 Ostracoda
- 软甲亚纲 Malacostraca

但Sanders(1957)和Birshtein(1960)均认为头虾类应为独立的亚纲。而Siewing(1960)却同意保留头虾类在顎甲亚纲中,并主张将介形类纳入顎足亚纲。Beklemishev(1952)则提议将桡足类、蔓足类、鳃类和囊胸类Ascothoracia归并成桡足总目Copepodoidea。

至今,甲壳总纲包括7纲13亚纲(见表)。除公认头虾类是较为原始的独立的纲

外，在鳃足纲下设立3个亚纲：卡氏背甲亚纲(Tasch 1969)是基本体型辐射变化不大的背甲类，并包括大量化石类群在内，起源于泥盆纪Devonian生存种类很少。现行分类主张将亲缘关系十分密切的介甲类和枝角类连合成为双甲亚纲。萨氏无甲亚纲(Tasch 1969)则包括那些没有头胸甲的类型，即无甲类和化石部分的光甲类Lipostraca。

1981年Yager在巴哈马群岛的卢卡洞穴(Bahama Island, Lucayan Cavern)发现了卢卡穴甲虫 *spelenectes lucayensis*，没有任何一个接近的纲可以容纳此种，因而创立了浆足纲。

根据Dahl (1956) 颚足纲包括鬚虾亚纲，蔓足亚纲，桡足亚纲和鳃亚纲。

甲壳动物门，亚门或总纲Phylum, Subphylum or Superclass Crustacea Pennant 1777

头虾纲 Class Cephalocarida Sanders 1955

鳃足纲 Class Branchiopoda Latreille 1817

卡氏背甲亚纲 Subclass Calmonstraca Tasch 1969

背甲目 Order Notostraca Sars 1867

双甲亚纲 Subclass Diplostraca Gerstrecke 1866

介甲目 Order Conchostraca Sars 1867

枝角目 Order Cladocera Latreille 1829

萨氏无甲亚纲 Subclass Sarostraca Tasch 1969

无甲目 Order Anostraca Sars 1867

浆足纲 Class Remipedia Yager 1981

颚足纲 Class Maxillopoda Dahl 1956

鬚虾亚纲 Subclass Mystacocarida Pennak et Zinn 1943

蔓足亚纲 Subclass Cirripedia Burmeister 1834

桡足亚纲 Subclass Copepoda Milne-Edwards 1940

鳃亚纲 Subclass Branchiura Thorell 1864

微虾纲 Class Tantulocarida Boxshell et Lincoln 1983

介形纲 Class Ostracoda Latreille 1806

壮肢亚纲 Subclass Myodocopa Sars 1866

尾肢亚纲 Subclass Podocopa Maller 1894

古肢亚纲 Subclass Palaeocopa Henningsmoen 1953

软甲纲 Class Malacostraca Latreille 1806

叶虾亚纲 Subclass Phyllocarida Packard 1879

掠虾亚纲 Subclass Hoplocarida Calman 1904

口足目 Order Stomatopoda Latreille 1817

真软甲亚纲 Subclass Eumalacostraca Grobben 1892

合虾总目 Superorder Syncarida Packard 1885

全虾总目 Superorder Pancarida Siewing 1958

囊虾总目 Superorder Peracarida Calman 1904

穴虾目 Order Spelaeogrephacea Gordon 1957

糠虾目 Order Mysidacea Boas 1883

端足目 Order Amphipoda Latreille 1816

等足目 Order Isopoda Latreille 1817

异足目 Order Tanaidacea Hansen 1895

涟虫目 Order Cumacea Kryer 1846

真虾总目 Superorder Eucarida Calman 1904

磷虾目 Order Euphausiacea Dana 1852

两栖虾目 Order Amphionidacea Williamson 1973

十足目 Order Decapoda Latreille 1803

1975年Becker在秘鲁外的太平洋深海发现猛水蚤(桡足类)的体外寄生物, 猛蚤基肢虾*Basipodella harpacticola*开始认为隶于桡足类。Bradford et Hewitt(1980)在新西兰的壮肢介形类*Myodocopid ostracod*体外获见的锯齿链虾*Deoterthron dentatum*认为可能与蔓足类有关。Boxshall et Lincoln(1983)确认它们不是桡足类, 亦非蔓足类。这些头部无任何附肢的特殊类群, 在甲壳类中无任何纲可以包括它们, 因而创立了微虾纲。

软甲纲是一个较大的纲, 根据Schram(1969)将掠虾类*Hoplocarida*从真软甲亚纲*Eumalacostraca*中抽出作为一个独立的亚纲, 主要依据口部及前腔*proventriculus*的功能形态的研究(Kunze 1981)。

真虾类*Eucarida*的分类主要根据Hessler(1969)对磷虾类*Euphausiacea*以及Williamson(1973)对两栖虾类*Amphionidacea*的研究。十足类*Decapoda*的分类是根据Glaessner(1969)。七十年代Guinot(1977)和De Saint-Laurent(1979)进一步作了其中部分的修订。

关于甲壳动物的系统发育, 各类群之间的亲缘关系, 仍存在相当大的人为成分, 特别是一些较高的单元, 其发展关系, 仍只有用虚线来表示(见图)。

头虾类是较为原始而古老的一个类群, 体节多, 并相对具有一系列相似的附肢。从幼体发育来看, 与鳃足类的无节幼体完全不同。Cannon(1933)在研究鳃足类的摄食机制的基础上解释其不同附肢类型的关系。他认为原鳃足类*Protobranchiopod*可分化为两条进化线, 一条引向现在的背甲类, 而另一条引向介甲类, 枝角类和无甲类。在极大程度上与原鳃足类相似, 即观代的卡氏背甲亚纲。如与软甲类相比, 头虾类则具有原虾形形态特征*Pre-caridoid morphology*因而提出软甲类与现今的头虾类一并是从有着许多共同特点的祖先主干而发生。

今天所承认的鳃足类包括4个类群: 背甲类、介甲类、枝角类和无甲类, 分隶于3个亚纲。多数研究者认为鳃足类是单源的, 共同的特征是身体多节(枝角类例外), 胸肢叶状生有内、外叶, 内肢退化或缺少, 第一触角和第一、二小颚退化。Tasch(1969)认为卡氏背甲亚纲中的系统关系还不清楚, 只有在化石部分中的附肢结构有了更多的资料后, 才能得到进一步的了解。介甲类和枝角类是十分相似的, 他们均有双瓣的体壳, 壮大而分枝的游泳性第二触角, 后腹部具有爪状的尾叉。主要的区别是在后一类群中头节的暴露以及体节的退化。在介甲类幼体发育的过程中可见短缩的身体及头节的暴露。枝角类可能是通过这种祖型的幼态成熟(*neoteny*)进化而来, 同时又具独特的离征, 但都渊源于过去曾经生存的共同原始祖型。Packard(1883)认为枝角类是最原始的鳃足类, 因为它是唯一具有海水代表的类群。但近代认为多体节的祖先是更为原始的类

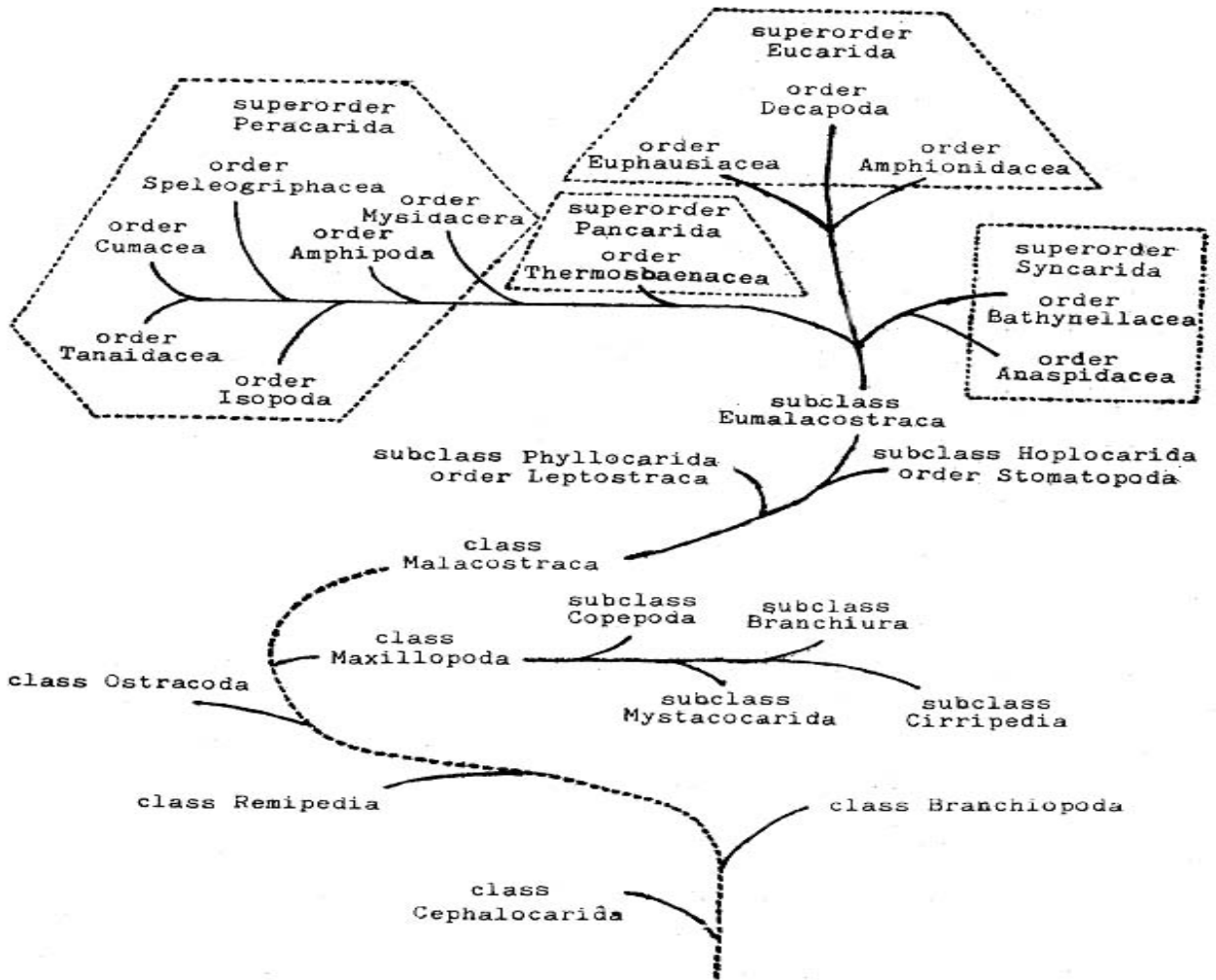


图 甲壳动物分类系统图解 (仿Abele, ed. 1982)

群。Cannon(1933)认为背甲类最为原始，根据他的附肢结构和取食机制，强调指出它更接近祖先情况。关于萨氏无甲类与卡氏背甲类的关系，Cannon(1933)认为无甲类的胸肢和功能已高度演化。无甲类大的有柄的眼说明没有头胸甲是初级的，如果认为鳃足类是从有头胸甲的祖先演生，则无甲类的性状是次级的。

浆足纲Remipedia的建立系Yager(1981)根据穴甲虫的头，发达的侧板pleura或背甲tergites以及尾叉均与头虾类相似，但附肢的方向不同，前者的附肢侧向而后者为腹向。穴甲虫的附肢没有上肢epipodites或内叶endites。穴甲虫具多数体节与鳃足类相似，但却不像后者在身体后部没有附肢。触角不分节且退化，小颚亦退化。表面上与寄生桡足类相似，有双叉扁平的游泳足，然而一长列有附肢的体节却与桡足类显然不同。双枝型的第一触角与软甲类相似，但附肢结构不同，并且向着腹面。根据上述穴甲虫特

有的离征，使他成为甲壳动物中特殊的一纲。

颚足纲(Dahl 1956)是一个合理有效的单元，反映了四个相似的亚纲(鬚虾亚纲，蔓足亚纲，桡足亚纲，颚亚纲)之间的真正关系。它们共同的特点是具有短缩的身体(11节或更少)，小颚和前部胸肢可以运动和取食。特别是具有寄生生活力式，在这四个类群中绍类全部营寄生，桡足类中的相当部份和蔓足类亦表现有寄生习性。他们是从一般已有许多颚足特征的祖先演生。鬚虾类呈纤细的圆注形，生有颚足的胸节尚未与头节完全愈合，胸肢退化成简单的片状，与桡足类的完全不同，生活在潮间带的沙隙间，是颚足类主干上的一个特殊的分枝。桡足类除大量营浮游性生活外，还有几个独立的寄生性生活的分支，是一个庞大而分化复杂的类群。颚类是一个十分接近桡足类的小侧支。蔓足类拥有大量化石，是比较古老的类群，与桡足类和颚类均很接近，如猛水蚤便具有蔓足状的无节幼体，颚类的触毛状附肢及头胸甲均与蔓足类十分相似，幼体蔓足类的眼与颚类也十分相似，这些都明显说明蔓足类是十分接近“桡足类—颚”类群的一个主要分枝。不过至今这个纲的建立仍有不少争议(Hessler 1982)。

微虾纲Tantuloeorida是根据基肢虾Basipodda Becker 1975和链虾Deoterthron Bradford and Hewitt 1980而创立的。开始Becket 1975根据基肢虾的基本体形和寄生生活方式将它置入桡足类，但由于它头节无任何附肢，而基肢虾和链虾的雌性生殖孔又位于第五胸节而非第七胸节，游泳足无底节间的小骨片，因此Bradford et Hewitt(1980)认为它们不是桡足类，而可能与蔓足类有关。但雌性生殖孔的位置不像蔓足类那样在第一胸节，雄性生殖孔在第五胸节，且具带有特殊功能作用的胸足内叶，因此亦不可能是蔓足类。另一个可能性是软甲类，但由于他们具11—12个体节，又无其他形态特征的佐证，因此与软甲类亦无明显关系。目前这一类群的系统发育，亲缘关系尚未查清，有待进一步研究。

基于介形类有两片的头胸甲，侧扁的身体，体节和附肢的显著退化，因而推测它是从颚足类衍生(Grobben 1892; Giesbrecht 1912; Muller 1894; Skgsberg 1920; Pakorny 1958)，但介形类的头胸甲从背部分为两瓣，胚胎发育中是从触角产生，在刚孵化出的无节幼体中已充分发育，而颚足类的头胸甲没有分为两片，在胚胎发育中是由第二小颚衍生，并且经数个无节幼体后期逐渐发育而成。在介甲类中是多片的并且有生长线，多半复盖头部。枝角类的壳办不包括头部，无生长线，无孔，无感觉刚毛。介形类有棒状附肢，介甲类为叶片状。枝角类无第二小颚，可能在介形类中是存在的。Hartmann (1963)以及Remane (1957)，Dahl (1956)和Siewing (1959)认为介形类是由接近颚足类的祖先主干而演生，但发展至今已远离颚足类中的其他支干。

在现生代的软甲类中，叶虾亚纲中的狭甲类Leptostraca保留许多和原始一些类群共有的祖征。如胸肢的一般功能和形态，以及口部的方向与头虾类和颚足类十分相似，反映了原始甲壳动物的情况(Hessler and Newman 1975)。但本身也具有一些新征，最重要的是胸足失去了步行作用，目前仅作为取食，呼吸，孵育囊(Dahl 1976)并且具有Cephalic kinesis，这在非软甲类中不存在。具七个腹节及尾节和大的尾叉，这在真软甲类中则不存在。从取食的机制推断是从相似于糠虾类系统衍生。

掠虾类具有一些虾形特征，如第二触角的外肢鳞片状，具五对游泳足，发达的尾

扇，腹部能强烈地向腹面弯曲。但腹部肌肉仅为螺旋形，并非真正的虾形化，而是原虾形化precaridoid的状态，是虾形化在真软甲类进化线上较早的分枝 (Calman 1909; Siewing 1956, 1960, 1963)，与传统的观点相一致。有人也持有相反的意见 (Schram 1969, 1973; Kunze 1981)。

真软甲类的主要特点是达到了虾形化，头胸甲向后复盖并包裹胸部，眼柄可动，第一触角双枝型，第二触角外肢鳞片状，所有胸肢均具鞭状的外肢，腹部有发达的尾扇，第一至五腹肢相似双叉型，主要器官在腹部。共有三个主要的分支，即合虾类、囊虾类和真虾类 (Calman 1904)，显然他们是一个客观的自然单元。现今初级虾形的山虾类与较为分化的深海虾Bathynellacea连合为合虾类。而糠虾类连合其他生有抱卵板oostegite的类别被包括在囊虾总目中。关于这一类群进化的经典观点，如在糠虾类中开始可见有虾形习性，除了在端足类中所有胸肢除颚足外均无上肢，颚足上肢发展成为鳃腔的戽斗bailer。涟虫类、穴虾类和异足类均具有这种功能，表现了以虾形化演生的中间等级。涟史类、异足类和等足类均具有manca larva抱卵板边缘无刚毛，消化系统和循环系统也极为相似 (Siewing 1963)，说明他们属于一个简单的进化的集群。等足类没有头胸甲和胸外肢，眼为固着型，腹肢行呼吸作用。异足类表现为等足类进化的先驱 (Calman 1909)，但穴虾类似更为合适。端足类的形态偏离了虾形化，与等足类的形式相似，但在许多自有离征上说明它是进化线上的最终产物。

根据头胸甲的特点，将磷虾类和十足类并为真虾总目。##虾类几乎是典型的虾形形态，它的原始离征是有发光器以及胸内肢失去了步足的能力，主要与单纯的浮游生活有关。低等十足类的原始特征是前三对胸足开始特化为颚足。两栖虾类曾被包括在真虾类Caridea中，但现代则认为是一个独立的目 (Williamson 1973; McLaughlin 1980; Bowman and Abele 1982)。

温泉虾类Thermosbaancea只是真软甲亚纲进化中的一个很小的分枝，是虾形演生物的一个中间型，根据孵育系统的特殊性状而作为一个独立的全虾总目。

参考文献(从略—编者)

(上接9页)

黑斑；颈侧棕黄；上体包括两翅衷而灰蓝褐色，各羽缘以棕栗色蠹纹，羽干纹棕黄；上背互尾上复羽中部有一道由棕黄色端斑组成的粗著纵纹；飞羽褐色，初级飞羽外缘稍淡，次级飞羽外缘以棕栗和棕黄色蠹纹。颈棕白，喉灰蓝褐，具三角形黄棕色端斑；腹灰褐，羽端棕白；两胁灰褐，具浅棕色矢状端斑；尾下复羽灰褐，羽端棕白；尾羽亮蓝黑色，外侧尾羽的基部一半白色。虹膜褐色；上嘴灰褐，先端及下嘴肉黄色；跗蹠和趾呈带灰的浅桔红色。此时外侧1—3枚初级飞羽开始脱换，新羽已长出羽鞘。65日龄雏鸟头顶的黑色纵带增宽，头侧棕黄色呈眉纹状；出现白色耳羽羽支；枕部出现隐约可见的白色横斑；上背中央棕黄色纵纹渐转为灰蓝色；中央尾羽开始松散，外侧尾羽基部白色扩大；整个上体的灰蓝色较著。70日龄雏鸟头顶黑色，白色羽耳超过枕部，颈侧白斑全转为灰蓝色；上体的灰蓝色更辉亮，羽端棕白色斑渐少；中央尾羽羽枝松散呈发状。72日龄时，头侧棕黄色细纹已基本消失，仅残留一条隐约可见的细纹。82日龄的雏鸟，通体羽色已同成鸟基本相似。