

# 胃磨结构在蟹类分类研究上的意义\*

(甲壳纲:歪尾派)

杨思谅

(北京自然博物馆)

在早期分类研究工作中,分类学家几乎完全以形态性状为基础划分分类阶元。蟹类的分类研究工作也不例外。随着进化论的创立与发展,分类学家工作目标之一是建立反映系统发育的分类系统。在化石记录缺乏的情况下,要达到这一目标就应该尽可能利用多方面的分类性状。自本世纪以来,蟹类分类系统的研究逐渐地被解剖学、胚胎学、古生物学、生理学等方面的资料所补充,这使原有依形态的相似而归类的分类系统得到进一步的充实和完善。但大部分的工作主要集中于科以上高级阶元的分类研究。科以下较低级阶元的分类研究基本上仍完全依据外部的形态比较,诸如额齿的形态、前侧齿的数量、头胸甲及螯足掌节表面的装饰、……等等,许多这类形态特征,其功能意义尚不清楚。这种状况不能不影响到整个蟹类分类系统研究的进展。

虽然,从本世纪四十年代开始(K. Stephensen 1945),由于着重应用雄性第一腹肢作为种的鉴别特征,使蟹的种类鉴别的可靠性大大提高了一步。但是,由于这个特征只存在于成年雄性个体,因而在实际应用上有一定的局限性。同时,又由于过份强调这个性状的使用价值,把它作为属、科,甚至科以上高级阶元的分类依据,因而,将一些业已充分建立了的自然阶元过细地分割开来,从而造成分类系统的紊乱,因此,作者认为无论是从实用还是从反映系统发育角度,在蟹类科、属、种的分类研究中,也必须使用更多新的分类性状,尤其是具有明显生物学意义的分类性状,才能使蟹类分类系统更符合系统分类。在对胃进行比较解剖时,作者发现,蟹的胃磨结构有着相当稳定的结构特征。这些特征不仅与蟹的食性明显相关,而且在不同的科、属、甚至种间有着明显的间断。因此,作者认为,蟹类的胃磨结构可以作为一种分类性状,为种类识别,属以及科的自然划分提供一个极为有用的依据。

## 蟹胃及胃磨的解剖

蟹类基本是杂食的,但不少类群在食性上已有所特化,如梭子蟹基本是肉食的、方蟹

本文于1984年12月24日收到。

\* 本文承蒙中国科学院动物所戴爱云先生审阅,谨致谢忱。图示中所有比例尺均为0.5毫米。

是“草食”的,沙蟹类是“滤食”的,……等等。蟹类依靠蟹足及口器摄食,但咀嚼等功能却是由胃来完成,所以,蟹胃的结构与蟹的食性密切相关。

胃紧靠着头胸甲胃区的下方,从头胸甲后缘与腹部第一节之间掀起头胸甲,伸入镊子,取出整个胃囊,在蟹剖镜下解剖。蟹胃可以分成两个部分:前部为贲门胃、后部为幽门胃。贲门胃的主要功能之一是把食物咀嚼及碾磨成小颗粒以便输送给幽门胃,而幽门胃的功能则是对业已经贲门胃碾磨过的食物进行过滤、选择。两个胃区之间以一活瓣相隔。胃的结构如图 1 所示。

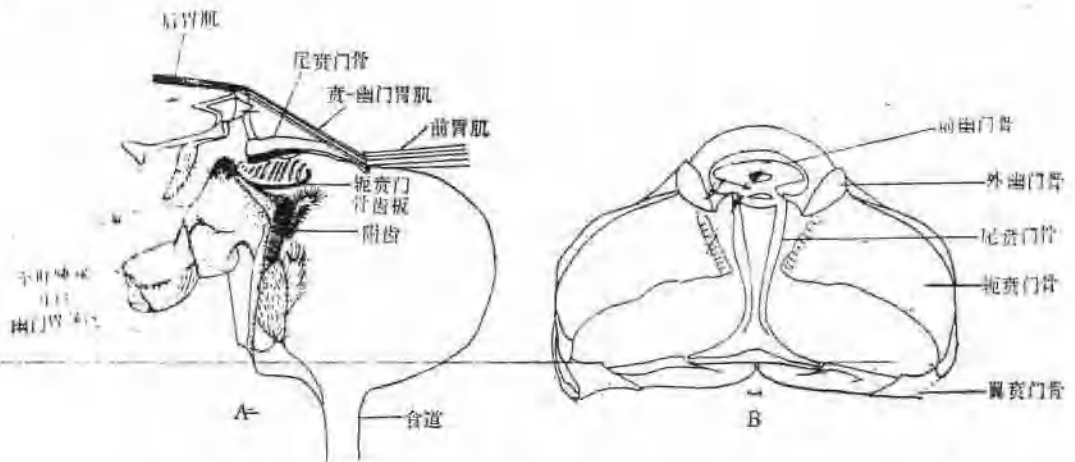


图 1 蟹胃结构 (The structure of stomach and gastric mill). A. 从胃侧面见到胃的胃磨结构 (The gastric mill seen by looking into the stomach from the side, the near half of the stomach has been removed). B. 胃磨背面观 (dorsal view of gastric mill)

胃后部的尾贲门骨 (urocardiac ossicle), 扼贲门骨 (zygocardiac ossicle), 翼贲门骨 (alveocardiac ossicle), 侧贲门骨 (lateral cardiac ossicle), 前幽门骨 (propyloric ossicle), 外幽门骨 (expyloric ossicle), 下齿骨 (sub-dentary ossicle) 以及相关的肌肉共同组成一个机械加工系统, 叫做胃磨 (gastric mill)。蟹胃的咀嚼等机械加工功能, 主要在尾贲门骨背齿板 (便于描述可简称为尾骨齿板) 与扼贲门骨腹面的侧齿板 (简称扼骨齿板) 之间完成。前幽门骨的形态, 其末部背齿板上的齿形、齿序以及扼骨齿板上的齿形、排列等等十分多样, 多种多样, 而与食性相关。为了分析胃磨的结构特征, 作者解剖了 51 个种共 80 件标本, 其名称如下:

- 1. 蟹科 Grapsidae
- 2. 蟹科 *Proxia dehaani*
- 3. 蟹科 Dorippidae
- 4. 蟹科 *Dorippe japonica*
- 5. 蟹科 *Dorippe polita*
- 6. 蟹科 Calappidae
- 7. 蟹科 *Matuta planipes*
- 8. 蟹科 Leucosiniidae
- 9. 蟹科 *Philyra pisum*
- 10. 蟹科 Carostidae
- 11. 蟹科 *Jonas distincta*

## 蜘蛛蟹科 Majidae

四齿矶蟹 *Pugettia quadridens*窄小井蟹 *Tiarinia angusta*

## 菱蟹科 Parthenopidae

强壮菱蟹 *Parthenope validus*

## 梭子蟹科 Portunidae

三疣梭子蟹 *Portunus trituberculatus*拥剑梭子蟹 *Portunus hanii*武士蟹 *Charybdis mile*锐齿蟹 *Charybdis acuta*钝齿短桨蟹 *Thalamita crenata*

## 扇蟹科 Xanthidae

蝶皱蟹 *Leptodius danae*食精武蟹 *Parapunope euagora*

## 长脚蟹科 Goneplacidae

隆线强蟹 *Eucrata crenata*

## 豆蟹科 Pinnotheridae

模糊新短眼蟹 *Neoxenophthalmus obscurus*

## 沙蟹科 Ocypodidae

痕掌沙蟹 *Ocypode stimpsoni*平掌沙蟹 *Ocypode cordimana*角眼沙蟹 *Ocypode ceratophthalmus*大眼沙蟹 *Ocypode macrocera*弧边招潮 *Uca arcuata*缺刻凹指招潮 *Uca vocans excisa*凹指招潮 *Uca lactea lactea*宽身大眼蟹 *Macrophthalmus dilatatus*日本大眼蟹 *Macrophthalmus japonicus*绒毛大眼蟹 *Macrophthalmus tomentosus*悦目大眼蟹 *Macrophthalmus erato*毛掌大眼蟹 *Macrophthalmus boschii*长身猴面蟹 *Camptandrium elongatum*隆线拟闭口蟹 *Paracleistostoma cristatum*扁平拟闭口蟹 *Paracleistostoma depressum*醒醒无栉蟹 *Leipocten sordidulum*谭氏泥蟹 *Ilyoplax deschampsii*淡平泥蟹 *Ilyoplax tansuiensis*锯眼泥蟹 *Ilyoplax serrata*角眼切腹蟹 *Tmethypocelis ceratophora*双扇股窗蟹 *Scopimera bitympana*颗粒股窗蟹 *Scopimera tuberculata*韦氏毛带蟹 *Dosilla wichmanni*

## 方蟹科 Grapsidae

四齿大额蟹 *Metopograpsus quadridensatus*方形大额蟹 *Metopograpsus thukuhar*粗腿厚纹蟹 *Pachygrapsus crassipes*肉球近方蟹 *Hemigrapsus sanguineus*绒毛近方蟹 *Hemigrapsus penicillatus*平背棋 *Gaetice depressus*

无齿相手蟹 *Sesarma dehuani*

沈氏相手蟹 *Metaplex sheni*

少疣相手蟹 *Metaplex takahashii*

长足相手蟹 *Metaplex longipes*

其中,宽身大眼蟹 *Macrophthalmus dilatatus* 与绒毛大眼蟹 *Macrophthalmus tomentosus* 各观察了 10 个个体,包括不同的年龄及性别。在解剖镜下,对每个属的一个种,绘制了胃磨整体的背面观图;对每一个胃磨进行解剖,从翼贛门骨与軛贛门骨以及外幽门骨与前幽门骨的联接处切开,随后绘制軛骨齿板的内侧面及背面图以及尾贛门骨、翼贛门骨的腹面图。为了便于描述,我们把尾贛门骨分成三个部分:基部、柄部及尾骨齿板(图 2)。軛骨齿板的齿形将借用臼齿、门齿、犬齿及梳状齿等名称,分别用 M、I、C、CO 符号代表,前端第一齿统称前臼齿,以 PM 表示(图 2);各种齿的数量用括弧附在各符号之后,无齿突部分用“—”代表;由前向后,先记录背侧面部分,后记录腹侧面部分,两部分以一斜线相隔。图 2(B)、(C) 为角眼沙蟹 *M. ceraphthalmus* 的軛骨齿板,其齿式按上述方法可记录为 PMM(3)I(2)C(4)/CO(19)。各齿的大小等特征可以文字说明。

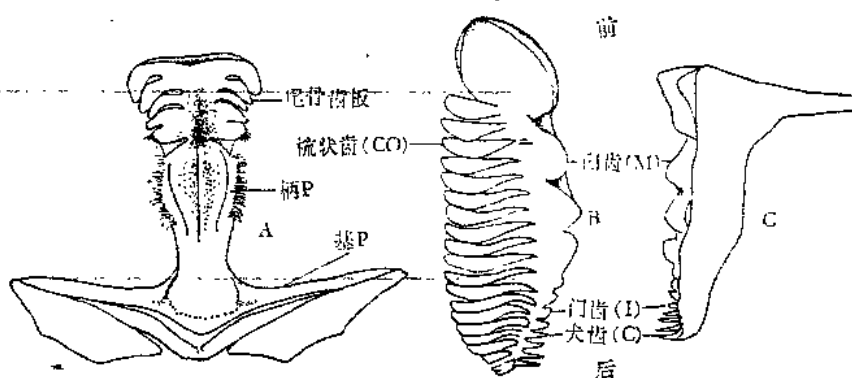


图 2 尾贛门骨及軛骨齿板 (urocardiac ossicle and teeth plate of zygocardiac ossicle) A. 尾贛门骨腹侧观 (urocardiac ossicle, ventral view, *Uca voncanis excisa*) B、C. 軛骨齿板 (tooth plate of zygocardiac ossicle *Oecypode ceraphthalmus*)。

### 胃磨结构在分类学上的意义

在分类学上,一般总是通过特征对比,即生存类型之间的对比以确定亲缘关系,建立单元系统。所以,特征是分类的依据。分类工作的实质就在于从对比中发现特征、选取特征、据此进行分类。这些据以分类的特征,就是所谓分类性状。它们在类群的鉴别中起着差异指示者的作用,而在建立分类系统时,又有着类缘指示者的作用。在胃磨结构解剖的形态比较中,不难发现尾贛门骨,尤其是齿骨板的形态及贛门軛骨齿板上的齿形、齿序在同一种内不同性别、育龄的个体中相当一致,而在同属的种间却存在着明显的差异。如不同性别及育龄的绒毛大眼蟹 *M. tomentosus*, 宽身大眼蟹 *M. dilatatus* 的尾骨板及軛骨齿板(图 3),除了幼体軛骨齿板腹侧后部的梳状齿数略少外,其结构形态稳定一致:尾骨齿板中部呈锚状、锚柄的两侧各有一块角质板,板的边缘完整;柄部近末端两侧各有一个瘤

状突; 颚骨齿板的齿的结构为  $PM-I(6-7)/CO(12-17)$ ; 梳状齿缘具毛列, 在成体中前 7 个梳状齿, 除第一齿短小外, 均比后部的梳状齿长; 门齿占据的位置约为齿板背缘长的  $1/6$ 。而不同种类的大眼蟹, 如绒毛大眼蟹 *M. tomentosus*、日本大眼蟹 *M. japonicus*、悦目大眼蟹 *M. erato*、毛掌大眼蟹 *M. boscii* 尾贛门骨和颚骨齿板的形态各不相同(图 4)。前二种与宽身大眼蟹尾贛门骨柄部近末端两侧具瘤突, 但前二种尾骨板上的角质板边缘具缺刻, 而日本大眼蟹的颚骨齿板最短, 门齿所占的位置约占背缘全长的  $1/5$ , 绒毛大眼蟹门齿所占的位置约为背缘全长的  $1/9$ ; 悦目大眼蟹与毛掌大眼蟹尾贛门骨柄部不具瘤突, 前一种颚骨齿板腹缘的梳状齿, 除第一齿外, 各齿整个前缘具毛列, 而后一种毛列只存

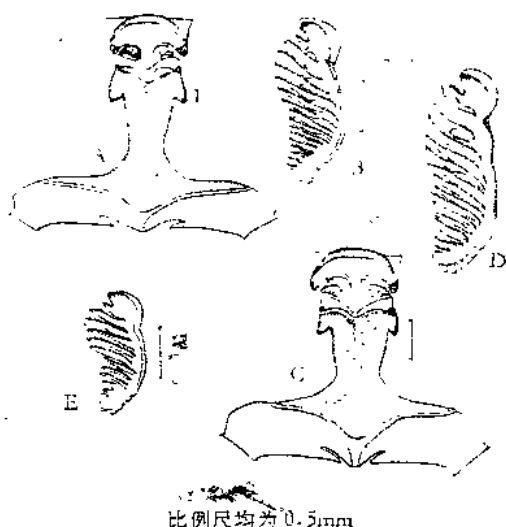
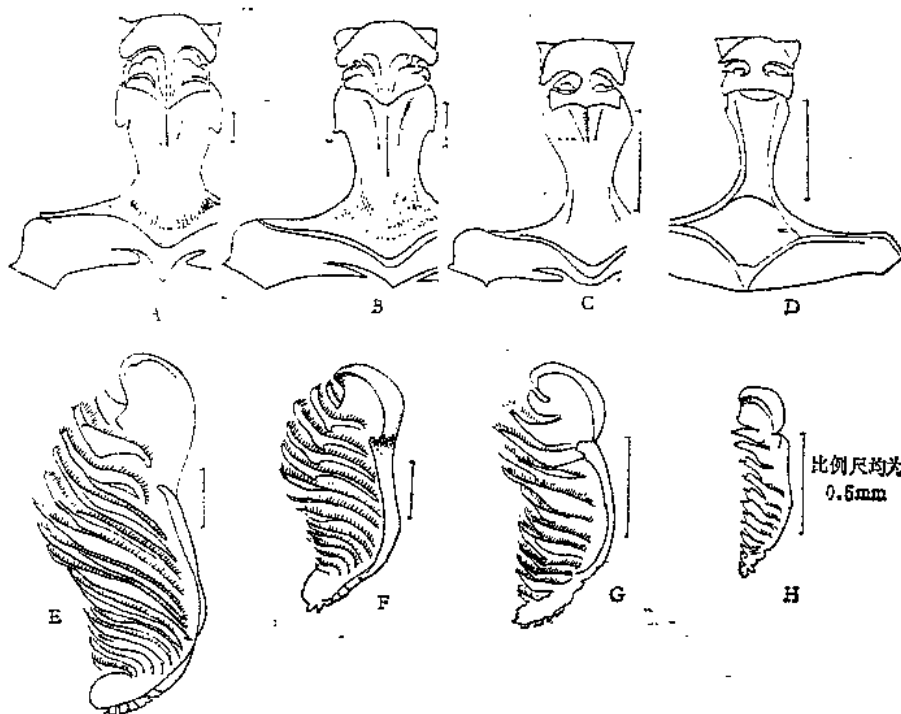


图 3 宽身大眼蟹 *M. dilatatus* 的尾贛门骨及颚骨齿板(the urocardiac ossicle and tooth plate of zygocardiac ossicle of *M. dilatatus*). A, C. 尾贛门骨 urocardiac(A. ♀, C. ♂); B, D, E. 颚骨齿板 (zygocardiac ossicle) (B. ♀, D. ♂, E. 幼)

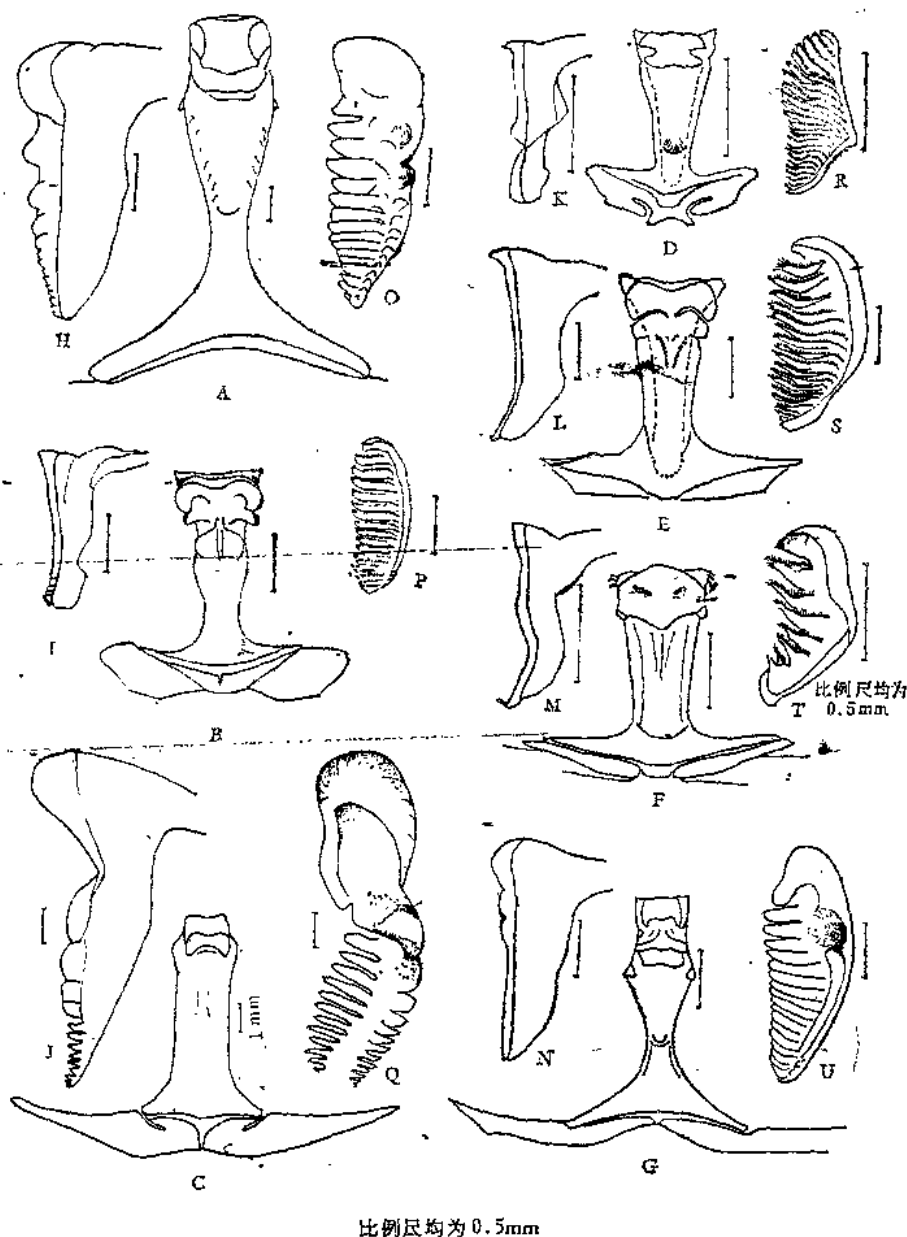


比例尺均为 0.5mm

图 4 几种大眼蟹 *Macrophthalmus* spp. 的尾贛门骨及颚骨齿板 (the urocardiac ossicle and tooth plate of zygocardiac ossicle of *Macrophthalmus* spp.). A—D. 尾贛门骨 (urocardiac ossicle) E—H. 颚骨齿板 (tooth plate of zygocardiac) (A, E. 绒毛大眼蟹 *M. tomentosus*; B, F. 日本大眼蟹 *M. japonicus*; C, G. 悦目大眼蟹 *M. erato*; D, H. 毛掌大眼蟹 *M. boscii*)

在梳状齿基部的前缘。

然而,在胃磨结构比较形态解剖的研究中,给人印象最深的莫过于属内尾骨板整体形态的相似性,及与此相对的属间明显的相异性。前面我们对几种大眼蟹 *Macrophthalmus* 尾骨齿板的差异进行过比较,但是如果从整体形态上与沙蟹科 *Ocypodidae* 的其他属进行



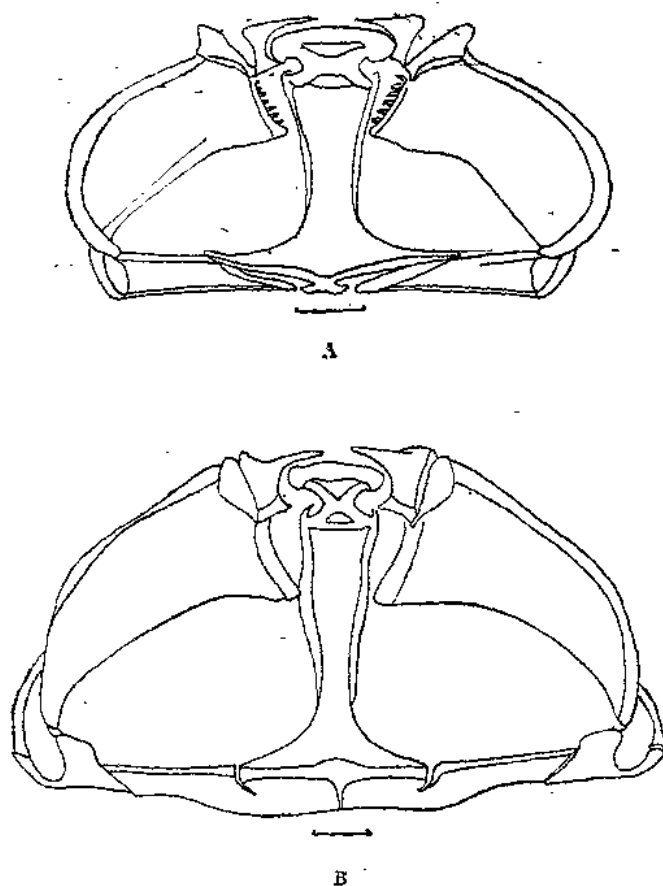
比例尺均为 0.5mm

图 5 不同科属蟹类的尾贡门骨及颚骨齿板 (the urocardiac ossicle and tooth plate of zygocardiac ossicle)  
A—G. 尾贡门骨腹面观 (urocardiac ossicle, ventral view) H—N. 颚骨齿板背面观 (tooth plate of zygocardiac ossicle, dorsal view) O—U. 颚骨齿板侧面观 (tooth plate of zygocardiac ossicle, lateral view).  
(A. H. O. 粗腿厚纹蟹 *Pachygrapsus crassipes*; B. I. P. 清白招潮 *Uca lactea lactea*; C. J. Q. 锐齿蟬 *Charrydis acuta*; D. K. R. 双扇股窗蟹 *Scopimera bisympana*; B. L. S. 宽身闭口蟹 *Cleistostoma dilatatum*; F. M. T. 潘氏泥蟹 *Ilyoplox deschampsii*; G. N. U. 四齿大额蟹 *Metapogtapsus quadridentatus*).

比较,我们一眼就可以看出他们尾骨齿板整体形态上的相似,即中部呈锚状,锚柄两侧具一角质板(图 4)。而拾潮属 *Uca* 的尾骨齿板呈羽状(图 2.A)或羊首状(图 5.B),尾骨柄部腹部末端具一隆起突;股窗蟹属 *Scopimera* 的尾骨齿板近似工字形(图 5.D);闭口蟹属 *Cleistostoma* 的尾骨齿板呈蝶状(图 5.E);泥蟹属 *Ilyoplax* 的尾骨齿板近卵圆形(图 5.F)……等等。

不仅如此,当比较方蟹科 Grapsidae 与沙蟹科 Ocypodidae 的胃磨结构时,我们还发现这两科蟹类在尾贲门骨及翼贲门骨的形态上也存在明显的差异。方蟹科 Grapsidae 蟹类尾贲门骨柄部中段明显收缩,中央附近具一隆突(图 5.A. G),翼贲门骨较短小(图 6.B);沙蟹科 Ocypodidae 蟹类的尾贲门骨板柄部中段不明显收缩,不具上述瘤突,或瘤突不在中部附近(图 4.A—D, 图 5.B.D—F),翼贲门骨明显地宽大(图 6.A),……等。

正是由于胃磨结构特征中的这种连续性及间断性,使我们有可能使用尾贲门骨及贲门韧带齿板的形态,齿形、齿序等解剖上的形态特征作为种的鉴别特征,并能分别利用尾贲门骨及翼贲门骨整体形态及尾贲门骨齿板的整体形态上的差异作为划分科、属的一种



比例尺均为 0.5mm

图 6 沙蟹与方蟹胃磨结构的比较(背面观)(comparison of gastric mill between ocypodidii and grapsidi, dorsal view) A. 隆线拟闭口蟹 *Paracleistostoma cristatum*, B. 长足长方蟹 *Metaplax longipes*

依据。而且,胃磨结构特征上的差异,在功能上有其明显的适应意义,所以,据此划分的阶元有可能更加符合类群的自然状况。

## 讨 论

在蟹类的分类研究中,通常使用雄性第一腹肢作为种的鉴别性状。由于“种是能够(或可能的)相互配育的自然种群的类群”,种间存在着生殖隔离,而雄性第一腹肢的差异一般可以作为生殖隔离的标志,所以,雄性第一腹肢作为种的鉴别性状在种类识别中是相当可靠的。但是,生殖器性状和其他性状一样地是有变化的,除了个体差异外,雄性第一腹肢在蟹的发育过程中,形态上经历不少变化,它们的差异应该和其他性状一样地进行估量。在幼蟹及不具这性状的雌蟹的种类识别上,这个性状的使用存在相当大的局限性。相反,胃磨结构特征在同一种蟹类的不同性别、不同育龄的个体中相当稳定,所以,它可与雄性第一腹肢相配合,在种的识别中,作为一个有效的鉴别性状。这种性状对同一生态环境中相似种的识别尤为有用。因为,具有完全相同生态要求的种不能共存在同一地点,而胃磨结构特征上的差异,正是对不同生活条件适应的一种标志。

在分类系统中,种以上阶元不似种那样有着生殖隔离之类客观标准。林奈就曾经说过“性状并不构成属,却正是属给予性状”。作为证明属的区别的、特定的分类性状并不存在。科作为一个分类阶元,是一些属的聚合体,包括一个属或一群具有在系统发育上共同起源的属,而它与其他科之间为一定的间断所隔离。科与属一样,也不存在证明科的区别的特定的分类性状。但是,这并不等于说科、属的划分没有任何客观依据。因为属作为一个分类学阶元是基于物种间的差异程度不同,可以排列成大小不同的类群,并由大小不同的间隔所隔离这样一种事实。而且,比较缜密的研究表明,一个属的所有物种,通常都占有一定的生态灶。所以,我们也可以把属看作一群适应于一定生活方式的物种。科与属一样,只是它所占有的生态灶比属要来的广泛。因此,科与属的分类性状应该是一些与适应特定生活方式相关的形态性状。属与科阶元的主观性只是表现在类群的界限和等级的排列上。胃磨形态解剖特征正是蟹类适应不同生活条件的标志,如梭子蟹颚骨齿板上粗壮的臼齿及锋锐的犬齿(图 5.J. Q)是其适应肉食生活的标志;拾潮等沙蟹颚骨板齿上浓密的毛缘(图 5.P. R—T)与其“滤食”生活有关;沿岸生活的某些方蟹其颚骨齿板上的臼齿具众多的棱脊,是与其对植物纤维的机械加工功能相适应,……等等。蟹类是相当新的类群,仍在经历爆发性的辐射适应,它们通过新的生活条件产生分化,从而导致性状分歧,而这种性状分歧反过来,又使蟹类适应多样化的发展道路。正如上文所述,胃磨结构特征的差异正是不同食性适应的标志。在分类中,把胃磨结构解剖形态特征作为分类性状就不仅考虑到形态上的差异,而且,涉及到动物生态上的分化。所以,从理论上说,把胃磨结构特征作为科、属的鉴别性状以划分科属有可能使所设立的科、属更符合自然状况。

虽然,至今蟹类分类系统主要仍以形态上的相似为基础,但相似性常常得自于相互关系,即类缘关系愈近,具备愈多共同的形态学特征。尽管趋同现象等因素,使得这种分类系统难免部分建立在特殊适应的基础上,但它在相当大的程度上反映了系统发育。尤其是科与属中所使用过的主要特征本来就是形态上的特征。所以,新的性状的使用通常不

是对业已存在的分类系统的全盘否定,而是进行某些修改与补充,在科、属等较低阶元中更是如此。我们用胃磨结构特征作为属的鉴别性状,对沙蟹科的属进行划分,所得结果与上述判断完全相符(这个工作将另行报道),而不似生殖器性状作为划分科、属的依据那样,造成分类系统的紊乱。这从实践上证实了胃磨结构作为分类鉴别性状在蟹类分类中的意义。至于胃磨结构特征与蟹类系统发育间的关系有待进一步深入研究。

### 参 考 文 献

- E. 麦尔等著,郑作新等译 1965 动物分类学的方法和原理。科学出版社。  
Warner G. F. 1977 The Biology of Crabs. pp. 18—21. Van Nostrand Reinhold Co., New York.

## THE DIAGNOSTIC VALUE OF GASTRIC MILL'S CONSTRUCTION AS TAXONOMIC CHARACTER ON THE CLASSIFICATION OF CRABS (BRACHYURA: CRUSTACEA)

Yang Si-liang

(Beijing Natural History Museum)

Based on the comparative anatomy of the gaster of 51 species belonging to 13 families of Brachyura, the author suggested that the character of gastric mill's structure can be used as a useful taxonomic character on the classification of crabs. The character is difference in morphological structure on urocardiac, zygocardiac and pterocardiac ossicles of the gastric mill which are constant for all member of a given family, genus or species. The structure of the gastric mill, further more, is related to adaptation to food. So the present paper evaluates the taxonomic character both on the morphological and the functional aspects and demonstrates the theoretical and practical value of the gastric mill's structure on the diagnosis of the species and the definition of genera and families.