

蛛形纲的演化

Brignonoli, P. M.

引言

许多动物学家最喜欢的消遣是探究较高水平的系统发育问题。

对我们当中许多人来说,通常是在不确切的基础上或以第二手(如果不是第三手)的资料试图确立目之间、纲之间,甚至门之间的亲缘关系,这比描述新种或给标本加上标签的工作似乎更为高雅和有意义。

格拉斯赫夫(Grasshoff)写道:“系统发生是重建演化的途径;科学的理论用来解答问题。这样的理论虽然在有利的条件下能够被假设,但决不能被证明(据 Popper 1968)。”

这是真实的,但遗憾的是许多系统发生很快发现了这些“有利条件”,从而刚一产生就消亡了。

近百年来已提出很多关于蛛形纲演化的理论(许多是非本行的或业余的蛛形学家提出的);这些学说中的大部份曾经是科学的并很快得到“假设”。

在目前条件下要想提出一个关于蛛形纲的“系统”科学理论的设想,是现实的吗?我认为对这个问题最诚实的回答是否定的。其理由如下。

什么是蛛形纲?

自斯特默(Stormer, 1970)描述泥盆纪的蝎以来,蛛形纲的传统的定义已不能再被采纳。这些稀奇动物的一般形态很象现存的蝎,但有明显的鳃。所以波科克(Pocock, 1901)认为志留纪的蝎是水生的是对的。

在这一发现后,要把肢口纲从蛛形纲中分出来变得困难了。克劳斯 Kraus (1976)最后只提有螯类(Chelicerata)。传统的蛛形纲只是个并系类群,现在包括的种类多数是陆生的。

Grasshoff (1978)显然考虑到海蛛类 Pantopoda 的位置已经确定,把这一类群也包括在有螯类中。

近年来 Stormer (1955) 和 Kraus (1976) 企图描述所有有螯类的假想祖先;他们描写的“祖型”很象光楯类(Aglaspidida)。Grasshoff(1978)不打算描述“祖型”的体形,而试图推测其可能的生活方式。

这两种研究问题的方法显然是大可以有争议的。例如,几年前维斯陆依斯(Versluys)和迪莫勒(Demoll, 1922)向我们提出,如稍为想入非非,可设法“证明”鲎(Limulus)是从蜘蛛演化来的。

Stormer, Kraus 和 Grasshoff 获得的结果比起 Versluys 和 Demoll 的结果来,当然不那么令人吃惊,但是 Versluys 和 Demoll 已经有与他们现代的继承者所有的差不多相同的信息。我不很肯定对非常古老动物的系统演化的理论可以认为是科学的。

Versluys 和 Demoll “论证”的某些东西蛛形学家都不能相信:在哪方面的长篇文章可以相信,有什么科学性呢?

有螯类与那一类有亲缘关系?

对这个问题多数回答是很科学的,但是也容易被有些人曲解。寒武纪,志留纪和泥盆纪的节肢动物的相对的丰富对此显然帮不了忙。

Kraus (1976) 和很多作者一样,认为有螯亚门与三叶虫有亲缘关系。鲎的所谓触角团和豹蛛(Pardosa)胚胎中的前螯肢的体腔囊这样结构的存在证明了劳特巴赫(Lauterbach, 1973)的这一理论,即认为螯肢与甲壳动物的第二触角同源。Grasshoff (1978)不用传统的分为有螯类、双触角类(甲壳类)和单触角类(有颚类)的分类,而认为三叶虫与有颚类近缘。

近年的一些作者如曼顿 (Manton, 1972、1973) 和安德森 (Anderson, 1973), 重新发现了来自一种以上关于节肢动物复系论的古老理论 [例如乌德曼斯 (Oudemans), 1886 曾持这种理论]; 甚至蛛形学家温德哈默 (Van der Hammer, 1977) 提到三个“门”: 甲壳门、有螯门和单肢门。

关于有螯类和其它节肢动物的亲缘关系过去有过很多报道; 由最近的文献来看, 这一课题在下个世纪很多文章中仍很重要。

如果作者们对上述问题感兴趣的话, 就不会更多的去注意古老的化石。一个科学的理论不仅仅必须是真实的, 而且要建立在研究获得的事实材料的基础上, 不能单靠阅读他人的论文。对难懂的化石和微观的解剖学的评论事实上是很少见的, 很象有时候对天使的性别和龙的习性的争论一样。

大家都知道很多古生物学家往往不熟悉活的动物, 很多动物的重建是大可争议的; 大家还知道一些著名的古生物学家, 如佩特鲁克威特奇 (Petrunkevich), 在描述现代种时归错了。缺点总是难免的, 但当一个研究者面对着保存得很好的标本的情况下犯很多错误时, 对于他重组那些不再生存的动物, 怎么再使人相信呢?

节肢动物的比较解剖学过去有一段长的“黄金时代”; 关于很多类群的解剖学, 组织学和胚胎学我们仅有几篇老文章。已经做的工作往往是很好的, 甚至比现在做的更好, 但错误仍然难免。一个理论建立在几次观察上, 而且从未做过重复观察, 这样的理论不是科学。

更坏的是古生物学家和动物学家已形成了文化上的隔阂。与这种情况的结果相似的是它妨碍大家对威吉纳 (Wegener) 理论的承认。没有人知道他为支持他的理论用了来自一些动物学论文的第二手信息; 很多动物学家显然没有注意到这一点, 认为 Wegener 的理论已经证明, 他们用这个理论来支持他们的假说。众所周知 Wegener 理论的基本论点只是最近由地质实验资料 (而不是动物学资料) 所证明。

有螯类如何再分类?

大多数目是大家都知道的并且长期以来被大家所接受: 我们都知道剑尾目 (Xiphosura) (Stormer, 1955, 从剑尾目中分出光楯目), 广翼目 (Eurypterida), 蝎目 (Scorpionida), 伪蝎目 (Pseudoscorpionida), 盲蛛目 (Opiliones), 有鞭目 (Palpigradi), 避日目 (Solifugae), 蜘蛛目 (Araneae) 和节腹目 (Ricinulei)。

异源的须肢目 (Pedipaldi) 现已分为长尾鞭蝎目 (Uropygi), 无尾鞭蝎目 (Amblypygi) 和短尾鞭蝎目 (Schizomida); Van der Hammer (1977, 1973) 提出把蜱螨目 (Acarina) 分成两个“总目”的建议, 因为是新近提出的还不能评价这一建议能否为蜱螨学家所接受。

Architarbi, Haptopoda, Anthracomarti, Trigonotobi, Kustarachnida 等 5 个目只有古生代的一些有限的代表。大多数动物学家 (包括蛛形学家) 不太知道这几个目, 一部分原因是这两篇主要论文 (Petrunkevich, 1949, 1955) 对许多论文和手册的作者嫌陈旧了一点, 另一部分原因是一些作者即使“发现”了它们也认为不重要 (全部为化石类群)。其它目现有的化石 (如果有的话) 几乎没有; 多数种群没有中生代化石。

化石材料的研究应当是很恰当的。遗憾的是对蛛形类化石进行描述或重新描述的唯一的一个作者 (Petrunkevich), 显然对多数目中的现生种类的知识很有限; 他解决近代蜘蛛目分类问题 (在种、属和科的水平上) 的方法, 正如我早已提出的那样, 是有点不寻常的, 并受到真正个人观点 (从研究内部解剖获得的性状总是最好的等等) 的影响。如果我们把这些化石目 (这些目包括不到 100 种的古生代种, 参见 Petrunkevich (1955) 和蜱螨目的问题放到一边, 由于大量的衍征, 其余的目就很好确立了。一些作者似乎喜欢将长尾鞭蝎目 (Uropygi 狭义的尾鞭目) 和短尾鞭蝎目 (Schizomida); 合并成一个目。

假如我们认为在所有较大的目中, 较低级的阶元在分类上并没有固定, 这是令人遗憾的。

少数作者(如 Van der Hammer)喜欢“总目”这个术语;很多传统的目(如盲蛛目,蜘蛛目)所包括的类群之间有巨大的形态学的和解剖学的区别。在其它动物种群中这类区别(如在基本或呼吸系统方面)被认为足以再分成目或纲。传统难以消亡:难以理解为什么鱼或鸟类可分成几十个目,而对很多动物学家来说,象蜘蛛或螨类只是一个目似乎就足够了。由此可以推论或是蛛形学家较保守,或是在很多动物学家眼中,在(美丽的)鸟之间的小的差异比(丑陋的)蜘蛛之间大的差异更为重要。

关于不同目之间亲缘关系的理论

“古典的”蛛形纲中的大多数目(如果不是所有的目)早已在泥炭纪中存在(我们没有伪蝎目,鞭蝎目和短尾鞭蝎目的非常古老的化石)。所以我们应在相当古老的化石中寻找共同的祖先。我们有一些志留纪和泥盆纪的记录(蝎目,蜚螬目,角怖目,蜘蛛目);这些类群的根只有到寒武纪或前寒武纪的地层中寻找。

Stormer (1944) 在一篇出色的论文中,试图把三叶虫和 Walcott 所描写的中寒武纪奇异的节肢动物相联系。他的发现仍然是讨论的课题,但它们确实完善了我们关于剑尾目和其它节肢动物之间亲缘关系的知识。

但不论是 Stormer 或其它研究者都没有在剑尾目和古典蛛形纲的关系上获得成功。我们需要的化石还没有,或可能未曾鉴定。

提出蛛形纲“系统”的很多作者都是研究现代种类的。把上世纪以来所提出的系统作一个完整的分析将是难以理解的或是鼓舞人的,但我怀疑它能增加我们对有螯类的知识。

很多系统实际的结果对于积极从事不同目的分类的学者通常是惊人的。只提这些系统中的少数几个,我们可以想到 Versluys 和 Demoll (1922) 认为蜘蛛目,无尾鞭蝎目,长尾鞭蝎目,

蝎目,真鳍目和剑尾目合成一群; Petrunkevich (1949) 认为蝎目和盲蛛目有亲缘关系;而 Dubinin (1959) 认为这同一个蝎目又和无尾鞭蝎目最近缘。Petrunkevich 和 Dubinin 用的方法绝不是支序分类;十分奇怪的是,我觉得老的系统(尤其是 Börner, 1904 的系统)似乎更接近于 Hennig 的原则所能获得的系统。近期, Van der Hammer (1977) 提出一个系统主要根据步足节间关节的构造;其结果与 Börner 的系统有些相似。

Grasshoff (1978) 试图描述“在生物技术术语中进化的途径和水平,不主张系谱学中的单系或‘姐妹群亲缘关系’”(第 273 页)。这方法或许是最新颖和有趣的,但因为它包括很多假说,因而尚有很多讨论的余地。

例如,我不理解,蜚螬目许多种类吐出消化液到其它动物中 (Andre, 1949), 为什么把蜚螬目从口前消化的种类的一群中排除。“只用螯肢捕食并把食物切成小块”(Grasshoff, 1978) 这一系统的原始性值得怀疑,因为只用螯肢的蛛形类极少,多数螨类或盲蛛或吸食或捕食较小的、无防御能力的动物(如软体动物)。很多盲蛛用触肢(通常变为攫食器)取食;甚至避日目有时也用触肢捕食 (Muma 1966)。Grasshoff 认为这一系统原始,可以认为是由于食物性质的改变。如果螯肢切割的力量只能通过基节的退化而增大,这也是有疑问的;弄碎腹足类的壳的盲蛛分 3 节,显然比许多种类分 2 节的螯肢强大得多。

前体部自由体节的保留可能使身体较好的屈伸,但我不理解为什么短尾鞭蝎目或须肢目很能屈伸。这两类都不仅限制生活在土壤中。根据我对活的避日类的体验,我不认为它们比许多蜘蛛更能屈伸。

(朱淑范译自 Brignoli, P. M. 1980. The evolution of the Arachnida, Boll. Zool. 27(Suppl.): 21-26, 宋大祥校。)