

“古翅类”系统发育关系研究进展 (昆虫纲, 有翅类)

周长发* 周开亚

南京师范大学生命科学学院遗传资源研究所 南京 210097

摘要 古翅类的系统发育问题是六足总纲中有争议的热点问题之一。对现存古翅类(蜉蝣目+蜻蜓目)与新翅类之间的系统发育关系有3种主要观点:古翅类(=蜉蝣目+蜻蜓目)+新翅类,蜉蝣目+(蜻蜓目+新翅类),蜻蜓目+(蜉蝣目+新翅类)。第1种观点得到化石、形态和部分基因证据支持,第2种观点得到较多形态特征支持,支持第3种观点的证据较少。这一问题的解决有赖于更多昆虫种类、化石以及分子证据的发现和研究。

关键词 古翅类, 蜉蝣目, 蜻蜓目, 新翅类, 系统发育。

中图分类号 Q961

关于节肢动物门 Arthropoda 内各主要分类单元间系统发育关系的讨论是近年来节肢动物研究的热点之一,分子系统学方面的证据是这一讨论的最大推动力(谢强等, 2002)。国内学界对这一问题也很关注(尹文英, 梁爱萍, 1998; 梁爱萍, 1999; 邵红光, 2000; 吴平等, 2000; 尹文英, 2001; 尹文英等, 2002)。而有关六足总纲 Hexapoda (=广义的昆虫类 Insecta sen. lat.) 内各类群间系统发育关系也存在多种观点(Kristensen, 1981, 1991; Kukalov áPeck, 1997; Wheeler et al., 2001)。讨论的焦点主要集中在这几个方面: 1) “双尾类 Diplura”的单系性; 2) “衣鱼目 Zygentoma”的单系性; 3) “古翅类 Palaeoptera 或 Paleoptera”的单系性; 4) 捻翅目 Strepsiptera 的系统发育地位等。其中对前两个问题尹文英和梁爱萍(1998)已有评述, 捻翅目的分类地位问题是新近出现的, 仍有争论(Whiting and Wheeler, 1994; Whiting et al., 1997; Wheeler et al., 2001; Kukalov áPeck, 1997), 有待进一步研究。本文将对古翅类的单系性及系统发育问题作一总结, 并尝试指出解决它的出路。

“古翅类 Palaeoptera”是1923年提出的(见 Wootton & Kukalova ' -Peck, 2000), 一说是1924年首次提出的(见 Sold á, 1997), 包括蜉蝣目、蜻蜓目和一些已灭绝的古生代昆虫, 与新翅类 Neoptera 对应。就现存的蜉蝣目与蜻蜓目来看, 以

下一些特征是古翅类共有和独有的: 成虫停息时翅不能折叠覆盖于胸腹部背面, 只能竖立或平伸于体背; 翅具复杂的闰脉; 前后翅的形状及脉相是一致的; 成虫触角刚毛状; 幼期水生; 稚虫下颚的内外颚叶愈合, 腹部具鳃(全部蜉蝣及部分蜻蜓)等(Hennig, 1969; Kukalov áPeck, 1994, 1997; Wheeler et al., 2001)。

然而, 以上特征只是古翅类的鉴别特征, 不一定是蜉蝣和蜻蜓的共有衍征。对现生所有古翅类共有衍征的不同认识导致3种观点(Hennig, 1981; Kristensen, 1981; Sold á, 1997; Wheeler et al., 2001)。

第1种观点认为古翅类是一单系群, 即蜻蜓和蜉蝣具有一系列共有衍征组成姐妹群。Hennig(1981)提出了它们的4项共有衍征: 翅具复杂的闰脉, 成虫触角刚毛状, 幼期水生, 稚虫下颚的内外颚叶愈合。这4项共有衍征中每一项都有人提出过疑问, 其中以 Kristensen(1981)批评最典型: 复杂的翅脉很可能为祖征, 触角形态及水生习性平行演化的可能性非常大, 而下颚特征可能不符合蜉蝣的共同模式。

第2种观点认为蜻蜓目与蜉蝣目没有共有衍征, 不是姐妹群关系。而是蜉蝣目与(蜻蜓目+新翅类)形成姐妹群关系。Kristensen(1981)举出了蜻蜓目与新翅类7方面的共有衍征: 成虫期不蜕皮, 通入

国家自然科学基金重点项目(30130040)。

* E-mail: cfzhou@eyou.com

收稿日期: 2002-11-18, 修订日期: 2002-12-26。

中后胸的足与翅内气管来自两个体节，腹部气孔的闭合肌与气孔骨片直接相连，R脉与Rs脉共柄，雌虫的生殖孔单个，中唇舌不发达，头胸部部分肌肉消失。另外，有一系列特征可将蜉蝣目与其它有翅类区别（Soldán, 1997），如稚虫上颚的滑动关节，腹末具长而分节的中尾丝，翅具亚前缘脉弓（subcostal brace）以及臀脉A与后肘脉CuP的连接点处形成脉弱点（bullae），雌虫端滋养式卵巢、精子鞭毛轴丝为9+9+0型（Baccetti et al., 1969）。这种观点受部分分子证据支持（Wheeler, 1989; Wheeler et al., 2001）。但这一观点受到Kukalov & Peck (1997) 逐条批驳，另外这一意见的最主要提倡者Kristensen的观点在1991年发生了改变。且从Wheeler et al. (2001) 意见来看，仅从18S rDNA序列得出结果支持第1种观点，而将形态与分子证据合并分析，却得出第2种观点。笔者认为这可能与形态特征选择有关，因为用于分析的特征是从有关文献中摘录的，支持第2种观点的形态特征相对较多。另外，由于现生蜻蜓非常特化（如捕食习性、交尾方式等），自有衍征非常多，有时与其它昆虫很难比较。同时，蜉蝣目具一系列祖征（可能是现生昆虫中仅有的一些特征），它们可能都是一些区别特征，很难用于系统发育研究。

第3种观点认为蜉蝣目与新翅类关系较近，形成姐妹群，它们各自与蜻蜓目关系较远（Boudreaux, 1979, 见Kristensen, 1981和Wheeler et al., 2001）。Boudreaux (1979) 举出了蜉蝣目与新翅类的3个共有衍征：成虫胸部发达的背纵肌，稚虫翅芽的折叠方式，雄虫直接将精子传到雌虫生殖孔。Kristensen对此作了评论，指出这些特征要么是祖征（如背纵肌），要么是自有新征（如蜻蜓稚虫的翅芽）或异源同形（如精子的传送方式）。支持这种观点的意见较少。另外，石蛾、蜉蝣以及蜻蜓的交尾方式都很复杂但形式各异（郑乐怡，归鸿，1999），因此，笔者认为，精子传送方式有待于进一步研究，异源同形的可能极大。

以上3种观点各自都有一些证据，同时也都受到各种批评。仔细分析各观点的支持证据，可以看出，这些特征都是现生昆虫类群所具有的，而现生昆虫大多为高度特化类群，一些原始特征已很难辨认。就蜉蝣来看，其成虫翅基骨片已很难辨认。由于长期进化，许多中间过渡类型绝灭，有翅类内各目之间的特征间隔相对较明显，很难对比。昆虫种

类繁多，各种适应型都可能出现，对每种意见都能找到相反的情况。

在关于古翅类系统发育的研究中，Kukalov & Peck的意见自成体系，需认真考虑、仔细分析。笔者认为，她的观点具有以下一些特点：1) 将六足总纲以及节肢动物作为一个整体来考虑，形成统一的体制模式，而不是分割开来各自研究，这就充分考虑到具有共同起源的进化因素；2) 将昆虫身体各部分统一到一共同体节模式中，无论是从古昆虫资料还是现生昆虫特征来看，昆虫身体分部是进化的结果，它们应有共同起源；3) 充分利用化石证据，但是，Wheeler et al. (2001) 提出Kukalov & Peck的化石证据很难识别，一般而言，对有多年研究经验的专家，化石特征仍可以识别，只要它们保存得足够好，另外，化石昆虫一般相对较大，如果保存完好，特征可能更易识别，由于昆虫化石数量很多，可为研究提供充分的古昆虫特征信息；4) 认为现存各种昆虫的器官大多不是新产生的，而是由原始器官演化或退化而来，如蜉蝣稚虫的各种附肢、中尾丝以及头胸部丝状鳃、前翅的横脉弓等来源及演化在她的体节模式中都能得到解释；5) 考虑古地理、古气候因素和个体发育信息；6) 探讨有翅昆虫各主要类群间的系统发育关系，就要面对和解决有翅昆虫的起源和演化，而它们的解决有赖于以下5个相关问题的解决：翅的起源和飞行能力的获得，变态起源及各种变态类型的关系，翅脉演化，翅基骨片及翅位的演化，附肢的演化等。在Kukalov & Peck的原始昆虫模式中，以上几方面都能得到相对统一的解释。

Kukalov & Peck (1978, 1983, 1985, 1991) 提出一个昆虫纲的原始模式，并于1997年对其作了进一步的说明，支持古翅类是单系群的观点。她(1978)指出，用来限定或区别古翅类与新翅类的3个主要特征（翅位、翅面皱褶以及翅基骨片）其实没有可比性，因为现生古翅类与新翅类的翅都是从古生代昆虫原始翅的基础上演化而来，都是衍征，它们是由同一特征朝不同方向演化的结果。而原始模式翅主要特征为：翅至少具8对纵脉，每对脉的前一支为凸脉，后一支为凹脉，凸凹脉相间排列而使翅面呈现皱褶状。在翅基周围具有一马蹄型环绕的骨片组，每块骨片的结构和形状大体相似。骨片共32块，组成4列8行，每一行对应于一对纵脉。随着进化，这些骨片在蜉蝣目、蜻蜓目以及新翅类中发

生了不同的愈合情况。蜉蝣目与蜻蜓目的情况类似，因翅基骨片的退化和愈合而在翅基形成两个大的骨板 (platform, 它们包含的骨片可能有所不同)，而在新翅类翅基骨片愈合得较少，形成了在翅折叠过程起到关键作用的腋片，又有肌肉附着，形成关节使翅能够折叠 (Kukalov & Peck, 1997)。虽然古翅类昆虫的翅不能折叠，但与新翅类一样，这种模式仍然是一项进化特征，因此不能认为新翅类的翅是由古翅类的翅演化而来。

她 (1997) 认为，古翅类与新翅类在以下几方面有着根本分歧：古翅类前后翅在形态与脉相方面是类似的，M 脉具主干，Cu 脉的主干始终存在且臀横脉 (anal brace) 与 AA 脉连接处膜质化。另外，古翅类的翅基骨片通常规则排列，紧靠 Sc 至 Cu 脉的两列翅基骨片愈合，其它脉基部的这些骨片相互紧密绞合在一起。以上除第 1 项外都是古翅类的自有新征。稚虫下颚的内外颚叶愈合，胸部转节与腹板的愈合不完全以及腹部腹板扩大也是古翅类的自有新征。新翅类的自有新征有：前后翅明显不同，前翅主要起保护作用，窄而厚，后翅主要起飞行作用，薄而宽。与古翅类不同：翅的 AA 脉分为两组；轭脉区膜质折叠在腹面；后翅臀 - 轭区扩大，具明显的折叠线，臀横脉由骨片及 A1 组成。蜉蝣与蜻蜓翅脉上的共有衍征有：M 脉及 Cu 脉具主干，CuP 脉简单；翅具 $rp-ma$, $m-cu$, $cup-aa1$ 3 条重要的横脉；臀横脉长而弯曲。蜉蝣与蜻蜓的共有衍征还有：翅基骨片愈合形成两个骨板而使翅不能折叠，纵脉间具复杂的 Y 型闰脉以及臀横脉与 CuP 连接形成脉弱点 (蜉蝣) 或翅结 (蜻蜓) (Kukalov & Peck, 1991, 1997)。

近来，分子系统学为这一研究提供了新信息。Wheeler (1989) 根据 rDNA 以及 Wheeler et al. (2001) 综合基因序列和形态特征认为蜉蝣目、蜻蜓目与新翅类的关系为蜉蝣目 + (蜻蜓目 + 新翅类)。但是，Hovmöller et al. (2002) 根据更多类群的基因序列分析，提出古翅类是单系群。由于目前所知的有关古翅类基因信息量还很少 (尤其是蜉蝣, GenBank)，很难判断孰优孰劣，因此分子证据有待进一步检验。

笔者认为，解决古翅类的系统发育问题，首先要解决 Kukalov & Peck 的昆虫模式问题，而蜉蝣和蜻蜓是极好的实验材料。如果如她所述，现生蜉蝣的亚成虫期是原始多个龄期的集中或遗迹，不知是否

还存在着有两个或多个“亚成虫期”的蜉蝣种类或昆虫。也许对南美、澳大利亚或东南亚地区蜉蝣种类的深入研究会出现另人振奋的结果。另外根据 Kukalov & Peck 的原始模式，昆虫胸腹部各节都具一对翅 (或鳃，或类似结构) 和一对附肢。在个别蜉蝣稚虫，其胸部 3 节各具 1 对翅芽或其残迹 (如 Ecdyonurus、Dolania 属)，另具 1 对足。但在现生蜉蝣和蜻蜓中，就笔者所知，还没有发现腹部同一节同时具附肢和鳃的种类。不知以后的研究能否发现这种类型的昆虫。自然界中存在过这种昆虫吗？如果存在过，现在还存在吗？在不同的蜉蝣种类中，稚虫的下颚、下唇、前足和中足的基部可能各具一簇丝状鳃。自然界中是否存在 3 对足的基部都具鳃或类似结构的蜉蝣种类？更多原始昆虫的发现可为古翅类的研究提供直接的有力证据。

化石证据在 Kukalov & Peck 原始模式中起到关键作用。更完好的化石发现能为古翅类系统发育研究提供新的佐证。

分子证据仍不够。随着更多古翅类基因序列和线粒体基因组的测定，将为古翅类研究提供更多的分子证据。

REFERENCES (参考文献)

- Baccetti, B., Dallai, R. and Giusti, F. 1969. The spermatozoon of Arthropoda. . Ephemeroptera. J. Ultrastruct. Res., 29: 343-349.
- Hennig, W. 1969. Die Stammesgeschichte der Insekten. Kramer, Frankfurt am Main, Germany. (can not read original book, see Kristensen, 1981 or Wheeler et al., 2001.)
- Hennig, W. 1981. Insect phylogeny. John Wiley & Sons, Chichester. 515p.
- Hovmöller, R., Pape, T. and Källersjö, M. 2002. The Palaeoptera problem: basal pterygote phylogeny inferred from 18S and 28S rDNA sequences. Cladistics, 18: 313-323.
- Kristensen, N. P. 1981. Phylogeny of insect order. Annu. Rev. Entomol., 26: 135-157.
- Kristensen, N. P. 1991. Phylogeny of extant hexapods. In: I. D. Naumann, P. B. Carne, J. F. Lawrence, E. S. Nielsen, J. P. Spradberry, R. W. Taylor, M. J. Whitten and Littlejohn, M. J. (eds.): The Insects of Australia: A Textbook for Students and Research Workers. 2nd ed. CSIRO, Melbourne Univ. Press, Melbourne. pp. 125-140.
- Kukalov & Peck, J. 1978. Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. J. Morphol., 156: 53-126.
- Kukalov & Peck, J. 1983. Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg. Can. J. Zool., 61: 1618-1669.
- Kukalov & Peck, J. 1985. Ephemeroptera wing venation based upon new gigantic Carboniferous mayflies and basic morphology, phylogeny, and metamorphosis of pterygote insects (Insecta, Ephemeroptera). Can. J. Zool., 63: 933-955.

- Kukalov & Peck, J. 1991. Fossil history and the evolution of hexapod structures. In: Naumann, I. D. Carne, P. B. Lawrence, J. F. Nielsen, E. S. Spradberry, J. P. Taylor, R. W. Whitten, M. J. and Littlejohn, M. J. (eds.): *The Insects of Australia: A Textbook for Students and Research Workers*. 2nd ed. CSIRO, Melbourne Univ. Press, Melbourne. pp. 141-179.
- Kukalov & Peck, J. 1997. Arthropod phylogeny and 'basal' morphological structures. In: Fortey, R. A. and Thomas, R. H. (eds.): *Arthropod Relationships*. Syst. Assoc. Spec. Vol. Ser. 55. Chapman & Hall, London. pp. 249-268.
- Liang, A-P 1999. Phylogeny and high classification of Hexapoda. In: Zheng, L-Y and Gui, H (eds): *Insect Classification*. Nanjing Normal University Press, Nanjing. pp. 1-26. [梁爱萍, 1999. 第1章: 六足总纲的系统发育与高级分类. 郑乐怡, 归鸿 (主编): 昆虫分类. 南京: 南京师范大学出版社. 1~26]
- Shao, H-G 2000. Some molecular evidences for systematic and evolutionary problems in Arthropoda. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 25 (1): 1-8. [邵红光, 2000. 关于节肢动物系统分类与进化的分子佐证. *动物分类学报*, 25 (1): 1~8]
- Soldán, T. 1997. The Ephemeroptera: whose sister-group are they? In: P. Landolt and M. Sartori (eds.): *Ephemeroptera & Plecoptera: Biology-Ecology-Systematics*. MTL-Mauron + Tinguely and Lachat Sa, Fribourg, Switzerland. pp. 514-519.
- Wheeler, W. C. 1989. The systematics of insect ribosomal DNA. In: B. Fernholm, K. Bremer and H. Jörnvall (eds.): *The Hierarchy of Life. Molecules and Morphology in Phylogenetic analysis*. Amsterdam, Elsevier. (can not read original book, see Soldán, 1997, or Wheeler et al., 2001.) pp. 307-321.
- Wheeler, W. C., Whiting, M., Wheeler, Q. D. and Carpenter, J. M. 2001. The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics*, 17: 113-169.
- Whiting, M. F., Carpenter, J. C., Wheeler, Q. D. and Wheeler, W. C. 1997. The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Syst. Biol.*, 46: 1-68.
- Whiting, M. F. and Wheeler, W. C. 1994. Insect homeotic transformation. *Nature*, 368: 696.
- Wootton, R. J. and Kukalov & Peck, J. 2000. Flight adaptations in Palaeozoic Palaeoptera (Insecta). *Biol. Rev.*, 75: 129-167.
- Wu, P., Zhang, K-Y and Yang, Q 2000. Arthropod phylogeny inferred from entire 18S rRNA sequences. *Geoscience*, 14 (3): 355-362. [吴平, 张克云, 杨群, 2000. 18S rRNA 基因在节肢动物系统进化研究中的意义. *地质科学*, 14 (3): 355~362]
- Xie, Q, Bu, W-J, Li, X-Z and Zheng, L-Y 2002. The progress in the study of phylogeny of Arthropoda. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 27 (3): 417-427. [谢强, 卜文俊, 李新正, 郑乐怡, 2002. 有关节肢动物系统发育若干问题的研究进展. *动物分类学报*, 27 (3): 417~427]
- Yin, W-Y 2001. On the hotly debated points in phylogeny of Hexapoda. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 13 (2): 49-53. [尹文英, 2001. 有关六足动物 (昆虫) 系统分类中的争论热点. *生命科学*, 13 (2): 49~53]
- Yin, W-Y and Liang, A-P 1998. On some basic problems in arthropod systematics. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 23 (4): 337-341. [尹文英, 梁爱萍, 1998. 有关节肢动物分类的几个问题. *动物分类学报*, 23 (4): 337~341]
- Yin, W-Y, Xie, R-D, Yang, Y-M, Yue, Q-Y and Luan, Y-X 2002. Analysis of the main characters for regrouping the class Protura (Hexapoda). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 27 (4): 649-658. [尹文英, 谢荣栋, 杨毅明, 岳巧云, 栾云霞, 2002. 原尾纲重新分群的特征分析 (六足总纲). *动物分类学报*, 27 (4): 649~658]
- Zheng, L-Y and Gui, H 1999. *Insect Classification*. Nanjing Normal University Press, Nanjing. 1 070p. [郑乐怡, 归鸿 (主编): 昆虫分类. 南京: 南京师范大学出版社. 1 070]

STATUS OF PHYLOGENETIC RESEARCH ON THE PALAEOPTERA (INSECTA, PTERYGOPTERA)

ZHOU Chang-Fa, ZHOU Kai-Ya

Institute of Genetic Resources, College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210097

Abstract The Phylogenetic position of the Palaeoptera in the Hexapoda and the relationship of this group with the Neoptera has been debated for a long time. There are three main point of view on this issue: Palaeoptera (= Ephemeroptera + Odonata) + Neoptera, Ephemeroptera + (Odonata + Neoptera), or Odonata + (Ephemeroptera + Neoptera). The first

Key words Palaeoptera, Ephemeroptera, Odonata, Neoptera, phylogeny.

formula is supported by morphological, fossil and some molecular evidence. The second depends more on morphological characters, while the last is based on the least evidence. Finding more insects, discovering better fossils, and sequencing more genes and mitochondrial genomes may resolve this long debate.