

验和提供部分资料,特此致谢。

参 考 文 献

- 1 陈常铭,阮义理,雷惠质,邓国荣,陈琇. 中国主要害虫综合防治. 北京:科学出版社,1979. 123~191.
- 2 邬祥光. 广东三化螟的发生预测. 北京:农业出版社,1959. 1~166.
- 3 忻介六. 螟虫生态生理. 上海:上海科学技术出版社,1964.
- 4 周圻. 水稻螟虫及其防治. 上海:上海科学技术出版社,1964. 1~151.
- 5 杜正文. 走向 21 世纪的中国昆虫学. 北京:中国科学技术出版社,2001. 704~706.
- 6 李安祥,李慈厚. 二化螟及其防治. 北京:中国农业科技出版社,1996. 1~276.
- 7 潘欣葆. 昆虫知识,2000,37(3):134~136.
- 8 李仲惺. 昆虫知识,2000,37(5):260~262.
- 9 邹树文. 中国昆虫学史. 北京:科学出版社,1981. 1~242.
- 10 周圻. 昆虫知识,1988,25(3):131~134.
- 11 严宏富,汪兴明,方海维,方向群,李青林. 植物保护,2000,26(3):46~47.
- 12 方继朝,杜正文,程遐年. 昆虫知识,1998,35(4):193~197.
- 13 苏建伟,宣维健,王红托,盛承发. 植物保护,1999,25(2):1~3.
- 14 肖满开,王小平,张生来,孙旺应,卢汪政. 昆虫知识,2000,37(5):257~259.
- 15 吴进才. 昆虫知识,2001,38(5):396~397.
- 16 宣维健,苏建伟,盛承发. 昆虫知识,2000,37(4):254.
- 17 黄绍华,刘琴乐. 昆虫知识,1997,34(6):321~323.
- 18 周国福. 昆虫知识,1994,31(1):1~3.
- 19 许美昌. 昆虫知识,1995,32(4):195~197.
- 20 廖华明,涂建华. 面向 21 世纪的植物保护发展战略. 北京:中国科学技术出版社,2001. 207~209.
- 21 高扣玉,张卫. 面向 21 世纪的植物保护发展战略. 北京:中国科学技术出版社,2001. 485~488.
- 22 阙邦仁. 中国有害生物综合治理论文集. 北京:中国农业科技出版社,1996. 397.
- 23 谢宝玉,汪恩国. 植物保护,2000,26(6):45~47.
- 24 沈建新,张惠琴,张水妹,董国望. 昆虫知识,2002,39(2):110~113.
- 25 中华人民共和国农业部. 中国农业年鉴 2000. 北京:中国农业出版社,2001.
- 26 陈惠祥,陈小波,顾国华. 昆虫知识,1999,36(6):322~325.
- 27 范仰东,莫小平. 昆虫知识,2001,38(4):273~275.
- 28 戈峰,李典谟,丁岩钦,刘向辉. 走向 21 世纪的中国昆虫学. 北京:中国科学技术出版社,2001. 614~618.
- 29 苏军. 面向 21 世纪的植物保护发展战略. 北京:中国科学技术出版社,2001. 358~360.
- 30 姚建仁,郑永全,董丰收. 植物保护,2001,27(3):31~35.
- 31 陈景成. 中国有害生物综合治理论文集. 北京:中国农业科技出版社,1996. 364.
- 32 曾昭慧,徐晓海. 中国减灾,1992,2(3):12~14.
- 33 盛承发,宣维健,苏建伟,王红托. 自然灾害学报,2001,10(1):75~79.
- 34 刘松林. 面向 21 世纪的植物保护发展战略. 北京:中国科学技术出版社,2001. 115~118.
- 35 姜彬. 稻作文化与江南民俗. 上海:上海文艺出版社,1996. 1~792.
- 36 盛承发,宣维健,焦晓国,苏建伟,邵庆春,宋凤斌. 自然灾害学报,2002,11(3):103~108.

现存蜉蝣目昆虫的原始特征和独特性状*

周长发**

郑乐怡

(南京师范大学生命科学学院遗传资源研究所 南京 210097) (南开大学生物系 天津 300071)

The primitive and unique characters of extant mayflies ZHOU Chang-Fa (Institute of Genetic Resources, College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210097); ZHENG Le-Yi (Department of Biology, Nankai University, Tianjin 300071).

Abstract Extant Ephemeroptera retains a long series of primitive and unique characters, they contributed significantly to reconstruction of insect ground plan, investigation on origin of wing, evolution of venation and appendages and so on. These characters (prometabola, aquatic nymphal stage, copulation behavior, wing venation, corrugation and position at rest, more appendages and molt times plus mouthparts, reproductive system, etc.) are discussed collectively, and different views on origin and development of them are reviewed.

Key words Ephemeroptera, primitive characters, unique characters

* 国家自然科学基金特殊学科点人才培养基金(昆虫分类学)资助项目(No. 108)和南京师范大学博士后基金共同资助。

** 通讯作者

收稿日期:2002-05-17, 修回日期:2002-09-11, 2003-02-11 再修回

摘要 现存蜉蝣具有一系列引人注目的特征,它们为重建原始昆虫模式、探讨翅的起源、脉相的演化、附肢的演变等起到重要作用。该文系统总结了现生蜉蝣具有的原始特征和独特性状(如原变态、稚虫水生、交尾行为、脉相、翅面皱褶、翅位、较多的附肢和蜕皮次数以及口器、生殖系统等等),并讨论比较了有关这些特征起源和演化的主要观点。

关键词 蜉蝣目,原始特征,独特性状

蜉蝣目是昆虫纲中的一类活化石。这类昆虫具有许多引人注目的原始特征和独特性状,它们在探讨有翅昆虫的起源和进化、翅的起源和演化、昆虫纲中各类群间的关系等方面具有非常有用的价值。有关蜉蝣目昆虫原始特征和独特性状的论述非常零星地分散在各种文献中,专门的论述似尚未见。本文试图做一尝试。

1 外部形态

1.1 脉相及翅面的皱褶

现存蜉蝣前翅的纵脉主要包括:前缘脉 C、亚前缘脉 Sc、径脉 R、前中脉 MA、后中脉 MP、前肘脉 CuA 和后肘脉 CuP、臀脉 A。除纵脉外,大多数类群还具有网状的横脉。除此之外,前翅还具一个亚前缘脉弓(subcostal brace)、各种闰脉以及缘闰脉。蜉蝣前后翅或多或少地呈现皱褶状,即像折叠扇面样的凹凸不平。另外,蜉蝣的 Sc 和 Rs 脉有时具非常明显的脉弱点。一般认为,蜉蝣脉相非常接近原始的昆虫脉相。

Kukalov á Peck 提出一个昆虫翅脉的原始模式^[1]。在这一模式中,昆虫翅上具 8 对纵脉,分别为缘前脉 PC(PC_A + , PC_P -), 前缘脉 C(CA₊ , CP₋), 亚前缘脉 Sc(Sc_A + , Sc_P -), 径脉 R(RA₊ , RP₋), 中脉 M(MA₊ , MP₋), 肘脉 Cu(Cu_A + , Cu_P -), 臀脉 A(AA₊ , AP₋), 肩脉 J(JA₊ , JP₋)。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。随着进化,在蜉蝣目中,PC、C 和 Sc_A 愈合成现今的前缘脉 C。亚前缘脉弓由 Sc_A + 演化而来,它将 C 脉、Sc 脉以及 R₁ 脉连接在一起。根据这一模式,蜉蝣目前翅脉相是非常原始的。

1.2 翅的关节和翅位

由于缺乏有关的骨片和飞行肌,蜉蝣在停

息的状态下只能将翅竖立于体背,而不能像新翅类一样将翅折叠于胸腹部的背面。这种观点见于多种资料中,但 Kukalov á Peck 认为这种观点并不正确。她提出,在原始有翅类昆虫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。这些骨片组成 4 列 8 行,每一行对应于一条纵脉。这些骨片包含血管,最靠近翅的那一行存在着血窦,给 8 条纵脉供应血液^[1]。

在蜉蝣目,这些骨片发生不同程度的退化和愈合。蜉蝣目前翅的关节板由 Sc、R 和 M 脉基部与脉相邻的 2 列骨片愈合而成,Cu、A 和 J 脉基部相应的骨片绞合在关节板的后方。另外两列骨片在古生代的蜉蝣中仍然存在,在现生蜉蝣中已不明显^[2,3]。

与新翅类相比,蜉蝣目昆虫翅基的骨片以及相应的折叠肌肉和翅上肩脉处的褶痕(又称轭褶 jugal fold)仍然存在,但由于骨片愈合,这些结构不再起作用,故蜉蝣在停息时翅是向背方垂直竖立的^[4]。

虽然蜉蝣目(古翅类)昆虫的前翅不能折叠,但与新翅类一样,这种模式仍然是一项进化性的特征,不能据此而认为新翅类的翅是由古翅类演化而来的。

1.3 附肢

除了触角、口器、足和翅外,蜉蝣还具有另外一些附肢,如稚虫的 7 对鳃、成虫的尾铗以及腹末长而分节的 2 根尾须。这些结构从何而来?它们是否是同源的构造?

根据 Kukalov á Peck 提出的六足总纲 Hexapoda 足的原始模式,原始昆虫的足可能最少有 11 节,每一节的内外侧又具数目不定的肢突。现存蜉蝣的翅及稚虫的鳃为第 1 节(epicoxa)的扁平外突(flattened exite),而第 1 节

本身成为围绕外突(或翅)的骨片。蜉蝣的足、尾铗、两根尾须则具有另外的共同起源,即为真正的足。蜉蝣的阳茎则为第10腹节附肢转节的内突(trochanter endites)。有些蜉蝣胸足基节基部的鳃也相当于基节的内突。而中尾丝为第11腹节的末端延伸物^[1,5]。

关于翅的起源存在数种假说,如背板起源说、鳃起源说和针突起源说。根据 Kukulov á Peck 的意见,蜉蝣稚虫腹部的鳃与胸部的翅同源^[1,6]。因为:(1)一些蜉蝣稚虫鳃的形态和结构与翅非常相似:前缘骨化加厚、都有气管、都为扁平叶状结构;(2)鳃和翅都是按节排列的,并且都由相同的肌肉控制,有些蜉蝣的鳃有很强的活动能力;(3)蜉蝣稚虫的头胸部除翅外绝没有扁平的鳃样结构;(4)鳃与翅均着生于下基节(subcoxa)和背板之间、气门之上;(5)一些现生蜉蝣成虫在腹部仍然保留着似翅的“鳃”样残迹^[7]。

蜉蝣可能起源于衣鱼类 Zygentoma^[8-10]。它们都具长而分节的尾丝。

长而分节的尾丝能够保留下来可能与蜉蝣目独特的生活习性,如成虫不食而食道内贮满空气、身体比重较小、有独特的交尾行为^[5]、雄成虫前足较长等等有关,在空中飞行时可能有一定的保持平衡的作用^[10]。

1.4 口器

舌分三叶,以及下颚的内颚叶与外颚叶愈合据认为是蜉蝣的一个原始特征^[11]。

1.5 口器和前足基部的鳃

除了腹部的鳃外,蜉蝣目中的短丝蜉总科与扁蜉总科中的部分种类在下颚、下唇、前足和中足的基部具丝状的鳃。这种类型的鳃还发现于部分襀翅目、蜻蜓目和毛翅目^[7]。根据 Kukulov á Peck 的解释,这种类型的鳃很可能是由原始附肢基部的肢突演变而来^[11]。

1.6 细裳蜉科 Leptophlebiidae Atalophlebiinae 亚科复眼

细裳蜉科 Leptophlebiidae Atalophlebiinae 亚科蜉蝣上半部分复眼的小眼为四方形。在节肢动物中,只有甲壳纲 Crustacea 部分种类具四方

形的小眼^[12]。Peters 和 Gillies 报道这种类型的小眼是一种衍生性状,而六角形的小眼为原始性状^[12]。关于这一特征为什么仅在蜉蝣目和甲壳纲中出现还有待于深入研究。

2 内部解剖

2.1 翅内气管

Whitten 报道,蜉蝣目昆虫的前后翅由不同的气管通入,即前翅内气管来自一个气门,而后翅的气管来自后一气门。换言之,蜉蝣翅内气管的来源严格限制于不同体节。这种状况与原始模式非常接近,因而比其它有翅类更加原始。在其它有翅类,前后翅的气管来自2个气门,前后翅的前缘脉至中脉的气管来自前气门,而前后翅的肘脉至臀脉来自后气门^[13]。

2.2 翅脉内的血液环流

蜉蝣翅内的血液流动方向与其它昆虫没有区别,但进出翅内的血液流动却是间断的。这种例外的情况可能与原始的翅基具较大的血窦有关。而翅基具较大的血窦是古生代昆虫具有的一个原始特征^[6]。

2.3 生殖系统

蜉蝣具有端滋性输卵管,生殖系统各部分都没有附属腺体,雌雄生殖孔成对开口于体外,无产卵器^[14]。根据一般理解,这些都是比较原始的特征。

2.4 精子

根据 Baccetti 等报道和梁爱萍的综述,双翼二翅蜉 *Cloeon dipterum* (四节蜉科 Baetidae) 的精子鞭毛内的轴丝为 9+9+0 型^[15,16],而绝大部分昆虫为 9+9+2 型,个别种类为 9+9+1 型(双翅目 *Culiseta* 属)。从精子鞭毛内的轴丝类型来看,蜉蝣目具独特性。

3 生物学

3.1 原变态

蜉蝣的生活史包含4个阶段,即卵、稚虫、亚成虫和成虫。与其它所有具翅昆虫不同之处,就是蜉蝣的亚成虫与成虫都具有翅和飞行能力。换言之,蜉蝣成虫期具有2个龄期,或成

虫期仍然蜕皮 1 次。蜉蝣稚虫与亚成虫以及成虫的外形差别很大,生活环境不同,又有亚成虫期,这种变态类型常专称为原变态。

所有蜉蝣的雄亚成虫以及绝大部分的雌亚成虫都会蜕皮变为成虫,少数非常特化的种类雌亚成虫不再蜕皮,在亚成虫期完成交尾产卵过程^[17]。亚成虫与成虫在形态上有许多不同之处,其中有 2 点最为突出:一是亚成虫的翅面及身体表面密生细毛和各种微毛;二是就雄成虫而言,它的大部分附肢(尾铗和阳茎、前足以及尾丝)没有发育完全。对于第一点,Edmunds 和 McCafferty 认为,与成虫相比,亚成虫更能够克服羽化时水的阻力^[17]。对于第二点,则认为反映了蜉蝣附肢的发育是渐进式的而非暴发式的,因此亚成虫的存在是蜉蝣附肢伸展完全以及生殖系统完善的一个必要过渡,是蜉蝣生活中不可或缺的转变阶段^[17]。

Schaefer 认为蜉蝣目昆虫的亚成虫期是古蜉蝣成虫期 2 次或多次蜕皮的证据和遗迹^[18]。它之所以能保存下来是因为在蜉蝣目昆虫中,翅的发育完全与外生殖器的成熟是不同步的,不能在一次蜕皮过程中完成,而是第一步在亚成虫期翅先发育和伸展,第二步通过再次蜕皮使外生殖器发育成熟。但在所有其它有翅昆虫中,这 2 个方面在一次蜕皮过程中就完成了。为什么只有蜉蝣能够保存这一古老特征?他认为 2 次蜕皮过程以及不同器官的异期成熟是体内内分泌系统不同步造成的,这是一个原始特性。由于蜉蝣目的亚成虫期以及成虫期都非常短暂,蜉蝣种群羽化的时间相对比较集中,成虫期又不需要取食(在古蜉蝣可能只需要很少),因此它们逃脱被捕食命运的可能性极大。换言之,选择压力没有足够大到使其与其它有翅类一样压缩成虫期蜕皮次数,促使成虫一次性获得取食、飞行、寻觅配偶、交尾、产卵的形态和能力,从而增大延续种群的可能性和能力。

陈世骧和谭娟杰认为蜉蝣的亚成虫相当于全变态类的蛹期,故他们认为不完全变态和完全变态都源自于原变态:减去亚成虫期就变成了不完全变态,而亚成虫演变成蛹期就是完全

变态^[8,9]。

但 Kukulov á Peck 认为,现今昆虫纲中所有变态类型都源自不变态类型。在她的原始昆虫模式中,原始有翅类(包括蜉蝣)稚虫到成虫之间无明显的变态过程,翅的发生和发育是逐步的和渐进的,且翅芽与胸部之间具有可动的关节。翅的完善需要有若干龄期,即真正的成虫期之前有若干个相当于蜉蝣亚成虫期的龄期。现今只有一个亚成虫期是原始多个相当于亚成虫龄期集中或遗留的结果^[1,6]。

3.2 蜕皮次数

蜉蝣目昆虫的蜕皮次数相对较多,估计为 10~50 次之间,大多数种类的蜕皮次数在 15~25 次^[19]。

Kukulov á Peck 认为,在古生代,原始古翅类 Palaeoptera(包括蜉蝣目 Ephemeroptera)具有伸展的翅芽或翅,它们的发育过程独特。稚虫期的翅芽弯曲向后,而成虫期的翅向侧面伸展。在稚虫向成虫的发育过程中,翅芽逐渐地向侧方伸展,这需要多次蜕皮过程。在选择压力下,蜕皮次数逐渐减少,而翅的上述转变仍然是必需的,因此就出现了变态过程,即在一次蜕皮过程中完成以前多次蜕皮所完成的翅伸展过程^[1,6]。但在蜉蝣中则部分保留了多次蜕皮的特征。

陈世骧、谭娟杰以及其他一些人认为,有翅类 Pterygota 源自衣鱼目 Zygentoma,而衣鱼即属于无变态类,在发育过程中需要多次蜕皮。作为一个原始而古老的类群,蜉蝣保留了这一特性^[8,9]。

3.3 交尾行为

蜉蝣目昆虫有复杂的、独特的交尾行为。具体过程是这样:雄成虫先钻到或飞到雌成虫的腹方,伸出其明显加长的前足,通过胫节和跗节间的特殊关节使跗节向上卷起,从两侧钩住雌成虫前翅的基部;然后雄成虫将腹部向背上方弯曲,将位于第 9 腹节腹方的外生殖器反转朝上而与雌性外生殖孔相合^[5]。这种复杂行为的产生原因还不明了。有意思的是石蛾、蜻蜓也具复杂的交尾行为^[16]。

3.4 水生习性

现生蜉蝣稚虫全是水生的,从化石蜉蝣的形态来看(如桨状的尾、具鳃或类似结构),中生代的蜉蝣已经具有水生习性了^[20]。那么蜉蝣稚虫的水生习性是原生性状还是次生性状呢?这个问题牵涉到以下几个问题:有翅类与无翅类有共同起源还是与甲壳类具有共同起源,或者说六足总纲是否是一个单系群?以及翅是如何起源和演化的?

虽然有争论,但从目前各方面证据来看,“有翅类”与“无翅类”可能具有共同的起源^[1, 15]。由于无翅类是陆生或湿生生活的,那么部分有翅类的水生习性可能就是次生的。另外,从蜉蝣生活史中也可以找到一些间接的证据:(1)所有蜉蝣种类都具有成虫期,都需要到陆地或空中生活一段时间才能完成生活史。如果它们的水生习性是原生的,那么可能会有一些种类保留这一习性,整个生活史都在水中完成;(2)蜉蝣成虫和亚成虫的翅是适合陆生和空中生活的器官,稚虫具翅芽;(3)与无翅类中的石蛃相似,蜉蝣的交尾行为十分复杂;(4)昆虫只占据了淡水环境,在深水和海洋中只发现少数水面生活的半翅类昆虫。

3.5 成虫不食

蜉蝣的亚成虫和成虫的口器退化,不具取食功能。因此,亚成虫期与成虫期所需能量来自稚虫期的积累。蜉蝣成虫的惟一功能和任务就是交尾产卵。在昆虫中,成虫不食的种类较多,但作为一个整体,蜉蝣目所有成员在成虫期都不取食具有一定的独特性。

4 结语

从总体来看,因蜉蝣的成虫、稚虫具有较多的附肢、原变态、脉相等一系列原始特征,可以肯定地说,蜉蝣是现存有翅昆虫中比较原始的

类群,是研究系统学的良好材料,值得重视。

致谢 美国 Florida A & M University 的 Janice Peters 博士惠赠部分文献、中国科学院动物研究所的梁爱萍研究员对初稿提出宝贵意见,特此致谢。

参 考 文 献

- 1 Kukulov á Peck J. In: Naumann I D. (ed.): The Insects of Australia. 2nd ed. Vol. I. CSIRO, Melbourne University Press, 1991. 141 ~ 179.
- 2 Kukulov á Peck J. *Canadian J. Zool.*, 1983, **61**: 1 618 ~ 1 669.
- 3 Kukulov á Peck, J. In: Fortey R. A., Thomas R. H. (eds.), *Arthropod Relationships. Syst. Assoc. Spec. Vol. Ser. 55.* London: Chapman & Hall, 1997. 249 ~ 268.
- 4 Brodsky A. K. *Entomol. Obzr.*, 1970, **49**(2): 307 ~ 315.
- 5 Brinck P. *Opuscula Entomol.*, 1957, **22**: 1 ~ 37.
- 6 Kukulov á Peck J. *J. Morphol.*, 1978, **156**: 53 ~ 125.
- 7 Sýs P., Sold á T. *Acta Univ. Carolinae (Biol.)*, 1980, **1978**: 409 ~ 435.
- 8 陈世骧. *昆虫学报*, 1955, **5** (1): 1 ~ 48.
- 9 谭娟杰. *动物分类学报*, 1980, **5** (1): 1 ~ 13.
- 10 Wigglesworth V. B. *Nature*, 1973, **246**: 127 ~ 129.
- 11 Hennig W. *Insect Phylogeny.* John Wiley & Sons, Chichester, 1981. 515.
- 12 Peters W. L., Gillies M. T. In: Corkum L. D., Ciborowski J. J. H. (eds.), *Current Directions in Research on Ephemeroptera.* Toronto: Canadian Scholars' Press Inc., 1995. 371 ~ 374.
- 13 Whitten J. M. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1962, **55**: 288 ~ 295.
- 14 Landa V. *Acta Entomol. Bohemslav.*, 1969, **66**: 289 ~ 316.
- 15 Baccetti B., Dallai R., Gusti F. J. *Ultrastruc. Res.*, 1969, **29**: 343 ~ 349.
- 16 梁爱萍. 六足总纲的系统发育与高级分类. 见: 郑乐怡, 归鸿 (主编). *昆虫分类*, 南京: 南京师范大学出版社, 1999. 1 ~ 26.
- 17 Edmunds G. F. Jr., McCafferty W. P. *Ann. Rev. Entomol.*, 1988, **33**: 509 ~ 529.
- 18 Schaefer C. W. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1975, **68**: 183.
- 19 Brittain J. E. *Ann. Rev. Entomol.*, 1982, **27**: 119 ~ 147.
- 20 Sinitchenkova N. D. In: Landa V., Sold á T. (eds.), *Proc. 4th Int. Conf. Ephemeroptera, Bechynne*, 1984. 61 ~ 64.