

文章编号: 1004-0374(2012)02-0130-09

低等六足动物系统学研究进展

卜云*, 高艳, 栾云霞, 尹文英

(中科院上海生命科学研究院植物生理生态研究所, 昆虫发育与进化生物学重点实验室, 上海200032)

摘要:低等六足动物包括原尾纲、弹尾纲和双尾纲三个类群,是探讨六足动物起源和进化问题的关键类群,近十年来成为节肢动物系统进化研究中的焦点之一。低等六足动物的系统发育地位以及它们之间的关系一直是备受争论的问题。通过介绍三类低等六足动物最新的分类系统,从经典分类学和系统发育两个方面对低等六足动物近十年来的研究进展进行了综述。迄今,对于三类低等六足动物都建立了比较完备的分类体系,原尾纲划分为3目10科,弹尾纲划分为4目30科,双尾纲划分为2亚目3总科10科。系统发育研究中,大多数的系统发育分析结果不支持传统的缺尾类假说,缺尾纲应摒弃不用。分子数据分析的结果普遍支持原尾纲与双尾纲近缘,但仍需要进一步探讨。线粒体基因组、比较胚胎学和比较精子学的研究结果表明,原尾纲可能经历了长期的趋异进化历史。最近的比较精子学研究支持了双尾纲的单系性。总之,三类低等六足动物系统学研究均取得了长足的发展,但仍然存在诸如研究人员匮乏和研究水平不均衡等问题。系统发育研究中,分子系统学研究成为关注的焦点,而基于核基因和线粒体基因的数据分别建立的系统发育假说存在分歧,亟需开发更优的数据分析方法。此外,需加强低等六足动物比较形态学、比较胚胎学、发育生物学等方面的研究,以便将来进行全证据的系统发育研究。

关键词:低等六足动物;分子系统学;系统发育;六足总纲;分类学

中图分类号: Q969.14; Q969.140.9

文献标志码: A

Progress on the systematic study of basal Hexapoda

BU Yun*, GAO Yan, LUAN Yun-Xia, YIN Wen-Ying

(Key Laboratory of Insect Developmental and Evolutionary Biology, Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China)

Abstract: Three basal hexapod groups, Protura, Collembola and Diplura, are important taxa in the research of origin and evolution of Hexapoda and highlighted in the evolutionary studies of Arthropoda. The phylogenetic position of three basal hexapod groups and the relationships between them are hotly debated problems. In this review, the modern classification system of Protura, Collembola and Diplura are introduced, and the progress of the study on the classical taxonomy and phylogeny of basal Hexapoda in recent ten years were summarized. So far, the complete classification systems of three basal Hexapod were constructed, Protura including three orders and ten families, Collembola including four orders and 30 families, and Diplura including two suborders, three superfamilies and ten families. Ellipura was rejected by most of phylogenetical analyses and should be abandoned. Most analyses based on molecular data support a close relationship between Protura and Diplura, however, need further investigations. The results from the studies of mitochondrial genome, comparative embryology and spermology indicate that Protura may be undergone a highly divergent evolution. The recent study on comparative spermology of Diplura support it's monophyletic. In summary, the systematic study of three basal hexapod groups has been greatly improved, but some problems still exist, such as researchers reducing and the study level

收稿日期: 2011-10-27; 修回日期: 2011-11-18

基金项目: 国家自然科学基金项目(31071887); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-YW-Z-0930)

*通信作者: E-mail: ybu@sibs.ac.cn; Tel: 021-54924182

imbalance. In phylogenetic study, molecular phylogeny is the dominant topic, but the phylogenetic hypotheses based on nuclear gene data and mitochondrial gene data are divergent. Therefore, more optimized methods for data analysis are urgent needed. In addition, the comparative studies on morphology, embryology and development of basal hexapods should be strengthened, in order to make a comprehensive phylogenetic study based on the total evidences in the future.

Key words: basal Hexapoda; molecular phylogenetics; phylogeny; Hexapoda; taxonomy

按照当前的分类体系, 六足总纲 (Hexapoda) (= 广义昆虫纲 *Insecta s. l.*) 包括原尾纲 (Protura)、弹尾纲 (Collembola)、双尾纲 (Diplura) 和昆虫纲 (*Insecta s. str.*) (狭义) 等 4 个类群^[1-2]。前三者与昆虫纲 (狭义) 相比具有许多原始的特征, 统称为低等六足动物 (basal Hexapoda)。三类低等六足动物由于在形态特征上的特殊性, 其分类地位一直悬而未决, 成为六足动物系统学研究中争论的焦点问题^[3-7]。近 10 年来, 低等六足动物系统学研究得到了长足的发展, 各自建立了完备的分类系统。随着分子生物学方法的介入, 低等六足动物系统发育研究也取得了许多新的研究成果。本文从经典分类学和系统发育两个方面对近 10 年来低等六足动物系统学中的研究进展进行了综述, 以期对低等六足动物系统学研究提供较全面的参考资料。

1 低等六足动物的分类系统

现代原尾纲的分类系统由尹文英^[5]于 1996 年在国际动物学大会上提出, 该系统中原尾纲划分为 3 目 10 科: 蛭目 (Acerentomata) 包括夕蛭科 (Hesper-entomidae)、始蛭科 (Protentomidae)、槩蛭科 (Berber-entulidae)、蛭科 (Acerentomidae)、日本蛭科 (Nippo-nentomidae) 和囊腺蛭科 (Acerellidae); 华蛭目 (Sinen-tomata) 包括富蛭科 (Fujientomidae) 和华蛭科 (Sinen-tomidae); 古蛭目 (Eosentomata) 包括古蛭科 (Eosen-tomidae) 和旭蛭科 (Antelientomidae) (图 1)。10 个科中除囊腺蛭科仅在欧洲有分布外, 其他 9 个科在我国均有发现。《中国动物志——原尾纲》中采用了该分类系统^[8], 尹文英等^[9]随后对该分类系统进行了形态特征上的比较分析。目前该系统已得到国际同行的普遍认可, Szeptycki^[10]于 2007 年发表的世界原尾虫名录中亦采用了该系统。

弹尾纲划分为节腹亚目 (Arthropleona) 和愈腹亚目 (Symphypleona) 的分类系统已经成为历史^[11-12], 两个亚目已被证明均为并系群^[13]。弹尾纲现代的分类系统是由 Deharveng^[14]于 2004 年提出, 该系统中弹尾纲划分为 4 目 30 科 (图 2), 即原蛭目

(Poduromorpha)、长角蛭目 (Entomobryomorpha)、愈腹蛭目 (Symphypleona) 和短角蛭目 (Neelipleona), 熊燕和栾云霞^[15]于 2007 年对该分类系统在国内进行了介绍。高艳^[16]于 2007 年统计目前我国已有弹尾纲 20 科的种类记录。

双尾纲现代的分类系统包括 2 亚目 3 总科 10 科^[17], 即棒亚目 (Rhabdura) 和钳亚目 (Dicellura)。棒亚目又分为康蚱总科 (Campodeoidea) 和原铈蚱总科 (Projapygoidea); 钳亚目包括 1 个总科, 即铈蚱总科 (Japygoidea) (图 3)。我国已记录双尾虫 6 科^[18]。

2 低等六足动物系统学研究中的焦点问题与历史回顾

三类低等六足动物的系统发育地位如何, 它们各自的单系性如何, 三类低等六足动物之间以及与昆虫纲之间的关系如何, 这些都是低等六足动物系统学研究长期以来的焦点问题。

2.1 低等六足动物的单系性

原尾纲的单系性从未受到过质疑, 由于迄今尚未发现原尾虫的化石标本, 因此原尾虫的起源年代不明。弹尾纲也是一个很好的单系类群, 起源时间可以由发现于距今 4 亿年前泥盆纪的化石跳虫 *Rhyniella praecursor* 来推断, 该化石跳虫经由

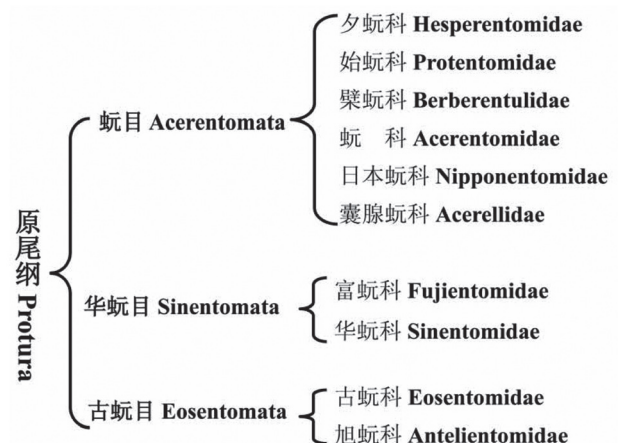


图1 原尾纲的现代分类系统^[5]

Massoud 等^[19] 多位昆虫学家鉴定为弹尾纲等节蛭科种类。

双尾纲的康蚘和铈蚘在卵巢结构和精子超微结构方面存在诸多差异，例如康蚘类卵巢无卵巢管，与原尾纲和弹尾纲类似；铈蚘类卵巢具有卵巢管，与昆虫类似。因此，其单系性受到了质疑。Štys 和 Zrzavý^[4] 主张将双尾目分为两个目，即康蚘目和铈蚘目。Bitsch 和 Bitsch^[20] 基于 47 个形态特征的支序系统学分析也对双尾纲单系性提出挑战，认为康蚘类、原康蚘类和原铈蚘类近缘，而铈蚘则为独立的类群。但是仍有许多学者，如 Kukalová-Peck^[21] 基于化石种类比较、Koch^[22] 基于口器结构比较和

Dallai 等^[7] 基于精子超微结构比较等方面的证据支持双尾纲为单系类群。

2.2 低等六足动物系统发育关系的假说

原尾虫最初被发现时，Silvestri^[23] 将其作为昆虫纲 Insecta 下的一个目即原尾目，这得到了大多数昆虫分类学家的认可。早期人们认为原尾目与弹尾目、双尾目、缨尾目共同组成无翅亚纲 (Apterygota)，后来发现它们并不是一个单系群。Berlese^[24] 认为原尾虫是介于多足动物和昆虫之间的一个类群，他认为原尾虫是一个独立的纲 Myrientomata，但该名称后来很少使用。德国的 Börner^[25] 根据原尾虫和跳虫都无尾须等特征将两者归为缺尾纲 (Ellipura)，与昆虫纲并列，这一观点一度得到了许多学者的支持^[3,26-27] (图 4A、C)。然而，尹文英等^[28-29] 根据比较形态学、比较精子学、发育生物学和分子生物学等多方面数据分析，对缺尾纲提出了置疑，指出原尾虫在精子形态、气管结构、消化道结构等方面都具有非常独特的特征，认为原尾虫应该是节肢动物中独立的一支 (图 4E)。其他学者基于比较精子学和形态学的分析也支持原尾虫作为独立一支的观点^[20-21,30-31]。根据原尾虫、双尾虫和跳虫口器的大颚和小颚不外露而包裹在头腔内的特征，分类学者又将它们统称为内颚类 (Entognatha)，与外颚类 (Ectognatha, 狭义昆虫纲) 组成姐妹群^[3,32]。然而后来的许多学者认为这一特征可能是趋同进化的结果，内颚类并不是一个自然的单系群^[21,33] (图 4B、E)。Štys 等^[4] 根据卵巢的结构比较，认为双尾虫不是单系群，铈蚘类与昆虫纲近缘，康蚘类与内颚类近缘 (图 4D)。基于线粒体基因数据的分析结果显示，弹尾纲、双尾纲和原尾纲位于甲壳动物与昆虫组成

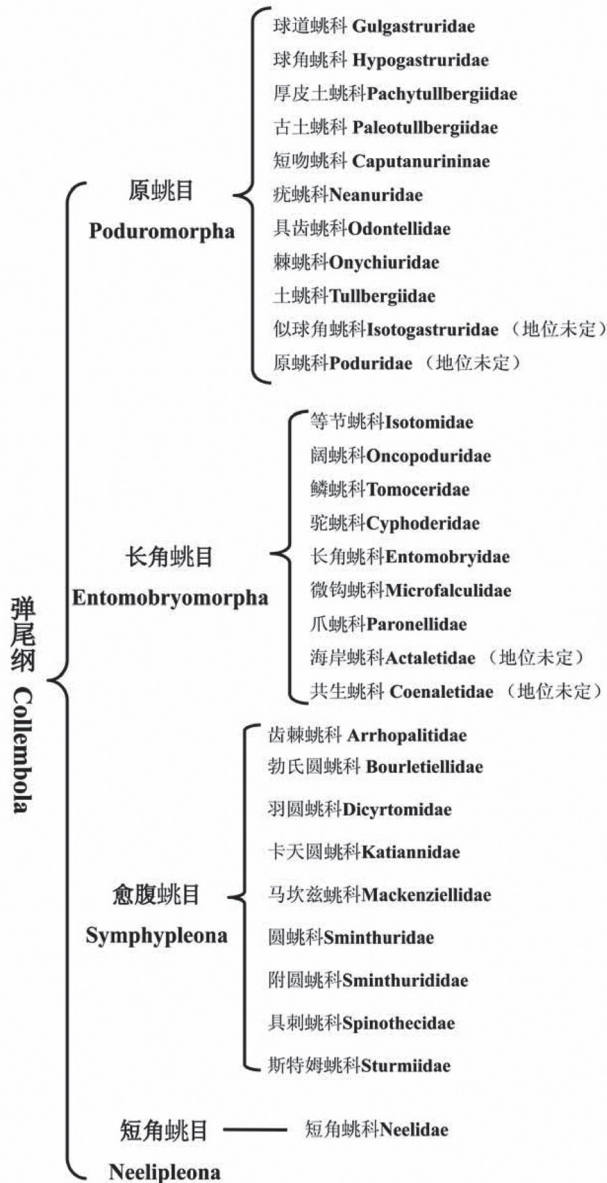


图2 弹尾纲的现代分类系统^[14-15]

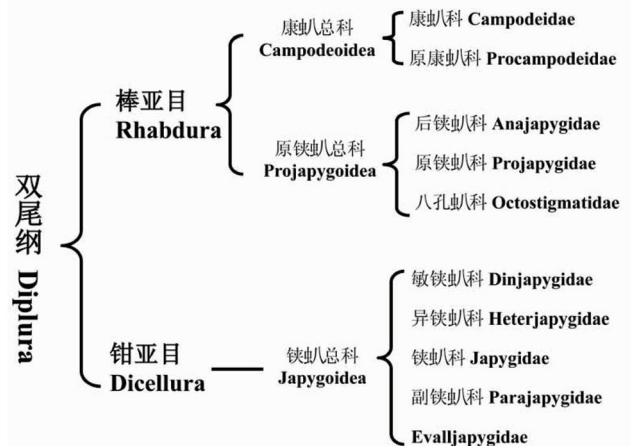


图3 双尾纲的现代分类系统^[17-18]

的姐妹群之外^[34-37]。因此, 三类低等六足动物的系统发生地位至今悬而未决。

3 低等六足动物系统学研究新进展——经典分类学

3.1 原尾纲经典分类学

自 Silvestri^[23] 描述第一种原尾虫以来, 经过意大利的 Berlese Antonio、法国的 Condé Bruno、丹麦的 Tuxen Søren Ludvig、日本的 Imadaté Gentaro 和中国尹文英等分类学者的不懈努力, 原尾虫分类

学在全世界范围内得到了广泛的研究。Szeptycki^[10] 发表的世界原尾虫名录记录截至 2007 年全世界原尾虫 72 属 748 个有效种, 此后国际上又陆续发表了 50 多个新种^[38-43], 目前全世界已记录原尾虫 800 余种, 但 Szeptycki^[44] 估计目前仅发现了全世界 10% 的原尾虫种类。近 10 年来国际上开展原尾纲分类学的学者有波兰的 Szeptycki Andrzej 教授和 Shrubovych Julia 博士, 捷克的 Rusek Josef 博士, 日本的 Nakamura Osami 博士, 美国的 Bernard Ernest C. 教授和 Allen Robert T. 博士。

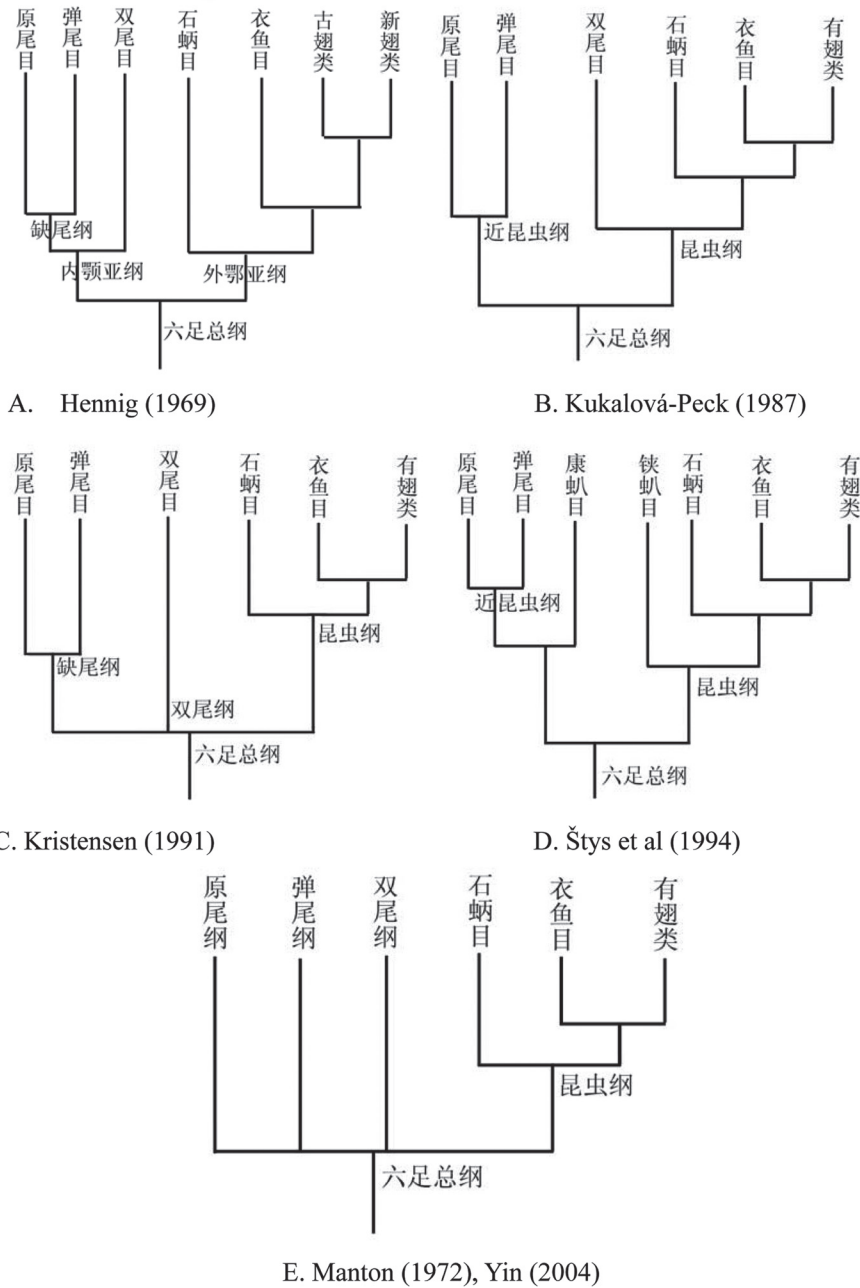


图4 低等六足动物系统发育假说

中国原尾虫分类学研究起步较晚,但在尹文英及其同事的努力下,中国原尾虫分类学得到了全面的研究,一直处于国际领先水平。《中国动物志——原尾纲》记录中国原尾虫9科34属164种^[8],此后的10年中又陆续发表1新属(南山蛭属 *Nanshanentulus* Bu et Yin, 2007)^[38],6新记录属(兼蛭属 *Amphientulus* Tuxen, 1981; 无角蛭属 *Acerentulus* Berlese, 1908; 热带蛭属 *Brasilidia* Nosek, 1973; 诺蛭属 *Nosekiella* Rusek, 1974; 聂娜蛭属 *Nienna* Szeptycki, 1988; 朝鲜蛭属 *Chosonentulus* Imadaté et Szeptycki, 1976), 38新种和1中国新纪录种(福氏格蛭 *Gracilentulus fjellbergi* Szeptycki, 1993)。目前中国已知原尾虫41属202种(截至2011年),占全世界种类的四分之一。但是我国古北区的原尾虫研究仍然比较匮乏,某些地区仅为零星记录,因此我国原尾虫分类研究仍然任重道远。近10年来,开展原尾虫分类学研究的学者主要集中在中科院上海植物生理生态研究所尹文英的研究组。

3.2 弹尾纲经典分类学

弹尾纲的分类学研究吸引了一批国际知名的分类学家,例如俄罗斯的 Babenko Anatole 和 Potapov Mikhail、美国的 Christiansen Kenneth、法国的 Deharveng Louis、德国的 Dunger Wolfram、挪威的 Fjellberg Arne 和波兰的 Weiner Wanda 等。跳虫网站 (<http://www.collembola.org/>) 汇总了弹尾纲分类研究中全世界范围的文献、专家信息、地理分布、图片和种类名录等全面的数据,该网站由比利时的 Frans Janssens 博士等人于1996年创建并定期维护更新至今,是弹尾纲分类学者的信息交流平台,为弹尾纲分类学研究提供了便捷^[45]。截至2011年该网站统计全世界跳虫种类8000余种,全世界跳虫分类专家218名,其中包括中国12名学者。值得一提的是, Hogg 和 Hebert^[46] 将线粒体 DNA 条形码用于弹尾纲的分类鉴定,发现 DNA 条形码可以准确地区分跳虫种类,可以作为传统形态分类的补充。Potapov 等^[47] 采用 DNA 条形码对1种等节蛭的成虫和幼虫进行了辅助鉴定。尽管如此,基于 DNA 条形码的分类鉴定仍然是以形态学的准确鉴定为前提条件,完全依靠分子数据而不依靠形态特征的种类鉴定还为时尚早。

我国弹尾纲的研究落后于欧美和日本, Zhao 等^[48] 1997年记录我国有13科66属193种,至2007年增加到20科294种^[16],近5年来陆续发表2新属 (*Dimorphacanthella* Potapov et al, 2010; *Sinhomidia* Zhang & Deharveng, 2009), 5新记录属 (*Narynia*,

Psyllaphorura, *Pachyotoma*, *Lobellina*, *Bourletiella*), 73新种,8个中国新记录种。截至目前,国内记录的弹尾纲种类总数近400种,但是仅占全世界已知种数的二十分之一,因此急需加强我国弹尾纲的分类研究。目前国内弹尾纲的分类学研究主要集中在3个研究组:中科院植物生理生态研究所的尹文英研究组,主要致力于等节蛭科 (*Isotomidae*) 的研究,同时开展疣蛭科 (*Neanuridae*) 和球角蛭科 (*Hypogasturidae*) 的研究;南京大学陈建秀研究组,致力于长角蛭科 (*Entomobryidae*) 的研究,同时也开展棘蛭科 (*Onychiuridae*) 和疣蛭科等类群的研究;中科院动物研究所梁爱萍研究组,致力于鳞蛭科 (*Tomoceridae*) 的研究。

3.3 双尾纲经典分类学

目前,全世界已记录双尾虫近1000种^[17],西班牙的 Sendra 博士对截至2006年全世界已记述的双尾虫进行整理,并将名录置于网站上共享 (<http://insects.tamu.edu/research/collection/hallan/Arthropoda/Insects/Diplura/Family/Diplura1.htm>), 为全世界范围内的双尾虫研究提供便捷^[49]。近10年来开展双尾虫分类学的学者有法国的 Pages Jean、美国的 Allen Robert T、西班牙的 Sendra Alberto、墨西哥的 García-Gómez Arturo 和德国的 Koch Markus 等。

中国双尾虫在周尧、黄复生、谢荣栋等学者的努力下,已经记录6科26属50余种^[18,50],但总数仅为全世界的二十分之一。近10年来国内双尾虫分类学研究非常稀少,仅有2篇文章报道。Huang (黄复生)^[51] 发表了1新属 *Choujapyx* 和1新种 *Choujapyx choui*。栾云霞等^[50] 通过形态比较和分子鉴定结合的方法研究了副铗蚱属的种类,结果表明少齿副铗蚱 *Parajapyx paucidentis* 是黄副铗蚱 *Parajapyx isabellae* 的异名。我国双尾虫到底有多少种,还需要加强双尾虫分类学研究来解答这个问题。

4 低等六足动物系统学研究新进展——系统发育

4.1 支序系统学

有关三类低等六足动物之间的系统发育关系, Wheeler 等^[52] 基于275个形态特征进行支序系统学分析,原尾纲和弹尾纲组成单系群,支持传统的观点,双尾虫为单独支系;随后 Bitsch 等^[53] 基于72个形态特征、Giribet 等^[54] 基于189个形态特征的分析结果显示,双尾虫与昆虫近缘,原尾纲和弹尾纲均为单独支系。因此,基于形态学特征的支序系

统学分析未能得到统一的结论。在三类各自内部的系统发育关系方面, 尹文英等^[9]基于原尾纲 17 个形态特征进行支序系统学分析, 结果支持了原尾纲三个目的单系性; D'Haese^[13]基于 131 个形态特征对弹尾纲内部系统发育关系进行分析, 结果表明弹尾纲可以分为四个大的类群, 为后来四目系统的建立提供了理论依据; Koch^[17]基于 52 个形态特征对双尾纲内部系统发育关系进行探讨, 结果支持了双尾纲 3 个总科的单系性。

4.2 分子系统学

4.2.1 线粒体基因和线粒体基因组

Shao 等^[55]基于线粒体 *Cyt b* 基因 450 bp 片段序列对三类低等六足动物的系统发育关系进行分析, 结果表明原尾虫与跳虫组成姐妹群, 支持了传统的缺尾类假说。Carapelli 等^[56]基于线粒体 12S rRNA 基因 337 bp 片段序列的分析结果也支持了该假说。限于当时分子系统学的发展水平, 无论从取样和分子标记的选择上, 这两项研究都存在一定的局限性, 但正是它们揭开了低等六足动物分子系统学研究的序幕。

线粒体基因组的基因序列和排列顺序都蕴含丰富的系统发育信息, 已经被广泛应用于动物系统发育研究中。低等六足动物线粒体基因组的研究相对较晚, 直到 2001 年才有第一条弹尾纲线粒体基因组的报道^[57]。截至目前, GenBank 中已提交的低等六足动物线粒体基因组序列有 13 条, 其中弹尾纲 9 条, 双尾纲 3 条, 原尾纲 1 条。

Nardi 等^[34]基于线粒体基因组序列的分析显示, 弹尾纲位于六足总纲之外, 甲壳动物优先与六足动物组成姐妹群, 对六足总纲的单系性提出了挑战; 在测定更多跳虫线粒体基因组序列的基础上, Cook 等^[35]基于线粒体基因组序列的分析结果显示, 跳虫与甲壳动物近缘, 不支持六足动物的单系性; 随后在 Carapelli 等^[36]加入双尾纲线粒体基因组数据的分析中, 六足动物和甲壳动物的单系性再次受到了挑战。但是, 上述研究均未包含原尾纲的线粒体基因数据。最近, 本研究组首次测定了原尾虫线粒体基因组全序列, 发现其基因组存在大量重排, 系统发育重建的结果中原尾虫位于六足动物支系之外, 不支持六足动物单系性, 原尾虫可能经历了长期的趋异进化历史^[37]。总之, 基于线粒体基因组的大多数分析不支持六足动物单系性。

4.2.2 核糖体RNA基因

Giribet 和 Ribera^[58]基于 18S rRNA 基因对节

肢动物系统发育关系的探讨中, 支持了弹尾纲和双尾纲各自的单系性, 不支持缺尾类假说。而在 Wheeler 等^[52]基于 275 个形态特征及 18S rRNA 和 28S rRNA 基因对六足总纲的系统发育分析中, 弹尾纲和原尾纲形成姐妹群, 支持了传统观点, 这可能是由于联合了形态学数据所致。然而在随后的研究中, 基于核糖体 rDNA 基因的分子系统发育分析均对缺尾纲的假说提出了质疑^[29,54,59], 反而支持原尾虫与双尾虫近缘, 但这些研究对三类低等六足动物的取样数目较少, 不能得出十分肯定的结论。2005 年 Luan 等^[6]对三类低等六足动物进行集中取样, 采用 18S rRNA 基因全序列和 28S rRNA 基因部分序列的联合数据 (约 2 000 bp) 进行系统发育重建, 结果很好地支持了三类低等六足动物各自的单系性, 原尾纲与双尾纲组成很好的单系群, 因此将两者合并, 提出无眼类假说 (Nonoculata), 这一假说在随后的基于 rDNA 全序列的系统发育分析中得到了进一步的支持^[60-61]。此外, 基于 rDNA 对弹尾纲内部系统发育关系的重建结果较好地支持了弹尾纲 4 目各自的单系性^[62], 为弹尾纲现代分类体系提供了分子数据支持。

4.2.3 多基因联合分析

多个基因序列联合可以增加系统发育信息, 有望得到更加可信的系统发育推断。随着可获得的基因序列的增加, 联合分析被广泛应用, 但是更多的序列数据是否真正能够获得更好的重建系统发育关系, 依然是个值得探讨的问题。在对节肢动物高级阶元系统发育关系的探讨中, 多基因联合分析已经屡见不鲜, 其中也包含了对三类低等六足动物的探讨, Regier 等^[63]基于 EF-1a、RNA II 和 EF-2 三个基因对应的氨基酸序列的联合数据, 探讨了泛甲壳动物 (Pancrustacean) 的系统发育关系, 结果支持了双尾虫的单系性, 支持了六足动物的单系性。随后, Regier 等^[64]2008 年基于 68 个蛋白质编码基因 41 kb 长度的序列重建了节肢动物系统发育关系, 结果进一步支持双尾纲与昆虫纲近缘和六足动物的单系性。

4.2.4 系统发育基因组学

随着分子生物学技术和基因组学的飞速发展, 许多物种的基因组序列被测定, 人们开始考虑是否可以通过物种间整个基因组的比较分析重建生物的进化历史, 系统发育基因组学 (Phylogenomics) 应运而生。Dunn 等^[65]2008 年基于 39.9 Mb 基因组序列对整个动物界的系统发育关系进行重建, 结果支

持节肢动物的单系性，但是六足动物仅包括果蝇的数据。Regier 等^[66] 2010 年基于 62 个细胞核蛋白质编码基因 41 kb 的序列，对 75 个节肢动物代表种类的系统发育关系进行重建，其中包括了 3 种跳虫和 2 种双尾虫，结果支持了内颚类假说，支持六足动物单系性。Meusemann 等^[67] 2010 年基于基因组中 755 个基因的 350 356 个氨基酸序列重建了节肢动物 223 个代表物种的系统发育关系，包括了三类低等六足动物的数据，结果支持无眼类假说、内颚类假说和六足动物的单系性。

4.3 其他证据

随着原尾虫在实验室内被成功饲养，原尾虫胚胎发育得到了详细的比较研究^[68-69]，结果表明原尾虫的卵膜能够参与形成身体背面，这与弹尾纲、双尾纲和昆虫纲中的情况均不相同，而与多足动物和螯肢动物中的情况类似，暗示原尾虫可能是比较古老的六足动物类群。Dallai 等^[70] 2010 年对原尾虫精子发生的研究表明，其缠绕机制与弹尾纲中的情况截然不同，进一步推翻了缺尾纲的假说；他们进一步对双尾纲两个类群精子超微结构的比较研究发现，双尾虫精子轴丝均具有副微管，即为 9+9+2 模式，这与昆虫中的类型相同，因此支持双尾纲的单系性，同时支持双尾纲与昆虫纲近缘，两者形成姐妹群^[7]。

5 问题和展望

综上所述，低等六足动物系统学在近 10 年取得了许多重要的研究进展，原尾纲与弹尾纲之间并不存在姐妹群关系，绝大多数证据不支持缺尾纲假说，缺尾纲在今后应摒弃不用。分子数据普遍支持原尾纲与双尾纲近缘，但是两者在形态学上存在巨大的差异，因此无眼类假说是否反映了真实的系统发育关系，仍然需要进一步的分析探讨。线粒体基因组、比较胚胎学和比较精子学的结果均显示，原尾纲与其他六足动物类群之间有诸多差异，原尾纲可能经历了长期的趋异进化历史。双尾虫精子轴丝微管的类型与昆虫纲相同，支持两者组成姐妹群。

在低等六足动物经典分类学方面仍然存在着一一些问题，从业人员严重不足，并有下降的趋势，例如目前全世界原尾虫分类学者在 20 世纪一度达到 40 多人，在 21 世纪初则下降到 10 人，这严重阻碍了原尾纲分类学研究的进程（图 5）。弹尾纲和双尾纲的研究人员较多，但主要集中在欧美、日本等地区，我国弹尾纲和双尾纲研究远远落后于国外，因

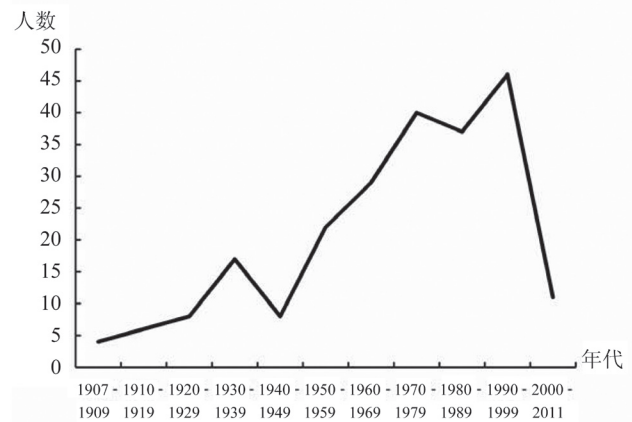


图5 不同年代原尾虫研究者人数

此亟需加强这两个类群的分类学研究。

系统发育研究方面，分子系统学研究成为关注的焦点，形态学和其他方面的系统发育研究被边缘化，研究报道很少。分子系统学研究趋向于采用更多的标记、更大的数据集进行系统发育重建，但是基于不同组成或来源的分子数据集建立的系统发育假说存在严重分歧，这主要由目前各种数据分析方法存在的先天缺陷引起，更优的分析方法的开发有望改善这一问题。

[参 考 文 献]

- [1] 郑乐怡, 归鸿. 昆虫分类(上)[M]. 南京: 南京师范大学出版社, 1999: 1-1013
- [2] 尹文英, 宋大祥, 杨星科. 六足动物(昆虫)系统发生的研究[M]. 北京: 科学出版社, 2008: 1-405
- [3] Hennig W. Die Stammesgeschichte der Insekten [M]. Frankfurt am Main: Waldemar Kramer, 1969
- [4] Štys P, Zrzavý J. Phylogeny and classification of extant Arthropoda: review of hypotheses and nomenclature. Eur J Entomol, 1994, 91: 257-75
- [5] Yin WY. New considerations of systematics of Protura [C]// Proceedings of XX international congress of entomology. Firenze, 1996: 60
- [6] Luan YX, Mallatt JM, Xie RD, et al. The phylogenetic positions of three basal-hexapod groups (Protura, Diplura, and Collembola) based on ribosomal RNA gene sequences. Mol Biol Evol, 2005, 22(7): 1579-92
- [7] Dallai R, Mercati D, Carapelli A, et al. Sperm accessory microtubules suggest the placement of Diplura as the sister-group of Insecta s.s.. Arth Struct Dev, 2011, 40: 77-92
- [8] 尹文英. 中国动物志: 原尾纲[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 1-510
- [9] 尹文英, 谢荣栋, 杨毅明, 等. 原尾纲重新分群的特征分析(六足总纲). 动物分类学报, 2002, 27: 649-58
- [10] Szeptycki A. Checklist of the world Protura. Acta Zool

- Cracov, 50B, 2007, (1): 5-210
- [11] Börner C. Zur Systematik der Hexapoden. *Zool Anz*, 1904, 27: 511-33
- [12] Yosii R. Critical check list of the Japanese species of Collembola. *Contr Biol Lab Kyoto Univ*, 1977, 25: 141-70
- [13] D'Haese CA. Morphological appraisal of Collembola phylogeny with special emphasis on Poduromorpha and a test of the aquatic origin hypothesis. *Zool Scr*, 2003, 32: 563-86
- [14] Deharveng L. Recent advances in Collembola systematics. *Pedobiologia*, 2004, 48: 415-33
- [15] 熊燕, 栾云霞. 跳虫系统进化的研究进展. *生命科学*, 2007, 19(2): 239-44
- [16] 高艳. 弹尾纲系统分类学与土壤动物应用生态学研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2007: 1-99
- [17] Koch M. Diplura [M]// Resh VH, Cardé RT. *Encyclopedia of insects*. 2nd ed. San Diego: Academic Press, 2009: 281-3
- [18] 谢荣栋. 中国双尾虫的区系和分布[M]//尹文英. *中国土壤动物*. 北京: 科学出版社, 2000: 287-93
- [19] Massoud Z, Rapoport EH. *Collemboles isotomides d'Amerique du Sud*. *Biologie de l'Amerique Australe*, CNRS, Paris, 1968, 4: 267-88
- [20] Bitsch C, Bitsch J. The phylogenetic interrelationships of the higher taxa of apterygote hexapods. *Zool Scr*, 2000: 29: 131-56
- [21] Kukalová-Peck J. New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). *Can J Zool*, 1987, 65: 2327-45
- [22] Koch M. Monophyly and phylogenetic position of the Diplura (Hexapoda). *Pedobiologia*, 1997, 41: 9-12
- [23] Silvestri F. Descrizione di un genere di insetti apterigoti, rappresentante di un novo ordine. *Boll Zool Portici*, 1907, 1: 296-311
- [24] Berlese A. *Monografia dei Myrientomata* [M]. Reida, 1909, 6: 1-182
- [25] Börner C. Die Phyligenetische Bedeutung der Protura. *Biol Zentralblatt*, 1910, 30: 636-41
- [26] Tuxen SL. The systematic position of entognathous Apterygotes. *Anal Esc Nac Cienc Biol Mexico*, 1968, 17: 65-79
- [27] Kristensen NP. Phylogeny of insect orders. *Ann Rev Entomol*, 1981, 26: 135-57
- [28] 尹文英. 原尾虫系统发生新概念及其起源与分类地位的探讨. *中国科学B辑*, 1983, 8: 697-706
- [29] 尹文英, 谢荣栋, 栾云霞. 从弹尾纲和原尾纲的亲缘关系质疑缺尾纲(=近昆虫纲)的有效性(六足总纲). *昆虫学报*, 2004, 47(6): 821-9
- [30] Dallai R. Are Protura really insects [M]// Simonetta AM, Morris SC. *The early evolution of Metazoa and the significance of problematical taxa*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991: 263-9
- [31] Baccetti B. *Comparative spermatology in insect taxonomy and phylogeny*[C]//XX International Congress of Entomology. Firenze, Italy, 1996: 18-23
- [32] Kristensen NP. Phylogeny of extant hexapods [M]// CSIRO. *The insects of Australia*. Vol. 1: a textbook for students and research workers. 2nd ed. Carlton: Melbourne University Press, 1991: 125-40
- [33] Manton SM. The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part 10. Locomotory habits, morphology and evolution of the hexapod classes. *Zool J Linnean Soc*, 1972, 51: 203-400
- [34] Nardi F, Spinsanti G, Boore JL, et al. Hexapoda origins: monophyletic or paraphyletic? *Science*, 2003, 299: 1887-9
- [35] Cook CE, Yue QY, Akam M. Mitochondrial genomes suggest that hexapods and crustaceans are mutually paraphyletic. *Proc R Soc B: Biol Sci*, 2005, 272: 1295-304
- [36] Carapelli A, Liò P, Nardi F, et al. Phylogenetic analysis of mitochondrial protein coding genes confirms the reciprocal paraphyly of Hexapoda and Crustacea. *BMC Evol Biol*, 2007, 7(Suppl 2): S8
- [37] Chen WJ, Bu Y, Carapelli A, et al. The mitochondrial genome of *Sinentomon erythranum* (Arthropoda: Hexapoda: Protura): an example of highly divergent evolution. *BMC Evol Biol*, 2011, 11: 246
- [38] Bu Y, Yin WY. The Protura from Xinjiang, Northwestern China. *Zootaxa*, 2007, 1437: 29-46
- [39] Bu Y, Yin WY. Occurrence of *Nosekiella* and *Nienna* (Protura, Nipponentomidae) in China. *Ann Soc Entomol France*, 2008, 44(2): 201-7
- [40] Bu Y, Yin WY. The Protura from Liupan Mountain, northwest China. *Acta Zootax Sin*, 2010, 35(2): 278-86
- [41] Bu Y, Shrubovych J, Yin WY. Two new species of genus *Hesperentomon* Price, 1960 (Protura, Hesperentomidae) from Northern China. *Zootaxa*, 2011, 2885: 55-64
- [42] Shrubovych J. Two new species of the genus *Baculentulus* from the Russian Far East (Protura: Acerentomidae, Berberentulinae). *Zootaxa*, 2010, 2619: 39-48
- [43] Nakamura O. Taxonomic revision of the family Eosentomidae (Hexapoda: Protura) from Japan. *Zootaxa*, 2010, 2701: 1-109
- [44] Szeptycki A. The taxonomy of Protura: Present status and future problems. *Pedobiologia*, 2002, 46: 209-14
- [45] Bellinger PF, Christiansen KA, Janssens F. Checklist of the Collembola of the world. [1996-2011][EB/OL]. <http://www.collembola.org>
- [46] Hogg ID, Hebert PDN. Biological identification of springtails (Hexapoda: Collembola) from the Canadian Arctic, using mitochondrial DNA barcodes. *Can J Zool*, 2004, 82: 749-54
- [47] Potapov MB, Bu Y, Huang CW, et al. Generic switch-over during ontogenesis in *Dimorphacanthella* gen. n. (Collembola, Isotomidae) with barcoding evidence. *Zookeys*, 2010, 73: 13-23
- [48] Zhao LJ, Tumura H, Ke X. Tentative checklist of Collembolan species from China (insect). *Publications of the Itako Hydrobiological Station*, 1997, 9: 15-40
- [49] Sendra A. Synopsis of described Diplura of the world. [2006-9-12][EB/OL]. <http://insects.tamu.edu/research/collection/hallan/Arthropoda/Insects/Diplura/Family/Diplura1.htm>
- [50] 栾云霞, 卜云, 谢荣栋. 基于形态和分子数据订正黄副

- 铗蚋的一个异名(双尾纲, 副铗蚋科). 动物分类学报, 2007, 32(4): 1006-7
- [51] Huang FS. A new genus and species of Japygidae (Diplura: Japygidae: Gigasjapyginae) from China. *Orient Insects*, 2001, 35: 49-54
- [52] Wheeler WC, Whiting M, Wheeler QD, et al. The phylogeny of the extant Hexapod Orders. *Cladistics*, 2001, 17: 113-69
- [53] Bitsch J, Bitsch C, Bourgoin T, et al. The phylogenetic position of early hexapoda lineages: morphological data contradict molecular data. *Syst Entomol*, 2004, 29: 433-40
- [54] Giribet G, Edgecombe GD, Carpenter JM, et al. Is Ellipura monophyletic? A combined analysis of basal hexapod relationships with emphasis on the origin of insects. *Org Divers Evol*, 2004, 4: 319-40
- [55] Shao HG, Zhang YP, Xie RD, et al. Mitochondrial cytochrome b sequences variation of Protura and molecular systematics of Apterygota. *Chn Sci Bull*. 1999, 44(22): 2031-6
- [56] Carapelli A, Frati F, Nardi F, et al. Molecular phylogeny of the apterygoten insects based on nuclear and mitochondrial genes. *Pedobiologia*, 2000, 44: 361-73
- [57] Nardi F, Carapelli A, Fanciulli PP, et al. The complete mitochondrial DNA sequence of the basal hexapod *Tetrodontophora bielanensis*: evidence for heteroplasmy and tRNA. *Mol Biol Evol*, 2001, 18: 1293-304
- [58] Giribet G, Ribera C. A review of arthropod phylogeny: New data based on ribosomal DNA sequences and direct character optimization. *Cladistics*, 2000, 16: 204-31
- [59] Kjer KM. Aligned 18S and insect phylogeny. *Syst Biol*, 2004, 53: 506-14
- [60] Mallatt J, Giribet G. Further use of nearly complete 28S and 18S rRNA genes to classify Ecdysozoa: 37 more arthropods and a kinorhynch. *Mol Phylogenet Evol*, 2006, 40: 772-94
- [61] Gao Y, Bu Y, Luan YX. Phylogenetic relationships of basal Hexapods reconstructed from nearly complete 18S and 28S rRNA gene sequences. *Zool Sci*, 2008, 25: 1139-45
- [62] Xiong Y, Gao Y, Yin WY, et al. Molecular phylogeny of Collembola inferred from ribosomal RNA genes. *Mol Phylogenet Evol*, 2008, 49: 728-35
- [63] Regier JC, Shultz JW, Kambic RE. Pancrustacean phylogeny: hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic. *Proc R Soc B: Biol Sci*, 2005, 272: 395-401
- [64] Regier JC, Shultz JW, Ganley ARD, et al. Resolving arthropod phylogeny: Exploring phylogenetic signal within 41 kb of protein-coding nuclear gene sequence. *Syst Biol*, 2008, 57(6): 920-38
- [65] Dunn CW, Hejnol A, Matus DQ, et al. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. *Nature*, 2008, 452(7188): 745-49
- [66] Regier JC, Shultz JW, Zwick A, et al. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature*, 2010, 463: 1079-83
- [67] Meusemann K, von Reumont BM, Simon S, et al. A phylogenomic approach to resolve the arthropod tree of life. *Mol Biol Evol*, 2010, 27(11): 2451-64
- [68] Machida R, Takahashi I. Rearing technique for proturans (Hexapoda: Protura). *Pedobiologia*, 2003, 48: 227-9
- [69] Machida R. Evidence from embryology for reconstructing the relationships of Hexapod basal clades. *Arthropod Syst Phylogeny*, 2006, 64(1): 95-104
- [70] Dallai R, Mercati D, Bu Y, et al. The spermatogenesis and sperm structure of *Acerentomon microrhinus* (Protura, Hexapoda) with considerations on the phylogenetic position of the taxon. *Zoomorphology*, 2010, 129: 61-80