

# 水生肉食亚目 (Hydradephaga) 系统发育学研究简论

习欠云\* 王珣章<sup>2</sup>

(1. 华南农业大学动物科学学院 广州 510642; 2. 中山大学生命科学学院 广州 510275)

**The simple exposition of phylogenetic study in Hydradephaga.** XI Qian-Yun<sup>1\*</sup>, WANG Xun-Zhang<sup>2</sup>  
(1. College of Animal Science, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China; 2. School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China)

**Abstract** Hydradephaga belonging to the Coleoptera, is a kind of true water beetles with aquatic flesh-eating habits. In the classification system in the true water beetles, there are three hypotheses, one is suborder Adephaga at the base of the system, the second is suborder Polyphaga at the base, and the third is suborder Myxophaga at the base. More recent studies tend to the first hypothesis. At present, Hydradephaga are about 5 500 species, more than 200 genera, with 8 families. Although the phylogenetic relationships of Hydradephaga have been extensively studied, the view is not uniform. There are three representative hypothesis, first, Gyrinidae is at the base of the system, followed by Dytiscidae, Amphizoidae, Hygrobiidae, Noteridae and Haliplidae; Second, Haliplidae is at the base; Third, Gyrinidae is at the base, followed by Haliplidae and Dytiscoidea, of which is made up of Dytiscidae, Amphizoidae, Hygrobiidae and Noteridae. At present, according to the morphological and molecular classification methods, the third hypothesis is more than representative in the classification system of Hydradephaga, and also supports a hypothesis which their ancestors as a monophyletic groups is from land.

**Key words** Hydradephaga, phylogeny, classification

**摘 要** 水生肉食亚目 (Hydradephaga) 属于鞘翅目 Coleoptera, 是一类具有水生习性的食肉性真正水生甲虫 (True water beetles)。在真正水生甲虫的系统分类中存在三种假说, 一种是肉食亚目 (Adephaga) 位于该系统的基部, 一种是多食亚目 (Polyphaga) 位于该系统基部, 第三种是藻食亚目 (Myxophaga) 位于该系统基部。最近研究结果更多倾向第一种假说。目前水生肉食亚目大约有 5 500 个种, 200 多个属, 含 8 个科。水生肉食亚目的科间水平系统发育关系虽被广泛研究, 但观点仍不统一。有代表意义的有三个假说, 一是鼓甲科 (Gyrinidae) 位于系统基部, 接下来是龙虱科 (Dytiscidae)、两栖甲科 (Amphizoidae)、水甲科 (Hygrobiidae)、小粒龙虱科 (Noteridae) 与沼梭科 (Haliplidae); 二是沼梭科位于系统的基部; 三是鼓甲科位于系统的基部, 接下来是沼梭科和龙虱总科 (Dytiscoidea), 其中龙虱总科由两栖甲科、水甲科、龙虱科、小粒龙虱科组成。目前根据形态学的分类, 并结合分子系统学研究方法, 第三种假说更符合水生肉食亚目的系统分类, 也支持了水生肉食亚目作为一个单系, 其祖先来自陆生的假说。

**关键词** 水生肉食亚目, 系统发育学, 分类

## 1 真正水生甲虫的系统发育关系

鞘翅目 (Coleoptera) 大约有 350 000 多种<sup>[1]</sup>, 甲虫是一种完全变态的一类昆虫, 即它的发育周期为卵 - 幼虫 - 蛹 - 成虫。由于成年

虫体外面有一层坚硬的甲壳, 也叫鞘翅, 起重要保护作用, 因而习惯上称为甲虫 (Beetles)。甲

\* 通讯作者, E-mail: xqy0228@163.com

收稿日期: 2009-12-08, 修回日期: 2010-09-09

虫在地球上出现的比较早,据化石资料显示大约在早二迭世(大约 284 万年前)时期就已经出现了<sup>[1]</sup>。

虽然大多数甲虫是陆地生活的,但也有大约 10 000 左右的甲虫在它的发育周期的某个阶段或多个阶段生活在水中,而成虫生活在水中的数目相对要更多些。这些水生的鞘翅目甲虫又称水生甲虫(Water beetles)。真正的水生甲虫(True water beetles)在成虫阶段应该是完全或部分淹没在水中生活,但幼虫或蛹可以是陆生的或水生的,否则就认为仅与水有关的甲虫,如嗜植物水生甲虫(Phytophilous water beetles)、兼性水生甲虫(Facultative water beetles)、寄生水生甲虫(Parasitic water beetles)、假水生甲虫(False water beetles)以及海滨甲虫(Shore beetles)<sup>[2]</sup>。真正水生甲虫在进化过程中,它们是分批进入水生环境的<sup>[3,4,5]</sup>。从湖泊到海洋都有它们的足迹,彼此分化并定居在不同的生态环境中。并且长期的进化导致行为和形态差异巨大,小的不到 1 mm 而大的有 5 cm 长。

水生甲虫与人们的生活息息相关,不仅可以作为水质污染的一个有用的指示工具<sup>[6,7]</sup>,也能防控有害的水生植物,如控制外侵的水葫芦。此外来自水生肉食亚目的龙虱科能在水中食用孑孓而起到控制蚊子的作用。一些大的真正水生甲虫,如来自龙虱科的 *Cybister* 和 *Eretes*,以及来自 Hydrophilidae 的 *Hydrophilus* 在中国大陆、台湾和新几内亚成为餐馆的佳肴或成为食物的调味品,甚至有兹阴补肾的功效<sup>[7]</sup>。在香港或欧洲, *Cybister* 作为鱼缸内的观赏昆虫出售。在南韩或北韩,大的 *Cybister* 还是一种抽奖娱乐,又叫“朝鲜水甲游戏”<sup>[8]</sup>。

目前真正水生甲虫涵盖 3 个亚目:肉食亚目(Adephaga)、多食亚目(Polyphaga)和藻食亚目(Myxophaga)。Adephaga 多数属于食肉性,而水生肉食亚目属于该亚目的一类水生甲虫,为 Hydradephaga。多食亚目 Polyphaga 是鞘翅目中最大的一个亚目,大约有 85% 的种已被描述,它们多数属于植食性;Myxophaga 亚目是一

个数目小的亚目,目前发现的不到 100 个种,往往生活在岩壁湿生生物中、水上浮游物上或沙子的空隙中,以藻类为食。

有关这三个亚目的系统发育关系研究的不多,传统形态学分类有两种关系假说。一个假说是 Adephaga 与“Polyphaga + Myxophaga”形成姐妹关系<sup>[5,9,10]</sup>;另一个假说是 Polyphaga 与“Adephaga + Myxophaga”形成姐妹关系<sup>[12]</sup>。Crowson<sup>[10]</sup>根据幼虫 leg articles 的数目支持第一个假说,即 Polyphaga 与 Myxophaga 的关系更近。Klausnitzer<sup>[11]</sup>根据鞘翅的完整性、后翅的横脉数目以及后翅是折叠型还是反向包裹型进一步支持了这一假说。而 Lawrence 和 Newton<sup>[12]</sup>根据翅的结构以及颈骨消失情况支持了第二个假说,即 Polyphaga 是基本群。但是 Beutel<sup>[4]</sup>1995 年和 Beutel 和 Haas<sup>[9]</sup>2000 年的形态学分析又支持了第一个假说。随着分子系统发育学在昆虫分类上的广泛应用,Shull 等<sup>[13]</sup>2001 年根据 18S 核糖体 RNA 的全长序列,通过简约法、似然法以及距离法分析了 39 种肉食亚目和 13 种外类群。结果显示与前面两种假说不同,产生了第三种假说(Myxophaga + (Adephaga + Polyphaga)):即 Adephaga 恢复成单系,与 Polyphaga 形成姐妹关系,Myxophaga 位于系统的基部。2002 年 Caterino 等<sup>[14]</sup>也根据 18S 核糖体 DNA 序列分析了这三个亚目的系统关系,结论支持了第三种假说,Myxophaga 是基本群,各亚目形成单系。但 Hughes 等<sup>[15]</sup>2006 年根据形态学和分子发育学结合分析,结果又支持了第一个假说,即 Myxophaga 与 Polyphaga 形成姐妹关系。2007 年 Hunt 等<sup>[16]</sup>根据 18S rRNA 以及线粒体 16S rRNA、cox1 基因的混合数据信息,分析 1 880 种四个亚目(Adephaga、Myxophaga、Polyphaga 和 Archostemata)而获得系统树,结果也与第一个假说相符。而 Maddison 等<sup>[17]</sup>2009 年根据 18S 和 28S 核糖体 DNA,应用贝叶斯和简约法分析了涵盖 4 个亚目的 77 个种,其中 60 种 Adephaga 4 种 Archostemata 3 种 Myxophaga 和 10 种 Polyphaga,结果显示 Adephaga 和

Polyphaga 形成姐妹关系,而 Archostemata 和 Myxophaga 位于系统的基部。结果又与第三种假说一致。

这种结论不一致的原因与选择的分析标记有关。在形态学分类中得到了更多支持的是第一种假说;而在分子系统发育学分类中存在第三种假说,而这一假说均来源于核苷酸序列的信息分析,有意思的是当用核苷酸序列与线粒体基因序列结合分析又支持了第一种假说。结论显示了当分析的信息量大时获得的结果与第一种假说相符,也预示了目前三种亚目间的系统关系更趋向于第一种假说。

## 2 水生肉食亚目的系统关系

目前水生肉食亚目大约有 200 多个属,8 科 5 500 个种。最大的科是龙虱科 (Dytiscidae),含 9 个亚科,175 个属,约 4 000 个种,目前科内关系不明确;鼓甲科 (Gyrinidae) 是这个亚目的第二大科,含 13 个属,约 1 000 个种,科内关系较明确<sup>[18]</sup>。另外几个科如小粒龙虱科 (Noteridae) 14 个属,270 个种,科内关系较明确,其中有些亚科形成稳定的单系,如 Phreatodytinae,6 个种全部集居在日本浅海;沼梭科 (Haliplidae) 5 个属,220 个种,形成单系;水甲科 (Hygrobiidae) 6 个种,形成单系;两栖甲科 (Amphizoidae) 6 个种,形成单系;Aspidyriscidae 2 个种<sup>[19]</sup>,形成单系;最近描述的一个科 Meruidae 1 个种<sup>[20]</sup>,Bayesian 和 Parsimony 分析发现该科与 Noteridae 为姐妹关系<sup>[1]</sup>。

Hydradephaga 的科间水平的系统发育关系已经被广泛研究,但目前并没有一个明确的统一观点<sup>[21,22]</sup>。在形态学研究中,有依据头部结构来研究;也有用胸骨或肌肉组织来研究的;还有用雌性腹部的结构来分析的;用腹部叶脉分析的;用幼虫形态分析的;用染色体结构分析的;用防御腺分析的。从以上分析结果中,有代表意义的有三个系统发育假说,第一个假说来自 Baehr<sup>[23]</sup>:鼓甲科 (Gyrinidae) 位于基部,与其它科形成姐妹群,接下来分化的依次是龙虱

科 (Dytiscidae),两栖甲科 (Amphizoidae),水甲科 (Hygrobiidae),小粒龙虱科 (Noteridae) 与沼梭科 (Haliplidae),其中后两者为姐妹群,位于分支的内部。第二个系统发育树假说来自 Kavanaugh<sup>[21]</sup>:与前一系统发育树显著差异的是沼梭科 (Haliplidae) 位于树的基部,与其它科形成姐妹群,接下来是两栖甲科 (Amphizoidae),鼓甲科 (Gyrinidae) 与水甲科 (Hygrobiidae) 形成姐妹关系,龙虱科 (Dytiscidae) 与小粒龙虱科 (Noteridae) 为姐妹群。第三个假说来自 Beutel<sup>[4]</sup>:鼓甲科 (Gyrinidae) 位于树的基部,与其它科形成姐妹群,接下来是沼梭科 (Haliplidae),龙虱总科 (Dytiscoidea) (由两栖甲科 (Amphizoidae)、水甲科 (Hygrobiidae)、龙虱科 (Dytiscidae) 和小粒龙虱科 (Noteridae) 组成,其中水甲科 (Hygrobiidae) 与龙虱科 (Dytiscidae) 为姐妹群,两栖甲科 (Amphizoidae) 位于总科的基部。这种单系的龙虱总科 (Dytiscoidea) 是 Bell (1966)<sup>[24]</sup>根据甲虫生活习性和形态特征首次提出并认为 Noteridae、Amphizoidae、Hygrobiidae 和 Dytiscidae 的共同祖先完成了一个独立的水生习性入侵过程。Beutel (1995)<sup>[4]</sup>根据甲虫的幼虫和成虫的形态特征和在河流、池塘岸边的生活习性,提出了肉食亚目 (Adephaga) 三个独立的水生习性入侵过程,最早是 Gyrinidae,接下来是 Haliplidae 和 Dytiscoidea。

在分子发育学研究中,Ribera 等<sup>[25]</sup>2002 年利用全长 18S rRNA 分析了 Hydradephaga 的 84 个种,涵盖了除 Meruidae 外的 7 个科,结果显示 Hydradephaga 是一个单系,Gyrinidae 位于该系的基部,接下来是 Haliplidae,Noteridae,Amphizoidae 和 Hygrobiidae + Dytiscidae,其中 Hygrobiidae 和 Dytiscidae 是姐妹关系,后四个科形成总科。但 Dytiscidae 科内关系不明确,属间关系较清楚。其他科均形成单系。Ribera 等<sup>[19]</sup>2002 年根据形态学分析了 Aspidyriscidae 的系统关系,结果显示 Aspidyriscidae 与 (Hygrobiidae + Dytiscidae) 形成姐妹关系,整个系统关系是 (Gyrinidae + (Haliplidae

(Noteridae + (Amphizoidae + (Aspidytidae (Hygrobiidae, Dytiscidae))))), Aspidytidae 归类于 Dytiscoidea 总科。Balke 等<sup>[26]</sup>2005 年利用形态学和分子标记(6 个核苷酸和线粒体基因)建立了一个最优树(Noteridae + (Hygrobiidae + ((Aspidytidae + Amphizoidae) + Dytiscidae))), Aspidytidae 与 Amphizoidae 形成姐妹关系。单独分子系统分类也获得了该结果,但单独形态学分类中 Hygrobiidae 与 Dytiscidae 是姐妹关系。当去除第三外显子的信息后的氨基酸编码信息所建的树与形态学分类一致。Balke 等<sup>[20]</sup>2008 年利用 COI、Cytb 以及 18SrRNA 等标记,贝叶斯法分析 Meruidae 的系统中,Aspidyridae 与 Amphizoidae 形成姐妹群,整个系统关系是((Meruidae + Noteridae) + (Dytiscidae + (Aspidyridae + Amphizoidae)))。所有科形成单系,其中除去 Meruidae 外,其余科间系统关系与 Balke 等<sup>[26]</sup>2005 报道的一致,(Aspidyridae + Amphizoidae)与 Dytiscidae 形成姐妹关系。Meruidae 归属于 Dytiscoidea 总科,这点与 Beutel 等<sup>[27]</sup>2006 年报道结果也一致。Xi 等<sup>[18]</sup>2008 年利用线粒体 DNA 对 37 个序列数据矩阵进行分析,其中含 35 个水生肉食亚目和 2 个外围群序列,应用密码子位点特异性模型分成不同的数据模块,结果显示来自第二密码子数据模块的 ML 分析获得了理想的拓扑结构树,与 Balke 等 2005 年<sup>[26]</sup>提出的分类有高度一致的拓扑结构:(Ptilidae + (Gyrinidae (Halipidae + (Hygrobiidae + Noteridae) + (Aspidytidae + (Amphizoidae + Dytiscidae))))))。Hydradephaga 恢复成一单系,Gyrinidae 位于树的基部,Dytiscidae, Hygrobiidae, Noteridae 和 Amphizoidae 形成了 Dytiscoidea 总科,并恢复成一单系。Hygrobiidae 和 Noteridae 形成姐妹群位于 Dytiscoidea 总科的基部。Aspidytidae 与 Amphizoidae + Dytiscidae 形成姐妹群,Amphizoidae 与 Dytiscidae 形成姐妹群。Dytiscoidea 总科内的各科均恢复成了单系。结果进一步支持了 Beutel<sup>[4]</sup>于 1995 年对水生肉食亚目的系统发育

的第三种假说。

### 3 结语

许多分子标记(DNA)现在被广泛地用于昆虫分子系统学的研究。DNA 标记不仅适合于数量小的昆虫标准,还适合储藏的、干的或旧的样品。选择合适的分子标记片段是昆虫分子系统学研究的关键所在,不同的标记得到的分类结果不同<sup>[14-17, 20, 25, 26]</sup>。核酸分子标记基因种类很多,目前线粒体 DNA、核糖体 DNA、叶绿体 DNA、卫星 DNA、微卫星 DNA 和核蛋白编码基因等特征基因作为分子标记被广泛用于生物类群的分类鉴定和系统发育研究中,其中线粒体 DNA<sup>[28]</sup>、核糖体 DNA 多个标记基因在昆虫的分子系统研究中的应用最广。

有关科间水平的关键问题是 Hydradephaga 的基部是哪个科<sup>[29]</sup>? Hydradephaga 的祖先是水生还是陆生?紧靠 Gyrinidae 的是哪个科?根据形态学的分类,并结合分子系统学研究方法,现基本就上述问题达成共识:第三种假说更符合 Hydradephaga 的系统分类。鼓甲科(Gyrinidae)位于树的基部,与其它科形成姐妹群,接下来是沼梭科(Halipidae),其它形成龙虱总科(Dytiscoidea)。Beutel<sup>[4]</sup>(1995)认为 Hydradephaga 的祖先来自陆生的,水生习性来自三个起源,依次进入水中的次序分别是鼓甲科(Gyrinidae),沼梭科(Halipidae),龙虱总科(Dytiscoidea),这一结果也得到了分子系统发育学上的支持。同样在形态学上也获得支持,如 Alarie 和 Bilton<sup>[30]</sup>2005 年根据幼虫的 17 个原始形态特征,比如 IX 腹节的原始 UR9 刚毛和尾突处的原始 Urd、Ure 和 Urf 微孔,采用简约法和 PAUP\* 软件分析,获得了最优简约树(CI = 0.66, RI = 0.66),Aspidytidae 位于龙虱总科(Dytiscoidea)的基部,整个龙虱总科(Dytiscoidea)为一单系,与沼梭科(Halipidae)形成姐妹关系,接下来是鼓甲科(Gyrinidae)与(Dytiscoidea + Halipidae)形成姐妹关系,系统发育树符合第三种假说<sup>[4]</sup>。但是 Shull 等<sup>[13]</sup>2001 年根据 18S 核糖体 RNA 全长的序列分析

Adephaga 的系统关系 ,Adephaga 被分成两个分支 ,陆生 Geadephaga 和 水生 Hydradephaga ,同时 Hydradephaga 形成单系。这种形成单系的水生 Hydradephaga 说明了肉食亚目进入水环境是由一个祖先入侵的 ,与目前由三个祖先进入水环境的假说相矛盾。有意思的是 2009 年 Maddison 等<sup>[17]</sup> 根据环境进化的非限制分析 (Unconstrained analyses) 结果却认为肉食亚目是水生并过渡到陆生的 ,且限制性分析 (Analyses constrained) 结果也支持了这一论断 ,并推断肉食亚目的水生习性可能存在两个起源。

总之目前多数研究结果还是支持了在真正水生甲虫的三个亚目中肉食亚目 Adephaga 位于系统关系的基部 ,更趋向于第一种假说。同时属于肉食亚目的水生肉食亚目 Hydradephaga 的祖先来自于陆生 ,其水生习性为同一起源的说法。

#### 参 考 文 献

- Lawrence J. F. , Hastings A. M. , Dallwitz M. J. , *et al.* Beetles of the World: A Key and Information System for Families and Subfamilies. CD-ROM , Version 1.0 for MSWindows. CSIRO Publishing , Melbourne. 1999.
- Dudgeon D. Tropical Asian Streams: Zoobenthos , Ecology and Conservation. Hong Kong University Press. 1999. 1 ~ 844.
- Crowson R. A. The Biology of the Coleoptera. Academic Press , London:1981. 1 ~ 802.
- Beutel R. G. The Adephaga ( Coleoptera ): phylogenetic analysis and thoughts on the evolutionary history. In: Pakaluk T. , Slipinski S. A. ( eds. ). Biology , Phylogeny and Classification of Coleoptera. Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crouson , Warszawa Muzeum Instytut Zoologii PAN ,1995. 173 ~ 217.
- Beutel R. G. Über phylogenese und evolution der Coleoptera ( Insecta ) , insbesondere der Adephaga. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* , 1997 , **31**: 1 ~ 164.
- Balke M. , Hendrich L. , Foster G. N. Water beetles and EIAs: Southeast asian projects. *Species* ,1997 , **29**: 54.
- Jäch M. A. , Dietrich F. , Raunig B. Rote Liste der Zwergwasserkäfer ( Hydraenidae ) und Krallenkäfer ( Elmidae) Österreichs ( Insecta: Coleoptera ). In Zülka R. M. ( ed. ). Rote Listen gefährdeter Tiere Österreichs. Checklisten , Gefährdungsanalyse , Handlungsbedarf. Part 1: Säugetiere , Vögel , Heuschrecken , Wasserkäfer , Netzflügler , Schnabelfliegen , Tagfalter ( Grüne Reihe des Lebensministeriums , Vol. 14/1 ). Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft , Umwelt und Wirtschaft , Wien: 2005. 211 ~ 284.
- Pemberton R. W. The Korean water beetle game. *Pan-Pacific Entomologist* , 1990 **66**: 172 ~ 174.
- Beutel R. G. , Haas F. Phylogenetic relationships of the suborders of Coleoptera ( Insecta ). *Cladistics* , 2000 , **16**: 103 ~ 141.
- Crowson R. A. The Biology of the Coleoptera. Academic Press , London. 1981. 1 ~ 802.
- Klausnitzer B. Probleme der Abgrenzung von Unterordnungen bei den Coleoptera. *Entomologische Abhandlungen staatliches Museum für Tierkunde in Dresden* , 1975 , **40**: 269 ~ 275.
- Lawrence J. F. , Newton A. F. Evolution and classification of beetles. *Annual Review of Ecology and Systematics* , 1982 , **13**: 261 ~ 290.
- Shull V. L. , Vogler A. P. , Baker M. D. , *et al.* Sequence alignment of 18S ribosomal RNA and the basal relationships of adephagan beetles: evidence for monophyly of aquatic families and the placement of Trachypachidae. *Systematic Biology* , 2001 , **50**( 6 ): 945 ~ 969.
- Caterino M. S. , Shull V. L. , Hammond P. M. , *et al.* Basal relationships of Coleoptera inferred from 18S rDNA sequences. *Zoologica Scripta* , 2002 , **31**( 1 ): 41 ~ 49.
- Hughes J. , Longhorn S. J. , Theodorides K. , *et al.* Dense taxonomic EST sampling and its applications for molecular systematics of the Coleoptera ( Beetles ). *Molecular Biology and Evolution* , 2006 , **23**( 2 ): 268 ~ 278.
- Hunt T. , Bergsten J. , Levkanicova Z. , *et al.* A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation. *Science* , 2007 , **318**( 5 858 ): 1 913 ~ 1 916.
- Maddison D. R. , Moore W. , Baker M. D. , *et al.* Monophyly of terrestrial adephagan beetles as indicated by three nuclear genes ( Coleoptera: Carabidae and Trachypachidae ). *Zoologica Scripta* , 2009 , **38**: 43 ~ 62.
- Xi Q. Y. , Deng R. Q. , Wang J. W. , *et al.* Phylogeny of Gyrinidae and Hydradephaga ( Insecta: Coleoptera ) based on COI gene: a case study using codon ~ partitioning schemes in phylogenetic tree reconstruction. *Acta Entomologica Sinica* , 2008 , **51**( 2 ): 166 ~ 181.
- Ribera I. , Beutel R. G. , Balke M. , *et al.* Discovery of Aspidytidae , a new family of aquatic Coleoptera. *Proceedings*

- of the Royal Society of London , Ser. B , 2002 , **269** : 2 351 ~ 2 356.
- 20 Balke M. , Ribera I. , Beutel R. , et al. Systematic placement of the recently discovered beetle family Meruidae ( Coleoptera : Dytiscoidea ) based on molecular data. *Zoologica Scripta* , 2008 , **37** ( 6 ) : 647 ~ 650.
- 21 Kavanaugh D. H. A systematic review of amphizoid beetles ( Amphizoidae : Coleoptera ) and their phylogenetic relationships to other Adephaga. *Proceedings of the California Academy of Sciences* , 1986 , **44** ( 6 ) : 67 ~ 109.
- 22 Beutel R. G. Phylogenetic analysis of Adephaga ( Coleoptera ) based on characters of the larval head. *Systematic Entomology* , 1993 , **18** : 127 ~ 147.
- 23 Baehr M. Vergleichende untersuchungen am skelett und an der coxalmuskulatur des prothorax der Coleoptera , ein Beitrag zur Klärung der phylogenetischen Beziehungen der Adephaga ( Coleoptera , Insecta ) . *Zoologica* , 1979 , **44** ( 4 ) : 1 ~ 76.
- 24 Bell R. T. Trachypachus and the origin of the Hydradephaga ( Coleoptera ) . *The Coleopterists Bulletin* , 1966 , **20** : 107 ~ 112.
- 25 Ribera I. , Hogan J. E. , Vogler A. P. Phylogeny of Hydradephagan water beetles inferred from 18S rRNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* , 2002 , **23** ( 1 ) : 42 ~ 62.
- 26 Balke M. , Ribera I. , Beutel R. G. The systematic position of Aspidytidae , the diversification of Dytiscoidea ( Coleoptera , Hydradephaga ) and the phylogenetic signal of third codon positions. *Blackwell Verlag , Berlin , JZS* , 2005 , **43** ( 3 ) : 223 ~ 242.
- 27 Beutel R. G. , Balke M. , Steiner W. E. On the systematic position of Meruidae ( Coleoptera , Adephaga ) and the phylogeny of the smaller hydradephagan families. *Cladistics* , 2006 , **22** : 102 ~ 131.
- 28 张亚平 , 施立明. 动物线粒体 DNA 多态性的研究概况. *动物学研究* , 1992 , **13** : 289 ~ 298.
- 29 Beutel R. G. , Roughley R. E. Phylogenetic analysis of Gyrinidae based on characters of the larval head ( Coleoptera : Adephaga ) . *Entomologica Scandinavica* , 1994 , **24** : 459 ~ 468.
- 30 Alarie Y. , Bilton D. T. Larval morphology of Aspidytidae ( Coleoptera : Adephaga ) and its phylogenetic implications. *Annals of the Entomological Society of America* , 2005 , **98** , 417 ~ 430.