2001, **357**(1): 65~72.

28 Weill M., Fort P., Berthomieu A., Dubois M. P., Pasteur N., *et al*. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 2002, **269**(1 504): 2 007~2 016.

29 Muéro A., Pralavorio M., Bride J. M., Fournier D. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1994, **91**(13): 5 922~5 926.

30 Walsh S. B., Dolden T. A., Moores G. D., Kristensen M., Lewis T., *et al*. *Biochem. J.*, 2001, **359**(2): 175~181.

31 Vontas J. G., Hejazi M. J., Hawkes N. J., Cosmidis N., Loukas M., *et al*. *Insect Mol. Biol.*, 2002, **11**(4): 329~336.

32 Holt R. A., Subramanian G. M., Halpern A., Sutton G. G., Charlab R., *et al*. *Science*, 2002, **298**(5 591): 129~149.

33 Weill M., Malcolm C., Chandre F., Mogensen K., Berthomieu A., *et al*. *Insect Mol. Biol.*, 2004, **13**(1): 1~7.

34 Cui F., Raymond M., Berthomieu A., Alout H., Weill M., *et al*. *J. Med. Entomol.*, 2006, **43**(5): 878~883.

35 Nabeshima T., Mori A., Kozaki T., Iwata Y., Hidoh O., *et al*. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 2004, **313**(3): 794~801.

36 Hosie A. M., Aronstein K., Sattelle D. B., ffrench-Constant R. H. *Trends Neurosci.*, 1997, **20**(2): 578~583.

37 Thompson M., Steichen J. C., ffrench—Constant R. H. *FEBS Lett.*, 1993, **325**(3): 187~190.

38 ffrench-Constant R. H., Pittendrigh B., Vaughan A., Anthony N. *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. B*, 1998, **353**(1 376): 1 685~1 693.

39 Lund A. E., Narahashi T. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 1983, **20**(2): 203~216.

40 Soderlund D. M., Knipple D. C. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 2003, **33**(6): 563~577.

41 Martinez-Torres D., Chandre F., Williamson M. S., Darriet F., Berge J. B., *et al*. *Insect Mol. Biol.*, 1998, **7**(2): 179~184.

42 Enayati A. A., Vatandoost H., Ladonni H., Townson H., Hemingway J. *Med. Vet. Entomol.*, 2003, **17**(2): 138~144.

43 Ranson H., Jensen B., Vulule J. M., Wang X., Hemingway J., *et al*. *Insect Mol. Biol.*, 2000, **9**(5): 491~497.

44 Iiileyap H. U., Alptekin D., Kasap H., Kasap M. J. *Med. Entomol.*, 2002, **39**(6): 870~874.

45 Brengues C., Hawkes N. J., Chandre F., McCarroll L., Duchon S., *et al*. *Med. Vet. Entomol.*, 2003, **17**(1): 87~94.

46 Qiao C. L., Raymond M., *Heredity*, 1995, **74**(4): 339~345.

47 Newcomb R. D., Campbell, P. M., Ollis. D. J., Cheah E., Russell R. J., *et al*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* USA 1997, **94**(14): 7 464~7 468.

48 Cui F., Qu H., Cong J., Liu X. L., Qiao C. L. *Fealer. Am. Soc. Exper. Biol. J.*, 2007, **21**. (in press).

49 David J., Strode C., Vontas J., Nikou D., Vaughan A., *et al*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2005, **102**(11): 4 080~4 084.

脉翅总目系统发育研究进展*

刘星月 李文亮 杨 定**

(中国农业大学昆虫学系 北京 100094)

Research advances in phylogeny of Neuropterida. LIU Xing-Yue, LI Wen-Liang, YANG Ding** (*Department of Entomology, China Agricultural University*, Beijing 100094, China)

Abstract Neuropterida is one of the oldest groups within Holometabola. The taxonomic and phylogenetic research on Neuropterida is a key to the study on the origination and evolution of Holometabola. At present, the systematic status, phylogenetic relationships among orders, families, genera, and species of Neuropterida are summarized. The recent research advances in phylogeny of Neuropterida are introduced, including the latest viewpoints based on the morphological and molecular data. Main problems in the phylogenetic research of Neuropterida are pointed out to be paid special attention in the future studies.

Key words Neuropterida, Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera, phylogeny

* 国家自然科学基金项目 (No. 30225009, 30370174, 30200025, 30430100)。本文为《昆虫知识》编委会特邀稿。

** 通讯作者, yangding@cau.edu.cn 或 dyangcau@yahoo.com.cn

收稿日期: 2007-01-22, 修回日期: 2007-03-14

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n

摘　要　脉翅总目是全变态类昆虫中起源较早的古老类群之一，有关该类群的分类及系统发育研究对阐明全变态类昆虫的起源演化具有重要意义。文章就脉翅总目的系统地位、目级阶元、科级阶元和属种级阶元的系统发育几个方面的研究进行综述，着重介绍近年来国内外取得的研究成果，其中包括基于形态和分子数据所得的最新系统发育假设。最后，对脉翅总目系统发育研究中尚未解决的主要问题进行归纳。

关键词　脉翅总目，蛇蛉目，广翅目，脉翅目，系统发育

脉翅总目 Neuropterida，又称大脉翅类，是广翅目 Megaloptera、蛇蛉目 Raphidioptera 和脉翅目 Neuroptera 这三类昆虫的合称，其种类数量相对较少，迄今全世界已知 6 500 余种。化石记录表明，脉翅总目早在距今约 2.65 亿年的古生代二叠纪早期就已出现[1]，故其被普遍认为是全变态类昆虫中最原始的类群之一。从脉翅总目相对较少的现生种数、间断的分布格局以及丰富的化石纪录来看，该类群进化发展中最辉煌的时期已经结束，现生类群一般是经历过漫长地质历史时期的孑遗类群，其中许多类群可以认为是珍贵的活化石；然而，这个古老的类群目前仍呈现出异乎寻常的形态和生物学多样性[2]。因此，脉翅总目系统分类及系统发育的研究对阐明全变态类昆虫的起源演化，乃至整个昆虫纲的系统演化都具有重要意义。

近年来，随着支序系统学理论的发展和逐步完善，以及分子系统学的普及应用，基于形态或分子数据的脉翅总目各级分类阶元的系统发育研究被相继报道。随着研究的逐步深入，在脉翅总目系统发育研究领域中，一些颇具争议且难以解决的问题得到越来越多学者的关注与研究，并且部分研究目前已取得了初步进展。本文拟对近年来脉翅总目系统发育的研究进行回顾与综述，以期展示该研究领域当今最新的研究进展，并对目前仍存在的问题进行归纳，便于把握今后的研究方向。

1　脉翅总目的系统地位

普遍观点认为，脉翅总目为一好的单系群，共有衍征有：幼虫捕食性；翅基部中片不分开；后胸后背片中央通常分开；翅和身体上有 2 个相互关联可能具有发声功能的构造；第 1 腹节背板有 1 条倒“Y”形缝；第 1 腹节气门的侧前内脊与后胸叉骨之间相连；产卵器的第 3 产卵瓣背面相互愈合，并具内肌；前胃具不成对的支囊；以及相似的脑中枢神经分泌细胞[1, 3, 4]。

目前，关于脉翅总目在全变态类昆虫中的系统地位主要有 2 种观点。第一种观点认为，鞘翅目是脉翅总目的姐妹群，共有衍征为：(1)成虫均具有外咽缝；(2)后翅的臀前区扩大；(3)雌虫产卵器鞘状；(4)幼虫侧单眼均为圆形；(5)十字形颈片肌肉退化[3, 5~9]。Afzelius 和 Dallai 根据精子轴突鞭毛的特征的研究认为脉翅总目与鞘翅目和捻翅目构成一个好的单系群[10]，一定程度上也反映了脉翅总目与鞘翅目近缘。近年来，一些针对全变态类昆虫目级阶元系统发育的分子系统学研究也表明，脉翅总目与鞘翅目具有姐妹群关系[11, 12]。另一种观点则认为，脉翅总目与大长翅类 Mecopterida 构成姐妹群关系[13]。过去，此观点得到的支持相对前者较少，然而，最近一些分子系统学研究再次表明了脉翅总目与大长翅类的姐妹群关系[14, 15]。综上可见，脉翅总目的系统地位仍然存在着一定争议，然而目前脉翅总目与鞘翅目的姐妹群关系仍然得到了越来越多的支持[16]，争议的产生则可能是由于部分研究中取样不全面或对于形态特征理解不同所造成的。那么，随着更全面的分子数据与形态数据相结合的综合分析的进行，将有助于阐明脉翅总目的系统地位。

2　脉翅总目目级阶元的系统发育

传统观点认为，在脉翅总目这 3 个目中，广翅目和蛇蛉目是 1 对姐妹群，其共有衍征为：卵巢葡萄状，卵巢管数量多、端滋式，具特殊的滋卵腔(见于蛇蛉目与广翅目泥蛉科中)；后胸后

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.n

侧片与带有表皮突的第 1 腹节后侧片紧连；第 2 腹节背片特化，端背片加厚；幼虫具外咽片（在广翅目泥蛉科中缺失，可能属于次生性丢失）；成虫具相似的清洁行为[3, 17]。同时，一些学者则认为广翅目和脉翅目是姐妹群。最早提出该假设的是 Boudreaux，他认为广翅目和脉翅目的共有衍征为：Sc 与 R_1 在端部愈合；有色翅痣消失；成虫下颚茎节长；产卵瓣短[13]。近年来，以上 2 种假设都分别得到了一些根据形态或分子数据的系统学研究支持。Afzelius 和 Dallai 根据精子内部细微结构的相似特征也认为广翅目和蛇蛉目是姐妹群[18]；Beutel 等、Wheeler 等和 Whiting 的分子系统学研究也支持广翅目和蛇蛉目的姐妹群关系[4, 9, 15]。而目前最新的针对脉翅总目的系统发育研究则支持广翅目与脉翅目构成姐妹群[2, 19]，所提出的共有衍征包括：上肛突的构成臀胝的毛点呈圆环状排列；第 9 生殖突基节退化成附肢状结构；幼虫下颚轴节与头壳结合，并具有相同的弯曲方向；幼虫水生（图 1，2）。然而，正如 Grimaldi 和 Engel 所指出的，在 Aspöck 等的研究中[2]，对那些过去提出的支持广翅目和蛇蛉目姐妹关系的共有衍征并

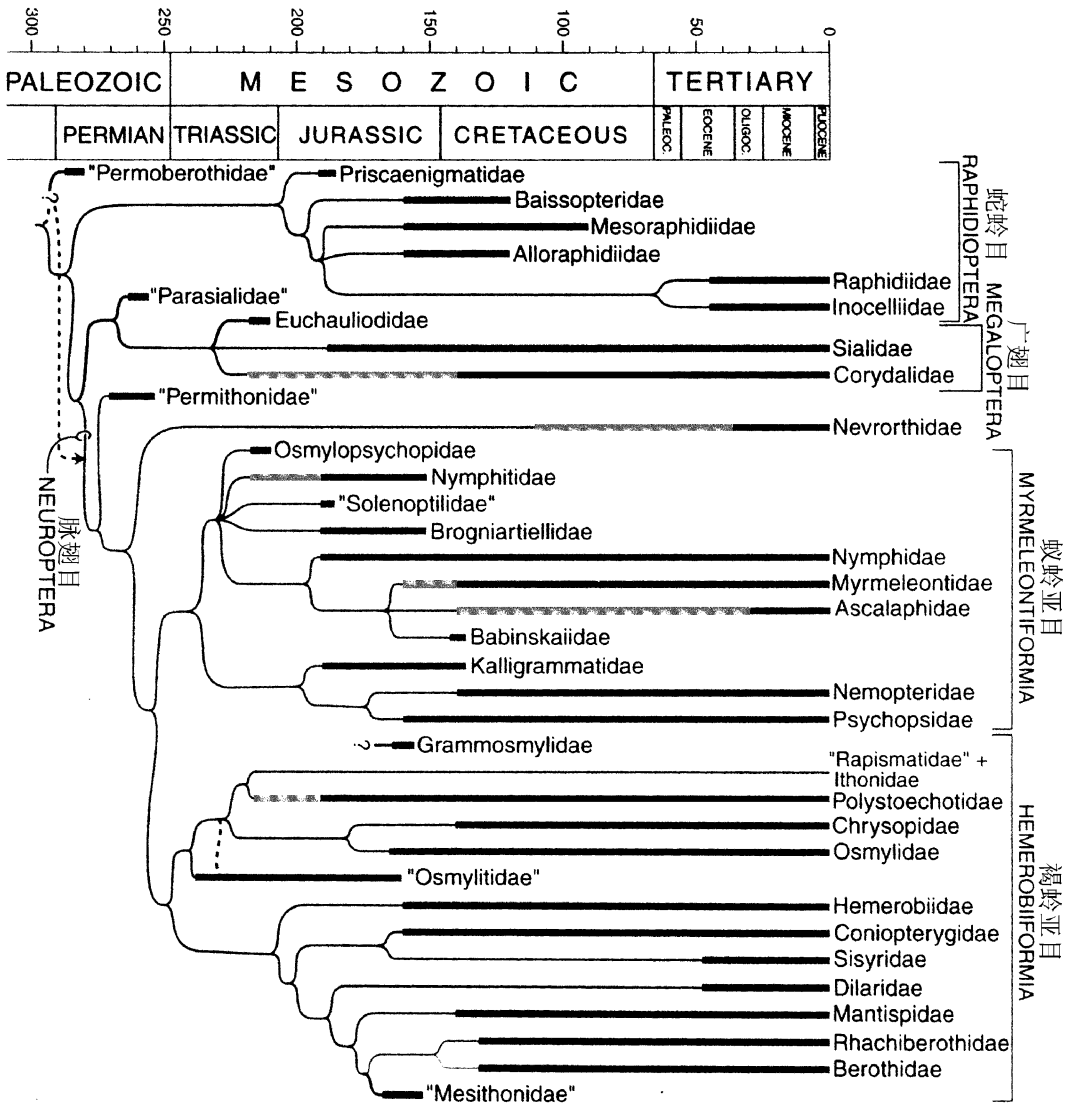

图 1 脉翅总目科级阶元系统发育假说（仿 Grimaldi & Engel）[16]

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n

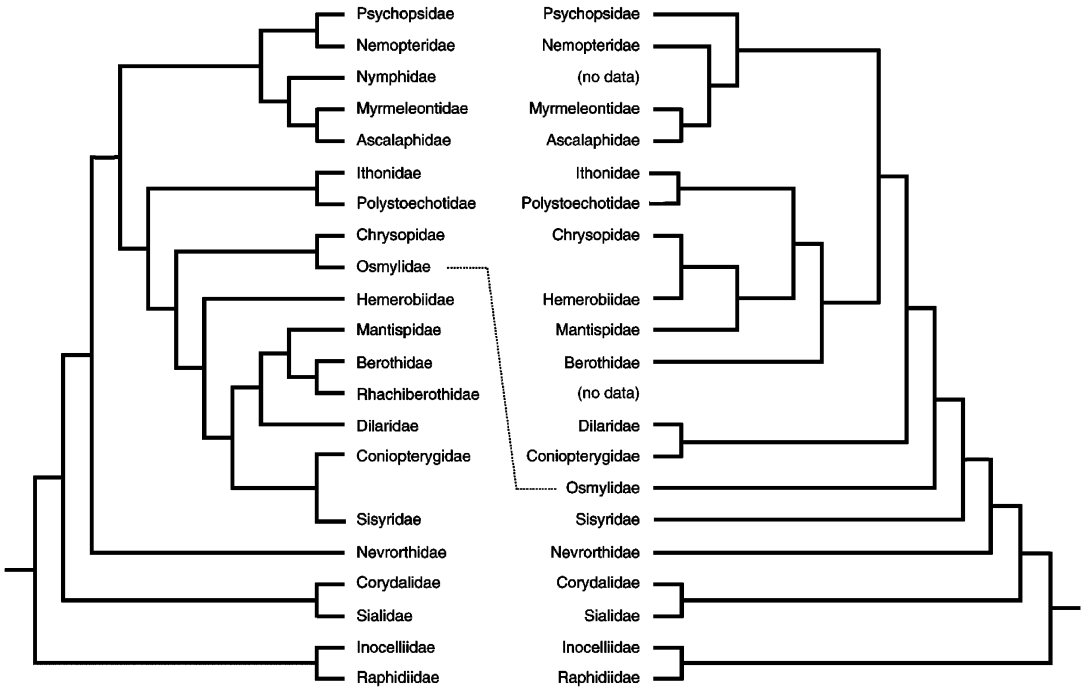

图2　基于形态学和分子数据的脉翅总目科级阶元系统发育二假说的对比(仿 Haring &Aspöck)[19]

未包括或讨论,并且幼虫水生这一支持广翅目和脉翅目姐妹关系的特征颇具争议[16]。因此,目前脉翅总目目级阶元的系统发育可以说仍无定论,并有待于更多更全面深入的系统发育研究的开展。

3　脉翅总目科级阶元的系统发育

3.1　蛇蛉目科级阶元的系统发育

蛇蛉目的科级阶元分类体系还不完善,争论主要集中于一些灭绝科的系统地位归属问题。一些以前归于蛇蛉目的灭绝科后来被移入其他目中,如 Sojanoraphidiidae 和 Letopalopteridae;一些科是否属于真正的蛇蛉还未有定论,如 Priscaenigmatidae[1, 20]。目前,蛇蛉目共有 5 个科得到公认,它们是:蛇蛉科 Raphidiidae、盲蛇蛉科 Inocellidae、异蛇蛉科 Alloraphidiidae、中蛇蛉科 Mesoraphidiidae、巴依萨蛇蛉科 Baissopteridae。其中现生蛇蛉目昆虫全部归于前 2 个科中。关于这 5 个科间的系统发育假设为:(巴依萨蛇蛉科 +(异蛇蛉科+中蛇蛉科+(蛇蛉科 + 盲蛇蛉科)))[16](图 1)。

3.2　广翅目科级阶元的系统发育

目前广翅目共有 5 个有效科,即齿蛉科 Corydalidae、泥蛉科 Sialidae、齿泥蛉科 Corydasialidae、准泥蛉科 Parasialidae 和优脉鱼蛉科 Euchauliodidae。现生广翅目昆虫全部归于前 2 个科,但二者并非一定构成姐妹群关系。2005 年,Wichard 等根据一块产于始新世的波罗的海琥珀建立了齿泥蛉科 Corydasialidae 这一广翅目新科;齿泥蛉科脉序与齿蛉科近似,而足第 4 跗节呈二叶状,与泥蛉科近似[21]。Wichard 等认为齿泥蛉科与泥蛉科为姐妹群关系,共有衍征即为特化的第 4 跗节[21]。同时,Grimaldi 和 Engel 提出了(准泥蛉科 +(优脉鱼蛉科 + 泥蛉科 + 齿蛉科))的系统发育假设[16](图 1)。然而,这一假设的依据显然是各科的起源时间,而并没有确定的共有衍征所支持。

然而,目前广翅目高级阶元系统发育研究的热点并非这 5 个科的系统发育关系,而是现生三大代表类群(齿蛉亚科 Corydalinae、鱼蛉亚科 Chauliodinae 和泥蛉科 Sialidae)之间的系统发育关系。Contreras-Ramos 在研究了广翅目 16 个

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.n

属的成虫和幼虫的形态特征并加以支序分析后,提出鱼蛉亚科与泥蛉科为姐妹群关系,而以前支持齿蛉科单系性的特征有可能属于近祖特征,如发达的单眼,第4跗节不特化,幼虫腹部具8对气管鳃及1对钩状臀足[22]。根据作者未发表资料,齿蛉科的单系性应得到肯定,共有衍征为后翅MA横脉状和幼虫第8腹节两侧具气管鳃。

3.3 脉翅目科级阶元的系统发育

脉翅目昆虫形态分化明显,现生种类相对繁多,并且化石纪录也十分丰富。因此,进行脉翅目全部灭绝及现生科的系统发育研究相对困难。目前,现生脉翅目科级阶元已基本确定,但对于各科的系统地位及科间系统发育的研究才刚刚起步。Aspöck 等根据形态学数据对脉翅总目各科进行了首次支序系统学研究,结果表明,现生脉翅目可分为3个亚目,即泽蛉亚目 Nevrothiformia、蚁蛉亚目 Myrmeleontiformia 及褐蛉亚目 Hemerobiformia[2](图2左)。根据其提出的系统发育假设,泽蛉科 Nevrothidae 及其所代表的泽蛉亚目属于脉翅目中最原始的类群,蚁蛉亚目与褐蛉亚目形成一个单系群,并与泽蛉亚目构成姐妹群关系。与传统分类系统明显不同的是,粉蛉科 Coniopterygidae 和蛾蛉科 Ithonidae 被归入褐蛉总科,二者较原始的系统地位遭到质疑。之后,Haring 和 Aspöck 首次运用分子系统学方法重建了脉翅目科级阶元的系统发育,在该研究中,尽管泽蛉亚目最原始的系统地位以及蚁蛉亚目的单系性与 Aspöck 等之前的研究结果相符,但其他各科的系统地位则发生较大的出入[19](图2右)。因此,关于脉翅目科级阶元的系统发育还需要大量深入细致的研究才可能有所突破。

4 脉翅总目属级和种级阶元的系统发育

研究属级或种级阶元的系统发育,在探讨目级阶元的起源时意义可能相对较小,但在研究科或亚科的起源,以及特定区系的动物地理分布格局中具有比较重要的作用。近20余年来,在脉翅总目研究领域中,许多科或亚科的属级阶元系统发育已被研究,如齿蛉亚科 Corydalinae、褐蛉科 Hemerobiidae、蝶蛉科 Psychopsidae、草蛉科 Chrysopidae 和鳞蛉科 Berothidae 等[23~27];而关于种间系统发育的研究更是层出不穷。

2006年,作者在对中国广翅目20余年的分类研究基础上,首次对世界范围内鱼蛉亚科 Chauliodinae 属级阶元的系统发育进行了支序系统学研究,同时还研究了巨齿蛉属 *Acanthacorydalis* 和栉鱼蛉属 *Ctenochauliodes* 的种间系统发育[28~30]。根据目前所得的鱼蛉亚科属间系统发育假设,结合各属的地理分布(图3),作者提出了澳洲界东部与东洋界近似的生物地理关系;澳洲界东部、新热带界西南端及新北界西部较近似的区系很可能由向北的扩散事件所致;从臀鱼蛉属 *Anachauliodes* + 鱼蛉属 *Chauliodes* 及斑鱼蛉属 *Neochauliodes* + 黑鱼蛉属 *Nigronia* 的姐妹群关系可见,东洋区与新北区东部的生物地理关系比较接近;根据中生代齿蛉科在亚洲的化石纪录,作者认为联合古陆在中生代中期的分裂导致了齿蛉科各属的分化形成,亚洲齿蛉科区系也在此时期起源[28],而并非 Penny 提出的亚洲齿蛉科区系源自印度次大陆与欧亚大陆南缘碰撞相接之时[31]。

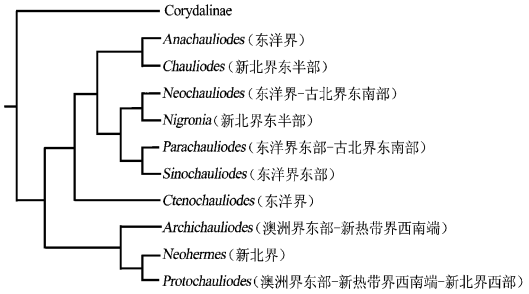

图3 鱼蛉亚科属间系统发育及分布地区支序图(仿 Liu & Yang)[28~30]

5 问题与展望

目前,在脉翅总目系统发育研究中亟待解决的问题主要有以下几点:(1)脉翅总目内3个

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n

目的系统发育关系;(2)广翅目齿蛉亚科、鱼蛉亚科和泥蛉科间的系统发育关系;(3)脉翅目科级阶元系统发育。同时,脉翅总目中仍有许多科内的属间系统发育尚未进行过任何研究。作者期望在不久的将来,通过对形态学、生物学和行为学特征的不断发现,以及分子数据的补充,能够对广翅目3大类群间的系统发育、泥蛉科属间系统发育以及亚洲特有的星齿蛉属 *Protohermes* 和斑鱼蛉属 *Neochauliodes* 的种间系统发育进行支序系统学的研究。

参 考 文 献

1 Ponomarenko A. G. In: Rasnitsyn A. P., Quicke D. L. J., (eds.), History of Insects. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 2002. 176~192.

2 Aspöck U., Plant J. D., Nemeschkal H. L. *Syst. Entomol.*, 2001, **26**(1): 73~86.

3 Hennig W. Insect Phylogeny. John Wiley and Sons, Chicester etc., 1981. 1~514.

4 Beutel R. G., Gorb S. N. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 2001, **39**(4): 177~207.

5 Crowson R. A. The Biology of Coleoptera. Academic Press, London, 1981. 1~802.

6 Kristensen N. P. *Annu. Rev. Entomol.*, 1981, **26**: 135~157.

7 Lawrence J. F., Newton A. F. Jr. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1982, **13**: 261~290.

8 Whiting M. F., Carpenter J. C., Wheeler Q. D., Wheeler W. C. *Syst. Biol.*, 1997, **46**(1): 1~68.

9 Wheeler W. C., Whiting M. F., Wheeler Q. D., Carpenter J. M. *Cladistics*, 2001, **17**(2): 113~169.

10 Afzelius B. A., Dallai R. *J. Morpho.*, 1994, **219**(1): 15~20.

11 Carmean D., Kimsey L. S., Berbee M. L. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 1992, **1**(4): 270~278.

12 Chalwatzis N., Bauf J., Peer Y. V. D., Kinzelbach R., Zimmerman F. K. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 1996, **89**(6): 788~803.

13 Boudreaux H. B. Arthropod Phylogeny, with Special Reference to Insects. John Wiley and Sons, New York, 1979. 1~320.

14 Caterino M. S., Shull V. L., Hammond P. M., Vogler A. P. *Zool. Scr.*, 2002, **31**(1): 41~49.

15 Whiting M. F. *Zool. Scr.*, 2002, **31**(1): 3~15.

16 Grimaldi D., Engel M. S. Evolution of the insects. Cambridge University Press, Cambridge, 2005. 1~772.

17 Hennig W. *Beitr. Ent.*, 1953, **3**(1): 1~85.

18 Afzelius B. A., Dallai R. *J. Ultrastr. Mol. Struct. Res.*, 1988, **101**(2): 185~191.

19 Haring E., Aspöck U. *Syst. Entomol.*, 2004, **29**(3): 415~430.

20 Aspöck U., Aspöck H. *Syst. Entomol.*, 2004, **29**(1): 11~19.

21 Wichard W., Chatterton C., Ross A. *Insect Syst. Evol.*, 2005, **36**(3): 279~283.

22 Contreras-Ramos A. *Denisia*, 2004, **13**: 135~140.

23 Glorioso M. J. *Syst. Entomol.*, 1981, **6**(3): 253~290.

24 Oswald J. D. *Mem. Entomol. Soc. Amer.*, 1993, **40**(1): 1~65.

25 Oswald J. D. *J. N. Y. Entomol. Soc.*, 1993, **101**(2): 143~299.

26 Brooks S. J., Barnard P. C. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist.* (*Entomol.*), 1990, **59**(2): 117~286.

27 Aspöck U., Nemeschkal H. L. *Acta Zool. Fenn.*, 1998, **209**: 45~63.

28 Liu X. Y., Yang D. *Syst. Entomol.*, 2006, **31**(4): 652~670.

29 Liu X. Y., Yang D. *Zool. Scr.*, 2006, **35**(5): 473~490.

30 Liu X. Y., Yang D., Ge S. Q., Yang X. K. *Zool. Scr.*, 2005, **34**(4): 373~387.

31 Penny N. D. *Entomol. News*, 1993, **104**(1): 17~30.

欢迎订阅 2008 年《大豆科学》

《大豆科学》是由黑龙江省农科院主办的学术性期刊。《大豆科学》是中国自然科学核心期刊,中国科学引文数据库来源期刊及国内外多家权威数据库收入期刊源。主要刊登有关大豆的遗传育种,品种资源,生理生态,耕作栽培、病、虫、杂草防治,营养施肥,生物技术、食品加工、药理研究和工业用途等方面的科研报告,学术论文,国内、外研究进展评述,研究简报,学术活动简讯、新品种介绍等。

《大豆科学》主要面向从事大豆科学研究的科技工作者,大专院校师生、各级农业技术推广部门的技术人员及科技种田的农民。

国内外公开发行,双月刊,16开本,每期200页。国内每期订价:10.00元,全年60.00元,邮发代号:14—95。国外每期订价:10.00美元(包括邮资),全年60美元。国外由中国国际图书贸易总公司发行,北京399信箱。国外代号:Q5587。

本刊热忱欢迎广大科研及有关企事业单位刊登广告,广告经营许可证号:2301004010071。

地 址:哈尔滨市南岗区学府路368号《大豆科学》编辑部,邮 编:150086

电 话:(0451)86668735

E-mail: dadoukx@sina.com ddkexue@126.com

?1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.n