11 Claridge, M. F., den Hollander, *J. Entomol. Exp. Appl.*, 1980. **27**:23 – 30.
12 Kogan, M. 见:梅特卡夫 R. L., 勒克曼 W. H. 主编. 中山大学昆虫所译. 害虫管理引论(第四章). 北京:科学出版社, 1984. 84 ~ 120.
13 Schoonhoven, L. M. *Exp. Appl. Entomol.*, 1996. **80**:1 – 5.
14 Panda, N. Principles of Host-Plant Resistance to Insect Pests. Hindustan Publishing Corporation (India), Delhi. 1979. 112 – 171.
15 曹骥编著. 作物抗虫育种原理. 北京:科学出版社, 1984. 34 ~ 35.
16 Karban, R. *Ecology*, 1997, **78**(5):1351 – 1355.
17 曼, J. 次生代谢作用. 曹日强译. 北京:科学出版社, 1983. 23 ~ 276
18 Bergamasco, R., Horn, D. H. S. *In*: Roger, G. H. Downer, H. Laufer. eds. Invertebrate Endocrinology, Vol. 1: Endocrinology of Insects. New York: Alan R. Liss, Inc., 1983. 627 – 656.
19 Reese, J. C. *In*: Paul A. Hedin. ed. Plant Resistance to Insects. ACS Symp. Series 208. Washington, D. C.: ACS, 1983. 231 – 244.
20 Vinson, S. B. *Ann. Rev. Entomol.*, 1976, **21**:109 – 133.
21 娄永根, 程家安. 昆虫学报, 1997, **40**(3):320 ~ 331.
22 Kennedy, G. G., Farrar, R. R., Jr. Kashyap, R. K. *In*: Hedin, P. A. ed. Naturally occurring Pest Bioregulators. Washington, D. C.: ACS, 1991. 150 – 165.
23 Kogan, M. *In*: Ecological Theory and Integrated Pest Management Practice. Marcos, Kogan. ed. New York: John Wiley & Sons, 1986. 83 – 134.

绢蝶属 *Parnassius* 述评

刘文萍
(重庆自然博物馆 重庆 400013)

绢蝶以其美丽婀娜而闻名于世。由于其分布区较窄,且海拔高,标本难以获得,显得更为珍贵。也因在种类不多的绢蝶中,留下较多亚种的分类问题,使绢蝶属在蝶类中成为研究得较多的类群。它既与凤蝶有着许多相似的形态特征,又有许多独有的特点,因此,分类地位至今仍未解决。作者试图就绢蝶属 *Parnassius* 作一述评,以便推动蝶类的研究。

1 绢蝶属的分类地位

自 Latreille 于 1840 年将绢蝶属 *Parnassius* Swainoson 1804 作为一族 Parnisini 与 Zerythini 族共同建立绢蝶亚科 Parnassiinae 以来[1],其归属一直有两种意见:一是将它和凤蝶亚科 Papilioninae, Baroniinae 并列,归入凤蝶科 Papilionidae[2];二是将 Parnisini 和 Zerythini 分别提升为亚科,组成绢蝶科 Parnassiidae。迄今,仍有些东亚学者这样处理[3]。经研究,26 种绢蝶的卵壳很厚,具有凹凸不平的表面,有别于凤蝶薄的卵壳和光滑的表面,所以,一些专家依此作为支持绢蝶成为独立科的证据[4]。

但是,将绢蝶作为凤蝶科 3 个亚科之一的意见得到越来越多学者的支持[2,5]。其证据有:(1)绢蝶具有的衍征(apomorphy)凤蝶亚科成员都有;(2)曾被认为是绢蝶独有的交配栓(shragis)在凤蝶某些类群也已观察到;(3)作为绢蝶独征(autapomorphy)的阳茎细长、较弱、端部尖硬的特点,在凤蝶的 Troidini 和 Graphium 也已见到;(4)原认为仅绢蝶亚科幼虫体具小突,现发现 Troidini 凤蝶幼虫体也有小突[2]。Weller[6] 根据 50 个形态特征数据集和核糖体 RNA、线粒体 RNA、蛋白编码基因等的序列分析数据集,所作支序分析的结果认为,绢蝶属应作为亚科归属凤蝶科。以后的 103 个形态特征的支序分析结果[7]都支持这一观点。

按照新的分类系统,绢蝶亚科与凤蝶亚科 Papilioninae, Baroniinae 组成凤蝶科。绢蝶亚科由 *Parnassius* Swainoson 1804, *Zerythia* Ochsenheimer 1816, *Archon* Hübner 1822, *Hypermnastra*

收稿日期:1998-02-09。

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Menetries 1848, *Sericinus* Westwood 1851, *Bhutanitis* Atkinson 1873, *Luehderfia* Oruger 1878 及 *Allancastria* Bryk 1832 8 个属组成。

2 种的研究动态

周尧[3] 1994 年记载中国绢蝶属有 35 种，除 1 新种外，34 种在 Häuser[1] 1993 年统计的全球绢蝶属 57 种之列 Häuser 所记载的 57 种中尚有 *Parnassius honrathi* Staudinger, *P. hunnyngtoni* Avinoff, *P. nosei* Watanabe, *P. boedromius* Pungeler, *P. pythia* Roth 5 种在中国亦有分布。李昌廉[8] 1994 年命名了 1 新种 *P. biamanensis*。因此，到目前为止，中国已知绢蝶属共有 41 种，其中 *P. hide* Koiwaya, *P. andreji* Eisner, *P. schultei* Weiss *et* Michel, *P. maharaja* Avinoff, *P. szechenyii* Frivaldszky 是中国特有种。

在 Häuser 记载的 57 种中，有 20 种的分类地位被认为有疑问。鉴于这 20 个种中，某些种类形态上非常相似，学者们多借助于蝶类地理研究的成果来帮助判断[1]。其中在中国分布有 7 种：(1) *P. labeyiri* Weiss *et* michel(产于西藏北部)，(2) *P. nosei* Watanabe(产于西藏东部)，这两个种的形态都与 *P. maharaja* Avinoff(产于拉达克 Ladkh)非常相似，因此，有人认为它们是同种，有人认为它们是异域成种(vicariant)。(3) *P. przewalskii* Alphéraky，90 年代前都将它作为 *P. acco* Gray 的同物异名，但最新研究发现它分布的范围大大扩展，同时又有与 *P. acco* 间的过渡翅样式，其种级位仍待研究。(4) *P. baileyi* South(产于西藏东南)与 *P. acco* 非常相似，一直作为后者的亚种。但新研究发现了它们生殖器有恒定差异，且发现同域分布，故疑可能是一独立种。(5) *P. pythia* Roth 迄今为止，仅在西藏南部获得 1 只标本，有待进一步调查。(6) *P. hide* Koiwaya 先发现于昆仑山，后在四川西部和西藏东南部也有发现。它的外生殖器与 *P. priamus* Bryk 差异不显著，有可能与后者为同种。(7) *P. andreji* Eisner 与产于我国西南地区的 *P. simo* Gray 差异不够显著，而且未发现与 *P. simo* 的同域分布，故认为分类地位有待研究。最近，Koiwaya[7] 报道，在甘肃省玉门发现 *P. andreji* 与 *P. simo* 的同域栖息，认为前者是一独立种。

3 亚种研究动态

自 Bryk 1934 ~ 1935 年修订绢蝶属至 1996 年，全球命名绢蝶亚种 205 个，其中 94 亚种在中国有分布。它们中，中国蝶类志[3] 未列入的有 68 亚种(表 1)。

表 1 1935 ~ 1996 年间命名的中国绢蝶亚种名录*

种 名		亚种名及分布
(1) *P. bremeri* Bremer	1	*ellenea* Bryk 不详
(2) *P. phoebus*	1	*epichorius* Bryk 西藏
(Fabriciues)	2	*halasicus* Huang *et* Murayama 新疆
(3) *P. actius*	1	*ambrosius* Bryk *et* Eisner 不详
(Eversmann)	2	*pseudocasar* Eisner *et* Sheliuzhko 不详
	3	*inomatai* Ohya 昆仑山
(4) *P. jacquamontii*	1	*hemer* Bryk *et* Eisner 西藏
(Boisduval)	2	*gartokensis* Bryk *et* Eisner 西藏
	3	*badaha* Bryk *et* Eisner 不详
	4	*paulusi* Schulte 青海
	5	*chillieni* Kocman 青海
(5) *P. epaphus*	1	*eutsaidamensis* Eisner 西藏
Oberthür	2	*rafael* Bryk 云南
	3	*heliae* Schulte 甘肃
	4	*hasegawai* Sugisaya 青海
	5	*nomionides* Schulte 青海
	6	*lama* Sugisaya 西藏
(6) *P. nomion*	1	*lussaensis* Bang-Haas 不详
Ficher *et* Waldhim	2	*minshani* Bryk *et* Eisner 甘肃、四川
	3	*peilingschani* Bryk *et* Eisner 不详
	4	*alini* Bryk *et* Eisner 满洲里
	5	*pax* Bryk *et* Eisner 不详
	6	*sinensis* Bryk *et* Eisner 不详
	7	*epaphoides* Bryk *et* Eisner 不详
	8	*sinchengi* Bryk *et* Eisner 不详
	9	*chinganensis* Eisner 不详
	10	*koiwayai* Hara *et* Naruse 不详
(7) *P. apollo* L.	1	*merzbacheri* Bryk *et* Eisner 不详
	2	*tindianus* Bryk *et* Eisner 不详
	3	*khotanensis* Okano 新疆
(8) *P. stubbendorfii*	1	*laotsei* Bryk 不详
Ménétriés		
(9) *P. glacialis* Butler	1	*anachoreta* Bryk 不详
(10) *P. orleans*	1	*augur* Bryk *et* Eisner 不详
Oberthür	2	*ephebus* Bryk 云南
	3	*janseni* Bryk *et* Eisner 四川

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

种 名		亚种名及分布
	4	*harusperp* Bryk 西藏
	5	*ratnasambhada* Inaoka 西藏
(11) *P. cephalus* Grum-Grshimailo	1	*dengxiaoping* Weiss *et* Michel 西藏
	2	*shinkaii* Weiss 青海
	3	*panchelama* Kocman 西藏
(12) *P. labeyriei* Weiss *et* Michel	1	*sakyamuni* Kocman 西藏
(13) *P. acco* Gray	1	*transhimalayersis* Eisner 西藏
	2	*hideyukii* Ohya 青海
	3	*westphalis* Geith 西藏
	4	*andromeda* Kocman 新疆
	5	*gloria* Kocman 西藏
(14) *P. przewalskii* Alpheraky	1	*rothschildiana* Bryk 四川
(15) *P. acdesris* Grum-Grshimailo	1	*fujital* Koiwaya 西藏
	2	*oltauchii* Koiwaya 青海
	3	*cerberus* Kocman 西藏
(16) *P. imperator* Oberthür	1	*luxuriosus* Mrocek 青海
	2	*jiyetiani* Pierrat 青海
	3	*tyrannus* Bang-Haas 不详
	4	*kameii* Furumi *et* Sinkai 西藏
	5	*erlaensis* Sugiyama 青海
	6	*quaidami* Kocman 青海
(17) *P. charltonius* Gray	1	*mazhaesis* Huang 新疆
(18) *P. simo* Bryk *et* Eisner	1	*buddenbrocki* Bang-Haas (Korwaya, 1995) 甘肃
	2	*demtchokensis* Eisner 不详
	3	*ogawai* Ohya 甘肃
	4	*qiliashanicus* Schulte 甘肃
	5	*miroku* Inaoka 西藏
(19) *P. andreji* Eisner	1	*norikoae* Ohya 甘肃
	2	*verhulsti* Kocman 青海
	3	*shinkawai* Koiwaya 甘肃
	4	*kongfuzli* Korwaya 青海
(20) *P. hunnyngtoni* Avinoff	1	*antonini* Kocman 西藏
(21) *P. boedromius* Pungeler	1	*marcopolo* Weiss 新疆

* 中国蝶类志未列入的亚种。

90年代,在对绢蝶的亚种进行新的分类和地理分布研究中,在8个种中发现67亚种是同物异名。

4 绢蝶属起源的一些推测

越来越多的证据表明,昆虫的系统发育与植物起源和演化关系非常密切,幼虫寄生于特定的植物,成虫以吸食花蜜为主的蝶类更是如此。

凤蝶的主要寄生植物是木兰科 Magnoliaceae、番荔枝科 Annonaceae、樟科 Lauraceae、芸香科 Rutaceae 和马兜铃科 Aristolochiaceae,前4科是木本植物,后1科为草本植物。绢蝶以荷包牡丹科 Fumariaceae、虎耳草科 Saxifragaceae、景天科 Crassulaceae 和玄参科 Scrophulariaceae 为主要寄主植物[3],除个别属外,多为草本。草本植物起源晚于木本植物,木本中樟科最原始,但均起源于木兰目(含木兰科和番荔枝科)。Kreuzberg[18]根据绢蝶与植物代谢次生物的关系,认为绢蝶所寄生的植物是从马兜铃科转为荷包牡丹科的。因此,从昆虫与植物协同进化的观点[19],可有两个推测:(1)绢蝶起源晚于凤蝶,(2)绢蝶起源于凤蝶中以木兰科、樟科或马兜铃科植物为寄主的某一类群。

绢蝶属化石在中新世已有发现,而木兰目植物化石出现在白垩纪。因此,也有人推测是绢蝶起源的时间在白垩纪晚期至第三纪中新世之间。

Kreuzberg[18]认为绢蝶起源于昆仑山一带,实际上,除 *P. tiaschnicus* Oberthür 和 *P. tenedius* Eversmann 以外,中国西南部分有39种绢蝶,占世界绢蝶的66.1%(39/59,59种含 *P. choui* Huang & Shi[3], *P. biamanensis* Li)[18]。因此,绢蝶属很可能起源于我国西南地区,特别是横断山区。

参 考 文 献

1 Häuser, C. L. *Tijd. Ent.* 1993, **136**: 137 – 146.

2 Häuser, C. L. *Nota Lepid.*, 1993, **16**(1): 34 – 37.

3 周尧主编. 中国蝶类志(上下册). 郑州:河南科学技术出版社, **1994**. 191 ~ 209, 780 ~ 783.

4 Häuser, C. L. Naumann, C. M., Kreuzberg, A. V. A. *Zool. Me. Leiden*, 1993, **57**(15): 239 – 264.

5 Varshney, R. K. *Oriental Insects*, 1993, **27**: 347 – 372.

6 Weller, S. J., Pashley, D. P., Martin, J. A. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 1996, **89**(2): 184 – 192.

7 De Jong, R., Vane-Wright, R. I., Ackery, P. R. *Ent. Scand.*, 1996, **27**(1): 65 – 101.

8 李昌廉. 西南农业大学学报, 1994, **16**(2): 101 ~ 105.

9 Koiwaya, S. *Gekkan-Mushi*, 1995, **297**: 8 – 13.

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

10 Weiss, J. G. *Bull. Soc. Sci. Nat.*, 1990, **68**: 11 – 14.
11 Sugisawa, S. *Gekkan-Mushi*, 1993, **270**: 4, 8.
12 Sugisawa, S. *Gekkan-Mushi*, 1993, **285**: 2 – 12.
13 Sugisawa, S. *Gekkan-Mushi*, 1995, **290**: 4 – 10.
14 Rose, K. *Nach. Ent. Apollo*, 1995, **16**(2 – 3): 243 – 252.
15 Weiss, J. C. *Bull. Soc. Sci. Nat.*, 1991, **69**: 1 – 2.
16 Nikusch, I. W. *Nota Lepid.* (supplment), 1992, **3**: 108 – 112.
17 Hessellbarth, G., van Oorschot, H., Wagener, S. Selbstverlag Sigbert Wagener. Hemdener Weg, 1995, 19, D. 1 – 754.
18 Krauzberg, A. V. A. *ATALANTA*, 1994, **25**(3 – 4): 479 – 481.
19 钦俊德. 动物学报, 1995, **41**(1): 12 ~ 20.
20 张荣祖. 动物学报, 1995, **41**(1): 21 ~ 27.

昆虫的变态与进化

贾凤龙
(中山大学昆虫学研究所 广州 510275)

张群玲
(顺德市动植物检疫局 顺德 528303)

昆虫的起源与进化问题,在昆虫学界讨论颇多,许多问题已基本取得了一致的意见,如昆虫纲起源于多足纲;昆虫的增节变态是最原始的变态类型;表变态是由增节变态演化而来;有翅亚纲中的无翅类是属于后生无翅等。但仍有许多问题处于争论之中,其中之一是有翅亚纲的几种变态类型:原变态(Prometabola),不完全变态(Hemimetabola),完全变态(Holometabola)的起源的问题。作者认为:有翅亚纲中的三种变态类型中,不完全变态是最原始的变态形式,原变态类和完全变态类昆虫是起源于祖先的不完全变态类。理由如下。

1 昆虫翅的起源

昆虫翅的起源在过去相当长的时间内被认为是由祖先昆虫的侧背叶发展而来[1~3]。自70年代以来开始出现了另一种观点,认为昆虫原始的翅(protowingtet)是由体节的附肢在亚基节上的附属物发展而来,这些附肢在胸部和腹部均存在,在真正翅形成之前就已存在关节[4~8]。从现存的缨尾目昆虫的中、后足基节上具可动的针突及腹部附肢来看,这种假说似乎是可能的,已获得了更多证据[10]。Kukalova – Peck等[4,5,11,12]认为原始的有翅类(protopterygote)胸、腹均有十分发达的可动的翅,并且幼虫是水生的。

众所周知,所有无翅的六足类(hexapods)整个生活史全部是陆生的[10],生活在相当于现在典型的土壤中、落叶、枯枝、树皮及类似的环境[10]。由于缨尾目、Archeognathans和其它早期的无翅六足类的幼虫是陆生的,可以假设缨尾目和有翅类的共同祖先各龄期均为陆生[10]。化石证明古生代的Archeognathans和缨尾目胸部具侧背叶,古生代的双尾类腹部也有侧背叶[5]。Kukalova – Peck解释为"是由上基节与原始翅的愈合物"[4,5]。这种侧叶的解释证明有关节的(articulated)原始翅(或和原始翅同源的瓣状结构)出现在缨尾目和有翅类的共同祖先之前[10]。

翅究竟是陆生起源还是水生起源的呢?Kukalova – Peck[4~8,13]、Edmunds等[14]和Wigglesworth[15,16]等认为原始昆虫翅起源于水生幼虫,原始的翅在水生幼虫中用于气体交换[15,16]。但上石炭纪和二叠纪,包括Diaphanoptera、Megasecoptera和Paleodictyptera在内的一些绝灭了的昆虫幼虫一般认为是陆生的[17~19]。另一方面,正如上述所讲,有关节的原始翅出现在缨尾类和有翅类共同祖先之前,而缨尾类和有翅类的共同祖先似乎生活于陆地上[10]。从泥盆纪到下石炭纪(昆虫翅真正形成的时期)缺乏化石,只发现了零散的翅碎片[10],无法说明翅形成的详细过程。

Kukalova – Peck[4~8,13]、Wigglesworth[15,16]和Edmunds[14]等认为翅由水生幼虫发展而来的,

收稿日期:1998-01-15。

(C)1994-2021 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net