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)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

认为原始的翅与腹部的同源结构最早是用于呼吸。现存“一般认为最原始的有翅类—蜉蝣目”[4,5,13]是水生的而且气管鳃被鳃盖(gill plate)所覆盖,鳃盖与胸部的翅是同源的[10]。从中可以看出,认为翅起源于水生幼虫很大程度上是从蜉蝣的发育所得到的,而且前提是蜉蝣是有翅类中最原始的类群之一。但值得注意的是,同源器官由于承担的功能不同,形态上可能有巨大的差异,这在生物界中普遍存在。这不能说明翅由起呼吸作用的鳃发展而来,虽然两者是同源器官。另一种可能是:腹部的鳃盖由原始的翅发育而来,这种推断可以从水生翅源说的同样证据得出。生物的进化是受环境影响的,生物特性的形成与发展是由于适应了环境的结果。昆虫的翅在水中是无用的,因为昆虫无法在水中飞行。若昆虫的翅最早是类似于气管鳃的结构用于呼吸,那么,水生的环境因素应使之成为呼吸器官,而非飞翔器官。而且目前尚无证据证明是先有翅还是先有水生的气管鳃。从已公认的有翅昆虫的祖先为全陆生的观点,且越来越多的证据证明祖先昆虫具可活动的有关节的原始翅来看,这一推断更有可能,其发展过程正如陈世骧[20]所认为的三个要素:(1)虫体行动中心的形成是产生翅的先决条件;

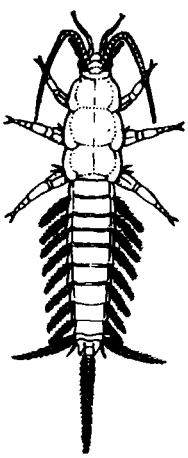

图 1 上石炭纪缨尾目(仿 Kukalova – Peck)

(2)有机体和其生活环境是密切联系的整体,泥盆纪的高大树木是形成翅的环境条件;(3)侧背叶先发育成滑翔工具。虽然第 3 点与 Kukalova 等人的原翅起源说不同,但这并不影响昆虫翅产生的过程的推断。而且“据种种事实推断,有翅昆虫起源当在泥盆纪末叶或石炭纪初期”。“全变态在地球上出现与发展,是和石炭纪与二叠纪间的气候转变有关的”。“全变态类的起源应早于二叠纪,大概当在上石炭纪的时候”[20]。这说明翅的起源远早于完全变态出现之前,而蛹的出现是气候影响的结果。

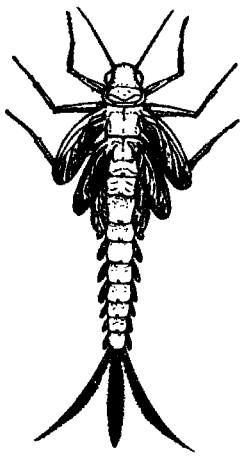

图 2 下二叠纪蜉蝣目(仿 Kukalova – Peck)

图 1 是古生代上石炭纪的缨尾类昆虫。图 2 是古生代下二叠纪的蜉蝣类昆虫。从图 1 中可见到胸部中、后足上叶具有针状附属物(现存的缨尾目仍有此特征),Kukalova – Peck 等认为它后来进化成为翅,腹部各节具有叶状的附肢,显然两者是同源的。图 2 中的蜉蝣老龄幼虫胸部已有十分发达的翅芽,腹部亦有似翅芽的附肢,这也是认为翅起源于水生幼虫的气管鳃的主要证据之一。毫无疑问,胸部和腹部的翅芽是同源的,虽然腹部的附肢后来进化成了呼吸器官。这种分化是由于同源器官适应环境产生了分化。值得注意的是,图 2 中的腹部附肢更象胸部的翅芽而和现存的蜉蝣类的腹部鳃盖在形态上有较大差异。若腹部的附肢是翅芽,那么这个化石可能说明翅是于水生昆虫气管鳃产生之前就已经形成。可以这样假设:祖先陆生昆虫由于适应了高大树木的环境,各体节的附肢向原翅转化。因胸部已形成了运动中心,肌肉发达,而导致胸部的原翅发达,最终形成了

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

翅。胸部的翅形成之后完全担负起了飞翔的功能,其它体节上的附肢因不具备飞翔功能而退化。水生昆虫腹部附肢(类似于原始翅)逐渐变成了呼吸器官,陆生昆虫则完全消失。这种解释符合昆虫的进化过程。

昆虫从无翅到真正起作用的翅的产生是一个漫长的过程。据重演律,这一过程应在昆虫的个体发育过程中体现出来。有翅昆虫的个体发育过程中,不完全变态类个体发育最能体现出这一发育过程。不完全变态类从卵中孵化出来已具备了行动中心,在发育过程中,每脱皮一次,翅芽就增大一些,但尚不能起到真正的作用,通过最后一龄幼虫的脱皮,获得了翅关节才成了真正的翅。因此,最早出现的有翅昆虫应是不完全变态类。

2 不完全变态与表变态

表变态无疑是一种原始的变态类型。其特点是:从卵刚刚孵化出来的幼体已基本具有了成虫的特征,仅在发育过程中个体增大、性器官成熟、触角及尾须节数的增多、鳞片和刚毛增长等方面有变化。不完全变态类的个体发育,若不考虑其翅的变化,那么个体发育过程和表变态类十分相似。在无翅类的个体中,如缺翅目和等翅目的无翅个体,胚后个体发育更相似于表变态类,只是成虫期不再继续脱皮而已。若表变态获得翅,则毫无疑问成为不完全变态类。

不完全变态除了以上这些与表变态相似外,尚有化石和现代个体发育证据。据 Lautentiaux(1952)已发现的下石炭纪的五种古网翅类昆虫均可能为渐变态。Sharov[21] 认为部分种类为现代直翅类的祖先。这是最早的有翅昆虫。二叠纪的 Paraplecoptera 的直翅类幼虫从外部形态看,与缨尾目很相似,只是具翅芽,具步行足,缺少中尾丝而已[22]。这说明了古直翅类与表变态的某种联系,或者说这类古直翅类祖先与缨尾目的祖先是一致的。二叠纪的叠翅类 *Atactophlebia termitoides* Mart. 的若虫从足和毛的构造来看应为陆生的[22]。它与现代缨尾目也很相似:产卵管呈二对突起,位于第 8 ~ 9 腹节基肢节的前角上;若虫第 9 腹节的针突接在该节基肢节上,与生殖突无关系;第 9 腹节的刺突虽接在基肢节上,但形成产卵管的第三对管叶;特别是成虫及若虫的生殖突基部皆分节。这显然是缨尾目产卵管上可以观察到的分节遗迹[22]。这些证据说明二叠纪的叠翅类是陆生的,后来适应于水生环境而改变了一些特征。

现代不完全变态类亦有与表变态类发育相似的类群,从这些类群中的个体发育过程观察更能说明问题。斯里兰卡的革翅目虫 Diplatys 的若虫没有尾铗,而有分节的长尾须,尾须的节数随着龄期而渐增,到最后一次脱皮变为成虫时,尾须才变成尾铗,而大多数的革翅目昆虫若虫期就具有了尾铗。丝尾蜚属的胚后发育和缨尾目的胚后发育十分相似,这似乎更能说明不完全变态与表变态的密切关系。

原始不完全变态类尚未找到反映其胚后发育的化石证据,但由于表变态为原始的变态类型,因而推测古不完全变态的胚后发育过程应与其相似。

3 原变态的起源

现存的昆虫中,仅蜉蝣目为原变态。Kristensen[23] 认为,蜉蝣目与有翅亚纲其它的共同祖先是姊妹群,这一观点已为一些学者所接受,并有证据证明[23]。即使蜉蝣目是一个古老的类群,它的变态类型是否一定原始呢?陈世骧认为蜉蝣目为有翅类最原始的变态类型[20]有以下两点证据:(1)原变态类有一个亚成虫期;(2)原变态类为多足型幼虫,并指出蜉蝣目的幼虫具气管鳃。Snodgrass[24] 证明蜉蝣的气管鳃与原始的昆虫腹部针突是同源的。有关蜉蝣的亚成虫的地位争议较多,但有一点是一致的:亚成虫毕竟不是成虫,它只是成虫前的一个昆虫的龄期,虽然表面上与成虫无多大的区别,但本质上和真正的成虫是不同的。Payarkov(1914)、Hinton[25,26]、Duporte[27]、陈世骧[20] 都认为亚成虫和完全变态的蛹是可以比同的。这在其内部发育中也可以得到证明:蛹期变化的最大特点是组织的降解及重建,特别是肌肉系统

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

的重建。原始的蛹能用足爬动,翅芽外生,内部组织发生轻微变化[25]。亚成虫期也要经过肌肉系统的重建和内部组织的轻微变化[20,28]。既然亚成虫可与蛹相比同,那么亚成虫脱皮则可以和完全变态昆虫出蛹变成成虫相比同。特别是蜉蝣亚成虫生殖系统尚未成熟,因而认为蜉蝣亚成虫脱皮和缨尾目的成虫期脱皮一样的论点是站不住脚的。

蜉蝣目幼虫的气管鳃与原始的昆虫针突是同源的。气管鳃的存在无疑是原始的特征,但这种气管鳃的存在只是蜉蝣目适应水生而保留下的。从化石证据看,二叠纪的蜉蝣类幼虫具气管鳃 9 对[29],而现代的蜉蝣目幼虫仅见气管鳃 7 对。蜉蝣目幼虫的气管鳃有减少的趋势。在二叠纪发现的叠翅类(Protoperlaria)幼虫化石中,其腹部有气管鳃 9 对,其基本构造与同期发现的蜉蝣目幼虫无疑。而且,在地质年代上,不完全变态的叠翅目的出现并不晚于蜉蝣目,两者的幼虫如此相似,能不能说明叠翅类是由似蜉蝣的原变态类转变而来的呢? 有两种可能:一是似蜉蝣类的原始变态向不完全变态转化;二是类似于古叠翅类的原始不完全变态类在二叠纪或在此之前出现分化,一支转变成了原变态类,另一支沿着不完全变态类发展。这两类化石的发现,只能证明两类变态方式存在着密切的关系,由于没有更早的化石证据,尚不能断定一方向另一方转化。但从翅的起源过程上理解,似乎后者的可能性更大。

现代有翅昆虫中,不完全变态类幼虫和成虫相似,除翅及生殖器外,其它方面都无十分明显的变化。幼虫和成虫均为寡足型。原变态类和全变态类幼虫和成虫体型变化很大,幼虫为多足型(全变态类有部分为寡足型及后生无足型,蜉蝣幼虫腹部针突为附肢),成虫为寡足型。从二叠纪的古叠翅类幼虫看是有腹部附肢的,即多足型幼虫。Sharov[22] 曾对二叠纪一种叠翅类(*Atactophlelia termitoedes*)进行研究,发现有三种类型:第一类大小不同;第二类翅富有有机物,并在化石上有棕色的影迹;第三类翅透明,只有深色的翅脉。陈世骧[30] 认为这说明古叠翅类存有两个亚成虫期。而现存唯一有亚成虫的蜉蝣目仅有一个亚成虫期,这说明昆虫的亚成虫期逐渐减少。因为亚成虫期是昆虫一生中最脆弱的时期,极易被捕食或不能抵抗恶劣环境条件。亚成虫龄数减少而且龄期缩短是蜉蝣目生存下来的一个重要原因。据 Berlese (1913)、Imms(1937)研究,不完全变态的寡足型幼虫是属于后寡足型。值得注意的是:原始的不完全变态类包括蜻蜓在内,胚后发育均有一蠕虫期,东亚飞蝗 *Locusta migratoria manilensis* (Meyen)胚胎发育过程中尚可见到第一腹足,孵化后不久即行脱皮。这可能说明:不完全变态的祖先也和完全变态类幼虫一样是多足型的,只是在进化过程中失去了腹部附肢而成为与成虫期相似的寡足型幼虫。Berlese 认为,昆虫胚胎发育过程经历了 3 个时期:原足型、多足型和寡足型。在发育过程中可以在任何一个时期内孵化。这三个时期也就是寡足型幼虫历史发展过程。多足型幼虫可以向两个方面发展:一是腹足逐渐退化,行动中心集中于胸部,因此胸部肌肉特别发达,无需经过重大的肌肉系统的改组,即可承担起使翅膀飞翔的作用;二是多足型幼虫通过一个肌肉系统重建的过程——蛹的产生,而重新组建能承担飞翔的肌肉系统,这样就产生了完全变态类。由于蛹对各种环境变化的抵抗能力极强,因此,全变态类得以迅速发展。而由原始的不完全变态类演化而来的原变态类的亚成虫对环境变化抵抗力极弱,不能适应环境变化而淘汰。蜉蝣目因缩短了亚成虫期的发育而得以保存。

从发育方式看,蜉蝣的发育为渐进式,其触角逐渐增长,复眼逐渐形成,翅垫逐渐出现。在亚成虫期,除了肌肉系统发生规模不大的重组外,其它内部结构变化不大,这些都保持了不完全变态发育的原始性。但原变态类初出卵的幼虫触角仅 4、5 节,复眼呈单眼状,仅由一个小眼组成,胸足短小,没有腹鳃,口器及若干内部系统都未完全形成等,这些又具备了完全变态类幼虫的特征。而且蜉蝣目变成成虫前,经历了一个类似于蛹的亚成虫期。全变态类的低级蛹

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

如蛇蛉(*Raphida*)与成虫相比较,除了翅芽和成虫不同外,其它的结构特征和成虫相似。这可和蜉蝣的亚成虫和成虫关系相比。因此,广义上说,蜉蝣的亚成虫是最低级的蛹,它应起源于古不完全变态类。

4 完全变态类的起源

陈世骧[20]认为:全变态类起源于原变态类,最有力的证据是亚成虫类似于蛹。虽然蜉蝣目的亚成虫可以和蛹相比,若说明两者中一者从另一者起源似乎缺乏足够的证据。在一些化石昆虫的成虫中,若区别其为全变态类或不完全变态类往往是十分困难的。如化石昆虫 Glosselytrodea 和 Caloneurodea 两个类群从翅和外形看都和不完全变态类相似,因此 Martynov (1938)认为这两个类群应和直翅类群接近;而 Sharov[21]则认为这两个类群为全变态类,理由是,复眼的大小和形状,丝状触角,翅上有毛,中、后胸小盾片的结构,足的结构及腹部特征,如仅见 9 个腹节、腹末节和腹板形状和位置、一节的尾须等,这些均与全变态类相似。Hennig[33]认为,虽然这两个类群具有与直翅类相似的宽的缘前脉域,但全变态类近祖也有此特征,只是进化过程中失去了而已。这一现象在脉翅类(Neuroptera)中还存在。这说明,古昆虫中全变态类和不完全变态类是十分相似的。

全变态类的起源,目前尚缺乏化石证据。陈世骧[20]认为蛹的起源是由外翅型转化成内生的,这是符合昆虫的翅与蛹的起源历史的。在现存的不完全变态类的缨翅目(Thysanoptera)中,胚后发育形式与低等的鞘翅目发育形式很相似,缨翅目最初的 2 龄若虫没有外生翅芽,但足和口器以及外部形态与成虫相似;但在 3 龄时突然出现了相当大的翅芽,能活动,但不取食,在 4 龄期变成蛹。而鞘翅目低等类群在化蛹前也出现翅垫的现象相当普遍,若将缨翅目 3 龄期翅芽与鞘翅目蛹前翅垫相比则缨翅目的胚后发育与鞘翅目的胚后发育方式十分接近,只不过是幼龄期形态与成虫期分化程度之不同。在不完全变态类中,同翅目 Homoptera 中的粉虱科(Aleyrodidae)和蚧总科(Coccoidea)的胚后发育也出现蛹期。从地质年代上看,出土的石炭纪昆虫化石均为蜉蝣目、蜻蜓目及广义的直翅类;而在二叠纪则出现了同翅目、半翅目、缨翅目、毛翅目、长翅目、广翅目、鞘翅目。具蛹的不完全变态类群(缨翅目和同翅目)的出现与完全变态类的出现在同一地质时代,这种同时出现,并非是巧合,而恰恰是不完全变态类向全变态类转化的时期,缨翅目及粉虱、蚧壳虫则是这种转化过程的遗迹,而不是昆虫进化过程中的次要事件。

一个假说若要被证实,莫过于在一个地区挖掘到具有地质年代连续性的化石证据。Kuznetsk 盆地的化石的挖掘是至今古生物学上最伟大的发现之一。在 Kuznetsk 盆地挖掘了从石炭纪到三叠纪的连续地质年代的化石的昆虫。上石炭纪时就已经出现了大量的古网翅类,原直翅类、蜻蜓类及似"蜚蠊"类的昆虫,无同翅目、半翅目及完全变态类昆虫。二叠纪的地层中,则没有"似蜚蠊"类不完全变态类,而出现了同翅目、长翅目和真正的鞘翅目。这一发现证实了 Stäche[34]的"原始鞘翅目与似蜚蠊类有着密切联系"的假想。

毫无疑问,完全变态的起源是与二叠纪的气候的变化有着密切关系。环境条件的改变,可以改变生物的内分泌系统的活动。昆虫发育过程中脱皮与化蛹及龄态等各方面均受内分泌的控制。石炭纪末、二叠纪初的气候变化,首先改变了昆虫的内分泌活动,而导致了全变态的产生。这一推断基本上得到了化石证据的证明。石炭纪期,北半球气候湿暖,南半球气候寒冷干旱,故北半球昆虫得到了迅速发展,而南半球昆虫极少。在已挖掘到的下二叠纪的昆虫化石中,绝大多数为北半球的,而南半球很少。至上二叠纪,北半球出现了大量的全变态类,而南半球在此期挖掘到的化石亦绝大多数为同翅目和低等全变态类(长翅目、脉翅目和鞘翅目)。南半球突然出现了许多高等的不完全变态类和全变态类,可能是北半球迁移而至[33]。因此,认为全变态类起源于上石炭纪南半球的理论

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

(Gondwanaland)[20]是不足以令人信服的,而很可能是北半球的不完全变态类演化而来的。也就是说,完全变态类起源于不完全变态。

5 讨论

自 Martynov 首次将有翅昆虫分成古翅类和新翅类以来,这一观点为许多学者所接受。古翅类包括现存的蜉蝣目、蜻蜓目及一些古生代昆虫。毫无疑问,蜉蝣是现存昆虫中古老的类群之一,它具有许多原始的特征,但这些原始的特征的存在,有些是长期适应水生相对稳定的生活环境所保留的。Martynov 在划分古翅类和新翅类昆虫时,认为蜉蝣目和蜻蜓目与其它的有翅昆虫在休息时翅的停放方式不同,前两者休息时翅不折叠于背部之上,仅具飞翔功能;而后者休息时翅折叠于背部之上,除了具飞翔功能外,尚有保护功能,因此,前两者的翅停放方式是古老的。但这种古老的停放方式可以是次生的。从蜻蜓、蜉蝣、古网翅类等许多昆虫化石来看,现代蜉蝣和蜻蜓翅不折叠于背部之上是从翅折叠于背部之上的方式发展而来的[33]。Rodent 和 Schmidt(1963)也认为如此[33]。而且现存昆虫中,鳞翅目的蝶类也是翅不折叠于腹背之上,而蜻蜓目中束翅亚目则翅叠于腹背之上。故 Shvanvich 认为翅折叠于背的方式是古老的[33]。

从翅的运动方式上看,蜉蝣类翅的活动方式和除蜻蜓外的所有现存有翅昆虫是一致的,即间接式:翅上举是由背部背腹肌或垂直肌收缩完成;翅下降则是由背部作用相反的背纵肌的纵向收缩和背板抬高完成。翅侧突简单,但基关节(有些学者认为蜉蝣无真正的关节)结构却相当复杂,它包括从背板分化出来的单独的骨片、侧板和翅脉。而蜻蜓的翅运动方式为直接式,背纵肌相当不发达,甚至完全消失,翅突向内弯曲,并把背腹肌分成两组,附于翅突侧的一组成为降翅肌,而附于翅突中部的形成举翅肌,翅基关节仅有两个大骨片,一支支撑着前缘盘,另一支支撑径 臀盘。因此,Tannert(1958, 1961)和 Snodgrass(1958)(据 Hennig, 1981)将蜻蜓分为一类,而将有翅的其它昆虫分为一类。但所谓的新翅类也并非全部为典型的间接飞翔型。Snodgrass(1958)指出,蜚蠊类(蜚蠊目、螳螂目、等翅目等)为中间类型,它们翅活动方式位于直接式于间接式之间。Pringle(1957)和 Nachtigall(1968)研究表明,鞘翅目中也有起作用的翅直肌。这说明昆虫的进化是渐进式的,而非飞跃式的,这些中间类型的存在说明了昆虫翅进化的连续性。在这一点上,蜉蝣显然不是原始的类型。

认为蜉蝣原始的另一个证据是蜉蝣具有翅胸节的气管式。据 Weber(1949)认为,蜉蝣仅有一条主气管,它来自足部的气管,它和翅气管是同源的。在其它有翅类中,尚有第二后气管,它是由足气管和下面的螺旋管结合而成。这一结合气管在中间断开,形成两个单独翅气管。但 Forbes(1943)指出,翅后气管在蜉蝣目中实际上是存在的,虽然很小,但总可见的。而 Boudreaux 则认为这是再次幼态持续现象[23]。

与蜻蜓相似的翅脉亦被认为是蜉蝣的原始性的主要特征之一。诚然蜉蝣翅是原始类型之一。但 Kristensen 认为这仅是形态上的相似,而非本质的相同[23]。在现存的所谓"新翅类"中,亦存在这具闰脉现象,虽然闰脉数很少。故具闰脉与否不能认为是原始的。

在研究昆虫系统发育中,过去的许多学者均偏重于古生物学及比较形态学,而忽略了个体发育的研究。诚然,古生物学和比较形态学是研究生物系统发育的有效方法之一,但由于生物所生活的环境异同,往往会产生同源器官和同形同功器官,这些性状往往在研究系统发育时将人们引入迷宫。这也是引起系统学界争议的原因之一。因为同一现象可以给予多种解释,而发育学往往是解决争议的手段之一。在研究昆虫系统发育时,首先要明确的是:具有原始性状的昆虫其起源不一定早,而具有进化性状昆虫其起源不一定晚。虽然这一点在许多情况下是正确的,但生物进化绝不是一条直线,由于环境变化可能会出现趋同及返古的现象。而个体发育学则恰恰能避免这些不足。

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

据重演论，一类昆虫的系统发育进化过程，应该大体上在个体发育中反映出来。有翅昆虫是由无翅类演化而来，翅是由体节侧背叶发展而来，且为渐进的，翅关节为后来得到的，这些理论在有翅昆虫个体发育中都得到证明。昆虫从受精卵到成虫，经过原足期、多足期和寡足期的理论也可以从各类昆虫的个体发育中反映出来(不完全变态类胚胎发育中也出现腹部附肢遗迹)。同样，昆虫的变态类型的出现次序也应从个体发育中反映出来。有翅昆虫的三种变态类型中，完全变态类最高级已无争议，而原变态类和不完全变态类哪一类原始，三种变态类型之间是怎样进化的一直无定论。显然昆虫的翅是从陆地上得到的，从个体发育中看：不完全变态从胚后发育中可看到昆虫翅的发育过程，而却没有出现原变态的亚成虫阶段：原变态个体发育过程中翅发生也是渐进的，这一点和不完全变态类相同，但出现了不完全变态类所没有的和完全变态类蛹相似的亚成虫；完全变态类各龄幼虫体表无翅芽，和成虫完全不同，但解剖学及胚胎学证实完全变态类昆虫在胚胎发育后期就已经具有了成翅细胞[35,36]，这是以后形成成虫翅的潜在“翅芽”，这和不完全变态类初孵幼虫的翅芽细胞相同，并且出现了不完全变态类所没有的蛹期，而无原变态类的亚成虫期，因此，全变态类应起源于不完全变态类而非起源于原变态类。完全变态类的翅细胞为何在幼虫期不发育成翅，这和二叠纪的气候变化存在着密切关系。二叠纪的恶劣气候导致了昆虫内分泌系统的改变，造成了翅细胞的滞育，在蛹期经过各类改变，解除了这种滞育因子后而发育成翅。

现代蜉蝣目是否为古蜉蝣类的直接后代，古蜉蝣类是否和现代蜉蝣目变态方式一致尚不清楚，所发现的化石尚未证明这一点。古蜉翅类可能有亚成虫，但古蜉翅类只是现代蜉翅目的祖先，毕竟和现代蜉翅类不同。除古蜉翅类可能有亚成虫外，陆生的昆虫尚未发现有亚成虫。若陆生昆虫无亚成虫，那么亚成虫的出现是与水生环境有关。这种亚成虫的起源可能和水生全变态类的原始蛹——裸蛹相同。比较形态学的研究表明：蜉翅目和全变态类有着密切关系[23]，这恰好与古蜉翅类具有亚成虫相吻合。因此，亚成虫本质上和裸蛹是一致的，是比裸蛹更原始的蛹。陈世骧[20]亦有类似的观点。若如此，那么蜉蝣的变态类型出现应晚于不完全变态起源。

基于上述的讨论，若仍将原尾目作为昆虫的一个目处理，昆虫纲的几种变态类型的进化历史应如下图：

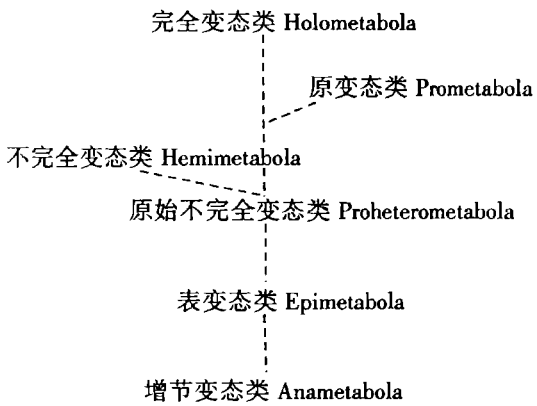

图 3 昆虫纲的变态类型进化图

全变态类最高级，原变态类是不完全变态类向完全变态类进化过程中的一个分支，其本质和完全变态类基本一致，因此亦可将完全变态类和原变态类通称为广义的完全变态类。

参 考 文 献

1 Hinton, H.E., *Pro. R. Ent. Soc. London Ser. C.*, 1963, **28**: 24 - 25.

2 Quartau, J.A., *Ent. SuppBiol. Soc.*, 1985, 1359 - 1371.

3 Rasnitsyn, A.P. *J. Morphol.*, 1981, **168**: 331 - 38.

4 Kukalova - Peck, J. *Can. J. Zool.*, 1983, **61**: 1618 - 1669.

5 Kukalova - Peck, J. *Can. J. Zool.*, 1987, **65**: 2327 - 45.

6 Kukalova - Peck, J. In: Naumann, ed. The Insects of Australia. Melbourne Univ. Press, 1991. 141 - 179.

7 Kukalova - Peck, J. *Can. J. Zool.*, 1992, **70**: 236 - 255.

8 Kukalova - Peck, J. *Can. J. Zool.*, 1992, **70**: 2452 - 7324.

9 Truemann, J.W.H. *Can. J. Zool.*, 1990, **68**: 1333 - 1335.

10 Kingsolver, J.G., Koehl, M.A.R. *Annu. Rev. Ent.*, 1994, **39**: 425 - 451.

11 Wootton, R.J. In: Taylor, P.D., Larwood, G.P. Major Evolutionary Radiations, . Oxford: Clarendon. 181 - 208.

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

12 Wootton, R.J. In: Rayner, J.M.V., wooton., R.J. ed. Biomechanics in Evolution. Cambridge Univ. Press, 1991. 99 – 112.
13 Kukalova – Peck, J. *J. Morphol.*, 1978, **156**: 53 – 125.
14 Edmunds, G.F., Traver, J.R. *J. Wash. Acad. Sci.*, 1954, **44**: 390 – 400.
15 Wigglesworth, V.B. *Proc. R. Ent. Soc. London*, Ser. C. 1963, **28**: 23 – 32.
16 Wigglesworth, V.B. *Symp. R. Ent. Soc. London*, 1976, **7**: 255 – 269.
17 Carpenter, F.M. *Psyche*, 1948, **54**: 65 – 85.
18 Carpenter, F.M., Burnham, L. *Annu. Rev. Earth Plan. Sci.*, 1985, **13**: 297 – 314.
19 Carpenter, F.M., Richardson, E.J. *Psyche*, 1968, **74**: 295 – 309.
20 陈世骧.昆虫学报,1955,**5**(1):1 ~ 44.
21 Sharov, A.G. *Paleont. Zh.*, 1966, **3**:84 – 93.
22 沙洛夫,A.Г.昆虫学译报,1958,**3**(4):151 ~ 154.
23 Kristensen, N.F. *Ann. Rev. Ent.*, 1981, **26**:135 – 158.
24 Snodgrass, R.E. *Smithson Misc. Coll.*, 1954, **122**(9):1 – 124.
25 Hinton, H.E. *Trans. Pro. S. Lond. Ent. Nat. Hist. Soc.*, 1949, **100**:111 – 154.
26 Hinton, H.E. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 1948, **99**:395 – 409.
27 Duporte, E.M. *Can. Ent.*, 1958, **90**:436 – 439.
28 郭郛.昆虫的变态.北京:科学出版社,1965. 1 ~ 180.
29 Edmonds, G.F. *Ann. Rev. Ent.*, 1972, **17**:21 – 42.
30 陈世骧.昆虫学报,1962,**11**(1):1 ~ 16.
31 Sharov, A.G. *Proc. 15th Congr. Zool.*, 1959, 105 – 108.
32 Sharov, A.G. *Z. Zool. Syst. Evol. Forsch.*, 1965, **3**:349 – 358.
33 Hennig, W. Insect Phylogeny. Great Bri. at Pitman Press Bath., John Wiley & Sons, 1981. 1 – 443.
34 Stoche, K., *Stuttg. Beitr. Naturk.*, 1963, **110**:1 – 6.
35 Anderson, D.T. *Devolop. Syst. Insect*, 1972a, **1**:165 – 242.
36 Anderson, D.T. *Develop. Syst. Insect*, 1972b, **1**:95 – 163.

蚂蚁行为生态研究进展*

贺达汉 长有德
(宁夏农学院农学系 永宁 750105)

蚂蚁行为包括筑巢、觅食、育幼、共生和组织社会生活等社会性与非社会性行为。从研究层次上可分为个体行为和群体行为,前者研究蚂蚁个体行为特性,后者研究其社会组织特性。蚂蚁行为记载历史悠久,但直到本世纪 30 年代计算机和数字照像机的相继问世,蚂蚁行为学研究才获得了突破性进展,其研究内容在广度和深度上都得到了很大的发展[1]。近年来,许多昆虫学和生态学家更加注重蚂蚁行为对环境因子生态反应的研究[1]。配合自己的研究工作,作者对近年来国内外有关蚂蚁行为生态学研究文献资料进行了搜集、整理和总结。现就蚂蚁筑巢、觅食、育幼行为及其对环境因子反应方面的研究进展作一简介。

1 筑巢行为

其研究主要涉及到筑巢过程中工蚁间信息传递机制[2]、营巢行为调节机制[3]、蚁巢空间结构和穴外堆土特征[1,3]及巢穴位置选择等与环境因子的关系[3~5]等。这一领域一直是蚂蚁行为研究的薄弱环节,一是野外蚁巢的筑巢过程和空间结构很难进行系统调查;二是蚁巢的三维空间结构增加了调查、数量描述和统计分析的难度[6]。近年来,利用细胸蚁属 *Leptothrax* 种类的特殊筑巢行为制作人工蚁巢使其研究取得了较大发展。本属种类群体蚁量少(< 500 头),1 头蚁后,喜于在岩石缝隙中营建巢穴,以岩石为周围巢壁,巢室只有 1 个。利用这种特性,Franks[7]用两块载玻片相并,四周夹有硬纸板,中空部分为蚁巢,制成人工蚁巢进行该蚁筑巢行为的观察与分析。该方法的突出优点是其

* 国家自然科学基金资助项目。
收稿日期:1998-06-26。

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net