

论水螨腺毛形态学与螨类体躯进化*

(蜱螨亚纲: 水螨群)

金道超

李隆术

(贵州农学院昆虫研究所 贵阳 550025)

(西南农业大学植保系 重庆 630716)

摘要 基于对中国水螨区系120余种的研究和有关文献, 本文提出了水螨腺毛分布体位的原始模式; 据腺毛腺体及围腺片等结构特征, 将水螨腺毛分为四个结构类型: 皱喙螨型、盾水螨型、水螨型和腺水螨型; 腺毛结构特征表明, 其发生与起源和体躯形态进化相关; 全面评述了节肢动物和螨类体躯及体节进化的现有理论、分析讨论了关于螨类祖先体躯模式的 Grandjean-Coineau 氏学说(十六节说)和 Bader 氏学说(十二节说), 由此并结合作者研究提出了螨类(水螨), 原始祖先体躯模式的新假说(十八节说)。

关键词 水螨, 形态学, 螨类体躯, 腺毛, 进化

水螨7总科现知所有种类的体壁上都有显著别于其它陆生类群的18对腺毛(多数类群保留16对, 少数类群为17对), 它们在体躯上的分布位置(后文简称分布体位)因类群不同而有很大变化, 是鉴别高级分类单元和种的重要依据。腺毛分布体位加之数目变化所构成的特征性状在分类实践中极为有效、实用, 然而, 许多研究者仅醉心于使用这些特征性状而不重视这些特征性状间的内在联系, 即他们只着眼于具体分类单元的少数腺毛甚至个别腺毛所表现的独立性状, 却未对不同分类单元进行比较, 权衡所有腺毛表现的整体特征, 因此, 实际上这些特征并未能得以充分应用。时至今日的水螨研究者中, 唯瑞士巴塞尔自然历史博物馆的 Bader 博士致力过这方面的探索, 他曾指出, 水螨系统发育研究中的重要依据, 也即重大难题之一正是腺毛数目及其分布体位的关系, 若能作出正确判断, 对考察分类单元间的系谱关系极有帮助^[1]。自70年代初以来, Bader 在其发表的许多分类学论文中都曾尝试刻划所记述单元的腺毛分体位。在80年代初以前, Bader 研究的对象主要是相对较低等的类群, 这些类群的腺毛分布体位较相似, 因此他对腺毛分布体位的特征刻划具有一致性, 似乎也较接近自然真实性, 如对刺触螨属(*Sperchon*)、腺水螨属(*Lebertia*)、狂水螨属(*Thyas*)等一些种的研究^[2~4], 但80年代初以后, 由于研究类群范围扩大, Bader 对腺毛分布型式的解释显得与过去很不一致, 不乏自相矛盾处, 这可能是他面对各类群腺毛分布体位特有的复杂变化难以适从, 而又未能对之进行认真分析的结果。

随着研究的不断深入, Bader^[5]声称接受 Grandjean^[6]和 Coineau^[7]提出的螨类体躯原

* 国家自然科学基金资助项目

1995-12-19收稿, 1996-06-26收修改稿

始十六节及进化假说(下文简称十六节说),在其基础上阐述了萨氏馊水螨(*Panisus sarasini*)等的腺毛分布体位并提出水螨体躯原始十二节假说(下文简称十二节说),但始终未脱离就现象论现象的局限,理据乏力。

作者通过对中国现知六总科成员的比较研究,认为现存水螨区系的各种腺毛分布体位型式皆由一较近代的祖先模式演变而来,且腺毛的生源很可能与其更早祖先的原始体躯形态的进化演变密切相关,基于此提出了水螨腺毛的原始分布(型)模式和螨类体躯原始体节为十八节及其进化历程的新假说(简称十八节说)。

1 现存水螨腺毛分布体位和腺毛结构

1.1 腺毛典型分布体位及其原始分布模式

水螨躯体上除有16~18对腺毛外,眼区还有2对非腺性的刚毛——眼毛。据腺毛所在躯体体面及位置谓之,计分5组:触腺毛2对,背腺毛4对,侧腺毛4对,基节(板)腺毛4对,腹腺毛4对,少于18对时通常为基节腺毛1(偶为2)和3消失。据作者对中国水螨6总科、120余种的研究并参考有关文献,腺毛的典型分布体位型式如图1~3,分别为具16对腺毛的代表盾水螨(*Hydryphantes recondita* Jin,图1),具17对腺毛的代表水螨(*Hydrachna brevilamina* Jin,图2)和具18对腺毛的代表萨氏馊水螨(图3),综合这三种典型分布型式并结合参考其它类群的腺毛分布体位,拟设了如图4所示的水螨腺毛(含眼毛)的原始分布假想模式,即水螨可能的最邻近祖先腺毛的分布型式。

参照三种典型分布体位型式和原始分布模式,腺毛和眼毛在躯体上的具体分布体位分述如下,并略举有关腺毛体位在一些类群中的变异范例。

1.1.1 触腺毛和眼毛:触腺毛是因其位于躯体前端且毛常较粗,故将之与触角类比而名。第一对位于躯体最前端两侧,称为前触腺毛(A_1)。第二对位于侧眼内侧(背面观)或上方(侧面观),称为后触腺毛(A_2)。在一些类群中, A_2 位于侧眼外侧(背面观)或下方(侧面观),如皱喙螨属(*Eylais*)。第一对眼毛位于躯体前端背面,前触腺毛与后触腺毛或侧眼间内侧,称眼前毛(O_1),第二对眼毛即眼后毛(O_2)通常位于侧眼远后方内侧,第一对背腺毛间。但皱喙螨属等少数类群的 O_2 位于中眼两侧。

1.1.2 背腺毛:即位于体背近中线两侧的腺毛,4对,由前至后按序称为背腺毛1、背腺毛2、背腺毛3、背腺毛4(D_1 、 D_2 、 D_3 、 D_4)。部分类群的背腺毛可偏体侧着生,如铠水螨属(*Mamersa*)的 D_1 和 D_2 ,佯软滑水螨属(*Pionopsis*)的 D_2 。

1.1.3 侧腺毛:即位于躯体侧面中线附近(侧面观)的腺毛,4对,按前后序分称侧腺毛1、侧腺毛2、侧腺毛3、侧腺毛4(L_1 、 L_2 、 L_3 、 L_4)。位置变化很大,如沼螨属(*Limnesia*)的 L_2 和角板螨属(*Forelia*)的 L_3 移至背侧方,角板螨属 L_1 偏于腹面,急流水螨属(*Torrenticola*)的 L_1 甚至随体壁的极度前移而达基节板I的背方。

1.1.4 基节腺毛:基节腺毛以其生于基节板附近而得名,4对,按序称为基节腺毛1、基节腺毛2、基节腺毛3、基节腺毛4(E_1 、 E_2 、 E_3 、 E_4)。 E_1 和 E_3 分别邻近前、后基节板群外侧缘, E_2 位于前基节板群后缘和后基节板群前缘之间的体壁上; E_4 一般位于后基节板群后方的腹面体壁上。现知种类中,大多数仅有 E_2 和 E_4 。位置变化最令人迷惑的是 E_4 ,它

可前迁至基节板Ⅲ上,如刺触螨属(*Sperchon*),亦可后移至生殖板前缘,如雄尾螨属(*Arrenurus*)。

1.1.5 腹腺毛:即位于后基节板群以外后方腹面体壁上的4对腺毛,分别称腹腺毛1、腹腺毛2、腹腺毛3、腹腺毛4(V_1 、 V_2 、 V_3 、 V_4)。 V_1 分列于肛孔前方两侧, V_2 位于肛孔后方两侧、在 V_1 后方,更靠近腹侧面的是 V_3 ,位于腹面最末端两侧的即 V_4 。4对腹腺毛的着生位置都有很大变化,较易辨别的是 V_1 和 V_2 ,二者无论极度地前或后移,始终都处于腹面中央两侧区域。 V_3 可在后基节板群后缘(如刺触螨属)或侧缘(如佯软滑水螨属); V_4 可在躯体末端背面(如水螨属)、生殖域两侧(如蚌螨属 *Unionicola*)或体侧中线附近(如腺水螨属 *Lebertia*)。

侧、腹、基节腺毛的分布体位变化互相关联、错综复杂,须经认真比较方能确定。然而,各类群腺毛分布体位的变化是由其体躯形态变化或某一特定区域的体壁转移所决定的,故科级甚至属级单元的腺毛分布体位十分稳定,作者认为,腺毛分布体位型式至少对科级单元特征定义极富意义,并已应用于分类研究实践^[8,9]。

1.2 腺毛结构(图5~8)

作者对中国120余种水螨的研究表明,腺毛是由腺体、围腺片和刚毛组成的多细胞复合结构。腺体即体壁下的囊状体,围腺片即腺体在体壁开口四周的骨片,刚毛一般多是简单的毛状刚毛,依腺体和围腺片特点,水螨腺毛可分为四个结构类型。

1.2.1 皱喙螨型(图5):腺体悬于体壁下,呈香蕉形,腺体囊壁均匀,腺体开口紧邻毛基。围腺片非环状,而是自腺口和毛基外延的条形骨片,有时为三支状。腺毛为较细的丝状刚毛。此型为皱喙螨总科(*Eylaoidea*)具有。

1.2.2 盾水螨型(图6):腺体悬于体壁下,呈球形;腺壁呈网袋状,“网线”由腺壁局部增厚形成,“网孔”部分壁薄而较透明;围腺片环状,腺体开口于围腺片中央薄壁区。刚毛为普通型毛,生于围腺片上。此型为盾水螨总科(*Hydryphantoidea*)具有。

1.2.3 水螨型(图7):腺体呈蘑菇状,即悬于体壁下的部分呈扁平盘形,其上以狭窄颈状部穿过体壁而与在围腺片中央的开口相连,腺壁较均匀,但颈状部略加厚。围腺片较发达。刚毛生于围腺片上,多为常型。此型为水螨总科(*Hydrachnoidea*)具有。

1.2.4 腺水螨型(图8):腺体底部膨大、至腺口渐缩小,呈烧瓶状或矮圆锥状。围腺片发达。刚毛多为常型,亦有锥状、扁阔板状或枝状者。此型为腺水螨总科(*Lebertioidea*)、湿螨总科(*Hygrobatoidea*)和雄尾螨总科(*Arrenuroidea*)具有,但后两个类群的腺体部分较腺水螨的更短,完全嵌于围腺片下方的体壁中。

四种腺毛类型之结构特点所显示的演变方向(由皱喙螨型到腺水螨型),也是探索总科间系统发育关系的重要线索。

1.3 水螨腺毛与螨类共有腺性结构的区别及意义

在蜱螨亚纲中,仅水螨具有18对腺毛,分析它们和蜱螨共有腺性结构间的区别,对推论其起源并探讨体躯形态演化有启发意义。

蜱螨共有的两大腺性结构系统是前体腺和皮腺。陆螨的前体腺曾由 Woodring 和

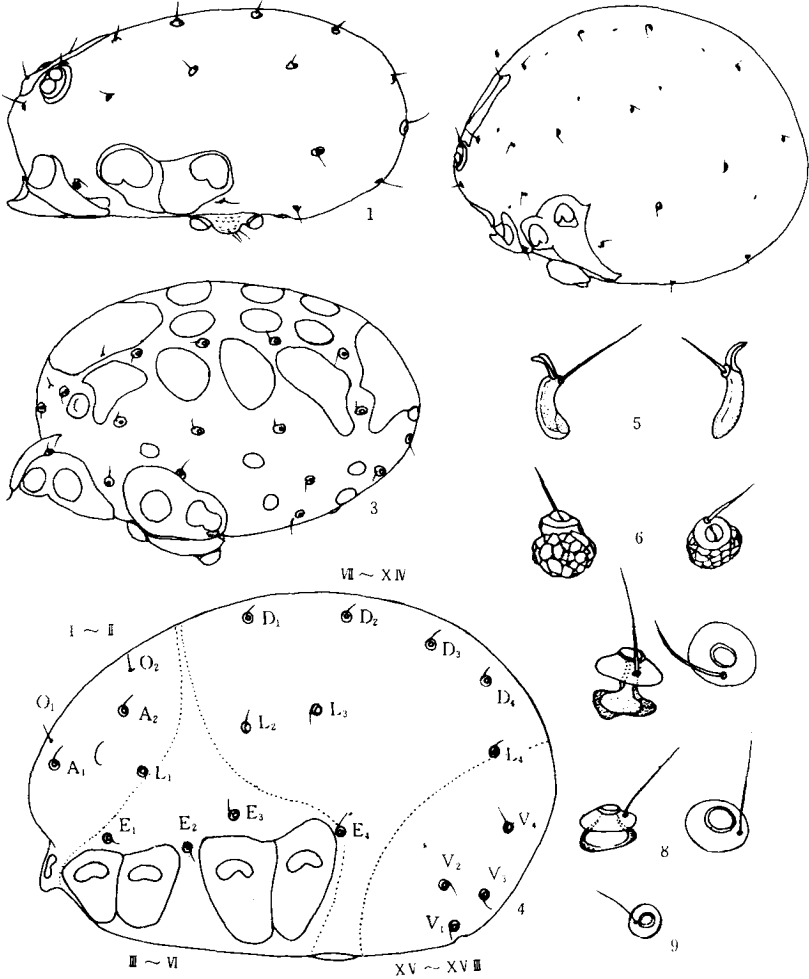


图1~9 1.盾止螨侧面 2.水螨侧面 3.萨氏馒头水螨侧面
4.腺毛分布体位的理想原始分布模式 5.皱喙螨型腺毛结构 6.盾水螨型腺毛结构
7.水螨型腺毛结构 8.腺水螨型腺毛结构 9.湿螨固腺片

Cook、Legendre、Krantz、Alberti 和 Crooker 论述过^[10,11]，水螨中则由 Cassagne-Mejean^[12]对雄尾螨作过详细讨论。陆螨的前体腺包括唾腺、丝腺和基节腺，前二类都直接与消化系统联接，仅基节腺独立开口于足Ⅰ和足Ⅱ基节之间，但在体内也和消化系统有组织学联系^[11]。水螨也具有相似的各种唾腺。限于水螨内部解剖学研究不够深入，尚不能确证是否也具有基节腺，但陆螨基节腺与消化道的组织联系，其巨大、拆叠的长管状腺囊和腺口位置等均表明与水螨的腺毛截然不同。水螨具有与陆螨前体腺一致的腺性结构，说明腺毛与这些腺体无任何相关性或同源性。

水螅体壁的组织学研究尚十分匮乏，但毫无疑问，陆生螭类和水螅的体壁构成层次是完全一致的，即都由外角层、上表皮、外表皮和皮层组成^[9,12]。皮层中的部分皮细胞特化为具分泌功能的腺性细胞，统称皮腺，这些皮腺可是单细胞或多细胞的，形态上除较普通皮细胞稍大外，分化不很显著。绝大多数皮腺以由原生质丝延伸而形成的导管贯通整个表皮层。显然，这些皮腺的主要功能是分泌表皮层。水螅腺毛的腺体当然是由体壁皮层细胞演化而来，但其与体壁的分离特征表明其特化程度远非普通皮腺可比。皱褶螭型和盾水螅型腺毛的腺体悬于体腔，浸于血液中，亦表明其功能决不同于普通皮腺。普遍认为，水螅的腺毛可能与气体交换有关^[13]，但作者认为，其可能也具有排泄作用（如氮代谢物和离子的排出）。无论其作用究竟如何，腺毛腺体的功能当与皮腺不同，否则，腺毛腺体也就失去了其存在的意义。

既然水螅腺毛腺体是由皮层细胞特化而来，那么它们是否就完全是某些多细胞性皮腺进一步特化的结果呢？如果答案是肯定的，则现存水螅的腺毛也许就不是正好18对且具有前述独特的体位分布型式。极少数陆生螭类的体表亦有所谓的背腺，如家蝇巨螯螭 [*Macrocheles muscaedomesticae* (Scopoli)] 背面的约20对孔状口被称为背腺^[14]，类缝甲螭 (*Parhypochthonius* sp.) 的末体有一对凸出于背板的后背腺^[14]等。但至今尚缺乏对这些所谓背腺的结构研究，若它们确是腺性结构，或许就是多细胞皮腺之衍生结构的例证。陆生类群的这些“背腺”的数目和在体壁上的分布具有明显的“随意性”，即它们在各类群中的数目和分布体位无“规”可循，表明它们在各类群中是各自独立发生的，也就是说，目前它们还未能反映出与螭类体躯形态演化的任何关系。然而，水螅的18对腺毛在躯体上“各得其所”，万变不离其宗地分布在特定体壁区，明显地似乎有“序”可依，这种“非随意性”的分布型显然不能从多细胞皮腺在水螅系统发育中随机演化的角度来解释，至少在目前如此。因此，水螅腺毛的发生或起源问题便被引向了十分严峻的理论探索途径——从螭类体躯形态进化的理论高度予以推释。

2 有关螭类体躯进化和水螅腺毛分布型式的学说

上文对水螅腺毛分布模式及其与其它腺性结构之区别的讨论阐明了本文观点——腺毛起源可能与躯体演化有着密不可分的关系，为从理论上求解这种关系，须首先扼要阐述螭类体躯进化的有关学说。

2.1 Grandjean-Coineau 氏辐螭体躯原始体节假说——十六节说概要

2.1.1 Grandjean 氏假说：法国著名学者 Grandjean^[6]根据他对甲螭为主的辐螭类形态学研究，提出了螭类体躯模式假说（图11）。该学说的中心内容是，螭类躯体由16个体节（I～XVI 节）和螯前叶组成；螯前叶和 I、II 节演化为足前体（epiprosoma，意为前体之前部，本文试译为足前体），I、II 节的半部和螯前叶成为现代类群的前背（aspidosoma），而 I、II 节的腹半部则分化为颞体；III～VI 节为足体；VII～XVI 节为后体。在体躯演化过程中仅足体的体节未发生位移，但侧、背面的体壁向腹侧面退缩，以让位于足前体和末体体节位移的需要。

螯前叶在许多类群中仍存在，甲螨中的懒古甲螨科 (Archeonothridae) 和短甲螨科 (Brachychthoniidae)、一些无气门类 (Endeostigmata) 和前气门类 (Prostigmata) 的前突 (N) 就是由螯前节演化而来。在少数前气门类群中，前突上生有前眼 (即中眼)。一些现代类群的前眼 (中眼) 着生处已无前突痕迹，乃是前突体壁已完全与第 I 甚至第 II 体节的体壁融为一体的缘故^[15]。

无独有偶，Grandjean 学说发表的同时，荷兰著名螨类学家 Hammen^[16]发表了洛甲螨科 (Pachygnathidae) 一种甲螨 *Alycus roseus* 的体躯十六节假设模式 (图12)，其对后体体节的划分与 Grandjean 学说相吻合，但缺乏对足前体、足体和整个体躯的深入分析。之后，Hammen 还提出过基于得克萨斯节腹螨 *Opilioacarus texsanus* (Chamberlin et Mullaik) 的十九节说^[20]。

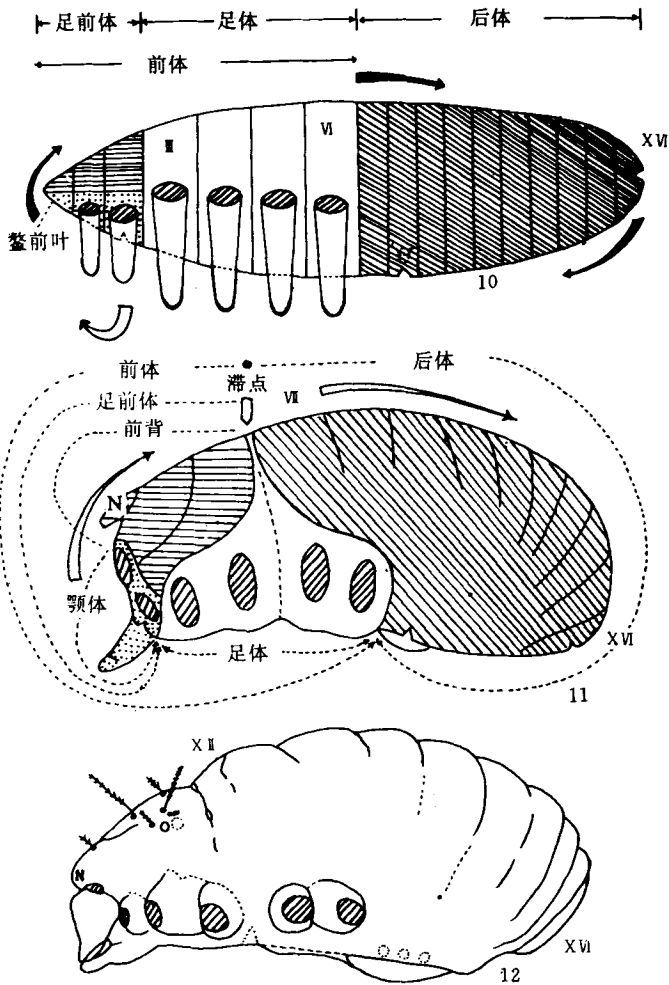


图10~12 10. Coineau (1974) 辐螨原始祖先体躯模式 11. Grandjean (1969) 螨类体躯与体节模式 12. Hammen (1969) 螨类体躯与体节模式

2.1.2 Coineau 氏辐螨体躯原始体节模式假说概要：Coineau^[7]进一步提出了辐螨类(Actinotrichida)体躯原始体节模式假说(图10)，该学说综合了自 Lankaster^[17]首次提出螨类躯体分段以来的形态学理论研究成果，亦可看作是对 Grandjean 氏十六节说的进一步演绎、发展。

Coineau 氏假说的核心内容是：辐螨类是由一个类似蠕虫的分节祖先进化而来，该祖先具有16个体节(不包括螯前叶)。在体躯演化过程中，螯前叶和 I、II 节向前方背面转移，三者腹半部共同分化形成颚体，未分化的背半部成为前背；III~VI 节是相对稳定的足体；足体以后的10个体节均腹向转移，且以第XII~XVI 节腹向转移程度最大。体节位移的最终结果是形成 Grandjean 氏模式，进而为现存螨类的体躯形态。

须强调指出，虽然 Grandjean 十六节说采用的多是 Reuter^[18]和 Oudemans^[19]等创用的体躯分段术语，即现行陆螨形态学常用体躯分段术语，但这些术语概念的内涵已和一般形态学术有很大区别。Coineau 氏采用的术语完全沿袭 Grandjean^[6]，且未改变术语的概念内涵。

2.2 Bader 氏狂水螨躯体模式及腺毛体位假说——十二节说

Bader 致力于腺毛分布体位的探索，并试图对水螨腺毛分布体位作出解释，盾水螨总科中的狂水螨科(Thyasidae)是他进行腺毛分布体位形态学研究的重点对象。狂水螨科被普遍认为是较原始的类群之一，具有完整的18对腺毛，躯体形状为典型的椭圆形螨类体态，在 Grandjean 和 Coineau 等学说的影响下，Bader^[5]提出了河狂水螨(*Thyas rivalis* Koenike)和萨氏馍水螨的腺毛分布体位型式，并提出了解释腺毛分布体位的体躯十二节假说(图13、14)。

Bader 氏十二节说的主要观点是，水螨(狂水螨)体躯由12个体节组成，除足体的四个体节仅发生1对腺毛外，足前体和后体(6节)的每个体节上有2对腺毛，合计为20对腺毛，这是他把眼前毛和眼后毛也作为腺毛对待的缘故。他将后体6个体节与腺毛的对应关系总结为：

	VII	VIII	IX	X	XI	XII
内列	D ₁	D ₂	D ₃	D ₄	V ₄	V ₃
外列	L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	V ₂	V ₁

更简明地说，Bader 学说的核心内容是，狂水螨计12个体节，I 和 II 节发生触腺毛和眼毛，III~VI 节发生基节腺毛，VII~X 节发生背腺毛和侧腺毛，XI~XII 节发生腹腺毛。

Bader 还分析了触腺毛和眼毛与陆生螨类前足体前端背面感觉毛(假气门器)的同源关系，比较的种类包括具中眼的厚颚螨(*Amphialycus pentophtalmus*)吸螨(*Cyta latirosoma*)、具前突的洛甲螨(*Alycus roseus*)及无中眼和前突的甲螨(*Torpacarus foveolatus*)，认为前触腺毛等于前假气门器毛(或梁毛)，后触腺毛为假气门器毛或感器，眼前毛相当于后外假气门器毛，眼后毛为间假气门器毛(或称梁间毛)。但是，Bader 未能对其它16对腺毛作类似的比较分析，因为这些陆生类群躯体上的体毛数远不止18对，且这些体毛是普通刚毛(一般认为具触觉功能)。再者，Bader 分析的种类除吸螨外，其它几种都有6对假气门器(包括梁毛)。

3 节肢动物体躯进化和 Grandjean-Coineau 氏十六节说及 Bader 氏十二节说述评

对前述 Grandjean、Hammen、Coineau 和 Bader 等著名学者的学说，本文意在引之为鉴，故首先须讨论节肢动物体躯进化理论的现有线索，进而对这些学说试作分析与探讨，以取其长。

3.1 蜚螭亚纲及其近缘节肢动物体躯和体节进化的理论观点及研究线索

虽然节肢动物门的亚门分类目前仍不统一，但铗角亚门（Chelicerata）是公认的一个亚门级分类单元，它包括肢口纲（Merostomata）和蛛形纲（Arachnida）两个下级单元。在节肢动物门内各级分类单元间的系统发育关系中，原始体节及其演变是最为重要的纽带之一^[21,22]。Dales^[22]论无脊椎动物系统发育关系时指出，“原始铗角类体躯包含20个体节，其中7个前体体节（在成期通常保留6节），13个后体体节，体节数在现代类群中不同程度减少”，蛛形纲体躯的“进化趋势是缩短体轴长度，后体分节界线消失，……”。Boudreaux^[21]论节肢动物门各纲系统发育关系时则认为，“铗角亚门体躯的体节发生中，6或7个体节成为取食-运动前体，12或11个体节成为腹部性的后体”。这就是说，铗角亚门的原始祖先的体躯由18~20个体节组成。蛛形纲而言，普遍认为其原始体节数是18节；前体部6节，后体部12节^[22,23]。Hammen^[16]曾认为洛甲螭 *A. roseus* 的原始体节可能是16节，但后来在定义蜚螭体节时又认为蜚螭的原始体节是19节（据节腹螭）^[15,20]。总之，包括蜚

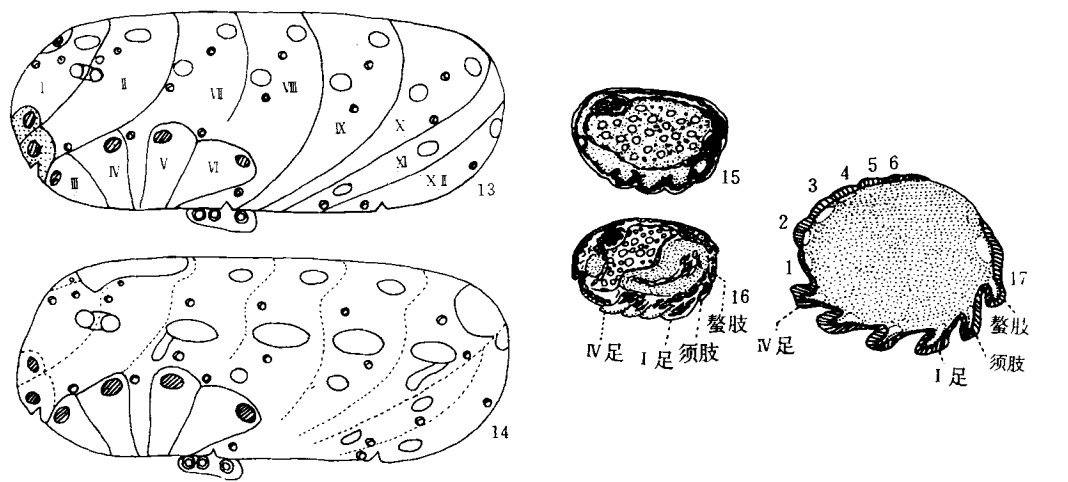


图13~14 13. Bader (1982) 河狂水螭体躯模式 图15~17 15. 革螭胚体分节和附肢芽形成的初期胚相 16. 革螭胚体分节和附肢芽形成的中期胚相 17. 迷宫漏斗蜘蛛的胚体分节胚相

螭在内的蛛形纲的原始祖先的体节数很可能是18~20节(不包括螯前叶和某些类群的尾叶)。系统发育研究者得出这样的结论,主要是依据化石类群(古代近缘类群)、现代近缘类群形态、胚胎发育、内部解剖等四个主要研究途径获得的线索。

据现知化石记录资料,最早的陆生动物是具18体节的螭(志留纪),而后是大量蜘蛛、昆虫和两栖动物(泥盆纪),可见蛛形纲(螭亚纲)的起源早于昆虫^[24]。螭亚纲的现知化石种类极少,已知者多是甲螭^[25]。水螭化石记录仅知盖古雄尾螭(*Protarrenurus covergens* Cook 1957)一种;甲螭化石中亦仅有一水生种,即斯氏杆棱甲螭 [*Mochloribatula smithi* (Wooley 1971)]。由于螭化石资料过于有限,尚难对之进行年代区系的分析推断。因此,化石证据尚不能作为追溯螭亚纲与其它类群亲疏关系的确凿依据,对研究螭体躯的体节组成及其形态演化而言,唯有化石近缘类群螭提供了有益线索。

螭亚纲胚胎学研究是一个被长期忽略的领域,水螭方面似更无较详细的研究,仅有的少数研究都只限于对卵裂过程和胚胎后期的粗浅记录^[12]。Aeschlimann 和 Haas^[26]曾对螭亚纲胚胎学的知识作过综合评述,指出过去的许多研究过于粗略而无实际意义。在近年的研究中,以 Yastrebtsov^[27]及 Akimov 和 Yastrebtsov^[28]对革螭亚目的研究至为详尽,涉及类群包括寄螭科、巨螯螭科、植绶螭科、厉螭科、喘螭科、皮刺螭科、巨刺螭科、瓦螭科和蝠螭科,研究结果富有代表性。革螭体躯分节和附肢芽体形成的初期胚相如图15,中期胚相如图16。无论任何胚胎发育阶段,胚体上都不显示分节迹象,仅可由附肢芽体准确判断前体由6个体节和头叶(即螯前节)组成。蛛形亚纲的胚胎学研究表明,许多种类在胚体分节的各阶段中腹部也很少显现分节,少数种类的胚体腹部可显露5~6个分节痕迹(图17),如舞蛛 *Tarantula marginemaculata* 和 *Cupiennius salei*^[29]。迷宫漏斗蜘蛛(*Agelena labyrinthica*)的胚体腹部可显现8个体节,可能是胚体分节数量最多的一种^[29]。由此可见,虽然胚胎发育对探讨蛛形纲体躯体节的形态演化有很大意义,但胚体并不能充分展现祖先概略面貌。

因此,从古生物学和胚胎学等直接途径显然难以获得确凿证据,必须辅以间接途径或方法来推证蛛形纲、尤其是螭亚纲体躯原始体节的形态演化。与现存近缘类群比较是重要间接途径之一。蛛形纲的近缘类群是肢口纲(Merostomata),肢口纲现存5种之一的中国鲎(*Tachypleus tridentatus*)腹部具12节(但最后5节愈合)。蛛形纲内,螭亚纲现存种类均多为12腹节,盲蛛亚纲(Opiliones)有10个可见腹节^[30]。因此,如果蛛形亚纲和螭亚纲与螭亚纲等享有共同祖先,则此祖先应有18个体节。进而推之,则蛛形纲与肢口纲享有的共同祖先亦应有18个体节,即铗角亚门的祖先极可能至少有18个体节,且这个祖先也许就是蠕虫式的^[31]。

考察节肢动物体躯体节的另一间接途径是利用解剖学特征,主要是神经系统结构和肌序等特征。分节显著的类群(如昆虫),一般可以通过神经节数目和背纵肌来确定体节。但在后部体节已高度愈合的蛛形亚纲和螭亚纲中,神经节也已高度愈合,且后者仅有一个神经节,即中枢神经块^[10~12,14],因此,神经系统对螭亚纲体节推证毫无线索可言。也因体节的高度愈合,节间界线(即如昆虫初生分节的节间褶)消失而失去了提供纵肌着生点的内脊,蛛形纲的背纵肌几乎已全部不存在,后体或腹部的运动主要靠背腹肌^[29,32]实现。各类群的背腹肌数目变异极大,如蛛形亚纲腹部最多时有4对,一般2~3对,

少数全无^[29]，在水螅中，背腹肌对数的多少与其运动特性相关，也与体壁的硬化强度有关，体壁骨化程度高则背腹肌数目少（如雄尾螅）。体壁柔软的类型，背腹肌负有维持体形和辅助运动的双重功能，背腹肌数目的多寡与运动能力相关（如皱喙螅科），不善游的种类背腹肌少且相对细弱，善游的种则数目多且强大，如喜沼螅属（*Limnochares*）的背腹肌为10~15对，因种而异^[32]。可见，无论蛛形亚纲或蜉螅亚纲，肌序也不能提供原始体节数目的可靠信息。

综上所述，论证蜉螅亚纲及蛛形亚纲原始体节数当以近缘类群（包括化石类群）比较为主，胚胎学证据为辅。

3.2 “十六节说”和“十二节说”析评

由上述讨论可见，目前尚无蜉螅体躯体节演化的有力证据，陆螅“十六节说”和狂水螅“十二节说”都是基于特定的假设，分析它们的立论依据，便可窥其不足。

“十六节说”的基础是 Grandjean 氏模式，Hammen 氏模式可作其对比补充，Coineau 氏原始模式是对 Grandjean 氏模式的展开。因此，Grandjean 模式是析解“十六节说”的焦点。模式中，前体由6节和螯前叶（胚胎期叶节）组成当无疑问。模式中的“滞点”（das）指在躯体演化中Ⅳ、Ⅴ节间是体节位移的平衡点，Grandjean 的依据是甲螅亚目、辐螅亚目和粉螅亚目的一些类群在此相应位置有细长的缝纹，有的甚至是较深的沟，这种缝或沟是足前体背向转移对足体背面压缩留下的痕迹。本文赞成此假设，因为如果没有这样一个平衡点或轴心点，体节位移演化失去了“方向”或“目标”，蜉螅的筒形蠕虫式原始祖先的体节变化将杂乱无章，现代类群也就不会表现为椭圆体这样一个基本体态。关于后体体节数为10节，Grandjean 等人是基于这样的假设：幼螅期体躯的体节总数为12节——前体6节、后体6节；幼螅经前若螅至成螅的发育过程中，每经历一个虫态，体节数就增加一节，因此到成螅时腹部体节数为10，体躯总节数便是16。作出这一假设的依据又是根据他们长期持有的假设观点——辐螅类生殖区的殖吸盘（或称生殖乳突）是后体节附肢的同源结构^[6,16,33,34]。包括水螅在内的很多辐螅种类，幼螅无殖吸盘，前若螅具一对殖吸盘、第二、三若螅分别具2、3对殖吸盘^[14]，因而表明由幼螅至第三若螅增加了3个体节，第三若螅蜕皮而为成螅再增一个体节。如果能证实这些类群的三对殖吸盘确为附肢性结构，则幼螅至成螅的发育过程中计增加4个体节当成立。然水螅中许多类群的殖吸盘远不止3对，如软滑水螅属（*Piona*）多达数十对^[35]，故殖吸盘是附肢同源结构的观点值得怀疑。另一方面，幼螅已具备肛孔，表明最末一个体节已经存在，但幼螅并未显露Ⅳ足和生殖孔，按“增节论”逻辑，则幼螅的Ⅵ和Ⅷ节尚未发育形成，因此幼螅Ⅴ节（Ⅲ足体节）与最末体节（肛孔所在体节）之间有多少体节？Ⅵ和Ⅷ节是否也是在生长发育过程增生的？Grandjean 等并未对之解释，因此“十六节说”说的最大不足是幼螅后体具6节的假设不能令人信服。

另外，Hammen 提出的洛甲螅体躯模式的主要依据之一是肌序^[16]，节腹螅十九节说亦主要据肌序及与之相关的所谓缝^[20]，上文已说明肌序在各类群的变化极大，对探讨蜉螅体躯体节价值不大。

然而或许正是受 Hammen 的影响，Bader^[6]关于狂水螅的“十二节说”的主要依据之

一也是背腹肌数目, 且确定背腹肌数目却是以由体表观察到的体壁上的肌肉连点数目为准, 并未作实际的解剖核实(这是极其困难的), 因而可能会把其它与体壁有联系的肌肉(如连接体壁与内部器官的肌肉)也误作背腹肌。Bader 认为每个体节上有2对背腹肌的肌肉连点, 河狂水螅后体上有12对, 故后体由6节组成, 加上前部6个体节, 体躯体节总数为12。但他用作研究的萨氏馐水螅在侧面体壁上比河狂水螅多2对肌肉连点, 便将其归为Ⅶ、Ⅷ体节的副肌肉接点。喜沼螅属是较原始的类群, 善游的种类肌肉连点多达17对, 不善游的种类仅10对左右^[32], 若按后体每节有2对肌肉连点的标准, 则后体节数在5~8节间变化。由此可见“十二节”说有更多不足。实际上, Bader 氏“十二节说”是在主观假定腺毛非同律发生(即每个足体体节仅发生1对腺毛, 每个后体体节有2对)来解释狂水螅腺毛分布体位的产物。

4 水螅腺毛起源和体躯形态演化新解——十八节说

作者接受 Grandjean-Coineau 十六节说的辐螭类原始体躯模式及形态演变的基本观点, 基于前述蛛形纲在系统发育中的体躯系统进化趋势、体躯祖先原始体节可能为18~20节、现存原始类群体节数等理论线索, 本文认为水螅祖先体躯的原始体节数极可能是18节, 18对腺毛的起源与原始体节数相关; 现存水螅区系之18对腺毛的特有分布型式是体躯形态演化的结果; 反言之, 18对腺毛正是水螅祖先体躯为18节的依据。

4.1 十八节说的依据、假设和推论

上文充分讨论了包括作者研究在内的有关水螅腺毛和螭类躯体形态学研究的背景和前人研究成果, 将之概括, 作为本文“十八节说”理论的依据、可能成立的假设条件以及相应推论, 前文未详处则予以补充说明。

A. 铗角亚门祖先体躯体节为18节^[21], 蛛形纲原始节为18节^[29]。

推论1: 螭螭亚纲祖先即蛛形纲祖先, 该祖先原始体躯由18节(I~ⅩⅧ)组成; 水螅保持了祖先体节数。

B. 螭类祖先呈长筒形蠕虫体态, I~Ⅵ体节为具附肢体节(Grandjean-Coineau 十六节说)。

推论2: 螭类Ⅶ~ⅩⅧ体节不具典型附肢结构, 水螅亦不例外。

C. 现存螭类的椭圆球体体态是体节位移的结果, Ⅳ和Ⅴ节间横轴是体节位移的“滞点”(Grandjean-Coineau 十六节说); 为减轻体躯后部负担而提高行动的敏捷性, 螭螭缩短体躯纵轴的进化趋势^[22]是体节位移的内因(动力)。

推论3: 为缩短体轴, 既有末端体节的腹向转移, 又有前端体节(I和Ⅱ)及中部体节(Ⅶ以后的几个体节)朝滞点界面的相向位移(对 Grandjean-Coineau 十六节说的发展)。

假设1: 节间分界对短轴的椭圆躯体无益而在进化中抛弃^[22], 但作为分节界线的节间褶并非简单地消失, 而是转朝其它功能性结构演化发展。

D. 水螅的2对眼毛不具腺体结构^[13], 因而不属于腺毛。Bader^[5]在其十二节说中将其

作为腺毛,并未提供任何佐证。在眼毛的渊源问题上,本文观点略与 Bader 相左,作者认为 O_1 和 O_2 分别由前假气门器毛和假气门器毛演化而来(Bader 认为,这两对假气门器演化为 A_1 和 A_2)。正如 Bader 所引证的,前假气门器和假气门器是陆生螨类各类群(甲螨、粉螨、辐螨)较普遍存在的,但他忽略了具中眼的水螨的眼毛位置极相似于具中眼之陆螨的这2对假气门器的位置。通常认为,陆螨的假气门器具有振动感受器和风向感受器的功能^[15]。可以设想,水域中生活的水螨必须对水体的振动和流向加以“辨识”,因此,水螨的所有背面体毛(除腺毛外)皆可缺失,但仍需保留具“特殊功能”的假气门器,即现存类群都有的眼毛。若依 Bader 所言,假气门器均变为腺毛,则其必然失去其原有的感觉功能,这对水螨适应水生生活是无益的。诚然,水螨眼毛的真正功能尚需研究核实。

陆螨中一些类群具有由螯前叶演化而来的前突,中眼生于前突上^[15,35],水螨虽无前突,但中眼位置是与之对应的;陆螨前假气门器或水螨 O_1 与中眼邻近(前方或两侧),假气门器或 O_2 位于中眼远后侧^[10,14],因此似可作如下假设:

假设2:在蜱螨原始躯体上,前假气门器或 O_1 位于螯前叶,假气门器或 O_2 位于体躯 I 节——螯肢节。

E. 水螨腺毛与陆生类群个别种类所具有的开口于体壁的腺体无直接关系(本文),腺毛的多细胞大型腺体有其特殊的分泌或排泄作用,而接受分泌刺激信号的是围腺片上的刚毛。

假设3:若假设1成立,a. 原始分节的节间褶向背侧退聚,最终由聚拢的节间褶皮细胞转化为水螨躯体上特有的腺毛腺体;或者,b. 节间褶皮层逐次转为一般体壁皮层,但在背侧特定点上,节间褶消失处的残余部分与邻近多细胞皮腺融汇而共同演化为腺体结构;腺体形成点附近的节上刚毛被腺体结合而形成完整的腺毛结构。

推论4:由推论1和假设3,头前叶和18个体节间的18条节间褶各自演化为一对腺毛腺体。

推论5:由推论3,体节的多方向位移带动节间褶-腺毛位移,形成现代水螨腺毛分布体位的基本模式。

4.2 水螨体躯形态进化和腺毛演生理想进程——十八节说

上述阐明了作者关于水螨祖先体节、体态演化和腺毛发生的观点。水螨体躯形态演化中体节位移和腺毛腺体发生的进化历程可作如下理性解释(图18~21),此释即十八节说基本内容。下文借用 Grandjean^[6]所拟的体躯分段术语(意义也完全相同),以求对蜱螨亚纲具适用和实用意义。

螨类(水螨)蠕虫式祖先具18体节(I~XVIII)和6对附肢,分节方式为初生分节,6对附肢位于I~VI节腹侧方,生殖孔位于VIII节腹面,肛孔位于XVIII节末端,螯前叶和I节的背侧方各具一对感觉毛(即前假气门器和假气门器)。综合原始体节状态和未来演化结果,整个体躯分为三段:螯前叶和I、II节为足前体,III~VI节为足体,VII~XVIII节为后体(图18)。为适应生存竞争对行动灵活快速的要求,体躯选择了朝缩短体轴方向发展的进化路线(也许还有其它进化方向,但并不成功而未能沿袭下来),遂出现前体体节背向转移、后体之后部体节腹向转移的演进趋势(图19);进化中为确保运动附肢的高度自如

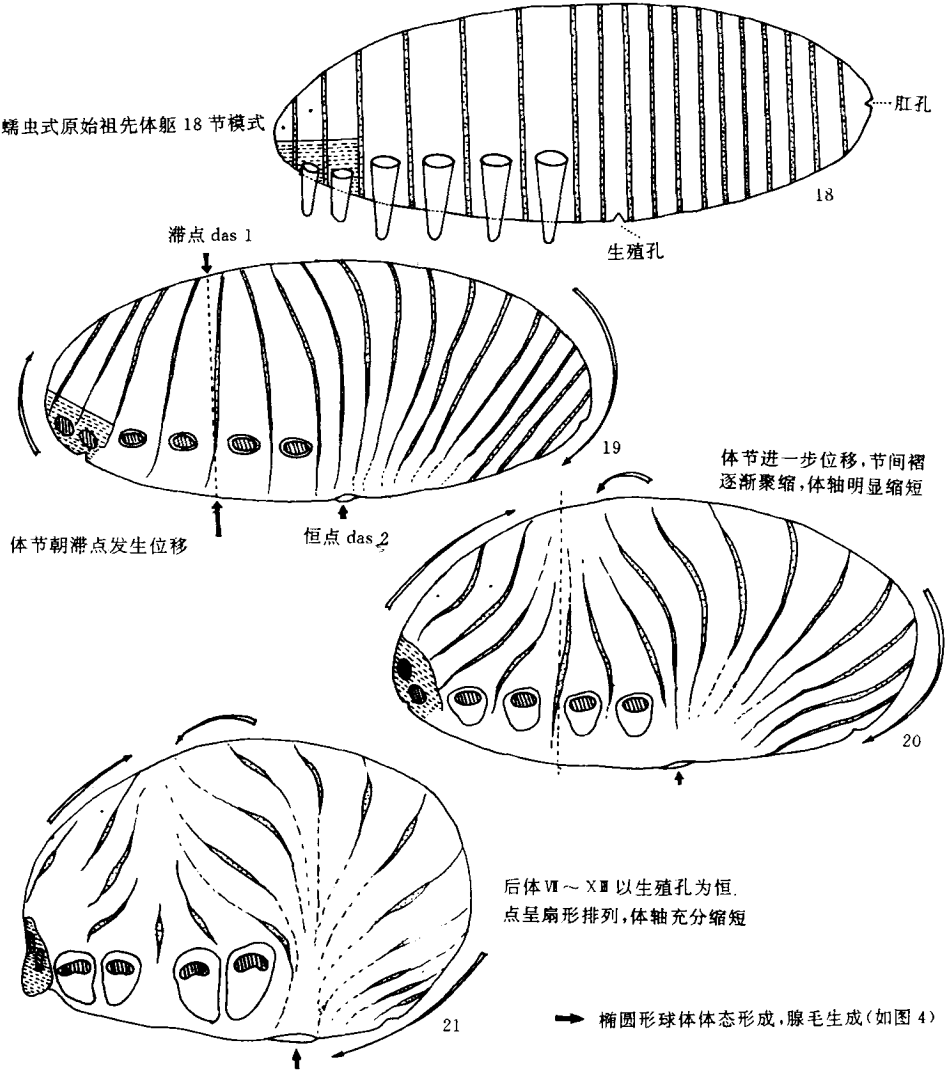


图18~21 水螅原始祖先体躯18节模式及体态演化假说

程度，足体体节基本稳定于原位，Ⅳ、Ⅴ节间的横轴成为体节位移的终界面，即滞点，使体节能遵循一定规律转移。由于后体上仅依赖于末端数个体节的腹向转移并不能达到充分缩短体轴的目的，后体的几个前部体节（Ⅶ～Ⅹ节）也向着滞点前移，与前体体节呈相相对移的态势；足体体节亦以滞点为轴朝腹侧方向退缩，以满足其前、后体节位移的需要；同时，前体腹面半部独立分化，与附肢一道最终发展为取食结构——颚体。因体轴缩短的意义是提高体躯的整体性，体躯分节失去意义，节间褶便伴随着体节转移以缩聚的方式逐渐退化（图20）。在体节位移的全过程中，Ⅶ节腹面生殖孔区域仍始终保持相对稳定性（出于进化中保证繁殖机能的需要？），成为Ⅴ～ⅩⅦ节位移的稳定点或恒点，这

些体节以此点为向心而位移,终成扇形或辐射式排定体位(图21):V~Ⅷ节主要体面移至侧面,Ⅸ~ⅩⅣ节主要体面移至背面,XV~ⅩⅧ节主要体面构成后端、侧和腹面。在滞点前方,由螯前叶、I、Ⅱ节腹方半部完成颚体形态分化,螯前叶和I节的背半部体面构成足前体的背侧面、Ⅱ节成其侧面(图21)。体躯继续依此趋势发展、完善,所有体节的体壁汇为一体,整个体躯成为近似椭圆的球体体态,原始分节的节间褶终于因聚缩而“消失”,缩聚后的节间褶皮层演化成腺毛腺体(图4)(假设3a)。若腺毛以假设3b的方式形成,节间褶最终消失点的残余细胞与邻近处的多细胞皮腺共同转化为腺体,但腺体的分布格局仍然是与图4所示一致的。

水螨别于陆螨之处是足基节板的发生和发展。由于水螨在水体中的运动(游动或爬行)比陆上行动更为困难,理应付出更大力量,或许为适应这种需要,足窝附近与强大运动肌联系的体壁便高度角质化,对需作高力度运动的足起机械支持作用。另一方面,水螨重要内部器官(如神经节、生殖腺等)位于腹方、强骨化的基节板腹向为主地扩展,对水螨内部器官具有重要的机械保护作用。由于大多数类群的基节板也多少向体侧方扩展,结果将E₁和E₃倾覆,故大多数现代类群缺失这2对腺毛。

5 结语

水螨腺毛对研究水螨群各分类单元间系统发育关系具有重要意义,本文提出的腺毛分布体位模式和结构类型,有助于定义腺毛特征性状而加以充分利用。

本文十八节说得益于Bader十二节说的启迪——水螨腺毛与体躯体节构成相关,继承了Grandjean-Coineau十六节说之长。十八节说突出强调了以下三个方面:后体体节的位移呈双向态势;体节位移受制于两个相对稳定的“点”,即Ⅳ-V节间制约全体体节的“滞点”和以生殖孔为向心制约后体体节的“恒点”;分节界限——节间褶并非简单地消失,由其部分皮层细胞演化为腺毛的腺体。

十八节说基于文中述及的有关理论研究成果,然就十八节说内容反而推之,水螨18对腺毛是主要立论依据,因此,十八节说是否成立,有待于深入研究腺毛与躯体体节间的关系予以求证。作者认为,结合个体发育详细研究腺毛组织学和细胞学特征,是探讨腺毛与体节关系所必需的。

参 考 文 献

- 1 Bader C. Die Wassermilben des Schweizerischen National Parks, 3. Populations dynamische Unter Suchung zwier hochalpinen Quellen. *Ergebn. Wiss. Untersuch. schweiz. Nationalpark* 1977, **15**: 1~127
- 2 Bader C. Die Wassermilben des Schweizerischen National Parks, 1. Systematisch-faunistischer Teil. *Ergebn. Wiss. Untersuch. Schweiz. Nationalpark*. 1975, **14**: 1~127
- 3 Bader C. Die Wassermilben des Schweizerischen National Parks, 2. Nachtragzum systematisch-faunistischer *Ergebn. Wiss. Unter such. schweiz. Nationalpark*. 1975, **14**: 373~397
- 4 Bader C. Problemes phylogenetiques chez les Hydracariens. *Acarologia*. 1977, **19**: 89~96
- 5 Bader C. Panisus-studien 2. Zur Morphologie von *Panisus sarasini* Bader 1981 (Acari, Prostigmata, Hydrachnellae).

- Entomologica Basiliensia, 1982, 7: 7~23
- 6 Grandjean F. Stases, Actinophilinae, rappel de ma classification des Acariens en 3 groupes majeurs, Terminologie en soma. *Acarologia*, 1969, 11: 796~827
- 7 Coineau Y. Elements pour une monographie morphologique, ecologique et biologique des Caeculidae (Acariens). Mem. Mus. Nat. Hist. Natur., Serie A, Zool 1974. 86: 641~651
- 8 金道超. 尖水螨属两新种记述. 贵州农学院学报, 1995, 14(3): 25~29
- 9 金道超. 中国新纪录角板螨属一新种. 动物分类学报, 1995, 20(3): 332~335
- 10 Krantz G W. A manual of acarology. Corvallis; Oregon State Univ. Book Stores. 1978, 509
- 11 Alberti G, Crooker A R. Internal anatomy. In: Helle W and Sabelis M W ed. Spider mites, New York; Elsevier Sci, Pub. Comp. Inc. 1985, 29~62
- 12 Cassagne-Mejean F. Contribution a l'etude des Arrenuridae (Acari, Hydrachnellae) de France. *Acarologia*, 1966, 8: 1~186
- 13 Cook D R. Water mite genera and subgenera. Mem. Amer. Ent. Inst. 1974, 21: 860
- 14 忻介六. 农业螨类学. 北京: 农业出版社, 1988, 150, 383
- 15 Hammen L van der. Glossary of acarological terminology. The Hague; Junk W Publishers, 1982, 244
- 16 Hammen L ven der. Notes on the morphology of *Allycus roseus* Koch. Zool. Medelingen, 1969, 43: 177~220
- 17 Lancaster E R. The structure and classification of the Arthropoda. Quart. J. Microsc. Corvallis, 1904, 47: 523~582
- 18 Reuter E. Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden, Mit besonderer Berücksichtigung von *Pediculopsis graminum* (Runt.). Acta Soc. Scient. Fennicae, 1909, 36: 1~228
- 19 Oudemans A C. 1911 Acarologische Aanteekeningen XXXVII. Namen voor Lichaamsafdeelingen. Ent. Ber. 1911, 3: 183~184
- 20 Hammen L van der. La segmentation primitive des acariens. *Acarologia*, 1970, 12(1): 3~10
- 21 Boudreaux H B. Arthropoda phylogeny with special reference to insects. New York: John Wiley and Sons, Inc. 1979, 320
- 22 Dales R P. Practical invertebrate zoology. 2nd ed. Oxford: Blackwell Sci. Pub. 1981, 356
- 23 宋大祥. 中国农区蜘蛛. 北京: 农业出版社, 1987, 45
- 24 Whittington H B. Early arthropoda, their appendages and relationships. In: House M R ed. The origin of major invertebrate groups. London and New York: Academic Press, 1979, 253~268
- 25 李隆术 李云瑞. 蜱螨学. 重庆: 重庆出版社, 1988, 4~6, 222
- 26 Aeschlimann A. Hass E. What is our current knowledge of acarine embryology? In: Griffiths D A, Bowman C E ed. *Acarology* VI, 1984, 1: 90~99
- 27 Yastrebstov A. Embryonic development of gamasid mites (Parasitiformes; Gamasida). *Internat. J. Acarol.* 1992, 18: 121~141
- 28 Akimov I A, Yastrebstov A V. Embryonic development of the parasitic mites *Varroa jacobsoni* Oudemans 1904 (Parasitiformes, Varroidae). *Vestn. Zool.* 1988, 3: 55~62
- 29 Foelix P F. Biology of spider. Cambridge, Massachusette; Harvard Univ. Press, 1992, 306
- 30 任淑仙. 无脊椎动物学(下). 北京: 北京大学出版社, 1991, 110~146
- 31 Grasshoff M. A model of the evolution of main chelicerate groups. In: *Acarologia*, 1964, fsc. hors ser: 75~79
- 32 Mitchell R C. An approach to the classification of water mites. *Acarologia*, 1964, fsc. hors ser: 75~79
- 33 Grandjean F. Observations sur les Tydeidae (e serie). Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. (2), 1938, 10: 593~600
- 34 Grandjean F. Considerations numeriques sur les poils genitaux des Oribates. *Acarologia*, 1961, 3: 303~343
- 35 金道超. 郭振中. 贵州软滑水螨属二新种. 动物分类学报, 1992, 17(2): 173~177

ON GLANDULARIA MORPHOLOGY OF WATER MITES (ACARI, ACTINEDIDA, HYDRACHNELLAE) AND EVOLUTIONARY THEORY OF THE MITE SOMA

Jin Daochao

(*Institute of Entomology, Guizhou Agricultural University Guiyang 550025*)

Li Longshu

(*Department of Plant Protection, Southwest Agricultural University Chongqing 630716*)

Abstract The essential distribution model of 18 pairs of hydrachnelles' glandularia, including 2 pairs of antennal glandularia (A_1, A_2), 4 pairs of dorsoglandularia ($D_1 \sim D_4$), 4 pairs of lateroglandularia ($L_1 \sim L_4$), 4 pairs of epimeroglandularia ($E_1 \sim E_4$), and 4 pairs of venteroglandularia ($V_1 \sim V_4$), and 2 pairs of non-glandularia seta named ocularia (O_1, O_2) is defined through comparative studies on more than 120 Chinese species of water mites. It is considered as a primitive distribution scheme from which the patterns of the glandularia for different families of water mites can be drawn.

According to the structural features of the glandularial glands and sclerites, the glandularia are grouped into four distinct types, eylaoïdes type — the most primitive one, hydrophantoïdes type, hydrachnoïdes type and lebertioïdes type. The lebertioïdes type is present in three higher groups including Lebertioidea, Hygrobatoides and Arrenuroidea, and is considered to be recent in the evolutionary scale.

A new hypothesis, "eighteen-segment theory," of the origin of the mite descending from worm-like ancestor with 18 segments ($I \sim XVIII$) and a precheliceral lobe (pl), is proposed through a careful study of the glandularia. The gland structure of hydrachnelles' glandularia shows no similarity to other glandular structures or organs found in all acarides groups. This means that the 18 pairs of glandularia independently derived from 18 intersegmental folds between primary segments of the worm-like ancestor in the course of evolution of soma with reducing body axis. The "eighteen-segment theory" presumes that the transferring of the ancestor's segments, to reduce body axis, is directed by two stable points, "das 1" between IV and V and "das 2" at area of genital pore. Toward "das 1" and "das 2", I, II and pl transfer dorsally and over III and IV, VII ~ X dorso-anteriorly and over V and VI, XV ~ XVIII ventrally and behind the genital pore. The impressive explanation of the theory is given with the terms used by Grandjean. Other theories, "sixteen-segment theory" by Grandjean in 1969 and Coineau in 1972 and "twelve-segment theory" by Bader in 1982, and phylogenetic points of view on arthropod groups are discussed in detail.

Key words Hydrachnellae, morphology, mite soma, glandularia, evolution