

原尾虫系统发生新概念及其起源与分类地位的探讨

尹 文 英

(中国科学院上海昆虫研究所)

摘 要

本文根据二十年来在我国发现的多种原尾虫、红华蛭等的胚后发育各阶段的特征,以及精子的超微结构等的研究进展,提出了原尾虫系统发生的新概念:无气管系统的类群是原尾虫中较为原始的,而有气管系统的古蛭和华蛭则是比较特化的类群。并根据这一概念,重新整理了世界上已知的 53 个属,草拟出原尾虫新的分类系统。同时还就原尾虫与昆虫之间的亲缘关系进行了讨论,并对其在节肢动物门中的分类地位也进行了初步探讨。

自本世纪初 Silvestri 在欧洲首次发现原尾虫后^[1],约经 50 年始在我国发现^[2],直到 1963 年才报道了两个新种^[3]。由于我国土壤动物资源丰富,二十年来从 18 个省、市采得标本万余头。经过鉴定,已先后记述了 81 种,其中包括 70 个新种,10 个新属^[4-10]和一个新科^[4]。通过对这些种类的观察和描述,分析其系统关系以及对不同属、种胚后发育的研究和对华蛭等精子超微结构的观察等工作,为原尾虫各类群之间的亲缘关系,找到了一些新的证据,为阐明类群间的系统发生提供了新鲜材料。

一、我国原尾虫在系统分类上的意义

Tuxen 1964 年将当时全世界已知的原尾虫 208 个种^[11],重新作了观察和审定,经过整理分为 16 属,隶属于三个科和两个亚目(见表 1),这是当代公认的经典分类系统。在这个系统中,分亚目的主要依据是以气管系统的有、无而定;分科的主要特征是视腹足的节数和上生的刚毛数目多寡为准(表 1)。

1. 但自从在上海东余山发现了身披铠甲、形态独特的红华蛭 (*Sinentomon erythranum* Yin 1965 年)^[4]以后,由于它具有较发达的气管系统,自应隶属于古蛭一类,然而其第 II 和第 III 对腹足均为 1 节,各生刚毛 2 根,这显然又是无气管系统的蛭科的特征,加上它又具有巨大而有线纹的假眼和独特的外生殖器等,首先打破了古蛭亚目和蛭亚目之间的界限,并因而建立了华蛭科(*Sinentomidae*)^[4]。此后,对于它的分类地位,曾引起同行间的热烈争论。Nosek 认为华蛭与古蛭在形态特征上差异很大,应单独成立华蛭亚目 (*Sinentomoidea*)^[12]与上述两个亚目并列。

表 1 Tuxen 1964 分类系统特征图解 1 我国 4 个属主要特征图解

特 种 属 征	亚目	古蛭亚目	蛭亚目			蛭亚目	古蛭亚目		
	科	古蛭科	始蛭科		蛭科	夕蛭科	古蛭科		华蛭科
			夕蛭亚科	始蛭亚科		汐蛭属	旭蛭属	中国蛭属	华蛭属
气管系统		有	无	无	无	无	无	有	有
腹足	I	II-5	II-4	II-4	II-4	II-4	II-5	II-5	II-4
	II	II-5	II-4	II-4	I-2 (1-3)	I-3	II-5	II-5	I-2
	III	II-5	II-4	I-3(2)	I-2 (1-3)	I-3	II-5	II-5	I-2
假眼									
顎腺									

Imadaté 同意作者的意见,主张暂以科的建制为宜^[13],而 Tuxen 却认为华蛭和无气管系统的夕蛭相近,把它归属于始蛭科^[14]。

2. 不久后,在华东地区又发现了初旭蛭 (*Antelientomon prodromi* Yin 1974 年)^[5],这种原尾虫的形态特征、腹足的节数和毛数均与古蛭属者相同,唯独缺少气管系统。综合这一种原尾虫的特征,又跨越了两个亚目的界限。

由于以上两种原尾虫的出现, Tuxen^[14] 亲自指出:“两个‘经典的’特征,即‘气管系统的有无’和‘几对腹足为 2 节’现在都不讲了,都是由于中国的两个发现而使之站不住脚的……。”

3. 过去虽然推断蛭科的种类是从始蛭科演化而来,但一直没有找到直接的证据。褶爪沪蛭 (*Huhentomon plicatunguis* Yin 1977 年)^[6] 的出现,从其口器、假眼、颚腺、毛序和外生殖器等,都表现为夕蛭科的特征,但其第 II、III 对腹足的节数和毛数,却与夕蛭不同;而和蛭科中较为原始的无角蛭属的腹足相同。从而可以清楚的看到从夕蛭向蛭科演化的连续性。

4. 华蛭和古蛭虽然都是有气管系统的类群,但在形态上的差异很大,二者之间是否有比较亲近的血缘关系,一时不能肯定;同时,它们和无气管系统类群之间的关系,也待阐明。大中国蛭 (*Zhongguohentomon major* Yin 1979 年)^[7] 虽隶于古蛭科,但从其毛序的分布、假眼有线纹、前跗感器的形状和外生殖器的类型等与其它类群进行比较,一方面可见中国蛭与华蛭之间的亲缘联系,另一方面也可溯见与富蛭^[15]之间的某些相似之处。

5. 除上述四个属外,在我国还先后报道了异蛭属 (*Anisentomon* Yin 1977 年)^[6], 多腺蛭属 (*Polyadenum* Yin 1980 年)^[8], 伊春蛭属 (*Yichunentulus* Yin 1980 年)^[9], 华山蛭属 (*Huashanentulus* Yin 1980 年)^[9], 丽蛭属 (*Callientomon* Yin 1980 年)^[9], 新康蛭属 (*Neocondecellum* Tuxen et Yin 1982 年)^[10] 等 6 个新属。此外,近年来从世界各地也陆续增加了 20 多个新属,比 1964 年时增加了二倍多。每个新的属、种出现,都或多或少地反映出原尾虫在长期系统演化过程中的一个分支或一个阶段,也在某种程度上表达出类群之间的相互关系,为系统地阐述

原尾虫各类群间的关系提供了必要的素材。

二、哪一类是原尾虫的原始类群?

长期以来,从 Berlese^[16], Condé^[17], Tuxen^[11], Imadaté^[18] 到 Nosek^[12] 等著名原尾虫学家,都一致认为:在原尾目中,有气管系统的古蚘是最原始的和最接近祖型的类群,而不具气管系统的蛭科种类则是比较特化的类群,并认为后者是由前者演化而来的。持这一论点的依据,是认为古蚘类型具有专门的呼吸器官和短而阔的口器、腹足的节数和毛数较多。以上的依据是由两个假想而来:其一是首先假定原尾虫的祖先是具有专门呼吸器官的,并且在长期演化过程中逐渐消失而成为无气管的蛭亚目类型。第二个假想是认为原尾虫由多足动物演化而来,腹足的节数和着生的毛数愈多,就愈是原始的类型。如古蚘的 3 对腹足均为 2 节,各生刚毛 5 根;而蛭科的种类其第 I 对腹足为 2 节,生 4 根刚毛,第 II, III 对腹足只有 1 节,上生刚毛 3—1 根不等(表 1)。由于以下事实,我们对上述论点持有完全不同的见解。

1. 在讨论旭蚘属的分类地位时^[5],因其形态特征像古蚘而独缺气孔。故而着重讨论了气孔,亦即呼吸器官在进化上的意义。从节肢动物呼吸器官总的演化趋势来看,是从无到有、从简单到复杂的过程。其形式虽然多样,主要可归纳为两类:较原始的一类是由体壁呼吸或演化由体壁折皱变成特殊的呼吸器官,如甲壳动物和其它水生节肢动物;另一类适应了陆地生活如蛛形类、多足类和昆虫等则主要靠气管系统进行呼吸,其中原始的小形种类仍由体壁交换气体^[19]。因此,古蚘和华蚘虽只具简单的气管系统,显然比用表皮呼吸的蛭亚目种类,向前迈进了一步。因而我们提出了“原尾目中较原始的种类可能是没有气孔的”^[5]主张。

2. 最近,对红华蚘胚后发育各个时期的特征,逐一进行了观察和比较^[20],发现它的前幼虫时期(*prelarva*)是没有气孔的,脱一次皮发育为第 I 幼虫时期才出现气孔和气管系统(见图 1)。早年对古蚘属种类的前幼虫也有同样的记载^[11,21]。根据生物发生律“个体发生重现系统发生”,这有力地证明了它们的祖先是无气孔和气管的种类。因此,可以判定,有气孔和气管系统的古蚘和华蚘是从没有气孔和气管系统的祖种进化而来的。

3. 近年来,由于分类学研究的深入发展,以精子等超微结构作为阐述类群间的系统发生,已经取得可喜的进展。从原尾虫不同类群的精子类型来看,蛭科种类的精子呈螺旋体状^[22],有鞭毛和顶体(图 2, a, b);而古蚘的精子为圆盘状^[22],既无鞭毛也缺顶体(图 2, c, d)。从动物精子演化的一般规律来看,无鞭毛的精子是从有鞭毛的精虫逐渐演化而来^[23]。这也有有力地证明了古蚘和华蚘不是原始的,而是高度特化的类群。

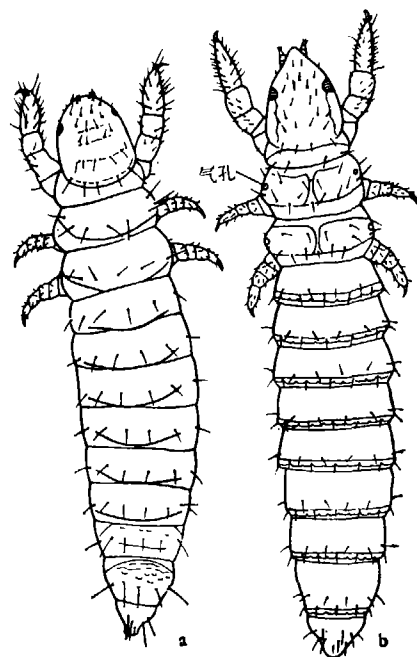


图 1 红华蚘幼虫

a. 前幼虫; b. 第 I 幼虫

基于上述事实,对原尾虫两大类群的系统发生,究竟哪一类较为原始,我们认为:无气管系统的蛭亚目种类是较原始的类群,而有气管系统的(或气管系统退化)古蛭和华蛭则是较特化的类群。这一结论和过去的完全不同。

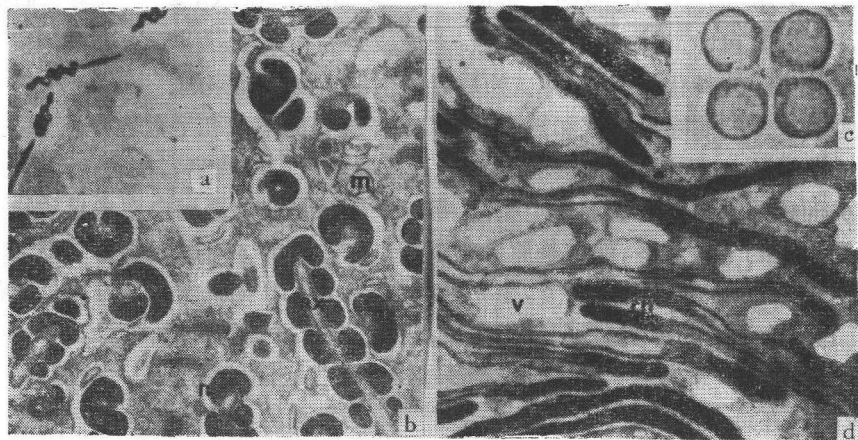


图2 原尾虫的精子^[22]

- a. 蛭属3个活精子 $\times 1,040$ (相差); b. 无角蛭精巢内成熟精子切面 $\times 10,800$; c. 古蛭4个活精子 $\times 1,520$ (相差); d. 古蛭成熟精子横切面 $\times 16,000$

ax. 轴丝(鞭毛), m. 线粒体, n. 核, ch. 染色体, v. 空泡

三、新分类体系的拟议

根据以上新概念,将迄今已知原尾虫53个属,逐一作了比较,并按系统关系进行整理,现

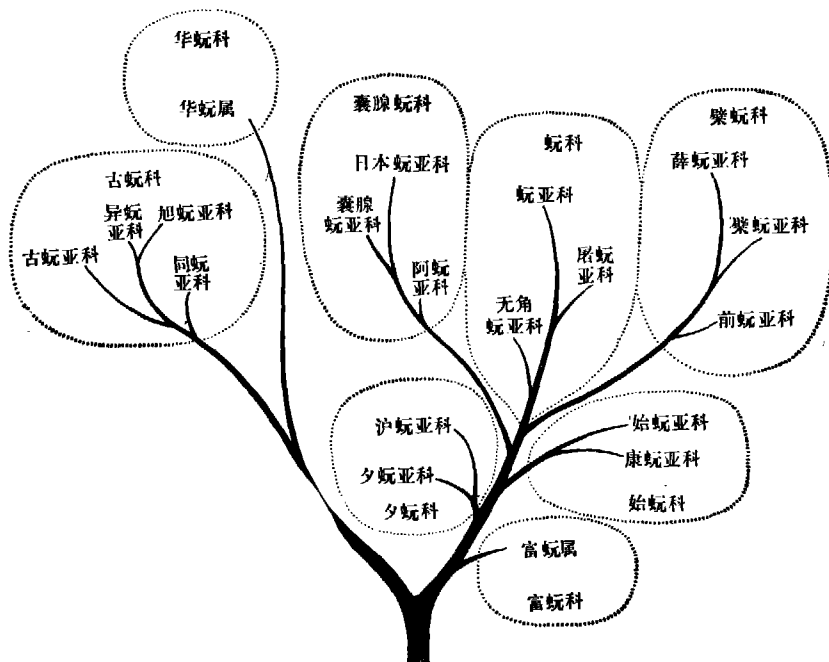


图3 原尾目系统分类草图

拟分成以下 8 个科和 17 亚科, 同时据此草拟了原尾目 (暂仍按目建制) 各类群的系统关系草图(图 3), 提请有关学者们讨论。

原尾目分类系统如下:

一、蛭亚目 Acerentomoidea Condé 1951 年

- | | |
|---|--|
| <p>(1) 富蛭科 <i>Fujientomidae</i> fam. nov.
1. 富蛭属 <i>Fujientomon</i></p> <p>(2) 夕蛭科 <i>Hesperentomidae</i> Price 1960 年
夕蛭亚科 <i>Hesperentominae</i> Tuxen 1963 年
2. 夕蛭属 <i>Hesperentomon</i>
3. 尤蛭属 <i>Ionescuellum</i>
沪蛭亚科 <i>Huhentominae</i> subfam. nov.
4. 沪蛭属 <i>Huhentomon</i></p> <p>(3) 始蛭科 <i>Protentomidae</i> Ewing 1936 年
康蛭亚科 <i>Condecellinae</i> Tux. & Yin 1982 年
5. 东蛭属 <i>Hinomoentomon</i>
6. 新康蛭属 <i>Neocondecellum</i>
7. 康蛭属 <i>Condecellum</i>
始蛭亚科 <i>Protentominae</i> Ewing 1940 年
8. 原蛭属 <i>Proturentomon</i>
9. 始蛭属 <i>Protentomon</i></p> <p>(4) 蛭科 <i>Acerentomidae</i> Silvestri 1907 年
无角蛭亚科 <i>Acerentulinae</i> subfam. nov.
10. 无角蛭属 <i>Acerentulus</i>
11. 美蛭属 <i>Amerentulus</i>
12. 沃蛭属 <i>Australentulus</i>
13. 热带蛭属 <i>Brasilidia</i>
14. 福吉蛭属 <i>Fjillbergella</i>
15. 玛德拉蛭属 <i>Maderentulus</i>
屠蛭亚科 <i>Tuxenentulinae</i> subfam. nov.
16. 屠蛭属 <i>Tuxenentulus</i>
17. 华山蛭属 <i>Huashanentulus</i>
18. 管江蛭属 <i>Sugaentulus</i>
19. 伊春蛭属 <i>Yichunentulus</i>
蛭亚科 <i>Acerentominae</i> subfam. nov.
20. 蛭属 <i>Acerentomon</i>
21. 大和蛭属 <i>Yamatentomon</i>
22. 线毛蛭属 <i>Filientomon</i></p> | <p>(5) 槩蛭科 <i>Berberentomidae</i> fam. nov.
前蛭亚科 <i>Proacerellinae</i> subfam. nov.
23. 前蛭属 <i>Proacerella</i>
槩蛭亚科 <i>Berberentulinae</i> subfam. nov.
24. 德蛭属 <i>Delamarentulus</i>
25. 大爪蛭属 <i>Brasilentulus</i>
26. 肯蛭属 <i>Kenyentulus</i>
27. 格蛭属 <i>Gracilentulus</i>
28. 兼蛭属 <i>Amphientulus</i>
29. 巴蛭属 <i>Baculentulus</i>
30. 槩蛭属 <i>Berberentulus</i>
31. 朝鲜蛭属 <i>Chosonentulus</i>
32. 多腺蛭属 <i>Polyadenum</i>
薛蛭亚科 <i>Silvestridinae</i> subfam. nov.
33. 马蛭属 <i>Madagascaridia</i>
34. 鲍蛭属 <i>Bolivaridia</i>
35. 薛蛭属 <i>Silvestridia</i>
36. 长垫蛭属 <i>Tuxenidia</i></p> <p>(6) 囊腺蛭科 <i>Acerellidae</i> fam. nov.
阿蛭亚科 <i>Alaskaentominae</i> subfam. nov.
37. 阿蛭属 <i>Alaskaentomon</i>
囊腺蛭亚科 <i>Acerellinae</i> subfam. nov.
38. 丽蛭属 <i>Callientomon</i>
39. 花腺蛭属 <i>Verrucoentomon</i>
40. 囊蛭属 <i>Acerella</i>
41. 诺蛭属 <i>Nosekiella</i>
日本蛭亚科 <i>Nipponentominae</i> subfam. nov.
42. 副腺蛭属 <i>Paracerella</i>
43. 泡腺蛭属 <i>Vesiculentomon</i>
44. 今立蛭属 <i>Imadateiella</i>
45. 日本蛭属 <i>Nipponentomon</i></p> |
|---|--|

二、古蛭亚目 Eosentomoidea Condé 1951 年

- | | |
|--|---|
| <p>(7) 古蛭科 <i>Eosentomidae</i> Berlese 1909 年
同蛭亚科 <i>Isoentominae</i> Subfam. nov.
46. 中国蛭属 <i>Zhongguohentomon</i>
47. 同蛭属 <i>Isoentomon</i>
48. 尖毛蛭属 <i>Madagascarentomon</i>
古蛭亚科 <i>Eosentominae</i> subfam. nov.
49. 古蛭属 <i>Eosentomon</i></p> | <p>50. 针颚蛭属 <i>Styletoentomon</i>
异蛭亚科 <i>Anisentominae</i> subfam. nov.
51. 异蛭属 <i>Anisentomon</i>
旭蛭亚科 <i>Antelientominae</i> subfam. nov.
52. 旭蛭属 <i>Antelientomon</i></p> <p>(8) 华蛭科 <i>Sinentomidae</i> Yin 1965 年
53. 华蛭属 <i>Sinentomon</i></p> |
|--|---|

四、原尾虫是不是昆虫?

在比较形态学和胚胎学的基础上,对原尾虫是不是昆虫,过去大体上有两种意见:一是认为原尾虫不是昆虫,独自成为一纲或亚纲,位于多足动物与昆虫纲之间. 另一种意见是认为原尾虫是昆虫,或与弹尾目、双尾目、缨尾目一起统称无翅亚纲,或独立成为亚纲^[24].

近来,从比较精子学的研究结果,来阐明昆虫等无脊椎动物的系统分类关系,多数与经典

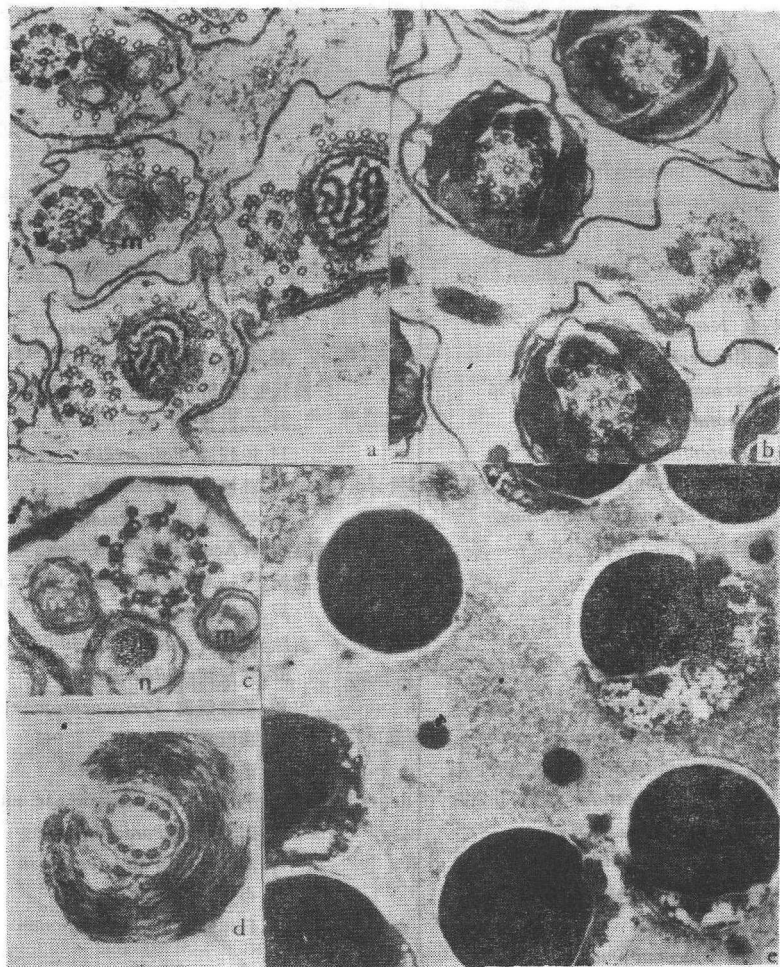


图4 无翅类昆虫和原尾虫的精子超微结构类型比较

- a. 海滨跳虫精子横切面. $\times 48,000$
示微管蛋白对偶体为 $9+2$ 型, m. 线粒体;
- b. 石蛎精子横切面. $\times 48,000$
示 $9+9+2$ 型, l. 侧体, c. 嵌入密致物质中的附加微管;
- c. 双尾虫精子横切面. $\times 72,000$
示 $9+9+2$ 型;
- d. 无角蛎成熟精子横切面. $\times 48,000$
示 $12+0$ 型;
- e. 华蛎精巢切面. $\times 9,000$
示球形精子

的形态分类学相吻合^[25],但也有些类群比较特殊,原尾虫就是其中之一。一般来说动物精子是个带鞭毛的细胞,在漫长的演化过程中起源甚早,在水生动物中至今尚保存较原始的形式,而陆生的、体内受精的类群,由于生境和生活方式的改变,导致了精子结构上的多样性,这在节肢动物中表现尤为突出。如无翅类昆虫中的弹尾目^[26](通称跳虫)和双尾目^[25],雄虫产生有柄的精滴,精子在内蜷曲呈孢囊状,直至进入雌虫体内方能活动。跳虫精子的鞭毛横切面,显示其微管蛋白对偶体为通常的 $9+2$ 型^[22,26],顶体双层和线粒体分散的原始形式(图 4a)。双尾目的铁尾虫,精子的对偶体虽也是 $9+2$ 型,但核为长形并具有 2 个线粒体衍生物,已比弹尾目的较为进化^[22]。到双尾目的双尾虫科,精子除具有如上述的对偶体形式外,周围又增添了 9 个附加的微管,变成 $9+9+2$ 型(图 4, c)。缨尾目石蛎科的精子与双尾虫科的类型相同,外围的 9 个微管在核旁分为二组,非常特殊(图 4, b);较高等的衣鱼科精子,对偶体的数目虽与石蛎相同,但其线粒体衍生物内已出现含蛋白质的结晶^[25],这也就是典型的有翅类昆虫精子的类型了。

由此可见昆虫纲各目的演化过程,从比较精子学的结果来看,从弹尾目的 $9+2$ 型较原始的精子,经双尾目、缨尾目而达 $9+9+2$ 型,从分散的线粒体到集中为 2 个线粒体衍生物,最后演化为含有蛋白质晶体的线粒体衍生物的有翅昆虫类型,然后分枝向高等昆虫演化。在这一精子演化系列中,关键的阶段在于双尾目所属的铁尾虫科与双尾虫科之间^[22,25](图 5)。

至于原尾虫的精子结构,已知共有两种类型已如前述^[22],都和跳虫、双尾虫、衣鱼以至有翅昆虫的完全不同(图 5)。如蛭科种类的精子^[22]呈螺旋体状,鞭毛的微管蛋白对偶体的排列方式为 $12+0$ (图 4, d) 或 $14+0$ 型,缺中心微管;至于古蛭的精子已发展为不活动的圆盘状,既无鞭毛也缺顶体,只包含扁平的核和线粒体(图 2, c, d)。因而 Baccetti 认为“古蛭应占很高的分类地位而不是原尾目中最原始的类群”^[23]。最近我们发现红华蛭的精子也是无鞭毛、不活动的球形(图 4, e)。从已经报道的资料来看,螯肢亚门海蜘蛛类(Pycnogonida)的精子,不但鞭毛的微管蛋白对偶体为 $12+0$ 型,而且线粒体的位置与顶体的结构也都和蛭科种类相似;更有甚者,也发现它有向无鞭毛精子发展的趋势^[25]。

除精子以外, Manton^[27] 从功能形态学研究原尾虫附肢关节的活动方式、爬行时足迹的特

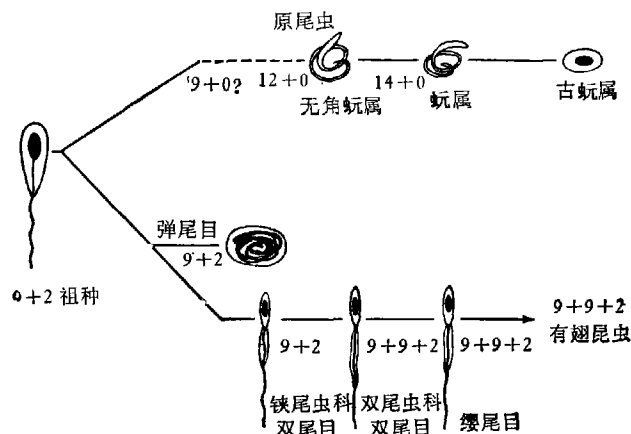


图 5 昆虫与原尾虫精子系统发生图解(参照文献 [25])

征,也从原尾虫缺触角和第一胸足的不协调动作等特点后,认为“无论如何不能认为它是原始的六足类”。

关于原尾虫原始有无触角,至今仍是一个悬而未定的问题。众所周知,节肢动物的触角是从原始环节动物的行动附肢演化而来^[28]。甲壳动物有 2 对而昆虫等只有 1 对,在螯肢动物中由于中脑和第二头节消失,其相应附肢、即触角也随之消失。原尾虫没有触角,很可能和螯肢动物一样,由于头节局部消失所致,因而作者认为原尾虫原始就没有触角,并不是在演化过程中脱落而致。

Clarke^[19] 在研究节肢动物内脏解剖中,发现原尾虫的中肠结构,仅有一层细胞在基膜上,细胞内表面不生纤毛和缺围食膜等特点,与其它节肢动物不同。此外,还在原尾虫肠内发现有鸟嘌呤(Guanine)颗粒,表明肠内也作为排泄的场所,这一现象仅在蛛形纲中报道过。

从气孔的数目和位置来看,在不同的类群中也不相同,如昆虫具 9—10 对气孔,2 对在胸部,其余均在腹节上;多足类的数目更多,像倍足动物每节就有 2 对气孔。以上这些气孔一般开口于侧板上或腹板上。而古蛭类的气孔只有 2 对,位于中胸和后胸背板的两侧。通过比较,发现只有在蛛形纲的节腹螨类的气孔却是位于足体背部的两侧。至于其它无翅类的弹尾目,除圆跳虫科外余均无气管系统,而双尾目和纓尾目者与有翅昆虫相同。

从以上事实,把原尾虫作为昆虫纲之下的一个目,显然并不合适(图 5)。不过一般虽认为原尾虫和有翅昆虫不同,可是和跳虫等无翅昆虫总还是接近的类群。但从最近一些研究结果表明,跳虫和原尾虫除精子类型不同已见前述外,其身体分节(跳虫腹部 6 节,原尾虫腹部 12 节)和变态形式(跳虫为表变态,原尾虫为增节变态)等不同也已为大家所熟知,从卵巢组成成份来看,跳虫为具滋卵巢(Meroistic)^[29],而原尾虫却是无滋卵巢(Panoistic)。Bilinski 等^[30]发现原尾虫的内表皮中很少孔道(pore canals),与跳虫有大量孔道者不同;原尾虫的中肠细胞内有大型溶酶体(Lysosomes)以及在线粒体中出现电子不透明体,这在跳虫和任何其它昆虫中均未发现过,只在螯肢亚门的缓步类(Tardigrada)中才有。Dallai 对跳虫和原尾虫的消化道幽门部份的超微结构作了专门的比较,发现二者的组成极不相同^[29]。从上述事实来分析,原尾虫和跳虫之间存在着许多异点,未显出密切的亲缘关系。所以把原尾虫与弹尾目等无翅类昆虫归并在一起,看来也并不是合适的。

总结以上讨论,在许多事实的基础上,我们认为原尾虫与昆虫纲所属的各个类群均不相同,以单独作为一个类群为宜。

五、原尾虫的起源和分类地位的探讨

综合类的种类一向被认为是昆虫的祖型,从比较精子学的研究结果,也进一步得到了证实^[25]。综合类精子的微管蛋白对偶体为 9+2 型,在精子演化过程中可以和弹尾目等的 9+2 型相衔接。然而综合类的精子类型和原尾虫的精子类型,无论从外形上或对偶体的排列上都不相同。因此,很难下结论认为原尾虫也是直接从综合类的祖型演化而来的。

从前面几节的讨论中,可以发现原尾虫的精子类型和海蜘蛛类的十分相似^[25],肠功能与蛛形类相近^[19],内表皮少孔道与蜱螨类相同^[30],中肠细胞结构又和缓步类近似^[30],加上原尾虫原始缺触角和前胸足功能特殊等^[27],这不能不使人们注意到它和螯肢亚门之间的亲缘关系。同时,原尾虫还具有一些独特的特征,如假眼和外生殖器等。

自然,要确定一个类群的起源和分类地位,情况是复杂的,因素是多方面的,不是凭少数特征就能决定的。近年来,除 Manton^[27] 认为原尾虫不应是昆虫外, Baccetti^[25] 从精子系统发生学的研究, Bilinski 等^[30] 从表皮和中肠等的超微结构的研究,都认为原尾虫是独特的一类,与其它无翅类昆虫不同。

综括上述各种因素,我们认为原尾虫在节肢动物门中应单独作为一个类群(原尾纲),其起源可能更早一些、更远一些,很可能和蛛形类、综合类、甲壳类等具有共同的早期祖先。至于原尾类在系统分类中的确切位置,尚待更多的资料来证实。现仅根据我们的初步分析,对原尾类的起源和分类地位,作出如图 6^[25] 虚线所示的假设:

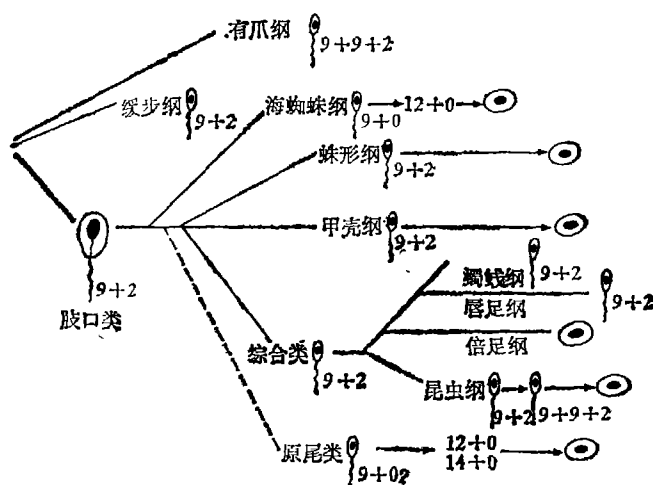


图 6 节肢动物精子系统发生示意图^[25]

参 考 文 献

- [1] Silvestri, F., *Boll. Lab. Zool. Protici*, 1(1907), 296—311.
- [2] 杨集昆, 昆虫知识, 2(1956), 227—228.
- [3] 尹文英, 昆虫学报, 12(1963), 268—275.
- [4] ———, 同上, 14(1965), 186—195.
- [5] ———, 同上, 17(1974), 49—54.
- [6] ———, 同上, 20(1977), 85—94.
- [7] ———, 同上, 22(1979), 77—89.
- [8] ———, 同上, 23(1980), 408—412.
- [9] ———, 昆虫学研究集刊, 1(1980), 135—156.
- [10] Tuxen, S. L. & Yin, W. Y., *Steenstrupia*, 8(1982), 229—249.
- [11] Tuxen, S. L., *The Protura. Hermann*, Paris, 1964.
- [12] Nosek, J., *The European Protura.*, Geneva, 87(1973), 135—136.
- [13] Imadaté, G., *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, Ser. A (Zool.)*, 3(1977), 48.
- [14] Tuxen, S. L., *Stud. Neotropic. Fauna and Envir.*, 13(1978), 34—35, 44.
- [15] 尹文英, 昆虫学报, 20(1977), 431—439.
- [16] Berlese, A., *Redia*, 6(1909), 1—59.
- [17] Condé, B., *Bull. Mus. Paris*, 23(1951), 2: 121—125.
- [18] Imadaté, G., *Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo*, 9(1966), 290—292.
- [19] Clarke, K. U., in *Arthropod Phylogeny* (Ed. Gupta, A. P.), New York, 1979, Chapt. 8.

- [20] 尹文英, 昆虫学研究集刊, 2(1981), 161—170.
- [21] Imadaté, G., *Nature & Life in SE Asia, Kyoto*, 4(1965), 206—207.
- [22] Dallai, R., *Pedobiologia*, 14(1974), 148—156.
- [23] Baccetti, B., in *Proceedings of the First International Seminary on Apterygota* (Ed. Dallai, R.), Siena, 1978, 9—11.
- [24] 周尧、杨集昆, 昆虫学报, 13(1964), 249—251.
- [25] Baccetti, B., in *Arthropod Phylogeny* (Ed. Gupta, A. P.), Van Nostrand Reinhold Company, New York, 1979, Chapt. 11.
- [26] Dallai, R., in *Comparative Spermatology* (Ed. Baccetti, B.), Academic Press, N. Y. -London, 1970, 275—279.
- [27] Mantou, S. M., in *Arthropod Phylogeny* (Ed. Gupta, A. P.), New York, 1979, Chapt. 7.
- [28] Callahan, P. S., *ibid.* (Ed. Gupta, A. P.), New York, 1979, Chapt. 5.
- [29] Dallai, R., in *Proceedings of the First International Seminary on Apterygota* (Ed. Dallai, R.), Siena, 1978, 175—177.
- [30] Bilinski, S. & Klag, J., *ibid*, 167—173.