

从弹尾纲和原尾纲的亲缘关系质疑缺尾纲 (= 近昆虫纲)的有效性 (六足总纲)

尹文英*, 谢荣栋, 栾云霞

(中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所, 上海 200023)

摘要: 鉴于弹尾目(跳虫)和原尾目的尾部都没有尾须(cerci), Börner 于 1910 年就把这两类归并为一个类群缺尾纲(Ellipura), 这一分类阶元长期被许多昆虫学家沿用至今。Kukalová-Peck (1987) 在讨论化石双尾虫(?)附肢的总体结构(ground plan)时, 认为跳虫和原尾虫的腹部侧板更原始, 附肢无转节, 将二者归纳成近昆虫纲(Parainsecta)。但是从形态特征、内部结构、比较精子学、变态类型和胚后发育等特点以及线粒体 DNA 和核糖体 DNA 的测序分析结果, 显示弹尾纲与原尾纲之间存在诸多重要差异, 不具备较为密切的亲缘关系, 我们不支持(弹尾纲 + 原尾纲)组成缺尾纲或近昆虫纲。据此建议取消缺尾纲(= 近昆虫纲)这一分类阶元。

关键词: 弹尾纲; 原尾纲; 缺尾纲; 系统关系; 分类地位

中图分类号: Q969 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2004)06-0821-09

On the validity of the class Ellipura (= Parainsecta) (Hexapoda) based on the phylogenetic relationship between Collembola and Protura

YIN Wen-Ying*, XIE Rong-Dong, LUAN Yun-Xia (Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China)

Abstract: According to the absence of the cerci in both Collembola and Protura, Börner in 1910 grouped them together into a class Ellipura, which has long been supported by many entomologists in the world. As Kukalova-Peck (1987) discussed about the ground plan of the appendages of a fossil Diplura (?), she concluded that Collembola and Protura differ in having a more primitive abdominal pleuron which does not include the trochanter, and should be classified as sister groups, (Protura + Collembola) Parainsecta. But the evidences from the comparison in morphology, internal structures, comparative spermatology, morphogenesis and post-embryonic development, as well as the data of the molecular sequences between Collembola and Protura, did not lead to a close relationship. Therefore, the grouping of Protura and Collembola together as a monophylum is not supported. The assemblage Ellipura (= Parainsecta) should be rejected.

Key words: Collembola; Protura; Ellipura; phylogenetic relationship; taxonomic status

从 20 世纪 90 年代开始分子生物学方法介入节肢动物系统进化方面的研究以来, 许多经典的分类概念和各大类群之间的系统关系被证明无效, 或需重新厘定, 一时间争论纷繁成为国际生物学界一个热点, 其中尤其对低等六足动物如弹尾纲、原尾纲和双尾纲等的起源、演化、系统关系和分类地位等更成为争论的聚焦点。首先研究清楚低等六足动物几个类群之间的关系, 对于阐明六足类甚至整个节肢动

物各大类群之间的系统渊源也是极为关键的一环。本文根据作者多年的工作积累和综合有关文献, 拟首先探讨弹尾纲(目)和原尾纲(目)之间的亲缘关系, 并对缺尾纲的有效性提出个人意见, 以供讨论。

20 世纪初, 当原尾目(Protura, Silvestri, 1907)被发现不久之后, 德国的 Börner 鉴于弹尾目(Collembola, 跳虫)和原尾目的尾部都不具尾须(cerci), 这和生有尾须的昆虫纲(Insecta)种类不同,

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(30130040); 国家自然科学基金项目(30370169)

作者简介: 尹文英, 女, 1922 年 10 月生, 中国科学院院士, 主要从事原尾目昆虫的系统学研究, E-mail: wyyin@sibs.ac.cn

* 通讯作者 Author for correspondence

收稿日期 Received: 2004-03-24; 接受日期 Accepted: 2004-06-28

于是就把这两类归纳为 一个姊妹群,并定名为缺尾纲(Ellipura, Börner, 1910),与昆虫纲并列。长期以来许多昆虫学家(Weber, 1954; Boudreaux, 1979; Hennig, 1981; Kristensen, 1981, 1991, 2001; Koch, 1997; Kraus, 1997)一直沿用这一分类阶元至今。另外,加拿大古昆虫学家 Kukalová-Peck(1987)从她新发现的化石双尾虫(?)讨论六足动物的总体结构(ground plan)后,认为跳虫和原尾虫腹部侧板更原始,附肢无转节,这两类应当成为姊妹类群(sister groups),并定名为近昆虫纲 Parainsecta,她这一分类阶元也曾被个别学者采用(Štys and Zrzavý, 1994)。

从以上 2 位学者的建议,先不论缺尾纲或近昆虫纲是否合理,其中有两点值得注意:(1)跳虫和原尾虫与昆虫纲的种类不同,应当区别对待;(2)跳虫和原尾虫是亲缘关系密切的姊妹类群。但是尹文英(1983, 1984)提出了“原尾虫是不是昆虫?”和“原尾虫、跳虫是 2 个各自独立的类群,二者之间并不显示特别密切的亲缘关系”等论点,引起国际间学者们的关注和讨论,如 Dallai (1991), Baccetti (1996), Bitsch 和 Bitsch(1998, 2000), 栾云霞等(2003)也都认为原尾虫和跳虫是各自独立的单系类群,不应当把这两类归纳成一个类群。

尽管过去在形态特征方面讨论的文献不少,但新近分子系统学的快速进展,对动物系统发生提供了崭新的见解。然而,学者们常以一个方面的研究或一组分析数据作为根据,其结果有时难免有所偏颇,正如 Friedrich 和 Tautz(2001)所指出:“由于趋同进化而形成的结构相似性可以导致形态学分析的错误,而对分子系统树的评价时强调序列进化假说(sequence evolution assumptions),而违反实际序列的各种进化参数(violate actual sequence evolution parameters)也会导致错误的结果”。

为此,本文拟从比较形态学、比较精子学、发育生物学和分子系统学等多个方面的主要特征,进行比较和分析,以揭示弹尾纲和原尾纲之间是否存在亲密的系统关系,据此才能确定缺尾纲、近昆虫纲应当保留还是废除不用。

1 形态特征的比较

从形态学方面比较弹尾纲和原尾纲之间的差异甚多,如果涉及每个细节,范围极为广泛,需要大量篇幅才能完成,这里拟选择一些重要的形态特征进行比较(表 1)。

表 1 弹尾纲和原尾纲主要外部形态比较表

Table 1 Comparison of the ground plan between Collembola and Protura

		弹尾纲 Collembola	原尾纲 Protura
头部 Head	触角	有, 4 节	无
	Antenna	Present	Absent
	眼	有复眼	无
	Eye	Present	Absent
	假眼	无	1 对(感器)
	Pseudosculus	Absent	1 pair (sensory organ)
	角后器	有	无
	Post-antennal organs	Present	Absent
胸部 Thorax	下唇须	无	有
	Labial palp	Absent	Present
	第 I 胸足	普通步足	感觉附肢, 向前弯
	1st thoracic leg	Ambulacra	Specialized as sensory app. directed forward
	胫节与跗节	合并为胫跗节	胫节与跗节分开
	Tibia and tarsus	Fused as tibiotarsus	Two distinct segments
	分节	6	12
	Segmentation		
腹部 Abdomen	附肢	缺腹足, 具特化的中央腹管, 握弹器和弹器, 分别位于 I、III、IV 节腹面中央	I - III 节各生 1 对原始腹足
	Appendages	No abdominal appendage, with specialized ventral tube, tenaculum and furca on the middle of segment I, III and IV respectively	I - III segments each bearing a pair of rudimentary appendages
	生殖孔位置	第 V 节	第 XI 节
	Gonophore location	无	有, XI 节
	生殖基片	Absent	Present
	Gonocoxite	无	XI 节有 1 对生殖突
	产卵器	Absent	A pair of gonapophyses on seg. XI
	外生殖器	无	♂ ♀ 各有 1 对, 形状独特
	Genitalia	Absent	Present

(1) 从总体结构来看跳虫和原尾虫最大的区别在于腹部的分节。原尾虫的腹部为 12 节, 前 3 节腹面各生微小的腹足一对; 而跳虫的腹部仅为 6 节, 不生腹足, 但在第 I 腹节腹面中央生有一个腹管, 第 III 腹节中央生有一个握弹器, 第 IV 节腹面生有弹器(图 1)

(2) 在内部各器官的结构方面, 跳虫和原尾虫之间也存在很显著的不同, 其中最为突出的如中枢神经系统、消化道、马氏管和生殖器官等的结构不同或缺如。

首先脑的结构方面, 跳虫的前脑(protocerebrum)正常, 有视叶和触角神经, 中脑(deutocerebrum)较为发达, 后脑(tritocerebrum)的神经索在食道下神经之前。而原尾虫的前脑在形成过程中向后方折转(图 2: C), 位于中脑之后并形成背、腹二叶, 缺视叶和触角神经; 中脑位于最前端, 后脑神经索愈合于食道下神经节之中。

跳虫的腹神经索(ventral nerve cord)与后脑神经节愈合成一个庞大的神经节, 腹部没有其他神经节。

而原尾虫的腹神经索上共有 5 个神经节: 前胸神经节与食道下神经节的愈合体、中胸神经节、后胸神经节、第 I 腹神经节和第 6~8 节腹神经节。

在中、后肠之间的幽门部(pyloric region), 其细微结构, 跳虫和原尾虫之间有明显的区别: 跳虫仅有一个括约肌(sphincter), 缺马氏管(Malpighian tubules), 而原尾虫的括约肌之后还有一个特殊的幽门室, 和 6 个枇杷状的马氏管(图 3)。

此外, 在卵巢中的原卵区(germaria)和精巢中的精原区(spermatogonia)的位置, 跳虫的位于卵巢或精巢的腹壁或侧壁, 放射状发展(图 4: A); 而原尾虫的均位于顶端, 向下发展(图 4: B)。

2 精子细微结构和传递方式的比较

在精子的形状与结构上, 弹尾纲的精子, 迄今只发现一种类型, 呈蝌蚪状, 即前端生有螺旋状顶体(acrosome), 后部为轴丝(axxoneme)或鞭毛(flagellum), 通常盘卷成包囊。轴丝横切面上的微管式为 9 + 2

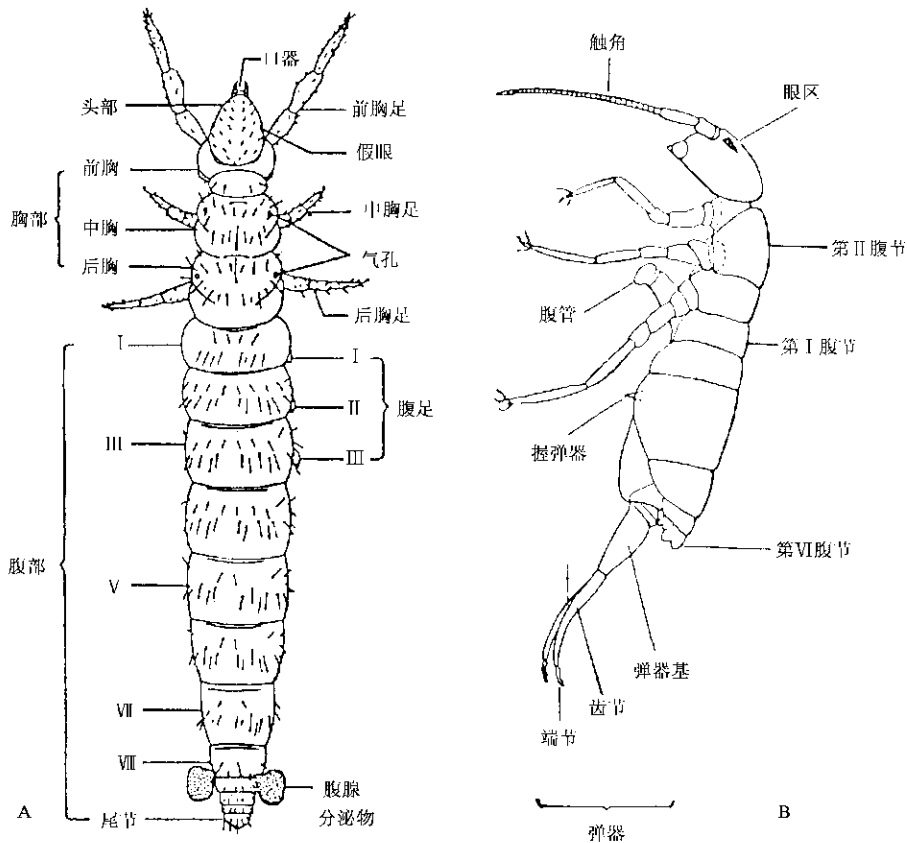


图 1 原尾虫和跳虫的外部特征
Fig. 1 External feature of Protura and Collembola
A. 古兹背观。 B. 长角蕨侧面观。 A. Dorsal view of *Eosentomon*; B. Lateral view of *Entomobrya*.

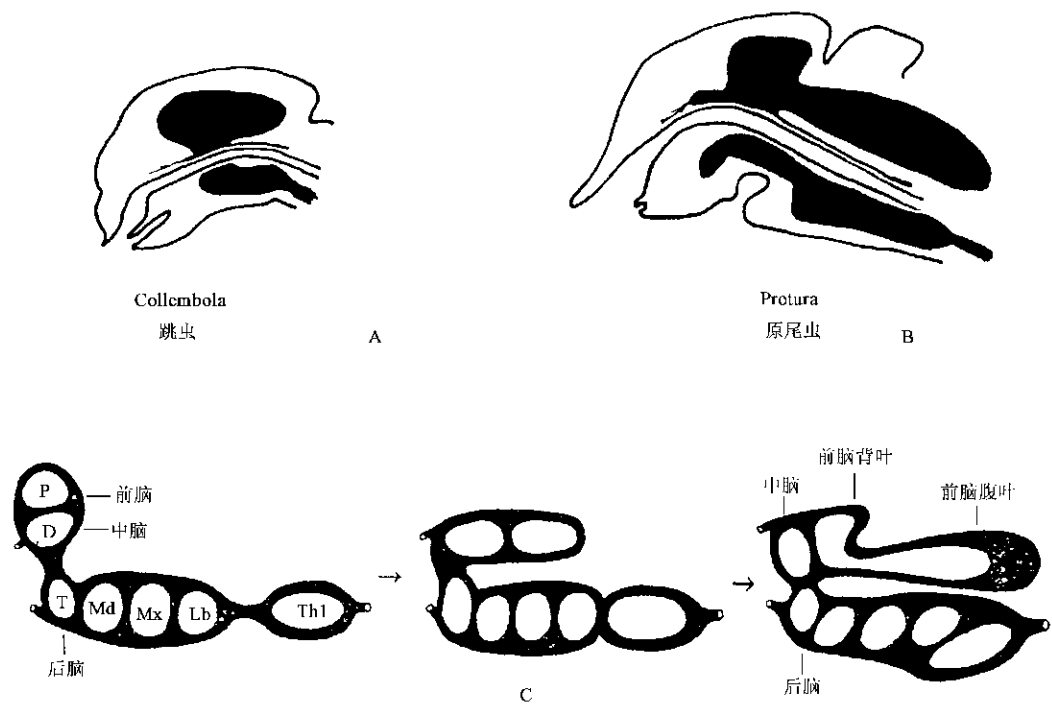


图 2 弹尾纲和原尾纲的中枢神经系统示意图

Fig. 2 Schematic figures of the central nervous system of Collembola and Protura

A. 跳虫; B. 原尾虫; C. 原尾虫前脑的演化示意图(仿 Francois, 1969)。

A. Collembola; B. Protura; C. Diagrams to show the development of Protocerebrum of Protura (from Francois, 1969).

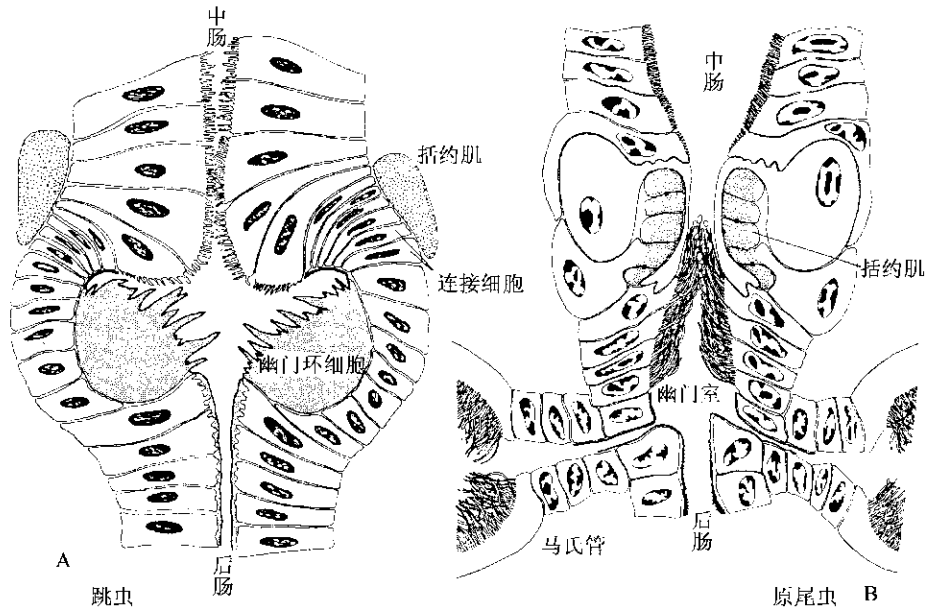


图 3 跳虫和原尾虫消化道幽门部和马氏管的结构示意图(仿 Dallai, 1978)

Fig. 3 The structure of pyloric region and Malpighian tubules of Collembola (A) and Protura (B) (from Dallai, 1978)

型,有中心微管。

原尾纲的精子颇具多样性,从长形精子、轴丝微管式有 9+0, 12+0, 13+0, 14+0, 16+0, 多种变化且缺中

心微管,到无顶体和鞭毛的柱形、球形和扁平的盘形。长形精子的核缠绕在轴丝的前段上,呈螺旋状,柱形、球形精子的核为球形,盘形精子的核为环形。

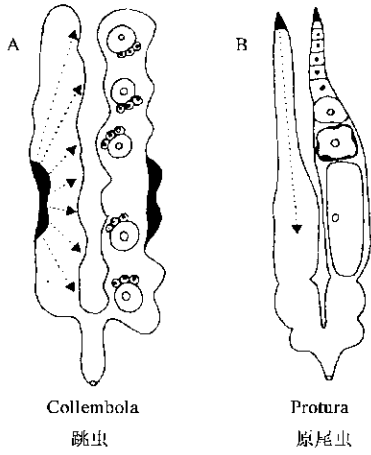


图4 弹尾纲(A)和原尾纲(B)的卵巢结构及原卵区的位置示意图(仿 Jura, 1975)
Fig. 4 Diagrammatic drawings of the structures and the germaria in the ovaries of Collembola (A) and Protura (B) (from Jura, 1975)

至于精子的传递方式(Schaller, 1979),跳虫和原尾虫均为间接受精,但跳虫是把球形的精滴(sperm drops)产在地上,有柄或无柄,待雌虫将精滴取走,并从生殖孔纳精。而原尾虫不产生精滴,其受精机制尚不清楚。因为原尾虫具有很发达的♀、♂外生殖器(尹文英, 1999),其功能如何至今尚未见报道。

3 变态类型与胚后发育的特点

由于原尾纲迄今尚未能在实验室饲养成功,也未能观察到它们胚胎发育的过程,因而只能从胚后发育各阶段的变化和弹尾纲相比较。

变态类型:跳虫属表变态 epimorphosis 或直接变态类型,亦即从卵中孵化出来的幼虫和成虫的形状,分节相同,早期体色较浅随着发育过程,一次次蜕皮,体色和花纹常有变化(图 6: A, B),形状不变只是身体大小和毛序有所增长。蜕皮的次数可以达到 50 多次。龄期不明确。

原尾虫则属增节变态型(anamorphosis)(Tuxen, 1964),与六足动物中其他类群均不相同(图 6: C ~ G),刚刚孵出的幼虫腹部只有 9 节,口器和前跗节感器等尚未发育完全;蜕一次皮成为第Ⅰ幼虫,腹节 9 节,口器等已初具雏形;再蜕一次皮为第Ⅱ幼虫,腹部增加 1 节成为 10 节;再蜕皮成若虫(童虫),腹部增加 2 节,共为 12 节;体形、毛序均与成虫相同,只是未现外生殖器。最后蜕一次皮为成虫,腹部 12 节,具有明显的外生殖器(尹文英, 1999)。

4 分子生物学方面的分析数据

近年来虽然在动物系统分类研究中,运用分子生物学方法已成为不可或缺的主要内容,但迄今直接针对低等六足动物的文献却不多见。从 20 世纪末我们开始以中国的低等六足动物为材料(跳虫 9 种,原尾虫 4 种,双尾虫 4 种),先后进行了线粒体 DNA 细胞色素 b,细胞色素氧化酶 II (CO II)和核糖体 18S rRNA 基因全序列分析,核糖体 28S rRNA 基因 D₃ ~ D₅ 片段分析(图 7)。

以上不同方法的分析结果,都支持弹尾纲和原尾纲是各自独立发展的单系类群,同时也表明这两个类群之间并不显示亲密的系统关系。Carapelli 等(2000)在对原尾虫、跳虫、双尾虫等从 12S rRNA 和 EF-1 α 基因的分析中,因只分析了有限的片段,未能得到明确的结果。Giribet 和 Ribera (2000)对 116 种节肢动物的 18S 和 28S 核糖体基因进行了 6 种不同参数组的序列分析,由于涉及太广泛,对于一些长期讨论的系统问题也难于下结论,在讨论六足动物的章节中,不支持原尾虫和跳虫构成一个类群缺尾纲,同时也认为跳虫和原尾虫二者的分类地位同样不稳定。

从以上 4 个方面的比较,可以明显地见到弹尾纲和原尾纲的区别是多方面的,在总体结构上腹部分节和附肢结构不同,内部器官中前脑和中脑的位置、结构,马氏管和外生殖器的有无也极为突出,精子的类型与演化过程以及精子的传递方式也有很大的差异。至于二者的变态类型和龄期、蜕皮次数等更是明显的不同;从对 2 个类群的线粒体 DNA 和核糖体 RNA 基因等的多次序列分析数据上,也没有显示它们之间具有较为密切的亲缘关系。根据以上比较结果,不支持弹尾纲(目)和原尾纲(目)归纳成一个类群——缺尾纲或近昆虫纲。

5 讨论

从六足动物(昆虫)正式成为动物分类学研究的一个分枝以来,至今已有 250 多年的历史,但是迄今经典的形态分类学研究中,尚缺一种有效的形态定量标准,以至于有些问题长期争论,莫衷一是。上个世纪初 Börner 根据跳虫和原尾虫没有尾须而把这 2 类归纳为一个区别于昆虫纲的类群,由于当时对于六足动物形态学的知识尚少,无可厚非。但是在其

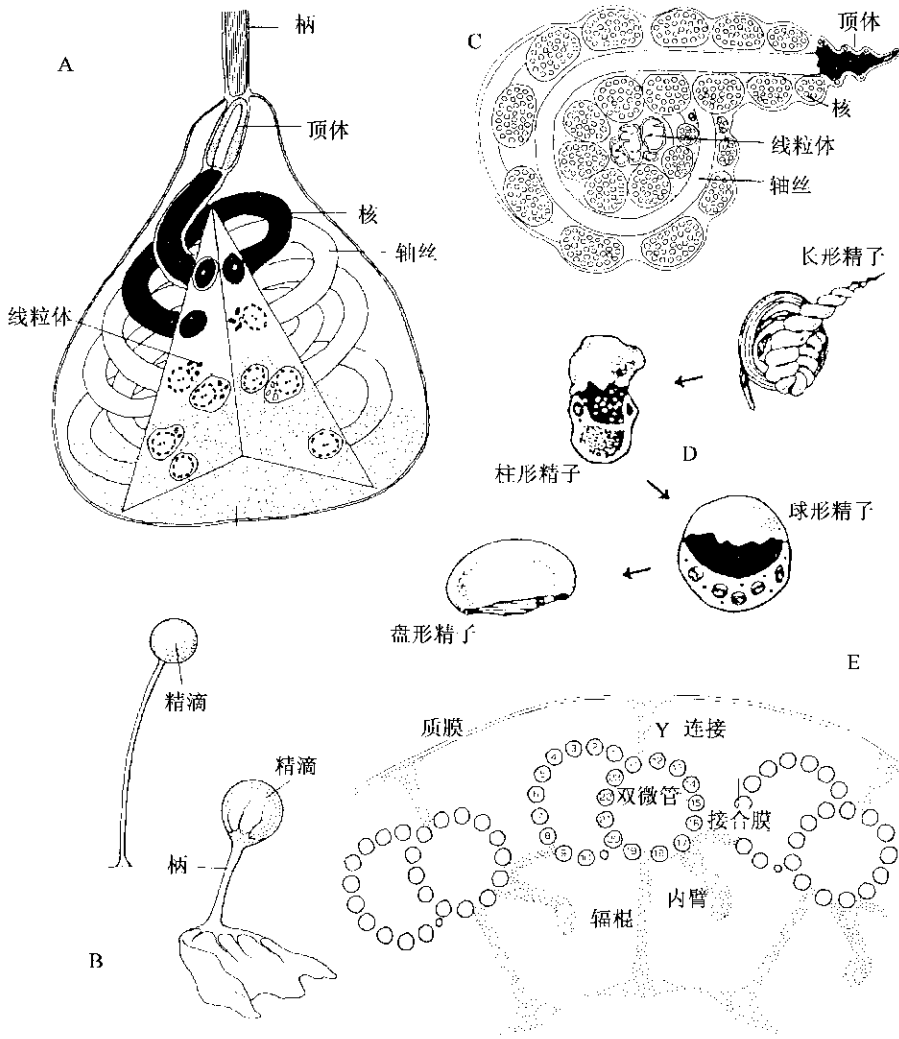


图5 跳虫和原尾虫的精子 and 精滴示意图

Fig. 5 Schematic drawings of the spermatozoa and sperm droplets of Collembola and Protura

A. 跳虫精子(仿 Dallai, 1980); B. 跳虫的精滴(仿 Schaller 1952, 1963); C. 原尾虫精子纵切面;

D. 原尾虫精子多样性; E. 原尾虫精子轴丝边缘双微管结构图解。

A. Spermatozoon of Collembola (from Dallai, 1980); B. Sperm droplets of Collembola (from Schaller, 1952, 1963);

C. Longitudinal section of spermatozoon of Protura; D. Various forms of spermatozoa in different families of Protura;

E. Diagram of the peripheral doublet microtubules of axoneme in the spermatozoon of Protura.

后近 100 年间,对于弹尾纲和原尾纲的形态学、解剖学、胚后发育以及基因的测序分析等已有了长足的进展,这 2 个类群之间众多的基本特征显著不同,证明它们是各自独立的、并无亲密系统关系的两大类群(尹文英, 1983, 1984; Dallai, 1991; Bitsch and Bitsch, 1998, 2000; 栾云霞等, 2003)。然而仍有少数学者继续支持缺尾纲或近昆虫纲的存在。这样一来对于进一步探讨六足动物的起源与演化时可能会或多或少产生一定的影响。对于迄今支持缺尾纲的几个论据,我们提出如下不同的看法:

(1) 跳虫具有 4 节触角和简单的复眼,而原尾

虫缺触角和眼是退化的结果。Francois (1969)对原尾虫的脑和神经系统做了详细的组织解剖学研究,其结果表明原尾虫在发育过程中的前脑向上向后折叠,使不发达的中脑位于前端,致使前脑的视叶和触角神经缺如。换句话说也就是证明了原尾虫原始就无眼和触角。这与鳞类无眼和触角的情况相似。

(2) 跳虫腹部仅分 6 节,被认为可能是幼态延续(neoteny)的结果(Boudreaux, 1979),在整个生命过程中可蜕皮数十次,而无变化。而原尾虫的最早幼虫(前幼虫和第 I 幼虫)的腹部已有 9 节,经过两次增节(1 次增 1 节,1 次增 2 节)达到若虫(童虫)和成

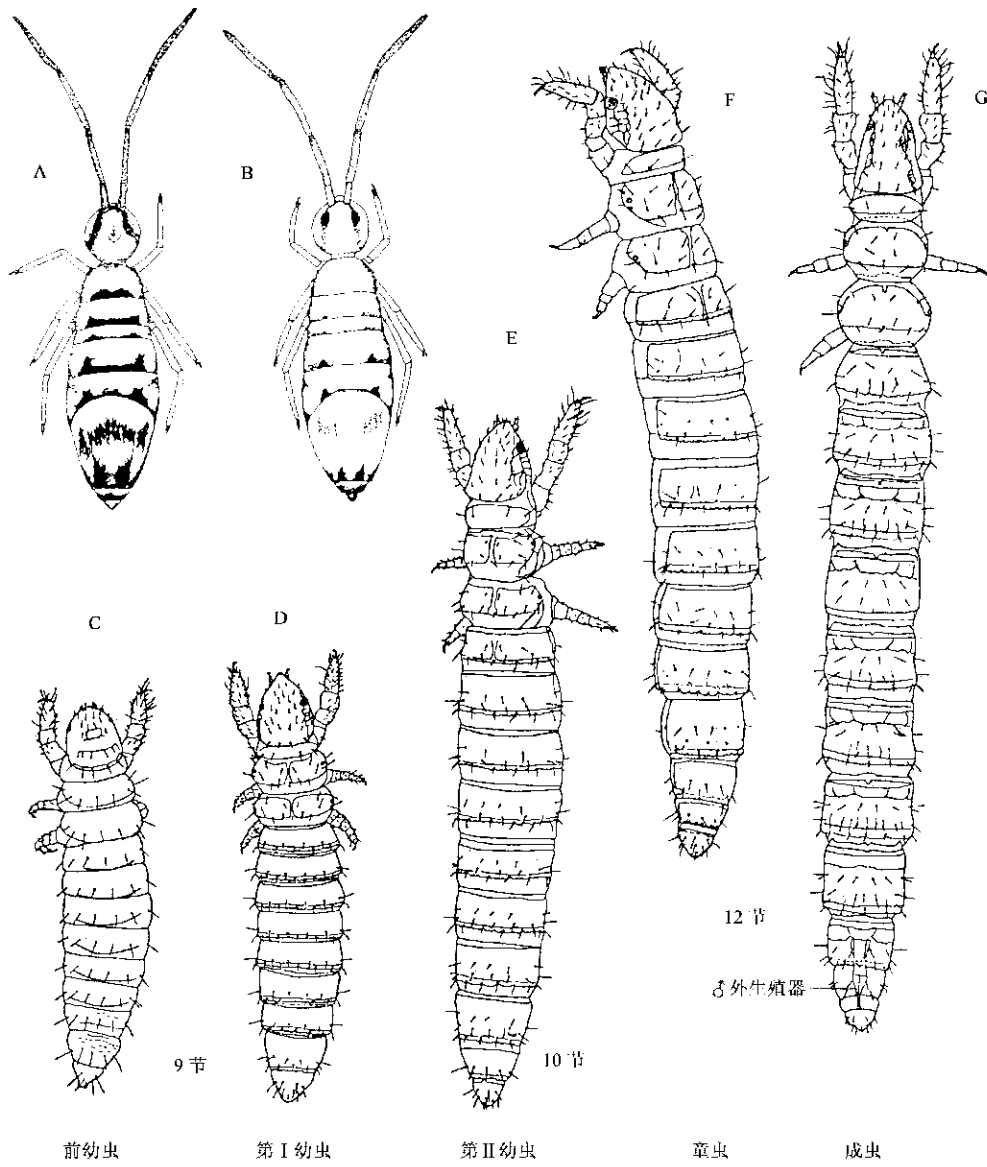


图 6 胚后发育：跳虫为表变态，原尾虫为增节变态

Fig. 6 Post embryonic development: the epimorphosis of Collembola and the anamorphosis of Protura

A, B. 长角珧 *Entomobrya multifasciata* 同一种在不同生境的色泽和花纹变化；

C ~ G. 红华兹 *Sinentomon erythranum* 的增节变态。C. 前幼虫(腹部 9 节)；D. 第 I 幼虫(9 节)；

E. 第 II 幼虫(10 节)；F. 童虫(12 节)；G. 成虫(12 节，有外生殖器)。

A, B. The different color patterns of *Entomobrya multifasciata*;

C - G. Post embryonic development of *Sinentomon erythranum*. C. Prelarva (with 9 seg. abd.);

D. 1st larva (9 seg.); E. 2nd larva (10 seg.); F. Maturus junior (12 seg.); G. Adult (12 seg. ♂).

虫时期增加到了 12 节，属增节变态。从二者的腹节、变态等不同，也很难将这 2 类联系到一起。

(3) 至于精子的结构，早先被认为跳虫和原尾虫的精子都是原始的长形并盘卷形成包囊，根据 22 种原尾虫的精子超微结构研究结果 (Dallai, 1980; 尹文英等, 1985, 1987; Dallai *et al.*, 1990; 尹文英和薛鲁征, 1987, 1992) 发现原尾虫的精子极为多样化，

从有顶体、具鞭毛的长形精子，演变为柱状、球状和盘形精子，细胞核形式也很多样，轴丝微管式为 $9 + 0$ 、 $12 + 0$ 、 $13 + 0$ 至 $16 + 0$ ，这和单一类型的跳虫精子，微管式为 $9 + 2$ 的完全不相同。

(4) 近年来从分子系统学分析结果，认为“原尾虫和跳虫的地位同样的不稳定，不论在任何一组参数中都不能构成一个类群” (Giribet and Ribera,

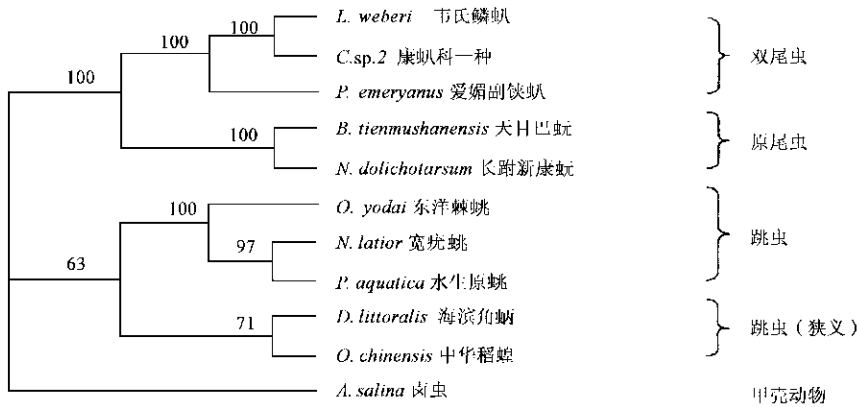


图7 从核糖体 RNA 基因 18S rDNA 全序列和 28S rDNA 部分序列(D₃ ~ D₅ 区)的整合数据

Fig. 7 The most parsimony tree of representative groups of hexapods based on 18S rDNA + 28S rDNA data

用最大简约法构建的六足动物代表类群的 MP 树,分支上的数字是重抽样检验值(bootstrap values),结果并未显示弹尾纲和原尾纲具有亲密的系统关系 The number above the branches is bootstrap values.

The results show no intimate relationship between Collembola with Protura.

2000)。通过 8 个位点基因测序和 303 个特征为参数构建的系统树中也未显示二者是近亲(Giribet *et al.*, 2001)。从我们最近对六足动物 4 个类群的 28S rRNA 基因全序列分析数据,也得到了同样的结果(栾云霞等, 2003),不支持跳虫和原尾虫组成一个类群——缺尾纲或近昆虫纲。

6 小结

从以上分析和讨论,初步得出以下几点意见:

- (1) 弹尾纲和原尾纲是各自独立的两个单系类群;
- (2) 无论从形态特征、变态类型或发育成长等各方面,跳虫和原尾虫均有极为显著的不同,不应当归纳成为一个类群;
- (3) 从基因全序列分析数据也不支持这两个类群具有密切的亲缘关系;
- (4) 不支持缺尾纲(Ellipura)或近昆虫纲(Parainsecta)作为六足动物中的一个分类阶元,应当取消不用。

参考文献 (References)

- Baccetti B, 1996. Comparative spermatology in insect taxonomy and phylogeny. Proc. XX International Congress of Entomology, Firenze. 18–23.
- Bitsch C, Bitsch J, 1998. Internal anatomy and phylogenetic relationships among apterygote insect clades (Hexapoda). *Annales de la Société Entomologique de France* (N. S.), 34: 339–363.
- Bitsch C, Bitsch J, 2000. The phylogenetic interrelationships of the higher taxa of apterygote hexapods. *Zoologica Scripta*, 29: 131–156.
- Börner C, 1910. Die Phylogenetische Bedeutung der Protura. *Biol. Zentralbl.*, 30: 636–641.
- Boudreaux HB, 1979. *Arthropod Phylogeny, with Special Reference to Insects*. New York: John Wiley & Sons.
- Carapelli A, Frati F, Nardi F, Dallai R, Simon C, 2000. Molecular phylogeny of Apterygota insects based on nuclear and mitochondrial genes. *Pedobiologia*, 44(4): 361–373.
- Dallai R, 1978. The pyloric region of Collembola and Protura. Proc. 1st Intern. Sem. Apterygota, Siena. 175–179.
- Dallai R, 1980. Considerations on Apterygota phylogeny. *Boll. Zool.*, 47 (Suppl.): 35–48.
- Dallai R, 1991. Are Protura really insects. In: Simonetta AM, Morris SC eds. *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa*. Cambridge University Press. 263–269.
- Dallai R, Xue L, Yin WY, 1990. A flagellated spermatozoa of *Huhenomon* and *Acerella* (Protura: Apterygota). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 19(3/4): 211–217.
- François J, 1969. Anatomie et morphologie céphalique des Protoures (Insecta: Apterygota). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle. Sér. A*, 59: 1–144.
- François J, Dallai R, Yin WY, 1992. Cephalic anatomy of *Sinentomon erythranum* Yin (Protura: Sinentomidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 21: 199–213.
- Friedrich M, Tautz D, 2001. Arthropod rDNA phylogeny revisited: a Consistency analysis using Monte Carlo simulation. In: Deuve T ed. *Origin of the Hexapoda. Annales de la Société entomologique de France* (N. S.), 37: 21–40.
- Giribet G, Edgecombe G, Wheeler WC, 2001. Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature*, 413: 157–161.
- Giribet G, Ribera C, 2000. A review of arthropod phylogeny: new data based on ribosomal DNA sequences and direct character optimization. *Cladistics*, 16: 204–231.
- Hennig H, 1981. *Insect Phylogeny*. New York: John Wiley & Sons.
- Jura C, 1975. Ovaries structure in *Acerentomon dispar* Stach (Protura). *Acta Biol. Cracov.*, 18: 55–65.

- Klass KD, Kristensen NP, 2001. The ground plan and affinities of hexapods: recent progress and open problems. In: Deuve T ed. Origin of the Hexapoda. *Annales de la Société entomologique de France* (N. S.), 37: 265 – 298.
- Koch M, 1997. Monophyly and phylogenetic position of the Diplura (Hexapoda). *Pedobiologia*, 41: 9 – 12.
- Kraus O, 1998. Phylogenetic relationships between higher taxa of tracheate arthropods. In: Fortey RA, Thomas RH eds. *Arthropod Relationships*. London: Chapman & Hall. 295 – 303.
- Kristensen NP, 1981. Phylogeny of insect orders. *Ann. Rev. Ent.*, 26: 135 – 157.
- Kristensen NP, 1991. Phylogeny of extant hexapods. In: Naumann ID ed. *The Insects of Australia*. Vol. 1. 2nd ed. Carlton: CSIRO, Melbourne University Press. 125 – 140.
- Kukalová-Peck J, 1987. New Carboniferous Diolura, Monura, and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). *Canadian Journal of Zoology*, 65: 2 327 – 2 345.
- Luan YX, Zhang YP, Yue QY, Pang JF, Xie RD, Yin WY, 2003. Ribosomal DNA gene and phylogenetic relationship of Diplura and lower hexapods. *Science in China*, 46 (1): 67 – 76. [栾云霞, 张亚平, 岳巧云, 庞峻峰, 谢荣栋, 尹文英, 2002. 从核糖体基因序列探讨双尾虫和其他六足动物的系统进化. 中国科学, 32 (6): 535 – 543]
- Schaller F, 1979. Significance of sperm transfer and formation of spermatophores in Arthropod phylogeny. In: Gupta AP ed. *Arthropod Phylogeny*. New York: Van Nostrand Reinbold Company. 587 – 608.
- Štys P, Zrzavý J, 1994. Phylogeny and classification of extant Arthropoda: review of hypotheses and nomenclature. *European Journal of Entomology*, 91: 257 – 275.
- Tuxen SL, 1964. The Protura. A revision of the species of the world with keys for determination. Hermann Pairs. 1 – 360.
- Weber H, 1954. *Grundriss der Insektenkunde*. G. Fischer. 428 pp.
- Yin WY, 1984. A new idea on phylogeny of Protura with approach to its origin and systematic position. *Scientia Sinica* (Ser. B), 27 (2): 149 – 160. [尹文英, 1983. 原尾虫系统发生新概念及其起源与分类地位的探讨. 中国科学(B辑), (8): 697 – 706]
- Yin WY, 1999. *The Protura, Fauna Sinica*. Beijing: Science Press. 1 – 510. [尹文英, 1999. 中国动物志, 节肢动物门: 原尾纲志. 北京: 科学出版社. 1 – 510]
- Yin WY, Wu DS, Yang YM, 1987. The ultrastructure of spermatozoa and spermiogenesis in *Eosentomon* and *Pseudanisentomon* (Protura: Eosmtomidae). *Acta Entomologica Sinica*, 30 (4): 419 – 422. [尹文英, 吴敦肃, 杨毅明, 1987. 拟异竈和古竈精子的超微形态和精子形成的研究(原尾目: 古竈科). 昆虫学报, 30(4): 419 – 422]
- Yin WY, Xue LZ, 1987. A variable axonemal pattern sperm and spermiogenesis in *Hesperentomon huashanensis* (Protura: Hesperentomidae). *Contr. Shanghai Inst. Entomol.*, 7: 111 – 115. [尹文英, 薛鲁征, 1987. 华山夕竈精子的变化轴丝和精子形成的研究(原尾目: 夕竈科). 昆虫学研究集刊, 7: 111 – 115]
- Yin WY, Xue LZ, 1993. Comparative spermatology of Protura and its significance on proturan systematics. *Science in China* (Ser. B.), 36 (5): 575 – 586. [尹文英, 薛鲁征, 1992. 原尾虫比较精子学的研究及其在系统分类学上的重要意义. 中国科学(B辑), (7): 703 – 711]
- Yin WY, Xie RD, Yang YM, Yue QY, Luan YX, 2002. Analysis of the main characters for regrouping the Class Protura (Hexapod). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 27(4): 649 – 658. [尹文英, 谢荣栋, 杨毅明, 岳巧云, 栾云霞, 2002. 原尾纲重新分群的特征分析(六足总纲). 动物分类学报, 27(4): 649 – 658]

(责任编辑: 袁德成)