

唇足纲和蜈蚣目多足动物的系统分类

宋志顺, 宋大祥, 朱明生

(河北大学 生命科学学院, 河北 保定 071002)

摘 要:多足类的研究和教学在国内相对而言是一个薄弱的领域.就前人对唇足纲各目之间的亲缘关系的研究作了简单的回顾,并介绍了蜈蚣目科级阶元分类系统的 3 种不同观点,为我国今后对这一类群开展深入研究和有关的教学提供必要的参考资料.

关键词:多足类;唇足纲;蜈蚣目;亲缘关系;系统学

中图分类号:Q959.26 **文献标识码:**A

唇足纲 Chilopoda 隶属于节肢动物门 Arthropoda 顎肢亚门 Mandibulata 的多足总纲 Myriapoda, 这类动物俗称为蜈蚣 (centipedes), 全球约有 3 300 种.蜈蚣体长一般在 10~100 mm 之间, 身体的每一体节生有一对步足, 夜行性食肉动物. 全世界分布, 以亚热带和热带地区种类居多, 常生活在阴暗潮湿的环境中, 如石块、树皮、落叶层下, 草丛和洞穴内. 唇足纲是多足总纲中的一个重要类群, 其中的蜈蚣目又是本纲中重要的一类. 各国学者对这两个分类单元的系统发生较多关注, 我们在本文中对外在这一方面的研究情况作一介绍, 以供读者参考.

1 唇足纲各目的亲缘关系

唇足纲动物的主要特征为头部后面第一躯干节的附肢变异发展为一对巨大的顎肢 (forcipules), 覆盖住口器的大部分, 毒腺开口于顎肢的末爪; 顎肢的基节和第一躯干节的腹板愈合为一块巨大完整的骨板, 称为基胸板 (coxosternite).

现生的唇足纲动物有 5 个目: 地蜈蚣目 Geophilomorpha, 蜈蚣目 Scolopendromorpha, 杯蜈蚣目 Craterostigmomorpha, 石蜈蚣目 Lithobiomorpha 和蚰蜒目 Scutigleromorpha. 另在美国纽约州的泥盆纪中期的地层中发现的一已灭绝的泥盆蜈蚣目——Devonobiomorpha^[1]. 在讨论它们的亲缘关系之前, 先将现生的 5 个目作一简要的介绍.

地蜈蚣的种类身体细长, 蠕虫状; 无眼, 触角和步足都很短; 生有 27~191 对步足和有足体节 (pedal segments)^[2]; 有 14 科, 约 1 100 种. 蜈蚣目的种类有 21 或者 23 对步足和有足体节; 分 2 或 3 科, 约 620 种; 在蜈蚣属 *Scolopendra* 有很多种类体型较大, 例如 *Scolopendra galapagoensis*, 某些个体可达 400 mm^[3], 即使遇到小型的兽类, 鸟和蛇等这样的脊椎动物, 也会凭其强大的毒顎进行攻击. 杯蜈蚣是一个很特殊的类群, 有 15 对步足, 仅具 7 对气孔, 许多特征界于蜈蚣目和石蜈蚣目之间; 包括 1 科, 2 种, 仅见于南太平洋的塔斯马尼亚岛和新西兰南部的岛屿. 石蜈蚣有 15 对步足, 是唇足纲中种类最多的类群, 有 2 科, 超过 1 500 种. 蚰蜒的触角和步足都很长, 分为很多节, 也具有 15 对步足; 种类少, 仅 1 科, 约 80 种; 它们有许多特征与前面的 4 目有很大的不同, 被认为是唇足动物系统发育首先分离出来的一支.

唇足纲的系统发育在多足总纲中(唇足纲, 综合纲 Symphyla, 少足纲 Pauropoda 和倍足纲 Diplopoda)引起的争论最多. 长期以来, 学者们对唇足纲内的分类系统有两种意见: 一种意见是分为整形亚纲 Epimorpha 和改形亚纲 Anamorpha; 另一种意见是分为背气门亚纲 Notostimophora (Scutigleromorpha) 和侧气门亚纲 Pleurostigmophora^[4]. 现分别叙述如下:

(1) 把唇足纲分成改形亚纲 Anamorpha (= Scutigleromorpha + Lithobiomorpha) 和整形亚纲 Epimorpha (= Epimorpha s. str. (= Geophilomorpha + Scolopendromorpha) + Craterostigmomorpha) 两个亚纲^[5-7]. 其理由在于: 蚰蜒目和石蜈蚣目两大类群存在一种称为“增节变态”的发育模式, 即体节和步足在胚后期的发育过程中不断增加, 蚰蜒的第一幼虫期, 只有 4 对发育完全的步足; 在随后的胚后发育过程中, 体节和步足的数量将逐次经历 5、7、9、11、13 和 15, 这一发育阶段称为胚后发育的改形变态期 (anamorphic phase). 之后, 还要经历 4 个胚后期幼体, 这一阶段体节数没有变化, 称为整形变态期 (epimorphic phase)^[2, 7]. 石蜈蚣最初具有 7 对发育完全的步足, 也需经历 8、10、12、13 和 15 的改形变态期和 4 个整形变态期, 达到成体^[2, 7]. 因此这两个类群称为改形类 (Anamorpha).

收稿日期: 2003-09-15

基金项目: 国家自然科学基金重点资助项目 (30130040); 河北省动物学重点学科资助项目

作者简介: 宋志顺 (1978-), 男, 河北承德人, 河北大学硕士研究生.

宋大祥 (1935-), 男, 浙江绍兴人, 河北大学教授, 博士生导师, 中国科学院院士.

然而,地蜈蚣和蜈蚣只具整形变态期,即最初的幼体已具有成体的体节和步足的数量,因此称为整形类(Epimorpha)。杯蜈蚣的归属还不十分确定,因其只经历一个改形变态期,就具有成体的体节和步足。因此一些学者建议将其作为整形类的姐妹群^[1,5,8,9]。

(2)根据蜈蚣的呼吸器官——气门——的位置的不同,把唇足纲分成背气门亚纲 Notostigmorphora 和侧气门亚纲 Pleurostigmorphora。背气门亚纲只有蛭蜒目一目,它的 7 个单一的气门位于背板后缘的中央位置。此外,蛭蜒还具有其他一些独有的特征,如类似昆虫复眼的拟复眼;触角多节(一般超过 400 节);15 对非常长的步足,血淋巴中存在一种特殊的呼吸色素等。其余 4 目在身体两侧的皮膜状侧板上有成对的气门,因此被归入侧气门亚纲。侧气门亚纲多足类动物还有其他一些共同的特征:如身体更细长;背腹扁平;触角节较少(一般不超过 35);步足更短;血淋巴中不存在特殊的呼吸色素等。

基于以上形态学的特征,目前一些学者^[1,6,8]都支持 Notostigmorphora 和 Pleurostigmomorphora 的分类系统。同时,该分类系统也得到了分子序列分析的支持^[4,9](图 1)。

Giribet *et al.* (1999)^[9]对唇足纲 12 种蜈蚣的 18S rDNA 和部分 28S rDNA 序列进行测定分析。研究的结果显示唇足纲作为单系类群是不容置疑的,它可被分成两亚纲,即背气门亚纲和侧气门亚纲,这与形态学的研究结论一致。Edgecombe & Giribet (2002)^[4]对唇足纲进行了更全面的支序分析,它不仅包括单独的形态学和分子数据的支序分析,而且还把形态学和分子学的数据结合起来进行支序分析。他们研究取得的 3 种结果不仅都支持了背气门类和侧气门类的系统发育假说,而且还证明了在唇足纲的系统发育中,形态学和 18S 及 28S rRNA 分子序列数据的分析具有高度的一致性。

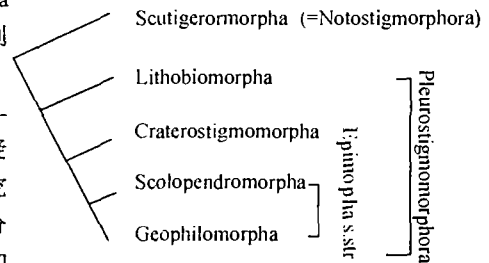


图 1 依据形态学特征(Dohle, 1985; Shear & Bonomo, 1988)和分子数据(Giribet *et al.* 1999; Edgecombe & Giribet, 2002)得到的唇足纲各目的亲缘关系(仿 Giribet *et al.* 1999)。

2 蜈蚣目系统分类学研究进展

目前,蜈蚣目的科及亚科阶元的分类还尚存争议。以下我们对该目分类的研究简史以及存在的 3 个不同的科级分类系统作一介绍。

1758 年, Linnaeus 首先报道了蜈蚣属 *Scolopendra*, 并且描述一种距蜈蚣 *Scolopendra morsitans* Linnaeus, 1758. Leach (1815)^[10]建立蜈蚣科 Scolopendridae, 包括石蜈蚣属 *Lithobius* (现已归入石蜈蚣目), 蜈蚣属 *Scolopendra* 和盲蜈蚣属 *Cryptops*. Newport (1845)^[11]根据外部呼吸器官的结构和数目, 将蜈蚣科分成 3 个亚科。1887 年, Haase^[12]则根据有足体节和气门的数目也将蜈蚣科分成 3 个亚科。1895 年, Pocock^[13]建议将蜈蚣科提升为蜈蚣目 Scolopendromorpha。

Attems (1930)^[14]出版了第一部关于世界蜈蚣区系的专著。他根据蜈蚣单眼的有无, 将蜈蚣目分成 2 科, 蜈蚣科 Scolopendridae (有眼)和盲蜈蚣科 Cryptopidae (无眼)(图 2)。从此大多数学者都采用 Attems 的分类系统, 此后的约 60 年间虽然报道了很多新属和新亚科, 但是对科级阶元的修订却从来没有过。到 1996 年, Shileyko^[15]指出 Attems 的分类系统似乎反映了蜈蚣的生态-形态学(eco-morphology), 而非系统发育的亲缘关系。这一系统没能解释盲蜈蚣科如果作为一个单系群, 为什么存在如此多的不同类群, 如 *Scolopocryptops* (23 体节, 10 对气门), *Dino-cryptops* (23 体节, 11 对气门), *Plutonium* (21 体节, 19 对气门), *Cryptops* (21 体节, 9 对气门)。因此, 他提出盲蜈蚣科或许不是一个自然的单系群, 而 *Plutonium* 属凭借其独特的形态特征, 不仅可以被提升为科级, 甚至应该具有总科的地位。

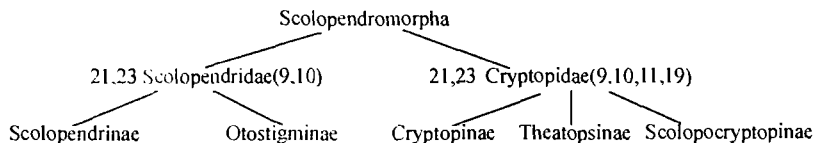


图 2 Attems (1930) 的蜈蚣目分类系统(前面数字为有足体节数, 后面括号内为气门数)

Shileyko^[16]在 1992 年提出 Hasse 的分类系统虽然有些内容已过时, 但要比 Attems 的系统更能反映蜈蚣的系统发育。他在该文中根据有足体节和气门的数目, 将蜈蚣目分成 3 科: 尖盲蜈蚣科 Scopocryptopidae (23 有足体节, 10 或 11 对气门), 蜈蚣科 Scolopendridae (21 有足体节和 9 或 10 对气门)和暗蜈蚣科 Plutonidae (21 有足体节, 19 对气门)(图 3)。

1997 年, Shileyko & Pavlinov^[17]对蜈蚣目所有类群进行支序分析, 认为 21 有足体节应当是蜈蚣的祖征。但是, Minelli *et al.* (2000)^[2]提出 Shileyko & Pavlinov 的支序分析矩阵中的第 1, 2, 3, 4, 9 和 10 特征极相很值得商榷。因此他们重新编码这些特征极相, 并且排除了颇受争议的第 2 特征“有足体节的数目”, 完成一个新的蜈蚣目系统发育的支序图。他们新得到的结果并没有推翻仿蜈蚣属 *Scolopendrosis* 的 23 有足体节的存在作为蜈蚣目的祖征的假说, 并认为一个可能的演化步骤是先产生 21 对步足的种类, 然后部分种类反向 23 对步足的方向演化, 而产生了像 *Neuportia*, *Tidops*, *Dino-cryptops*,

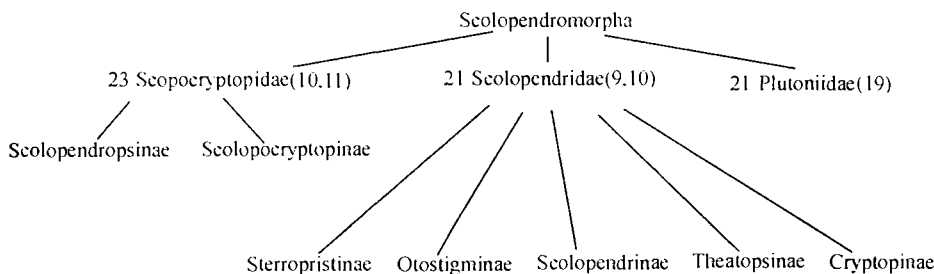


图 3 Shileyko (1992)的蜈蚣目分类系统(前面数字为有足体节数,后面括号内为气门数)

Ectonocryptops, *Scolopocryptops*, *Kethops*, *Thalkethops* 和 *Kartops* 的种类.但是 Minelli *et al.* 也承认他们的严格合意树并不理想,蜈蚣目系统发育假说只是临时的.

Shelley (1997)^[18]认为 *Plutonium* 属的 19 对气门只是属级特征.他将 *Theatops* 和 *Plutonium* 归入亚科 Plutoniuminae (= Plutoniinae = Theatopsinae), 隶属于盲蜈蚣科,这实际与 Attems (1930)将该两属归入亚科 Theatopsinae 是一致的. Shelley (1997)指出 Shileyko (1992) 的分类系统并不完整,至少缺少 3 个属 (*Dinocryptops* Crabill; *Thalkethops* Crabill; *Ectonocryptops* Crabill).更重要的是该系统并没有对蜈蚣的祖征和衍征作出准确的评估,因此无法确保他划分的类群就是代表了真实亲缘关系的单系群. Shelley 还认为 Plutoniuminae 和 Cryptopinae 是盲蜈蚣科的祖先,而 Scolopocryptopinae 因其独特的生物地理分布而暗示不同的起源和系统发育.它与前 2 个类群是趋同进化,因此被提升为科级地位. Lewis (2001)^[19]同样没有采纳 Shileyko (1992) 的分类系统,尽管他也承认 Attems (1930) 的系统确实也存在许多值得探讨的地方.

因此 Shelley (2002)^[20]在他的新著“*A Synopsis of the North American Centipedes of the Order Scolopendromorpha (Chilpoda)*”中,提出了一个新的蜈蚣目分类系统,该系统也包括 3 科:蜈蚣科 Scolopendridae (具眼,21 有足体节,除仿蜈蚣属 *Scolopendrosis* 之外),盲蜈蚣科 Cryptopidae (无眼,21 有足体节)和尖盲蜈蚣科 Scolopocryptopidae (无眼,23 有足体节)(图 4).

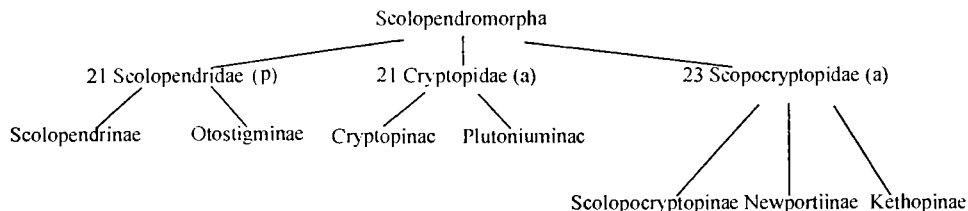


图 4 Shelley (2002)的蜈蚣目分类系统(前面数字为有足体节数,后面括号有单眼的为(p)无(a))

Edgecombe & Giribet (2002)^[4]依据不同数据分析得到的 3 个支序图(图 5~7),有关蜈蚣目系统发育的部分一致表明 *Cryptops* 属在最基部,并提出盲蜈蚣科 Cryptopidae 是一个并系类群.这与 Schileyko (1996), Schileyko & Pavlinov (1997)认为它不是一个自然类群的观点相一致. 3 个支序图中只有一个不同点,即 *Theatops* 和 *Scolopocryptops* 之间的关系.形态学的结果支持应将 *Theatops* 和 *Scolopocryptops* 分开.但是,分子数据和分子与形态两种数据相结合的结果都显示 *Theatops* 和 *Scolopocryptops* 两属聚合在一起.

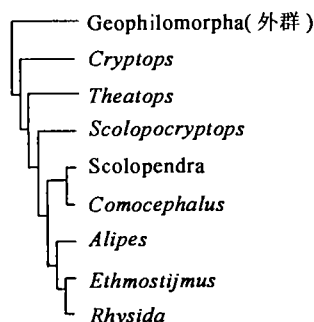


图 5 根据形态学数据得到的蜈蚣目亲缘关系的支序图(据 Edgecombe & Giribet, 2002 修改)

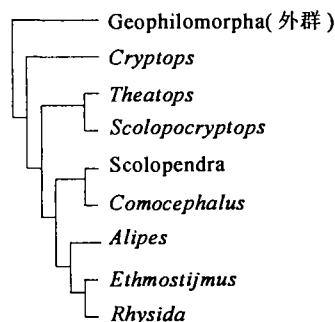


图 6 根据分子数据得到的蜈蚣目亲缘关系的支序图(据 Edgecombe & Giribet, 2002 修改)

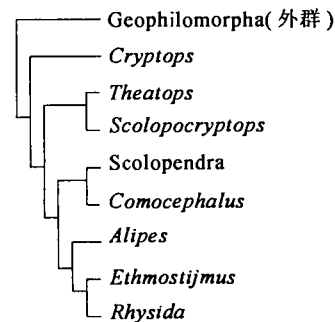


图 7 根据分子与形态联合数据得到的蜈蚣目亲缘关系的支序图(据 Edgecombe & Giribet, 2002 修改)

参考文献:

- [1] SHEAR W A, BONAMO P M. Devonobiomorpha, a new order of centipedes (Chilopoda) from the middle Devonian of Gilboa, New York States, USA, and the phylogeny of centipede orders[J]. *Am Mus Novit*, 1988, 297: 1-30.
- [2] MINELLI A, FODDAL D. The evolution of segments of centipede trunk and appendages[J]. *J Zool Syst Evol Research*, 2000, 38: 103-117.
- [3] ARMENT C. Giant centipedes in the Ozarks[J]. *North American BioFortean Review*, 1999, 1(2): 5-6.
- [4] EDGECOMBE G D, GIRIBET G. Myriapod phylogeny and the relationships of Chilopoda [A]. BOUSQUETS J L, MORRONE J J. *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México*[C]. *Hacia una Síntesis de su Conocimiento*, Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 2002, 143-168.
- [5] LEWIS J G E. *The biology of centipedes*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1981. 1-32.
- [6] DOHLE W. Phylogenetic pathway in the Chilopoda[J]. *Bijdr Dierkd*, 1985, 55: 55-66.
- [7] 张崇洲. 唇足纲[A]. 尹文英. *中国亚热带土壤动物*[M]. 北京: 科学出版社, 1992. 365-374.
- [8] SHINOHARA K. On the phylogeny of Chilopoda[J]. *Proc Fap Soc Syst Zool*, 1970, 6: 35-42.
- [9] GIRIBET G, CARRANZA S, RIUTORT M, *et al.* Internal phylogeny of the Chilopoda (Myriapoda, Arthropoda) using complete 18S rDNA and partial 28S rDNA sequences[J]. *Phil Trans R Soc Land B*, 1999, 354: 215-222.
- [10] LEACH W E. A tabular view of the external characters of four classes of animals which linné arranged under Insecta, with the distribution of the genera composing three of these classes into orders, *etc.* and descriptions of several new genera and species[J]. *The Transaction of the Linnean Society of London*, 1815, 11: 376-386.
- [11] NEWPORT G. Monograph of the class Myriapoda, order Chilopoda: with observations on the genera arrangement of the articulata[J]. *The Transaction of the Linnean Society of London*, 1845, 19: 377-426.
- [12] POCOCK R I. Pocock on Chilopoda and Diplopoda from the Chinese Seas[J]. *Annals and Magazine of Natural History*, 1895, 15: 347-351.
- [13] HAASE E. Indo-Australische Chilopoden[J]. *Abhandlungen und Berichte des Königlichen Zoologischen und Anthropologisch-ethnographischen Museums zu Dresden*, 1887, 5: 38.
- [14] ATTEMS C. Myriapoda 2 Scolopendromorpha[J]. *Das Tierreich*, 1930, 54: 1-308.
- [15] SCHILEYKO A A. Some problems in the systematics of the order Scolopendromorpha (Chilopoda)[A]. GEOFFROY J J, MAURIE S J P, NGUYEN D M. *Acta Myriapodologica*[C]. *Mém Mus Natn His Nat*, 1996, 169: 293-297.
- [16] SCHILEYKO A A. Scolopenders of Viet-Nam and some aspects of the system of Scolopendromorpha (Chilopoda Epimorpha). Part 1[J]. *Arthropoda Selecta*, 1992, 1: 5-19.
- [17] SCHILEYKO A A, PAVLJINOV I I. A cladistic analysis of the order Scolopendromorpha (Chilopoda)[J]. *Ent Scand Suppl*, 1997, 51: 33-40.
- [18] SHELLEY R M. The Holarctic centipede Subfamily Plutoniuminae (Chilopoda: Scolopendromorpha: Cryptopidae) (Nomen Correctum Ex Subfamily Plutoniinae Bollman, 1893)[J]. *Brimleyana*, 1997, 24: 51-113.
- [19] LEWIS J G E. The scolopendrid centipedes in the collection of the National Museum of Natural History in Sofia (Chilopoda: Scolopendromorpha: Scolopendridae)[J]. *Historia Naturalis Bulgarica*, 2001, 13: 5-51.
- [20] SHELLEY R M. A Synopsis of the North American Centipedes of the Order Scolopendromorpha (Chilopoda)[M]. *Memoir of the Virginia Museum of Natural History*, 2002, 5: 1-108.
- [21] BREMER K. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction[J]. *Evolution*, 1988, 42: 795-803.
- [22] EDGECOMBE G D, GIRIBET G, WHEELER W C. Phylogeny of Henicopidae (Chilopoda: Lithobiomorpha): a combined analysis of morphology and five molecular loci[J]. *Systematic Entomology*, 2002, 27: 31-64.
- [23] GIRIBET G, RIBERA C. A review of arthropod phylogeny: new data based on ribosomal DNA sequences and direct character optimization[J]. *Cladistics*, 2000, 16: 204-231.

Systematic Classification of Chilopoda and the Order Scolopendromorpha (Myriapoda)

SONG Zhi-shun, SONG Da-xiang, ZHU Ming-sheng

(College of Life Sciences, Hebei University, Baoding 071002, China)

Abstract: Systematic study on myriapods is a relatively weak field in China. The present paper briefly reviews the relationships between the Chilopoda classes (Arthropoda: Myriapoda) and summarizes three different family-level systems in the order Scolopendromorpha (Myriapoda: Chilopoda).

Key words: myriapods; Chilopoda; Scolopendromorpha; relationships; systematics