

昆
虫



分

类



INSECT
CLASSIFICATION

郑乐怡 归鸿 / 主编

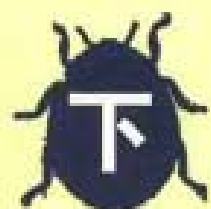
南京师范大学出版社

昆 虫



分

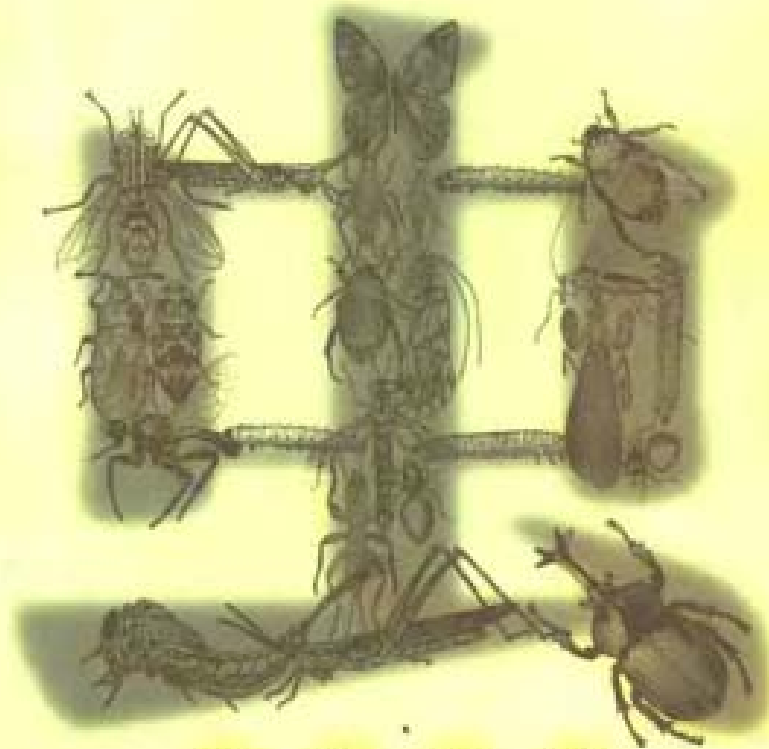
类



INSECT
CLASSIFICATION

郑乐怡 归鸿 / 主编

南京师范大学出版社



昆 虫 分 类

责任编辑：周长发
封面设计：朱迎春

ISBN 7-81047-382-4



9 787810 473828 >

ISBN 7-81047-382-4/Q·2

定价：120.00 元(上、下册)

昆
虫

分



上

南京师范大学图书馆
2008.12.15



郑乐怡 归鸿 主编

南京师范大学出版社



B1162640

昆
虫

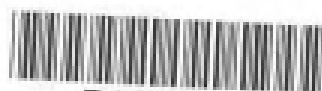
分



下

南京师范大学图书馆
2004.12.24

南京师范大学出版社
郑乐怡 归鸿 主编



B1162641

MAS 14/03

图书在版编目 (CIP) 数据

昆虫分类 / 郑乐怡, 归鸿主编. —南京: 南京师范大学出版社, 1999

ISBN 7-81047-382-4/Q·2

I. 昆 … II. ①郑…②归… III. 昆虫学: 分类学 IV. Q969

中国版本图书馆 CIP 数据核字(1999)第 10114 号

南京师范大学出版社出版发行

(江苏省南京市宁海路 122 号 邮编 210097)

江苏省新华书店经销 扬州印刷总厂印刷

*

开本 787×1092 1/16 印张 67.875 字数 1825 千

1999 年 8 月第 1 版 1999 年 8 月第 1 次印刷

印数 1—2000

定价: 120.00 元 (上、下册)

(南京师大版图书若有印、装错误可向承印厂退换)

内容提要

(Abstract)

本书为国内首次由集体编写的昆虫分类学专著。书中各章分别由有关的分类学研究者执笔撰写。本书准确、深入地介绍了昆虫各类群的具体知识,反映了国内外昆虫分类学研究方面的最新进展。本书作者阵容强大,权威性强。全书分上、下两册,内容全面、深入、准确、详实、新颖。书中附有大量精致插图以及精选的重要文献目录,可供读者参照;每章都包括不同阶元层次的检索表,书后附有中、英文索引,可供读者检索。本书对于读者开扩知识面、拓展新的研究领域、了解最新研究进展都大有裨益。它可以作为大专院校昆虫分类学课程的参考教材,或用作研究生层次的教科书,也可供其他昆虫学、动物学、生物学工作者以及农、林、植物和环境保护工作者参考使用。它对科普、生物多样性保护工作者也有一定的帮助。

序

(Preface)

当今昆虫分类学的研究日益深入,知识专门化程度日益加强,即使由任何一位老一辈资深昆虫分类学家单人执笔撰写本书,也将显得力不从心,难达佳境。本书吸取近年来国外成功经验,组织国内熟悉各昆虫类群的专门工作者,包括长期研究者和作出开拓性工作的研究人员,分别撰写有关类群的章节。可喜的是,执笔撰写的作者约有五十余位之多,半数以上是具有博士头衔的创新精神很强的青年教授或研究员,还有不到半数是中老年研究员或教授。其中许多是以大半生甚至毕生从事一个或几个昆虫分类专业科研或教学的老一辈知名学者,两位是中科院院士。由于执笔撰写者熟悉各自的专业,写起来便得心应手,容易写出应有的水平,也容易写出撰写者的创见心得。各类群的知识写得很具体,内容十分全面、准确和深入,既写出了各类群的研究发展概况,又写出了最新的进展,反映出了中国现代的研究水平。

另一特点是有关昆虫类和各自系统学问题的实际内容和生物学研究内容,在本书的第一章以及有关章节中,都有不同程度的介绍和讨论,有的是作者的创见,有的则或繁或简地作了恰当的叙述。这是十分必要的,甚有益于读者参考或进一步探讨。

本书内容丰富,资料新颖,附有大量插图,图文并茂,便于读者理解和参考。每一重要章节都提供精选的重要文献目录,可供进一步学习探讨之用。

这是一本近几年来实用性和可读性均很强的“昆虫分类”好教材,故乐为序。

中国科学院院士 张广学

1999年3月20日

前 言

(Introduction)

我国地大物博,昆虫种类丰富,形态多姿多彩。近数十年来,昆虫分类学研究发展迅速,新的知识积累甚多。因此一部篇幅较大、具有现代水平、并能全面反映我国当前昆虫分类学研究现状的著作,对于昆虫分类学的教学和有关人员的参考将会有所裨益,这就是我们编写此书的出发点和初衷。由于本书的内容相对较多而且比较深入,因此比较适于用作大学本科及研究生层次的读者阅读。

本书的另一特点是由集体编写而成。基于上述的编写意图和要求,我们觉得在当今昆虫分类学的研究日益深入、知识专门化程度日益加强的情况下,由熟悉某一类群的专门工作者分别撰写有关该类群的章节,可以达到更好的效果。这种做法近年来在国外已有一些成功的经验。在这种思路的支配下,我们集中了国内的有关学者,进行了这一次集体编写的尝试。

为了适应集体编写方式的要求,同时考虑到目前在昆虫类(或“六足类 Hexapoda”)的目以上分类系统方面尚无大家普遍赞同的统一系统的情况,本书没有提出自己的目以上阶元分类体系。书中各章标题所采用的名称和分类地位安排均由该章作者所提出,代表了各作者的学术见解。全书章节安排是这些在一定程度上带有独立性的各章按常用顺序加以排列的结果,并不代表特定的系统。尽管如此,在有关昆虫类和各目系统学问题的实际内容方面,不论在本书的第一章以及有关各章中,均有不同程度的介绍和讨论,可供读者参考。

本书的出版得到南京师范大学出版社的大力支持和多方面帮助,我们在此深表感谢!

郑乐怡 归 鸿

1999年3月10日

作者一览表

(A List of Contributors)

按文章先后为序,第 28 章(鞘翅目)
和第 31 章(双翅目)各作者的具体分工请参见正文。

梁爱萍	中国科学院动物研究所	(六足纲的系统发育与高级分类)
尹文英	中国科学院上海昆虫研究所	(原尾纲、衣鱼目)
赵立军	中国科学院上海昆虫研究所	(弹尾纲)
柯 欣	中国科学院上海昆虫研究所	(弹尾纲)
谢荣栋	中国科学院上海昆虫研究所	(双尾纲)
张 骏	中国科学院上海昆虫研究所	(石蛎目)
归 鸿	南京师范大学	(蜉蝣目)
周长发	南京师范大学	(蜉蝣目)
赵修复	福建农业大学	(蜻蜓目)
杜予州	浙江大学	(襁翅目)
刘宪伟	中国科学院上海昆虫研究所	(蜚蠊目、革翅目、直翅目)
黄复生	中国科学院动物研究所	(等翅目、缺翅目)
王书永	中国科学院动物研究所	(蚤蠊目、鞘翅目)
章伟年	中国科学院上海昆虫研究所	(螳螂目)
殷海生	中国科学院上海昆虫研究所	(直翅目)
陈树椿	北京林业大学	(竹节虫目)
李 岩	北京林业大学	(竹节虫目)
卢川川	华南农业大学	(纺足目)
李法圣	中国农业大学	(蝻目)
彩万志	中国农业大学	(蝻目)
刘思孔	北京自然博物馆	(食毛目、虱目)
张维球	华南农业大学	(缨翅目)
袁 锋	西北农业大学	(同翅目)
张雅林	西北农业大学	(同翅目)
郑乐怡	南开大学	(半翅目—异翅亚目)
杨 定	中国农业大学	(广翅目、双翅目)

杨集昆	中国农业大学	(广翅目、脉翅目、捻翅目、双翅目)
任 东	中国地质博物馆	(蛇蛉目)
杨星科	中国科学院动物研究所	(鞘翅目)
周红章	中国科学院动物研究所	(鞘翅目)
章有为	中国科学院动物研究所	(鞘翅目)
李文柱	中国科学院动物研究所	(鞘翅目)
任国栋	河北大学生物系	(鞘翅目)
姚 建	中国科学院动物研究所	(鞘翅目)
周 尧	西北农业大学	(长翅目)
花保祯	西北农业大学	(长翅目)
薛万琦	沈阳师范大学	(双翅目)
陈 岩	沈阳师范大学	(双翅目)
陆宝麟	军事医学科学院流行病学研究所	(双翅目)
许荣满	军事医学科学院流行病学研究所	(双翅目)
赵建铭	中国科学院动物研究所	(双翅目)
史永善	中国科学院动物研究所	(双翅目)
刘国平	沈阳军区军事医学研究所	(双翅目)
卜文俊	南开大学	(双翅目)
李 军	牡丹江师范学院	(双翅目)
王新华	南开大学	(双翅目)
吴厚永	军事医学科学院流行病学研究所	(蚤目)
刘 泉	军事医学科学院流行病学研究所	(蚤目)
杨莲芳	南京农业大学	(毛翅目)
田立新	南京农业大学	(毛翅目)
武春生	中国科学院动物研究所	(鳞翅目)
何俊华	浙江大学	(膜翅目)
陈学新	浙江大学	(膜翅目)
马 云	浙江大学	(膜翅目)
魏美才	中南林业大学	(膜翅目)

目 录

(Contents)

上 册

序(Preface).....	(1)
前言(Introduction)	(1)
作者一览表(A List of Contributors)	(1)
1 六足总纲的系统发育与高级分类(Phylogeny and High Classification of Hexapoda)	(1)
2 原尾纲(Class Protura).....	(27)
3 弹尾纲(Class Collembola)	(52)
4 双尾纲(Class Diplura).....	(73)
5 昆虫纲:石蛎目(Class Insecta: Order Microcoryphia)	(81)
6 昆虫纲:衣鱼目(Class Insecta: Order Zygentoma)	(91)
7 昆虫纲:蜉蝣目(Class Insecta: Order Ephemeroptera)	(102)
8 昆虫纲:蜻蜓目(Class Insecta: Order Odonata)	(129)
9 昆虫纲:襀翅目(Class Insecta: Order Plecoptera)	(146)
10 昆虫纲:蜚蠊目(Class Insecta: Order Blattodea)	(169)
11 昆虫纲:等翅目(Class Insecta: Order Isoptera)	(182)
12 昆虫纲:螳螂目(Class Insecta: Order Mantodea)	(205)
13 昆虫纲:蜚蠊目(Class Insecta: Order Grylloblattodea)	(219)
14 昆虫纲:革翅目(Class Insecta: Order Dermaptera)	(231)
15 昆虫纲:直翅目(Class Insecta: Order Orthoptera)	(245)
16 昆虫纲:竹节虫目(Class Insecta: Order Phasmatodea)	(282)
17 昆虫纲:纺足目(Class Insecta: Order Embioptera).....	(298)
18 昆虫纲:缺翅目(Class Insecta: Order Zoraptera)	(310)
19 昆虫纲:蛴 目(Class Insecta: Order Psocoptera)	(314)
20 昆虫纲:食毛目(Class Insecta: Order Mallophaga).....	(350)

21	昆虫纲:虱目(Class Insecta: Order Anoplura)	(362)
22	昆虫纲:缨翅目(Class Insecta: Order Thysanoptera)	(370)
23	昆虫纲:同翅目(Class Insecta: Order Homoptera)	(392)
24	昆虫纲:半翅目-异翅亚目[=半翅目(狭义)](Class Insecta: Order Hemiptera: Suborder Heteroptera(=Order Hemiptera <i>sensu stricto</i>)]	(442)

下 册

25	昆虫纲:广翅目(Class Insecta: Order Megaloptera)	(525)
26	昆虫纲:蛇蛉目(Class Insecta: Order Raphidioptera)	(530)
27	昆虫纲:脉翅目(Class Insecta: Order Neuroptera)	(541)
28	昆虫纲:鞘翅目(Class Insecta: Order Coleoptera)	(564)
29	昆虫纲:捻翅目(Class Insecta: Order Strepsiptera)	(653)
30	昆虫纲:长翅目(Class Insecta: Order Mecoptera)	(666)
31	昆虫纲:双翅目(Class Insecta: Order Diptera)	(674)
32	昆虫纲:蚤目(Class Insecta: Order Siphonaptera)	(757)
33	昆虫纲:毛翅目(Class Insecta: Order Trichoptera)	(782)
34	昆虫纲:鳞翅目(Class Insecta: Order Lepidoptera)	(805)
35	昆虫纲:膜翅目(Class Insecta: Order Hymenoptera)	(882)
	附录一 中文索引(Index in Chinese)	(978)
	附录二 西文索引(Index in Latin and English)	(1013)

· 六足总纲的系统发育与高级分类^{*} ·

(Phylogeny and High Classification of Hexapoda)

梁爱萍

生物系统学的诞生从林奈时起至今已有近 250 年的历史,系统学家们在对大量物种及物类进行描记的同时,还在不断探求物种及物类的进化历史及其过程,即进行系统发育的研究,以期建立能够反映生物进化历史的自然分类系统。

如何重建生物的系统发育历史及如何使分类系统正确地反映进化历史是生物系统学界长期争论的议题。由于对系统发育关系判别标准的看法不一,加上认识论、方法论上的差异,近代生物系统学在其发展的过程中,逐步形成了三个主要的学派,即进化系统学派(Evolutionary Systematics)、表型学派(Phenetics)和支序系统学派(Cladistics)。

进化系统学派(Simpson 1961; Mayr 1969)是本世纪三、四十年代在综合进化理论即新达尔文主义基础上发展起来的系统学派。该学派认为生物的多样化以及种和种上生物单元的起源可以由遗传机制及自然选择而得到解释;判别系统发育关系的标准是基因型相似性,在实际研究中基因型的相似性可以通过特征的后验加权从表型上来予以判断;分类系统与系统发育之间并不要求存在一一对应关系,生物的分类系统不仅应表现生物的谱系关系,也应表现生物的进化阶段和进化水平,如生态适应性、进化速率、形态距离等。进化系统学派的主要缺点是没有明确的、行之有效的工作方法和程序,对于系统发育关系的判断及分类系统的建立常常依赖研究者个人的经验及特征加权,研究结果难以检验。

表型学派(Sokal & Sneath 1963; Sneath & Sokal 1973)也被称为数值分类学派(Numerical Taxonomy),兴起于本世纪五十年代初期。该学派强调系统学研究的精确性和可操作性,试图使用一种较为标准、可重复、易于实施的手段,建立比较稳定的分类系统。表型学派认为真正的系统发育关系是无法重建的,人们只能基于生物体表现型的总体相似性(total similarity)去对生物进行归

* 本章使用的六足总纲 Hexapoda 等同于传统的、广义的昆虫纲 Insecta s. lat., 包括弹尾目 Collembola、原尾目 Protura、“双尾目 Diplura”、石蛎目 Archaeognatha、“衣鱼目 Zygentoma”和有翅部 Pterygota。由于石蛎目+“衣鱼目”+有翅部的单系性已得到较充分的证实,而广义的昆虫纲的单系性目前尚存有疑问,近年来,越来越多的学者倾向于使用昆虫纲(狭义) Insecta s. str. 代表单系的石蛎目+“衣鱼目”+有翅部,而使用六足总纲代表传统的、广义的昆虫纲。需要指出的是,近年来的研究表明,“双尾目”是石蛎目+“衣鱼目”+有翅部的姐妹群,因此本章的昆虫纲(狭义)包括“双尾目”、石蛎目、“衣鱼目”和有翅部。



类和编级,特征的相似性反映了共同基因,因此生物表现出来的所有特征都具有同等的重要性,物种或类群之间的亲缘关系可被表达为相似性的数值指数,相似性指数较高的物种或类群被归类在一起,而不论这种相似性是来自真正的同源相似还是来自自由平行、趋同或反向进化形成的非同源相似。由于表型学派排除将生物系统发育、进化等内容作为生物系统学的基础,因而受到广泛批评。

支序系统学派(Hennig 1950, 1966)创立于本世纪五、六十年代,最初被称为系统发育系统学(Phylogenetic Systematics)。它与传统的进化系统学的不同之处在于它用经验的方法重建生物的系统发育关系,并应用严格的进化原理,而不是只根据主观的特征加权,形成分类。它与表型学的不同之处在于它尝试找出分类单元间的谱系关系,而不是表型的或总体相似性的关系。

支序系统学派认为,判别系统发育关系远近的唯一标准是共同祖先的近度(recency of common ancestry),共同祖先关系可以通过特征的分布分析来发现,支序学派将特征分为祖征(plesiomorphy)、共有祖征(sympleiomorphy)、衍征(apomorphy)、共有衍征(synapomorphy)和自体衍征(autapomorphy),认为只有共有衍征才是共同祖先的证据,共有祖征及由趋同进化和平行进化形成的相似性均不能作为共同祖先的证据。

支序系统学派强调分类系统必须严格反映系统发育关系,认为只有在共同祖先基础上根据共有衍征建立的单系类群(monophyletic group;包括一个共同祖先的所有后裔)才是生物学上有意义的、真正的自然类群,支序分析的基本目标就是寻找单系群。支序系统学派不接受根据共有祖征建立的并系类群(paraphyletic group;包括一个共同祖先的部分后裔)和根据趋同现象建立的多系类群(polyphyletic group;包括多个共同祖先的后裔)。

支序系统学派引进了哲学上的假设—演绎方法(hypothetico-deductive methods)进行系统发育关系的假设与检验,提出了外群比较(out-group comparison)等方法进行特征演化极向(polarity)的判别,引进了简约法则(parsimony)进行同源特征的一致性(congruence)检验,经过近几十年的不断改进和完善,该学派现已成为建立了一整套科学的理论依据和实用的计算方法的体系。由于其严谨的方法论、清晰的推理过程与表达方法及其所得结果的可检验性,支序系统学已被大多数生物系统学工作者所接受,成为当今生物系统学研究的主要理论与方法,并在国际范围内对生物系统学的研究产生了深刻的影响,其应用已扩展到生物地理学、分子生物学、生态学、协同进化、生物多样性等进化生物学的诸多研究领域。

在生物系统学理论发展的同时,随着近年来分子生物学的迅速发展,快速分析蛋白质和DNA结构成为现实,从基因密码直接探讨生物的进化历史已成为可能,分子系统学(molecular systematics)应运而生。保守基因的核苷酸已被证明可用来获取众多的特征用于系统发育的推断,18S rDNA已被发现适合于许多昆虫类群的系统发育重建(Wheeler 1989)。新的方法与新的手段,给生物系统学的研究带来了活力与挑战。

在过去的40年中,随着支序系统学理论方法的广泛应用、分子系统学的发展、比较形态学研究的不断深入以及许多新的化石材料的发现,昆虫纲的高级系统学已经发生了很大变化,许多根据共有祖征或非同源特征建立的经典的高级分类单元已被证明是并系的或多系的而被摒弃,许多新的自然单系类群被建立,不少高级单元之间的系统发育关系被重新认识。

Hennig (1953)的《昆虫纲的系统发育系统评述》(*Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten*)一文是昆虫纲乃至整个生物界系统发育研究的里程碑,文章对当时还鲜为人知的支序系统学(Hennig称为系统发育系统学)的理论和方法作了比较详细的介绍,并首次应用这一方法对昆虫纲(广义)的系统发育及高级分类进行了探讨。文章中提出的有关昆虫纲的许多系统发育假设至今仍然成立,例如,原始无翅的真昆虫类并不形成一单系群;衣鱼类比石蛎类与有翅昆



虫更近缘,因而传统的“缨尾目”不是一自然的单系群等等。Hennig 后来扩充和修订了这篇文章,于 1969 年出版了《昆虫纲的系统发育》(*Die Stammesgeschichte der Insekten*)一书,该书的英文版在经过部分专家的补充修订后于 1981 年出版。

Boudreaux (1979) 的《节肢动物特别是昆虫的系统发育》(*Arthropod phylogeny with special reference to insects*)一书是继 Hennig(1953, 1969/1981)之后有关昆虫系统发育及高级分类研究的又一重要著作,作者运用支序系统学的方法对节肢动物特别是昆虫纲(广义)的系统发育进行了比较详尽的分析,提出了目的系统发育树及高级分类系统,书中的许多结论与 Hennig (1969/1981)的不同。

Manton(1972, 1977)对节肢动物功能形态学及进化的研究是有关昆虫系统发育与演化的另一项重要工作,但可惜她没有采用支序系统学的分析方法。

Carpenter (1992)、Kukalova-Peck (1983, 1985, 1987, 1991, 1992, 1997)、Kukalova-Peck & Brauckmann (1990, 1992)、Kukalova-Peck & Peck (1993)及 Riek & Kukalova-Peck (1984)等近年来在古生物学方面的工作已使昆虫系统发育与进化的研究在许多方面取得了重要进展。

分子系统学方法在昆虫高级系统发育研究中的应用目前虽然尚处在起步阶段,但已有的一些研究已取得了令人鼓舞的结果(Wheeler 1989; DeSalle *et al.* 1992; Wheeler *et al.* 1993; Carmean *et al.* 1992)。在许多方面,分子系统学的研究结果已向依据形态学特征推断的系统发育假设提出了挑战。可以预见,随着这方面工作的进一步开展,分子系统学必将在昆虫系统发育研究中发挥其应有的作用。

本章将重点就近 40 年来六足总纲系统发育及高级分类研究的进展加以小结。需要指出的是,六足总纲的系统发育研究目前还存在许多问题,对六足总纲系统发育的全面、综合的数量支序分析有待进行。

一、六足总纲的单系性及其与其它节肢动物类群的关系

六足总纲 Hexapoda 隶属于节肢动物门 Arthropoda,包括弹尾目 Collembola、原尾目 Protura、“双尾目 Diplura”、石蛎目 Archaeognatha、“衣鱼目 Zygentoma”[=“缨尾目(狭义)(Thysanura s. str.)”]和有翅部 Pterygota,其单系性主要是根据体躯特有的分节方式所推断。

目前已提出的六足总纲的主要共有衍征有:体躯具明显的胸部(3节)和腹部(12节,弹尾目除外);胸部每节各有 1 对足;胸足膝节与胫节愈合;腹节侧板由 2~3 个足节(亚基节、基节及转节)形成;具下唇;身体前端的感觉器向头部集中;腹部具尾须(第 11 腹节附肢);复眼中的小眼包含两个由角膜生成细胞演化而成的原色素细胞(原尾目和现生“双尾目”的无复眼被认为是后来退化的结果);精子轴丝(sperm axoneme)9+9+2 型(Boudreaux 1979; Kristensen 1991; Wheeler *et al.* 1993; Kukalova-Peck 1997)。

近年来比较形态学的研究以及有关“双尾目”系统发育地位的争议已对过去一直被看作是六足总纲的一些重要共有衍征提出了疑问。例如,胸足由 6 节组成(即基节、转节、腿节、胫节、跗节和前跗节)过去一直被看作是六足总纲的一个重要共有衍征(Boudreaux 1979; Wheeler *et al.* 1993),但 Kukalova-Peck(1991)的研究发现,六足总纲的胸足实际由 11 节组成[其余 5 节是:上基节(epicoxa)、亚基节(subcoxa)、前腿节(prefemur)、膝节(patella)和基跗节(basitarsus)],与多足纲 Myriapoda 及倍足纲 Diplopoda 足的分节相同,因此胸足分节并不是六足总纲的共有衍征。对于腹



部具尾须和精子轴丝 9+9+2 型是否确实是六足总纲的共有衍征目前也存在疑问(见下文)。

六足总纲的单系性虽然已得到大多数学者的承认(Hennig 1953; Boudreaux 1979; Kukalova-Peck 1987, 1991; Kristensen 1991),但也有不少学者认为六足总纲是一多系类群。由于弹尾目、原尾目和“双尾目”与其它六足类群在形态学上的差异较大,有关它们的系统发育地位长期存在争议,一些学者认为,这三个目在系统发育关系上远离其它六足类,应分别作为独立的纲与其它六足类并列(Hinton 1958; Manton 1972, 1977; 尹文英 1983; Dallai 1991; 本书);另一些学者则认为,弹尾目、原尾目、“双尾目”与多足纲或综合纲具有更接近的亲缘关系(Handschin 1956; Rasnitsyn 1980; Remington 1955; Sharov 1966)。Zrzavy & Stys(1994)指出,存在于多足类、弹尾目和原尾目之间的一些相似之处很可能是真正的共有衍征,例如,多足纲的 Tomosvary 氏器官与弹尾目的角后器(postantennal organ)及原尾目的“假眼(pseudoculus)”可能就是同源器官。

关于六足总纲的起源及其近缘类群,长期以来同样一直存在争议。多数学者认为六足总纲与多足纲具有共同的祖先关系(Hennig 1969/1981; Boudreaux 1979; Kristensen 1981, 1991)。Wheeler *et al.* (1993)的全证据(分子学数据+形态学数据)简约分析结果表明,六足总纲与多足纲是姐妹群。也有一些学者认为,六足总纲只与多足纲中的部分类群具有共同祖先关系,多足纲是一并系类群(Sharov 1966; Manton 1977; Weygoldt 1979)。还有一些学者则认为六足总纲与甲壳纲 Crustacea 关系近缘。例如,Field *et al.* (1988)和 Turbeville *et al.* (1991)对 18S rDNA 序列的分析都表明甲壳纲是六足总纲的最近缘类群。Kukalova-Peck(1997)根据古生物学证据提出的六足总纲、多足纲及甲壳纲之间的关系假设为:具颚类 Mandibulata—甲壳纲+(六足总纲+多足纲),她认为多足纲是一好的单系群。六足总纲与多足纲之间可能的共有衍征有:具幕骨前臂;后脑节无明显的附肢;足跗端节无提肌(Kristensen 1991)。

二、六足总纲中的主要单系群及其相互关系

Hennig(1953, 1969/1981)将昆虫纲(广义)(=本章的六足总纲)分为“内颚亚纲 Entognatha”和外颚亚纲 Ectognatha,其中“内颚亚纲”包括弹尾目、原尾目和“双尾目”,外颚亚纲包括石蛎目 Archaeognatha、“衣鱼目 Zygentoma”[=“缨尾目(狭义)Thysanura s. str.”]和有翅部 Pterygota。外颚亚纲的单系性现已得到较充分证实并被普遍接受,但对于“内颚亚纲”和“双尾目”的单系性目前尚存在较大的争议。

Hennig(1969/1981)及 Boudreaux(1979)提出的“内颚亚纲”的主要衍征有:口器内口式;复眼退化(弹尾目)或消失(原尾目和现生的“双尾目”);马氏管数量减少;下颚须和下唇须高度退化。Hennig(1969/1981)认为,在“内颚亚纲”中,弹尾目和原尾目是一对姐妹群,二目形成单系的缺尾总目 Ellipura(=本章的缺尾纲 Ellipura)，“双尾目”是弹尾目+原尾目的姐妹群。这一关系假设也得到了其他一些学者的支持(Snodgrass 1938; Tuxen 1959, 1970; Kristensen 1975, 1981; Boudreaux 1979)。

Manton(1977)认为,内口式口器在弹尾目、原尾目和“双尾目”中是独立起源的,因而不能看作是三个目的共有衍征。晚石炭纪托马斯铗蚱 *Testajapyx thomasi* 的发现也对“双尾目”及“内颚亚纲”的其它一些共有衍征提出了质疑(Kukalova-Peck 1987)。托马斯铗蚱 *Testajapyx thomasi* 具有明显的复眼、内口式不明显、具长且多节的下颚须、下唇须及多节的腹足,表明无复眼并不能作为“双尾目”的自体衍征,复眼部分退化及下颚须和下唇须退化也不能看作是“内颚亚纲”的自体衍征,