

DOI: 10.13376/j.cblls/2021057

文章编号: 1004-0374(2021)05-0546-11

# 毛马陆目系统学研究进展

杨斯琦, 卜云\*

(上海科技馆上海自然博物馆自然史研究中心, 上海 200041)

**摘要:** 毛马陆目是一类体型微小、形态特殊、生活在地表或土壤中的节肢动物。目前全世界已知 176 种, 隶属 3 科 32 属, 包括 11 个化石记录种。其中欧洲、美洲和澳洲有较多的研究报道, 亚洲和非洲仅有零星的记录。中国毛马陆目的研究十分匮乏, 目前仅记录 10 种。研究表明, 毛马陆目是倍足纲系统发育树中最基部的类群, 得到形态学和分子数据的支持, 但其内部各科、属的单系性以及各科之间的系统发育关系尚存在争议。现对毛马陆自 1758 年林奈 (Linnaeus) 首次记录至今的文献进行梳理和回顾, 归纳毛马陆目已知科、属及其地理分布, 整理化石记录, 列举对毛马陆目分类研究做出重要贡献的学者及其研究区域, 翻译给出各科、属的中文名称, 从经典分类学和系统发育两个方面对毛马陆目的系统学研究进展进行综述, 以期推动中国毛马陆目系统学研究的开展。

**关键词:** 毛马陆目; 分类学; 系统发育; 分子系统学; 多足亚门

**中图分类号:** Q915.819      **文献标志码:** A

## Progress on the systematic study of Polyxenida

YANG Si-Qi, BU Yun\*

(Natural History Research Center, Shanghai Natural History Museum, Shanghai Science & Technology Museum, Shanghai 200041, China)

**Abstract:** Polyxenida is a group of tiny arthropods with special morphology and living on the surface or in the soil. Totally 176 species with 11 fossils of Polyxenida are described in the world which are belonging to 3 families and 32 genera. Previously studies are concentrated on the fauna of Europe, America, and Australia and most of species are recorded in those areas, while only a few records in Asia and Africa. The research of Polyxenida in China is fairly insufficient with only 10 species recorded. Studies based on morphology and molecular data both support the basal position of Polyxenida in Diplopoda phylogeny. However, the monophyly of families and genera of Polyxenida, as well as the phylogenetic relationships among different families and genera are still controversial. The present article retrospect all references of Polyxenida since its first record in 1758 by Linnaeus, outlined the families and genera of Polyxenida in the world and their distributions, summarized the fossil records, listed the researchers contributed most and their study areas, translated the Chinese names of all families and genera of Polyxenida. The recent progresses of systematic study of Polyxenida are summarized comprehensively from the aspects of taxonomy and phylogeny in order to drive the study of Polyxenida of China in the future.

**Key words:** Polyxenida; taxonomy; phylogeny; molecular systematics; Myriapoda

毛马陆目 Polyxenida Verhoeff, 1934 隶属于节肢动物门 Arthropoda 多足亚门 Myriapoda 倍足纲 Diplopoda 毛尾亚纲 Penicillata, 是倍足纲中体型最小, 且较原始的类群<sup>[1-3]</sup>。其头部、躯干和尾节均着生有成簇的特殊刚毛 (图 1), 由此而得名“毛马陆”<sup>[3]</sup>。该类群身体柔软, 表皮骨化弱, 一般栖息

在树皮、潮湿的凋落物层和腐木中, 个别种类生

收稿日期: 2020-12-30; 修回日期: 2021-01-18

基金项目: 上海科技馆基础研究项目; 上海科技馆学术团队建设项目; 国家自然科学基金项目(31772509)

\*通信作者: E-mail: buy@sstm.org.cn

活在洞穴<sup>[4]</sup>或海滨环境<sup>[5]</sup>。主要以腐殖质、藻类和真菌的菌丝等为食<sup>[6]</sup>。

由于体型微小、鉴定困难、研究人员稀少,目前全世界对毛马陆目的物种多样性和系统发育地位的认识十分不足<sup>[3,7]</sup>,无论从已知物种数量还是近年来发表的论文来看,均远远落后于倍足纲的其他类群,全世界已知毛马陆目的物种总数仅占倍足纲物种总数的1.5%。本文对毛马陆目系统学研究进展进行综述,以期将来深入开展毛马陆目分类学和系统发育研究提供参考。此外,毛马陆目的大多数科、属尚无中文名称,本文依据拉丁学名的词源,翻译了相应的中文名称,以方便国内学者今后参考。

## 1 毛马陆目系统分类学沿革

林奈(Linnaeus)<sup>[8]</sup>最早在《自然系统》第十版中记录了毛马陆目的第一个物种 *Scolopendra lagura* Linnaeus, 1758, 后来 Latreille<sup>[9]</sup> 依据该种建立了毛马陆属 *Polyxenus* Latreille 1802。Lucas<sup>[10]</sup> 建立了毛马陆科 Polyxenidae Lucas, 1840, 归属毛马陆总科 Polyxenoidea Lucas, 1840。随后的学者先后发现了合马陆属 *Phryssonotus* Scudder, 1885、冠毛马陆属 *Lophoproctus* Pocock, 1894 等多个属<sup>[11-12]</sup>。Silvestri<sup>[13]</sup> 以冠毛马陆属为模式属建立了冠毛马陆科 Lophoproctidae Silvestri, 1897, 随后又依据 *Synxenus* Silvestri, 1900 建立了合马陆总科 Synxenoidea Silvestri, 1923, 包括合马陆科 Synxenidae Silvestri, 1923<sup>[14-15]</sup>。后来,

Condé<sup>[16]</sup> 研究发现 *Synxenus* 属的特征与合马陆属较为一致,并将其列为异名。此外, Schubart<sup>[17]</sup> 以土栖毛马陆属 *Hypogexenus* Silvestri, 1903 为模式属建立土栖毛马陆科 Hypogexenidae Schubart, 1947, 虽然 Silvestri 最初将该属置于毛马陆科,但其具有单眼缺失、表皮无色素和触角第八节短于第七节等特征,有些学者认为该类群与冠毛马陆科的关系更近<sup>[17-19]</sup>。目前将该类群作为毛马陆科的一个亚科 Hypogexeninae Schubart, 1947, 得到了其他学者的认可<sup>[3]</sup>。关于毛马陆目的最早提出者存在不同的观点, Nguyen Duy-Jacquemin 和 Geoffroy<sup>[20]</sup> 认为该目由 Lucas 于 1840 年首次提出,而有的学者认为是由 Verhoeff 于 1934 年正式提出<sup>[19,21]</sup>。依据最新的分类系统,毛马陆目被划分为 2 总科、3 科<sup>[3,19]</sup>,此外,依据尾节的特征、单眼和色素的有无、颚唇(gnathochilarium)上特殊感器的有无,毛马陆科又可分为四个亚科<sup>[3]</sup>。

## 2 中国毛马陆目的研究现状

由于我国土壤动物的研究起步较晚,对于毛马陆等小型土壤动物类群的研究非常欠缺,长期以来鲜有研究人员涉及该类群的分类学研究。1990 年,日本学者 Ishii<sup>[22]</sup> 首次报道了分布在台湾南部的台湾双尖毛马陆 *Eudigraphis taiwaniensis* Ishii 1990 和冲绳簇毛马陆 *Lophoturus okinawai* (Nguyen Duy-Jacquemin 和 Condé, 1982)<sup>[23]</sup>, 1990 年, Ishii 与中



图1 毛马陆生态照(上海天马山, 马泽豪拍摄)

国学者梁来荣合作发表了浙江杭州的2个物种：中华双尖毛马陆 *E. sinensis* Ishii & Liang, 1990 和杭州毛马陆 *P. hangzhoensis* Ishii & Liang, 1990<sup>[24]</sup>。Wang 和 Mauriès<sup>[25]</sup>对中国多足动物的研究进行综述，在名录中列出了我国分布的4种毛马陆。张崇洲<sup>[2]</sup>在专著中提及在我国亚热带分布的单尖毛马陆属 *Mon- ographis*，但未记录相应的物种。2000年，Ishii 与上海昆虫博物馆的尹文英合作报道了云南的7种毛马陆，含6个新种和1个未定种，并给出中国已知10种毛马陆的种类检索表，隶属于2科4属<sup>[26]</sup>。此后的20年来，再未见中国毛马陆的研究报道。

我国气候和地貌复杂多样，丰富的自然植被孕育了繁多的动物物种，因此，目前对我国毛马陆物种多样性的认识还很不充分，亟需开展深入系统地调查研究。近年来，作者所在研究组在江苏、上海、浙江、海南、广东、广西、湖南、江西等各地采集到大量毛马陆目标本，已经开展了初步的分类鉴定。计划今后系统地开展该类群的分类学研究，填补国内的研究空白，通过全面细致地揭示我国毛马陆目动物的物种多样性，以期提高我国对本土生物多样性

性资源的认识。

### 3 毛马陆目系统学研究进展——经典分类学

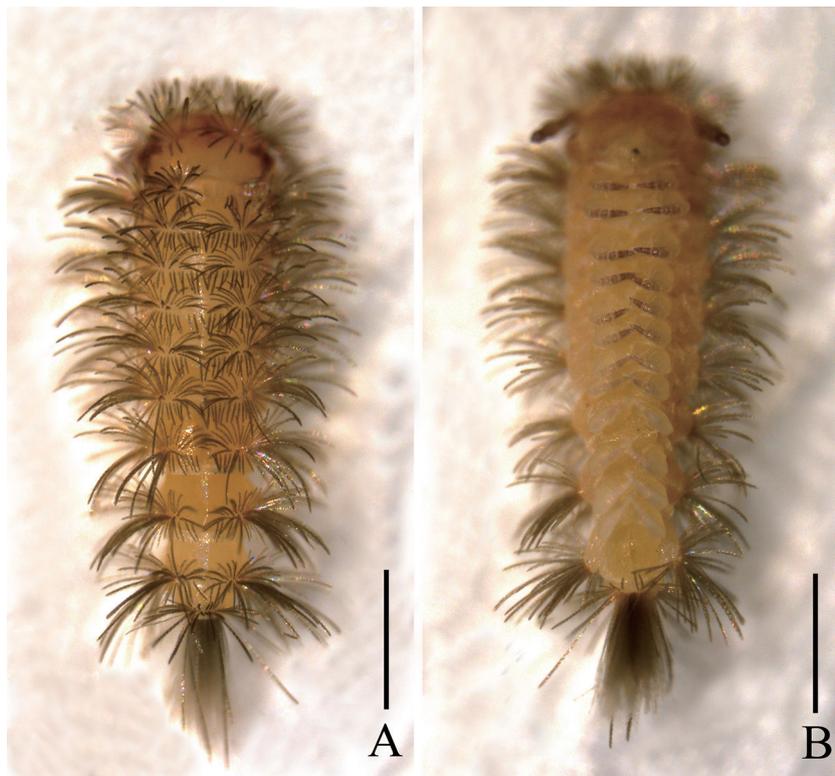
#### 3.1 毛马陆目形态特征及分类学概述

毛马陆体型较小，成体的体长1.5~6 mm。身体黄白色至黄褐色，表皮柔软，体表着生形态各异的特殊刚毛(图2)。头部无单眼，或每侧具有5~13个聚集的单眼。触角后方具有圆形的特氏器(Töm- ösváry organ)。触角分8节，末节有4个感觉锥。成体的躯干有9~11个体节(不含尾节)，11~17对足。成对的生殖孔位于第二对足的基节间<sup>[3]</sup>。尾节着生一簇刚毛，在防御时可散开脱落，末端带倒钩的刚毛可缠绕住捕食者<sup>[27]</sup>。

目前，全世界已知毛马陆3科32属176种，包括2个化石属和11个化石种(表1)。三个科之间可通过单眼的有无、触角第8节和第7节的相对长度、足的数量、尾节的形状、尾部簇毛的形态等特征加以区分<sup>[28]</sup>。

#### 3.2 毛马陆目的化石记录

截至目前，全世界共发现11个毛马陆的化石记录，分别来自波罗的海<sup>[29]</sup>、缅甸<sup>[30-31]</sup>、多米尼加<sup>[32]</sup>、黎巴嫩和法国<sup>[33]</sup>，且均发现于琥珀中。其中合马陆



A: 双尖毛马陆 *Eudigraphis* sp. 背面观; B: 双尖毛马陆 *Eudigraphis* sp. 腹面观。广西桂林。比例尺: 500  $\mu$ m。

图2 毛马陆浸制标本整体照

表1 世界毛马陆目已知科、属及地理分布

科、属名称	物种数	世界分布	中国分布
<b>合马陆总科 Synxenoidea Silvestri, 1923</b>			
<b>合马陆科 Synxenidae Silvestri, 1923</b>			
康氏毛马陆属 <i>Condexenus</i> Nguyen Duy-Jacquemin, 2006	1	纳米比亚	
合马陆属 <i>Phryssonotus</i> Scudder, 1885	11 (含2化石种)	西班牙、乌拉圭、智利、古巴、 北非、莫桑比克、马达加斯加、 南非、澳大利亚、巴布亚新几内 亚、西西里岛	
<b>毛马陆总科 Polyxenoidea Lucas, 1840</b>			
<b>毛马陆科 Polyxenidae Lucas, 1840</b>			
非洲毛马陆属 <i>Afraustraloxenodes</i> Nguyen Duy-Jacquemin, 2003	4	纳米比亚、安哥拉、南非	
纤毛马陆属 <i>Ankistroxenus</i> Attems, 1907	2	埃及、埃塞俄比亚	
安毛马陆属 <i>Anopsxenus</i> Condé & Jacquemin, 1963	2	印度、智利	
分毛马陆属 <i>Apoxenus</i> Chamberlin, 1947	1	密克罗尼西亚	
智利毛马陆属 <i>Chilixenus</i> Silvestri, 1948	1	智利	
珀毛马陆属 <i>Electroxenus</i> Nguyen Duy-Jacquemin & Azar, 2004†	1 (化石种)	黎巴嫩	
双尖毛马陆属 <i>Eudigraphis</i> Silvestri, 1948	6	中国、日本	浙江、云南、台湾
土栖毛马陆属 <i>Hypogexenus</i> Silvestri, 1903	1	阿根廷	
黎巴嫩毛马陆属 <i>Libanoxenus</i> Nguyen Duy-Jacquemin & Azar, 2004 †	1 (化石种)	黎巴嫩	
类大毛马陆属 <i>Macroxenodes</i> Silvestri, 1948	6	美国、巴西、阿根廷、委内瑞拉、 墨西哥、大安的列斯群岛、 圣伊内兹岛	
大毛马陆属 <i>Macroxenus</i> Brölemann, 1917	4	葡萄牙、马耳他、巴西、委内瑞 拉、阿尔及利亚、摩洛哥、北 非、加那利群岛	
毛里求斯毛马陆属 <i>Mauritixenus</i> Verhoeff, 1939	7	非洲西部、毛里求斯、马达加斯 加、罗德里格斯岛、留尼旺岛	
中毛马陆属 <i>Mesoxenotus</i> Silvestri, 1948	1	罗兹岛	
缪毛马陆属 <i>Miopsxenus</i> Condé, 1951	2	埃及、非洲	
单尖毛马陆属 <i>Monographis</i> Attems, 1907	11	中国、越南、印度、新加坡、马来 西亚、巴西、澳大利亚、爪哇岛	云南
少眼毛马陆属 <i>Pauropsxenus</i> Silvestri, 1948	5 (含2化石种)	坦桑尼亚、安哥拉、刚果、乌干 达、马达加斯加、加蓬	
毛马陆属 <i>Polyxenus</i> Latreille, 1802	31 (含5化石种)	中国、欧洲、北美、澳大利亚	浙江、云南
原毛马陆属 <i>Propolyxenus</i> Silvestri, 1948	8	土耳其、以色列、意大利、希腊、 阿根廷、南非、澳大利亚、新西 兰、罗兹岛	
萨罗毛马陆属 <i>Saroxenus</i> Cook, 1896	4	马达加斯加、利比里亚、科特迪 瓦、安哥拉、南非、毛里求斯、 留尼旺岛	

表1 世界毛马陆目已知科、属及地理分布(续表)

科、属名称	物种数	世界分布	中国分布
希氏毛马陆属 <i>Silvestrus</i> Jones, 1937	3	印度、斯里兰卡、马达加斯加、毛里求斯、圣海伦娜岛、留尼汪岛、爪哇岛	
盲毛马陆属 <i>Typhloxenus</i> Condé, 1955	2	巴西、南非	
单毛马陆属 <i>Unixenus</i> Jones, 1944	13	越南、印度、科特迪瓦、马达加斯加、澳大利亚、巴布亚新几内亚	
<b>冠毛马陆科 Lophoproctidae Silvestri, 1897</b>			
异毛马陆属 <i>Alloproctoides</i> Marquet & Condé, 1950	4	马达加斯加、澳大利亚、巴布亚新几内亚、留尼汪岛、所罗门群岛、俾斯麦群岛	
古毛马陆属 <i>Ancistroxenus</i> Schubart, 1947	2	特立尼达、牙买加、哥斯达黎加、哥伦比亚、委内瑞拉、巴西	
巴罗毛马陆属 <i>Barroxenus</i> Chamberlin, 1940	1	巴拿马	
类冠毛马陆属 <i>Lophoproctinus</i> Silvestri, 1948	5	意大利、美国、墨西哥、阿尔及利亚、摩洛哥、突尼斯、埃及、科西嘉岛、巴利阿里群岛、加纳利群岛、亚速尔群岛、马德拉群岛	
冠毛马陆属 <i>Lophoproctus</i> Pocock, 1894	5	黎巴嫩、俄罗斯、法国、意大利、乌克兰、罗马尼亚、保加利亚、葡萄牙、阿尔及利亚、摩洛哥、马略卡岛、科西嘉岛、撒丁岛、西西里岛	
簇毛马陆属 <i>Lophoturus</i> Brölemann, 1931	30	中国、美国、牙买加、阿尔及利亚、科特迪瓦、佛得角群岛、汤加、库克群岛、巴罗岛	云南、台湾
<b>地位未定属</b>			
毛瓣毛马陆属 <i>Trichoproctus</i> Silvestri, 1899	1	新几内亚	
合计	176		

† 化石记录属。

科 2 种, 毛马陆科 9 种。Menge<sup>[29]</sup> 于 1854 年首次报道了在波罗的海始新世 (Eocene) 琥珀中的毛马陆化石物种, 距今约 3 000 万年。Cockerell<sup>[30]</sup> 于 1917 年描述了白垩纪 (Cretaceous) 上阿尔必阶 (Upper Albian) 缅甸琥珀中的毛马陆化石物种, 距今 1.12 亿年, 是当时毛马陆最古老的化石记录。随后, Nguyen Duy-Jacquemin 和 Azar<sup>[33]</sup> 对白垩纪阿尔必阶 (Creta-Albian) 的黎巴嫩琥珀、Su 等<sup>[31]</sup> 对白垩纪森诺曼阶 (Creta-Cenomanian) 的缅甸琥珀 (距今 9 900 万年) 中的毛马陆进行了详尽研究, 共发表 2 个新属, 4 个新种。在形态上, 化石物种的体长 (1.6~2.7 mm) 及刚毛形态与现生物种较为类似, 但雄性阳茎的大小和形态存在差异, 化石物种雄性的阳茎为柱形且较大, 而现生物种的阳茎为梨形, 末端尖锐, 较小<sup>[31]</sup>。化石物种具有与现生物种类似的具倒钩的尾部簇毛, 暗示毛马

陆早在白垩纪已经发展出了这种特殊的防御机制<sup>[31]</sup>。

### 3.3 毛马陆目分类学研究进展

自 1758 年林奈首次记录毛马陆以来, 全世界先后有 45 位分类学家开展了毛马陆的分类学研究 (以物种定名人为准), 研究区域涉及世界各地。其中法国的 Nguyen Duy-Jacquemin (命名 37 种)、Condé (命名 32 种) 和意大利的 Silvestri (命名 28 种) 等 3 位学者对世界毛马陆分类学研究的贡献最为突出, 他们合计描述了世界一半以上的毛马陆物种 (表 2)。

2003 年, Nguyen Duy-Jacquemin 和 Geoffroy<sup>[20]</sup> 对全世界毛马陆目的物种进行厘定, 列出了 159 个有效种 (亚种), 包括 7 个琥珀化石种。2004 年, Nguyen Duy-Jacquemin 和 Azar<sup>[33]</sup> 对黎巴嫩琥珀化石中的毛马陆进行研究, 发现 2 个新属和 2 个化石种。随后, 研究人员又对纳米比亚<sup>[34]</sup>、纳弗沙岛和巴西<sup>[35]</sup>、

表2 世界毛马陆目分类学者及其研究区域(前20位)

排名	学者姓名	国家	命名物种数	论著数	发表年代	研究区域
1	Nguyen Duy-Jacquemin M	法国	37	15	1964~2014	日本、黎巴嫩、法国、巴西、哥伦比亚、南美洲、加勒比地区、南非、纳米比亚、澳大利亚
2	Condé B	法国	32	12	1949~1984	印度、印度尼西亚、法国、西班牙、埃及、巴布亚新几内亚
3	Silvestri F	意大利	28	11	1898~1949	意大利、阿根廷、巴西、巴拉圭、智利、法属圭亚那
4	Huynh C	澳大利亚	20	8	2015~2020	越南、澳大利亚
5	Ishii K	日本	13	6	1983~2000	中国、日本、巴西
6	Veenstra AA	澳大利亚	11	7	2015~2020	越南、澳大利亚
7	Short M	澳大利亚	10	6	2010~2020	欧洲、秘鲁、澳大利亚
8	Terver D	法国	8	3	1963~1979	中美洲
9	Verhoeff KW	德国	7	6	1924~1952	土耳其、毛里求斯、澳大利亚
10	尹文英	中国	6	1	2000	中国
11	Bröleman HW	法国	6	4	1910~1931	新喀里多尼亚岛
12	Chamberli RV	美国	6	6	1922~1957	巴拿马、秘鲁、北美、密克罗尼西亚
13	Marquet ML	法国	6	1	1950	非洲、马达加斯加
14	Attems C	奥地利	5	4	1907~1953	夏威夷、南非
15	Menge A	德国	4	1	1854	欧洲
16	Pocock RI	英国	4	3	1892~1895	斯里兰卡、意大利
17	Loomis HF	美国	3	2	1934~1936	海地
18	Pierce WD	美国	3	1	1940	美国
19	Chalande J	法国	2	2	1888~1908	非洲
20	Koch CL	德国	2	1	1854	欧洲

南非<sup>[36]</sup>、澳大利亚<sup>[4]</sup>等地区的毛马陆进行研究,发表了7个现生种,并将簇毛马陆属 *Lophoturus* 的2个亚种提升为种。近年来,澳大利亚的 Short、Huynh 和 Veenstra 等学者对澳大利亚<sup>[37-42]</sup>、越南<sup>[5, 43-45]</sup>、以色列<sup>[46]</sup>、欧洲和中东<sup>[47]</sup>、毛里求斯<sup>[48]</sup>、秘鲁<sup>[49]</sup>等地开展了广泛的研究,发表了23个新物种。Enghoff 等<sup>[3]</sup>在多足动物专著中对毛马陆的分类进行了概述,列出了毛马陆的科、属特征及其地理分布。国内学者 Su 等<sup>[31]</sup>对缅甸琥珀中的毛马陆化石进行研究,发表少眼毛马陆属2个化石种。2004年至今共新增34个物种。此外,日本的 Karasawa 等<sup>[50]</sup>对双尖毛马陆属进行了厘定,基于形态和分子序列数据的证据,将该属的3个亚种提升为种。Short 等<sup>[47]</sup>对毛马陆属和原毛马陆属进行厘定,提出了2个新异名和1个新组合。截至2020年,全世界共记录毛马陆目176个有效种(不含亚种),包含11个化石种。从世界范围来看,欧洲、美洲和澳洲的毛马陆研究较多,亚洲、非洲的研究欠缺,仅在中国、日本、越南、印度等

国有少量的记录。

#### 4 毛马陆目系统学研究进展——系统发育

作为毛尾亚纲的唯一类群,毛马陆目是一个确定的单系群<sup>[51]</sup>。基于形态特征和分子数据的研究均支持毛马陆是倍足纲系统发育树中的基部类群<sup>[51-54]</sup>(图3)。但是,毛马陆目内部各科之间的系统发育关系尚不确定<sup>[28]</sup>。

##### 4.1 支序系统学

与倍足纲其他类群相比,毛马陆具有表皮骨化较弱、刚毛具刺或锯齿、具有特殊的感觉触毛(trichobothria)、缺乏防御腺等祖征<sup>[7, 52]</sup>。许多学者认为毛马陆是倍足纲最原始的类群<sup>[55]</sup>, Manton<sup>[56]</sup>认为毛马陆缺乏生殖肢的特征是一个原始的性状。毛马陆头部两侧的感觉触毛与少足纲和综合纲背板上的感觉触毛的形态类似,而倍足纲其他所有类群均无感觉触毛, Enghoff<sup>[52]</sup>认为毛马陆身体侧面和

尾部簇毛上具有棘刺的特征可能是其独有衍征, 基于尾节簇毛、背板、体节、防御腺、单眼、足、感觉触毛、生殖肢、精子形态、肌肉、护卵行为等 36 个特征, 对倍足纲高级阶元进行支序分析, 毛马陆处于基部位置。Blanke 和 Wesener<sup>[53]</sup> 选取头部口器、单眼、特氏器、感觉触毛、触角、足、背板、生殖肢、防御腺、个体发育、繁殖行为、精子超微结构等 64 个特征, 对倍足纲系统发育关系进行分析, 并应用微计算机断层扫描技术 (micro-CT) 的方法获取更多特征数据, 结果支持 Verhoeff 将倍足纲分为毛尾亚纲和唇颚亚纲 Chilognatha 的观点<sup>[55]</sup> (图 3)。

#### 4.2 分子系统学

毛马陆目的分子序列数据较少, 截至 2020 年, GenBank 数据库共检索到 14 278 条毛马陆目动物的序列数据, 涉及 30 多个物种, 其中尾毛马陆 *Polyxenus lagurus* 有 13 987 条 [含转录组 RNA 序列 (TSA) 13913 条], 高桑双尖毛马陆 *Eudigraphis takakuwai* 有 99 条, 束毛马陆 *Polyxenus fasciculatus* 有 55 条, 包含线粒体细胞色素氧化酶亚基 I (COI)、核糖体 rRNA、组蛋白 H3、RNA 聚合酶 II 大亚基 (POL II)、延伸因子 1 $\alpha$  (EF-1 $\alpha$ ) 等多个基因。相关的研究涉及毛马陆目的系统发育地位和毛马陆内部系统发育关系等方面。

##### 4.2.1 毛马陆目在倍足纲中的系统发育地位

早期的分子系统学研究常选取毛马陆目的少量代表物种, 开展多足动物或节肢动物的系统进化研究。最早 Friedrich 和 Tautz<sup>[57]</sup> 于 1995 年测定了尾毛马陆 *P. lagurus* 的 18S 和 28S rRNA 基因片段序列, 用于分析多足动物的系统进化问题。随后 Giribet 和 Ribera<sup>[58]</sup> 基于 18S rRNA 全序列和 28S rRNA 片段序列, 整合形态数据分析节肢动物的系统发育, 包含了尾毛马陆 *P. lagurus* 的数据, 但结果未确定毛马陆目的地位。Giribet 等<sup>[59]</sup> 测定了一种毛马陆未定种的核糖体 rRNA、组蛋白 H3、RNA 聚合酶 II 大亚基 (POL II)、线粒体 COI 等多个基因序列, 探讨节肢动物的系统发育。Regier 等<sup>[60]</sup> 测定了毛马陆目 3 科 3 个代表物种的 EF-1 $\alpha$ 、POL II 和延伸因子 EF-2 基因片段序列, 重建了多足动物的系统发育关系, 结果表明毛马陆是倍足纲的基部分支, 支持毛马陆目的单系性, 但没有解决毛马陆目 3 个科之间的关系。Sierward 和 Bond<sup>[51]</sup> 整合 Regier 等的分子数据, 基于 1 459 个氨基酸序列和 41 个形态特征的整合数据, 对多足动物的系统发育进行重建, 包含了毛马陆 3 个科的代表物种, 结果很好地支持了毛马陆目的单系性, 毛马陆目位于系统发育树的基部 (图 3)。Miyazawa 等<sup>[7]</sup> 测定了多足动物 4 个纲 19 个代表物种的 DNA 聚合酶亚基 1 (DPDI)、RNA 聚合酶亚基 II 的 RPB1, RPB2 等 3 个蛋白质编码基

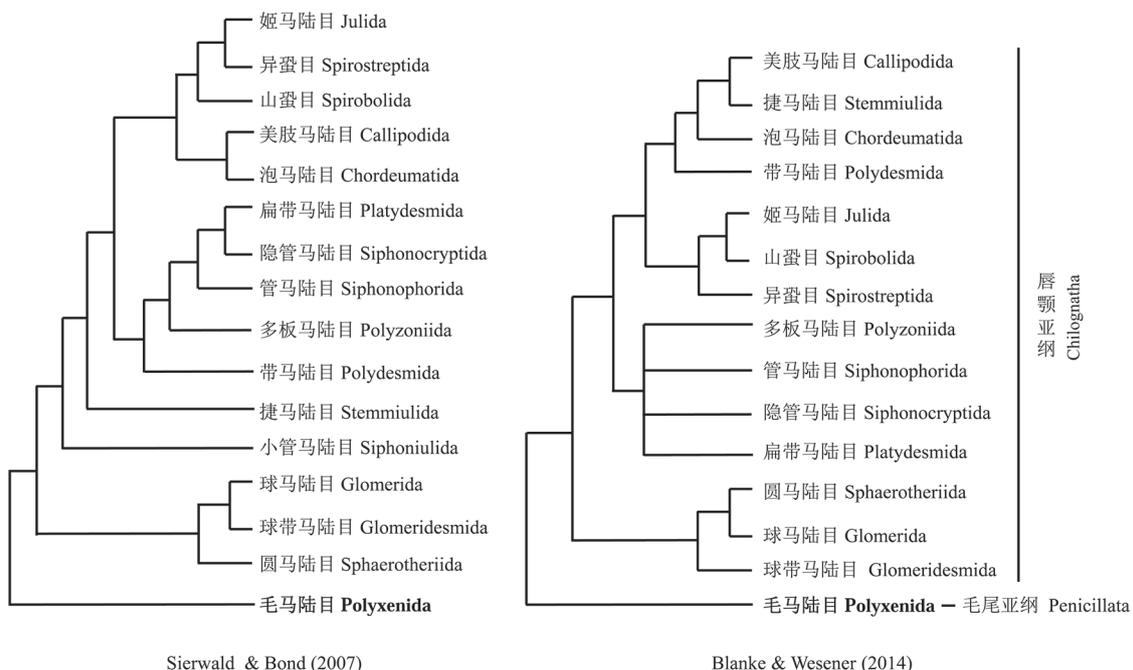


图3 倍足纲系统发育假说

因序列, 其中包含高桑双尖毛马陆 *E. takakuwai* 的数据, 基于 2 904 个氨基酸残基组成的序列数据, 对多足动物的系统发育关系进行重建, 结果支持毛马陆位于倍足纲的基部。Rehm 等<sup>[61]</sup>首次测定了尾毛马陆 *P. lagurus* 的转录组数据, 基于 181 个蛋白质编码基因的 40 130 个氨基酸序列数据, 重建了节肢动物的系统发育关系, 毛马陆位于倍足纲的基部。Szucsich 等<sup>[54]</sup>新测定了毛马陆两个科代表物种的转录组数据, 用于探讨多足动物高级阶元的系统发育, 基于 95 797 个氨基酸序列数据重建了多足动物的系统发育关系, 毛马陆位于倍足纲系统发育树的基部得到较高的支持。

#### 4.2.2 毛马陆内部的系统发育关系

基于分子数据的毛马陆内部系统发育关系的研究很少。Short 和 Vahtera<sup>[28]</sup>选取毛马陆目 3 科 10 属 21 个代表物种, 测定了线粒体 16S rRNA、*COI* 和核糖体 18S rRNA 基因片段序列, 整合 31 个形态特征数据, 探讨了毛马陆的总科、科和亚科的系统发育关系, 结果与 Condé 和 Nguyen Duy-Jacquemin 的分类系统基本一致<sup>[19]</sup>, 支持合马陆科的单系性, 该科位于系统树的基部, 毛马陆科是多系类群, 冠毛马陆科为并系类群, 未支持 2 个总科的单系性。分析结果显示, 16S rRNA、*COI* 和 18S rRNA 基因在毛马陆属间的遗传距离分别为 19.4%~21.7%、15.5%~17.4% 和 1.2%~2.3%。近年来, 分子序列数据也被分类学者用于物种鉴定中, 用来分析所描述物种的分类地位, 作为与已知种区分的佐证<sup>[41-45, 47]</sup>。Huynh 和 Veenstra<sup>[43]</sup>对越南发现的同奈单尖毛马陆 *M. dongnaiensis* Huynh & Veenstra, 2015 的 18S rRNA 基因序列与同属已知物种进行比较, 结果表明该种与澳大利亚分布的昆士兰单尖毛马陆 *M. queenslandicus* 更近。随后, 他们又采用 18S rRNA 和 *COI* 基因对澳大利亚和越南的毛马陆进行分子鉴定<sup>[41-42, 44]</sup>, 发现两个分子标记可有效用于毛马陆的物种区分, 簇毛马陆属内种间 *COI* 基因的遗传距离为 14%~16%。Short 等<sup>[47]</sup>基于形态特征和线粒体 *COI* 基因数据, 对西欧至南高加索地区分布的毛马陆属和原毛马陆属的物种进行分析, 结果表明毛马陆属可能不是单系类群, 该区域仍有许多毛马陆属的未知物种。Karasawa 等<sup>[50]</sup>基于核基因间隔区 *ITS2* 基因和线粒体 *COI* 基因序列, 对高桑双尖毛马陆 *E. takakuwai* (Miyosi, 1947) 的 3 个亚种进行厘定, 结果显示 3 个亚种 *COI* 基因之间的遗传差异为 14.1%~15.4%, 属于种间差异水平, 因此将 3 个亚种分别提升为物种。

#### 4.3 细胞生物学证据

精子超微结构常被作为系统发育的证据, 毛尾亚纲和唇颚亚纲可从精子的形态结构上明显区分<sup>[62]</sup>。目前仅对尾毛马陆 *P. lagurus* 的精子超微结构进行过研究<sup>[63]</sup>, 与其他倍足纲类群的精子类似, 毛马陆的精子也无鞭毛, 而且其精子形态在雌性体内从桶状变为带状, 但唇颚亚纲类群的精子是饼状, 在雌性生殖道内不发生形态的转变<sup>[62]</sup>。

卵巢的结构和卵子发生也为倍足纲的系统发育提供了重要信息。研究发现, 倍足纲两个亚纲的卵巢结构存在显著不同, 唇颚亚纲具有一对卵巢生殖区 (ovarian germ zone), 是卵原细胞增殖和卵母细胞生长的区域, 而在毛尾亚纲中只有单一的原卵区 (germarium), 且仅作为卵原细胞增殖区域, 卵母细胞的生长则在卵巢腔内完成<sup>[64]</sup>, 类似的原卵区也出现在综合纲 Symphyla<sup>[65]</sup> 和少足纲 Pauropoda 中<sup>[66]</sup>, 推测原卵区是前殖孔类多足动物的祖先特征, 后来在唇颚亚纲中发生丢失<sup>[64]</sup>。

此外, Müller 等<sup>[67]</sup>对合马陆科和毛马陆科 2 个代表物种单眼的超微结构进行了比较研究, 发现毛马陆的单眼与蜘蛛目 Scutigera 的单眼结构类似, 都具有晶锥细胞和双层的二型小网膜, 毛马陆具有特化的微型化单眼, 晶锥细胞核的特殊位置可作为多足动物新增的独有衍征。

#### 4.4 发育生物学证据

依据个体发育的特征, Condé<sup>[68]</sup>提出了毛马陆各科之间的进化假设, 他认为毛马陆的胚后发育时期在进化过程中趋于缩短, 合马陆总科具有 10 个胚后发育龄期 (stadia)、成体具有 12 个体节和 17 对足, 是毛马陆目的较原始类群, 毛马陆总科则只有 8 个胚后发育龄期、11 个体节和 13 对足, 是较晚分化的类群, 这也体现在单眼减少、表皮色素和基节腺缺失等其他特征方面。后来, 在合马陆科也发现了具有 9 个胚后发育龄期, 11 个体节和 15 对足的中间类型的物种<sup>[34, 36]</sup>, 进一步支持了 Condé 的假说。Enghoff 等<sup>[69]</sup>对倍足纲增节变态的研究结果进行了详细的整理, 提出毛马陆的个体发育为半增节变态 (hemianamorphosis), 体节的增加伴随少量足的增加, 是倍足纲中的原始类型, 而唇颚亚纲的类群随着体节的增加有较多足的增加, 代表进化的类型, 根据不同的情况又可分为真增节变态 (euanamorphosis) 和后增节变态 (teloanamorphosis)。

#### 4.5 其他证据

血蓝蛋白基因的进化也被用于探讨多足动物的

系统进化问题, Pick 等<sup>[70]</sup>首次测定了尾毛马陆 *P. lagurus* 酚氧化酶原基因 (*PPO*) 的序列, 探讨多足动物血蓝蛋白基因 (*Hemocyanin*) 的进化, 结果显示, 多足动物的血蓝蛋白为单系, 毛马陆中未发现血蓝蛋白基因。Scherbaum 等<sup>[71]</sup>采用二代测序技术对台湾双尖毛马陆 *E. taiwaniensis* 进行转录组测序, 结果未发现血蓝蛋白基因, 系统发育分析结果表明血蓝蛋白在多足动物祖先中就出现, 随后在不同的类群中发生了多次的丢失。

## 5 问题和展望

综上所述, 毛马陆目自林奈 1758 年首次记录至今的 260 多年来, 由于其独特的形态特征和系统发育地位, 得到了全世界分类学者的广泛关注, 发表了 300 余篇论著, 目前已记录 176 个有效种。但是, 欧洲、美洲和澳洲的研究较好, 亚洲和非洲的研究薄弱。我国毛马陆目系统学的研究十分欠缺, 仅有零星的报道, 这与国内缺乏专门的研究人员、毛马陆的体型微小以及采集和鉴定困难等有关。随着调查和研究的深入, 研究空白地区将会有更多的毛马陆物种被发现。

系统发育学研究方面, 毛马陆目是倍足纲的基部类群, 得到了形态和分子数据的广泛支持。在毛马陆目内部, 合马陆科是较早分化的单系类群, 具有诸多祖先特征, 毛马陆科是较晚分化的类群, 该科以及内部各亚科的单系性尚存争议。目前毛马陆的分子序列数据相对较少, 各科内属和亚科的单系性问题有待进一步探讨。

近年来, 扫描电镜在毛马陆分类中的应用发现了更多有效的分类特征, DNA 条形码也常作为分类鉴定的佐证。随着基因测序和计算机断层扫描等新技术的革新以及在毛马陆中更广泛的应用, 将为毛马陆系统分类学带来新的机遇。基于形态学、分子生物学、发育生物学、细胞生物学、生态学等多方面数据的整合分类研究将为解决毛马陆的系统发育问题提供新的思路。

**致谢:** 感谢上海市城市荒野工作室的马泽豪先生提供毛马陆生态照片。感谢日本的中村修美博士 (Osami Nakamura) 协助查询部分毛马陆文献。

## [参 考 文 献]

[1] 张崇洲, 王大庆. 倍足纲. 见: 尹文英主编. 中国亚热带土壤动物[M]. 北京: 科学出版社, 1992: 374-7  
[2] 张崇洲. 倍足纲. 见: 尹文英主编. 中国土壤动物检索图

鉴[M]. 北京: 科学出版社, 1998: 259, 570-1  
[3] Enghoff H, Golovatch SI, Short M, et al. Diplopoda——taxonomic overview. In: Minelli A, eds. Treatise on Zoology——Anatomy, Taxonomy, Biology, Vol. 2. The Myriapoda [M]. Leiden: Brill, 2015: 363-9  
[4] Nguyen Duy-Jacquemin M. Two new species of *Lophoturus* (Diplopoda, Penicillata, Lophoproctidae) from caves in Christmas Island, Australia, including the second troglomorph in Penicillata. *Zoosystema*, 2014, 36: 29-39  
[5] Huynh C, Veenstra AA. Two new species of penicillate millipedes (Diplopoda, Polyxenidae) from Phu Quoc Island in southern Vietnam. *Zootaxa*, 2018, 4402: 283-302  
[6] Vohland K, Hamer M. A review of the millipedes (Diplopoda) of Namibia, with identification keys and descriptions of two new genera and five new species. *Afr Invertebr*, 2013, 54: 251-304  
[7] Miyazawa H, Ueda C, Yahata K, et al. Molecular phylogeny of Myriapoda provides insights into evolutionary patterns of the mode in post-embryonic development. *Sci Rep*, 2014, 4: 1-9  
[8] Linnaeus C. *Systema Naturae per Regna tria Naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus 1, Editio Decima* [M]. Holmiae: Laurentii Salvii, 1758: 1-823  
[9] Latreille PA. *Histoire naturelle, générale et particulière, des Crustacés et des Insectes. Tome septième (1802-1804; An X-XII)* [M]. Paris: Dufart, 1804: 1-467  
[10] Lucas H. *Histoire naturelle des Crustacés, des Arachnides et des Myriapodes* [M]. Blanchard. *Hist. natur. des animaux articulés*. Paris: M. Duménil, 1840: 47-600  
[11] Scudder SH. Myriapoda. In: Zittel KA, ed. *Handbuch der Palaeontologie. I. Abteilung. II. Band. Mollusca und Arthropoda* [M]. Leipzig: Oldenbourg, 1885: 721-31  
[12] Pocock RI. Contributions to the knowledge of the Diplopoda of Liguria. *Ann Mus Civico Storia Nat Genova, Ser 2*, 1894, 14: 505-25  
[13] Silvestri F. *Systema Diplopodum*. *Ann Mus Civico Storia Nat Genova, Ser 2*, 1897, 18: 644-51  
[14] Silvestri F. Notizia della presenza del genere *Synxenus* (Myriapoda Diplopoda) in Catalogna e descrizione di quattro specie. *Treba Mus Ci Nat Barcelona*, 1923, 4: 5-15  
[15] Silvestri F. Anche *Projapyx styliifer* O. F. Cook nella R. Argentina. — Nuovo genere di Polyxenidae. *Zool Anz*, 1900, 23: 113-4  
[16] Condé B. Les Diplopedes Pénicillates de l'Ambre et de la faune actuelle. *Bull Soc Zool Fr*, 1954, 79: 74-8  
[17] Schubart O. Os Diplopoda da viagem do naturalista Antenor Leitão de Carvalho aos Rios Araguaia e Amazonas em 1939 e 1940. *Bol Mus Naci Zool (Nov Sér)*, 1947, 82: 1-74  
[18] Verhoeff KW. Diplopeden der Insel Mauritius und ihre zoogeographische Bedeutung. *Jenaische Zeits Nat Wis*, 1939, 73: 37-96  
[19] Condé B, Nguyen Duy-Jacquemin M. Classification actuelle des diplopedes penicillates (Myriapodes) avec nouvelles definitions des taxa. *Bull Soc Zool Fr*, 2008, 133: 291-302

- [20] Nguyen Duy-Jacquemin M, Geoffroy JJ. A revised comprehensive checklist, relational database, and taxonomic system of reference for the bristly millipedes of the world (Diplopoda, Polyxenida). *Afr Invertebr*, 2003, 44: 89-101
- [21] Verhoeff KW. Über einige meist neue Diplopoden aus den zentralen Südalpen, 134 Diplopoden-Aufsatz. *Zool Anz*, 1934, 107: 140-54
- [22] Ishii K. Penicillate diplopods (Diplopoda: Polyxenidae) from Taiwan. *Edaphologia*, 1990, 42: 1-20
- [23] Nguyen Duy-Jacquemin M, Condé B. Lophoproctidés insulaires de l'océan Pacifique (Diplopodes Pénicillates). *Bull Mus Nat Hist Zool*, 1982, 4: 95-118
- [24] Ishii K, Liang LR. Two new species of penicillate diplopods of the family Polyxenidae (Diplopoda: Penicillata) from China. *Can Ent*, 1990, 122: 1239-46
- [25] Wang DQ, Mauriès JP. Review and perspective of study on myriapodology of China. In: Geoffroy JJ, Mauriès JP, Nguyen Duy-Jacquemin M, eds. *Acta Myriapodologica. Mém Mus Natl Hist Nat [M]*. Paris: Éd. du Muséum, 1996, 81-99
- [26] Ishii K, Yin WY. New species of Penicillata (Diplopoda) from Yunnan, Southwest China. In: Aoki J, Yin WY, Imadate G eds. *Taxonomical studies on the soil fauna of Yunnan Province in Southwest China [M]*. Tokai: Tokai University Press, 2000, 91-116
- [27] Eisner T, Eisner M, Deyrup M. Millipede defense: use of detachable bristles to entangle ants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93: 10848-51
- [28] Short M, Vahtera V. Phylogenetic relationships of millipedes in the subclass Penicillata (Diplopoda) with a key to the genera. *J Nat Hist*, 2017, 51: 2443-61
- [29] Menge A. Footnote. In: Koch CL, Berendt GC eds. *Die im Bernstein befindlichen Crustaceen, Myriapoden, Arachniden, und Apteren der Vorwelt [M]*. Berlin: Nicolaischen Buchhandlung, 1854, 1-12
- [30] Cockerell T. Arthropods in Burmese amber. *Am J Sci*, 1917, 24: 360-8
- [31] Su YT, Cai CY, Huang DY. Two new species of the bristle millipede genus *Pauropsxenus* (diplopoda, Polyxenidae) in mid-Cretaceous Burmese amber. *Cretaceous Res*, 2020, 111: 1-11
- [32] Santiago-Blay JA, Poinar GO. Millipeds from Dominican Amber, with the description of two new species (Diplopoda: Siphonophoridae) of *Siphonophora*. *Ann Entomol Soc Am*, 1992, 85: 363-9
- [33] Nguyen Duy-Jacquemin M, Azar D. The oldest records of Polyxenida (Myriapoda, Diplopoda): new discoveries from the Cretaceous ambers of Lebanon and France. *Geodiversitas*, 2004, 26: 631-41
- [34] Nguyen Duy-Jacquemin M. *Condexenus*, a new genus of the millipede family Synxenidae (Diplopoda, Polyxenida) from Namibia. *Norw J Entomol*, 2006, 53: 237-48
- [35] Nguyen Duy-Jacquemin M. Revision of the genera of Polyxenidae bearing pseudoarticulated gnathochilarial sensilla (Diplopoda, Polyxenida, Polyxenidae), with the description of two new species. *Zoosystema*, 2009, 31: 829-48
- [36] Nguyen Duy-Jacquemin M, Uys C, Geoffroy JJ. Two remarkable new species of Penicillata (Diplopoda, Polyxenida) from Table Mountain National Park (Cape Town, South Africa). *ZooKeys*, 2011, 156: 85-103
- [37] Short M, Huynh C. Revision of the genus *Propolyxenus* Silvestri with description of a new species. *Int J Myria*, 2010, 3: 1-17
- [38] Short M, Huynh C. The genus *Unixenus* Jones, 1944 (Diplopoda, Penicillata, Polyxenida) in Australia. *ZooKeys*, 2011, 156: 105-22
- [39] Short M, Huynh C. Four new species of *Unixenus* Jones, 1944 (Diplopoda, Penicillata, Polyxenida) from Australia. *ZooKeys*, 2013, 278: 75-90
- [40] Huynh C, Veenstra AA. Taxonomy and biology of a new species of Pincushion Millipede of the genus *Monographis* (Diplopoda: Polyxenidae) from Australia. *Zootaxa*, 2013, 3721: 573-88
- [41] Huynh C, Veenstra AA. Two new species of *Phryssonotus* (Diplopoda: Synxenidae) from southern and western Australia. *Aust J Zool*, 2018, 65: 248-56
- [42] Huynh C, Veenstra AA. Two new *Lophoturus* species (Diplopoda, Polyxenida, Lophoproctidae) from Queensland, Australia. *ZooKeys*, 2018, 741: 133-54
- [43] Huynh C, Veenstra AA. Description of a new species of penicillate millipede from the genus *Monographis* (Diplopoda: Polyxenidae) found in Vietnam. *Zootaxa*, 2015, 3964: 460-74
- [44] Huynh C, Veenstra AA. Three new species of penicillate millipedes from the Con Dao Islands of southeast Vietnam (Diplopoda, Lophoproctidae and Polyxenidae). *Zootaxa*, 2020, 4759: 1-30
- [45] Huynh C, Veenstra AA. A new species of penicillate millipede from genus *Mauritixenus* (Diplopoda, Polyxenidae) found in Vietnam. *Opusc Zool Budapest*, 2020, 51: 23-34
- [46] Short M. New species of Polyxenida in Israel (Diplopoda, Penicillata). *Opusc Zool Budapest*, 2020, 51: 35-45
- [47] Short M, Vahtera V, Wesener T, et al. The millipede family Polyxenidae (Diplopoda, Polyxenida) in the faunas of the Crimean Peninsula and Caucasus, with notes on other European Polyxenidae. *Zootaxa*, 2020, 4772: 306-32
- [48] Huynh C, Veenstra AA. A new *Lophoturus* species (Diplopoda, Polyxenida, Lophoproctidae) from Rodrigues Island, the Republic of Mauritius: morphological and molecular evidence. *Royal Soc Vic*, 2020, 132: 65-77
- [49] Short M. A new species of *Macroxenus* Brölemann, 1917 from Peru (Diplopoda: Polyxenida: Polyxenidae). *Arthropoda Sel*, 2020, 29: 408-12
- [50] Karasawa S, Kawano K, Fukaya SI, et al. Upgrading of three subspecies of *Eudigraphis takakuwai* to the species rank. *Jap Soc Syst Zool*, 2020, 25: 89-102
- [51] Sierwald P, Bond JE. Current status of the myriapod class diplopoda (Millipedes): taxonomic diversity and phylogeny. *Annu Rev Entomol*, 2007, 52: 401-20
- [52] Enghoff H. Phylogeny of millipedes: a cladistic analysis. *J Zool Syst Evol Res*, 1984, 22: 8-26
- [53] Blanke A, Wesener T. Revival of forgotten characters and

- modern imaging techniques help to produce a robust phylogeny of the Diplopoda (Arthropoda, Myriapoda). *Arth Struct Dev*, 2014, 43: 63-75
- [54] Szucsich NU, Bartel D, Blanke A, et al. Four myriapod relative—but who are sisters? No end to debates on relationships among the four major myriapod subgroups. *BMC Evol Biol*, 2020, 20: 144-59
- [55] Verhoeff KW. Klasse Diplopoda II. HG Bronn's Klassen Ordnungen des Tierreichs 5.2.II [M]. Leipzig: Akademie Verlag, 1932, 1073-2084
- [56] Manton SM. The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part 5: the structure, habits and evolution of the Pselaphognatha (Diplopoda). *J Linn Soc Lond Zool*, 1957, 43: 153-187
- [57] Friedrich M, Tautz D. Ribosomal DNA phylogeny of the major extant arthropod classes and the evolution of myriapods. *Nature*, 1995, 376: 165-7
- [58] Giribet G, Ribera C. A review of arthropod phylogeny: new data based on ribosomal DNA sequences and direct character optimization. *Cladistics*, 2000, 16: 204-31
- [59] Giribet G, Edgecombe GD, Wheeler WC. Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature*, 2001, 413: 157-61
- [60] Regier JC, Wilson HM, Shultz JW. Phylogenetic analysis of Myriapoda using three nuclear protein-coding genes. *Mol Phylogenet Evol*, 2005, 34: 147-58
- [61] Rehm P, Meusemann K, Borner J, et al. Phylogenetic position of Myriapoda revealed by 454 transcriptome sequencing. *Mol Phylogenet Evol*, 2014, 77: 25-33
- [62] Baccetti B, Dallai R. The evolution of myriapod spermatozoa—Abhandlungen und Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg. *Neue Folge*, 1978, 21: 203-17
- [63] Baccetti B, Dallai R, Bernini F, et al. The spermatozoon of Arthropoda. XXIV. Sperm metamorphosis in the diplopod *Polyxenus*. *J Morphol*, 1974, 143: 187-245
- [64] Yahata Y, Makioka T. Postembryonic Development of the Ovary in the penicillate diplopod, *Eudigraphis nigricans* (Miyosi) (Diplopoda, Penicillata). *J Morphol*, 1995, 224: 213-20
- [65] Tiegs OW. The embryology and affinities of the Symphyla, based on a study of *Hanseniella agilis*. *Q J Microsc Sci*, 1940, 82: 1-225
- [66] Tiegs OW. The development and affinities of the Pauropoda, based on a study of *Pauropus silvaticus*. *Q J Microsc Sci*. 1947, 88: 275-336
- [67] Müller CHG, Sombke A, Rosenberg J. The fine structure of the eyes of some bristly millipedes (Penicillata, Diplopoda): additional support for the homology of mandibulate ommatidia. *Arth Struct Dev*, 2007, 36: 463-76
- [68] Condé B. Essai sur l'évolution des Diplopedes Pénicillates. *Bull Mus Nat Hist Nat, sér 2*. 1970, 41: 48-52
- [69] Enghoff H, Dohle W, Blower JG. Anamorphosis in millipedes (Diplopoda)—the present state of knowledge with some developmental and phylogenetic considerations. *Zool J Linn Soc*, 1993, 109: 103-234
- [70] Pick C, Scherbaum S, Hegedüs E, et al. Structure, diversity and evolution of myriapod hemocyanins. *FEBS J*, 2014, 281: 1818-33
- [71] Scherbaum S, Hellmann N, Fernández R, et al. Diversity, evolution, and function of myriapod hemocyanins. *BMC Evol Biol*, 2018, 18: 107