

DOI: 10.13376/j.cblls/2023136

文章编号: 1004-0374(2023)09-1235-13

衣鱼目昆虫(Zygentoma)系统分类研究进展

朱一博¹, 卢湖娜¹, 佟月清², 崔莹莹¹, 栾云霞^{1*}

(1 华南师范大学生命科学学院, 广州 510631; 2 华南师范大学附属中学, 广州 510631)

摘要: 衣鱼(Zygentoma)是常见的图书馆和居家害虫,也具有一定的药用价值。作为现生昆虫类群中与有翅昆虫亲缘关系最近的无翅、不变态昆虫,衣鱼对于探讨昆虫的早期演化、翅和变态发育的发生等谜题至关重要。目前全球已知衣鱼6科160属640余种,其中衣鱼科Lepismatidae和土衣鱼科Nicoletiidae世界广布。中国衣鱼研究十分匮乏,仅记录3科12种。另外,衣鱼目的单系性和内部各阶元的系统发育关系存在许多争议,古衣鱼科的系统发生地位悬而未决。该文整理了全球衣鱼系统分类学研究,概述了衣鱼的形态特征、分类体系、化石种类、DNA条形码数据和系统发生等方面的研究进展,提出开展中国衣鱼多样性调查和系统分类研究的必要性和紧迫性。

关键词: 衣鱼目; 分类体系; DNA条形码; 系统发生

中图分类号: Q969.1 **文献标志码:** A

Systematic taxonomy of Zygentoma (Insecta)

ZHU Yi-Bo¹, LU Hu-Na¹, TONG Y Cynthia², CUI Ying-Ying¹, LUAN Yun-Xia^{1*}

(1 South China Normal University, Guangzhou 510631, China; 2 The Affiliated High School of South China Normal University, Guangzhou 510631, China)

Abstract: Zygentoma are common library and household pests, but also have good medicinal value. Occupying a very important evolutionary position as the sister group to all winged insects, Zygentoma are of great significance for exploring the early evolution of insects, the origin of insect metamorphosis and wing formation. So far, there are more than 640 species in 160 genera of six families known in the world. Among them, Lepismatidae and Nicoletiidae are widely distributed all over the world. The morphological and molecular taxonomy of Zygentoma is very scarce in China, with only twelve species recorded. In addition, the monophyly and phylogeny of Zygentoma are far from clear due to very limited taxa and methods used in previous studies, with much controversy regarding the phylogenetic position of the Tricholepidiidae. This study reviewed the systematic research of Zygentoma around the world, including morphology, taxonomy, fossils, DNA barcodes and phylogeny, and proposed the necessity and urgency of diversity surveys and systematic taxonomy studies of Zygentoma in China.

Key words: Zygentoma; taxonomy; DNA barcode; phylogeny

衣鱼(Zygentoma)是一类小型不变态、无翅昆虫,隶属于节肢动物门Arthropoda、六足亚门Hexapoda、昆虫纲Insecta,其拉丁学名Zygentoma源自希腊语,zygón意为“轭”或“桥”,entoma意为“昆虫”,指该目昆虫是从无翅类昆虫演化到有翅类昆虫的1个过渡类群。因该类昆虫常栖息于衣物和书籍中,体型像鱼,衣鱼俗称蠹鱼、白鱼、书虫等(英文俗名silverfish或firebrat)。

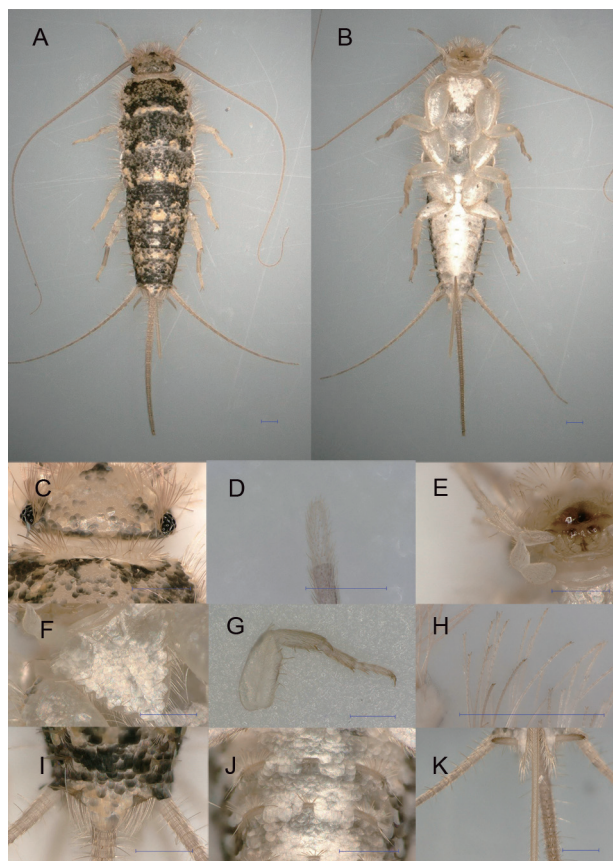
衣鱼体长4~20 mm,触角长丝状,身体呈扁平

纺锤状,多数种类身体长有鳞片和刚毛,分为头、胸、腹三部分(图1)。衣鱼头部扁平,一般宽大于长,多有复眼,1对触角生长在头部前端两侧,咀嚼式口器;胸部扁平,前、中、后胸3节大小相近,各有1对胸足,胸足基节多扁平强壮,跗节一般分为

收稿日期: 2023-02-19; 修回日期: 2023-04-30

基金项目: 国家自然科学基金项目(31970438, 32170425)

*通信作者: E-mail: yxluan@scnu.edu.cn



A: 背面; B: 腹面; C: 复眼; D: 下颚须顶端; E: 下唇须; F: 前胸腹板; G: 中胸足; H: 胸部大刚毛; I: 第X腹节背板; J: 腹节腹板毛序; K: 产卵管。标尺长度均为0.5 mm。

图1 衣鱼科小灶衣鱼 *Thermobia domestica* (Packard, 1873)

3~5节, 前跗节长有1对侧爪 (lateral claw) 和1个爪间突 (empodium); 腹部11节, 多生有数目不等的成对刺突 (styli) 和可外翻的成对囊泡 (eversible vesicles), 第8~9节腹板多分裂为1对基肢片 (coxite), 雌性外生殖为产卵管 (ovipositor), 雄性多具有阳基侧突 (paramere), 腹部末节具1对尾须 (cerci) 和单一中尾丝 (medium terminal filament), 二者均长而多节。

衣鱼卵单产或聚产, 初孵幼体已具备成虫特征, 生活习性与成虫相同, 胚后发育仅为个体增大和性器官成熟, 发育时间受温度影响较大, 成虫仍能继续蜕皮, 寿命可超过7年。衣鱼习性喜热喜湿, 以杂食性为主, 很多衣鱼种类常年生活在室内, 撕咬书籍、纤维及纺织品等, 利用体内的纤维素分解酶消化纤维素^[1], 是干储物蛀虫和档案、图书、文物害虫^[2]。野外生活衣鱼常年隐匿于树林、草地以及

岩石底部, 多见于落叶层、腐质层及白蚁巢中。中医上很早就使用衣鱼入药, 利尿通淋、祛风明目、解毒散结, 主治淋病、尿闭、中风、小儿惊痫、重舌、目翳和癍痕疙瘩等 (见《神农本草经》、《本草纲目》等)。

细致全面的系统分类研究是开展衣鱼各方面研究必不可少的基础。衣鱼个体小, 生活环境隐蔽, 昼伏夜出, 运动速度快, 采集难度大, 形态特征不易区分, 所以相对于其他昆虫类群, 衣鱼研究滞后很多。目前全球已知衣鱼640余种, 分为6科 (5个现生科和1个化石科) 160属^[3-4] (表1), 而中国仅记录衣鱼3科12种^[5-8], 相关研究非常匮乏。衣鱼各科之间的形态特征差异较大, 因类群调查不全面, 衣鱼目的单系性及其内部高级阶元的亲缘关系都存在很大的争议^[9]。本文对衣鱼形态特征、分类体系、化石种类和系统发生等方面的研究进行综述, 以期引起国内相关学者关注, 促进中国衣鱼系统分类和系统发生学研究, 并为开展衣鱼演化、发育、生态、防治及其药用价值等方面研究提供参考。

1 衣鱼分类研究概述

1.1 衣鱼分类体系的建立

1758年, 林奈《系统自然》^[10]中, 记录了2种衣鱼 *Lepisma saccharina* Linnaeus, 1758 和 *Lepisma terrestris* Linnaeus, 1758, 简单描述了衣鱼的鳞片、刚毛和尾须。1844年, Gervais^[11]报道了土衣鱼 *Nicoletia phytophil* Gervais, 1844, 指明其缺少鳞片和眼的特征。1855年, Von Heyden^[12]首次报道了生活于白蚁巢的蟹形衣鱼 *Atelura formicari* Von Heyden, 1855。

早期研究将石蛎和衣鱼等无翅类昆虫归为缨尾目 Thysanura^[13]。1802年, 法国 Latreille^[14]在其中建立了衣鱼科 Lepismenae, 包括了当时已发现的衣鱼和石蛎, 该学名后来按国际动物命名法规改为 Lepismatidae。1873年, 英国 Lubbock^[15]基于无眼的衣鱼和双尾虫建立了土衣鱼科 Nicoletiidae, 后经 Remington^[16]修订为只包括无眼衣鱼的土衣鱼科 Nicoletiidae。1904年, 德国 Börner^[17]认为衣鱼是1个无翅到有翅昆虫的过渡类群, 提出了衣鱼亚目 Zygentoma, 该名词在当时使用较少, 直到20世纪后期, 大家发现衣鱼和石蛎差异明显, “缨尾目”被逐渐弃用, 石蛎目 Archaeognatha 和衣鱼目 Zygentoma 取而代之。

1905年, 德国 Escherich^[18]出版了第一部衣鱼专著, 鉴定了14属83种, 他将所有衣鱼仍归入衣

表1 衣鱼目现生类群及其地理分布(引自Mendes^[4], 并增加了2018~2022年发表的数据)

科	亚科	属	物种数	地理分布
Lepismatidae	Heterolepismatinae	<i>Heterolepisma</i> Escherich, 1905	23	泛热带和副热带
衣鱼科	异衣鱼亚科	<i>Visma</i> Smith, 2021	11	大洋洲界
	Lepismatinae	<i>Afrolepisma</i> Mendes, 1981	≈15	热带界、东洋界、大洋洲界
	衣鱼亚科	<i>Allacrotelsa</i> Silvestri, 1935	2	古北界、新北界(美国)
		<i>Anallacrotelsa</i> Mendes, 1996	1	新北界(美国)
		<i>Asiolepisma</i> Kaplin, 1989	1	古北界(蒙古)
		<i>Lepisma</i> Linnaeus, 1758	≈4	古北界
		<i>Lepitrochisma</i> Mendes, 1988	1	热带界(肯尼亚)
		<i>Neoasterolepisma</i> Mendes, 1988	42	古北界、热带界
		<i>Tricholepisma</i> Paclt, 1967	5	古北界、热带界、东洋界
		<i>Xenolepisma</i> Mendes, 1981	5	热带界、东洋界
	Mirolepismatinae	<i>Mirolepisma</i> Silvestri, 1938	1	新北界(美国)
	奇衣鱼亚科	<i>Prolepisma</i> Silvestri, 1940	2	新北界、热带界
	Silvestrellatinae	<i>Hemikulina</i> Mendes, 2008	1	古北界(阿联酋)
	西氏衣鱼亚科	<i>Hemilepisma</i> Paclt, 1967	3	热带界(南非)
		<i>Namunukulina</i> Wygodzinsky, 1957	4	热带界、东洋界、新热带界
		<i>Silvestrella</i> Escherich, 1905	2	热带界(南非)
	Acrotelsatinae	<i>Acrotelsa</i> Escherich, 1905	1	泛热带区
	尖腹衣鱼亚科	<i>Anisolepisma</i> Paclt, 1967	4	大洋洲界
		<i>Apteryskena</i> Paclt, 1953	1	大洋洲界(瓦努阿图群岛)
		<i>Desertinoma</i> Kaplin, 1993	6	古北界
		<i>Lepisma</i> Gervais, 1844	4	古北界
		<i>Paracrotelsa</i> Paclt, 1967	1	大洋洲界(新几内亚)
		<i>Primacrotelsa</i> Mendes, 2004	1	热带界(索科特拉岛)
	Ctenolepismatinae	<i>Acrotelsella</i> Silvestri, 1935	≈19	泛热带区
	栉衣鱼亚科	<i>Asiolepisma</i> Kaplin, 1989	1	古北界(蒙古)
		<i>Ctenolepisma</i> Escherich, 1905	≈119	世界分布
		<i>Gopsilepisma</i> Irish, 1989	4	热带界(纳米比亚、南非)
		<i>Hemitelsella</i> Smith, 2016	6	大洋洲界
		<i>Hyperlepisma</i> Silvestri, 1932	6	古北界(北非)、热带界(阿拉伯半岛)
		<i>Leucolepisma</i> Wall, 1954	1	新北界(美国)
		<i>Monachina</i> Silvestri, 1908	2	热带界
		<i>Mormisma</i> Silvestri, 1938	2	古北界
		“ <i>Mormisma</i> ” <i>wygodzinskyi</i> Irish, 1986	1	热带界(纳米比亚)
		<i>Namibmormisma</i> Irish, 1988	2	热带界(南非)
		<i>Nebkhalepisma</i> Irish, 1988	1	热带界(纳米比亚)
		<i>Ornatilepisma</i> Irish, 1988	1	热带界(纳米比亚)
		<i>Psammolepisma</i> Irish, 1988	4	热带界
		<i>Qantelsella</i> Smith, 2016	3	大洋洲界
		<i>Sabulepisma</i> Irish, 1988	1	热带界(纳米比亚)
		<i>Stylifera</i> Stach, 1932	2	新热带界、新北界(美国)、热带界
		<i>Swalepisma</i> Irish, 1988	1	热带界(纳米比亚)
		<i>Thermobia</i> Bergroth, 1890	4	热带界、古北界、新北界
	地位不定	<i>Apteryskena</i> Paclt, 1953	1	古北区(英国)
	地位不定	<i>Panlepisma</i> Silvestri, 1940	1	新热带界(阿根廷)
Maindroniidae		<i>Maindronia</i> Bouvier, 1897	3	热带界、新热带界、古北界
光衣鱼科				

表1 衣鱼目现生类群及其地理分布(引自Mendes^[4], 并增加了2018~2022年发表的数据)(续表)

科	亚科	属	物种数	地理分布
Protrinemuridae		<i>Protrinemura</i> Silvestri, 1942	4	古北界、东洋界
原衣鱼科		<i>Protrinemurella</i> Mendes, 2002	1	东洋界(泰国)
		<i>Protrinemuroides</i> Mendes, 2002	1	东洋界(苏拉威西岛)
		<i>Trinemophora</i> Schaeffer, 1897	4	新热带界、古北界、东洋界
Tricholepidiidae		<i>Tricholepidion</i> Wygodzinsky, 1961	2?	新北界(美国)、大洋洲界
古衣鱼科				
Nicoletiidae	Atelurinae	<i>Acanthinonychia</i> Paclt, 1963	1	东洋界(马来西亚)
土衣鱼科	蟹形衣鱼亚科	<i>Allatelura</i> Silvestri, 1947	1	大洋洲界
		<i>Allograssiella</i> Mendes & Schmidt, 2010	1	新北界(美国)
		<i>Allomorphura</i> Silvestri, 1916	1	东洋界(马来西亚)
		<i>Allomorphuroides</i> Mendes, 1987	1	东洋界(马来西亚婆罗洲)
		<i>Allonychella</i> Silvestri, 1918	2	热带界
		<i>Anarithmeus</i> Paclt, 1963	1	新热带界
		<i>Arabiatelura</i> Mendes, 1995	3	热带界、古北界
		<i>Assmuthia</i> Escherich, 1906	3	东洋界
		<i>Atelura</i> Heyden, 1855	4	古北界
		<i>Atelurina</i> Wygodzinsky, 1943	1	新热带界(巴西)
		<i>Atelurodes</i> Silvestri, 1916	3?	东洋界、大洋洲界?
		<i>Ateluopsis</i> Wygodzinsky, 1970	2	热带界(纳米比亚)
		<i>Atopatelura</i> Silvestri, 1908	1	热带界
		<i>Attatelura</i> Wygodzinsky, 1942	3	新热带界
		<i>Ausallatelura</i> Smith, 2007	1	大洋洲界
		<i>Australiatelura</i> Mendes, 1995	4	大洋洲界
		<i>Australotheus</i> Smith, 2016	2	大洋洲界
		<i>Bharatatelura</i> Mendes, 1992	1	东洋界、大洋洲界
		<i>Cephalocryptina</i> Mendes, 1986	1	热带界
		<i>Comphotriura</i> Paclt, 1963	1	东洋界(马来西亚)
		<i>Congoatelura</i> Mendes, 1996	1	热带界
		<i>Cryptocephalina</i> Silvestri, 1908	1	热带界
		<i>Cryptostylea</i> Mendes, Bach de Roca & Gaju, 1992	1	东洋界(印度尼西亚)
		<i>Crypturella</i> Silvestri, 1911	1	东洋界(斯里兰卡)
		<i>Crypturelloides</i> Smith & eera-Singham, 2011	1	东洋界(马来西亚)
		<i>Dinatelura</i> Silvestri, 1908	1	热带界(南非)
		<i>Dionychella</i> Silvestri, 1918	1	热带界(加纳)
		<i>Dodecastyla</i> Paclt, 1974	3	新热带界(智利)、大洋洲界
		<i>Ecnomatelura</i> Wygodzinsky, 1961	1	热带界(南非)
		<i>Eluratinda</i> Wygodzinsky, 1970	2	热带界(南非)
		<i>Galenatelura</i> Smith, 2009	1	大洋洲界
		<i>Gastrotheellus</i> Silvestri, 1942	1	东洋界
		<i>Gastrotheus</i> Casey, 1890	1	新热带界(巴西)
		<i>Goiasatelura</i> Wygodzinsky, 1942	3?	新热带界
		<i>Grassiella</i> Silvestri, 1912	18	热带界、新热带界、新北界(美国)
		<i>Gynatelura</i> Wygodzinsky, 1970	1	热带界(纳米比亚)
		<i>Heterolepidella</i> Silvestri, 1908	3	新热带界
		<i>Heteromorphura</i> Paclt, 1963	1	东洋界(马来西亚)
		<i>Heteronychella</i> Mendes, 2001	1	热带界
		<i>Lasiotheus</i> Paclt, 1963	2	热带界

表1 衣鱼目现生类群及其地理分布(引自Mendes^[4], 并增加了2018~2022年发表的数据)(续表)

科	亚科	属	物种数	地理分布
		<i>Lepidotriura</i> Paclt, 1963	1	新热带界(圭亚那)
		<i>Linadureta</i> Wygodzinsky, 1970	1	热带界(南非)
		<i>Luratea</i> Mendes, 1988	1	热带界(圣多美岛)
		<i>Machadatelura</i> Mendes, 1998	1	热带界(刚果)
		<i>Malayatelura</i> Mendes, von Beeren & Witte, 2011	1	东洋界(马来西亚)
		<i>Mesonychographis</i> Silvestri, 1908	1	热带界
		<i>Metriotelura</i> Silvestri, 1916	1	东洋界(印度尼西亚)
		<i>Natiruleda</i> Wygodzinsky, 1970	1	热带界(南非)
		<i>Neatelura</i> Joseph & Mathad, 1963	1	东洋界(印度)
		<i>Nipponatelura</i> Uchida, 1968	2?	东洋界
		<i>Nipponatelurina</i> Mendes & Machida, 1994	1	古北界(日本)
		<i>Olarthrocera</i> Silvestri, 1908	1	热带界(比奥科岛)
		<i>Olarthroceroides</i> Mendes, 2002	1	热带界(安哥拉/卡宾达)
		<i>Pauronychella</i> Silvestri, 1918	1	热带界
		<i>Petalonychia</i> Silvestri, 1908	1	热带界[刚果(金)]
		<i>Platystylea</i> Escherich, 1906	3	东洋界(印度)、斯里兰卡
		<i>Principella</i> Mendes, 2010	1	热带界(普林西比岛)
		<i>Proatelura</i> Silvestri, 1916	1	东洋界
		<i>Proatelurina</i> Paclt, 1963	1	古北界(地中海盆地)
		<i>Protonychella</i> Mendes, 2001	1	热带界(刚果)
		<i>Pseudatelura</i> Silvestri, 1908	1	热带界(南非)
		<i>Pseudatelurodes</i> Mendes, 1992	1	东洋界(苏拉威西岛)
		<i>Peudogastrotheus</i> Mendes, 2003	24	热带界、东洋界、大洋洲界、 新热带界
		<i>Rasthegotus</i> Mendes, 2001	1	热带界(刚果)
		<i>Rulenatida</i> Wygodzinsky, 1970	2	热带界(南非)
		<i>Santhomesiella</i> Mendes, 1988	1	热带界
		<i>Trichodimeria</i> Paclt, 1963	1	东洋界(菲律宾)
		<i>Troglotheus</i> Smith & McRae, 2014	1	大洋洲界
		<i>Wygodzincinus</i> Paclt, 1963	1	热带界(安哥拉)
	地位不定	<i>Wooroonatelura</i> Smith, 2016	1	大洋洲界
	Nicoletiinae	<i>Nicoletia</i> Gervais, 1844	1	新热带界、热带界、大洋洲界、 古北界
	土衣鱼亚科			
	Cubacubaninae	<i>Acanthonima</i> Espinasa, 2005	1	新北界(墨西哥)
	古巴衣鱼亚科	<i>Allonicoletia</i> Mendes, 1992	1	新北界(美国)
		<i>Anelpistina</i> Silvestri, 1905	37	新热带界、新北界(美国)
		<i>Prosthecina</i> Silvestri, 1943	4	新热带界(墨西哥)
		<i>Speleonycta</i> Espinasa, Furst, Allen & Slay, 2010	3	新北界(美国、墨西哥)
		<i>Squamigera</i> Espinasa, 1999	4	新热带界(墨西哥)
		<i>Texoreddellia</i> Wygodzinsky, 1973	6	新北界(美国、墨西哥)
	Coletiniinae	<i>Allobrinckina</i> Kaplin, 2019	1	东洋界(中国)
	真土衣鱼亚科	<i>Canariletia</i> Molero, Gaju, Lopez & Bach de Roca, 2014	1	古北界(加那利群岛)
		<i>Coletinia</i> Wygodzinsky, 1980	24	古北界、新热带界(巴西)
		<i>Lepidina</i> Silvestri, 1949	1	热带界
		<i>Lepidospora</i> Escherich, 1905	33	古北界、热带界、马达加斯加、东洋界

表1 衣鱼目现生类群及其地理分布(引自Mendes^[4], 并增加了2018~2022年发表的数据)(续表)

科	亚科	属	物种数	地理分布
		<i>Pseudobrinckina</i> Mendes, 2002	1	东洋界(泰国)
		<i>Squamatinia</i> Mendes & Reboleira, 2012	1	古北界(葡萄牙)
	Subnicoletiinae 亚土衣鱼亚科	<i>Allotrichotriura</i> Mendes, Fox, Solis & Bueno, 2009	1	新热带界(巴西)
		<i>Allotrinemurodes</i> Mendes, 2002	1	东洋界(泰国)
		<i>Hematelura</i> Escherich, 1906	6	热带界、新热带界
		<i>Hemitrinemura</i> Mendes, 1994	3?	东洋界
		<i>Metrinura</i> Mendes, 1994	10	东洋界、大洋洲界、新热带界
		<i>Subnicoletia</i> Silvestri, 1908	1	热带界(圣多美港)、东洋界?
		<i>Subtrinemura</i> Smith, 1998	4	大洋洲界
		<i>Trichatelura</i> Silvestri, 1932	3	新热带界、新北界(美国)
		<i>Trichotriura</i> Silvestri, 1918	1	热带界(尼日利亚)
		<i>Trichotriurella</i> Mendes, 2002	1	热带界[刚果(金)]
		<i>Trichotriuroides</i> Mendes, Bach de Roca, Gaju & Molero, 1994	1	热带界(比奥科岛)
		<i>Trinemura</i> Silvestri, 1918	6	大洋洲界
		<i>Trinemurodes</i> Silvestri, 1916	4	东洋界

鱼科 Lepismatidae, 但设立了 3 个亚科: 衣鱼亚科 Lepismatinae、光衣鱼亚科 Maindroniinae 和土衣鱼亚科 Nicoletiinae, 并编制了衣鱼科的属级检索表。1873~1949 年, 意大利 Silvestri 描述了 37 属 154 种衣鱼; 1912 年, 他基于化石种 *Lepidothrix pilifera* Silvestri, 1912^[19] 的形态特征与其他衣鱼亚科的物种相差较大, 建立了毛衣鱼亚科 Lepidotrichinae^[20]。1942 年, Ander^[21] 提出将其提升为毛衣鱼科 Lepidotrichidae。随后, 衣鱼亚科、光衣鱼亚科和土衣鱼亚科也逐渐被提升到科级水平。1963~1967 年, 斯洛伐克 Paclt^[22-23] 发表了 2 部衣鱼专著, 对当时已知的 69 属 311 种衣鱼进行了全面的分类总结, 将衣鱼亚目 Lepismatoidea 分为 4 个科: 衣鱼科 Lepismatidae、土衣鱼科 Nicoletiidae、光衣鱼科 Maindroniidae 和毛衣鱼科 Lepidotrichidae, 得到了昆虫学界的广泛认可。

美国 Wygodzinsky (1916~1987) 描述了 16 属 76 个新种, 并于 1961 年发现了有单眼和复眼的“活化石”物种 *Tricholepidion gertschi* Wygodzinsky, 1961^[24], 将其归入毛衣鱼科。2006 年, 美国 Engel^[25] 将其单列出来, 建立了古衣鱼科 Tricholepidiidae。

葡萄牙 Mendes 先后描述了 130 个新种^[4, 26], 他将土衣鱼科分为 5 个亚科^[27], 其中包括原衣鱼亚科 Protrinemurinae, 后来发现其物种的部分形态特征更像光衣鱼科和衣鱼科, 遂于 2002 年将其从土衣鱼科提升出来成立单独的原衣鱼科

Protrinemuridae^[28]。

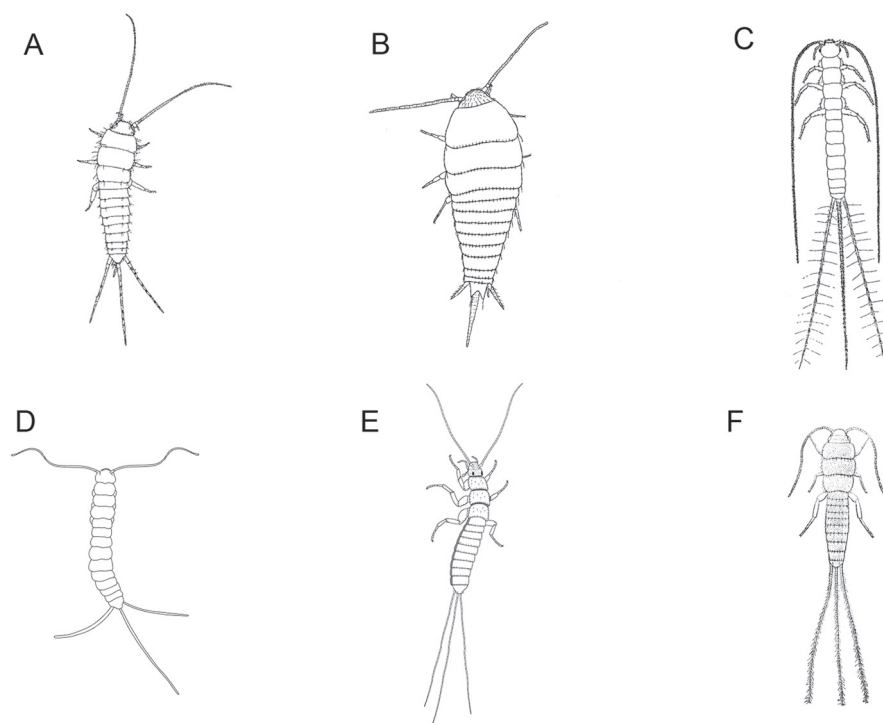
近年来, Smith 对澳大利亚各地的衣鱼进行了全面调查, 发表多个新种^[3, 29]。迄今为止, 全球很多地区的衣鱼调查研究仍然是片段化, 甚至是完全空白的。根据现有数据, 南半球的衣鱼物种多样性显著高于北半球。

1.2 衣鱼各科统计和主要特征

衣鱼科包括 53 属 331 种, 其中现生类群 45 属 323 种, 化石类群 8 属 8 种, 全球广布, 营室内生活或自由生活, 沙漠地区也有分布。通常全身覆盖鳞片 (scales), 无单眼 (ocelli), 有复眼 (compound eyes)。不同种类体型多样, 口器前口式 (prognathous), 胸足跗节分为四节, 腹部无可外翻的囊泡, 刺突多为 1~3 对 (图 2A)。

土衣鱼科已知 101 属 306 种, 其中现生种 99 属 301 种, 化石种 4 属 5 种, 全球广布, 多生活在土壤、蚂蚁或白蚁巢中, 呈白色或米黄色。土衣鱼触角存在性二型性, 无单眼和复眼, 口器前口式, 下颚内叶 (maxillary lacinia) 有白叶 (prostheca)。体表常无鳞片, 腹部有可外翻的囊泡, 不同种类腹部第 I 节腹板 (urosternite) 形态多样, 第 2~8 节完整 (图 2B)。

光衣鱼科已知 1 属 3 种, 仅发现于南美秘鲁、智利和北非等热带地区沿海的海草中。该科物种身体细长, 有毛, 无鳞片。无单眼, 有复眼, 口器前口式, 胸足跗节 4 节, 腹部无可外翻的囊泡, 刺突



A: 衣鱼科 *Heterolepisma sclerophylla* Smith, 2014^[3]; B: 土衣鱼科 *Australiatelura tasmanica* Silvestri, 1949^[3]; C: 光衣鱼科 *Maindronia neotropicalis* Wygodzinsky, 1940^[30]; D: 原衣鱼科 *Trinemophora bitschiana* Wygodzinsky, 1959^[31]; E: 古衣鱼科 *Tricholepidion gertschi* Wygodzinsky, 1961^[32]; F: 毛衣鱼科 *Lepidothrix pilifera* Silvestri, 1912^[20]。

图2 衣鱼各科代表物种形态

变异较大, 有 1~8 对 (图 2C)。

原衣鱼科已知 4 属 10 种, 分布于智利、伊朗、土耳其、婆罗洲、中国和希腊等地。该科为穴居类群, 身体被毛, 无鳞片, 触角简单, 无性二型。无单眼和复眼, 口器前口式, 下颚内叶无白叶。腹部无可外翻的囊泡, 腹部腹板第 1~8 节完整 (图 2D)。

古衣鱼科仅发现 1 属 2 种, 分布于美国加州和澳洲, 是衣鱼目中唯一既有单眼又有复眼的类群, 被认为是衣鱼的活化石。该科身体覆毛, 无鳞片, 口器下口式 (hypognathous), 胸足附节 5 节, 腹部 8 对刺突, 有可外翻的囊泡 (图 2E)。

毛衣鱼科目前仅包括 1 个化石种 *L. pilifera*, 保存在距今约 3 800~5 000 万年的波罗的海的琥珀中, 被看作是始新世衣鱼的代表种。其身体覆毛, 无鳞片, 无单眼, 有复眼, 口器下口式, 胸足附节 5 节, 腹部第 2~9 节生有 8 对刺突, 腹部有可外翻的囊泡 (图 2F)。

1.3 衣鱼化石研究

衣鱼化石中岩石标本较为少见 (表 2), 且保存状况较差, 难以分辨具体的形态特征。可以明确的是, 现生衣鱼 5 个科的分化至少在新生代已经完

成^[4]。目前发现的年代最早的 2 个衣鱼化石标本来自巴西中生代白垩纪砂岩 (1.1 亿年前), 体长 11~14 mm, 根据其长尾须、头前缘大毛粗密和身体长/宽比等特征, 归入衣鱼科, 但无法鉴定到种, 被描述为 *Lepismatidae* g. sp. “Araripe”^[33]。Pierce^[34]报道了 1 个来自美国亚利桑那州新生代玛瑙大理石 (2 300~3 500 万年前) 中衣鱼科的新属新种 *Onycholepisma Arizonie*, 由于标本质量差, 仅能看到长触角、长中尾丝和 2 个稍短的尾须, 也可能是石蛎。

琥珀中衣鱼标本研究相对较多, 已有 3 科 (衣鱼科、土衣鱼科和毛衣鱼科) 12 种报道 (表 2), 分布在波罗的海区域、多米尼加共和国、墨西哥、美国和缅甸等地。

缅甸琥珀年代较为久远 (1~1.1 亿年前), 迄今已报道 3 个新种和多个未鉴定标本^[35]。1917 年, Cockerel^[36]报道了 1 个衣鱼科新种 *Lampropholis* (?) *burmiticus*, 体长约 3 mm, 雄性, 无鳞片, 刺突仅在腹部末端可见, 2010 年, Ross 等^[37]将其更名为 *Allacrotelsa burmanicus*。另外, 还有 2 个衣鱼科衣鱼亚科的新属新种: *Burmalepisma cretacicum*^[38]和 *Ctenolepisma kashanicum*^[39], 二者体型不同, 后者

表2 全球已知衣鱼化石种

发现地(年代)	分类	参考文献
巴西塞阿拉州砂岩(110 MYA)	Lepismatidae: g. sp. "Araripe"	Sturm, 1998
缅甸琥珀(100~110 MYA)	Lepismatidae: <i>Allacrotelsa burmanicu</i>	Cockerell, 1917; Ross等, 2010
	Lepismatidae: <i>Burmalepisma cretacicum</i>	Mendes等, 2008
	Lepismatidae: <i>Cretalepisma kachinicum</i>	Mendes等, 2013
波罗的海琥珀(38~50 MYA)	Lepismatidae: <i>Allacrotelsa dubia</i>	Koch等, 1854; Silvestri, 1912, 1935
	Lepidotrichidae: <i>Lepidothrix pilifera</i>	Menge, 1854; Silvestri, 1912; Ander, 1942
多米尼加琥珀(20~35 MYA)	Lepismatidae: <i>Ctenolepisma electrans</i>	Mendes, 1998
	Lepismatidae: <i>Protollepisma tainicum</i>	Mendes等, 2013
	Nicoletiidae: <i>Archeatelura sturmi</i>	Mendes, 1997
	Nicoletiidae: <i>Hemitrinemura extincta</i>	Mendes等, 2004
	Nicoletiidae: <i>Trinemurodes antiquus</i>	Sturm等, 1998
墨西哥恰帕斯州琥珀(20~30 MYA)	Nicoletiidae: <i>Trinemurodes miocenicus</i>	Sturm等, 1998
	Nicoletiidae: <i>Paleograssiella chiapanicum</i>	Mendes等, 2013
美国亚利桑那州玛瑙大理石(23~33 MYA)	Lepismatidae: <i>Onycholepisma arizonie</i>	Pierce, 1951

胸部更宽, 体长几乎是前者的2倍。迄今, 缅甸琥珀衣鱼未发现现有生物种。

波罗的海区域(现加里宁格勒)已报道2个琥珀衣鱼物种, 年代为新生代古近纪始新世(3 800~5 000 万年前), 1个是毛衣鱼科 *Lepidothrix pilifera*^[19], 其主要特征是身体无鳞片, 下口式口器, 跗节为5节^[20]; 另外1个归入衣鱼科: *Allacrotelsa dubia*^[20, 40]。

多米尼加新生代渐新世琥珀(2 000~3 500 万年前)中已发现6个衣鱼物种。Mendes^[41]报道了1个土衣鱼科蟹形衣鱼亚科的琥珀新属新种 *Archeatelura sturmi*, 其特征与现生属 *Grassiella* 属接近。随后, 他又报道了衣鱼科栉衣鱼亚科现生属 *Ctenolepisma* 的琥珀新种 *C. electrans*^[42]。Sturm等^[43]报道了2个2 000 万年前的琥珀新种, 隶属于土衣鱼科亚土衣鱼亚科现生属 *Trinemurodes* 的 *T. antiquus* 和 *T. miocenicus*。该属有4个现生物种, 生活在东南亚马来群岛。Mendes等^[44-45]先后报道了2个琥珀新种: 土衣鱼科 *Hemitrinemura* 属的 *H. extincta* 和衣鱼科衣鱼亚科的新属新种 *Protollepisma tainicum*。

另外, Mendes等^[45]报道了墨西哥东南部恰帕斯州的土衣鱼科蟹形衣鱼亚科的1个琥珀新属新种 *Paleograssiella chiapanicum* (2 000~3 000 万年前)。

2 中国衣鱼分类研究

衣鱼在中国常见, 但研究甚少, 迄今仅记录12种(表3)。1935年, 胡经甫^[5]在《中国昆虫名录》

中记载了2种衣鱼科物种: 糖衣鱼 *Lepisma saccharina* 和多毛栉衣鱼 *Ctenolepisma villosa* (Fabricius, 1775)。1942年, 意大利学者 Silvestri^[6]报道了我国3种土衣鱼科物种: 阔胸三毛蟹衣鱼 *Gastratheellus notabilis* Silvestri, 1942 (广州)、短毛多刺土衣鱼 *Lepidospora hemitrica* Silvestri, 1942 (上海、湖南、湖北)、雅各布森原蟹衣鱼 *Proatelura jacobsoni* (Silvestri, 1911) (澳门、香港、广州), 1种原衣鱼科物种: 东方原衣鱼 *Protrinemura orientalis* Silvestri, 1942 (福建、台湾、香港、澳门) 和1种衣鱼科种类: 中国尖腹栉衣鱼 *Acrotelsella sinensis* Silvestri, 1942 (福建)。自此以后, 国内的衣鱼分类研究长期停滞不前。2002年, Mendes^[7]报道了1个土衣鱼科的中国新记录种: 小隐头蟹衣鱼 *Gastrotheus (Lasiotheus) nanus* (Escherich, 1903), 该种采集于中国澳门。李生吉等^[2]调查了安徽省10个城市38所高校图书馆的140间书库, 收集到3 748只衣鱼, 鉴定为4个衣鱼科物种: 多毛栉衣鱼、糖衣鱼、小灶衣鱼 *Thermobia domestica* (Packard, 1873) 和台湾衣鱼 *Lepisma serricom* (该物种存疑, 未查阅到原始物种报道), 其中多毛栉衣鱼为各地优势种。2019年, Kaplin^[8]依据采集自中国云南丽江的真土衣鱼亚科 *Coletiniinae* 的标本, 建立了新属二爪土衣鱼属 *Allobrinckina* 和新种别氏二爪土衣鱼 *A. belousovi* Kaplin, 2019。近来, 笔者课题组在位于广州市的华南师范大学图书馆和生科院实验室采集到大量灰衣鱼 *Ctenolepisma longicaudata* Escherich, 1905。由此可见, 衣鱼在国内分布广泛,

表3 中国已记录的衣鱼物种

科	亚科	物种	参考文献	采集地
Nicoletiidae 土衣鱼科	Atelurinae 蟹形衣鱼亚科	小隐头蟹衣鱼 <i>Gastrotheus (Lasiotheus) nanus</i> (Escherich, 1903)	Mendes, 2002	澳门
		胸三毛蟹衣鱼 <i>Gastrotheellus notabilis</i> Silvestri, 1942	Silvestri, 1942	广州
		雅各布森原蟹衣鱼 <i>Proatelura jacobsoni</i> (Silvestri, 1942)	Silvestri, 1942	澳门、香港、 广州
	Coletiniinae	别氏二爪土衣鱼 <i>Allobrinckina belousovi</i> Kaplin, 2019	Kaplin, 2019	丽江
	真土衣鱼亚科	短毛多刺土衣鱼 <i>Lepidospora hemitricha</i> Silvestri, 1942	Silvestri, 1942	上海、长沙、 武昌
Lepismatidae 衣鱼科	Ctenolepismatinae 栉衣鱼亚科	中国尖腹栉衣鱼 <i>Acrotelsella sinensis</i> Silvestri, 1942	Silvestri, 1942	福州
		多毛栉衣鱼 <i>Ctenolepisma villosa</i> (Fabricius, 1775)	胡经甫, 1935; 李生吉等, 2009	安徽
		灰衣鱼 <i>Ctenolepisma longicaudata</i> Escherich, 1905	本研究	广州
		小灶衣鱼 <i>Thermobia domestica</i> (Packard, 1873)	李生吉等, 2009	安徽
	Lepismatinae 衣鱼亚科	糖衣鱼 <i>Lepisma saccharina</i> Linnaeus, 1758	胡经甫, 1935; 李生吉等, 2009	苏州、安徽
		台湾衣鱼(存疑) <i>Lepisma serricom</i> (?)	李生吉等, 2009	安徽
Protrinemuridae 原衣鱼科		东方原衣鱼 <i>Protrinemura orientalis</i> Silvestri, 1942	Silvestri, 1942	福州

危害也不容小觑。中国衣鱼研究的匮乏严重制约了对衣鱼的认知和深入研究。

3 衣鱼DNA条形码

DNA 条形码 (COI 等基因片段) 已经广泛应用到昆虫鉴定、遗传变异分析和生态学研究^[46], 但衣鱼的相关数据还非常匮乏。2007年, Espinasa 等^[47]报道了 14 个物种的 COI 序列, 包括 12 个土衣鱼科物种、衣鱼科小灶衣鱼 *Thermobia domestica* 和古衣鱼科 *Tricholepidion gertschi*, 结合其他分子标记和形态特征分析, 旨在揭示土衣鱼科内部系统发生关系。2019年, Smith 等^[48]首次使用 DNA 条形码进行衣鱼物种分界研究, 测定了来自澳大利亚不同地区的异衣鱼 *Heterolepisma sclerophylla* 复合种群的 62 个个体, 发现 COI 序列变异较大, 结合 28S rRNA、16S rRNA 基因序列和形态特征分析, 从中新建了 2 个独立的新种 *H. cooloola* 和 *H. coorongooba*。

截止到 2022 年 11 月底, 生命条形码数据库系统 BOLD 和 GenBank 上分别有 658 条和 387 条公开的衣鱼 DNA 条形码记录, 涉及 4 科 20 属 41 种 (表 4), 包括衣鱼科 3 亚科 9 属 29 种、土衣鱼科 3 亚科 9 属 10 种、古衣鱼科 1 种 *Tricholepidion gertschi* 和光衣鱼科 1 种 *Maindronia* sp., 原衣鱼科尚无记录。大部分记录来自哥斯达黎加、澳大利亚、智利和美国等国家。值得关注的是, 来自中国衣鱼的 DNA

条形码数据为空白。

4 衣鱼的系统发生研究

4.1 衣鱼的演化地位

现生昆虫包括无翅类昆虫 (石蛃目、衣鱼目), 古翅类昆虫 (蜉蝣目、蜻蜓目) 和众多新翅类昆虫^[49]。基于体型和尾须等形态特征非常相似, 早期研究多将石蛃和衣鱼归为“缨尾目 Thysanura”^[13], 但后来诸多形态和分子数据发现二者差异很大, “缨尾目”不单系, 提出二者独立成目^[50-52]: 石蛃目 (Microcoryphia 或 Archaeognatha) 和衣鱼目 (Zygentoma), 而衣鱼目与有翅昆虫互为姐妹群, 根据上颚有前、后 2 个关节的特征 (石蛃只有 1 个关节), 将二者命名为“双髁亚纲 Dicondylia”。因此, 衣鱼处于从无翅、不变态昆虫类群演化到有翅、变态发育昆虫演化的关键地位, 对探讨昆虫翅的起源和变态发育的发生等科学难题具有重要的意义。

4.2 衣鱼目的单系性及其内部各类群的系统发生关系

迄今, 衣鱼的单系性及其各科之间、每一科内部各属、种间的亲缘关系均未明确。由于古衣鱼科的 *Tricholepidion gertschi* 具有一些较为原始的形态特征, 其系统发生地位不确定, 被认为可能是双髁类 (衣鱼 + 有翅昆虫) 的姐妹群, 导致衣鱼目的单系性受到质疑。大多数形态学特征比较研究支持衣鱼目的单系性, 古衣鱼科为衣鱼中最早分化出来的

表4 已公布DNA条形码的衣鱼物种(截止2022年11月)

科(亚科)	物种名	科(亚科)	物种名
Tricholepidiidae	<i>Tricholepidion gertschi</i>	Lepismatidae	<i>Acrotelsella erniei</i>
Maindroniidae	<i>Maindronia</i> sp.	(Ctenolepismatinae)	<i>Acrotelsella parlear</i>
Lepismatidae (Lepismatinae)	<i>Lepisma saccharina</i>		<i>Ctenolepisma calva</i>
	<i>Neoasterolepisma</i> sp.		<i>Ctenolepisma longicaudata</i>
Lepismatidae (Heterolepismatinae)	<i>Heterolepisma buntonorum</i>		<i>Hemitelsella clarksonorum</i>
	<i>Heterolepisma cooloola</i>		<i>Hemitelsella hortorum</i>
	<i>Heterolepisma coorongooba</i>		<i>Hemitelsella luismendesi</i>
	<i>Heterolepisma highlandi</i>		<i>Hemitelsella mutilloides</i>
	<i>Heterolepisma howense</i>		<i>Hemitelsella transpectinata</i>
	<i>Heterolepisma milledgei</i>		<i>Qantelsella louisae</i>
	<i>Heterolepisma pyramidum</i>		<i>Thermobia domestica</i>
	<i>Heterolepisma sclerophylla</i>	Nicoletiidae (Atelurinae)	<i>Atelura formicaria</i>
	<i>Visma advenum</i>		<i>Australiatelura eugenanae</i>
	<i>Visma bingara</i>		<i>Australiatelura tasmanica</i>
	<i>Visma brigalowsum</i>		<i>Pseudogastrotheus undarae</i>
	<i>Visma bundjalung</i>		<i>Dodecastyla</i> sp.
	<i>Visma capricornia</i>		<i>Proatelura nr. jacobsoni</i>
	<i>Visma pallidum</i>	Nicoletiidae (Subnicoletiinae)	<i>Subtrinemura epigaea</i>
	<i>Visma stilivarians</i>		<i>Trinemura callawae</i>
	<i>Visma tenebrosum</i>		<i>Trinemura cundalinae</i>
	<i>Visma xanthorrhoea</i>		<i>Trichatelura manni</i>
		Nicoletiidae (Coletiniinae)	<i>Lepidospora maceveyi</i>

1 个分支^[9, 53-54], 但 Dallai 等^[55] 基于精子超微结构分析, 认为衣鱼科是(古衣鱼科+土衣鱼科)的姐妹群。

1991 年, Mendes^[56] 利用衣鱼目 57 种形态特征进行支序分析研究, 构建了衣鱼科内各属的内部关系, 建立了 6 个亚科的分体系。在此基础上, 1993 年, Kaplin^[57] 利用形态特征支序分析建立了 *Ctenolepisma* 属内各物种的亲缘关系, 提出了将 2 个亚属 *Ctenolepisma* 和 *Sceletolepisma* 细分为 8 个亚属。2004 年, Giribet 等^[58] 整合 189 个形态特征和 5 个分子标记 (*18S rRNA*, *28S rRNA*, *Histone H3*, 线粒体 *16S rRNA* 和 *COI*) 分析低等六足动物的系统发生关系, 其形态特征数据支持衣鱼目单系, 但加入分子数据后, 古衣鱼科的位置不稳定。2007 年, Espinasa 等^[47] 基于 20 个形态特征和上述 5 个分子标记构建了土衣鱼科内部 4 个属的系统发生关系, 提出传统的 3 个属 *Anelpistina*、*Cubacubana* 和 *Neonicoletia* 的 15 个物种交叉在一起, 应合并成 1 个类群, 但 *Prosthecina* 属的 3 个物种的单系性得到了很好的支持。2021 年, Mitchell 等^[59] 全面分析了衣鱼科 3 亚科 6 属 9 种和土衣鱼科 4 亚科 10 属

18 种的 *28S rRNA* 和线粒体 *COI* 基因序列, 衣鱼科中呈现: 衣鱼亚科 + (栉衣鱼亚科 + 异衣鱼亚科), 土衣鱼科中四亚科的聚类关系为: 亚土衣鱼亚科 + [(蟹形衣鱼亚科 + 真衣鱼亚科) + 古巴衣鱼亚科], 亚土衣鱼亚科位于基部, 支持古巴衣鱼亚科和真衣鱼亚科的单系性, 但蟹形衣鱼亚科的单系性不确定。

目前已报道 7 个衣鱼物种的线粒体基因组, 包括衣鱼科栉衣鱼亚科的小灶衣鱼 *Thermobia domestica*^[60]、*Thermobia* sp.^[61], 多毛栉衣鱼 *Ctenolepisma villosa*^[62], 衣鱼亚科的 *Lepisma saccharina*^[63]、*Neoasterolepisma foreli*^[64], 土衣鱼科蟹形衣鱼亚科的 *Atelura formicaria*^[65], 以及古衣鱼科的 *Tricholepidion gertschi*^[66]。它们的线粒体基因排布顺序均与泛甲壳动物祖先的线粒体基因排布顺序一致。通过线粒体蛋白编码基因联合构树分析, 多数研究支持衣鱼目的单系性, 其内部三科间关系为: 古衣鱼科 + (衣鱼科 + 土衣鱼科), 但 Chen 等^[62] 提出: 衣鱼科 + (古衣鱼科 + 土衣鱼科)。2021 年, Cucini 等^[64] 基于较多六足动物基部类群的线粒体基因组分析, 得到的分子系统树中衣鱼目不单系, 古衣鱼科位于双髻类 *Dicondylia* 的基部, 与其他衣鱼 + 有翅昆虫形成姐

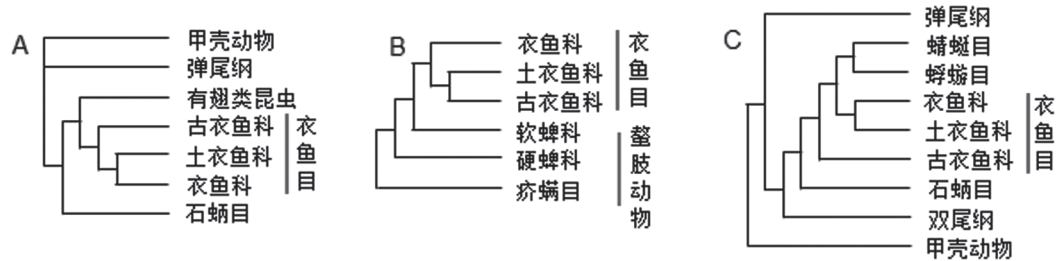


图3 基于线粒体基因构建的衣鱼目系统发生树, 不同的研究类群和方法得到不同的拓扑结构^[59, 62, 64]

妹群(图3)。由此可见, 不同的研究类群和分析方法得到衣鱼3科间不同的拓扑结构, 目前衣鱼目的系统发生关系仍悬而未决。

5 展望

中国衣鱼系统分类研究还远远不足, 还缺乏对其最根本的了解, 国内乃至全球衣鱼研究人员的匮乏, 严重制约了衣鱼系统分类学的发展, 以及对衣鱼生态、防治和药用价值等方面的深入研究。衣鱼个体小、运动快、生活环境隐蔽、难以发现和捕获。需要寻找合适的生境, 改进采集方法和工具。衣鱼的形态特征较为简单, 很多类群存在隐种问题^[48]。今后需要借助电镜和MicroCT等技术发现更多有效的分类特征, 并加上DNA条形码等分子序列作为分类鉴定的佐证。

衣鱼分子系统学研究一直受限于研究类群不足和同种标本数量有限, 目前已报道衣鱼的分子序列数据较少, 基于少量核基因和线粒体基因等数据构建的系统发育关系存在很多矛盾, 亟需获取更多代表性类群, 获得基因组和转录组等组学数据, 从中筛选大量同源分子标记, 并开发更优的数据分析方法。此外, 比较形态学和发育生物学等方面的研究将为解决衣鱼的系统发育问题提供新的思路。

致谢: 感谢澳大利亚博物馆的 Graeme B. Smith 博士提供大量文献和衣鱼分类研究指导。感谢上海自然博物馆卜云教授提供标本和宝贵建议。

[参 考 文 献]

[1] Treves DS, Martin MM. Cellulose digestion in primitive hexapods: effect of ingested antibiotics on gut microbial populations and gut cellulase levels in the firebrat, *Thermobia domestica* (Zygentoma, Lepismatidae). *J Chem Ecol*, 1994, 20: 2003-20

[2] 李生吉, 湛孝东, 孙恩涛, 等. 高校图书馆衣鱼孳生种类和生态调查. *环境与健康杂志*, 2009, 26: 244-5

[3] Smith GB. The contribution of silverfish (Insecta: Zygentoma) to Australian invertebrate biodiversity and endemism [D]. Ballarat, Australia: Federation University, 2018: 432

[4] Mendes LF. Biodiversity of the thysanurans (Microcoryphia and Zygentoma), In: Footitt RG, Adler PH, eds. *Insect biodiversity: science and society. Vol II* [M]. Chichester: John Wiley & Sons Ltd, 2018: 155-98

[5] Wu CF (胡经甫). *Catalogus Insectorum Sinensium (中国昆虫名录)*, Vol I [M]. Beijing: Fan Memorial Institute of Biology, 1935: 1-20

[6] Silvestri F. Tisanuri Lepismatidi (Insecta) della Cina continentale. *Acta Pontificia Academia Scientiarum*, 1942, 6: 303-22

[7] Mendes LF. New species and new data on Protrinemuridae and Nicoletiidae (Zygentoma) from Eastern Asia and Pacific islands. *Ann Soc Entomol Fr*, 2002, 38: 399-433

[8] Kaplin VG. A new genus and a new species of bristletails of the family Nicoletiidae (Zygentoma) from South China. *Far Eastern Entomol*, 2019, 390: 1-12

[9] Blanke A, Koch M, Wipfler B, et al. Head morphology of *Tricholepidion gertschi* indicates monophyletic Zygentoma. *Front Zool*, 2014, 11: 16

[10] Linnaeus C. *Systema Naturae*. 10th ed [M]. Holmiae: Laurentii Salvii, 1758: 823

[11] Gervais P. Thysanoures. In: Walckenaer CA, ed. *Histoire Naturelle des Insectes. Aptères, Vol III* [M]. Paris: Librairie Encyclopédique de Roret, 1844: 377-456

[12] Von Heyden C. Nachricht über eine in Gesellschaft der Ameisen lebende Lepismene. *Stettiner Entomologische Zeitung*, 1855, 16: 368-70

[13] Latreille PA. *Précis des caractères génériques des insectes, disposés dans un ordre naturel*, 2nd ed [M]. Paris: F. Bordeaux, 1796, 173-4

[14] Latreille PA. *Histoire naturelle, générale et particulière des crustacés et des insectes* [M]. Paris: F. Dufart, 1802, 1-468

[15] Lubbock J. *Monograph of the Collembola and Thysanura* [M]. London: The Ray Society, 1873, 276

[16] Remington CL. The suprageneric classification of the order Thysanura (Insecta). *Ann Entomol Soc Am*, 1954, 47: 277-86

[17] Börner C. Zur Systematik der Hexapoden. *Zool Anz*, 1904, 27: 511-33

[18] Escherich K. Das System der Lepismatiden. *Zoologica*, 1905, 43: 1-164

[19] Menge A. Classe Aptera. In: Koch CL, Berendt GC, eds.

- Die im Bernstein befindlichen Crustaceen, Myriapoden, Arachniden und Apteren der Vorwelt [M]. Berlin: In Commission der Nicolaischen Buchhandlung, 1854, 111-7
- [20] Silvestri F. Die Thysanuren der baltischen Bernsteins. Schriften der Physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg, 1912, 53: 42-66
- [21] Ander K. Die Insektenfauna des baltischen Bernsteins nebst damit verknüpften zoogeographischen Problemen. Lund: CWK Gleerup, 1942, 38: 1-83
- [22] Paclt J. Thysanura. Fam. Nicoletiidae. Genera Insectorum, 1963, 216: 1-56
- [23] Paclt J. Thysanura. Fam. Lepidotrichidae, Maindroniidae, Lepismatidae. Genera Insectorum, 1967, 218: 1-86
- [24] Wygodzinsky P. On a surviving representative of the Lepidotrichidae (Thysanura). Ann Entomol Soc Am, 1961, 54: 621-7
- [25] Engel MS. A note on the relict silverfish *Tricholepidion gertschi* (Zygentoma). Trans Kans Acad Sci, 2006, 109: 236-8
- [26] Mendes LF. Taxonomy of Zygentoma and Microcoryphia: historical overview, present status and goals for the new millennium. Pedobiologia, 2002, 46: 225-33
- [27] Mendes LF. Second contribution of the Dominican amber Zygentoma (Insecta): family Lepismatidae. Can Entomol, 1998, 130: 899-904
- [28] Mendes LF. On the status of the “Protrinemerid” and “Atelurid” thysanurans (Zygentoma: Insecta). Bol Soc Port Entomol, 2002, 7: 201-11
- [29] Smith GB. The European silverfish in Australia. General Appl Entomol, 2020, 48: 17-8
- [30] Wygodzinsky P. Eine Maindronia (Lepismatidae, Thysanura) aus Südamerika. Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel, 1940, 51: 25-8
- [31] Wygodzinsky P. Beitrag zur Kenntnis der Machilida und Thysanura der Türkei. Opuscula Entomol, 1959, 24: 36-54
- [32] Powell JA. Silverfish and Bristletails: Order Thysanura [M]. In: Charles LH, ed. California insects. Berkeley: University of California Press, 1979: 38-41
- [33] Sturm H. Erstnachweis fischchenartiger Insekten (Zygentoma, Insecta) für das Mesozoikum (Untere Kreide, Brasilien). Senckenbergiana lethaea, 1998, 78: 135-40
- [34] Pierce WD. Fossil arthropods from onyx-marble. Bull S Calif Acad Sci, 1951, 50: 44-9
- [35] Grimaldi DA, Engel M, Nascimbene PC. Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): its rediscovery, biotic diversity, and paleontological significance. Am Mus Novit, 2002, 3361: 1-72
- [36] Cockerell TDA. Arthropods in Burmese amber. Am J Sci, 1917, 44: 360-8
- [37] Ross A, Mellish C, York P, et al. Burmese amber. In: Penney D, ed. Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits [M]. Manchester: Siri Scientific Press, 2010: 304
- [38] Mendes LF, Poinar GO. A new fossil silverfish (Zygentoma: Insecta) in Mesozoic Burmese amber. Eur J Soil Biol, 2008, 44: 491-4
- [39] Mendes LF, Wunderlich J. New data on thysanurans preserved in Burmese amber (Microcoryphia and Zygentoma Insecta). Soil Organisms, 2013, 85: 11-22
- [40] Silvestri F. Marquesan Thysanura. Bernice P. Bishop Museum-Bulletin, 1935, 114: 305-12
- [41] Mendes LF. First contribution to the study of the Dominican amber Zygentoma (Insecta). Family Ateluridae. Pedobiologia, 1997, 41: 40-3
- [42] Mendes LF. Second contribution of the Dominican amber Zygentoma (Insecta): family Lepismatidae. Can Entomol, 1998, 130: 899-904
- [43] Sturm H, Mendes LF. Two new species of Nicoletiidae (Zygentoma, “Apterygota”, Insecta) in Dominican amber. Am Mus Novit, 1998, 3226: 1-11
- [44] Mendes LF, Poinar GO. A new fossil Nicoletiidae (Zygentoma, “Apterygota”) in Dominican amber. P Entomol Soc WASH, 2004, 106: 102-9
- [45] Mendes LF, Poinar G. Description of two new fossil Zygentoma from Mexico and the Dominican Republic. Soil Organisms, 2013, 85: 1-9
- [46] Hebert PD, Cywinska A, Ball SL, et al. Biological identifications through DNA barcodes. Pro Biol Sci, 2003, 270: 313-21
- [47] Espinasa L, Flick C, Giribet G. Phylogeny of the American silverfish Cubacubaninae (Hexapoda: Zygentoma: Nicoletiidae): a combined approach using morphology and five molecular loci. Cladistics, 2007, 23: 22-40
- [48] Smith GB, Mitchell A, Lee TRC, et al. DNA barcoding and integrative taxonomy of the *Heterolepisma sclerophylla* species complex (Zygentoma: Lepismatidae: Heterolepismatinae) and the description of two new species. Rec W Aust Mus, 2019, 71: 1-32
- [49] 彩万志, 庞雄飞, 花保祯, 等. 普通昆虫学, 第2版[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2011: 280-1
- [50] Hennig W. Phylogenetic systematics [M]. Urbana: University of Illinois Press, 1969, 236
- [51] Engel M, Grimaldi D. New light shed on the oldest insect. Nature, 2004, 427: 627-30
- [52] Misof B, Liu S, Meusemann K, et al. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. Science, 2014, 346: 763-7
- [53] Bitsch C, Bitsch J. The phylogenetic interrelationships of the higher taxa of apterygote hexapods. Zool Scr, 2000, 29: 131-56
- [54] Szklarzewicz T, Jabłońska A, Bilinski S. Ovaries of *Petrobius brevistylis* (Archaeognatha, Machilidae) and *Tricholepidion gertschi* (Zygentoma, Lepidotrichidae): Morphology, ultrastructure and phylogenetic implications. Pedobiologia, 2004, 48: 477-85
- [55] Dallai R, Carapelli A, Nardi F, et al. Sperm structure and spermiogenesis in *Coletinia* sp. (Nicoletiidae, Zygentoma, Insecta) with a comparative analysis of sperm structure in Zygentoma. Tissue Cell, 2004, 36: 233-44
- [56] Mendes LF. On the phylogeny of the genera of Lepismatidae (Insecta: Zygentoma). In: Veeresh GK, Rajagopal D, Viraktamath CA, eds. Advances in management and conservation of soil fauna [M]. New Delhi: Oxford & IBH Publishing Co., 1991: 3-13

- [57] Kaplin VG. On the systematics and phylogeny of *Ctenolepisma* and *Sceletolepisma* stat. n. (Thysanura, Lepismatidae). *Zool Zh*, 1993, 72: 34-51 [In Russian]
- [58] Giribet G, Edgecombe GD, Carpenter JM, et al. Is Ellipura monophyletic? A combined analysis of basal hexapod relationships with emphasis on the origin of insects. *Org Divers Evol*, 2004, 4: 319-40
- [59] Mitchell A, Smith GB, McRae J. Molecular data support the Atelurinae and Coletiniinae as sister groups: a second *Lepidospora* (Brinckina) species (*Zygentoma*: Nicoletiidae: Coletiniinae) from the Pilbara. *Records of the Western Australian Museum*, 2021, 36: 1-12
- [60] Cook CE, Yue Q, Akam M. Mitochondrial genomes suggest that hexapods and crustacean are mutually paraphyletic. *P Roy Soci Lond B*, 2005, 272: 1295-304
- [61] Song N, Li X, Yin X, et al. The mitochondrial genomes of palaeopteran insects and insights into the early insect relationships. *Sci Rep*, 2019, 9: 17765
- [62] Chen B, Dong F, Fang W, et al. The complete mitochondrial genome of *Ctenolepisma villosa* (Insecta: Zygentoma, Lepismatidae). *Mitochondrial DNA B*, 2019, 4: 1814-5
- [63] Bai Y, Chen J, Li G. Complete mitochondrial genome of the common silverfish *Lepisma saccharina* (Insecta: Zygentoma: Lepismatidae). *Mitochondrial DNA B*, 2020, 5: 1552-3
- [64] Cucini C, Carapelli A, Brunetti C, et al. Characterization of the complete mitochondrial genome of *Neoasterolepisma foreli* (Insecta: Zygentoma: Lepismatidae) and the phylogeny of basal Ectognatha. *Mitochondrial DNA B*, 2021, 6: 119-21
- [65] Comandi S, Carapelli A, Podsiadlowski L, et al. The complete mitochondrial genome of *Atelura formicaria* (Hexapoda: Zygentoma) and the phylogenetic relationships of basal insects. *Gene*, 2009, 439: 25-34
- [66] Nardi F, Spinsanti G, Boore JL, et al. Hexapod origins: monophyletic or paraphyletic? *Science*, 2003, 299: 1887-9