

足多口雜的蟲際關係

文／鄭明倫·圖／鄭明倫、免費圖庫網站

摘要

節肢動物門是種類最多的一群動物，現生種類約有 110 萬種，被區分成四大類：螯肢類（蜘蛛等）、多足類（馬陸等）、甲殼類（蝦蟹等）與六足類。長久以來六足類被當成是昆蟲的同義詞，但在近十多年來昆蟲綱已被重新定義，而將原本自廣義昆蟲中抽離的幾類無翅動物與真正的昆蟲並列，組成六足總綱。本文從譜系的角度，以時間為橫軸，層層解析六足類和其他動物間的關係，從最早的櫛蠶過渡說，到氣管類假說，再到泛甲殼類假說，看各個假說的演進歷程與最近的研究進展。

關鍵詞：節肢動物、六足類、泛甲殼類、昆蟲、譜系

昆蟲是常見的動物，坊間介紹昆蟲分類、行為和生態的相關圖書也很豐富，但談到昆蟲的起源，則少有科普書籍提及，蓋此議題既深且廣，不僅牽涉的動物類群甚多，各種假說也百家爭鳴，直到最近十年才有比較明朗的結果。且讓我們循著科學的演變時程細說分明。

近代分類學之父林奈(C. Linnaeus, 1707 - 1778)將全部的無脊椎動物分成昆蟲綱(Insecta)和蟲綱(Vermes)兩大類，前者包含昆蟲與主要的節肢動物類群，後者包含其他無脊椎動物與少數節肢動物（見 312 期館訊）；法國博物學家居維葉(G. Cuvier, 1769 - 1832)主張各類動物皆有符合其生理功能的身體結構基本藍圖(ground-plan)，他據此將動物分成脊椎動物(Vertebrata)、關節動物(Articulata)、軟體動物(Mollusca)和輻射對稱動物(Radiata)。關節動物包括現今認知的廣義節肢動物和環節動物，當中的櫛蠶(velvet worms，或稱有爪動物 Onychophora)（圖 1）是頗特殊的一群。櫛蠶沒有明顯的頭殼而有一對觸角，體節下方長著不分節但有爪的足肢，外觀有點像長了很多腳的蚯蚓。雖然居維葉反對演化的概念，但他的分類系統卻在 19 世紀末期受到演化論的影響而改變。有動物學家注意到櫛蠶兼具環節動物和節肢動物的特徵，再加上當時盛行的線性演化概念的影響，因此主張櫛蠶是從環節動物演化到節肢動物間的「中間環節」，而昆蟲是從蠕蟲般的祖先一路演變而來（圖 2）。這樣的說法影響深遠，直到 1970 年代都還有類似主張。櫛蠶後來被確認更接近節肢動物而非環節動物，有學者認為牠跟水熊蟲(waterbears，緩步動物門 Tardigrada)（圖 3）是其他節肢動物(真節肢動物，Euarthropoda)的姐妹群，而將兩者合稱泛節肢動物(Panarthropoda)，但也有人認為牠是跟昆蟲、馬陸譜系相近的真正節肢動物。爭議直到 1990 年代末期到 2000 年代初期眾多的分子譜系研究出爐才逐漸平息，櫛蠶的確與真節肢動物近緣卻非真節肢動物，研究也發現泛節肢動物、線蟲、鐵線蟲等動物構成一個譜系分枝(clade)，稱為蛻皮動物總門(Ecdysozoa)（圖 4），而與由軟體、環節、扁形等等動物門構成的冠輪動物總門(Lophotrochozoa)是姐妹群。換句話說，節肢動物並非從環節動物演變而來，櫛蠶自然也就不是環節動物過渡到節肢動物的中間生物。



圖 1. 有爪動物門的櫛蠶(ggallice 攝)

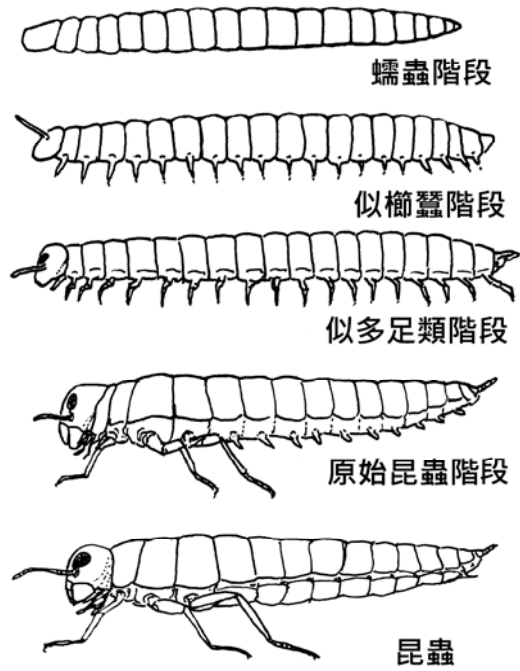


圖 2. 從蠕蟲線性演化為昆蟲過程想像圖(仿自 Snodgrass, 1935)



圖 3. 緩步動物門的水熊蟲(SaguaroNPS 攝)

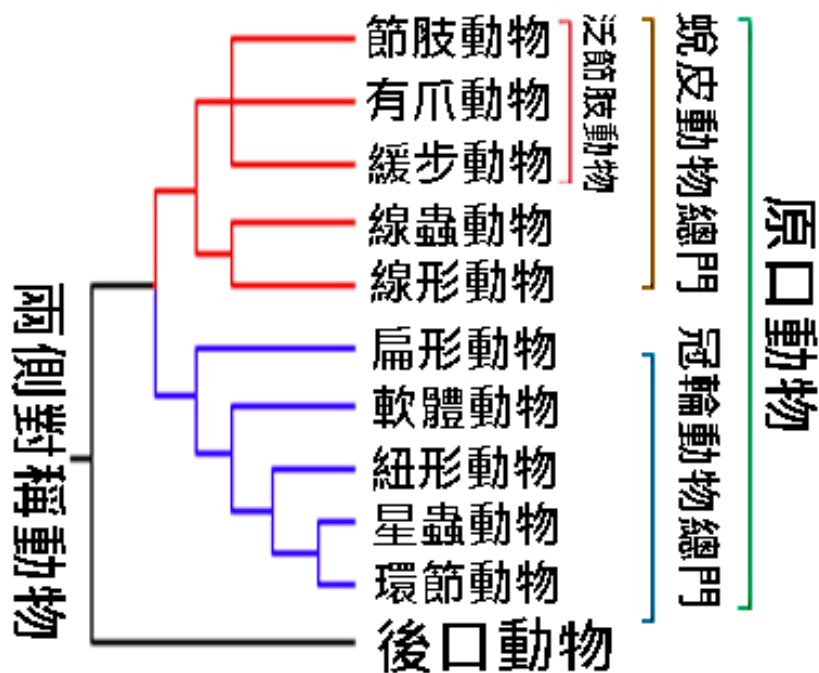


圖 4. 簡化的原口動物譜系

排除了櫛蠶，昆蟲的現生姐妹群勢必存在於真節肢動物內。現生的真節肢動物可區分為四大類：螯肢類(Chelicerata)、多足類(Myriapoda)、甲殼類(Crustacea)與六足類(Hexapoda)。螯肢類包含蜘蛛、蠍子、螞蟧、鬚等動物，身體一般分為頭胸部和腹部，其口部之前的足特化為具有螯爪的型式；多足類包含馬陸、蜈蚣、蚰蜒等，身體分為頭部以及由許多重複體節所構成的胴體，每個體節有一至二對足；甲殼類是形態和生態多樣性都很高的一群，常見的如蝦、蟹、鼠婦、水蚤、藤壺，以及在水族店有販售的恐龍蝦、仙女蝦等；六足類以其身體有三對足而得名，也就是廣義的昆蟲。這四個類群在形態上各有相似之處，其譜系關係也是熱門的學術議題。比如多足類和六足類都具有氣管系（其他類群以鰓或書肺呼吸）、一對觸角和複眼（蜘蛛沒有觸角，有 2 個正面的大單眼與 6 個複眼演變成的次生眼，而甲殼類多半有兩對觸角），步足是單肢型（不像甲殼類的有分叉）等眾多特徵，因此兩者很早就被歸類在一起，稱為氣管類(Tracheata)、單肢類(Uniramia)或缺角類(Atelocerata)。多數學者支持將同具大顎的多足類、六足類和甲殼類歸併為大顎類(Mandibulata)，與不具大顎而有螯爪的螯肢類相對，但也有學者主張將同具雙肢型足的螯肢類和甲殼類歸類為裂肢類(Schizoramia)，或再將已滅絕的三葉蟲納入而稱為 TCC 類（取三者英文名首字母），與氣管類相對應。1990 年代分子譜系發展日益蓬勃，不少研究發現目前定義的甲殼類可能是併系群，而昆蟲其實是高度特化的一群甲殼類，故將兩者合稱「泛甲殼類」(Pancrustacea，或四稜晶椎類 Tetraconata)，另一些分子譜系研究則顯示多足類與螯肢類是姊妹群，而稱其為奇足類(Paradoxopoda，或多足螯肢類 Myriochelata)。這些可歸納為四個主要

的譜系假說（圖 5A~D）。2005 年起開始運用基因體譜系(phylogenomics)於節肢動物上，多數的研究支持螯肢類+大顎類（=多足類+泛甲殼類）的譜系關係，也支持甲殼類並非單系群的說法（圖 5E），目前泛甲殼類和大顎類的假說已被學術界普遍接受。

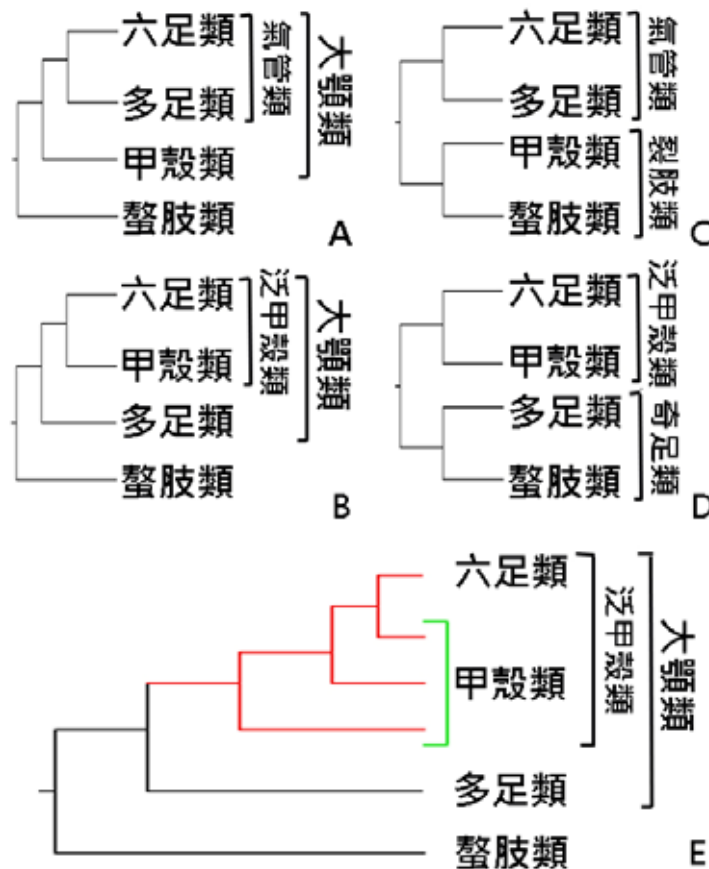


圖 5. 真節肢動物譜系假說

至於哪類甲殼動物和六足類是姊妹群呢？基因體譜系研究顯示有幾個可能的「蟲選」，一是鰓足綱(Branchiopoda)，包含了水蚤、豐年蝦、恐龍蝦（圖 6）等等類群；二是罕見的槳足綱(Remipedia)（圖 7），這是 1970 年代末期才發現自海岸含鹽水地下水層裡的小型甲殼類，現生種類不到 30 種；三是由槳足綱和頭蝦綱(Cephalocarida)所組成的異蝦類(Xenocarida)（也有別的研究顯示頭蝦綱跟鰓足綱是姊妹群）。最近越來越多的基因體譜系支持槳足類是六足類姊妹群的說法。但不論何者，這些可能的姊妹群「蟲選」都是水生的，也暗示六足類可能演化自水棲的祖先。

過去很長一段時間六足類是昆蟲綱的同義字。昆蟲依據翅膀的有無而分為無翅亞綱和有翅亞綱，無翅亞綱再依據口器外露與否而分為內顎群和外顎群，前者如跳蟲（彈尾目）、原尾蟲（原尾目）和雙尾蟲（雙尾目），後者則有石蛎和衣魚（纓尾目）。但是自 1990 年代起眾多的形態和分子譜系研究都發現，原本的無翅

亞綱並非單系群，而且內顎群三個目之間的譜系關係各研究的結果並不一致，有的顯示牠們是一個單系群(稱為內顎綱 Entognatha)，但也有研究顯示內顎綱是併系群，甚至是多系群，這三個目乃被排除於新定義的昆蟲綱之外。外顎群中的石蛎自纓尾目中分出，恢復為古顎目(Archaeognatha)，成為昆蟲綱中最基部的一群，而重新定義的纓尾目則成為有翅昆蟲的姐妹群。因此六足類乃成為六足總綱，下面包含(狹義)昆蟲綱與原屬於內顎群的三個目(被分成1至3個綱)(圖8)。

足多口雜的蟲際關係經過層層解析，您看懂了嗎？



圖 6. 總足綱的恐龍蝦(J. N. Stuart 攝)



圖 7. 槳足綱(Gerard Van der Leun 攝)

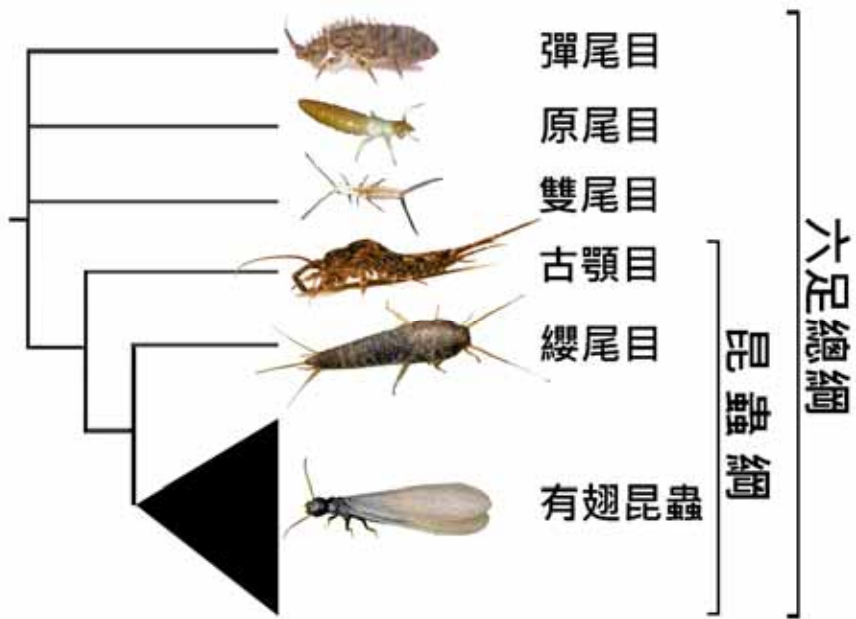


圖 8. 六足總綱的譜系