

# 多足动物系统发生的研究进展

## Research on Phylogenetic Relationships of Myriapoda

龚美蓉

Gong Meirong

(南京中医药大学省针灸重点实验室 江苏南京 210029)

(Institute of Acupuncture, Nanjing University of TCM, Nanjing, Jiangsu, 210029, China)

**摘要** 介绍多足动物分子系统学、发育生物学、比较形态学等方面的研究情况及近年的研究进展, 探讨多足类与节肢动物门内其他类群间的关系, 以及多足类动物的单系性问题。

**关键词** 多足动物 系统发生关系 研究进展

中图法分类号 Q951.3

**Abstract** This research reviewed the relationships between myriapods and the other arthropoda, based on morphological and molecular sequence data and the studies of developmental biology. The review was followed by the major controversies in the higher-Lever phylogeny of myriapods.

**Key words** myriapoda, phylogenetic relations, research

多足动物的亲缘关系是节肢动物高级阶元系统发生中大多数问题的中心。现在关于节肢动物的系统发生存在着许多争论, 如六足类是否与甲壳类最近缘, 颚肢动物是否为一个分支等。多足类动物的分类地位对这些问题的解决都是根本性的。

传统分类学认为, 多足动物由唇足纲、综合纲、少足纲和倍足纲, 4 个单系群组成。然而, 长期以来对于多足动物是否是单系发生一直存在许多争论<sup>[1]</sup>。近年来, 对分子数据的分析和线粒体基因排列的证据为多足动物的系统发生以及其在节肢动物中的地位等问题提供了许多新的信息<sup>[4]</sup>。同样, 许多经典的鉴别特征都重新进行了研究(如气管)<sup>[6,7]</sup>。本文着重介绍在多足动物分子系统学、发育生物学、比较形态学等方面的研究情况及近年的研究进展, 探讨多足类动物与节肢动物门内其他类群间的关系, 以及多足类动物的单系性问题。

### 1 多足动物与节肢动物其他类群的关系

现生节肢动物主要包括甲壳动物、螯肢动物、六足动物和多足动物 4 个类群, 后 2 个类群一直被分类学家归类为缺角类。在生物学中, 节肢动物的内部关系是争论得非常激烈的话题。

#### 1.1 基于形态学性状的研究

曾经影响一时的曼顿假说认为, 节肢动物是复系的, 即螯肢类, 甲壳类, 缺角类分别独立地起源于前节肢动物祖先。1977 曼顿将有爪纲和缺角类并为单肢亚门<sup>[8]</sup>。但是, 现在研究者普遍接受单肢亚门不是一个自然分类群, 应废弃不用, 并将有爪纲列为节肢动物的姐妹群<sup>[9]</sup>。

而单肢亚门中的一部分缺角类的单系性却得到许多研究者的肯定。支持多足类与六足类近缘的形态学证据主要包括: 多足类与六足类均属于单肢型, 而且两者均具气管系统和气门以及马氏管, 二者均具幕骨前臂、后脑节无明显的附肢、足附端节的提肌缺失等<sup>[10,12]</sup>。

支持缺角类为单系群的研究者对甲壳类的地位存在两种假说: 一是二源假说, 建议将甲壳动物、螯肢动物和已灭绝的三叶虫归为一支, 缺角类为另一个支<sup>[13,14]</sup>; 二是颚肢假说, 建议将甲壳类与缺角类归为一类构成颚肢类, 认为节肢动物是一个单系群, 即由一个共同祖先进化而来<sup>[9,15,17]</sup>。所有这些观点均认为, 与多足类动物关系最密切的可能是六足类动物。

相反, 最近许多学者放弃了缺角类假说, 认为六足类与甲壳类的亲缘关系要比与多足类更密切<sup>[18]</sup>。Crustacean-Hexapod 进化分支被命名为泛甲壳类<sup>[19]</sup>。泛甲壳类的单系说证据来自为数众多的解剖

学和神经学方法, 包括如下: 昆虫和甲壳动物的小眼结构相当一致并且比较进化; 而螯肢动物和多足动物的小眼则比较原始, 虽然对于多足动物较原始的小眼的原生性与次生性问题尚存争议<sup>[2022]</sup>。

## 1.2 基于 DNA 和蛋白质分子性状的研究以及分子性状与形态性状合并的研究

所有分子序列数据的分析也都支持泛甲壳类而不是缺角类。Field 等人<sup>[23]</sup>和 Patterson<sup>[24]</sup>分别用不同的方法分析了 4 种节肢动物 18S rDNA 序列, 首次提出缺角类不是单系群。研究者们相继增加研究的节肢动物的分类单元, 对它们的 18S rDNA 序列进行分析, 都发现六足类与甲壳类的关系可能比六足类与多足类的关系较近<sup>[18, 2528]</sup>。但是, 在更广泛的分类取样后, 结果变得不清晰, Giribet 和 Ribera 将分类单元增加到 139 种, 但都没有得到满意的结果<sup>[28]</sup>。所以, 仅单纯地增加分类单元数量和种类未必能有效地解决节肢动物的系统发生问题<sup>[4]</sup>。Crustacean-hexapod 进化分支也在保守的核内蛋白编码基因序列的分析和线粒体基因序列分析中亦有所揭示<sup>[5, 2934]</sup>。

在近年的分子系统学研究中, 泛甲壳类假说得到广泛认可, 但是多足类和螯肢类的位置并未获得一致认同。Hwang<sup>[34]</sup>对 16 种节肢动物和 2 个外群的 12 个线粒体蛋白约 2560Aa 的序列进行比对, 用不同的方法分析数据, 其结果显示节肢动物为单系发生, 甲壳类为并系群。多足类动物和螯肢类动物组成单系群得到了极有力的支持, 但是在该树中泛甲壳类为单系得到的支持率与在核糖体小亚基 18S rDNA 的树中相比较低。这种矛盾可能缘于分类单元组成的差异以及不同分子标记在系统发生研究中提供的信息存在差异。

这并不意味着所有这样的分析就肯定了泛甲壳类, 因为在进行数据处理时, 有时会由于某一分类单元存在问题而不得不除去。Zrzavy 认为形态性状与分子性状之间的冲突可能有 3 个主要的原因: (1) 在系统发生的假说中使用单一的形态性状 (如: 体腔、卵裂模式、幼虫的类型、生命周期等); (2) 在基于形态与分子性状的系统发生中使用不同的分析方法 (对形态性状使用亨宁支序分析方法; 对分子性状使用距离法和最大似然法); (3) 在大多数分子水平的研究中取样不足<sup>[35]</sup>。因而将两方面的数据合并在一起对节肢动物的系统发生进行综合分析十分重要。

针对由形态性状得到的结果与分子性状得到的结果之间存在的冲突, 许多研究者将这两方面的数

据合并在一起对节肢动物的系统发生进行综合分析, 都支持颚肢类为单系群<sup>[26, 36, 37]</sup>。将有限的分类单元和有限的数据进行合并分析, 是对深入了解节肢动物的系统发生的一种尝试。虽然结论尚有矛盾之处, 但现在分类单元和分析数据仍在不断增加。相信这种合并分析方法将是迈向掌握正确的节肢动物系统发生的第一步。

## 1.3 基于发育生物学的研究

近年来分子遗传学和分子发育生物学使得分子性状与形态学性状之间的联系得以被了解。如在分子胚胎学中有一个重大的发现, 即研究显示甲壳动物与昆虫的大颚中的 Distal-less 的同源异型基因的发育表达对不同体节附肢的不同形态的调节方式是一致的, 而且两者的 Distal-less 基因的表达以及附肢形成的起始位置均位于两体节间<sup>[38]</sup>。这就反驳了六足类大颚与甲壳类大颚独立起源的说法。大颚的同源发育也证实了较早的形态假说<sup>[15]</sup>, 从而削弱了曼顿的关于节肢动物的复系的观点。另外所有颚肢动物的大颚是唯一的在内枝内缘不表达 Dll 的, 为颚肢动物提供了一个衍征。这些结果使裂肢假说和认为螯肢动物和多足类近缘的观点成为不可能。但是 Deutsch 认为根据 Distal-less 基因在大颚中的表达和同源异型基因在体区分段处的表达这两项很难确定甲壳类与六足类近缘<sup>[39]</sup>。因为甲壳动物的大颚须的丧失可以发生数次, 而在多足类动物和昆虫中却没有须的丧失这样共同衍征的迹象。以后将会有越来越多的分子遗传学和分子发育生物学的研究证据被用于研究系统学, 并会为系统学提供新的证据和思路。

## 2 多足类的起源及其内部的相互关系

不同的研究者对多足类的起源及其内部的相互关系有不同的观点。主要包括: 单系假说, 并系假说和复系假说。现将这些观点作简略的介绍。

### 2.1 多足类是单系类群

曼顿通过对大颚结构和功能的研究, 确定大颚的外展运动中头部内骨骼-前幕骨内突的作用是多足动物独有的特征, 故认为多足类是单系类群<sup>[40]</sup>。Boudreaux 亦认为多足类作为一个进化分支有 2 个姊妹群 Collifera (少足纲+倍足纲) 和 Atelopoda (综合纲+唇足纲) 组成, 并在他的推断中列举了大量的特征<sup>[41]</sup>。依据中眼的缺失和侧单眼的结构、头部内骨骼的构造及精子顶体复合体的顶体穿孔器缺失均支持多足类是单系群<sup>[10, 4244]</sup>。根据 DNA 分子序列信息, 一般也认为多足类是单系群。对唇足纲和倍足

纲核糖体序列进行分析的研究一致发现唇足纲+倍足纲相对于其他节肢动物是单系群<sup>[18, 2628, 45, 46]</sup>。然而, 当对4类多足动物的核糖体序列进行分析时得到的支序图变得非常复杂<sup>[4]</sup>。其他分子的序列信息更加确定多足类的单系说<sup>[5, 30, 47, 48]</sup>, 但是这些研究并没有涉及少足纲。少足纲序列测定信息仅见于组织蛋白 H3 和小核 rRNA U2<sup>[49, 36]</sup>, 也见于 18S rRNA 和 28S rRNA 基因的研究<sup>[4]</sup>, 但是少足类异常的分子序列信息并没有促进多足动物的亲缘关系的稳定。

## 2.2 多足类是并系类群

多足类动物的并系假说包括缺角假说, 即认为多足类的某些进化分支与六足类的亲缘关系要比与其他多足动物的更近。但其内部每种可能的关系都得到一些支持。

Pocock 首次提出多足类是一个并系群。并根据生殖孔的位置将 Atelocerata 分成 (唇足纲+综合纲+六足类) 和 Progoneata (少足纲+倍足纲)<sup>[1]</sup>。Snodgrass 将少足纲-倍足纲-综合纲-六足类群命名为 Labiata, 而唇足纲作为 Labiata 的姐妹群<sup>[15]</sup>。Tiegs 认为少足纲是倍足纲的姊妹群, 而综合纲是六足类的姊妹群<sup>[50]</sup>。Sharov 将唇足纲-少足纲-倍足纲类群命名为 Monomalata, 其依据是唯一的一对大颚作为专用的咀嚼肢和第 1 小颚形成前口腔的后壁, 综合纲+六足动物类群命名为 Dimalata, 其依据是第 1 小颚获得咀嚼的功能, 而第 2 小颚形成下唇<sup>[51]</sup>。Kaestner 依据 Snodgrass 的 labiata 假说<sup>[15]</sup> 将多足类分成三个类群唇足纲, Dignatha (少足纲+倍足纲) 和 Trignatha (综合纲+六足类)<sup>[52]</sup>。多足动物并系说受到越来越多研究者的极力推崇<sup>[3, 46, 5355]</sup>。

## 2.3 多足类是复系类群

Strausfeld 分析了多足类的 2 个分类单元的代表种, 倍足纲和唇足纲的 100 个脑部特征。简约性分析揭示倍足类是有爪纲的姊妹群, 而唇足类并入六足类—甲壳类进化分支中<sup>[56]</sup>。但是, Strausfeld 并没有发表他的特征矩阵或支持倍足纲-有爪纲进化支的衍征目录, 因此不可能对该假说进行评估。并且, 综合纲和少足类都没有包括在此分析中。

## 3 结束语

关于多足类与节肢动物门内其他类群间的关系, 以及多足类的单系性问题已经讨论了一百多年, 至今仍未得到明确结论。但是近年来来自分子系统学、发育生物学、比较形态学和古生物学的研究为了解节肢动物各类群间的关系提供了许多新的证据。目前认为, 在传统中用于支持缺角类的形态特征也许

并非同源, 可能是为了适应陆地生活而产生的趋同进化<sup>[57]</sup>。多足类与六足类更为近缘的观点在很大程度上可能是因为受到这 2 个陆生类群中某些趋同和平行进化现象的影响。而几乎所有的分子系统学和一些发育生物学、比较形态学和古生物学方面的证据都支持甲壳类与六足类更为近缘, 但是由于缺少来自多足类, 特别是少足纲与综合纲的相关信息, 使得说服力减弱。预计有关此项问题的研究还将在相当长的时间内继续进行。

## 参考文献

- 1 Pocock R I. On the classification of the tracheate Arthropoda. *Zool Anz*, 1893, 16: 271275.
- 2 Boudreaux H B. Significance of intersegmental tendon system in arthropod phylogeny and a monophyletic classification of Arthropoda. Gupta, In: A P(ed). *Arthropod Phylogeny*, 1979, 551-586.
- 3 Döhle W. Sind die Myriapoden eine monophyletische Gruppe? Eine Diskussion der Verwandtschaftsbeziehungen der Antennaten Abhandl Berhandl Naturwiss Ber Hamburg, 1980, 23: 45-104.
- 4 Giribet G, Ribera C. A review of arthropod phylogeny: new data based on ribosomal DNA sequences and direct character optimization. *Cladistics*, 2000, 15: 415428.
- 5 Regier J C, Shultz J M. A phylogenetic analysis of Myriapoda (Arthropoda) using two nuclear protein-encoding genes. *Zool J Linn Soc*, 2001, 132: 469486.
- 6 Hilken G. Vergleich von Tracheensystemen unter phylogenetischem Aspekt. *Verhandl Naturwissensch Ver Hamburg*, 1998, 37: 594.
- 7 Klass K D, Kristensen N P. The ground plan and affinities of hexapods; recent progress and open problems. In: Deuve T(ed). *Origin of the Hexapoda*. *Ann Soc Ent France*, 2001, 37: 265298.
- 8 Manton S M. *The Arthropoda: Habits Functional Morphology and Evolution*. Clarendon press oxford, England, 1977.
- 9 Kukalova-peck J. The "Uniramia" do not exist: the ground plan of the Pterygota as revealed by Permian Diaphanopteroidea from Russia (Insecta: Paleodictyopteroidea). *Can J Zool*, 1992, 70: 229235.
- 10 Kristensen N P. Phylogeny of extant hexapods. In: Narman I D, Carne pg. (CSIRO). eds. *The Insects of Australia*, 2nded, Melbourne: Melbourne University Press, 1992, 117140.
- 11 Koch M. Mandibular mechanisms and the evolution of hexapods. *Ann Soc Entomol Fr*, 2001, 37: 129174.
- 12 Kluge N J. Evolution and phylogeny of arthropod. *Bol S E A*, 1999, 26: 347459.
- 13 Cisne J L. Trilobites and the origin of arthropods. *Science*, 1974, 186: 1318.
- 14 Lake J. Origin of the Metazoa *Proc. Natl Acad Sci USA*, 1990, 87: 763766.
- 15 Snodgrass R E. Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. *Smithson Misc Collect* 1938, 97: 1159.
- 16 Weygoldt P. Arthropod interrelationship the phylogenetic-systematic approach. *Z Zool Zyst Evolut Forsch*, 1986, 24: 1935.

- 17 Wägele J W. Rejection of the 'Uniramia' hypothesis and implication of the Mandibulata concept (J). *Zoologische Jahrbucher (systematic)*, 1993, 120; 253288.
- 18 Friedrich M, Tautz D. Ribosomal DNA phylogeny of the major extant arthropod classes and the evolution of myriapods. *Nature*, 1995, 376; 165167.
- 19 Zrzavy J, Štys P. The basic body plan of arthropods: insights from evolutionary morphology and developmental biology. *J Evol Biol*, 1997, 10; 353367.
- 20 Dohle W. Are the insects terrestrial crustaceans? A discussion of some new facts and arguments and the proposal of the proper name "tetraconata" for the monophyletic unit Crustacea + Hexapoda. *Ann Soc Entomol Fr*, 2001, 37; 85104.
- 21 Zrzavy J, Štys P. Evolution of metamerism in Arthropoda; developmental and morphological perspectives. *Quart Rev Biol*, 1995, 70; 279295.
- 22 Gerberding M. Gem band formation and early neurogenesis of leptonema kindti (Cladocera): first evidence for neuroblasts in the entomostreacan Crustaceans. *Invert Rep Devel*, 1997, 32; 6373.
- 23 Field K G, et al. Molecular phylogeny of the animal kingdom. *Science* 1988, 239; 748753.
- 24 Patterson C. Phylogenetic relations of major groups; conclusions and prospects. In: Fernholm B, Bremer K, Jornvall H, eds. *The Hierarchy of life*. Amsterdam; Elsevier Science Publishers 1989, 471488.
- 25 Turbeville M J, Preifer D M, Field K G, et al. The phylogenetic status of arthropods as inferred from 18SrRNA sequences. *Mol Biol Evol*, 1991, 8; 669686.
- 26 Wheeler W C, Cartwright P, Hayashi C Y. Arthropod phylogeny: A combined approach. *Cladistics*, 1993, 9; 139.
- 27 Giribet G, Carranza S, Baguna J, et al. First molecular evidence for the existence of a Tardigrada + Arthropoda clade. *Mol Biol Evol*, 1996, 13; 7684.
- 28 Giribet G, Ribera C. The position of arthropods in the animal kingdom; a search for a reliable outgroup for internal arthropod phylogeny. *Mol Biol Evol*, 1998, 9; 481488.
- 30 Shultz J M, Regier J C. Phylogenetic analysis of arthropods using two nuclear protein-encoding genes supports a crustacean + hexapod clade. *Proc R Soc Lond B*, 2000, 267; 10111019.
- 31 Cook C E, Smith L M, Telford M J. Hox genes and the phylogeny of the arthropods. *Curr Biol*, 2001, 11; 759763.
- 32 Boore J L, Collins T M, Stanton D, et al. Deducing the pattern of arthropod phylogeny from mitochondrial DNA Rearrangements. *Nature*, 1995, 376; 163165.
- 33 Boore J L, Lavrov D V, Brown W M. Gene translocation links insects and crustaceans. *Nature*, 1998, 392; 667668.
- 34 Hwang U W, Friedrich M, Tartz D, et al. Mitochondrial protein phylogeny joins myriapods with chelicerates. *Nature*, 2001, 413; 154157.
- 35 Zrzavy J, Mihaluk S, Kepka P, et al. Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence. *Cladistics*, 1998, 14; 249285.
- 36 Edgecombe G D, Wilson G D F, Colgan D J, et al. Arthropod cladistics; combined analysis of histone H3 and U2 snRNA sequences and morphology. *Cladistics*, 2000, 16; 155203.
- 37 Giribet G, Edgecombe G D, Wheeler W C. Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature*, 2001, 413; 157161.
- 38 Panganiban G, Sebring A, Nagy L, et al. The development of crustacean limbs and the evolution of arthropods. *Science*, 1995, 270; 13631366.
- 39 Deutsch J S. Are Hexapoda members of the Crustacea? Evidence from comparative developmental genetics. *Ann. Soc Entomol Fr*, 2001, 37; 4150.
- 40 Manton S M. Mandibular mechanisms and the evolution of Arthropods. *Phil Trans R Soc London biol Sci*, 1964, 247; 1183.
- 41 Boudreaux H B. Arthropod phylogeny with special reference to insects. New York; John Wiley & Sons, 1979.
- 42 Baccetti B, Burri A G, et al. Recent work in myriapod spermatology (The spermatozoon of Arthropoda 31). In: Camatini M, eds. *Myriapod biology*. London; Academic Press, 1979, 97104.
- 43 Jamieson B G M. The ultrastructure and phylogeny of insect spermatozoa. Cambridge University Press Cambridge, 1987.
- 44 Ax P. Das system der Metazoa II. Ein Lehrbuch der phylogenetischen Systematik. Gustav Fischer Verlag Stuttgart, 1999.
- 45 Wheeler W C. Molecular systematics and arthropods. In: Edgecombe G D (ed). *Arthropod Fossils and Phylogeny*. New York; Columbia University Press, 1998, 932.
- 46 Wheeler W C. Sampling groundplans, total evidence and the systematics of arthropods. In: Fortey R A, Thomas R H, eds. *Arthropod relationships*. London; Chapman & Hall, 1998, 8796.
- 47 Regier J C, Shultz J M. Molecular phylogeny of the major arthropoda groups indicates polyphyly of Crustaceans and a new hypothesis for the origin of Hexapods. *Mol Biol Evol*, 1997, 14; 902-913.
- 48 Regier J C, Shultz J M. Molecular phylogeny of arthropods and the significance of the Cambrian "explosion" for molecular systematics. *Amer Zool*, 1998, 38; 918928.
- 49 Colgan D J, McLauchlan A, Wilson G D F, et al. Histone H3 and U2 snRNA DNA sequences and arthropod molecular evolution. *Austr J Zool*, 1998, 46; 419437.
- 50 Tiegs O W. The development and affinities of the Pauropoda based on a study of the *Pauropus silvaticus*. *Quart J Microsc Sci*, 1947, 88; 275336.
- 51 Sharov A G. Basic arthropodan stock with special reference to insects. Oxford; Pergamon Press, 1966.
- 52 Kaestner A. *Lehrbuch der Speziellen Zoologie*, VCH, Jena, 1963.

(下转第 374 页 Continue on page 374)

- 曲线的现状分析研究. 黄牛杂志, 1994, 20(S2): 3436.
- 47 渊锡藩, 张一玲, 邢小军. 影响精液质量的几个冷冻技术因素. 畜牧兽医学报, 1995, 26(3): 225230.
- 48 郭有贵, 杨成林, 周宁聪, 等. 牛羊精液最适冷冻温度的测定. 中国奶牛, 1994, (4): 3334.
- 49 Sukkato, Thongsodsang Utha, et al. Effects of cooling and warming conditions on post-thawed motility and fertility of cryopreserved buffalo spermatozoa. *Animal Reproduction Science*, 2001, 67(3): 6977.
- 50 赵来珍, 刘发理. 牛冷冻精液精子复苏规律及其机理. 黄牛杂志, 1994, 20(32): 37.
- 51 胡振尉, 诸天海, 陈锡华. 牛精液超长期保存技术的研究. 黄牛杂志, 1998, 24(6): 1718.
- 52 Bielanski, Bergeron, Lau, et al. Microbial contamination of embryos and semen during long term banking in liquid nitrogen. *Cryobiology*, 2003, 46: 146152.
- 53 张洪国, 陆书峰, 廖丽萍. 西门塔尔牛细管冻精体内解冻提高黄牛受胎率试验. 黄牛杂志, 1999, 25(3): 2930.
- 54 王守岩, 刘广文, 王 喆. 奶牛细管冷冻精液体内解冻与其受胎率关系的研究. 内蒙古畜牧科学, 2001, 22(6): 10-11.
- 55 张嘉保, 周 虚. 动物繁殖学. 长春: 吉林科学技术出版社, 1999. 120148.
- 56 王英智, 王思珍, 李曙光, 等. 解冻温度对颗粒冷冻精液品质影响的初步研究. 哲里木畜牧学院学报, 1998, 8(2): 14-16.
- 57 闫灵奇, 张红艳, 吕桂香, 等. 筛选牛冷冻精液解冻剂提高牛准胎率. 畜禽业, 1997, (9): 37.
- 58 高宏宝, 赵文奎. 用含糖成分的解冻液解冻牛颗粒冷冻精液的效果试验. 上海畜牧兽医通讯, 1996, (4): 4.
- 59 丁家桐, 师蔚群, 徐巧琴. 维生素 B-(12)解冻牛冷冻精液探析. 上海畜牧兽医通讯, 1999, (1): 79.
- 60 覃波涛. 利用 VB-(12)与 0.9% NaCl 溶液替代解冻液解冻牛冷冻颗粒精液的试验报告. 当代畜牧, 1999, (5): 18.
- 61 管 艺, 张红丽, 马国锋. 牛冷冻精液解冻后有效活力存放时间试验报告. 黄牛杂志, 1995, 21(4): 18.
- 62 Whitfield, Parkinson. Assessment of the fertilizing potential of frozen bovine spermatozoa by in vitro induction of acrosome reactions with calcium ionophore (A23187). *Theriogenology*, 1995, 44: 413422.
- 63 Pereira, Tuli, Wallenhorst, et al. The effect of heparin, caffeine and calcium ionophore A23187 on in vitro induction of the acrosome reaction in frozen-thawed bovine and caprine spermatozoa. *Theriogenology*, 2000, 54: 185192.
- 64 Correa Zavos. Preparation and recovery of frozen-thawed bovine spermatozoa via various sperm selection techniques employed in assisted reproductive technologies. *Theriogenology*, 1996, 46: 12251232.
- 65 文国艺. 咖啡因预处理解冻精液对牛体外受精的影响. 西南农业学报, 2000, 13(2): 9598.
- 66 张永春, 赵雪秋, 满初日嘎, 等. 利用猪皮浸出液保存解冻后牛颗粒冷冻精液的研究. 中国奶牛, 2001, (4): 3536.
- 67 余国富. 提高黄牛冷配受胎率的技术要点. 贵州畜牧兽医, 2002, (6): 27.
- 68 Senger, Becker, Davidge, et al. Influence of comeal insemination on conception in dairy cattle. *J Anim Sci*, 1988, 66: 30103016.
- 69 Dalton, Nadir, Barnes, et al. Effect of a deep uterine insemination on spermatozoal accessibility to the ovum in cattle. *Theriogenology*, 1999, 51: 883890.
- 70 杨卫东, 许荣亮. 提高牛冷冻精液人工配种受胎率初探. 湖南畜牧兽医, 2000, (3): 1416.
- 71 陈静波. 牛冷冻精液配种技术操作中存在的问题及改进措施. 黄牛杂志, 2001, 27(3): 5860.
- 72 Foulkes Stewart. Artificial insemination of cattle using varying numbers of spermatozoa. *The Veterinary Record*, 1977, 101(10): 205.
- 73 Penfold, Game, Donoghue, et al. Comparative viability of bovine sperm frozen on a cryomicroscope or in straws. *Theriogenology*, 1997, 47: 521530.
- 74 刘彩兰, 郝爱玲, 施维民, 等. 谈牛冷冻精液质量检测技术问题. 中国奶牛, 1997, (3): 3536.
- 75 Schenk, Sub, Cran, et al. Cryopreservation of flow-sorted bovine spermatozoa. *Theriogenology*, 1999, 52(8): 13751389.

(责任编辑: 邓大玉 韦廷宗)

(上接第 369 页 Continue from page 369)

- 53 Kraus O, Kraus M. On myriapod/ insect interrelationships. *Mem Mus Nat Hist Natl*, 1996, 169: 283290.
- 54 Kraus O. Phylogenetic relationships between higher taxa of tracheate arthropods. In: Fortey R A, Thomas R H, eds. *Arthropod relationships*. Chapman & Hall, London, 1998. 295-303.
- 55 Bouucki H. Evolution und Phylogenetisches system der Chilopoda (M adibulata, Tracheata). *Abhandl Berhandl Naturwiss Ver Hamburg*, 1996, 35: 95226.
- 56 Strausfeld N J. Crustacean-insect relationships; the use of brain characters to derive phylogeny amongst segmented invertebrates. *Brain Behav Evol*, 1998, 52: 186206.
- 57 Crouau Y. Mechanosensitive cells of Hexapods crustaceans and myriapods setae; a comparison under phylogenetic aspects. *Ann Soc Entomol Fr*, 2001, 37: 233242.

(责任编辑: 邓大玉)