

蜉蝣稚虫形态多样性及其适应性变化*

周长发^① 郑乐怡^② 周开亚^①

(^①南京师范大学生命科学学院遗传资源研究所 南京 210097; ^②南开大学生物学系 天津 300071)

摘要: 根据蜉蝣稚虫的生活环境,可简单地将其分为静水区种类和流水区种类。静水区种类可生活于水体中、底质表面和底质中三种不同的小栖境,流水区种类可生活于水体中、底质表面和底质缝隙间三类小栖境。形态各异的不同种类蜉蝣稚虫生活不同的小环境,表明种类演化和形态变化与环境有密切关系。

关键词: 蜉蝣;稚虫;形态;栖境

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2003)06-81-05

Morphological Diversity of Mayfly Nymphs and its Adaptive Derivation

ZHOU Chang-Fa^① ZHENG Le-Yi^② ZHOU Kai-Ya^①

(^①Institute of Genetic Resources, College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210097;

^②Department of Biology, Nankai University, Tianjin 300071, China)

Abstract: Mayfly nymphs can be divided into lentic and lotic groups. Lentic nymphs can live freely in the water, amid the slit and bury themselves in the stream bed. Lotic nymphs can be found in the water current, adhering to the substrate, inhabiting aquatic vegetation or hiding under stones. Different kinds of mayfly nymphs with diverse morphology prefer different aquatic habitats. This indicates that there is a close relationship between species divergence, nymphal morphology derivation and microhabitat.

Key words: Mayfly; Nymph; Morphology; Habitat

蜉蝣是一类水生昆虫,具有一系列独特的形态特征,很早就引起了人类的注意,如我国的《诗经》中对它就有记载。我国已知蜉蝣种类超过 250 种,除台湾省外,绝大部分仅认知成虫^[9]。近年来,我国蜉蝣稚虫种类的调查以及与环境关系的研究有一定程度的开展^[5],但十分不够。

蜉蝣生活史包括四个阶段,即卵、稚虫、亚成虫和成虫,稚虫生活期最长^[2, 3, 6];在实际工作中,稚虫最容易采到,应用也最广^[3, 4]。与成虫相比,稚虫的外部形态表现得更为多样,大小从几毫米到几厘米不等。由于蜉蝣稚虫在多种水体中都能生活,故在分类和水质监测工作中经常用到^[5]。因此,了解蜉蝣稚虫的形态与主要生活习性以及生活环境之间的关系是十分必要的。笔者根据有关文献(主要为文献 4 和 6),结合采集经验,在此做一简介。

1 蜉蝣稚虫一般形态

1.1 体制 蜉蝣稚虫有两种比较特化的体制:扁平型和鱼型。前者以扁蜉科(Heptageniidae)为代表,虫体扁平,即虫体宽度远大于身体的背腹厚度。胸部的足一般较为宽扁,足的关节转变成前后向,即足一般只能前后运动而不能上下运动,活动时身体腹面与底质不分开,在自然状态下,一般不游泳或游泳能力不强。尾丝上的毛一般散生或环生(图 5)。鱼型体制以短丝蜉科(Siphonuridae)(图 1)、等蜉科(Isonychiidae)(图 4)以及部

* 国家自然科学基金资助项目(No. 30130040),国家自然科学基金特殊学科点人才培养基金(昆虫分类学)资助项目(No. 108)和南京师范大学博士后研究资助金共同资助;

第一作者介绍 周长发,男,31岁,博士;主要从事蜉蝣目系统学研究;E-mail: cfzhu@eyou.com.

收稿日期:2002-12-26,修回日期:2003-05-10

分四节蜉科(Baetidae)稚虫为代表。这类蜉的虫体背腹厚度大于虫体的宽度。运动时的体态类似小鱼,身体呈流线型,足一般细长,中尾丝的两侧和尾须的内侧密生长细毛,相邻的细毛交错成网状,使尾丝具有桨的作用。这类蜉一般可用胸足自由地抓握水中的底质或水生植物,游泳迅速。其它蜉的体制处于这两种之间。

1.2 头部 蜉稚虫触角的长度在不同科中变化较大,形态从光滑无毛至密生细毛不等。复眼和单眼变化较小,但细蜉科(Caenidae)中一些种类的单眼表面突出呈棘刺状。另外,唇基、额都可能突出,头顶可能具有各种瘤突和角突。

蜉稚虫的口器是典型的咀嚼式口器,各部分都可能变化,有些变化还很显著。其中以上颚突出呈牙状最为常见。捕食性种类上颚的切齿部分往往发达,而滤食性的种类磨齿部分一般比较发达。

1.3 胸部 蜉后胸被前翅芽覆盖,背面观不能看见。胸部1~2对翅芽。足的变化较大。蜉总科主要营穴居性生活,足为挖掘足。这种足的腿节和胫节非常粗大,胫节的前侧角突出,爪较小。扁蜉科稚虫足的腿节宽扁,具细毛。

1.4 腹部 腹部最引人注目的特征是鳃的多样性。鳃的着生位置、对数、大小、形态等各方面都可能变化。腹部背板常具各种不同的刺突和隆起。有些种类腹节背板的侧后角强烈突出并向背方延伸。

蜉尾丝的形状多种多样。在活动能力较小的种类中,尾丝各节相对较长而细弱,节上不具毛,只在两节的连接处具稀疏的毛。而游泳能力较强的种类往往中尾丝两侧密生细毛,尾须的内侧长有细毛,相邻的细毛交织成网状而使尾丝具桨的功能,在游泳时产生动力(图1,4)。

2 蜉稚虫的栖境

为方便起见,可将水环境分成两类,一类为静水区,一类为流水区。静水区以湖泊和池塘为代表。进一步可以将静水区光补偿深度以上的区域分成三类,分别为静水水体中、底质表面以及底质中。每类小生境中都有不同的蜉生活。

流水区以溪流和小河为代表,这一栖境也可以分成三类,分别为流水水体中、流水区底质表面及底质缝隙间。

以上6类栖境及其中的典型蜉类型列于表1。

表1 不同栖境中典型蜉类型及其形态和食性^[4,6]

环境类型	生活区域	生活类型	主要特征	代表种类	典型食性
静水区	静水水体中	自由型	体呈流线形,尾桨状	短丝蜉科 四节蜉科	捕食性 撕食性
	近底泥沙碎屑中	陷生型	体扁,体暗多毛,尾细少毛	细蜉科 新蜉科 小蜉科 毛蜉科	滤食性 撕食性
	底质中	穴居型	体圆柱形,黄色多毛,挖掘足	蜉总科	滤食性
流水区	流水水体中	自由型	体呈流线形,尾桨状,多毛	等蜉科 短丝蜉科 四节蜉科 细囊蜉科	滤食性 捕食性
	流水底质表面	贴生型	体扁多毛	扁蜉科 细囊蜉科	滤食性 刮食性
	底质缝隙间	栖居型	体坚硬多刺或色斑驳	小蜉科 河花蜉科	撕食性 滤食性

3 各种栖境中的典型蜉类型

以下对上述6种生活类型逐一进行较详细的说明,并图示我国有分布的典型代表种类。

3.1 静水水体中的自由生活型 这种类型的蜉有较大的复眼、较发达的运动肌肉和尾。身体呈流线型,

腹部的鳃为膜质片状,单枚或两枚;中尾丝的两侧以及尾丝近体侧密生细毛而使尾丝与鳃一起击水产生游泳时的动力,也能很好地控制方向。爪一般较细长。当不游泳时,腹部的鳃往往仍然抖动。游泳时足位于腹部并向后沿身体轴放置,静止时足伸展,能抓握住水中植物。以水生的摇蚊和蚊的幼虫为食,也取食水生

植物。杂食性的居多。这种类型的典型代表为短丝蜉属(*Siphonurus*) (图1)、二翅蜉属(*Cloeon*)等。

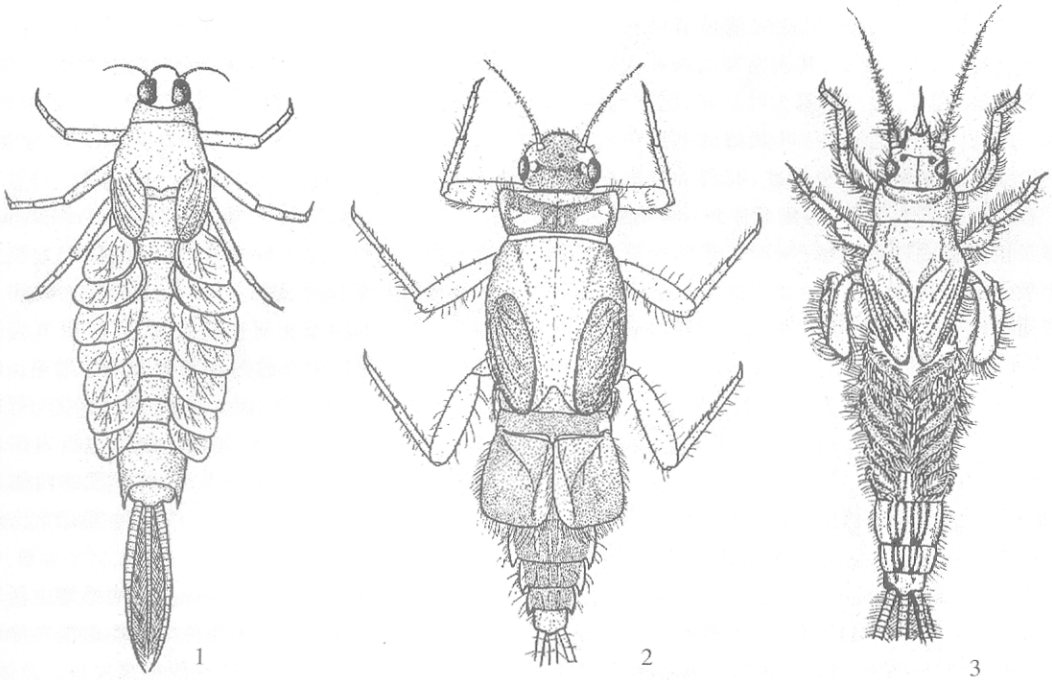


图1~3 静水区蜉蝣稚虫典型代表

1. 短丝蜉属一种(*Siphonurus* sp.) (短丝蜉科 Siphonuridae); 2. 黑斑细蜉(*Caenis nigropunctata*) (细蜉科 Caenidae); 3. 蜉蝣属一种(*Ephemera* sp.) (蜉蝣科 Ephemeridae)

3.2 静水水体底质表面陷生型 这些蜉蝣一般运动性不强,身体各部分的活动能力不大或活动不灵敏,游泳能力不强,采集时要底质泥沙中寻找,并且要有足够的耐心和细心。身体表面一般具毛,身体一般扁平,腹部的某一对鳃显著扩大而盖住其后的鳃,形成鳃盖。鳃盖在生活时不停地向上抬起,以便于呼吸。鳃盖的边缘往往密生细毛,可以清洁进入鳃盖内的水。尾丝只具有稀疏的环生细毛。生活时陷在靠近水边的泥沙和枯枝落叶的碎屑中,很难发现。个体较小,体色一般为单一的浅白色或浅褐色。少数种类体表具各种瘤突。足向侧方伸展,身体表面常粘附各种泥沙和碎屑。在水中滤食植物或动物碎屑。这一类型的典型代表为细蜉属(*Caenis*) (图2)、小河蜉属(*Potomanthellus*)。

3.3 静水区底质中的穴居型 体色一般较淡,体表常具有程度不一的金黄色细毛;头较窄小,额突明显,前缘常分叉;触角的节间常具细毛;上颚牙明显突出于头部前缘,其基部密生细毛;足为挖掘足,位于胸部腹面;腹部的鳃除第1对外,分为两枚,每枚又分为两叉状,缘部呈缨毛状,生活时位于体背,有规律地由前向后运动而整体呈现波动性,能有效地使水在洞穴中流动,以利

于滤食。一般生活于沙质或泥质的底质中以逃避敌害。上颚牙用于挖掘时掀起泥土。当这些稚虫从洞中被赶出后,它们立即又进行挖掘新的洞穴。具强烈的避光性。有较好的游泳能力,游泳时腹部上下弯曲呈波动形行进。滤食水中碎屑。代表种类为蜉蝣属(*Ephemera*) (图3)和埃蜉属(*Ephoron*)。

3.4 流水区自由生活型 身体苗条,流线型,色彩艳丽。口器各部分密生细毛,触角一般较长。尾桨式。活动迅速,游泳能力强,有趋光性。生活时一般用中后足扒在底质表面,身体略向下倾斜,前足向侧前方伸展,腹部的鳃向外摊开,尾上下击水。

前足密生长细毛。这些细毛在前足前缘排列成两行,在细毛之间又夹杂着粗刺。细毛的表面又具有微毛,微毛的顶端呈钩状,相邻的细毛上的微毛相互粘合而使细毛与细毛紧密结合在一起。因此就组成一个筛状的结构。生活时前足前缘上的细毛呈一定角度向前伸展,水流由前向后流动,依靠细毛能有效地过滤水中的碎屑状食物^[7,8]。代表种类有等蜉属(*Isonychia*) (图4)、突唇蜉属(*Clypeocaenis*)。

3.5 流水区底质表面贴生型 身体一般为浅绿色至褐

色。身体扁平,头部非常宽扁。上颚的外侧一般具细毛,下颚须的端部具刷状毛,下唇须表面也具浓密的刷状毛。足的关节呈前后型,因此只能前后向移动。各足的腿节宽扁,胫跗节细长,其表面和后缘往往密生细毛。腹部的鳃侧位。背方的鳃为叶片状,肥厚;腹方的丝状鳃一般位于身体背面,从叶状鳃的基部伸出。各鳃的叶状部分互相叠合成吸盘状,有利于吸附在底质表面。有些种类第1和第7对鳃延伸到身体的腹方,左右两鳃互相接触或接近接触,从而使腹部的鳃整个形成一个吸盘状结构(图5)。尾丝上的毛一般较稀疏环生于节间。避光性。刮食石块表面的藻类等食物。能游泳,游泳时主要靠鳃击水。生活状态时可以看到鳃不停地抖动。代表种类为扁蜉科,其中以扁蜉属(*Heptagenia*)、高翔蜉属(*Epeorus*) (图5)、溪蜉属(*Rhithrogena*)最典型。

3.6 流水区底质缝隙栖居型 这种环境中蜉蝣主要有两类。一类生活于流水区的水生植物和枯枝落叶中,一类生活于石块的缝隙中。

生活于水生植物和枯枝落叶中的蜉蝣身体表面往往具各种瘤突或刺,体壁坚硬。腹部背板往往具刺突或脊突。尾丝上常有各种刺。第1对鳃退化,第2或2~3对鳃往往消失。鳃位于身体背面,背方的鳃膜质片状,腹方的鳃分成许多片状小叶。有些种类腹部背板

的刺突很大,背板中央强烈隆起,两侧的鳃位于一个腔隙中。生活时一般紧紧抓住水生植物,活动缓慢,采集时常需静候从水生植物中爬出。受到骚扰时,有时将腹部末几节和尾丝向上翻起朝前,然后放直再翻起。游泳时同样如此,整个动作类似蝎子。以撕食性为主。代表种类有小蜉科(*Ephemerelellidae*)的弯握蜉属(*Drunella*)、锯形蜉属(*Serratella*) (图7)等。

生活于石块缝隙中的以河花蜉科(*Potamanthidae*)的种类为代表^[1]。这类蜉蝣身体一般扁平,为浅黄色至棕红色。上颚具明显的上颚牙,上颚牙上往往具齿和细毛。各足的腿节相对比较宽扁,而胫跗节为细长的圆柱形。前足胫跗节的内缘和背方密生细毛。腹部的鳃侧位,第1对鳃退化,而2~7对鳃的形状与蜉蝣总科的非常类似,但位于身体侧面。腹部背板表面具各种斑纹。尾丝的基部和端部光滑,而中段的两侧具有细毛。游泳动力较强,滤食性。代表种类有尤氏红纹蜉(*Rhoenanthus youi*) (图6)。

以上的分类并不严格。每一类的蜉蝣生活环境也非一成不变。其中流水区的种类往往也能在静水区发现,但静水区种类在流水区一般很难发现。总体而言,上述每一类型所选择的栖境仍较严格,在每一种生境中,其代表种类发现概率常是最高的。

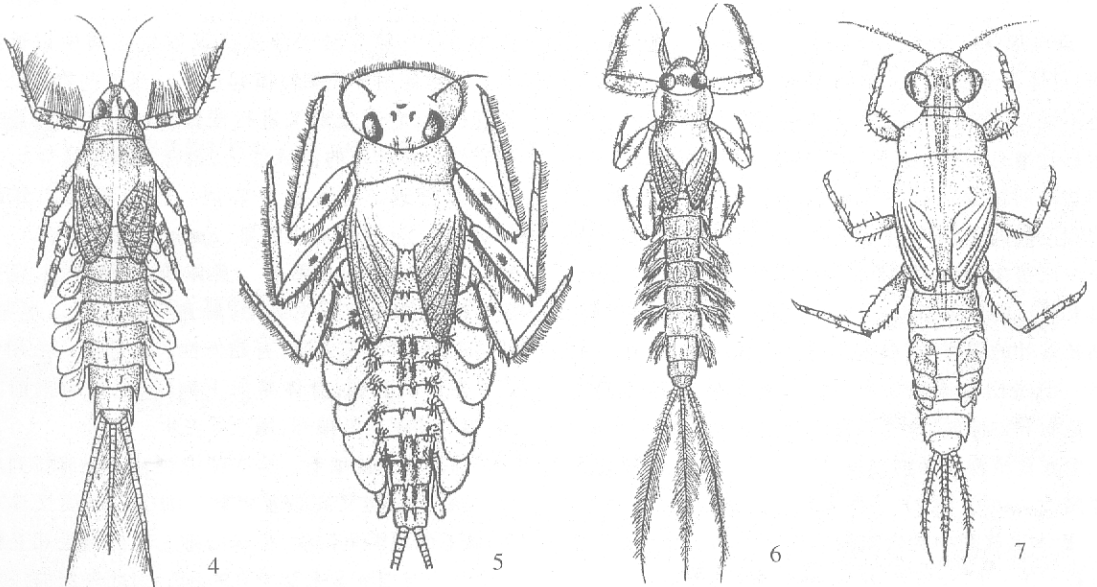


图4~7 流水区蜉蝣稚虫典型代表

4. 江西等蜉(*Isonychia kiangsiensis*) (等蜉科 *Isonychiidae*); 5. 何氏高翔蜉(*Epeorus herklotsi*) (扁蜉科 *Heptageniidae*);
6. 尤氏红纹蜉(*Rhoenanthus youi*) (河花蜉科 *Potamanthidae*); 7. 红锯形蜉(*Serratella rufa*) (小蜉科 *Ephemerelellidae*)

4 了解蜉蝣稚虫形态与相关栖境的意义

与成虫相比,蜉蝣稚虫的外部形态表现出更加丰富的多样性。这些多样的形态为分类鉴定提供了非常有用的素材。在一些成虫形态变化不大的类群中,如四节蜉科、细蜉科、小蜉科以及河花蜉科,不同种间稚虫的比较对于种类的鉴别常常是非常有效的。

通过对每种生境中代表种类外部形态的了解,根据蜉蝣的外部形态,就可以大体推断出它的生活环境和食性。

由于各种蜉蝣有相对严格的栖境选择,在采集过程中,为了提高采集效率,应该尽可能多地在不同的水生小环境中进行采集取样。同时,要针对各种蜉蝣具有不同的活动能力采取不同的采集方法和技巧。对于那些生活隐蔽且活动能力不强的种类,在采集取样过程中,要有足够的耐心和时间等待它们从隐蔽处出来。而对活动能力非常强的种类,一般很难轻易采到,需要选择拖网或网箱等必要的专门工具和进行相对多次的采集。

由于蜉蝣稚虫形态存在着多样性,可以推知蜉蝣稚虫存在着一定的可塑性,即在自然选择作用下,来自同一祖先的不同支系其稚虫形态可能出现一定的多样性,如细蜉科的稚虫就有三种主要的形态:前足具长毛型、单眼棘刺型和普通型。如果来自不同祖先的若干支系选择同一个生活环境,它们在外形形态上有可能表现出高度的一致性 or 趋同性。因此,在重建系统发育关系时,稚虫特征的选择应该十分谨慎小心。

由于不同蜉蝣种类及其外部形态与它们的水生生小环境和生活习性有密切的关系,因此,蜉蝣稚虫在水质监测中得到广泛应用。

参 考 文 献

- [1] Bae Y J, McCafferty W P. Microhabitat of *Anisoptamus verticis* (Ephemeroptera: Potamanthidae). *Hydrobiologia*, 1994, 288: 65 ~ 78.
- [2] Brittain J E. The Biology of mayflies. *Ann Rev Entomol*, 1982, 27: 119 ~ 147.
- [3] Edmunds G F Jr, Allen R K. The Significance of nymphal stages in the study of Ephemeroptera. *Ann Entomol Soc Am*, 1966, 59: 300 ~ 303.
- [4] Edmunds G F Jr, Jensen S L, Berner L. The Mayflies of North and Central America. University of Minnesota Press, Minneapolis, USA, 1976. 330.
- [5] Gui Hong. Chapter 10: Ephemeroptera. In: Morse J C, Yang L F, Tian L X eds. Aquatic Insects of China Useful for Monitoring Water Quality. Nanjing: Hohai University Press, China. 1994. 117 ~ 134.
- [6] Needham J G, Traver J R, Hsu Y C. The biology of mayflies, with a systematic account of North American species. New York: Comstock Publ, 1935. 759.
- [7] Wallace J B, Merritt R W. Filter-feeding ecology of aquatic insects. *Ann Rev Entomol*, 1980, 25: 103 ~ 132.
- [8] Wallace J B, O' Hop J. Fine particle suspension-feeding capabilities of *Isonychia* spp. (Ephemeroptera: Siphonuridae). *Ann Entomol Soc Am*, 1979, 72: 353 ~ 357.
- [9] 尤大寿, 归鸿. 中国经济昆虫志(第48册) 蜉蝣目. 北京: 科学出版社, 1995. 152.