**环境昆虫学报** 2022，44（3）：617－625
*Journal of Environmental Entomology*
http：//hjkcxb. alljournals. net
doi：10. 3969/j. issn. 1674－0858. 2022. 03. 12

**赖泽豪，杨强，师超凡，任东. 纺足目昆虫研究进展[J]. 环境昆虫学报，2022，44（3）：617－625.**

# 纺足目昆虫研究进展

**赖泽豪[1]，杨　强[1*]，师超凡[2]，任　东[3]**
（1. 广州大学生命科学学院，广州 510006；2. 中山大学地球科学与工程学院，广州 510275；3. 首都师范大学生命科学学院，北京 100048）

**摘要：纺足目昆虫又被称为足丝蚁，因为其具有独特的纺丝习性而被人所熟知；纺足目是昆虫纲中一个较小的类群，目前只有400余种被描述。本文简述了足丝蚁的形态特征和生物学特性；回顾了足丝蚁现生类群与化石研究历史及进展，概述了近年来足丝蚁的系统发育学研究进展，并提出研究该类群有待解决的问题，展望了纺足目未来的研究方向。**

**关键词：足丝蚁；纺丝；分类；系统发育**
**中图分类号：**Q968.1；S433　　**文献标识码：**A　　**文章编号：**1674－0858（2022）03－0617－09

## Research progress of webspinners (Insecta: Embioptera)

LAI Ze-Hao[1], YANG Qiang[1*], SHI Chao-Fan[2], REN Dong[3] (1. School of Life Sciences, Guangzhou University, Guangzhou 510006, China; 2. School of Earth Sciences and Engineering, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China; 3. College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing, 100048, China)

**Abstract:** Embioptera is commonly known as webspinners attributing to their unique spinning habits. Embioptera is a small order of Insecta, and only 400 species have been described. The history and progress of taxonomic research of extant webspinners and fossil webspinners were reviewed in this paper. Morphological and biological characteristics of webspinners were described and the latest phylogenic study were summarized. The unresolved questions of the group need to be focused on in the future study were proposed.

**Key words:** Webspinners; spinning; taxonomy; phylogeny

## 1　纺足目概述

纺足目（Insecta: Embioptera/Embiidina/Embiodea）是昆虫纲多新翅类中一个种群数量较为小的类群，属于渐变态类昆虫，在全球范围内广泛分布（Ross，1991）；纺足目在国内又被称为足丝蚁，因为它们可以通过前足上膨大的第一跗节分泌纺丝；最终通过丝编织的产物为丝廊，也是足丝蚁主要生活栖息的地方。据估计足丝蚁可能有1 500余种（Ross，1991），迄今只鉴定描述了400余现生种，归类为13科88属（表1）（Edgerly，2018）；而化石纺足目昆虫目前已发表9科14属16种（表2）（Cockerell，1908，1919；Ross，1956，2003b；Szumik，1994；Engel and Grimaldi，2006；Huang and Nel，2009；Engel *et al.*，2011，2016；Cui *et al.*，2020）。足丝蚁这一称呼也许会让人认为这个类群属于膜翅目蚁科；在英语

**基金项目：**国家自然科学基金（32070425，42072012）
**作者简介：**赖泽豪，男，1996年生，硕士研究生，研究方向为纺足目昆虫分类与系统演化，E－mail：724187572@qq.com
[*] **通讯作者** Author for correspondence：杨强，博士，副教授，主要研究方向为昆虫分类与系统演化，E－mail：yq11_1984@126.com
**收稿日期** Received：2021－03－01；**接受日期** Accepted：2021－03－31

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

的名称中 webspinner 也容易让人误以为是蜘蛛中的一类（Edgerly，2018），但是这并不妨碍足丝蚁在昆虫纲中作为一个单系类群存在。

表 1 纺足目现生类群已发表科属种数量表（更新自 Edgerly，2018）

Table 1 Number of extant genera and species in families of Embioptera (update from Edgerly, 2018)

| 科名 Family name | 属数量 Number of genera | 种数量 Number of species |
|---|---|---|
| Andesembiidae Ross 2003 | 2 | 7 |
| Anisembiidae Davis 1940 | 23 | 107 |
| Archembiidae Ross 2001 | 2 | 12 |
| Australembiidae Ross 1963 | 1 | 18 |
| Clothodidae Enderlein 1909 | 4 | 16 |
| Embiidae Burmeister 1839 | 23 | 88 |
| Embonychidae Navás 1917 | 1 | 1 |
| Notoligotomidae Davis 1940 | 2 | 3 |
| Ptilocerembiidae Miller and Edgerly 2012 | 1 | 5 |
| Oligotomidae Enderlein 1909 | 6 | 47 |
| Paedembiidae Ross 2006 | 2 | 2 |
| Scelembiidae Ross 2001 | 16 | 49 |
| Teratembiidae Krauss 1911 | 5 | 49 |

## 2 纺足目形态特征和生物学

### 2.1 纺足目形态特征

与昆虫纲中其他类群相比，纺足目整体形态及身体内部结构没有太多特化（Lacombe，1971）；尽管足丝蚁间的体型，颜色各不相同，但是它们整体形态却没有太多变化（图 1），这也是与其他目略微不同的特征（Edgerly，2020）。也由于体态的相对一致，足丝蚁中雌性成虫在分类学上并没有完善的分类方法，即使在科级阶元也是如此（Edgerly，2020），比如 Ross（1987）中，对于 Clothodidae 雌性成虫的鉴定会写到“雌性，没有独特的科级阶元特征”，而在关于琥珀化石的特征描述中也会写到“雌性，不清楚”。

足丝蚁头部通常呈椭圆形（图 2），无单眼，具复眼；雄性复眼在不同的科中大小有差异，发育与翅的存在相关，由于雄性成虫会在丝廊外活动，因此其复眼会较小，但是在一些夜间出没及躯体部分褪色的类群中，复眼则较大且膨大（Ross，2000）；在整个纺足目中雌性以及若虫的复眼都非常小，因为它们主要栖息在几乎完全封闭的丝廊中，活动更多地通过触觉而不是视觉来引导（Ross，2000）。触角线状，鞭节最多有 32 节，最少有 11 节，这可能与体型的大小相关（Ross，2000）；部分属种的触角鞭节末尾几节会出现褪

表 2 纺足目化石类群已描述列表

Table 2 A list of known fossil species in Embioptera

| 纺足目 Embioptera | 地质年代 Geological age | 分布 Distribution |
|---|---|---|
| **Anisembiidae** | | |
| *Glyphembia amberica* Ross，2003b | Miocene（Burdigalian） | Dominican Republic |
| *Glyphembia vetehae* Ross，2003b | Miocene（Burdigalian） | Dominican Republic |
| *Poinarembia rota* Ross，2003b | Miocene（Burdigalian） | Dominican Republic |
| **Clothodidae** | | |
| *Atmetoclothoda orthotenes* Engel and Huang，2016 | Cretaceous | Myanmar |
| *Henoclothoda simplex* Cui and Engel，2020 | Cretaceous | Myanmar |
| *Gnethoda symmetrica* Cui and Engel，2020 | Cretaceous | Myanmar |
| *Gnethoda ancyla* Cui and Engel，2020 | Cretaceous | Myanmar |
| **“Embiidae”** | | |
| *Electroembia antiqua*（Pictet，1854） | Eocene（Lutetian） | Baltic |
| *“Embia” florissantensis* Cockerell，1908 | Eocene-Oligocene | Colorado |

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

续表 2 Continued table 2

| 纺足目 Embioptera | 地质年代 Geological age | 分布 Distribution |
|---|---|---|
| **Notoligotomidae: Burmitembiinae** | | |
| *Burmitembia venosa* Cockerell, 1919 | Cretaceous (Albian) | Myanmar |
| **Oligotomidae** | | |
| *Litoclostes delicatus* Engel and Huang, 2016 | Cretaceous | Myanmar |
| **Pachylembiidae: Sorellembiinae** | | |
| *Sorellembia estherae* Engel and Grimaldi, 2006 | Cretaceous (Albian) | Myanmar |
| **Scelembiidae** | | |
| *Kumarembia hurleyi* Engel, 2011 | Eocene (Ypresian) | India |
| **Teratembiidae** | | |
| *Oligembia vetusta* Szumik, 1994 | Miocene (Burdigalian) | Dominican Republic |
| **Sinembiidae** | | |
| *Juraembia ningchengensis* Huang and Nel, 2009 | Jurassic | China, Inner Mongolia |
| *Sinembia rossi* Huang and Nel, 2009 | Jurassic | China, Inner Mongolia |

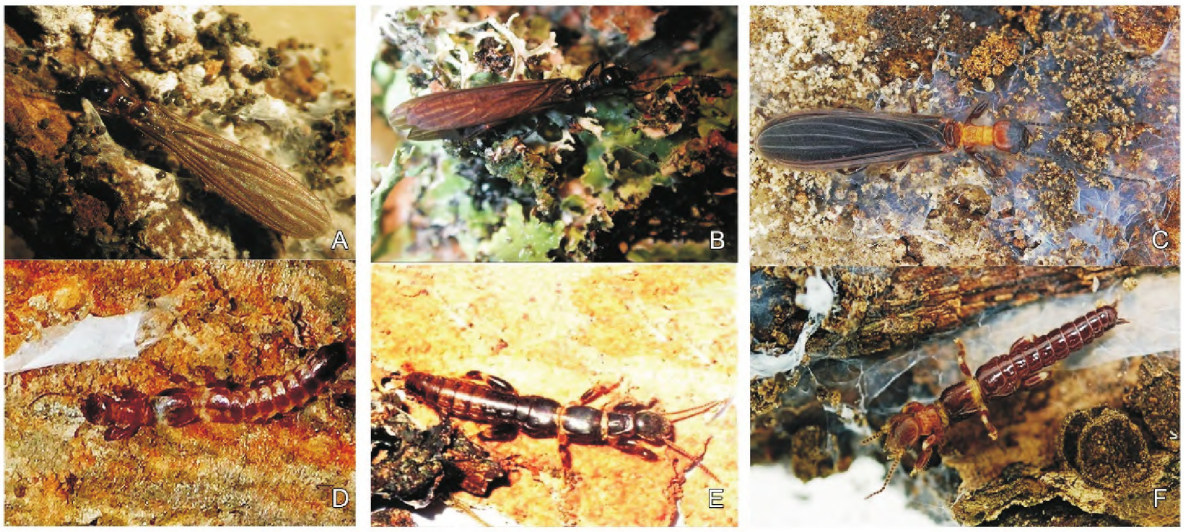



**图 1　纺足目成虫雌性及雄性典型形态特征**

Fig. 1　Adult Embioptera illustrating morphological uniformity of females and typical male traits

**注：** A，*Dachtylembia siamensis* (Teratembiidae) **雄性**；B，*Ptilocerembia thaidina* (Ptilocerembiidae) **雄性**；C，*Aposthonia borneensis* (Oligotomidae) **雄性**；D，*D. siamensis* **雌性**；E，*P. thaidina* **雌性**；F，*A. borneensi* **雌性**（**引自** Poolprasert, 2014; Poolprasert and Edgerly, 2014; Lucañas and Lit, 2018）。Note: A, male of *Dachtylembia siamensis* (Teratembiidae); B, male of *Ptilocerembia thaidina* (Ptilocerembiidae); C, male of *Aposthonia borneensi* (Oligotomidae); D, female of *D. siamensis*; E, female of *P. thaidina*; F, female of *A. borneensi* (From Poolprasert, 2014; Poolprasert and Edgerly, 2014; Lucañas and Lit, 2018).

**色如** *Clothoda tocantinensis*，**琥珀标本中也发现有相似的情况如** *Litoclostes delicatus* Engel and Huang (Engel *et al.*, 2016) **以及** *Gnethoda ancyla* Cui and Engel (Cui *et al.*, 2020)；**而也有一部份的属如** *Archembia* Ross，**只有雌性的触角末端为白色** (Ross, 2000)。**足丝蚁口器为咀嚼式，雌性成虫与若虫的颚通常大且粗壮，左右不对称** (Ross, 2000)；**雄性成虫的颚形态更具多样化，功能上在**

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

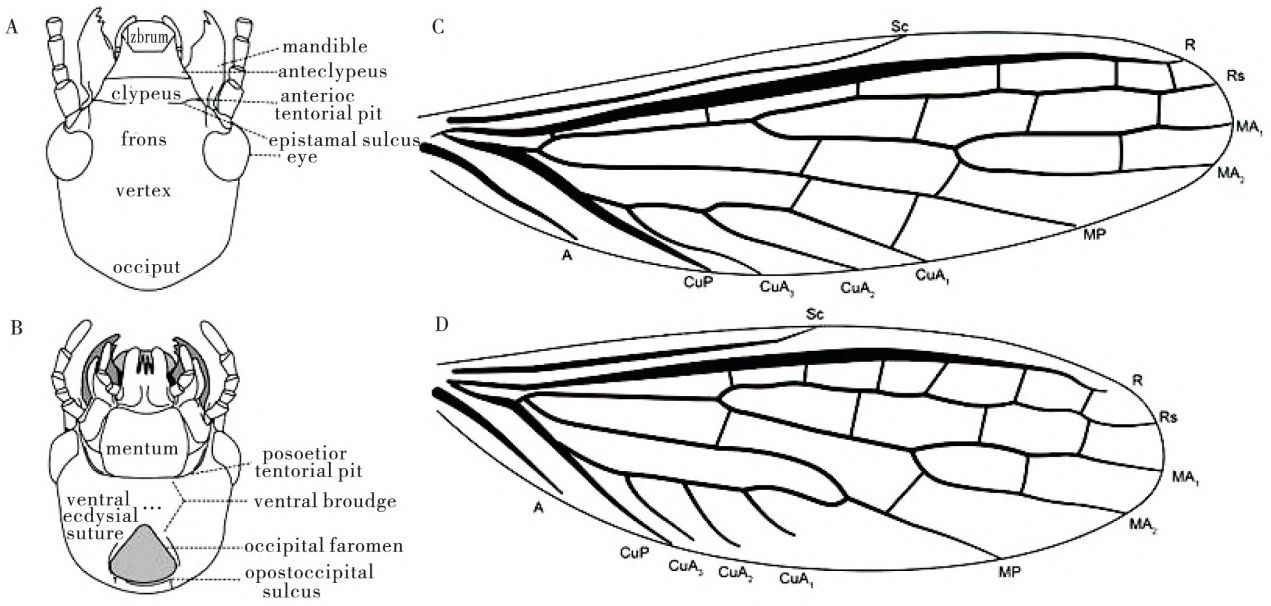



**图 2 纺足目雄性成虫典型头部特征及翅脉脉序**

Fig. 2 General structure of head of Embioptera adult male and venation of wing

**注：** A，**雄性成虫头部背面特征**；B，**雄性成虫头部腹面特征**；C，*Clothoda longicauda*（Clothodidae）**前翅翅脉脉序**；D，*C. longicauda* **后翅翅脉脉序**（**仿** Ross，2000）。Note：A，dorsal view of General structure of head of Embioptera adult male；B，ventral view of General structure of head of Embioptera adult male；C，forewing venation of *Clothoda longicauda*（Clothodidae）；D，hind wing venation of *C. longicauda*（From Ross，2000）.

**交配时通过颚抓紧雌性，鉴于大多数的雄性足丝蚁在蜕变为成虫后便不再进食，因此颚可以被认为是雄性足丝蚁的第二性征**（Edgerly，2018）。

**足丝蚁的翅的脉序相对简单**（**图** 2），Sc **通常在翅上边缘三分之一处终止，大多数属种** R **在翅前缘顶端终止，且有不同程度的下凹，**Rs **在翅前缘顶端附近终止；** MA **在部分的属种中会分叉，如** *Chromatoclothoda*（Clothodidae）；MP **在翅前缘下部终止；** CuA，CuP **在大部分属种中简单，不分叉在翅下边缘终止，**A **简单，在靠近翅基部处的翅下边缘终止。**

**腹节有** 9 **节，较为修长，长度通常与头部加胸部等长；腹节背部都有明显的背板，共有**10 **块，腹面则具有** 9 **块腹板；雄性成虫中，其第九腹板**（Hypandrium，H）**会发展成为一个小内叶**（Hypandrium processes，HP）；**第十背板则在不同科表现的特征有所不同，如** Notoligotomidae，Ptilocerembiidae **第十背板完全纵向分裂，而在** Scelembiidae **中第十背板近乎完全分裂；或者是如** Oligotomidae **几乎不分裂。在尾须上，**Clothodidae **以及** Paedembiidae **尾须对称或者亚对称；也有的如** Notoligotomidae，Ptilocerembiidae **左侧尾须两节融合在一起；也有的左侧两节尾须融合且弯曲如** Embonychidae。

## 2.2 生物学

**纺足目具有原始的社会行为；大部分群居性生活，没有攻击性**（Edgerly，2018）。**雌性成虫表现出对卵和若虫的亲代抚育行为，并且经常与其他成年雌虫和若虫生活在一起，在潮湿的热带地区可以覆盖整个树木基地，或者生活在干燥气候地区的地面上成团的枯叶中**（Edgerly，1997；Edgerly *et al.*，2002）。**亲代抚育从对虫卵的保护开始，但是同物种间的亲代抚育行为有差异，足丝蚁可以简单地把成组的虫卵缝合在丝廊中如** *Notoligotoma hardyi*，**或将部分卵埋在它们在树皮上咀嚼成的凹槽中如** *Metoligotoma*（Miller and Edgerly，2008），**也有用收集的材料和厚厚的丝覆盖它们，同时还会守护在身边防止其他一些寄生昆虫寄生在卵中**（**如** *Antipaluria urichi*）。**有研究发现雌性成虫在保护自己的卵时具有极强的领土意识和攻击性，当捕食者靠近栖息地时，至少会发出** 3 **种不同的振动信号，捕食者通常会被这种信号吓退**（Dejan，2013）。**这种亲代抚育的护卵行为在大多数足丝蚁中都有发现，但也有例外，**

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

*Saussurembia calypso* 除了用丝覆盖卵外，通常只将卵埋在树皮的凹槽中，并不会专门去保护卵（Edgerly *et al.*，2007）。

当卵孵化后，雌性成虫开始分泌大量的丝使刚孵化的若虫受益，在雌性成虫的丝廊下共同享受保护，并使得若虫可以更快速的成长（Edgerly，1988；Edgerly *et al.*，2006）；在一些类群中雌性成虫还会主动为若虫提供食物如 *Embia ramburi* 和 *Oligotoma nigra*（Friederichs，1934；LeDoux，1958）；Friederichs 曾把这两个类群饲养在实验室中，发现 *O. nigra* 的雌性成虫虽然可以与第二代后代共同生活，但并没有展现出类似白蚁，蚂蚁 *Pheidole megacephala* Fabricius 或蜜蜂那种比较完整的真社会行为（Friederichs，1934）。

通常具翅的雄性成虫寿命较短，在最后两个龄期不进食（Ross，2000）；不同类群具翅的雄性成虫会在不同的时间往外扩散，深色类群会在白天扩散，浅色类群一般会在夜晚扩散，扩散后再找到雌性成虫交配后便会死亡。纺足目雄性触角上有刚毛，而雌性触角上没有，因此有学者认为，雄性成虫是通过触角上的刚毛上的化学感受器接收信息素或化学信号来定位处于交配期的雌性（Edgerly，2018）。

## 3　纺足目研究简史

### 3.1　现生纺足目研究简史

Hagen（1862；1885）最先对足丝蚁展开分类及鉴定；起初足丝蚁并没有被归类到目级阶元中，而被认为是脉翅总目下的一个数量不到 20 个种的小类群（Hagen，1885）。直到 20 世纪初，Enderlein（1903；1909；1912）对这个类群进行重新修订，足丝蚁才被单独划分出来，建立了纺足目；Krauss（1911）发现并描述了许多新种。

纺足目建立至今，不断的有学者对这个目的系统分类进行补充修订（表 3），其中 Ross（1970）做了大量工作；并将纺足目分为 4 个亚目 Embioptera，Suborder A，B，C；14 个科：Clothodidae，Embiidae，Notoligotomidae，Embonychidae，Anisembiidae，Andesembiidae，Australembiidae，Oligotomidae，Teratembiidae 和 Family A ~ E；8个亚科：Archembiinae，Scelembiinae，Microembiinae，Embiinae，Pachylembiinae 以及 Subfamily D ~ F（Ross，1970；2001；2003a；2003b）；在其分类方法中，存在很多他自己所设想的亚目以及科，这些科用字母来表示；但是到现在只有小部分的设想被证实（Ross，1970；2006；2007）。

过去对于纺足目的分类通常是基于形态学上的差异以及各学者对类群的自我理解上所建立的，随着技术手段的发展，Szumik（1996；2004；2008）结合生物信息学的方法构建了纺足目系统发育树，并对纺足目的分类鉴定重新进行了一定的修订。近几年，Miller（2012）通过大量 DNA 数据以及系统发育分析方法，再一次将纺足目的分类系统进行补充，目前现生类群共有 13 科 88 属。

### 3.2　化石纺足目研究简史

尽管最初纺足目的起源时间一直被认为是在二叠纪，但在二叠纪化石中没有找到确切的纺足目证据。Tillyard（1937）把一块来自堪萨斯州中部的早二叠纪昆虫化石归类到纺足目一个亚目 Protembiaria，之后 Davis（1940a；1940b）重新检视为 Protembioptera；两位学者都认为这是纺足目最早的化石代表，但 Carpenter（1950）重新鉴定标本后，证实了这些化石并不是纺足目类群的，因此把这些化石标本从纺足目中移除了。Martynova（1958）基于一块来自俄罗斯晚二叠纪的昆虫化石建立了纺足目中一个亚目 Sheimiodea；Carpenter（1976）和 Ross（2000）重新检视后否认了这一分类。Kukalová - Peck（1991）也曾把一块二叠纪的昆虫化石归为纺足目，然而没有一个单独的衍征可以证明该化石是属于纺足目类群的，因此 Engel（2006）认为该化石需要再重新鉴定。

在国内，虽然有数量庞大的印模化石标本，其中只有很少的标本能归类到纺足目中；曾有学者在山东山旺挖掘的化石鉴定为纺足目（Hong and Wang，1987），但是在后来被修订为飞蝇中的一类（张俊峰，1993）。目前在印模化石标本中只有两件采自内蒙古中侏罗纪的化石，*Sinembia rossi* 和 *Juraembia ningchengensis* 被鉴定为纺足目（Huang and Nel，2009），也是纺足目已知最古老的记录。这两个侏罗纪的雌性足丝蚁具有完整的前后翅，这在纺足目中是首次记录，在将来也需要通过对内蒙古的化石进行研究从而对纺足目类群这个重要特征进行更深入的研究。相较于印模标本，白垩纪缅甸琥珀和新生代琥珀标本中足丝蚁的研究更多一点。目前已经描述 14 块琥珀标本归类于 8 科

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

**表 3 纺足目分类系统对照**

**Table 3 Comparison of Embioptera classification systems**

| Davis (1940a) | Ross (1970; 2001; 2003a; 2003b) | Szumik (2004) | Miller (2012) |
|---|---|---|---|
| Order Embioptera | Order Embiidina | Order Embiodea | Order Embioptera |
| Suborder Protembioptera* | Suborder Embioptera | Family "Clothodidae" | Family Clothodidae' |
| Family Protembiidae* | Family Clothodidae | Suborder Neoembiodea | Family Australembiidae |
| Suborder Euembioptera | Family Embiidae | Family Sorellembiidae* | Family Anisembiidae |
| Family Clothodidae | Subfamily Archembiinae (A) | Family Anisembiidae | Family Andesembiidae |
| Family Oligembiidae | Subfamily Scelembiinae (B) | Subfamily Anisembiinae | Family Archembiidae |
| Family Teratembiidae | Subfamily Microembiinae (C) | Subfamily Scolembiinae | Family Notoligotomidae |
| Family Notoligotomidae | Subfamily Embiinae | Subfamily Aporembiinae | Subfamily Burmitembiina* |
| Family Anisembiidae | Subfamily D | Subfamily Chorisembiinae | Family Embiidae |
| Family Embiidae | Subfamily E | Subfamily Platyembiinae | Family Ptilocerembiidae |
| | Subfamily F | Subfamily Cryptembiinae | Family Scelembiidae |
| | Subfamily Pachylembiinae | Subfamily Chelicercinae | Family Teratembiidae |
| | Family Notoligotomidae | Family Andesembiidae | Family Oligotomidae |
| | Family Embonychidae | Family "Oligotomidae" | Family Embonychidae |
| | Family A | Family Teratembiidae | Family Paedembiidae |
| | Family B | Family Archembiidae | |
| | Family Andesembiidae (C) | Family "Embiidae" | |
| | Family Anisembiidae | Family Embonychidae | |
| | Suborder A | Family Notoligotomidae | |
| | Family Australembiidae | Subfamily Notoligotominae | |
| | Family D (Burmitembia) | Subfamily Burmitembiinae* | |
| | Suborder B | Subfamily Australembiinae | |
| | Family (Enveja) | | |
| | Suborder C | | |
| | Family Oligotomidae | | |
| | Family E | | |
| | Family Teratembiidae | | |

**注:** * **指灭绝类群**。Note: * designated extinct taxa.

12 属。中生代的类群仅有在缅甸琥珀及内蒙古化石中有所发现。新生代化石的地质历史时期具有连续的化石记录，从始新世到中新世都有足丝蚁类群报道，分布在多米尼加共和国、科罗拉多、波罗的海、印度 5 个国家及地区，这说明在新生代的时候，纺足目便已经在世界范围内广泛分布了。

从目前的化石记录来看，纺足目在白垩纪时期，物种多样性非常丰富。随着近几年缅甸琥珀不断的深入研究，还有很多白垩纪纺足目还没有鉴定研究；相比较印模化石，琥珀可以保留更多的细微结构，这为探究纺足目昆虫形态特征的演化以及各类群之间的系统发育关系提供了很好的依据。

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

## 4　系统发育学研究

Szumik（2008）在已有的纺足目 9 个科中，选取了8个科 Clothodidae，Embiidae，Australembiidae，Anisembiidae，Oligotomidae，Teratembiidae，Notoligotomidae，Archembiidae 进行系统发育分析；Andesembiidae 的标本属于私人收藏因此并没有列入到数据集中。结果显示 Clothodidae，Anisembiidae，Oligotomidae 和 Teratembiidae 的单系得到了支持；Notoligotomidae 和 Archembiidae 作为并系；Embiidae 的 *Embia*，*Cleomia*，*Macrembia* 和 *Dihybocercus* 与 Australembiidae 聚为一支，在形态学上有很好的支持。

Miller（2012）在 Szumik 的基础上进行了完善补充，选取了 11 个科的 82 种，通过 96 个形态学特征及 5 种 DNA 数据 16*S rRNA*、18*S rRNA*、28*S rRNA*、*cytochrome coxidase I* 和 *histone III* 使用最大简约法、最大似然法、贝叶斯法进行系统发育树构建（图 3）。Paedembiidae 和 Embonychidae 只有一到两个种，因此没有包括进来。

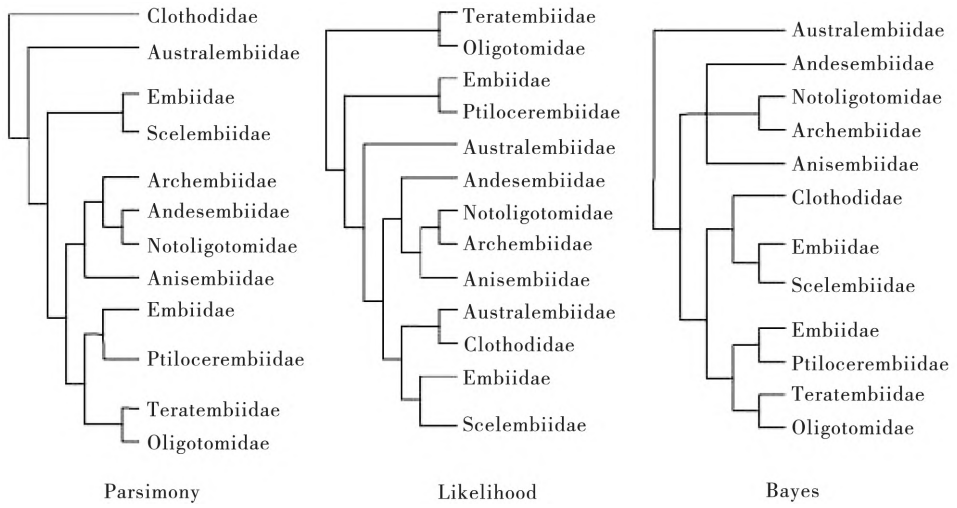



图 3　纺足目系统发育树（改自 Miller，2012）

Fig. 3　Phylogenetic tree of Embioptera (from Miller, 2012)

从 Miller 构建的系统发育树上看，原先 Szumik 所测试的 8 个科中，只有 4 个在最优性标准下为单系，分别是 Clothodidae，Anisembiidae，Oligotomidae 和 Teratembiidae：Archembiidae（sensu novum），Ptilocerembiidae，Andesembiidae 和 Anisembiidae 构成一个单系类群。根据简约法和贝叶斯分析的结果恢复了一个支系，这个支系包括所有 Australembiidae 类群，因此也认为这一科是单系的。在任何最佳标准下，有 3 个科 Notoligotomidae，Archembiidae 和 Embiidae 都不是单系的；Embiidae 在同一棵系统发育树上表现出不同的位置关系，明显的不是单系类群。Australembiidae（贝叶斯）和 Clothodidae（最大简约法）是纺足目中其他科的姐妹群。Australembiidae（贝叶斯）作为除 Clothodidae 外所有科的姐妹群，表明这些类群都与该科有相近的祖征。在每种最优条件下，Oligotomidae 和 Teratembiidae 是姐妹群，Archembiidae（sensu novum），Ptilocerembiidae，Andesembiidae 和 Anisembiidae 构成一个单系类群。

## 5　纺足目昆虫在研究中存在的问题及展望

### 5.1　纺足目昆虫在研究中存在的问题

纺足目作为昆虫纲中种群数量规模较小的一个目，人们的关注度及对相关研究相较都比较少。目前已鉴定的现生类群共有 400 余种，据估计的 1 500 余种还有很大的差距；目前在系统发育上，纺足目各科的关系还没有最终定论，Miller 的研究也只涉及到 11 个科的属种，还有 Paedembiidae 和 Embonychidae 两个科并未采用，因为 Embonychidae 只有一属一种而 Paedembiidae 也只有两个属。除此之外，Embiidae 在系统发育树上的位置还不明确，同一棵系统发育树上表现出不同的位置关系

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

(Miller, 2012); 因标本量不够，关于这个类群的后续研究一直没有开展。

在化石琥珀研究方面，目前的研究只停留在分类鉴定上。现生的足丝蚁类群是群居在丝廊中的，目前已报道的琥珀中，并未发现有丝的存在，因此基于足丝蚁是否生活在丝廊中还不确定。迄今为止有关足丝蚁系统发育的研究都基于现生类群的数据，化石类群的科属种在系统发育树上的位置关系还不明确。足丝蚁各科的体态都十分相似，琥珀化石里部分足丝蚁保存的不完整，因此无法通过单一的翅，头部口器或者是生殖器特征来确定属种，提供的形态特征相对有限。此外，足丝蚁整个目仅仅报道了 16 个化石种，标本量也暂时不足以支撑完成这项研究。

### 5.2 纺足目昆虫研究展望

近年来陆续有报道了数种缅甸琥珀种保存较为完整的纺足目标本，随着标本的增多，可以对白垩纪纺足目类群多样性进行研究，同时也能够查明足丝蚁在生境时空的分布。通过结合更多化石琥珀的信息，可以对纺足目昆虫的系统发育研究进行更深入的研究，探讨纺足目起源演化和分歧时间等。通过对现生类群以及化石类群前足跗节的对比研究，可以更好地了解足丝蚁在演化历史中对环境的适应性演化规律，为研究昆虫与环境之间相互作用的演化提供可靠的理论依据。

## 参考文献 (References)


Carpenter FM. The Lower Permian insects of Kansas. Part 10. The order Protorthoptera: The family Liomopteridae and its relatives [J]. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 1950, 78(4): 187 – 219.

Cockerell TDA. Descriptions of Tertiary insects, II [J]. *American Journal of Science*, 1908, Series 4 – 25(147): 227 – 232.

Cockerell TDA. Two interesting insects in burmese amber [J]. *Entomologist*, 1919, 52: 193 – 195.

Cui YY, Chen ZT, Engel MS. New species of webspinners (Insecta: Embiodea) from mid – Cretaceous amber of northern Myanmar [J]. *Cretaceous Research*, 2020, 113: 104457.

Davis C. Studies in Australian Embioptera. Part IV. Supplementary taxonomic notes [J]. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 1940a, 65: 155 – 160.

Davis C. Family classification of the order Embioptera [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1940b, 33(4): 677 – 682.

Davis C. Taxonomic notes on the order Embioptera. XX. The distribution and comparative morphology of the order Embioptera [J]. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 1940c, 65: 533 – 542.

Dejan KA, Fresquez JM, Meyer AM, *et al.* Maternal territoriality achieved through shaking and lunging: An investigation of patterns in associated behaviors and substrate vibrations in a colonial Embiopteran, *Antipaluria urichi* [J]. *Journal of Insect Science*, 2013, 13: 82.

Edgerly JS. Maternal behaviour of a webspinner (Order Embiidina): Mother – nymph associations [J]. *Ecological Entomology*, 1988, 13(3): 263 – 272.

Edgerly JS. Life beneath silk walls: A review of the primitively social Embiidina. In: Choe J, Crespi B, eds. The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids [C]. Cambridge: Cambridge University Press, 1997: 14 – 25.

Edgerly JS, Davilla JA, Schoenfeld N. Silk spinning behavior and domicile construction in webspinners [J]. *Journal of Insect Behavior*, 2002, 15: 219 – 242.

Edgerly JS, Shenoy SM, Werner, VG. Relating the cost of spinning silk to the tendency to share it for three Embiids with different lifestyles (Order Embiidina: Clothodidae, Notoligotomidae, and Australembiidae) [J]. *Environmental Entomology*, 2006, 35(2): 448 – 457.

Edgerly JS, Szumik C, McCreedy CN. On new characters of the eggs of Embioptera with the description of a new species of *Saussurembia* (Anisembiidae) [J]. *Systematic Entomology*, 2007, 32(2): 387 – 395.

Edgerly JS. Biodiversity of Embiodea [J]. *Insect Biodiversity: Science and Society*, 2018, 2: 219 – 244.

Edgerly JS, Sandel B, Regoli I, *et al.* Silk spinning behavior varies from species – specific to individualistic in Embioptera: Do environmental correlates account for this diversity? [J]. *Insect Systematics and Diversity*, 2020, 4(2): 1 – 14.

Enderlein G. Über die morphologie, gruppierung und systematische stellung der Corrodentien [J]. *Zoologischer Anzeiger*, 1903, 26: 423 – 437.

Enderlein G. Die Klassifikation der Embiidinen, nebst morphologischen und physiologischen Bemerkungen, besonders Über das Spinnen derselben [J]. *Zoologischer Anzeiger*, 1909, 35: 166 – 191.

Enderlein G. Embiidinen monographische bearbeitet [J]. *Collections Zoologiques du Baron Edm. de Selys Longchamps*, 1912, 3: 1 – 121.

Engel MS, Grimaldi DA. The earliest webspinners (Insecta: Embiodea) [J]. *American Museum Novitates*, 2006, 3514: 1 – 15.

Engel MS, Grimaldi DA, Singh H, *et al.* Webspinners in Early Eocene amber from western India (Insecta: Embiodea) [J]. *ZooKeys*, 2011, 148: 197 – 208.

Engel MS, Huang DY, Breitkreuz LCV, *et al.* Two new species of mid–Cretaceous webspinners in amber from northern Myanmar (Embiodea: Clothodidae, Oligotomidae) [J]. *Cretaceous Research*, 2016, 58: 118 – 124.

Friederichs K. Das Gemeinschaftleben der Embiiden [J]. *Archiv für Naturgeschichte*, 1934, 3: 405 – 444.

Hagen HA. Synopsis of the Described Neuroptera of North America, with A List of South American Species [M]. Washington: Smithsonian


(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Institution，1862，4（1）：1－347.

Hagen HA. A monograph of the Embidina [J]. *Canadian Entomologist*，1885，17：141－155，171－178，190－199，206－229.

Hong YC，Wang WL. Miocene Emboptera and Coleoptera（Insecta）of Shanwang，Shandong Province，China [J]. *Professional Papers of Stratigraphy and Palaeontology*，1987，17：257－262. [洪友崇，王文利. 山旺中新世纺足目，鞘翅目化石（昆虫纲）[J]. 地层古生物论文集，1987，17：257－262]

Huang DY，Nel A. Oldest webspinners from the Middle Jurassic of Inner Mongolia，China（Insecta：Embiodea）[J]. *Zoological Journal of the Linnean Society*，2009，156（4）：889－895.

Krauss HA. Monographie der Embien [J]. *Zoologica*，1911，60：7－78.

Kukalova-Peck J. Fossil history and the evolution of hexapod structures. In：Naumann ID，ed. The Insects of Australia：A Textbook for Students and Research Workers [C]. Ithaca：Cornell University Press，xvi＋[1]＋542，1991，1（2nd ed.）：141－179.

Lacombe D. Anatomy and histology of *Embolyntha batesi* MacLachlan，1877（Embiidina）[J]. *Memorias do Institutio Oswaldo Cruz*，1971，69（3）：341－396.

LeDoux A. Biologies *et* comportement del' Embioptere *Monotylota ramburi* Rims.-Kors [J]. *Annales des Sciences Naturelles*（*Paris*）（*Zoologie*），1958，20：515－532.

Lucañas CC，Lit ILJr. Oligotomidae（Insecta：Embioptera）of Mt. Makiling，Los Baños，Philippines [J]. *Zootaxa*，2018，4415（1）：173－182.

Martynova OM. New insects from the Permian and Mesozoic deposits of the USSR [J]. *Materialy k Osnovam Palaeontologiy*，1958，2：69－94.

Miller KB，Edgerly JS. Systematics and natural history of the Australian genus *Metoligotoma* Davis（Embioptera：Australembiidae）[J]. *Invertebrate Systematics*，2008，22（3）：329－344.

Miller KB，Hayashi C，Whiting MF，*et al*. The phylogeny and classification of Embioptera（Insecta）[J]. *Systematic Entomology*，2012，37（3）：550－570.

Poolprasert P. *Dachtylembia*，a new genus in the family Teratembiidae（Embioptera）from Thailand [J]. *Zootaxa*，2014，3779（4）：456－462.

Poolprasert P，Edgerly JS. Description of four new species of the genus *Ptilocerembia* Friederichs，1923（Embioptera：Ptilocerembiidae）from Thailand [J]. *Zootaxa*，2014，3852（3）：359－372.

Ross ES. A new genus of Embioptera from Baltic amber [J]. *Mitteilungen aus dem Geologischen Staatsinstitut in Hamburg*，1956，25：76－81.

Ross ES. A synopsis on the Embiidina of the United States [J]. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*，1963，86（1）：82－93.

Ross ES. Biosystematics of the Embioptera [J]. *Annual Review of Entomology*，1970，15：157－172.

Ross ES. Studies in the insect order Embiidina：A revision of the family Clothodidae [J]. *Proceedings of the California Academy of Sciences*，1987，45：9－34.

Ross ES. Embioptera－Embiidina（Embiids，Web-spinners，Foot-spinners）. In：Naumann ID，Carne PB，Lawrence JF，*et al*. eds. The Insects of Australia [C]. Melbourne：Melbourne University Press，1991，405－409.

Ross ES. EMBIA：Contributions to the Biosystematics of the Insect Order Embiidina. Part 1：Origin，Relationships and Integumental Anatomy of the Insect Order Embiidina [M]. San Francisco：California Academy of Sciences，2000，149：1－53.

Ross ES. EMBIA：Contributions to the Biosystematics of the Insect Order Embiidina. Part 4. Andesembiidae，A New Andean Family of Embiidina [M]. San Francisco：California Academy of Sciences，2003a，154：1－13.

Ross ES. EMBIA：Contributions to the Biosystematics of the Insect Order Embiidina. Part 5. A Review of the Family Anisembiidae with Descriptions of New Taxa [M]. San Francisco：California Academy of Sciences，2003b，154：1－123.

Ross ES. Paedembiidae，a remarkable new family and infraorder of Embiidina from Afghanistan [J]. *Proceedings of the California Academy of Sciences*，*Fourth Series*，2006，57（22）：785－794.

Ross ES. The Embiidina of eastern Asia，Part I [J]. *Proceedings of the California Academy of Sciences*，*Fourth Series*，2007，58（29）：575－600.

Szumik CA. *Oligembia vetusta*，a new fossil teratembiid（Embioptera）from Dominican amber [J]. *Journal of the New York Entomological Society*，1994，102（1）：67－73.

Szumik CA. The higher classification of the order Embioptera：A cladistic analysis [J]. *Cladistics*，1996，12：41－64.

Szumik CA. Phylogenetic systematics of Archembiidae（Embiidina，Insecta）[J]. *Systematic Entomology*，2004，29（2）：215－237.

Szumik CA，Edgerly JS，Hayashi CY. Phylogeny of eEmbiopterans（Insecta）[J]. *Cladistics*，2008，24（6）：993－1005.

Tillyard RJ. Kansas Permian insects. Part 18 [J]. *The Order Embiaria. American Journal of Science*，*Series Five*，1937，33（196）：241－251.

Zhang JF. New Miocene species of Bibionidae（Insecta：Diptera）with discussion on taxonomic position of *Clothonopsis miocenica* [J]. *Acta Palaeontologica Sinica*，1993，2：141－150. [张俊峰. 中新世毛蚊科新种—兼论 *Clothonopsis miocenica* 的分类位置 [J]. 古生物学报，1993，2：141－150]

(C)1994-2022 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net