

赭翅目化石的研究进展

刘玉双 任东*

首都师范大学生命科学院 北京 100037

摘要 回顾中国及世界赭翅目化石研究进展, 列出已发表的化石种类名录、分布及年代, 共 19 科、85 属、225 种; 赭翅目化石世界分布, 但主要集中在前苏联地区, 中国仅 14 种。不同地质年代发现的赭翅目种类、数量和特征不同。本文并简要介绍稚虫食性、系统学、古地理和古生态等方面的研究成果, 并初步分析了研究中存在的一些问题和今后需要解决的问题。

关键词 赭翅目, 化石, 分类.

中图分类号 Q915.819.7

赭翅目昆虫是一类较古老的原始昆虫, 化石种类丰富。赭翅目化石的研究不仅对该类群的起源、进化和生活习性及当时的生态环境等方面具有重要的意义, 而且对于研究不同地质时期古地理、古气候、地球演变和生物进化具有参考价值。20 世纪以来, 赭翅目化石的研究取得了较大的进展, 其研究内容涉及到形态、生态、地理分布、地层、系统发育和起源的探讨。本文就当前世界范围内赭翅目化石的研究状况和存在问题进行综述。

1 分类学研究

1.1 世界赭翅目昆虫化石研究简史

世界赭翅目昆虫化石的研究历史达 150 年之久, 大体上可分为 3 个时期。

19 世纪中、后期 研究赭翅目化石的学者较少, 主要研究德国波罗的海琥珀层中的化石种类, Say (1823)、Pictet (1841, 1854, 1856, 1863)、Hagen (1856) 和 Behrendt (1856) 共发表了 16 种赭翅目化石种类, 隶属于 4 科 6 属 (Illies, 1965; Sinitshenkova, 1987)。这些种类是与现生赭翅目很接近的渐新世的种类。此外, Brauer, Redtenbacher 和 Ganglbauer (1889) 在西伯利亚地区发现了侏罗纪的 3 种赭翅目化石种类, 建立 3 新属, Sinitshenkova (1987) 将其分别放在 3 个科。这时期为赭翅目化石研究的开创时期。

20 世纪初、中期 随着赭翅目化石的不断发现, 研究赭翅目化石种类的学者逐渐增多, 如 Handlirsh (1908, 1937)、Cockerell (1922)、秉志

(1928, 1935)、Martynov (1925, 1937, 1938, 1940)、Tillyard (1932, 1935)、Ricker (1936)、Zalessky (1939) 等陆续发表许多赭翅目化石种类, 涉及 7 科 10 余属 (Sinitshenkova, 1987)。同时赭翅目化石的挖掘地逐步扩大, 如欧洲的乌拉尔、亚洲的中国东北和新疆地区、澳洲的威尔士等。化石的地质年代涉及二叠纪、侏罗纪、白垩纪和第三纪的渐新世。这时期发现了迄今为止最早的赭翅目化石。

从 20 世纪中期至今 Riek (1954, 1955, 1956, 1973, 1976a-b)、Haupt (1956)、Sharov (1961)、Illies (1965)、Carpenter (1969)、Lewis (1969)、Pinto & Purper (1978)、王五立 (1980)、Kolosnitsyna (1982)、Jell & Duncan (1986)、洪友崇 (1983, 1984, 1992)、林启斌 (1977, 1980, 1986, 1992)、Ansorge (1993, 1996)、Sinitshenkova (1982, 1983, 1985, 1986, 1987, 1990a-c, 1992a-b, 1995, 1997, 1998a-b, 2004, 2005)、Jakub (2002)、Martin 等 (2003) 等发现了大量新的赭翅目化石种类, 涉及到 19 科 74 属, 其中包括一些未确定科的属。建立了 9 新科, 69 新属, 188 新种。其中俄罗斯古生物学家 Sinitshenkova 对赭翅目化石的贡献最大, 她主要研究蒙古和前苏联地区的化石种类, 发表了 7 新科, 50 新属, 156 新种, 为赭翅目化石的研究提供了重要的参考资料。目前已记载的化石种类达 19 科、85 属、220 种以及 5 个不确定种; 赭翅目化石分布广泛, 除北极地区, 七大洲均有发现; 且涉及到的地质时代久远, 从早二叠纪到第三纪的上新世地层中

国家自然科学基金 (30025006, 30370184, 30430100)、北京市自然科学基金 (5032003)、北京市教育委员会科技发展计划重点项目 (KZ200410028013)、北京市市属市管高等学校拔尖创新人才项目共同资助。

*通讯作者, E-mail: rendong@mail.cnu.edu.cn

收稿日期: 2006-03-10, 修订日期: 2006-07-15.

均有化石保存。另一方面, 在分类工作中, 因化石保存的特殊性, 一些属种的特征及分类地位还有待商榷, 但随着化石的不断发现, 研究方法的不断改

进, 这些存在的疑问终得到解决, 使古昆虫研究得到发展。

表 1 世界已发现的褶翅目化石昆虫名录

Table 1. A checked list of Plecoptera fossil found in the world.

科 Family	属 (种) Genus (Species)	分布 Distribution	地质年代 Geol. age
Gripopterygidae	Cardioperlisca (2)	Transbaikalia, Yakut	J3- K1
	Eodiotoperla (1)	Australia	J3- K1
Euxenoperlidae *	Argentinioperlidium (1)	Argentina	T2-3
	Gondwanoperlidium (3)	Argentina	T3
	Euxenoperla (4 + 1 #)	South Africa, Australia	P2- T3
	Euxenoperlella (1)	South Africa	P2
Eustheniidae	Stenoperlidium (1)	Australia	P2
Siberioperlidae *	Dahuroperla (1)	Transbaikalia	J3- K1
	Flexoperla (2)	Transbaikalia	K1
	Sharaperla (1)	Mongolia	J3- K1
	Siberioperla (8)	Mongolia, Transbaikalia, Siberlia	T3-J3
	Uroperla (4)	Mongolia, Transbaikalia, Yakut	J3- K1
Chloroperlidae	Dipsoperla (2)	Transbaikalia	K1
Palaeoperlidae *	Kargaloperla (2)	Russia	P2
	Palaeoperla (3)	Russia	P2
	Permoleuctropsis (1)	Russia	P2
	Properla (1)	Russia	P2
Perlidae	Dominiperla (1)	Dominica	?
	Perla (3 + 1 #)	Baltic Bohemia, Czechic	E3-N1
Perlodidae	Derancheperla (1)	Mongolia	J3- K1
	Isoperla (2)	German	E3
	Isoperlodes (1)	Yakut	J3- K1
	Perlodes (2)	German	E3
Platyperlidae *	Platyperla (9)	Mongolia, Kazakstan, Siberlia, China	J1- K1
Tshekardoperlidae *	Sylvoperlodes (1)	Ural	P1
	Tshekardoperla (3)	Ural	P1
Perlomorpha incertae sedis *	Berekia (1)	Ukraine	T3
	Bestioperlisca (1)	Mongolia	J3- K1
	Chloroperloides (1)	Siberlia	J3
	Ecdyoperla (1)	England	K1
	Pectinoperla (1)	Transbaikalia	K1
	Perlisca (1)	Siberlia	J1-2
	Perlitodes (2)	Transbaikalia, Yakut	J3- K1
	Perlomimus (1)	Siberlia	J1-2
	Savina (1)	Transbaikalia	K1
	Trianguliperla (8)	Mongolia, Siberlia, Kazakstan,	T3- K1
	Triassoperla (1)	China	T3
	Tungussonympha (1)	Russia	P2
Baleyopterygidae *	Baissoleuctra (4)	Transbaikalia, Siberlia	J2
	Baleyopteryx (6)	Mongolia, Siberlia	J1- K1
	Plutopteryx (2)	Mongolia, Siberlia	J2
	Udopteryx (3)	Kazakhstan, Transbaikalia, Siberria	J2-3
Capniidae	Dobbertinopteryx (1)	German	J1
Leuctridae	Leuctra (6)	England, German	E2-3
	Lycoleuctra (1)	Transbaikalia	K1
	Megaleuctra (2)	German	E3
Mesoleuctridae *	Capitiperla (1)	China	T3
	Mesoleuctra (7)	Mongolia, Siberlia, Asian RSFSR, China	T3-J1
	Mesoleuctrisca (1)	Transbaikalia	J3- K1
	Mesoleuctroides (3)	Mongolia, Siberlia	J1-J2

续表 1 (Continue Table 1)

科 Family	属 (种) Genus (Species)	分布 Distribution	地质年代 Geol. age
Nemouridae	Dimoula (1)	Transbaikalia	K1
	Nemoura (4 + 1 [#])	German	E3
	Nemourisca (1)	Transbaikalia	K1
Palaeonemouridae *	Afroperla (1)	South Africa	P2
	Kaltanemoura (5)	Russia, Kazakstan	P2
	Palaeonemoura (13)	Russia, Mongolia, Kazakstan	P2
	Palaeonemourisca (2)	Russia	P2
	Palaeotaeniopteryx (3)	Russia	P2
	Rasilopsis (1)	Ukraine	P2
	Ohionympha (1)	Antarctica	P2
	Uralonympha (2)	Russia, Ukraine Antarctica	P2
Perlariopseidae *	Accretionemoura (2)	Mongolia, Transbaikalia	K1
	Cristonemoura (2)	Kyrgystan	T2-3
	Dicronemoura (10)	Russia, Yakut, Kyrgystan, Mongolia, German	T2- K1
	Fritaniopsis (5)	Yakut, Kyrgystan	T2- K1
	Karanemoura (9)	Mongolia, Kazakstan, Yakut, Kyrgystan	J1- K1
	Mesonemoura (1)	Russia	J1-2
	Mesotaeniopteryx (7)	Mongolia, Tadjikistan, Russia, Yakut	J1- K1
	Mogzonoperla (1)	Transbaikalia	J3
	Mongolonemoura (1)	Mongolia	J3- K1
	Perlariopsis (8 + 2 [#])	Mongolia, Kazakstan, Siberlia, China	J1-3
	Ramonemoura (1)	Kyrgystan	T2-3
	Rectionemoura (1)	China	J2
	Sinoperla (1)	China	J2
	Sinotaeniopteryx (2)	China	J2
	Spinoperla (1)	Russia	J1-2
	Tritaniella (4)	Kyrgystan	T2-3
Perlapseidae *	Perlopsis (3)	Ukraine	P1
Taeniopterygidae *	Brachyptera (1)	German	N2
	Gurvanopteryx (2)	Mongolia	K1
	Positopteryx (1)	Transbaikalia	K1
	Taeniopteryx (2)	German	E3
Nemouromorpha incertae sedis *	Barathronympha (1)	Ukraine	P1
Perlida incertae sedis *	Kaptsheranga (1)	Siberian	J1-2
	Fluminiperla (1)	China	K1

注 (note): P1—Early Permian (早二叠纪), P2—Late Permian (晚二叠纪), T2—Middle Triassic (中三叠纪), T3—Late Triassic (晚三叠纪), J1—Early Jurassic (早侏罗纪), J2—Middle Jurassic (中侏罗纪), J3—Late Jurassic (晚侏罗纪), K1—Early Cretaceous (早白垩纪), E2—Eocene (始新世), E3—Oligocene (渐新世), N1—Miocene (中新世), N2—Pliocene (上新世). *代表已绝灭的科 (Indicating extinct families). #代表属内不确定种 (indefinitive species in genus).

1.2 中国孺翅目昆虫化石研究简史

我国孺翅目化石的研究开始于 1928 年, 秉志在研究中国白垩纪化石昆虫时, 发现 4 新种 (其中 1 种的分类地位有待商榷) (秉志, 1928; Sinitshenkova, 1987), 后来在新疆又发现 1 新种 (秉志, 1935)。之后研究一度中断。直到 20 世纪 70 年代, 我国古昆虫学家林启斌、洪友崇等重新开始了孺翅目化石的研究。林启斌先后研究了安徽 (林

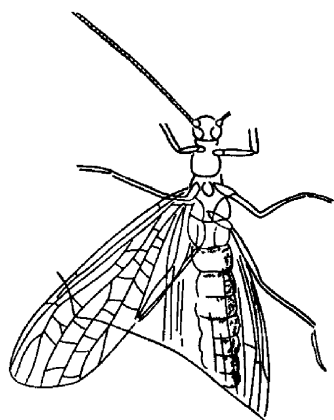
启斌, 1977)、浙皖 (林启斌, 1980)、华南 (林启斌, 1986)、新疆托克逊 (林启斌, 1992) 地区的化石种类, 发表了 4 新种。王五立描述辽宁地区 1 种 (王五立, 1980)。洪友崇对中国北方中侏罗世昆虫化石进行了研究, 描述了 3 新种 (如图 1-2) 和 1 已知种 (洪友崇, 1983); 1992 年, 在辽宁又发现孺翅目稚虫 1 新种 (洪友崇, 1992) (其属级地位待定)。到目前为止, 我国学者共发表孺翅目化石 11

属14种(表2)。

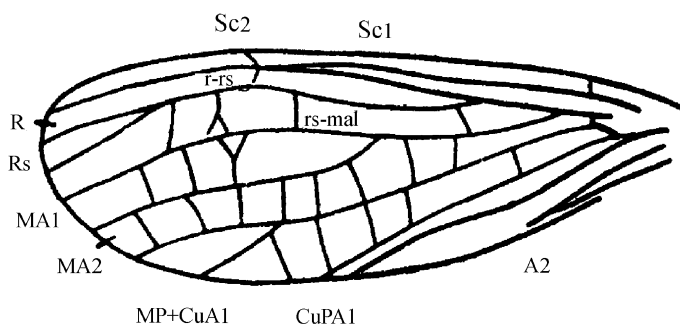
表2 我国已发现的褶翅目化石昆虫名录

Table 2. A checked list of Plecoptera fossil found in China.

科 Family	种 Species	分布 Distribution	地质年代 Geological age
Mesoleuctridae	Mesoleuctra peipiaensis Ping, 1928	辽宁北票	早白垩纪/北票组
	Capitiperla tonicipoda Lin, 1992	新疆托克逊	晚三叠纪/黄山街组
Perlariopseidae	Sinoperla abdominalis Ping, 1928	辽宁北票	早白垩纪/北票组
	Perlariopsis peipiaensis Ping, 1928	辽宁北票	早白垩纪/北票组
	Rectonemoura yujiagouensis Hong, 1983	辽西北票	中侏罗纪/海房沟组
	Sinotaeniopteryx chendeensis Hong, 1983	河北小范杖子	中侏罗纪/九龙山组
	Sinotaeniopteryx luanpingensis Hong, 1983	河北周营子	中侏罗纪/九龙山组
Platyperlidae	Platyperla kingi (Ping, 1935)	新疆吐鲁番	侏罗纪/煤窑沟组
	P. Platyperla B. R. G., 1889	辽宁北票	中侏罗纪/海房沟组
		辽宁抚顺	下侏罗纪/小营子组
Perlida incertae sedis	Fluminiperla hastis Lin, 1980	浙江诸暨	早白垩纪/寿昌组
Perlomorpha incertae sedis	Triassoperla yongrenensis Lin, 1977	云南永仁	晚三叠纪/纳拉箐组
Questional species	Marciperla curta Lin, 1986	广西贺县	早侏罗统/石梯组
	Sinomemoura grabaul Ping, 1928	河北赤峰	早白垩纪/赤峰组
	Sinoperla (?) liaoningensis Hong, 1992	辽宁桓仁	晚侏罗纪/下桦皮甸子组



1



2

图1~2 滦平中国带石蝇 *Sinotaeniopteryx luanpingensis* (洪友崇, 1983)

1. 成虫 (adult) 2. 前翅 (fore wing) A1, A2: 第1, 2 臀脉 (1st and 2nd anal vein) Cup: 后肘脉 (hind cubitus) MA1, MA2: 第1, 2 前中脉 (1st and 2nd fore media) R: 径脉 (radius) Rs: 径分脉 (subradius) Sc1, Sc2: 第1, 2 亚前缘脉 (1st and 2nd subcosta) MP + CuA: 后中脉加前肘脉 (hind media and fore cubitus) r-rs: 径横脉 (radial crossvein) rs-ma: 径中横脉 (radiomedial crossvein)

2 不同地质时代出现的褶翅目化石阶元、产地及昆虫群的特征

2.1 二叠纪

褶翅目最早的化石种类采自乌拉尔地区的早二叠纪晚期, 主要是 *Perlopseidae*、*Palaeoperlidae* 和 *Tshekardoperlida*, 以及 1 种罕见的稚虫 *Barathronympha victima* Sinitshenkova, 具有明显适应流水生活的特征, 其科级分类地位很难确定。晚二叠纪, 石蝇分布广泛, 俄罗斯的欧洲区域, 亚洲北部、南非、澳大利亚和南极洲均发现褶翅目化石, 但种类较少, 且南北半球分布的类群绝然不同,

Palaeoperlidae (图3) 和 *Palaeonemouridae* (图4) 在北半球占优势地位, 在南半球则是 *Euxenoperlidae* (图5) 为主。 *Ohionympha schopfi* (Carpenter, 1969) 是唯一联系南、北半球的种类, 同时分布在南极洲和北半球的乌拉尔山。二叠纪时期收集到的褶翅目化石主要是成虫, 稚虫稀少, 晚二叠纪发现的稚虫化石相对多于早二叠纪。稚虫化石与现生褶翅目的稚虫相似, 因此推测为水生的 (Sinitshenkova, 2002)。

2.2 三叠纪

三叠纪的褶翅目化石种类不多, 且以成虫为主,

稚虫化石仅在北半球的大陆上发现，且相当稀少。如乌克兰、哈萨克东部和云南发现 Perlomorph 类群的稚虫化石。在南半球的南非、阿根廷和澳大利亚 Euxenoperlidae 依旧是优势类群。在北半球首次出现了中生代的类群，如 Siberioperlidae (图 6)、Perlariopseidae 和 Mesoleuctridae，而原来的优势类群则消失。

2.3 侏罗纪

侏罗纪的蜉蝣目在种类和数量上都很丰富，是最繁盛的时期，但是发现的化石主要分布在亚洲，

其他地方仅在德国的不同地区分别发现了 Capniidae 的 1 种化石，以及 2 种 Perlariopseidae 的化石 (Ansorge, 1993, 1996)。另一方面，稚虫化石占主要地位。在西伯利亚、哈萨克北部、蒙古和中国北方的侏罗纪湖泊沉积层中，稚虫种类繁多 (尤其是早侏罗纪和中侏罗纪)，如 Platyperlidae (图 7) 和 Mesoleuctridae (图 8)，且生态模式多样，约 10 种 (Sinitshenkova, 1987)。另外，哈萨克南部和原苏联的中亚地区发现众多适应溪 Perlariopseidae 的成虫，亚洲地区发现大量 Baleyopterygidae (图 9~13) 的

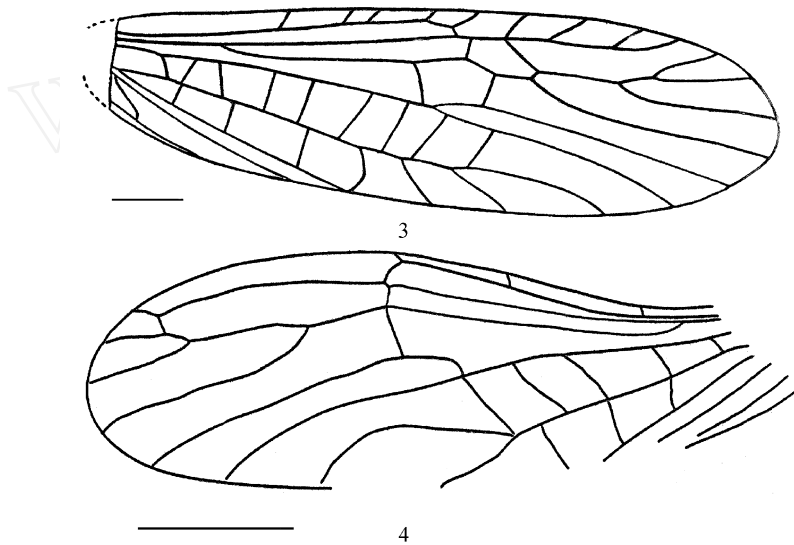


图 3 古蜉科 Palaeoperlidae (*Palaeoperla exacta* Sharov) (Sharov, 1961) 比例尺 (scale bars) = 1 mm

图 4 古叉蜉科 Palaeonemouridae (*Palaeonemourisca novojilovi* Sinitshenkova) (Sinitshenkova, 2004) 比例尺 (scale bars) = 1 mm

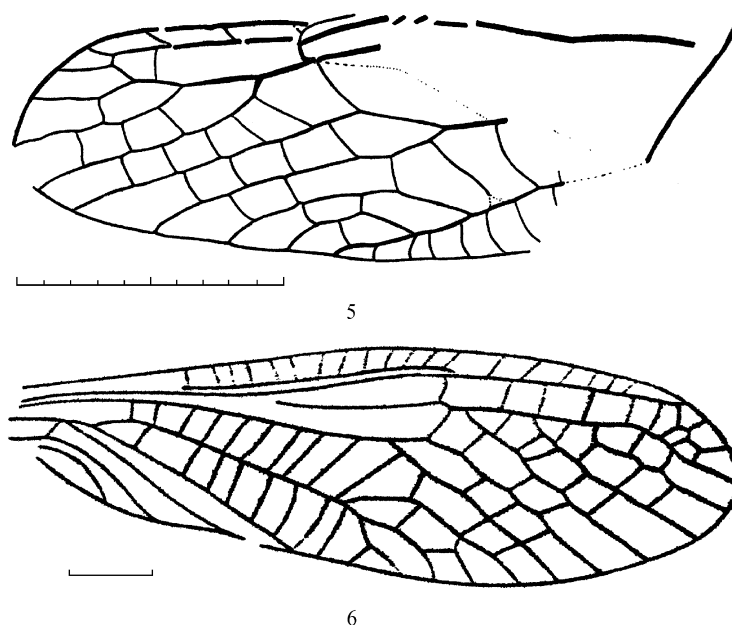


图 5 异原蜉科 Euxenoperlidae (*Gondwanoperlidium argentinarum* Pinto & Purper) (Pinto et Purper, 1978) 比例尺 (scale bars) = 10 mm

图 6 西伯利亚蜉科 Siberioperlidae (*Siberioperla scobloi* Sinitshenkova) (Sinitshenkova, 1983) 比例尺 (scale bars) = 2 mm

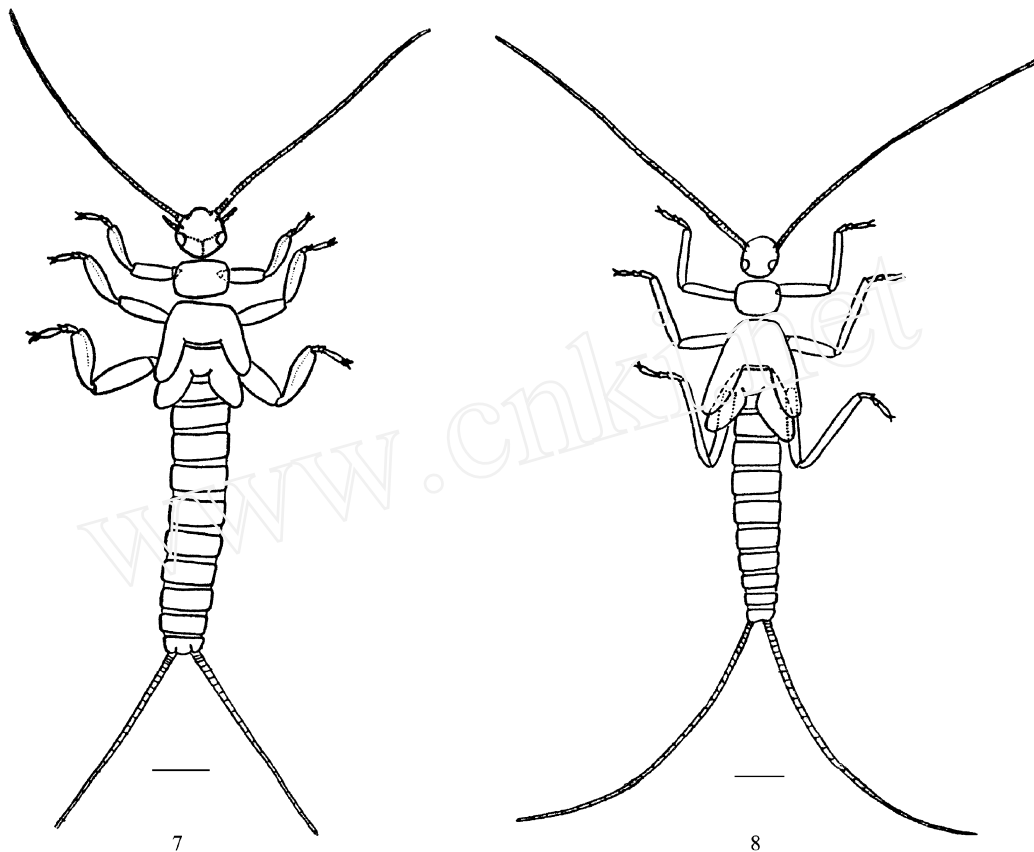


图7 扁蜉科 Platyperlidae (*Platyperla platypoda* Br. , Redt. , Grangl.) (Br. , Redt. , Grangl. , 1889) 比例尺 (scale bars) = 2 mm
 图8 近卷蜉科 Mesoleuctridae (*Mesoleuctra gracilis* Br. , Redt. , Grangl.) (Br. , Redt. , Grangl. , 1889) 比例尺 (scale bars) = 2 mm

种类, 以成虫为主。

2.4 白垩纪

蜉蝣目化石开始减少, 仅在澳大利亚、西伯利亚、蒙古和欧洲发现。其中在英国发现的 *Ecdyopera*

稚虫是欧洲地区早白垩纪时期唯一的一种化石 (Sinitshenkova, 1998b)。白垩纪发现的蜉蝣目成虫和稚虫的化石数量都很少, 但科级和属级的阶元却增加很多, 现生类群开始出现, 并保存了部分侏罗纪时期的类群 (Sinitshenkova, 1997, 2002)。如西

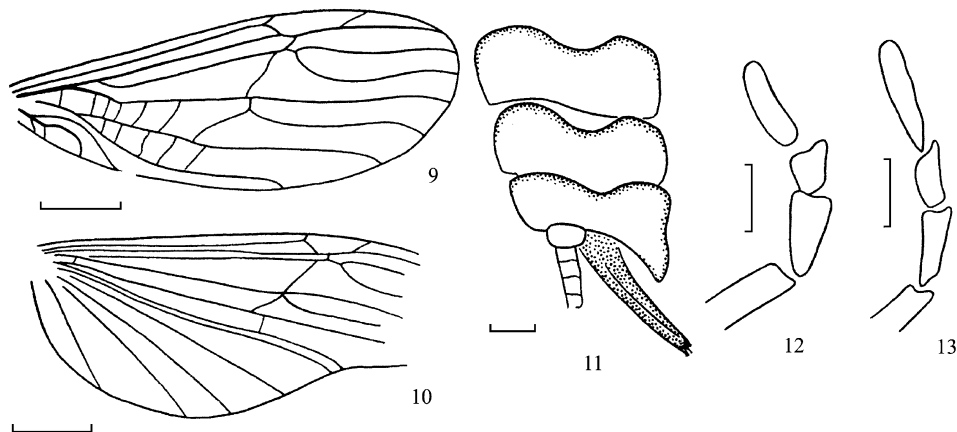


图9~13 小蜉科 Baleyopterygidae (*Plutopteryx beata* Sinitshenkova) (Sinitshenkova, 1985)
 9. 前翅 (fore wing) 10. 后翅 (hind wing) 11. 雌虫腹部末端 (abdomen terminal of female) 12. 前足 (fore leg) 13. 后足 (hind leg) 比例尺 (scale bars) : 9~10 = 1 mm, 11 = 0.2 mm, 12~13 = 0.1 mm

伯利亚地区早白垩纪地层中发现已灭绝的 Perlariopseidae、Siberioperlidae 和 Baleyopterygidae, 以及 Perlodidae、Chloroperlidae、Leuctridae、Nemouridae 和 Taeniopterygidae 等部分现生类群, 其中一些种类有可能介于侏罗纪和白垩纪之间。蒙古西部地区发现了 Perlariopseidae、Siberioperlidae、Taeniopterygidae 和 Perlomorpha incertae sedis 的化石种类。晚白垩纪则未发现襮翅目化石。

2.5 第三纪

早第三纪襮翅目化石稀少, 经鉴定发现的化石种类都属于现生襮翅目的科。例如波罗的海琥珀层中发现的晚始新世的 Perlidae、Perlodidae、Taeniopterygidae、Nemouridae、Leuctridae, 在英国、美国、德国发现的渐新世和早中新世的 Leuctridae。晚第三纪襮翅目化石同样稀少, 仅在日本(本州)和美国(爱达华州)发现中新世的化石, 在德国(Willershausen)和日本(本州)分别发现上新世的 Taeniopterygidae 和 Perlodidae 化石, 经鉴定, 所有的种类都属于现生的属(Sinitshenkova, 2002)。

3 稚虫食性的研究

由于昆虫化石保存的特殊性, 对其内部器官的解剖性研究甚少。Sinitshenkova 描述过蒙古地区早

白垩纪的 *Gurvanopteryx* 的一种襮翅目化石, 其内脏器官十分清晰, 消化道内的沉积物表明它以液体食物为食(Sinitshenkova, 1986)。Sinitshenkova 根据保存的口器结构将襮翅目化石种类的食性分为撕碎或碾磨植物碎片, 刮食植物、捕食性以及食性特征不确定 4 类, 其中第 1 种又根据植物碎片的大小分为 2 种, 粗糙型和细小型。如 *Siberioperla* (图 14) 和 *Mesoleuctra* (图 15) 分别为撕碎或碾磨植物碎片为食, 二者上颚强壮, 但前者上颚较尖锐, 而后者则粗钝; 刮食植物的种类有 *Spinoperla spinosa*, *Derancheperla* (图 16), *Trianguliperla* 等为捕食性, 上颚较狭窄, 顶端具尖齿(Sinitshenkova, 1982, 1983, 1987, 1990c, 1997)。

4 系统学研究

襮翅目昆虫的系统发育研究最早是以现生种类为研究对象, Tillyard (1921) 首次从进化的角度分析研究了襮翅目 7 个科之间的亲缘关系, 绘制了相应的系统发生图; 随后, Ricker (1950)、Illies (1965, 1966)、Brodskiy (1982)、Nelson (1976, 1984)、Stewart & Stark (1988)、Uchida & Isobe (1989)、Zwick (1973, 1980, 2000) 等多次研究襮翅目的分类系统及系统发育关系(Du, 1999;

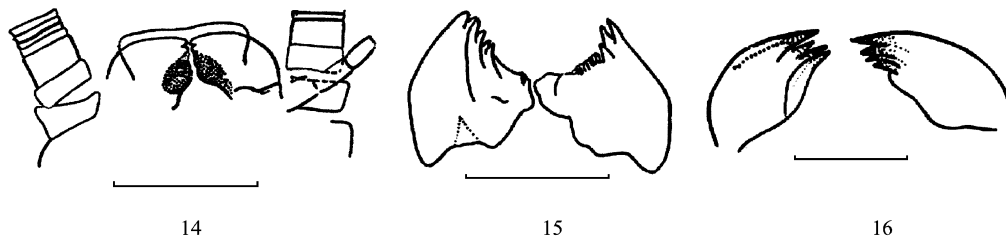


图 14~16 襮翅目昆虫的上颚 Mandibles of Plecoptera. (Sinitshenkova, 1982, 1983, 1990)

14. *Siberioperla lacunose* Sinitshenkova 15. *Mesoleuctra gracilis* Sinitshenkova 16. *Derancheperla collaris* Sinitshenkova 比例尺 (scale bars): 14~15 = 1 mm, 16 = 0.5 mm

Zwick, 2000)。但不同学者的研究成果存在分歧。目前现生襮翅目普遍接受的分类系统分 2 亚目 5 总科 16 科 (Zwick, 2000), 但高级阶元之间的系统发育关系并不十分确定。Nelson 认为更合理的系统关系还需要对现有性状重新定位, 以及补充其它大量的分类性状 (Nelson, 1984)。Zwick (2000) 认为襮翅目系统发育关系的最终确定需要一些几乎不可能得到的解释, 即很难确定。在确定襮翅目系统发育关系研究中, 化石信息不可缺少, 可较准确的提供分类性状的极性。应该充分利用这一特点, 并结合地层知识、古生物地理知识, 分析化石种类和现生种类的各个方面的分类性状, 提出更符合自然发

展的系统发育关系。另一方面, 由于化石保存的局限性, 分类特征难以全面观察, 涉及襮翅目化石类群的系统分析较少。Illies (1965) 曾根据化石、大陆漂移、古地质和古气候初步分析过襮翅目的起源和迁移。Sinitshenkova 结合化石类群的翅脉、体型、尾须等特征, 较全面地探讨了襮翅目科级阶元 (共 25 科, 包括化石和现生种类) 的系统发育关系, 绘制了系统发育图, 其研究结果与 Illies (1965) 的结论部分相近。将襮翅目化石类群分为叉襮亚目 *Nemourina* 和襮亚目 *Perlina*, 叉襮亚目包括 10 科; 襮亚目分为 *Perlomorpha* 和 *Grypopterygomorpha*, *Perlomorpha* 包括 7 科, *Grypopterygomorpha* 包括 8

科。同时, Sinitshenkova 承认化石研究对目前孺翅目系统关系中关键问题的解释没有提供明确的启示 (Sinitshenkova, 1987, 2002)。

5 古地理学研究

目前除了北极地区, 7 大洲都发现了孺翅目化石种类, 但已发现的孺翅目化石非常不均衡, 主要集中在西伯利亚、蒙古、哈萨克斯坦及亚细亚地区, 其它地区则零星发现。Illies (1965)、Hynes (1988)、Sinitshenkova (1987) 和 Zwick (2000) 各自分析了孺翅目的古地理分布和现在的世界分布格局, 进而探讨了孺翅目的起源中心以及后来的扩散迁移情况, 提出各自的观点, 一般认为, 孺翅目起源于二叠纪时期的联合古大陆, 在晚侏罗纪, 随着冈瓦纳大陆和劳亚大陆的分离, 孺翅目分成南孺亚目和北孺亚目两大类群, 并各自形成独立的进化路线。现分布在南美洲的 Perlidae 和分布在澳大利亚、新西兰、南美洲和非洲的 Notonemouridae 是后来从北半球迁移过去的。目前孺翅目的起源中心, 分布格局的形成机制依旧不十分清楚, 尤其是 Notonemouridae 的分布特征和其在系统发育关系存在明显的矛盾 (Illies, 1965; Hynes, 1988; Sinitshenkova, 1987; Zwick, 2000)。Zwick (2000) 认为, 如果目前的分布格局是形成较早, 均来自冈瓦纳大陆, 且沿横跨南极的路线迁移, 那么南孺亚目和北孺亚目起源于联合古陆的分离的想法将受到挑战, 可以假设冈瓦纳大陆到处可见的北孺亚目后来在北半球全部灭绝, 除了 Notonemouridae。另一方面, 如果目前的分布格局形成较晚, 跨海扩散则为重要的形成机制, Notonemouridae 为并系, 是叉孺类群中独立出来的一支, 在不同时期沿不同的路线从北半球迁移到南半球 (Zwick, 2000)。

6 古生态研究

现生孺翅目昆虫的生态学研究比较深入, 古生态的研究相对稀少, 主要依据化石采集地的地质环境及化石标本展现的外部形态特征提供的信息。最早的孺翅目化石——早二叠纪的 Tshewardoperlid 稚虫与现生孺翅目的稚虫非常相近, 因而推测其为水生。另外发现其它科的稚虫也有明显的适应流水生活的特点。如 *Barathronympha victima* (图 17~19), 体流线型, 尾须宽分离, 腿节宽而扁平, 跗节具许多短毛 (Sinitshenkova, 1987, 2003)。

通过大量的化石研究, 以及相应的地质知识, Sinitshenkova (1987) 较详细的总结了孺翅目化石种类的生存环境。主要划分为湖泊群落和流水群落,

其中湖泊群落又包括高山湖泊群落和谷地湖泊群落, 流水群落根据流速又分为溪流群落和河川群落。并将孺翅目化石的稚虫分为 10 种生态模式, 如喜石型、喜植型、掘土型、泥栖型等。某些泥栖型的类群可生存在水底, 如 *Mesoleuctra* 的足长而纤细, 被认为是对柔软的泥床的一种适应 (Sinitshenkova, 1987, 1997)。与现生孺翅目稚虫类似, 不同的类群要求不同的水质环境, 其生境适应范围较狭窄, 水的流速、温度、含氧量等影响其生长繁殖和分布。如亚洲中部地区和西伯利亚都是古环境的涝原地区, 但在亚洲中部孺翅目成虫化石 (主要是 *Perlariopseidae* 和 *Balyoperygidae*), 种类和数量都很少, 而西伯利亚地区则种类丰富。Sinitshenkova 认为这一分布特点表明在温暖的地方, 孺翅目昆虫因含氧量低而不能适应静水生活, 如果这一推断正确的话, 西伯利亚的静水环境中, 无论是冷水的高山湖, 还是温暖的牛轭湖都属于高氧环境, 致使孺翅目种类丰富 (Sinitshenkova, 2002)。

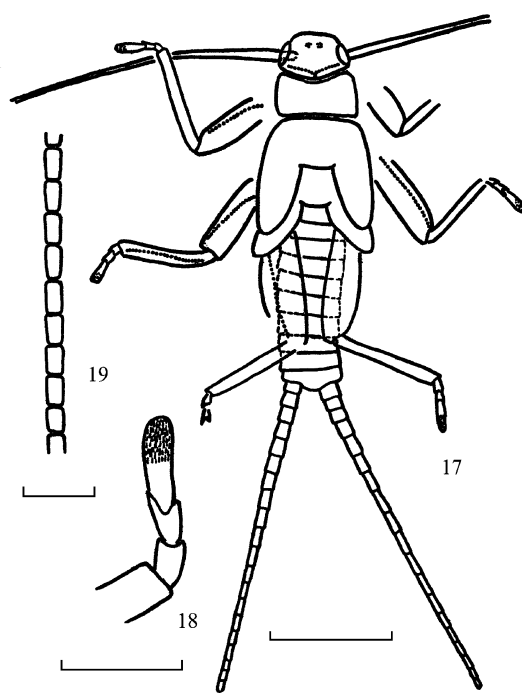


图 17 ~ 19 *Barathronympha victima* Sinitshenkova (Sinitshenkova, 1987)

17. 稚虫 (nymph) 18. 跗节 (tarsus) 19. 触角 (antenna) 比例尺 (scale bars): 17 = 2 mm, 18 ~ 19 = 0.5 mm

7 孺翅目化石研究中存在的问题

1) 化石保存不完善, 高级阶元很难确定。一些学者仅根据极其有限的特征发表新属种, 这种情况往往给后来者带来困惑, 很难再深入研究。如

Martin & Gallego (2003) 等仅根据一个残缺的前翅命名了新属种 *Argentinoperlid rogersi* gen. et sp. nov. (图 20)。另外, 在已发现的褶翅目化石种类中存在许多科未定的类群, 它们往往是因为分类特征不完整, 与已知的科征不符, 且达不到建立新科的级别。

2) 成虫、稚虫难统一, 每一块化石通常保存 1 个昆虫个体, 而且成虫和稚虫形态上差异很大, 很难确定某一成虫化石和另一稚虫化石是否为同一种。对这一难题, Sinitshenkova (1987) 提出了 3 个标准, 但事实上很难同时达到 3 个标准, 因此分类研究过程中不可避免的存在一些同物异名现象。

3) 分类标准不完善, 具主观性。分类标准的不完备主要是因为化石保存不完善造成的。分类工作者只能根据现有的特征鉴定, 致使那些建立的新属、

新种存在同物异名的可能性。分类标准的主观性主要表现在对现有分类性状的描述, 不同的学者对同一性状的描述存在差异。

4) 一些已发表的化石种类描述简单, 特征图不准确或不清晰, 为后来学者的修订研究造成混乱。如秉志 (1928) 发表的新种 *Sinonemoura grabaui*, 描述及绘图都不能充分体现褶翅目的特征, Sinitshenkova (1987) 将其修订为目不确定的种类。

5) 化石命名存在异物同名现象。秉志 (1928) 和洪友崇 (1992) 分别根据不同的化石, 建立 *Sinoperla* 属, 前者根据成虫发表新属种 *S. abdominalis*, 后者根据稚虫发表新属种 *S. liaoningensis*, 两者所在的地质年代不同。根据优先原则, 后者的命名不正确, 其应该归属于哪个属还需要再确定。

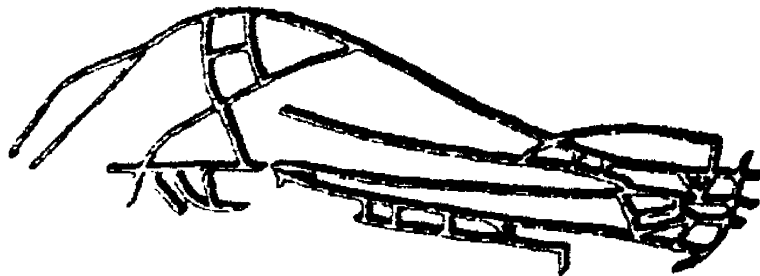


图 20 *Argentinoperlid rogersi* Martin & Gallego, 2003, 前翅 (fore-wing)

6) 目前有关褶翅目的起源中心, 分布格局的形成机制不十分清楚, 存在各种假设。已发现的化石还不足已提供充分的证据, 尚需要对化石进行较全面的采集和研究, 解决褶翅目古生物地理学及起源的问题。

7) 褶翅目化石的分类研究不平衡, 这其中各国地层发育程度不同的原因, 也有各国投入研究的力度不等的因素。一些国家和地区还有未发掘、未研究的化石种类, 如我国辽西发现大量褶翅目化石, 但研究极少。各国的古昆虫学者应该加紧研究, 增进国际间的交流, 共同促进褶翅目化石研究的发展。

8 中国褶翅目昆虫化石研究展望

中国褶翅目化石研究较薄弱, 需要研究人员重点投入, 有计划、有步骤地展开工作, 推动中国古昆虫学的发展。在以下几方面值得研究。

1) 基础分类研究工作有待继续开展。中国褶翅目化石较丰富 (尤其是辽西和内蒙古地区), 已记载的化石种类仅仅 14 种, 仍有大量的化石种类未发现, 因此迫切需要分类研究工作的开展。

2) 起源问题的探讨。Illies (1965) 根据化石记录、板块漂移以及地质学和古气候学的证据, 认为

我国到原苏联乌拉尔山脉以东南的地区为 *Perlidae* 的起源地。我国化石丰富, 在基础分类研究的基础上, 可通过化石资料, 求证 *Perlidae* 的起源问题, 以及探讨其他科的问题。

3) 支序分析的研究。Sinitshenkova (1987) 详细研究了蒙古和原苏联地区的褶翅目化石, 并结合其他地区零星的化石种类, 对褶翅目现生和古生类群做了初步的系统分析, 但她承认因化石保存特征的不完善性, 化石证据暂不能解决褶翅目系统发育中的矛盾。我国褶翅目化石材料丰富, 可进一步补充化石方面的证据, 使褶翅目的支序分析取得更准确的结果。

4) 古昆虫与地质环境相结合。现生褶翅目稚虫可用于水质监测, 其化石种类的生境范围也较狭窄。根据化石材料展示的特征, 结合其他地质学、古地理和古气候等相关的知识, 可再现当时的生态环境。

20 世纪 50 年代以来, 俄罗斯在褶翅目化石研究方面取得了很大的进展, 继续保持着古昆虫学研究的领先地位。我国却由于众多原因, 褶翅目化石的研究进展缓慢。我国褶翅目化石丰富, 利用新技术、新方法对褶翅目化石进行全面的, 包括褶

翅目古行为学、古地理学、古生态学、古分子学以及进化、系统发育等领域, 推动褶翅目化石研究的进展。

致谢 承蒙俄罗斯科学院古生物研究所的古生物学家 Nina D. Sinitshenkova 博士赠送文献。

REFERENCES (参考文献)

- Ansorge, J. 1993. *Dobbertiniopteryx capniomus* gen. et sp. nov. - die erste Steinfliege (Insecta: Plicoptera) aus dem Europäischen Jura. *Palaont. Z.*, 67 (3): 287-292.
- Ansorge, J. 1996. Insekten aus dem oberen Lias von Grimmen (Vorpommern, Norddeutschland). *Neue Palaontol. Abhandl.*, 2: 1-132.
- Brauer, F., Redtenbacher, J. and Ganglbauer, L. 1889. Fossil inseken aus der Jura formation Ost-Silbiriens. *Mem. Acad. Imp. Sci. St. - P. Ser.*, 7, 36 (15): 1-22.
- Carpenter, F. M. 1969. Fossil insects from Antsrctica. *Psyche.*, 76 (4): 418-425.
- Du, Y-Z 1999. Class Insecta: Order Plecoptera. In: Zheng, L-Y and Gui, H (eds.), *Insect Classification*. Nanjing Normal University Publishing House, Nanjing. pp. 102-128. [杜予州, 1999. 昆虫纲, 褶翅目. 郑乐怡, 归鸿 (主编), 昆虫分类. 南京: 南京师范大学出版社. 102~128]
- Haupt, H. 1956. Beitrag zur Kenntnis der Eozänen Arthropoden Fauna des Geiseltales. *Nova. Acta. Leopold.*, 18 (128): 1-90.
- Hong, Y-C 1983. Middle Jurassic Fossil Insects in North China. *Geol. Publ. House, Beijing*. 37-42. [洪友崇, 1983. 北方中侏罗世昆虫化石. 北京: 地质出版社. 37~42]
- Hong, Y-C 1984. *Palaontological Atlas of North China*, . Mesozoic Volume. Geological Publishing House, Beijing. 144-146. [洪友崇, 1984. 华北地区古生物图册, (二), 中生代分册. 北京: 地质出版社. 144~146]
- Hong, Y-C 1992. *Palaontological atlas of Jilin Province*. Jilin Science and Technology Press, Jilin. 410-425. [洪友崇, 1992. 吉林省古生物图册. 吉林: 吉林科学技术出版社. 410~425]
- Hynes, H. B. N. 1988. Biogeography and origin of the North American stonefly (Plecoptera). *Mem. Ent. Soc. Canada*, 144: 31-37.
- Illies, J. 1965. Phylogeny and zoogeography of the Plecoptera. *Ann. Rev. Entomol.*, 10: 117-140.
- Jakub, P. 2002. An immature stonefly from Lower Miocene of the Bilina Mine in Northern Bohemia (Plecoptera: Perlidae). *Acta. Soc. Zool. Bohem.*, 66: 235-239.
- Jell, P. A. and Duncan, P. M. 1986. Invertebrates, mainly insects, from the freshwater, Lower Cretaceous, Koonwarra Fossil Bed (Korumburra Group), South Gippsland, Victoria. In: Jell, P. A., and Roberts, J. (eds.), *Plants and Invertebrates from the Lower Cretaceous Koonwarra Fossil Bed, South Gippsland, Victoria*. *Mem. Ass. Australas. Palaontol.*, 3: 111-205.
- Lewis, S. E. 1969. Fossil insects of from the Latah-Formation (Miocene) of Eastern Washington and Northern Idaho. *Northwest Sci.*, 43 (3): 99-115.
- Lin, Q-B 1977. Fossil insects from Yunnan. In: Nanjing Inst. Geol. Palaont. CAS. *Mesozoic fossils from Yunnan*, 2. Science Press, Beijing. 373-381. [林启彬, 1977. 云南的昆虫化石. 中国科学院南京地质古生物研究所主编, 云南中生代化石, 下册. 北京: 科学出版社. 373~381]
- Lin, Q-B 1980. Fossil insects from the mesozoic of Zhejiang and Anhui. In: Nanjing Inst. Geol. Palaont. Division and Correlateion of Stratigraphy of Mesozoic Volcanic Sediments from Zhejiang and Anhui. *Sci. Press, Beijing*. 223-224. [林启彬, 1980. 浙皖中生代昆虫化石. 南京地质古生物研究所 (主编), 浙皖中生代火山沉积岩地层的划分及对比. 北京: 科学出版社. 211~238]
- Lin, Q-B 1986. Early mesozoic fossil insects from South China. *Paleontol. Sinica*, 170 (Ser. B, no 21). *Sci. Press, Beijing*. 67-68. [林启彬, 1986. 华南中生代早期的昆虫. 中国古生物志, 170, 新乙种第21号. 北京: 科学出版社. 67~68]
- Lin, Q-B 1992. Late Triassic insect fauna from Toksun, Xinjiang. *Acta Palaontologica Sin.*, 31 (3): 313-335. [林启彬, 1992. 新疆托克逊晚三叠世昆虫. 古生物学报, 31 (3): 313~335]
- Martins, N., Gallego, O. F. and Melchor, R. N. 2003. The Triassic insect fauna from South America (Argentina, Brazil and Chile): a checklist (except Blattoptera and Coleoptera) and descriptions of new taxa. *Acta Zoologica. Cracoviensia*, 46: 229-256.
- Martynov, A. 1937. Liassic insects from Shurab and Kyzyl-Kiya. *Trudy Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 7 (1): 80-160.
- Nelson, C. H. 1984. Numerical cladistic analysis of phylogenetic relationships in Plecoptera. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 77: 466-473.
- Ping, C. 1928. Study of the Cretaceous fossil insects of China. *Palaont Sinica, Ser. B.*, 13: 1-47.
- Ping, C. 1935. On four fossil insects from Sinkiang. *China J. Zool.*, 1: 107-115.
- Pinto, I. D. and Purper, I. 1978. A new genus and two new soecies of Plecopteran insects from the Triassic of Argentina. *Pesquisas Inst. Geocienc.*, UFRGS. 10: 77-86.
- Riek, E. F. 1954. Further Triassic insects from Brockvale. *N. S. W. (Orders, Rthoptera, Saltatoria, Protorthoptera and Perlaria)*. *Rec. Austral. Mus.*, 23: 161-168.
- Riek, E. F. 1955. Fossil insects from the Triassic Beds at Mt. Crosby, Queensland. *Austral. J. Zool.*, 3: 654-691.
- Riek, E. F. 1956. A reexamination of the Mecopteroid insects and Orthopteroid fossils (Insecta) from the Triassic Beds at Denmark Hill, Queensland, with descriptions of further specimens. *Austral. J. Zool.*, 4: 98-110.
- Riek, E. F. 1973. Fossil insects from the Upper Permian of Natal, South Africa. *Ann. Natal. Mus.*, 21: 513-532.
- Riek, E. F. 1976a. New Upper Permian insects from Natal, South Africa. *Ann. Natal. Mus.*, 22: 755-789.
- Riek, E. F. 1976b. A new collection of insects from the Upper Triassic of South Africa. *Ann. Natal Mus.*, 22: 791-820.
- Sinitshenkova, N. D. 1982. The systematic position of the Jurassic stoneflies *Mesoleuctra gracilis* Br., Redt., Gangl. and *Platyperla platypoda* Br., Redt., Gangl. and their stratigraphic distribution. *Bull. Mosc. Soc. Naturalists Sect.*, 87 (4): 112-124 (in Russian).
- Sinitshenkova, N. D. 1983. New Jurassic stoneflies (Perlida) from Transbaikalia. *Paleontol. J.*, 17 (1): 90-97.
- Sinitshenkova, N. D. 1985. New Jurassic stoneflies of the family Baleyopterygidae. *Paleontol. Zhurnal*, 4: 116-120 (in Russian).
- Sinitshenkova, N. D. 1986. Stoneflies. Perlida (Plecoptera). In: Rasnitsyn, A. P. (ed.), *Nasekomye v rannemelovykh ekosistemakh Zapadnoi Mongolii (Insects in the Early Cretaceous Ecosystems of West Mongolia)*. *Trudy Sovmestnoy Sovetskoy-Mongolskoy Paleontol. Expeditsii 28*. Nauka, Moscow. 169-171 (in Russian).
- Sinitshenkova, N. D. 1987. Historical development of the stoneflies. *Trudy Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 221: 1-144 (in Russian).
- Sinitshenkova, N. D. 1990a. The stoneflies. Perlida. In: Rasnitsyn, A. P. (ed.), *The Late Mesozoic Insects from Eastern Transbaikalia*.

- Trans. Paleontol. Inst. AN SSSR, Moscow, Nauka. 239: 207-210 (in Russian).
- Sinitshenkova, N. D. 1990b. The stoneflies in the continental mesozoic deposits. In: Krassilov, V. A. (ed.), Continental Cretaceous of the USSR. Vladivostok. DVO SSSR. 38-40 (in Russian).
- Sinitshenkova, N. D. 1990c. New mesozoic stoneflies from Asia. Paleontol. Zhurnal, 3: 63-70 (in Russian).
- Sinitshenkova, N. D. 1992a. New stoneflies from the Upper Mesozoic of Yakutia (Insecta: Perlida = Plecoptera). Paleontol. Zhurnal, 3: 34-42 (in Russian).
- Sinitshenkova, N. D. 1992b. Two new insect species (Insecta: Dictyonereida = Palaeodictyoptera. Perlida = Plecoptera) from the Late Permian of South Mongolia. In: New Taxa of Fossil Invertebrates from Mongolia. Trans. Joint Sov. -Mongol. Paleontol. Exped., 41: 98-100 (in Russian).
- Sinitshenkova, N. D. 1995. New Late Mesozoic stoneflies from Sharateeg, Mongolia (Insecta: Perlida = Plecoptera). Paleontol. J., 29 (4): 93-104.
- Sinichenkova, N. D. 1997. Palaeontology of stoneflies. In: Landolt, P. and Sartori, M. (eds.), Ephemeroptera & Plecoptera: Biology-Ecology-Systematics. Fribourg. pp. 561-565.
- Sinitshenkova, N. D. 1998a. New Upper Mesozoic stoneflies from central Transbaikalia (Insecta, Perlida = Plecoptera). Paleontol. Zhurnal, 2: 64-69 (in Russian).
- Sinitshenkova, N. D. 1998b. The first European Cretaceous stonefly (Insecta, Perlida = Plecoptera). Cretaceous Res., 19 (3-4): 317-321.
- Sinitshenkova, N. D. 2002. Order Perlida Latreille, 1810. the stoneflies (= Plecoptera Burmeister, 1839); Ecological history of the aquatic Insects. In: Rasnitsyn, A. P. and Quicke, D. L. J. (eds.), History of Insect. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 281-287, 388-426.
- Sinitshenkova, N. D. 2003. Main ecological events in aquatic insects history. Acta Zoologica Cracoviensia, 46: 381-392.
- Sinitshenkova, N. D. 2004. New stoneflies of the family Palaeonemouridae from the Upper Permian of Udmurtiya and the Orenburg region (Insecta: Perlida = Plecoptera). Paleontological Journal, 38 (Suppl.): 164-172.
- Sinitshenkova, N. D. 2005. The oldest known record of an imago of Nemouridae (Insecta: Perlida = Plecoptera) in the Late Mesozoic of Eastern Transbaikalia. Paleontological Journal, 39 (1): 38-40.
- Sharov, A. G. 1961. Order Plecoptera, Wesnjanki (Russ.) in: Palaeozoic insects of the Kusnetz-Basin (Russ.), 225-234. Tr. Inst. Palaeontol. Akad. Sci., 85: 1-705 (in Russian).
- Tillyard, R. J. 1932. Kansas Permian insects. Pt. 15. The order Plecoptera. Amer. J. Sci., 23 (134): 98-134.
- Tillyard, R. J. 1935. Upper Permian insects of New South Wales. Pt. 4. The order Perlaria or stoneflies. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 60: 374-384.
- Wang, W-L 1980. Palaeontological atlas of Northeast China. Mesozoic and Cenozoic Volume. Geological Publishing House, Beijing. 136-137. [王五力, 1980. 东北地区古生物图册, (二), 中生代分册. 北京: 地质出版社. 136~137]
- Zwick, P. 2000. Phylogenetic system and zoogeography of the Plecoptera. Annu. Rev. Entomol., 45: 709-746.

PROGRESS IN THE STUDY OF PLECOPTERA FOSSILS

LIU Yu-Shuang, REN Dong

College of Life Science, Capital Normal University, Beijing 100037, China; E-mail: rendong@mail.cnu.edu.cn

Abstract The history, status quo and some problems on the taxonomic researches of Plecoptera fossils are reviewed in this paper. A checklist of fossil Plecoptera, with their distribution and geological age are provided. Up to now, 19 families, 85 genera, 220 species and 5 indefinite species have been reported, which were founded in the entire world, but most of them were distributed in former USSR region, only 14 species

Key words Plecoptera, fossil insects, classify.

were recorded in China. Number and abundance of Plecoptera fossils are diverse during the different geological age. Phylogenetic system, feeding habits of nymphs, paleogeography and paleoecology of fossil stoneflies are summarized briefly. The present contradicting proposals and problems are far from being resolved, a comprehensive research of Plecoptera should be taken into consideration in our future work.