

- 11 Toma D. P. , Bloch G. , Moore D. , Robinson G. E. *PNAS* ,2000 ,  
97(12) :6 914 ~ 6 919.
- 12 Shahar Y. B. , Leung H. T. , Pak W. L. , Sokolowski M. B. ,  
Robinson G. E. *Exp. Biol.* ,2003 , 206 :2 507 ~ 2 515.
- 13 Kamikouchi A. , Morioka M. , Kubo T. *Zool. Sci.* ,2004 ,21 :53  
~ 62.
- 14 Miura T. , Kamikouchi A. , Sawata M. , Takeuchi H. , Natori S. ,  
*et al.* *PNAS* , 1999 ,96(24) :13 874 ~ 13 879.
- 15 Shahar Y. B. , Dudek N. L. , Robinson G. E. *Exp. Biol.* ,2004 ,  
207 :3 281 ~ 3 288.
- 16 Donnell D. M. , Corley L. S. , Chen G. , Strand M. R. *PNAS* ,  
2004 ,101(27) :10 095 ~ 10 100.
- 17 Severson D. W. , Williamson J. L. , Aiken J. M. *Insect Biochem.* ,  
1989 ,19(2) :215 ~ 220.
- 18 Evans J. D. , Wheeler D. E. *PNAS* ,1999 ,96 :5 575 ~ 5 580.
- 19 Evans J. D. , Wheeler D. E. *Genome Biol.* ,2000 ,2(1) :R0001.
- 20 Evans J. D. , Wheeler D. E. *Bioessays* ,2001 ,23(1) :62 ~ 68.
- 21 Julian G. E. , Fewell J. H. , Cadau J. , Johnson R. A. , Larrabee  
D. *PNAS* ,2002 ,99(12) :8 157 ~ 8 160.
- 22 Helms Cahan S. , Keller L. *Nature* ,2003 ,424(6 946) :306 ~  
309.
- 23 Helms Cahan S. , Parker J. D. , Rissing S. W. , Johnson R. A. ,  
Polony T. S. *et al.* *Proc. R. Soc. Lond B Biol. Sci.* , 2002 ,  
269(1 503) :1 871 ~ 1 877.
- 24 Helms Cahan S. , Vinson S. B. *Evol. Int. J. Org. Evol.* ,  
2003 , 57(7) :1 562 ~ 1 570.
- 25 Hughes William O. H. , Sumner S. , Borm S. V. , Boomsma J. J.  
*PNAS* ,2003 , 100(16) :9 394 ~ 9 397.
- 26 Volny V. P. , Gordon D. M. *PNAS* ,2002 ,99(9) :6 108 ~ 6  
111.
- 27 Kerr Warwick E. *Genetics* ,1950 ,35:143 ~ 152.
- 28 Kerr Warwick E. , Nielsen Ross A. *Genetics* ,1966 ,54:859 ~  
866.
- 29 Wilde J. de. , Beetsma J. *Adv. Insect Physiol.* ,1982 ,16:167 ~  
246.
- 30 Lin H. R. , Mark L. Winston. *Canad. Entomol.* ,1998 ,130  
(6) :883 ~ 891.

## 古昆虫学研究的发展历程简介\*

孟祥明 任东\*\* 刘明 梁军辉

(首都师范大学 生命科学学院 北京 100037)

**A brief introduction of the development of palaeoentomology.** MENG Xiang-Ming , REN Dong\*\* , LIU Ming ,  
LIANG Jun Hui ( *College of Life Sciences , Capital Normal University , Beijing 100037 , China* )

**Abstract** Palaeoentomology commenced in 1770s. According to the main methods and general level of research , the development of this subject can be divided into six parts : initial period of the subject ; preliminary taxonomic research ; summarizing and synthesizing research ; phylogenetic research ; palaeoenvironmental , palaeogeographic and palaeoecological research ; study on interaction between fossil insects and other organism. In this article , brief introductions and short comments for each part are provided.

**Key words** paleontology , palaeoentomology , fossil , insect

**摘 要** 古昆虫学研究始于 200 年前。此后 ,该学科不断发展 ,不断提高。依据研究方法及综合水平的不同 ,可将其发展历程划分为 6 个部分 :朴素的萌芽和学科的诞生、基础分类研究、归纳总结研究、系统发育学研究、古环境古生态及古地理的研究、化石昆虫与其他物种相互作用的研究。文章简要介绍了上述各部分 ,并作了简评。

**关键词** 古生物学 , 古昆虫学 , 化石 , 昆虫

\* 国家自然科学基金(30025006,30370184,30430100)、北京市自然科学基金(5032003)和北京市教育委员会科技发展计划重点项目(编号 KZ200410028013)共同资助。

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

收稿日期 :2004-09-13 ,修回日期 :2005-05-13

古昆虫学作为古生物学的一个分支,是介于地质古生物学和现生昆虫学之间的交叉学科。它以化石昆虫为主要研究对象,探讨地质历史上昆虫的起源、系统演化、生活习性以及当时的古生态、古环境。昆虫是一个正式命名种类达 100 万种,总量估计有 500 到 1 000 万种的庞大类群<sup>[1]</sup>。最早的无争议的昆虫化石发现于泥盆纪地层<sup>[2]</sup>。可以认为昆虫是出现最早、多样性最丰富、可能也是最早与植物形成密切联系的陆生动物类群之一<sup>[3]</sup>,因此对这样一个古老类群的研究便显得非常重要。同其它学科一样,本学科产生后,无论是研究的目的、方法,还是研究的深度、广度以及综合研究水平都经历了一个由低到高,由简单到复杂,由浮泛到深入细致的过程。本文将简要介绍古昆虫学诞生后所经历的发展历程。

### 1 最朴素的萌芽和古昆虫学学科的诞生

人类自古便知晓琥珀昆虫的存在,并已对其有一定的科学认识。唐代诗人韦应物的《咏琥珀》中便有“曾为老茯神,本是寒松液,蚊蚋落其中,千年犹可覩”的诗句,较科学地解释了琥珀及包埋其中的昆虫化石形成的原因与过程。但对昆虫化石进行真正意义上的科学研究却相对较晚。直到公元 1779 年,也就是林奈去世后的第 2 年, Bloch 采用双名法命名并描述埋藏于琥珀中的昆虫(该琥珀形成年代较晚,距今尚不足 100 万年),这是最早对昆虫化石进行真正科学性的研究,是古昆虫学的源头。而 1837 ~ 1839 年间, Germar 对大批量昆虫化石材料进行的研究是古昆虫学的实质性起点<sup>[4]</sup>。

### 2 基础的分类描述研究

学科创立的最初阶段,古昆虫学研究工作主要是集中在某特定产地的昆虫化石上。这一时期的研究者在研究现生昆虫时通常仅专注于某一特定类群,但在进行昆虫化石研究时却涉及到多个目级类群。例如德国的 Germar 在研究现生昆虫时只偏爱甲虫,但他所研究的昆虫化石却涉及到几乎全部目类。当时,还有许

多其它研究领域的研究者也开展昆虫化石的研究。例如,从 19 世纪开始便有地质工作者,特别是古植物学家例如 Gebel、Heer、Zalessky 等发表古昆虫学论文<sup>[4]</sup>。

这一时期,绝大部分“博物学家”型古昆虫学家的工作集中于描述化石昆虫的形态。此外,他们还会根据自己对古昆虫的研究,结合相关文献资料,尝试完成古环境的重新构建或者对昆虫系统演化的某些观点作一些改进。但这样的研究相对较少,仅仅是辅助性的。研究方向太过宽泛,缺乏专注于某一特定类群的研究者,是这一历史时期的显著特点。这导致大量不甚完善、与现行的分类标准有较大差距的描述和图解产生。Tillyard 和 T.Cockerell 是晚期的代表人物。Tillyard 对昆士兰晚侏罗纪和欧洲、北美早二叠纪的昆虫化石做了大量的描述工作<sup>[5,6]</sup>。Cockerell 更是一位传奇人物,他一生发表的论著近 4 000 篇,其中有数百篇是对不同时代不同出处昆虫化石的较规范描述。

这种分类描述工作是整个古昆虫学科的基础,是所有其他高层次工作的依据。没有这类基础工作,就没有现代的古昆虫学。直到现在,古昆虫学家们仍然在这方面投入较多的精力。

### 3 归纳总结研究

以相继出现的多个大博物学家为标志,古昆虫学的研究水平又上升了一个层次。这些大博物学家不仅深入细致的归纳总结了前人的工作成果,还开拓了研究视野,开创了新的研究领域,发展了新的研究方法。

第一个大博物学家是美国的 Scudder,他同时也是卓越的直翅目和鳞翅目专家。Scudder 发表了大量著作,描述过众多的北美昆虫化石,还对北美第三纪昆虫做出系统的分析,奠定了美洲古昆虫学的基础<sup>[4]</sup>。受益于 Scudder 的出色著作,Handlirsch 成为又一个论著丰富的古昆虫学家。Handlirsch 最初以研究现生胡蜂 (sphecid wasps) 而闻名,后来研究重点转到古昆虫学领域。他所著的《Die Fossilen Insekten und die Phylogenie der Rezenten Formen》<sup>[7]</sup>综合了当时

所有已知化石昆虫信息,是本领域内首部里程碑式的巨著。这一著作以各个地质时代的昆虫化石为基础,按由老到新的顺序对昆虫进行分类描述,化石数量之多,类型之多样,可谓史无前例。现在这部著作仍是最常使用和被引用的重要古昆虫学文献之一,他对昆虫化石的出色描述深刻影响着当代古昆虫学家。

另外 2 位伟大的博物学家是俄国的 Martynov 和美国的 Carpenter。Martynov 本是研究现生石蛾(caddisflies)和端足目甲壳动物(amphipod crustaceans)的专家,后来因为对整个昆虫纲的分类和系统演化的兴趣,转而研究昆虫化石,并以此来充实他的理论。他首次将昆虫纲的有翅亚纲(Pterygota)划分为古翅类(Palaeoptera)和新翅—多翅类(Neoptera - Polyneoptera),并调整了昆虫纲已有的各个目,形成 43 个目的分类系统,其中包括不少已绝灭的目<sup>[8]</sup>。这个分类系统在世界范围内被广泛采用长达几十年,直到现在仍受到普遍赞赏。

Martynov 和 Carpenter 最主要的贡献是确立了较先进的化石描述和图解的新方法。在古昆虫学领域,插图和照片比单纯的描述更具说服力,所以绘制精确的插图便显得相当重要。Carpenter 绘制的昆虫翅脉插图非常精确,其绘图风格一直为界内的典范。Martynov 的描述和插图较其前辈更加精确,在他晚年时尤其显著。这对其他的研究者特别是他的学生产生了深远的影响。但他最重要的贡献在于深切地意识到,古昆虫学与现生昆虫学一样,浮泛的研究决不是正确的方法,因为这将难以达到较高的研究水平。而单纯依赖某位研究者的专门化研究同样不是有效的解决方法。因此,组建高效率的专门化古昆虫学研究群体便显得十分重要。所以 1936 年 Martynov 到苏联科学院古生物研究所节肢动物实验室,创建了古昆虫学研究组。但他在那里只工作了 14 个月便不幸辞世。在其后的 20 年间,这个工作小组一直保留了下来,并由 Rohdendorf 接替其主持工作。后来这个研究队伍逐渐发展壮大,成为重要的国际古昆虫学研究中心<sup>[4]</sup>。

Carpenter 在其长达 70 年的古昆虫研究生涯中,发表了众多的论文和专著,对古昆虫学的发展起到了极重要的作用。他在 90 多岁高龄时总结世界范围内的昆虫化石,完成了《*Treatise on Invertebrate Palaeontology*》<sup>[9]</sup> 中的昆虫部分。这是一部纲要性的古昆虫学专著,是国际古昆虫学历史上的又一个里程碑。这部巨著是总结了世界范围内众多古昆虫学工作者的研究成果,有选择、有鉴别的汇集而成的。它包含的种类多、特征简练,还对某些分类进行了补充、修正、合并和废除,使其分类依据也更完善。

上述几位古昆虫学家均为一代科学巨匠,他们不仅为后世的研究者留下了丰厚的科学遗产,其工作方法和敬业精神同样对后世影响深远。

#### 4 系统发育学研究

自 19 世纪 30 年代起,古昆虫学家开始倾向于对某一类群进行深入地系统发育学研究,并相继有相关方面的著作发表<sup>[10-12]</sup>。到 20 世纪 60 年代,这种研究方法便逐渐流行起来——前文提及的莫斯科古昆虫学研究组就是代表。他们与合作者一起出版了 10 余部相关内容的专著和大量的论文。其中 1962 年出版的由 Rohdendorf 主编的《古生物学基础》第九卷“节肢动物门”中的“古昆虫学”部分大大推进了古昆虫学的发展,亦是古昆虫学发展史上里程碑式的巨著<sup>[13]</sup>。他们的上述工作还与全新的系统发育学理论一起促使越来越多的研究者选择利用化石来帮助完成昆虫的系统发育。Henning 1966 年发表的著名的《系统发育系统学》被英语读者再发现后,支序分类方法日渐成为古昆虫系统发育学研究中的主流。<sup>[14]</sup> 而 Henning 1969 年发表的《昆虫系统学》<sup>[15]</sup> 更被誉为昆虫及相关类群系统发育学研究的最重要的巨著之一<sup>[16]</sup>。支序分类学方法中,简约原则的引入,使分类有了统一的尺度,最大可能的排除了分类者主观因素的影响,并且所得的结果始终如一,可检验并可重复<sup>[17]</sup>。支序分类学方法亦有其自身的问题。化石种类形态特征的大量缺

失,各特征权重的精确衡量,时间尺度的不同和最终分类阶元的基本标准的确立等<sup>[18]</sup>,都是困扰古昆虫学家的难题。

## 5 古环境古生态及古地理的研究

一般陆相生态系统要远远复杂于海相生态环境,而多数陆生生物的生活环境较为单一。昆虫广泛分布于草地、森林、湿地、高山等几乎全部类型的生境中<sup>[19]</sup>,因而,通过对当时昆虫群落的研究和分析,我们可以较全面、较真实地完成古环境的恢复,并由生物与环境的综合研究,对包括昆虫在内的生物群的兴起、演化、灭绝和复苏获得一个完整印象<sup>[20~22]</sup>。Zherikhin 等详细研究了中生代西伯利亚地区各化石产地昆虫的群落结构,对古环境进行恢复重建,并提供了该地区生态系统的设想能量流动图,成为该领域的代表之作<sup>[23,24]</sup>。另外,通过分析昆虫化石分布,可以获得昆虫区系演变和古地理方面的信息。昆虫是最早获得飞行能力的陆生动物,能飞行的昆虫较其他生物有更强的迁移能力,所以在洲际地层对比,特别是陆相地层对比中,昆虫能以其独特的优势,提高地层划分和对比的精度和可信度<sup>[25]</sup>。

## 6 与其他物种相互作用的研究

昆虫在生活史中要与其所栖息的环境中的物种发生作用,经过亿万年的演化,许多联系特化为固定的模式,由此产生了利用其相互联系、相互印证的特性进行协同演化的研究。例如,Labandeira 将昆虫食性、口器形状及伴生植物三者有机的结合,研究地史上昆虫与植物间的相互作用<sup>[26]</sup>。另外,依据昆虫食性及进食方式高度特化的特性,具有特定形态特征的昆虫破损植物可弥补昆虫实体化石记录的不足,辅助推断昆虫的演化历史<sup>[27~31]</sup>。利用较大量破损植物还可以研究昆虫取食规律、气候变化、绝灭事件等<sup>[32~33]</sup>。也可以借助昆虫化石推动与其作用类群的研究。如依据喜花虻类化石可获得被子植物演化历史的信息<sup>[34]</sup>;研究化石昆虫肠道中的花粉,可提供昆虫传粉行为的直接证据,

Krassilov 做了大量该方面的工作<sup>[35~37]</sup>。系统发育学研究的发展也促进了物种间相互作用的研究,通过两大类群系统进化树的对比可判断两者是否存在相互作用以及作用的关系是协同、顺序或是躲避-辐射进化<sup>[38~40]</sup>。研究物种间的相互作用必须具备广博的知识、综合分析的能力,只有将各类物种和环境的基本信息综合起来,才能较全面地恢复远古风貌。

随着古昆虫学的发展和逐渐成熟,越来越多的古昆虫学家在基础分类研究之上进行较高层次的研究。这使得整个学科的面貌与以往大大不同,同时也促进了本学科与其他学科的交叉与融合,开拓了许多全新的研究领域,呈现出一派欣欣向荣的局面。由 Rasnitsyn 和 Quicke 主编的《*History of Insects*》全面而详细的分目介绍了昆虫的进化史,并对不同地质时代昆虫纲的全貌做出了描述,是近年来重要的古昆虫学著作<sup>[41]</sup>。古昆虫学的长足发展需要古昆虫学家们长期的努力,以期在以往的基础上,不断提高,不断深入,不断拓展,开创古昆虫学研究的新局面。

## 参 考 文 献

- 1 Wilson E. O. The Diversity of Life. New York: W. W. Norton, 1992.
- 2 Engel M. S., Grimaldi D. A. Nature, 2004, **427**: 627 ~ 630.
- 3 Grimaldi D. A. J. Paleont., 2001, **75**(6): 62 ~ 82.
- 4 Rasnitsyn A. P. In: Rasnitsyn A. P., Quicke D. L. J. (eds.), History of Insects. Norwell: Kluwer Academic Publisher, 2002. 12 ~ 16.
- 5 Tillyard R. J. Geol. Surv., 1916, **253**: 1 ~ 47.
- 6 Tillyard R. J. Tran. Entomol. Soc. Lond., 1928, **76**: 66 ~ 71.
- 7 Handlirsch A. Die Fossilen Insekten und die Phylogenie Der Rezenten Formen. Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1908.
- 8 Martynov A. V. An Essay on the Geological History and Phylogeny of the Insect Orders (Pterygota). Pt. I. Palaeoptera and Neoptera-Polyneoptera. Moscow: Trudy Paleontol. Inst. Akad Nauk SSSR, 1938. 148 ~ 151. (in Russian, with French summary).
- 9 Carpenter F. M. In: Kaesler R. L. (ed.), Treatise on Invertebrate Palaeontology. Pt. R. Arthropoda 4. Vol. 4. Lawrence, Kansas and Boulder. Colorado: Geol. Society of America and Univ. of Kansas, 1992. 1 ~ 655.

- 10 Zeuner F. E. Fossil Orthoptera Ensifera. London: British Mus. (Natur. History), 1939.
- 11 Rohdendorf B. B. The Evolution of the Wing and the Phylogeny of Oligoneura (Diptera, Nematocera). Moscow: Trudy Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR, 1946. 108 ~ 111. (in Russian, with English summary).
- 12 Martynova O. M. Materials on the Evolution of Mecoptera. Moscow: Trudy Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR, 1948. 77 ~ 81. (in Russian).
- 13 Rohdendorf B. B. Fundamentals of Palaeontology. Vol. 9. Arthropoda, Tracheata, Chelicerata. New Delhi: Amerind Co., 1991.
- 14 Hennig W. Phylogenetic Systematics. Urbana: Illinois Univ. Press, 1966.
- 15 Hennig W. Insect Phylogeny. New York: John Wiley & Sons, 1981.
- 16 Kristensen, N. P. Z. Zool. Syst. Evol. Forsch. 1975, 13: 1 ~ 44.
- 17 任东, 洪友崇. 中国地质科学院院报, 1994, 第 29 号: 103 ~ 118.
- 18 Zherikhin V. V. In: Proceedings of the First International Paleontological Conference Moscow 1998. Moscow: AMBA/AM/ PFICM98/1.99, 1999. 193 ~ 199.
- 19 任东. 昆虫学报, 2002, 45(2): 234 ~ 240.
- 20 任东, 尹继才. 地质科技情报, 1999, 18(1): 39 ~ 44.
- 21 任东. 地质博物馆研究, 1996, 1: 60 ~ 68.
- 22 谭京晶, 任东. 动物分类学报, 2002, 27(3): 428 ~ 434.
- 23 Zherikhin V. V., Mostovski M. B., Vrsansky P., Blagoderov V. A., Lukashevich E. D. In: Proceedings of the First International Paleontological Conference Moscow 1998, Moscow: AMBA/AM/ PFICM98/1.99, 1999, 185 ~ 191.
- 24 Zherikhin V. V., Kalugina, N. S. In: Rasnitsyn, A. P. (ed.), Jurassic Non-marine Biocoenoses of South Siberia and Adjacent Territories. Moscow: Trudy Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR, 1985. 137 ~ 183. (in Russian).
- 25 任东, 卢立伍, 姬书安, 郭子光, 尹继才等. 地球学报, 1996, 17(增刊): 148 ~ 154.
- 26 Labandeira C. C. Ann. Rev. Ecol. Syst., 1997, 28: 153 ~ 93.
- 27 Labandeira C. C., Dilcher D. L., Davis D. R., Wagner D. L. Proc. Natl. Acad. Sci., 1994, 91: 12 278 ~ 12 282.
- 28 Labandeira C. C., Phillips T. L. Ann. Entomol. Soc. Ame., 1996, 89: 157 ~ 183.
- 29 Labandeira C. C., Phillips T. L. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1996, 93: 8 470 ~ 8 474.
- 30 Wilf P., Labandeira, C. C., Kress W. J., Staines. C. L., Windsor D.M. et al. Science, 2000, 289: 291 ~ 294.
- 31 郭双兴. 古生物学报, 1991, 30: 739 ~ 742.
- 32 Wilf P., Labandeira C. C. Science, 1999, 284: 2153 ~ 2156.
- 33 Wilf P., Labandeira C. C., Johnson K. R., Coley P. D., Cutter A. D. Proc. Natl. Acad. Sci., 2001, 98: 6 221 ~ 6 226.
- 34 Ren D. Science, 1998, 280: 85 ~ 88.
- 35 Krassilov V. A., Rasnitsyn A. P. Lethaia, 1997, 29: 369 ~ 372.
- 36 Krassilov V. A., Zherikhin V. A., Rasnitsyn A. P. Palaeontology, 1997, 40: 1095 ~ 1100.
- 37 Krassilov, V. A., Rasnitsyn, A. P. In: Proceedings of the First International Paleontological Conference Moscow 1998, Moscow: AMBA/AM/ PFICM98/1.99, 1999, 65 ~ 72.
- 38 Farrel B. D., Mitter C. Bioscience, 1992, 42: 34 ~ 42.
- 39 Farrel B. D., Mitter C. C. Biol. J. Linn. Soc., 1998, 63: 553 ~ 577.
- 40 Farrel B. D. Science, 1998, 281: 555 ~ 558.
- 41 Rasnitsyn A. P., Quicke D. L. J. History of Insects. Norwell: Kluwer Academic Publisher, 2002.

## 封面照片

美丽花网翅虻 *Florinemestrius pulcherrimus* Ren

本期封面化石照片为美丽花网翅虻 *Florinemestrius pulcherrimus* Ren, 1998, 隶属于双翅目短角亚目网翅虻科, 产自中国辽宁省北票市晚侏罗世义县组地层。虫体保存十分完整, 不仅翅脉、足、腹部清晰可见, 口器以及虫体的细毛均保存良好。在辽西义县地层中还有大量该科的化石, 分别归于 2 属 3 种。照片中的 *F. pulcherrimus* 拥有较短的长喙, 另一种 *Protonemestrius jurassicus* 的喙近体长一半。现生的网翅虻是主要的访花昆虫, 一些种类以花蜜和花汁为食。综合分析这批化石虻类的长喙、体毛以及与现生类群的比较, 作者认为这些生活在晚侏罗纪的喜花虻类很可能利用自身的长喙来取食花粉和花蜜, 并在当时还缺乏被子植物化石的情况下进一步提出在晚侏罗纪的中国东北地区就有被子植物花的出现, 并已初步分化(详见 Ren D. Science, 1998, 280: 85 ~ 88)。这一结论将被子植物出现的时间提前了 2000 万年。随后, 在同一地层中发现了最早的被子植物化石——辽宁古果 *Archaeofructus liaoningensis*, 这一发现更为中国东北地区是被子植物起源中心之一的推论提供了有力的证明。

任东(首都师范大学生命科学院 北京)