毛翅目化石研究进展*

高 燕[1] 刘斯宇[2] 杨 光[1] 姚云志[1,3**] 任 东[1]

(1. 首都师范大学生命科学学院 北京 100048;2. 北京城市学院生物医药学部 北京 100094;
3. 现代古生物学和地层学国家重点实验室 中国科学院南京地质古生物研究所 南京 210008)

摘 要 本文详细总结和回顾了世界毛翅目化石研究简史,列出已发表的化石种类名录、分布及年代,共37科、193属、661种(包括中国发现的4科9属15种),描述了不同地质时期主要毛翅目化石的分类单元和分布地区。简要介绍了毛翅目分类系统及系统发育、不同地质时期毛翅目化石的产地及时代。初步分析了目前该类群所存在的一些问题,并对今后的研究工作进行了展望。

关键词 毛翅目,化石,分类学,研究进展

Progress in the study of Trichoptera (caddisfly) fossils

GAO Yan[1] LIU Si-Yu[2] YANG Guang[1] YAO Yun-Zhi[1,3**] REN Dong[1]

(1. College of Life Science, Capital Normal University, Beijing 100048, China;
2. Beijing City University, Beijing 100094, China;3. State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, CAS, Nanjing 210008, China)

Abstract This paper reviews the history and current status of research on Trichoptera fossils. Up to now, 37 families, 193 genera and 661 species of fossils have been reported from all over the world, including 4 families, 9 genera and 15 species from China. A checklist of all described Trichoptera fossils, with their distribution and geological age is provided. The phylogenetics and classification system of this group is briefly introduced and caddisfly diversity and distribution during the main geological epochs are summarized. An integrative and thorough study of caddisflies is required.

Key words Trichoptera, fossil, taxonomy, research progress

毛翅目,属完全变态昆虫,因翅面和身体表面具毛而得名。世界现生毛翅目数量庞大,种类已超过13 574种(Morse, 2010),除南极洲之外,广泛分布于世界各地,隶属于47科608属。成虫外形似蛾,又称石蛾,是水生昆虫中最大的类群之一。幼虫俗称石蚕,多栖息在清洁的流水中,对水质要求较高,是监测水环境较好的指示昆虫。毛翅目是昆虫纲中较古老的一类,也是出现较早的新翅类昆虫之一。研究毛翅目化石不仅对研究该类群的起源、演化和生活习性及当时的生态环境等方面具有重要意义,而且对于研究不同地质时期古地理、古气候、地球演变、生物进化等具有重要的价值。本文就当前世界范围内毛翅目化石的研究状况和存在问题加以综述。

1 毛翅目化石研究历史与现状

1.1 世界毛翅目昆虫化石研究简史

世界毛翅目化石的研究已将近有200年的历史,大体可分为3个阶段:19世纪初至20世纪50年代末,是毛翅目化石研究的初始阶段,这一时期的研究主要集中在简单的形态分类学工作方面,Sukatsheva(1980)、Handlirsh(1906—1908)、Ulmer(1905)、Martynova(1958)等人对毛翅目化石进行简单的描述,并建立了相应的科(Carpenter, 1992);20世纪60年代至90年代,是毛翅目化石研究的快速发展时期,这一时期,以Ross(1956)、

* 资助项目:国家自然科学基金(30800095;40872022)、973项目(No. 2012CB821906)、北京自然科学基金(5082002)、北京市属高等学校人才强教深化计划高层次人才资助项目(PHR20090509;PHR201107120)和现代古生物学和地层学国家重点实验室(中国科学院南京地质古生物研究所)(编号:123114)。

**通讯作者,E-mail:yaoyz100@gmail.com

收稿日期:2011-09-02,接受日期:2011-10-10

Morse(1997)、Wiggins and Wichard(1989)为代表的一大批古昆虫学家们在描述大量新属种的同时,开展了对毛翅目分类系统方面的研究,并各自提出了相应的分类系统。另外,Sukatsheva 分别在 1982 年和 1990 年对毛翅目幼虫石蛾巢化石进行大量描述,并根据筑巢习性等异同加以分类鉴定,从而将毛翅目的研究领域由形态分类学扩展到了生物学领域;20 世纪 90 年代至今是毛翅目化石研究的深入和完善时期。在这一时期,古昆虫学家们以经典分类学为基础,开始深入研究该类群的起源时间、生活习性及当时的生态环境等问题。

迄今,世界毛翅目化石已经记载了 37 科,193 属,661 种,其中 38 属,248 种未定科(表 1)。

表 1 世界毛翅目化石目录

Table 1 A checklist of fossil Trichoptera found all over the world

亚目 Suborder	科 Family	属(种数) Genus (Species number)	分布 Locality	地质年代 Geol. age
二叠亚目 (Protomeropina)	1. Microptysmatidae	*Adoptysma* (1)	Northern Urals	P_3
		Kamopanorpa (9)	East Kazakhstan、Udmurt/Russia	P_1、P_3
		Microptysmodes (1)	Russia	P_1
		Microptysma (3)	Moravia/Czechoslovakia	P1
	2. Protomeropidae	*Aphryganoneura* (1)	New South Wales/Australia	P3
		Permomerope (5)	East Kazakhstan、New South Wales/Australia、South Africa	P_1、P_3
		Karaungira (1)	East Kazakhstan	P3
		Marimerobius (1)	USSR	P
		Pseudomerope (4)	Moravia/Czechoslovakia	P_1
		Stenomerope (1)	Moravia/Czechoslovakia	P_1
		Pseudomeropella (1)	Moravia/Czechoslovakia	P_1
	3. Cladochoristidae	*Cladochorista* (2)	Kirghizia、New South Wales/Australia	P_3、T_1
		Cladochoristella (1)	Australia/Queensland	T
环须亚目 (Annulipalpia)	4. Prorhyacophilidae	*Prorhyacophila* (2)	Kirghizia、Australia/Queensland	T、J_1
	5. Psychomyiidae	*Lype* (5)	Baltic、Saxony/Germany、	Tertiary
		Trichopterodomus (1)	North Dakota/U. S. A.	E_1
	6. Xiphocentronidae	*Xiphocentron* (1)	Mexico	N_1
	7. Polycentropodidae	*Archaeoneureclipsis* (3)	Baltic amber、Canada	K_3, Tertiary
		Holocentropus (15)	Baltic amber	Tertiary
		Neureclipsis (4)	Baltic amber	Tertiary
		Nyctiophylax (18)	Baltic amber、Germany	Tertiary
		Oncovena (23)	Baltic amber、Germany、Mongolia	Jurassic-Cretaceous、Tertiary
		Eoclipsis (1)	Mongolia	Jurassic-Cretaceous
		Veteropsyche (1)	New Jersey/U. S. A.	K_3
	8. Electralbertidae	*Electralberta* (1)	Canada	K_3
	9. Ecnomidae	*Archaeotinodes* (14)	Baltic amber、Germany	Tertiary
	10. Dipseudopsidae	*Antillopsyche* (2)	Mexico、Dominican amber	N_1
		Phylocentropus (6)	Baltic amber、New jersey/U. S. A.	K_3、Tertiary
	11. Dysoneuridae	*Dysoneura* (1)	Kazakhstan	J
		Oncovena (2)	Russia、Mongolia	J_2、J_3
		Palaeoludus (1)	South England	K_1

续表 1

亚目 Suborder	科 Family	属(种数) Genus (Species number)	分布 Locality	地质年代 Geol. age
	12. Hydropsychidae	*Apheilocheira* (1)	Baltic amber	Tertiary
		Hydropsyche (6)	Florissant/U. S. A.	Tertiary
		Cyrnus (2)	Baltic amber	Tertiary
		Derobrochus (8)	Florissant/U. S. A.	Tertiary
		Leptobrochus (1)	Florissant/U. S. A.	Tertiary
		Litobrochus (1)	Florissant/U. S. A.	Tertiary
		Mesobrochus (2)	Florissant/U. S. A.	Tertiary
		Paladicella (1)	Florissant/U. S. A.	Tertiary
		Polycentropus (3)	Baltic amber、Florissant/U. S. A.	Tertiary
		Tinodes (1)	Colorado/U. S. A.	Tertiary
		Hydroptila (1)	Colorado/U. S. A.	Tertiary
		Diplectrona (2)	Baltic amber	Tertiary
		Electrodiplectrona (1)	Baltic amber	Tertiary
		Potamyia (1)	Baltic amber	Tertiary
		Palaehydropsyche (1)	Dominican amber	Tertiary
		Psychomyia (1)	Baltic amber	Tertiary
	13. Stenopsychidae	*Stenopyche* (1)	Baltic amber	Tertiary
	14. Philopotamidae	*Archiphilopotamus* (2)	Siberia	J_2
		Arkharia (1)	Russia	K_3
		Baga (2)	Mongolia	J_2
		Chimarra (6)	Dominican amber	Tertiary
		Dolophilodes (*Sortosella*) (1)	Kyrgyzstan	J_1
		Dolophilus (4)	Baltic amber	Tertiary
		Dajella (1)	Siberia	K_1
		Electracanthinus (1)	Baltic amber	Tertiary
		Philopotamus (1)	Baltic amber	Tertiary
		Ulmerodldia (1)	Baltic amber	Tertiary
		Stenopsyche (1)	Baltic amber	Tertiary
		Prophilopotamus (1)	Kirghizia	T_1
		Wormaldia (11)	Baltic amber、Germany、Burmese amber	K_3、Tertiary
	15. Hydrobiosidae	*Bullivena* (1)	Mongolia	J_3
		Palaeohydrobiosis (1)	Russia	K_3
		Atopsyche (2)	Dominican amber	Tertiary
	16. Rhyacophilidae	*Agapetes* (1)	Baltic amber	Tertiary
		Atopsyche (3)	Baltic amber	Tertiary
		Rhyacophila (8)	Baltic amber、Siberia、Germany	K_3、Tertiary
完须亚目 (Integripalpia)	17. Glossosomatidae	Cubanoptila (5)	Dominican amber	Tertiary
		Culoptila (1)	Mexico	Tertiary
		Electragapetus (1)	Baltic amber	Tertiary
	18. Hydroptilidae	*Agraylea* (5)	New jersey/U. S. A. Baltic amber、Parlin/France	K_3、Tertiary
		Novajerseya (1)	Parlin/France	K_3

续表 1

亚目 Suborder	科 Family	属(种数) Genus (Species number)	分布 Locality	地质年代 Geol. age
		Palaeagapetus (1)	Parlin/France	K_3
		Ochrotrichia (5)	Dominican amber	Tertiary
		Allotrichia (2)	Baltic amber	Tertiary
		Electrotrichia (1)	Baltic amber	Tertiary
		Palaeagapetus(1)	Baltic amber	Tertiary
		Burminoptila (1)	Myanmar	K_1
		Alisotricha (1)	Dominican amber	Tertiary
		Leucotrichia (1)	Dominican amber	Tertiary
	19. Baissoferidae	*Baissoferus* (4)	Russia、Siberia	J_1、K_1
		Baissophryganoides (2)	Russia、Siberia	K_1
	20. Plectrotarsidae	*Palaeotarsus* (1)	England	K_1
	21. Phryganeidae	*Leptocerus* (1)	France	Tertiary
		Limnophilus (4)	France、Baltic amber、Colorado/U. S. A.	Tertiary
		Phryganea (24)	France、Germany、U. S. A、Baltic amber	K_3、Tertiary
		Limnopsyche (1)	Colorado/U. S. A.	Tertiary
		Neuronia (3)	Germany、Baltic amber、Colorado/U. S. A.	Tertiary
	22. Lepidostomatidae	*Archaeocrunoecia* (1)	Baltic amber	Tertiary
		Electrocrunoecia (1)	Baltic amber	Tertiary
		Maniconeurodes (1)	Baltic amber	Tertiary
		Palaeocrunoecia (1)	Baltic amber	Tertiary
		Palaeolepidostoma (1)	Baltic amber	Tertiary
		Eucrunoecia (1)	England/UK	K_1
	23. Brachycentridae	*Baissoplectrum* (1)	Transbaikalial/Russia	K_1
		Baissoplectrum (1)	Transbaikalial/Russia	K_1
		Brachycentrus (1)	Baltic amber	Tertiary
		Micrasema (1)	Baltic amber	Tertiary
	24. Taymyrelectronidae	*Taymyrelectron* (1)	Russia	K_3
	25. Goeridae	*Lithax* (1)	Baltic amber	Tertiary
	26. Limnophilidae	*Halesus* (1)	Baltic amber	Tertiary
		Limnephilus (2)	Russia、Colorado/U. S. A.	Tertiary
		Miopsyche (2)	Colorado/U. S. A.	Tertiary
		Tricheopteryx (1)	Colorado/U. S. A.	Tertiary
		Platyphylax (*Eopteryx*) (1)	Colorado/U. S. A.	Tertiary
		Vodnik (1)	Slovakia	Tertiary
	27. Vitimotauliidae	*Macropteryx* (1)	China	K_1
		Multimodus (13)	China、Siberia、Transbaikalial/Russia	J_3、K_1
		Vitimotaulius (3)	Russia. Siberia、Transbaikalial/Russia	K_1
		Purbimodus (4)	England/UK	K_1

续表 1

亚目 Suborder	科 Family	属(种数) Genus (Species number)	分布 Locality	地质年代 Geol. age
		Sinomodus (3)	China	$J_3 - K_1$
		Utania (2)	Transbaikalial/Russia	K_1
	28. Sericostomidae	*Lepidostoma* (1)	Baltic amber	Tertiary
		Trichostomum (1)	Baltic amber	Tertiary
	29. Helicopsychidae	*Electrohelicopsyche* (1)	Baltic amber	Tertiary
		Palaeocrunoecia (1)	Baltic amber	Tertiary
		Helicopsyche (3)	Dominican amber	Tertiary
	30. Beraeidae	*Bereodes* (3)	England、Baltic amber	Tertiary
	31. Odontoceridae	*Electrocerum* (1)	Baltic amber	Tertiary
		Electropsilotes (1)	Baltic amber	Tertiary
		Marilia (1)	Baltic amber	Tertiary
		Phenacopsyche (2)	Colorado/U. S. A.	Tertiary
	32. Calamoceratidae	*Calamodontus* (1)	Russia	K_3
		Ganonema (1)	Baltic amber	Tertiary
		Rhabdoceras (1)	Baltic amber	Tertiary
		Palaeocentropus (1)	England/UK	K_1
	33. Molannidae	*Molanna* (1)	Argentina	Tertiary
	34. Leptoceridae	*Creterotesis* (1)	Transbaikalial/Russia	K_1
		Erotesis (2)	Saxony/Germany	Tertiary
		Praeathripsodes (1)	Russia	K_3
		Prodontocerum (1)	France	Tertiary
		Setodes (4)	Colorado/U. S. A. Dominican amber	Tertiary
		Triaenodes (2)	Germany	Tertiary
	35. Liassophilidae	*Liassophila* (1)	England/UK	J
	36. Necrotauliidae	*Chimarrha* (1)	England/UK	Jurassic/ Cretaceous
		Karatauliodes (1)	Kazakhstan	J
		Karataulius (1)	Kazakhstan	J
		Cretotaulius (1)	Transbaikalial/Russia	K_1
		Archiptilia (1)	Germany	J_1
		Epididontus (1)	Germany	J_1
		Liadoptilia (1)	Germany	J_1
		Metarchitaulius (1)	Germany	J_1
		Necrotaulius (28)	Germany、England、China、 Transbaikalial/Russia	T、J_1、J_2、K_1
		Palaeotaulius (1)	Germany	J_1
		Paratrichopteridium (6)	Germany、Russia	J_1
		Mesotrichopteridium (2)	Germany	J_1
		Nannotrichopteron (1)	Germany	J_1
		Pseudorthophlebia (1)	Germany	J_1
		Necropsis (1)	China	J_2
		Pteromixanum (4)	England/UK	K_1
		Trichopteridium (1)	Germany	J_1
		Parataulius (1)	Germany	J_1

续表 1

亚目 Suborder	科 Family	属(种数) Genus (Species number)	分布 Locality	地质年代 Geol. age
		Metatrichopteridium (1)	Germany	J_1
	37. Ningsiapschidae	*Ningxiapsyche* (1)	China	K_1
	Family incertae sedis*	*Acrindusia* (5)	Transbaikalial/Russia	K_3、Tertiary
		Conchindusia (3)	Mongolia、England、Transbaikalial/Russia、	J_3、K_1
		Adelomyia (1)	Baltic amber	Tertiary
		Aulacomyia (1)	Baltic amber	Tertiary
		Archotaulius (1)	Germany	J_3
		Aspatherium (1)	Baltic amber	Tertiary
		Chilostigma (1)	Colorado/U. S. A.	Tertiary
		Coprindusia (1)	Mongolia	K_1
		Cretolype (1)	Transbaikalial/Russia	K_1
		Folindusia (25)	Mongolia、Transbaikalial/Russia、Tennessee/U. S. A.	J_3、K_1、K_3、Tertiary
		Folindusia (*Acrindusia*) (5)	Transbaikalial/Russia	K_1、K_3
		Folindusia (*Detrindusia*) (1)	Russia	Tertiary
		Folindusia (*Echinindusia*) (10)	Mongolia、Transbaikalial/Russia	J_3、K_1、K_3
		Folindusia (*Folindusia*) (27)	Mongolia、Transbaikalial/Russia	J_3、K_1
		Folindusia (*Profolindusia*) (6)	Transbaikalial/Russia	K_1
		Folindusia (s. str.) (22)	Russia	K_1, K_3
		Folindusia (*Spirindusia*) (3)	Transbaikalial/Russia	Tertiary
		Folindusia (*Frugindusia*) (1)	Russia	K_1
		Indusia (11)	Transbaikalial/Russia、France、Brazil、U. S. A、Baltic amber、Mongolia	K_1、Tertiary
		Mesotaulius (1)	Germany	J_3
		Micrasema (1)	Colorado/U. S. A.	Tertiary
		Molindusia (1)	Russia	K_1
		Ocnerites (1)	Germany	Tertiary
		Ogmomyia (1)	Baltic amber	Tertiary
		Ostracindusia (20)	Mongolia、Transbaikalial/Russia、England/UK	K_1、K_3
		Pelindusia (9)	Transbaikalial/Russia、England/UK	K_1
		Perissomyia (1)	Baltic amber	Tertiary
		Piscindusia (2)	England/UK	K_1

续表 1

亚目 Suborder	科 Family	属(种数) Genus (Species number)	分布 Locality	地质年代 Geol. age
		Pseudoberaeodes (1)	Baltic amber	Tertiary
		Qinquania (1)	China	J_3
		Rhyacophilites (1)	France	Tertiary
		Secrindusia (14)	Mongolia、Transbaikalial/Russia	J_3、K_1、Tertiary
		Sphaleropalpus (2)	Baltic amber	Tertiary
		Terrindusia (15)	Mongolia、Transbaikalial/Russia	K_1
		Terrindusia (*Mixtindusia*) (9)	Mongolia、Transbaikalial/Russia	J_3、K_1
		Terrindusia (s. str.) (15)	Russia	K1、K3、Tertiary
		Terrindusia (*Terrindusia*) (25)	Mongolia、Transbaikalial/Russia	J_3、K_1
		Trichopterella (1)	Mongolia	K
		Tuanwangica (1)	China	J_3

注:Permian (二叠纪); Triassic (三叠纪); Jurassic (侏罗纪); Cretaceous (白垩纪);Tertiary(第三纪);P_1—Early Permian (早二叠世); P_3—Late Permian(晚二叠世); T_1—Early Triassic (早三叠世); J_1—Early Jurassic (早侏罗世); J_2—Middle Jurassic (中侏罗世); J_3—Late Jurassic (晚侏罗世), K_1—Early Cretaceous (早白垩世);K_3—Late Cretaceous (晚白垩世); E_1—Palaeocence(古近世); N_1—Miocene (中新世).

Family incertae sedis* (表示科未定).

1.2　中国毛翅目昆虫化石研究简史

我国毛翅目研究起步较晚。1976 年,洪友崇记述了中国第一个毛翅目昆虫化石——*Macropteryx xiaoshetaiensis* Hong 1976(魏姬姆石蛾科 Vitimotauliidae)(洪友崇和王五力,1976)。洪友崇和王五力(1976), 洪友崇(1982, 1983, 1984), 洪友崇和李镇宇(2004)、任东等(1995)、Wang 等(2009a) (图 1)陆续发表关于中国的毛翅目昆虫化石方面的论文。2010 年 Davis 等还描述了 1 块采集自我国辽西的毛翅目蛹化石,由于化石保存的原因,该化石的属种未定(表 2)。到目前为止,我国的古昆虫学家共发表毛翅目化石 4 科 9 属 15 种,其中 2 属 2 种未定科,化石产地主要集中在辽宁北票、河北承德、内蒙古宁城、广西钟山、宁夏固原、甘肃玉门以及山东莱阳等地区。

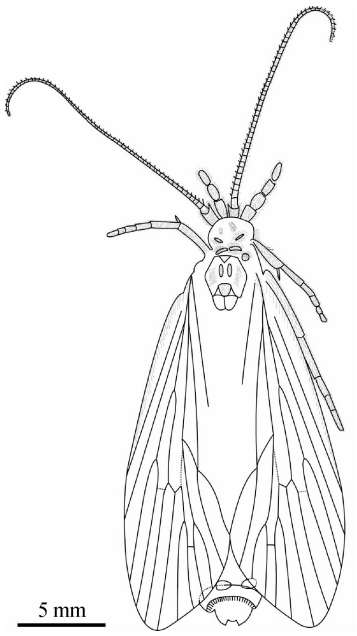

图 1　大型中华石蛾 *Sinomodus spatiosus* Wang & Ren, 2009, 正模,比例尺代表长度是 5 mm, 标本编号:TNP – 42592。(仿 Wang *et al.*,2009a)

Fig. 1　*Sinomodus spatiosus* Wang & Ren, 2009, line drawing of holotype, the scale bar is 5 mm, No. TNP – 42592. (copy by Wang *et al.*,2009a)

2　毛翅目分类系统和系统发育

毛翅目属长翅目群,与其姐妹群鳞翅目统称兼翅总目 Amphiesmenopteran。兼翅总目位于有翅亚纲 Pterygota, 新翅部 Neoptera, 内翅亚部 Endopterygota(彩万志等,2001)。

表 2 中国中生代的毛翅目昆虫化石名录

Table 2 A checklist of Mesozoic fossil Trichoptera found in China

科 Family	种 Species	出处 Citation	产地 Locality	层位/时代 Horizon/Age
Necrotaulidae	*Necropsis paludis* Hong, 1983	洪友崇,1983	辽宁北票	海房沟组/中侏罗世
	Necrotaulius fascialatus Hong, 1983	洪友崇,1983	河北承德	九龙山组/中侏罗世
	Necrotaulius kritus Lin, 1986	林启彬,1986	广西钟山	石梯组/早侏罗世
	Necrotaulius qingshilaense Hong, 1984	洪友崇,1984	河北承德	义县组/晚侏罗世—早白垩世
Ningxiapsychidae	*Ningxiapsyche fangi* Hong *et* Li, 2004	洪友崇和李镇宇,2004	宁夏固原	乃家河组/早白垩世
Philopotamidae	*Juraphilopotamus lubricus* Wang, Zhao *et* Ren, 2009	Wang *et al.*, 2009b	内蒙古宁城	九龙山组/中侏罗世
Vitimotauliidae	*Macropteryx xiaoshetaiensis* Hong *et* Wang, 1976	洪友崇和王五力,1976	内蒙古乌拉特前旗	胡柳沟组/早白垩世
	Multimodus dissitus Ren, 1995	任东等,1995	河北承德	义县组/晚侏罗世—早白垩世
	Multimodus elongatus Ren,1995	任东等,1995	河北承德	义县组/晚侏罗世—早白垩世
	Multimodus stigmaeus Ren, 1995	任东等,1995	河北承德	义县组/晚侏罗世—早白垩世
	Sinomodus macilentus Wang *et* Ren, 2009	Wang *et al.*, 2009a	辽宁北票	义县组/晚侏罗世—早白垩世
	Sinomodus peltatus Wang *et* Ren, 2009	Wang *et al.*, 2009a	辽宁北票	义县组/晚侏罗世—早白垩世
	Sinomodus spatiosus Wang *et* Ren, 2009	Wang *et al.*, 2009a	辽宁北票	义县组/晚侏罗世—早白垩世
	Gen. *et* sp. indet. Davis, Engel *et* Ren, 2010	Davis *et al.*, 2010	辽宁北票	义县组/晚侏罗世—早白垩世
Incertae sedis	*Qinquania combinata* Hong, 1982	洪友崇,1982	甘肃玉门	赤金桥组/晚侏罗世
	Tuanwangica aethoneura Zhang, 1985	张俊峰,1985	山东莱阳	莱阳组/晚侏罗世

注:表中分类位置均以原作者发表文章时所确定的分类位置为准。

The systematic position of fossil in the table is based on the description in original papers.

毛翅目分类系统具有代表性的,分别是麦氏系统和马氏系统。麦氏系统主要根据成虫下颚须的节数将毛翅目昆虫分为同须亚目 Aequipalpia 和异须亚目 Inaequipalpia。马氏系统根据成虫下颚须末节有无环纹及幼虫的筑巢习性等,将毛翅目昆虫分为环须亚目 Annulipalpia 和完须亚目 Integripalpia。随后 Wiggins 和 Wichard (1989)在马氏系统基础上,根据毛翅目呼吸行为的演化趋势及茧蛹构造的相应变化,将以营自由生活为主的原始类群从环须亚目中单独列出,建立尖须亚目 Spicipalpia。

然而,根据 Hozenthal 等(2007)对马氏系统 3 个亚目各主要科分子生物学研究的初步资料,认为尖须亚目的单系群仍有疑点,狭义环须亚目也有可能不是一个单系群。但是所有的分子生物学资料均支持完须亚目是一个单系群。

在化石方面,Sukatsheva(1980)建立了最古老的毛翅目亚目即二叠毛翅亚目 Protomeropina,起源于早二叠世。该亚目包括 4 个科,分别是 Protomeropidae, Microptysmatidae, Uraloptysmatidae 和 Cladochorstidae。前 3 个科均在二叠世灭绝,只有 Cladochorstidae 科持续到三叠世末期。Novokshonov (1993) 认为 Microptysmatidae 和 Uraloptysmatidae 是同物异名。这样毛翅目化石分类系统分为 3 个亚目:二叠毛翅亚目、环须亚目、完须亚目。

Minet 等(2010)认为二叠毛翅亚目是多系群,包含的 4 个科均不属于毛翅目,其中 Microptysmatidae 科应单独提升为 Permotrichoptera 目。

环须亚目包括 Psychomyioidea 总科、Philopotamoidea 总科、Rhyacophiloidea 总科;完须

亚目包括 Glossosomatoidea 总科、Hydroptiloidea 总科、Phryganeoidea 总科、Limnephiloidea 总科、Sericostomatoidea 总科、Leptoceroidea 总科。毛翅目中各个总科的系统发育关系见图 2。

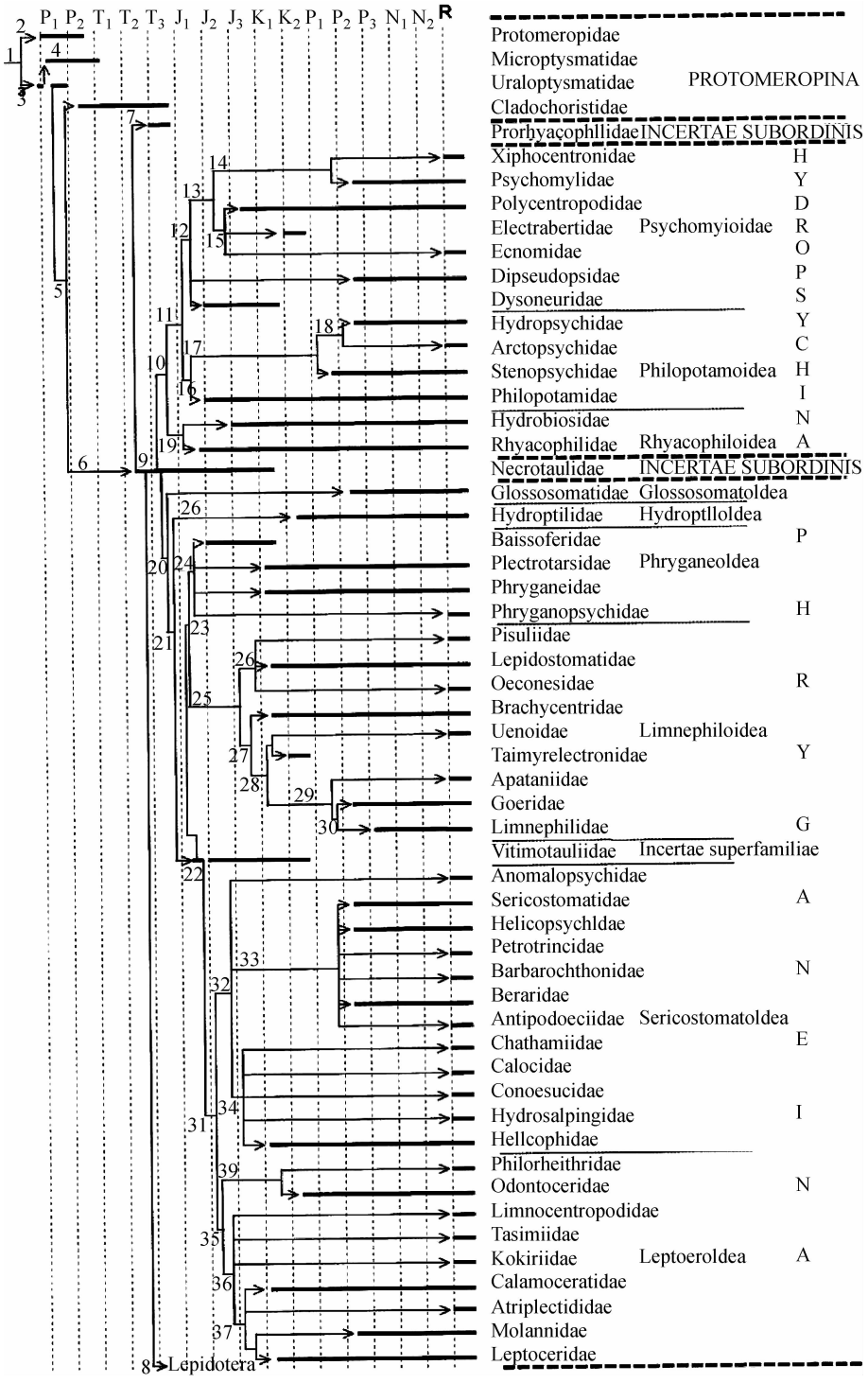

图 2　毛翅目的系统发育树（仿 Ivanov and Sukatsheva, 2002）

Fig. 2　The phylogenetic tree of Trichoptera（copy by Ivanov and Sukatsheva, 2002）

3 不同地质时代主要毛翅目化石分类单元、产地及其特征

世界毛翅目昆虫化石产地主要集中在哈萨克斯坦东部、蒙古、俄罗斯外贝加尔地区、捷克、澳大利亚、法国、吉尔吉斯斯坦、德国、美国、墨西哥、波罗的海、西伯利亚、加拿大、多米尼亚、英格兰、中国等地区。其中俄罗斯、美国、加拿大、蒙古、波罗的海地区以及中国,毛翅目化石尤为丰富,种类繁多。

到目前为止,世界毛翅目化石在早二叠纪到新生代均有发现,但各个时期发现的种类数目均不相同(图 3)。从图 3 中明显看出世界毛翅目昆虫化石的研究大多数集中在第三纪、白垩纪以及侏罗纪。其中包括二叠纪 30 种,三叠纪 4 种,侏罗纪 92 种,白垩纪 250 种,第三纪 285 种,第三纪以琥珀昆虫居多。

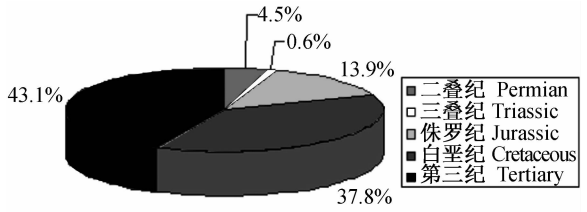

图 3 各地质年代世界已发现的毛翅目昆虫化石数目

Fig. 3 The fossil number of Trichoptera found in differert geological age

二叠纪 出现于二叠纪的 4 个科 Protomeropidae、Microptysmatidae、Cladochorstidae、Uraloptysmatidae 均被归入为二叠毛翅亚目。二叠纪中期,Protomeropidae 科在欧洲中部及美国北部,阿尔丁斯克阶地层(Artinskian)被发现,而 Microptysmatidae 科只在欧洲中部出现过。直到二叠纪末期,二叠毛翅亚目中的剩余科级阶才全被发现。Uraloptysmatidae 科和 Cladochorstidae 科分别在俄罗斯的 Tshekarda 地区和澳大利亚等地有过化石记录。

三叠纪 这个时期二叠毛翅亚目除了 Cladochorstidae 科持续到三叠纪末期才灭绝,其他的均已灭绝。此外,僵石蛾科 Necrotauliidae、与原石蛾相似的前原石蛾科 Prorhyacophidae 以及古老的等翅石蛾均有所发现。有人推测等翅石蛾科有可能起源于早三叠纪亚洲的中部。而僵石蛾 Necrotauliidae 在后来的研究中被认为是重要的兼翅总目 Amphiesmenoptera 的基干类群,是现代毛翅目和鳞翅目的共同祖先。

侏罗纪 侏罗纪是兼翅总目昆虫演化发展的一个重要时期,其中毛翅目昆虫的数量和多样性都有所增加。除了起源于三叠纪的僵石蛾科 Necrotauliidae、前原石蛾科 Prorhyacophidae 和等翅石蛾科 Philopotamidae 外,还有 6 个科级阶元出现(包括一些现代毛翅目科级阶元):螯石蛾科 Hydrobiosidae、原石蛾科 Rhyacophilidae、巴以萨石蛾科 Baissoferidae、Dysoneuridae 和魏姬姆石蛾科 Vitimotauliidae、小石蛾科 Hydroptilidae。特别在早侏罗纪的德国和英国,僵石蛾科 Necrotauliidae 被大量发现。其他 6 个科分别在蒙古、吉尔吉斯斯坦、西伯利亚及外贝加尔湖地区有少量发现。

白垩纪 到白垩纪时期,毛翅目中的科级阶元发生了明显变化。例如:僵石蛾科 Necrotauliidae 和原石蛾科 Rhyacophilidae 逐渐衰退,Philopotamidae、Dysoneuridae 和 Baissoferidae 数量没有发生明显变化,但是魏姬姆石蛾科 Vitimotauliidae 却大量繁衍,但事实上这个时期发现的化石在总量中仍占较小的比例。同时出现了一些新的科级阶元:多距石蛾科 Polycentropodidae、石蛾科 Phryganeidae 等,此外蝶石蛾科 Psychomyiidae、螯石蛾科 Hydrobiosidae 也有发现。这些化石类群主要分布在北半球的外贝加尔地区、西伯利亚和蒙古等地;而螯石蛾科 Hydrobiosidae 主要限制在南半球。

新生代(第三纪、第四纪) 新生代发现的毛翅目化石不论在层位和时间上,还是在数量及多样性上都达到最繁盛时期。Ulmer(1905)在描述波罗的海琥珀化石时,几乎覆盖了已知的所有毛翅目科级阶元,除了沼石蛾科 Limnephilidae。而沼石蛾科 Limnephilidae 首次被发现在北美西部的渐新世或始新世前后。

4 毛翅目昆虫化石与气候变迁

毛翅目昆虫与地质历史时期气候变迁的关系报道极少,Eskov 和 Sukatcheva(1997)认为最早出现的二叠毛翅亚目在早二叠纪中期被发现,当时位于热带欧美地区,气候炎热。直到二叠纪末期,

毛翅目才出现在热带以外的西伯利亚和冈瓦那地区。三叠纪末期的生物大绝灭导致二叠毛翅亚目在这一时期绝灭,继而出现了僵石蛾科、前原石蛾科、古老等翅石蛾科等类群。而古老等翅石蛾科最初发现在热带地区,后迁移到气候温和的地区。持续到侏罗纪,毛翅目一些高级阶元在西伯利亚及远东的中侏罗地层被发现,魏吉姆石蛾科 Vitimotauliidae 和巴以萨石蛾科 Baissoferidae 一直处在北半球的温带地区;原石蛾 Rhyacophilidae 和 Dysoneuridae 分布到热带地区;螯石蛾科 Hydrobiosidae 在侏罗纪热带地区起源演化,后来迁移到高纬度地区。Ivanov 和 Sukatsheva(2002)认为白垩纪时期全球气候温暖,这一时期毛翅目的科级阶元开始发生了明显变化,如石蛾科 Phryganeidae、枝石蛾科 Calamoceratidae、Taymyrelectronidae、毛石蛾科 Sericostomidae、小石蛾科 Hydroptilidae 和 Electralbertidae 相继出现,均起源于高纬度地区后来扩散到低纬度地区;而长角石蛾科 Leptoceridae 是唯一一个从低纬度地区起源,后迁移到高纬度的。

5　毛翅目昆虫化石研究存在的问题及展望

毛翅目昆虫化石的研究已达 200 年之久,国内外学者做出了大量工作。但随着研究工作的不断深入,毛翅目化石研究中的问题也逐渐凸显出来,主要在以下 4 个方面:

(1)毛翅目化石类群与现生类群分类系统有所差异。现生毛翅目主要依据马氏系统即成虫下颚须末节有无环纹以及毛翅目昆虫呼吸行为的演化趋势等,将毛翅目昆虫分为环须亚目、狭义完须亚目和尖须亚目。而绝大多数化石标本保存不完整,只有坚韧的翅保留下来,所以只能根据毛翅目昆虫化石翅脉的特殊性,在马氏系统基础上建立二叠毛翅亚目。这样毛翅目化石分类系统分为 3 个亚目:二叠毛翅亚目、环须亚目、完须亚目。

(2)与现生毛翅目昆虫选取分类特征不一致。现生毛翅目昆虫主要根据虫体的微小结构进行分类,如下颚须节数、复眼数目、触角类型、雄外生殖器等。而化石昆虫分类主要依据翅脉的特征,因为昆虫翅脉特征最易保存为化石。对于毛翅目化石来讲,翅的形状、翅室的封闭与开放、翅尖的位置、RS 与 M 的分支情况、横脉的数量及分布、臀脉 A 的融合情况等都是毛翅目化石选取的主要分类特征。相反地,在现生昆虫分类中,翅脉特征往往是种级以上分类单元(属、亚科或科级)的鉴别特征,这就是说化石昆虫中的种不仅是客观存在的,而且"级别"较现生昆虫种级分类单元要高。

(3)毛翅目起源演化问题一直存在争议。在起源时间上,Ivanov 和 Sukatsheva(2002)认为毛翅目起源于早二叠纪中期,包括二叠毛翅亚目 Protomeropina 中的 4 个科;Ansorge(2002)认为真正意义上的毛翅目 *Liadolaulius* Handlirsch, 1939 出现在早侏罗纪(里阿斯统),而现生毛翅目专家 Nel 等(2007)认为毛翅目属完全变态昆虫,应起源于石炭纪。关于起源地,在二叠纪出现的 4 个科大多数发现于俄罗斯、吉尔吉斯坦、哈萨克斯坦、斯洛伐克等地,持续到三叠纪,二叠亚目中除了 Cladochorstidae 科外都灭绝了,三叠纪时期 Cladochorstidae 科在吉尔吉斯坦和澳大利亚均被发现,而这一时期泛大陆开始发生漂移,分裂成北部的劳亚古大陆和南部的冈瓦纳古大陆(季强等,2004),化石记录和地球板块运动的证据均表明毛翅目的起源中心可能就在欧亚大陆,之后随着泛大陆的分裂部分种类迁移扩散到冈瓦纳大陆。

(4)对同一化石的分类位置把握不统一。由于学者之间对分类特征的认识与把握存在一定的差异,因而常常会出现对同一块化石有着不同的见解,不同种类的化石有时被认为是同一物种,在毛翅目化石的研究工作中也难免出现此类现象。例如:Ansorge(2002)认为僵石蛾科 *Necrotaulius parvulus* Geinitz,1884 与这一属下的 8 个种为同物异名,*N. marginatus* Bode(1905)、*N. dobbertinensis* Handlirsch(1906)、*N. nanus* Handlirsch(1906)、*N. pygmaeus* Tillyard (1933)、*N. bodei* Handlirsch (1939)、*N. minimus* Handlirsch (1939)、*N. pygmaeus* Handlirsch (1939)、*N. obtusior* Bode (1953)。又如林启彬(1976)将 *Parachorista miris* Lin, 1976. 鉴定为长翅目 Mecoptera 中的直脉科 Orthophlebiidae,随后 Sukatsheva and Jarzembowski (2001)认为这一新属种与毛翅目 *Multimodus* Sukatsheva(1968)相类似,应归为毛翅目。

近年来我国古昆虫学家在毛翅目昆虫化石方面的研究取得了较大的进步,由于研究条件所限,工作中还存在一些问题。如:化石标本保存稀少,高级阶元很难确定,降低了分类位置的准确性和

可信度。Wang 等(2009b)发现的新种平滑侏罗石蛾 *Juraphilopotamus lubricus* Wang, Zhao et Ren 2009(图 4、图 5),但只有一块保存非常完好的标本,缺少副模,所以只能尝试性的将其放到等翅石蛾科中。另外目前对于古生物研究手段较为陈旧,依然只用光学设备观察,类似 CT、三维成像、扫描电镜、地质元素分析手段没有用到化石的研究中来;其次古昆虫化石的研究领域没有学科交叉,依然只是传统分类学研究,类似分支系统学、分支生物地理学等学科的研究理论没有融入。因此需要对毛翅目昆虫化石进行系统采集和详细的分类研究,多学科综合交叉,多手段观察探究,同时在分子水平下进行系统学研究,进一步探讨毛翅目昆虫各科间的系统发育关系。

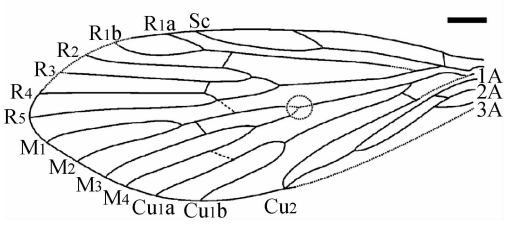

图 4 平滑侏罗等翅石蛾 *Juraphilopotamus lubricus* Wang, Zhao *et* Ren 2009, 前翅, CNU - T - NN - 2007001, 比例尺代表 1 mm。(仿 Wang *et al.*, 2009b)

Fig. 4 Forewing of *Juraphilopotamus lubricus* Wang, Zhao *et* Ren 2009, No. CNU - T - NN - 2007001. Scale bar represents 1 mm. (copy by Wang *et al.*, 2009b)

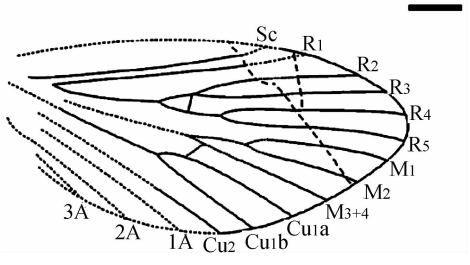

图 5 平滑侏罗等翅石蛾 *Juraphilopotamus lubricus* Wang, Zhao *et* Ren 2009, 后翅, CNU - T - NN - 2007001, 比例尺代表 1 mm。(仿 Wang *et al.*, 2009b)

Fig. 5 Hindwing of *Juraphilopotamus lubricus* Wang, Zhao *et* Ren 2009, No. CNU - T - NN - 2007001. Scale bar represents 1 mm (copy by Wang *et al.*, 2009b)

致谢:感谢俄罗斯专家 Sukatcheva I. D. 给予的耐心指导,在此谨致诚挚谢意。

参考文献(References)

Ansorge J, 2002. Revision of the "Trichoptera" described by Geinitz and Handlirsch from the Lower Toarcian of Dobbertin (Germany) based new material. Proc. 10th Int. Symp. on Trichoptera-Nova Suppl. Ent., Keltern. 55—74.

Bode A, 1905. Orthoptera und Neuroptera aus dem Oberen Lias von Braunschweig. *Jb. Kgl. Preuβ. Geol.*, 25: 218—245.

Bode A, 1953. Die Insektenfauna des ostniedersachsischen oberen Lias. *Palaeontogr. A*, 103: 1—375.

Carpenter FM, 1992. Treatise on Invertebrate Palaeontology. Part R. Arthropoda 4 (3). Superclass Hexapoda. Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas, Baulder, Colorado and Lawrence. 359—369.

Davis SR, Engel MS, Ren D, 2010. A pupal caddisfly from the Early Cretaceous of China (Trichoptera). *Cretaceous Res.*, 31 (4): 396—399.

Eskov KY, Sukatcheva ID, 1997. Geographical distribution of the Palaeozoic and Mesozoic caddisflies (Insecta: Trichoptera). Proc. 8th Intern. Symp. Trichoptera. 95—98.

Geinitz EE, 1884. Ober die Fauna des Dobbertiner Lias. *Ztschr. Dtsch. Geol. Ges.*, 36: 566—583.

Handlirsch A, 1906—1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezentzn Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologzn. Engelmann, Leipzig. 1-1430. [pp. 1—640 was published 1906, 641—1430 was published 1908].

Handlirsch A, 1939. Neue Untersuchungen iiber die fossilen lnsekten mit Erganzungen und Nachtragen sowie Ausblicken auf phylogenetische, palaeogeographische und allgemein biologische Problcme. Ⅱ. Teil. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 49: 1—240.

Holzenthal RW, Blahnik RJ, Prather AL, Kjer KM, 2007. Order Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta), Caddisfles. *Zootaxa*, 1668: 639—698.

Ivanov VD, Sukatsheva ID, 2002. Order Trichoptera Kirby, 1815. The caddisf1ies//Rasnitsyn AP, Quicke DLJ (eds.). History of Insects. The Netherlands: Kluwer

Academic Publishers. 199—219.

Martynova OM, 1958. New insects from Permian and Mesozoic depoists of the USSR. *Materialy le 'Osnovam Paleontologii'*, 2:69—94.

Minet J, Di YH, Hao W, 2010. Early Mecopterida and the systematic position of the Microptysmatidae (Insecta: Endopterygota). *Ann. Soc. Entomol. Fr.* (*n. s.*), 46 (1/2):262—270.

Morse JC, 1997. Phylogeny of Trichoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, 42:427—450.

Morse JC, 2010. Trichoptera world checklist. Available from: http://entweb. clemson. edu/database/trichopt/[accessed 25. 12. 10]

Nel A, Roques P, Prokop J, 2007. The earliest holometabolous insect from the Carboniferous: a "crucial" innovation with delayed success (Insecta Protomeropina Protomeropidae). *Ann. Soc. Entomol. Fr.* (*n. s.*), 43 (3):349—355.

Novokshonov VG, 1993. Caddis Flies (Insecta, Trichoptera, Microptysmatidae). *Paleontol. J.*, 27(1A):90—102.

Ross HH, 1956. Evolution and Classification of Moutain Caddisflies. Urabana: The University of Illinois Press. 1—213.

Sukastcheva ID, 1990. Description of fossil insect, caddisflies, Phryganeida. Late Mesozoic insects of Eastern Transbaikalia. *Trudy Paleontol. Inst. USSR Acad. Sci.*, 239:94—122.

Sukatcheva ID, 1968. Mesozoic caddisflies (Trichoptera) from the Zabaikalia. *Paleontol. J.*, 2:59—75.

Sukatcheva ID, 1982. History development of the Trichoptera. *Trudy Paleontol. Inst. USSR Acad. Sci.*, 231:112—197.

Sukatsheva ID, 1980. Evolution of the caddisfly (Trichoptera) larval case construction. *Zhurnal Obshchey Biol.*, 41:457—469.

Sukatsheva ID, Jarzembowski EA, 2001. Fossil caddisflies (Insecta: Trichoptera) from the Early Cretaceous of southern England II. *Cretaceous Res.*, 22(6):685—694.

Tillyard RJ, 1933. The Panorpoid Complex in the British Rhaetic and Lias. Fossil Insects 3, London (British Museum). 79.

Ulmer G, 1905. Zur Kenntniss aussereuropäischer Trichopteren. *Entomol. Zeitung.*, 66:3—119.

Wang MX, Liang JH, Ren D, Shih CK, 2009a. New fossil Vitimotauliidae (Insecta: Trichoptera) from the Jehol Biota of Liaoning Province, China. *Cretaceous Res.*, 30 (3): 592—598.

Wang MX, Zhao YY, Ren D, 2009b. New fossil caddisfly from Middle Jurassic of Daohugou, Inner Mongolia, China (Trichoptera: Philopotamidae). *PNAS*, 19 (10): 1427—1431.

Wiggins GB, Wichard W, 1989. Phylogeny of pupation in Trichoptera, with proposals on the origin and higher classification of the order. *J-NAB*, 8:260—276.

彩万志,庞雄飞,花葆祯,2001. 普通昆虫学. 北京:中国农业大学出版社. 503.

林启彬,1976. 辽西侏罗系的昆虫化石. 古生物学报, 15 (1):97—118.

林启彬,1986. 华南中生代早期的昆虫. 中国古生物志,新乙种第 21 号. 北京:科学出版社. 56—67.

洪友崇,1982. 酒泉盆地昆虫化石. 北京:地质出版社. 80—91.

洪友崇,1983. 北方中侏罗世昆虫化石. 北京:地质出版社. 48—64.

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. 152—156.

洪友崇,王五力,1976. 华北地区古生物图册,内蒙古分册(二). 北京:地质出版社. 1—85.

洪友崇,李镇宇,2004. 宁夏六盘山早白垩世一新科(昆虫纲:毛翅目). 动物分类学报, 29(2):224—233.

季强,陈文,王五力,金小赤,2004. 中国辽西中生代热河生物群. 北京:地质出版社. 375.

任东,卢立五,郭子光,姬书安,1995. 北京与邻区侏罗 - 白垩纪动物群及其地层. 北京:地震出版社. 64—73.

张俊峰,1985. 中生代昆虫化石新资料. 山东地质, 1(2): 27—28.

技术与方法

一种改进的粉虱成虫生物测定方法*

田玉安 杨茜茹 梁 沛** 高希武

(中国农业大学昆虫学系 北京 100193)

摘 要 生物测定是检测害虫抗药性的一项重要技术。利用 100 mL 插口圆底聚丙烯离心管对现在应用较多的粉虱成虫生物测定方法——琼脂保湿浸叶法进行了改进。改进后的方法不影响粉虱成虫的持续取食,具有操作简单、结果重复性好及无需对成虫麻醉等优点。同时发现茄子叶片对于 B 型烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) B-biotype 和温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood)成虫均是一种非常适合的生测材料。利用该方法分 3 次独立测定了烯啶虫胺对 B 型烟粉虱和温室白粉虱混合日龄成虫的毒力,结果具有很好的重复性。

关键词 B 型烟粉虱, 温室白粉虱, 抗药性, 生物测定, 烯啶虫胺

An improved bioassay method for adults of whiteflies

TIAN Yu-An YANG Xi-Ru LIANG Pei** GAO Xi-Wu

(Department of Entomology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract Bioassay is a very important technique for insecticide resistance detection. An improved bioassay method for adults of *Bemisia tabaci* (Gennadius) and *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) was reported in present paper. This method primarily composed of a cylinder tube, made from a centrifuge tube (38 mm in diameter and 107 mm in length) with bottom cut off and replaced with a piece of black cotton cloth to do the test. The nitenpyram treated eggplant – leaf disc, which was proved here to be a good material for the bioassay of adult whiteflies, was laid abaxial side down on a bed of agar gel inside the lid of the tube. The improved bioassay method described here offered a dependable, accurate, and relatively simple means to explore dose – response relationships in evaluating susceptibility of adult whiteflies to different varieties of insecticides.

Key words *Bemisia tabaci* B-biotype, *Trialeurodes vaporariorum*, insecticide resistance, bioassay method, nitenpyram

B 型烟粉虱 *Bemisia tabaci* (Gennadius) B-biotype 和温室白粉虱 *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) 同属同翅目粉虱科 (Homoptera: Alyrodidae),是全球性的重要害虫,在我国北方常混合发生,危害严重(杨秀清等,2001;张芝利和罗晨,2001;严盈等,2008)。因其体被蜡粉、繁殖迅速、世代重叠严重,加上生产中杀虫药剂的长期不合理使用,使 2 种粉虱已经对多种杀虫药剂产生了抗药性(Devine *et al.*, 1999; Bi *et al.*, 2002 Nauen and Denholm, 2005; Bi and Toscano, 2007; Fernández *et al.*, 2009; Dennehy *et al.*, 2010; Luo *et al.*, 2010)。由于目前乃至今后相当长一段时期内还没有任何一种措施能够有效替代化学防治,作为抗性治理早期预警手段的粉虱抗药性监测及其技术研究就显得尤为重要。

目前,国外通常采用内吸法进行粉虱成虫或若虫抗药性的田间监测、室内筛选及机制研究(Rowland *et al.*, 1991; Prabhaker *et al.*, 1992, 1997; Liu, 2004)。国内多采用琼脂保湿浸叶法进行粉虱成虫抗药性检测(李国霞和郑炳宗,1991;剧正理等,1998;刘彩峰和董双林,2008),多选用塑料培养皿或玻璃指形管,因成虫接入前需

* 资助项目:国家重点基础研究发展计划项目(2009CB119200)、公益性行(农业)科研专项(201203038)。

**通讯作者, E-mail: liangcau@cau.edu.cn

收稿日期:2012-01-17,接受日期:2012-02-06