

衍蜉(aeschnidiids)昆虫稚虫的发现

张俊峰

(中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008. Email: jfzhang@nigpas.ac.cn)

摘要 首次发现并描述了衍蜉科(Aeschnidiidae)稚虫化石标本, 就其亲缘关系和生态学特征做了推断. 国内外曾报道过的这个科的稚虫实际上都不是衍蜉分子. 根据稚虫标本所建立的箭蜉科(Gomphidae) 4属5种实际上都是衍蜉科成员, 可合并为一个种, 并归入 *Sinaeschnidia cancellosa* 之中. 这个种是“热河生物群”的一个昆虫广布种, 出现于晚侏罗世的晚期.

关键词 热河生物群 衍蜉科 昆虫稚虫

衍蜉科(Aeschnidiidae)隶属于昆虫纲(Insecta)蜻蜓目(Odonata)差翅亚目(Anisoptera), 除 *Tauropteryx krassilovi* Pritykina 发现于晚白垩世的最早期(Lower Cenomanian)外, 其余仅生存于晚侏罗世至早白垩世. 这个科一度十分繁盛, 几乎遍及全球, 迄今为止, 根据成虫标本至少已建立了 19 属 25 种, 分别发现于德国、英国、西班牙、哈萨克斯坦、俄罗斯外贝加尔、中国、澳大利亚、巴西和埃及^[1~5].

自 19 世纪中叶第 1 块衍蜉标本被发现和描述以来, 至今已有 100 余年的历史. 可是, 这个类群的稚虫一直未有记载. 由于稚虫是确定蜻蜓高级分类阶元的重要依据之一, 因此, 衍蜉科的总科级归属一直意见不一, 分别被归入了蜉总科(Aeschnoidea)^[5~7]、大蜉总科(Cordulegasteroidea)^[8,9]或衍蜉总科(Aeschnidiioidea)^[10]. 近几年来, 国内外某些昆虫化石工作者认为他们已经发现了衍蜉稚虫或与其亲缘关系十分密切的种类, 分别加以描述或讨论^[7,10,11]. 最近, 本文作者在辽西北票上园黄半吉沟义县组中采获到十几块蜻蜓稚虫标本, 经研究认为应是毫无疑问的衍蜉科分子, 且可归入 *Sinaeschnidia cancellosa* Ren^[5] (本文作者认为这个种可与 *Sinaeschnidia heishankowensis* Hong^[12]合并为一个种, *Sinaeschnidia* Hong 这个属可与 *Aeschnidium* Westwood 合并为同一个属, 有关这些成虫属种之间的划分和修订将另文讨论, 本文在此保留了原文的属种名称)之中. 根据对比, 过去所描述或推测的衍蜉稚虫都不应归入这个类群. 因此, 这是衍蜉稚虫的首次发现和确认. 本文就它的基本特征、分类位置、属种间的划分、生态学特征以及时代和地理分布等诸方面提出某些新的见解, 以期进一步讨论和研究.

1 稚虫的基本特征

属于较典型的差翅亚目蜻总科型稚虫, 但虫体相对较纤长, 近扁桶状, 至少在各腹节的后缘具毛. 触角 7 节, 细长; 唇基颇为发达, 其前缘中央具瘤; 复眼大, 靠近头的前缘, 向侧上方突起; 脸盖(mask)蜻总科(Libelluloidea)类型: 呈典型的匙状, 但背、腹面同时具密集的刚毛; 前颊(prementum)顶部变宽, 中叶显著前伸, 呈三角形, 其侧缘具排列整齐的长刚毛; 唇须(labial palp)长且宽, 三角形, 其内缘和端缘具细齿无刚毛, 外缘扁平, 接近外缘处具一行指向端缘的排列整齐的长刚毛; 动钩(movable hooks)显小. 翅芽(wing rudiments)通常显著分歧. 足细长, 步行式, 无泳毛, 股节和胫节具隆脊, 跗节 3 节(但通常仅可分辨为 1 节), 爪深裂. 肛侧板(paraproct)颇为发达, 钳状, 长于最后两腹节长度之和, 中部具宽隆脊; 尾须

(cercus)小, 三角形; 肛上板(epiproct)长方形但端缘显著向内凹陷. 接近成熟期的雌性稚虫产卵器充分发育, 显长(见封面图和图 1, 2).

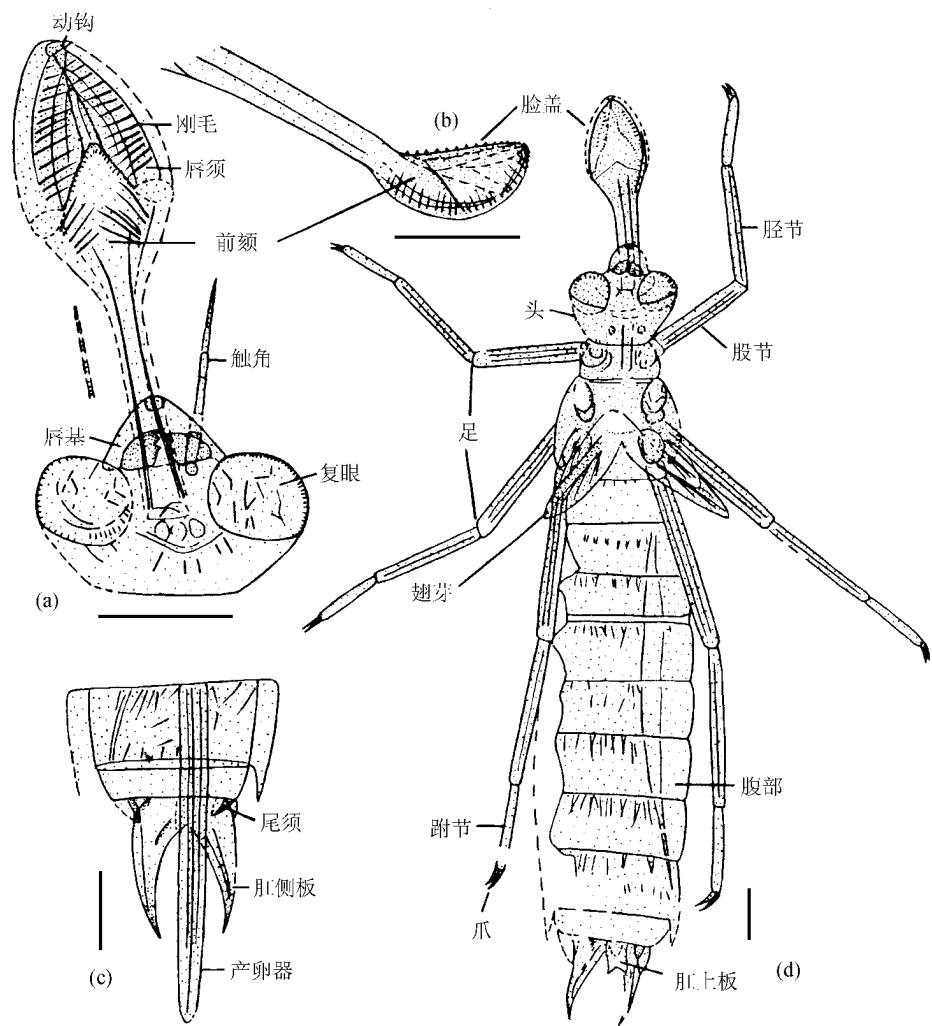


图 1 多室华衍蜉 *Sinaeschnidia cancellosa* Ren, 年幼期稚虫

(a) 头部(包括下唇), 背腹向保存, 登记号: B97611; (b) 下唇, 侧向保存, 登记号: B97619; (c) 雌性腹末, 背腹向保存, 登记号: B97614; (d) 雄性, 背腹向保存, 登记号: 97613. 图中比例尺为 5 mm

2 讨论

2.1 稚虫分类位置的确认

蜻蜓属半变态, 虽然成虫与稚虫的形态特征有某些相似性, 但是, 它们之间的差别也十分明显. 即使在现生种类中, 如果对个体发育缺乏必要的了解, 也难于准确地把成虫和稚虫联系起来. 在化石中这种鉴别则更加困难. 但是, 辽西义县组衍蜉科的成虫与稚虫是个例外. 它们的雌性成虫和稚虫都具有充分发育的显长的产卵器, 这一特征在蜉类已知的现生和绝灭类群中都是十分罕见的(见图 1(c), 图 2(d)和图 3). 况且, 接近成熟期的稚虫产卵器的形状、

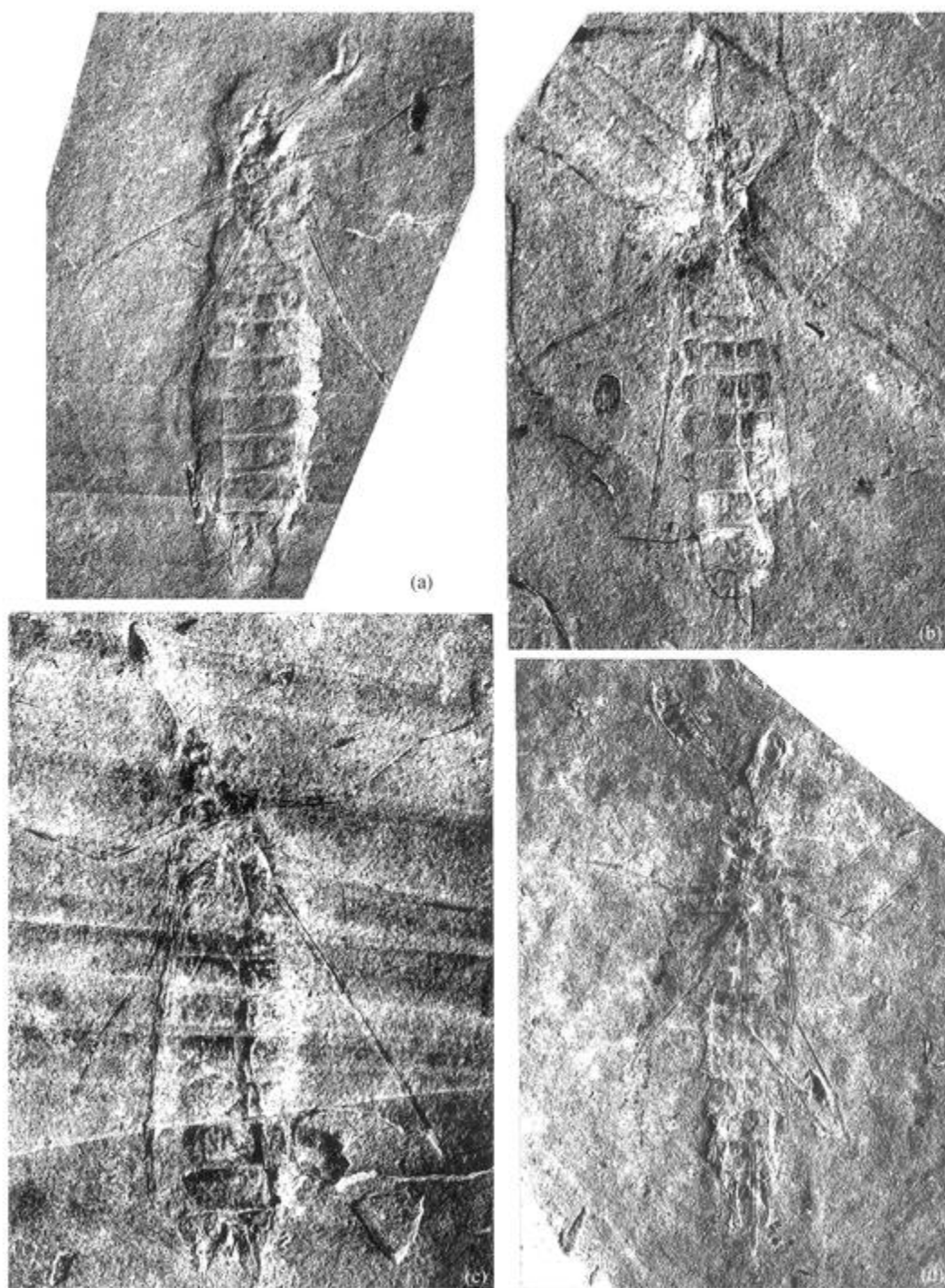


图2 多室华衍蜓 *Sinaeschinidia cancellosa* Ren, 年幼期稚虫

(a) 雄性, 腹部背腹向、胸部侧向保存, $\times 1.3$, 登记号: B97619; (b) 雄性, 背腹向保存, $\times 0.73$, 登记号: B97613;
(c) 雄性, 背腹向保存, $\times 0.95$, 登记号: B97611; (d) 雌性, 背腹向保存, $\times 0.84$, 登记号: B97614



图3 多室华衍蜓 *Sinaeschnidia cancellosa* Ren, 雌性成虫
背腹向保存, $\times 0.83$, 登记号: B93004-2

长短与雌性成虫几乎完全一致。加之, 在辽西上园黄半吉沟中所发现的衍蜓无论是成虫还是稚虫分别仅有此一种具显长产卵器的类型, 且个体数量巨大, 明显超过其他种类, 是较典型的优势种, 因此, 根据目前所掌握的资料有理由推断这类成虫和稚虫可以归入同一个种, 即 *Sinaeschnidia cancellosa* Ren^[5]之中。根据稚虫的脸盖特征, 衍蜓科归入蜓总科显然不妥。虽然大蜓总科的稚虫与衍蜓科稚虫特征接近, 但后者脸盖腹面具排列整齐的长刚毛, 雌性稚虫具充分发育的显长的产卵器, 肛侧板颇为发达、钳状与前者亦有显著差别, 也不宜归入大蜓总科(两者成虫区别亦十分明显)。因此, 本文作者认为衍蜓总科的建立较为合理。

首先发现于辽宁义县大康堡义县组, 后又发现于甘肃酒泉下沟赤金堡组(赤金桥组)的 *Yixiangomphus labius* (Lin)^[13] (*Archaeogomphus labius* Lin^[14,15], *Archaeogomphus* sp.^[16]) 被归入了蜓总科(Aeschnoidea)的箭蜓科(Gomphidae)之中。本文作者重新观察了这个种的模式标本, 认为原文描述有不妥之处。标本系一块年幼期雌性稚虫, 腹部基本上呈背腹向保存, 胸和头部(包括脸盖)基本上呈侧向保存。其脸盖呈较典型的匙状但已有破损, 腹面刚毛由于保存上的原因不可分辨。触角细长, 芒状, 端部保存不佳, 但至少可分辨基部6节。产卵器由第8腹节后缘伸出达第10腹节后缘。第9腹节两侧具长刺。肛侧板发达, 钳状, 中央具宽脊; 肛上板长方形, 后缘中央显著内陷; 尾须三角形。标本所能分辨的特征与辽宁北票黄半吉沟义县组中的 *Sinaeschnidia cancellosa* Ren 一致。因此, 可转移至衍蜓总科衍蜓科, 且与上述已知种合并为一个种。

发现于辽宁义县大康堡义县组的另一个种 *Pseudosamarura largina* Lin 系根据一块腹部大部分缺失的侧向保存的稚虫标本所建立, 也被归入了箭蜓科之中^[14]。在重新观察了这个种的

模式标本之后, 本文作者认为它的触角已经丢失; 下唇(包括脸盖)呈正常状态下的侧向保存. 所能分辨的特征与 *Sinaeschnidia cancellosa* Ren 的稚虫一致. 因此, 鉴定为 *Sinaeschnidia* cf. *S. cancellosa* Ren 较为合适.

发现于甘肃酒泉下沟赤金堡组中的 *Dissurus qingquanensis* Hong(原文种名误拼为 *Dissurus qinquanensis*)被认为是箭蜓科分子^[16], 其所能分辨的特征与 *Sinaeschnidia cancellosa* Ren 一致. 可是, 它的脸盖特征不明, 腹末肛上板分辨不清, 因此, 暂视其为 *Sinaeschnidia* cf. *S. cancellosa* Ren 较妥, 其确切的分类位置尚需新的化石材料的补充. 产于辽宁辽源义县组中的另一个种 *Dissurus liaoyuanensis* Hong(原文种名误拼为 *Dissurus liauyuanensis*)是根据一块保存不佳的破碎的年幼期稚虫标本所建立的^[16]. 它的头部缺失, 腹末破损, 仅可暂时勉强作为 *Sinaeschnidia* cf. *S. cancellosa* Ren 处理, 其准确的分类位置也需新的化石材料.

产自内蒙古乌拉特中后联合旗石兰计胡柳沟组(= 李三沟组下部)的十几块稚虫标本被归入了箭蜓科的箭蜓亚科(Gomphinae)之中, 且作为一个新属、新种: *Neimenggolgomphus dongwugaiensis* Hong(原文属名误拼为 *Neimengoganphus* Hong)处理^[17]. 它们的头部皆未保存. 正模标本系一块年幼期雌性稚虫, 其图版照片上的产卵器清晰可见, 所能分辨的特征与 *S. cancellosa* Ren 完全一致. 因此, 可视其为 *Sinaeschnidia* cf. *S. cancellosa* Ren.

产于山东莱阳莱阳组的某些昆虫幼虫标本被暂时归入了衍蜓科的 *Sinaeschnidia heishankowensis* Hong 之中^[7]. 本文作者在同一产地同一层位也采获到几十块这类幼虫. 经鉴定它们应属于全变态的双翅目(Diptera)幼虫, 且多少与圆裂亚目(Cyclorrhypa = 芒角亚目Aristocera)的食蚜蝇科(Syrphidae)的幼虫接近. 由于蜻蜓目属半变态类型, 因此, 这些标本不可能是蜻蜓的稚虫, 更不可能归入衍蜓科之中.

1998年, 西欧某些昆虫化石分类学者^[11,18]提出假蜻科(Nothomacromiidae = Pseudomacromiidae)、昼蜓科(Hemeroscopidae)和丧蜓科(Sonidae)的稚虫都具有发达的钳状肛侧板, 因此, 皆可归入丧蜓科之中, 也就是说皆可归入 Stenophlebioidea 之中, 甚至可能都是衍蜓科的稚虫. 由于我们已经发现了没有疑问的衍蜓类稚虫标本, 因此, 这一推断欠妥. 假蜻科^[10]和丧蜓科^[19]稚虫脸盖扁平无刚毛, 唇须窄小, 动钩大, 属典型的蜓总科类型, 与衍蜓科稚虫为较典型的蜻总科类型区别十分明显, 两者亲缘关系较远, 不可能属于同一个科. 唯一块被归入昼蜓科的稚虫脸盖标本^[9]与衍蜓科特征接近. 但是, 上述西欧的某些昆虫化石分类学者^[11,18]认为它与被归入昼蜓科的众多稚虫标本不能归入同一类. 本文认为不能排除它与同一产地以成虫后翅标本建立的无疑问的衍蜓科种类 *Leptaeschnidium latum* Pritykina^[9] 关系密切的可能性, 也许两者实际上是同一种. 关于这块稚虫脸盖标本分类位置的最终确定还需原文作者进一步澄清或有待于新的化石材料的发现.

与西欧某些昆虫化石分类学者^[11,18]的结论不同, 本文作者认为上述涉及的所有稚虫所显示的某些相似性, 例如, 肛侧板颇为发达, 钳状, 端部或多或少内弯, 肛上板和尾须相对较小, 虫体通常较纤长, 触角发达, 显长等特征可能是中生代晚期差翅亚目的祖系特征, 反映出当时这一地质时期这个大的分类群的演化阶段. 可能与当时特定的古气候和古生态环境也有一定的关系.

2.2 稚虫生物学、生态学特征推断

根据辽西义县组的标本, *Sinaeschinidia cancellosa* Ren 稚虫至少可分为4个龄期, 但皆属于年幼期, 龄期最大者是接近成熟期的稚虫, 可能属于倒数第2或3龄期。由于龄期不同, 它们的个体大小、宽窄变化巨大。接近初龄期的稚虫体长仅超过20 mm, 宽约11 mm; 接近成熟期稚虫体长可达76 mm, 宽约17 mm。虫体其他构造, 例如, 下唇的长短和宽窄、足的长短、肛侧板的长短和宽窄、雌性产卵器的长短和宽窄等变化十分显著。龄期偏小者肛上板和雌虫产卵器通常不易分辨; 产卵器最长可达23 mm, 约为腹长的1/2, 这一长度关系与雌性成虫产卵器长度基本吻合。需要说明的是, 由于标本龄期和保存状态不同, 虫体各器官在观察时其形状和大小有时不尽相同, 但是这些标本应归入同一个种为妥。因为无论是从分类学的角度还是从生态学的角度来分析, 一个大型捕食性的水生昆虫的属在某一特定的湖盆中通常仅可以有一个种存在, 否则生态平衡将无法维持。

根据功能形态学原理, 参考与衍蜉类亲缘关系密切的现生稚虫生境和生活方式, 结合义县组中的动植物化石组合以及沉积埋葬学特征, 我们现在可以对这个种稚虫的生境、生态学特点推断如下: 它适合于在温暖浅底静水湖泊近岸处或河流入湖处营底栖半泳半爬生活。它们通常攀附于水生植物(标本已发现尚未发表)的根部或匍匐于湖底泥沙之上。强大的具瘤的唇基可能具有在泥沙中掘洞或浅坑的功能, 也许它们在自掘的洞或坑中, 用附肢和/或肛侧板扬起泥沙将自己半掩半埋, 但通常将复眼和触角暴露于泥沙之外一动不动地观察周围的情况。它的主要邻居是三尾类蜉蝣(*Ephemeropsis trisetalis* Eichwald)的稚虫、长足刺甲(*Coptoclava longipoda* Ping)、莱阳中蜉(*Mesolygaeus laiyangensis* Ping)、其他水生蜉类(标本已发现尚未发表)、群集隐翅幽蚊(*Chironomaptera gregaria* (Grabau))的子子、其他蜉类的稚虫(标本已发现尚未发表)、北票鲟(*Peipiaosteus* sp.)和狼鳍鱼(*Lycoptera* sp.)等。在这些水生动物中, 它的捕食对象可能主要是群集隐翅幽蚊的子子、莱阳中蜉、幼龄期的三尾类蜉蝣和长足刺甲的幼虫, 有时甚至可以包括其他蜉幼龄期的稚虫和幼鱼。其捕食方式可能是一动不动等待猎物靠近后突然伸出下唇以唇须和动钩将其捕获。它的主要天敌应是北票鲟和狼鳍鱼, 或许年幼期的稚虫会遭受长足刺甲成虫和近成熟期幼虫、近成熟期的三尾类蜉蝣和其他大型蜉类稚虫的骚扰或攻击。它们主要以隐藏在洞或坑中躲避这些袭击, 如果不成功, 它们会迅速地在湖底爬行逃遁。强有力的肛侧板很可能具有对天敌的威慑和恐吓作用。

2.3 地理分布和地质时代

迄今为止, 这个种的稚虫已在下列地点发现: 辽宁北票上园义县组、义县大康堡义县组、辽源大王杖子义县组、甘肃酒泉下沟赤金堡组、内蒙古乌拉特中后联合旗胡柳沟组和河南南召南召组。这个种的成虫除发现于辽宁北票上园义县组和甘肃酒泉下沟赤金堡组外, 还包括有河北丰宁森吉图义县组、山东莱阳莱阳组、浙江湖州杨家斜杭加湖组以及俄罗斯外贝加尔(*Trans baikal*)的图尔加(*Turga*)组(成虫标本分别被鉴定为 *Hebeiaeschnidia fengningensis* Hong^[16], *Sinaeschnidia heishankowensis* Hong, *S. huzhouensis* Zhou et Wei^[20] 和 *Sinaeschnidia* sp.^[21])。据报道辽宁喀左梅勒营子九佛堂组和内蒙赤峰黑山沟沙海组也有发现。可是, 这些产地含衍蜉层位尚需进一步做地层核实工作。有关成虫属种间的划分和地层对比将另文发表。

本文认为与三尾类蜉蝣一样, 衍蜉科的这个种是“热河生物群”中另一个广布种, 它

的分布范围几乎遍及整个“热河生物群”。关于其生存时代一直争论不休,或全属晚侏罗世、全属早白垩世或属晚侏罗-早白垩世。本文认为非海相沉积地层的时代确定应主要依靠生物地层方面的依据。衍蜓具有生存时代短暂,演化、辐射和迁移十分迅速的特点。其中,*Aeschnidium* Westwood 的两个种 *A. densum* Hagen 和 *Sinaeschnidia cancellosa* Ren(本文作者认为这个种的修改后的学名应为 *Aeschnidium heishankowense* (Hong), 将在另一篇文章中发表) 由于化石标本保存完整,基本上可以现代昆虫分类学的方法进行鉴定和对比。前者仅发现于德国索伦霍芬(Solnhöfen)的下提唐阶(Lower Tithanian), 后者广布于东亚的“热河生物群”。如果衍蜓属起源于东亚地区,那么显然我国的这个种开始出现的时代不会晚于晚侏罗世的基末利阶(Kimmeridgian)。另一方面,衍蜓属很可能是由西欧起源的,东亚的这个种是由 *A. densum* 迁移形成的。由于它能够以快速长距离飞行的方式活动,其速度可以与早期的鸟类和兽类媲美,故迁移过程所需要的时间在地质历史上可以忽略不计。可是,一个新种在形成过程中基因的改变则需要一定时间的累积。因此,我国的这个衍蜓种类在东亚最早出现的地层层位(冀北、辽西的义县组)应大体相当于中-上提唐阶(Middle and Upper Tithanian),也就是说约为晚侏罗世的最晚期。每一个昆虫种类自出现到绝灭都有一定的生存期限,这个种很可能会延伸至早白垩世的早期,确切的绝灭时间尚待进一步研究。

致谢 本工作为国家自然科学基金(批准号:49832020 和 49672085)及中国科学院“九五”重大项目(批准号:KZ951-B1-410)资助项目。

参 考 文 献

- 1 Bechly G. A revision of the fossil dragonfly genus *Urogomphus*, with description of a new species (Insecta: Odonata: Pananisoptera: Aeschniidae). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie)*, 1998, 270: 1~47
- 2 Nel A, Martí nez-Delclòs X. Essai de révision des Aeschnioidae (Insecta, Odonata, Anisoptera). In: C N R S, ed. Francoise Debrenne Institut de Paléontologie. Paris: Cahiers de Paléontologie, 1993. 16~65
- 3 Nel A, Bechly G, Martí nez-Delclòs X. A new genus and species of Aeschniidae (Insecta: Odonata: Anisoptera) from the Solnhofen limestone, Upper Jurassic, Germany. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie)*, 1996, 76(1/2): 175~179
- 4 Pritykina L N. First dragonflies (Odonata: Aeschniidae) from Cenomanian of Crimea. *Paleont J*, 1993, 27(1A): 179~181
- 5 任 东, 卢立伍, 郭子光, 等. 北京邻区侏罗-白垩动物群及其地层. 北京: 地震出版社, 1995. 47~49
- 6 Rohdendorf B B. *Fundamentals of Paleontology. Volume 9, Arthropoda, Tracheata, Chelicerata*. Moscow: Nauka Press, 1962. 73~85
- 7 洪友崇, 王文利. 莱阳组的昆虫化石. 见: 山东省地质矿产局区域地质调查队编. 山东莱阳盆地地层古生物. 北京: 地质出版社, 1990. 66~67
- 8 Fraser F C. A Reclassification of the Order Odonata. Sydney: R Zool Soc, 1957. 1~333
- 9 Pritykina L N. New dragonflies from Lower Cretaceous deposits of Trans Baikal and Mongol. Moscow: Nauka Press, 1977. 81~96
- 10 Carle F L, Wighton D C. Odonata, Chapter 3. In: Grimaldi D A, ed. *Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil*. Bull Amer Mus Nat Hist, 1990, 195: 51~68
- 11 Nel A, Bechly G, Jarzembowski E A. et al. A revision of the fossil petalurid dragonflies (Insecta: Odonata: Anisoptera: Petalurida). *Paleontologia Lombarda*, 1998, Nuova serie X: 1~68
- 12 洪友崇. 昆虫化石一个新属——中国蜓属 *Sinaeschnidia* (Odonata, Insecta). *昆虫学报*, 1965, 14(2): 171~176
- 13 Lin Q. *Yixiangomphus* nom. nov, a new name for *Archaeogomphus* Lin, 1976 from the Upper Jurassic/Lower Cretaceous of Liaoning, China (Anisoptera: Gomphidae). *Odonatologica*, 1986, 15(4): 449~450
- 14 林启彬. 辽西侏罗系的昆虫. *古生物学报*, 1976, 15(1): 97~116
- 15 林启彬. 昆虫纲. 见: 西安地质矿产研究所主编. 西北地区古生物图册, 陕甘宁分册(三)中、新生代部分. 北京: 地

质出版社, 1982. 74~75

- 16 洪友崇. 酒泉盆地昆虫化石. 北京: 地质出版社, 1982. 47~63
- 17 洪友崇. 昆虫纲. 见: 内蒙古自治区地质矿产局编. 内蒙古固阳含煤盆地中生代地层古生物. 北京: 地质出版社, 1982. 85~89
- 18 Bechly G, Nel A, Martínez-Delclòs X. et al. Four new dragonflies from the Upper Jurassic of Germany and the Lower Cretaceous of Mongolia (Anisoptera: Hemeriscopidae, Sonidae, and Proterogomphidae fam. nov.). *Odonatologica*, 1998, 27(2): 149~187
- 19 Pritykina L N. Two new dragonflies from the Lower Cretaceous deposits of West Mongolia (Anisoptera: Sonidae fam. nov., Corduliidae). *Odonatologica*, 1986, 15(2): 169~184
- 20 周文豹, 韦今来. 中国蜓属一新种. 昆虫分类报, 1980, 2(1): 77~79
- 21 Pritykina L N. Libellulida. In: Rasnitsyn A P, ed. Late Mesozoic Insects of Eastern Transbaikalia. Moscow: Nauka Press, 1990. 205~207

(1999-05-25收稿, 1999-10-25收修改稿)