

中生代脉翅目昆虫的叶状拟态^{*}

傅 彤^{1,2} 师超凡^{2**} 王永杰² 高太平²

(1. 中国人民大学附属中学 北京 100080; 2. 首都师范大学生命科学院 北京 100048)

摘 要 拟态是一种生物模拟另一种生物或环境中的其它物体从而使自身获得好处的现象, 是昆虫在进化过程中特化出的一种极为重要和有效的防御策略。脉翅目昆虫是一类完全变态性昆虫, 在其超过 2.7 亿年的演化历史中, 出现了形态多样的翅斑。美翼蛉属 *Bellinympha* Wang, Ren, Liu, Shih & Engel, 2010 是脉翅目溪蛉科丽翼蛉亚科的一个绝灭属, 发现于中国内蒙古道虎沟地区中侏罗世九龙山组地层。该属的发现代表了迄今报道的最古老的叶状拟态现象, 也是唯一报道的昆虫模拟裸子植物或蕨类植物叶片。本文简要概述了脉翅目昆虫研究概况, 总结了中生代脉翅目翅斑的多样性, 对美翼蛉属进行了描述, 并对其叶状拟态及其生物学意义进行了探讨。

关键词 中国, 中生代, 脉翅目, 美翼蛉属, 叶状拟态

Ancient pinnate leaf mimesis in Mesozoic lacewings

FU Tong^{1,2} SHI Chao-Fan^{2**} WANG Yong-Jie² GAO Tai-Ping²

(1. The High School Affiliated to Renmin University of China, Beijing 100080, China;

2. College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048, China)

Abstract Mimicry, the means by which an animal resembles another animal or object in order to mislead its natural enemies, is one of the most important and effective defensive strategies. The Neuroptera are an order of holometabolous insects with a diverse range of wing marking patterns in their over 270 million year history. *Bellinympha* Wang, Ren, Liu, Shih & Engel, 2010 is an extinct genus assigned to the Saucrosmiinae (Neuroptera, Osmylidae). Fossils of this genus date from the Middle Jurassic Jiulongshan Formation in China. This genus represents the most ancient pinnate leaf mimesis so far discovered and the only documented example of insects mimicking the leaves of gymnosperm plants. We here review progress in research on the Neuroptera and summarize the diverse wing markings of Mesozoic lacewings. *Bellinympha* is reviewed and the biological significance of pinnate leaf mimesis is discussed.

Key words China, Mesozoic, Neuroptera, *Bellinympha*, mimesis

1 脉翅目昆虫研究概况

脉翅目是完全变态类昆虫中较为原始的一个类群。成虫具有咀嚼式口器, 复眼发达, 两对近等长的翅呈透明膜质, 翅脉网状, 在翅缘处二分叉。幼虫和成虫均为捕食性, 捕食蚜虫、叶蝉、粉虱、蚱(介壳虫)、鳞翅目的幼虫和卵以及蚁、螨等, 是天敌昆虫类群, 对于控制昆虫种群、保持生态平衡具有重要意义(New, 1989)。目前全世界已知现生脉翅目昆虫 20 余科, 近 6 000 种(Oswald,

2012)。

最古老的脉翅目昆虫化石——二叠蛾蛉科 Permithonidae 发现于距今 2.75 亿年的乌拉尔二叠纪早期地层, 由此可以推断脉翅目昆虫的起源可延伸至二叠纪早期(约 2.8 亿年至 2.6 亿年)(Ponomarenko, 2002; Yang *et al.*, 2010)。脉翅目昆虫有完整的化石记录, 在各个地质历史时期均有发现。目前, 全世界脉翅目化石已报道 600 余种: 其中古生代发现脉翅目昆虫化石 4 科 60 余种, 中生代发现 38 科近 400 种(包括 37 未定种),

^{*} 资助项目: 国家自然科学基金(41120124002, 31071964, 31172143)和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(20090509)。

^{**} 通讯作者, E-mail: paleobioscf@gmail.com

收稿日期: 2012-04-16, 接受日期: 2012-05-15

新生代发现 17 科 142 种 (EDNA 数据库, <http://edna.palass-hosting.org/>, 统计日期 2012. 4. 12)。中生代是脉翅目昆虫一个重要的辐射时期,也是脉翅目昆虫研究最为深入的时期,无论在科级阶元还是种级的分化上,该时期的脉翅目昆虫化石的丰富度以及分异度都远远超过其它时期,出现了大量中生代特有的类群:如丽蛉科 Kalligrammatidae、线蛉科 Grammoleptidae、异丽蛉科 Atheogrammatidae、中草蛉科 Mesochrysopidae 等。而且绝大多数现生类群也开始出现,如溪蛉科 Osmylidae、螳蛉科 Mantispidae、细蛉科 Nymphidae、蚁蛉科 Myrmeleontidae、美蛉科 Polystoechotidae、粉蛉科 Coniopterygidae 和草蛉科 Chrysopidae 等 (Grimaldi and Engel, 2005)。因此,中生代脉翅目昆虫化石对研究该类昆虫的起源、演化具有重要的意义。

2 脉翅目昆虫翅斑多样性及其生物学意义

与生存环境形成协调稳定的关系是任何一类昆虫生存繁衍的必要条件。昆虫在进化过程中演化出多样的生存防御策略,包括形态、行为、化学性及免疫系统等多种方式。其中拟态 (mimicry), 即一种生物模拟另一种生物或环境中的其它物体从而使自身获得好处的现象,是一种非常重要且极为有效的方式 (Gullan and Cranston, 2005)。

作为捕食性昆虫,脉翅目昆虫与植物间的联系相对较少,然而植物却是其生存环境中不可或缺也不可忽视的重要部分,在现生的脉翅目昆虫中也能发现其与植物之间联系的“痕迹”:草蛉科通常停靠在植物的叶片背面,其身体及翅常呈绿色,与周围环境形成一种简单的模拟;褐蛉中的正钩翅褐蛉 *Drepanopteryx phalaenoides* Linnaeus, 1758 前翅颜色及形态与被子植物的枯叶相近,达到了很好的隐蔽效果 (Aspöck and Aspöck, 2007)。而脉翅目昆虫中更为特化的是螳蛉科昆虫对黄蜂的模拟,是一种典型的贝氏拟态 (Opler, 1981)。

在中生代脉翅目昆虫中,也发现了形态多样的该时期特有的翅斑类型,可能是对环境适应性演化过程中特化出的防御机制。其中,中侏罗世的线蛉科和溪蛉科中的部分类群昆虫 4 翅上常分布有深浅相间的弧形条带状斑纹 (图 1),斑纹边

缘呈不规则的波浪形曲线,边缘偶见直径 1 mm 左右的白色小圆斑,如秀脉细蛉 *Leptolingia calonervis* Shi, Yang et Ren, 2011 (Shi et al., 2011)。这种规律的翅纹的存在,极有可能是对周围环境的一种模拟,使自己的体色完全融入到环境的背景色中,即隐蔽色 (Ren, 2002; Ren and Yin, 2003; Shi et al., 2011)。

侏罗纪和白垩纪的丽蛉科昆虫的翅上还出现了形态各异的眼斑 (图 2)。眼斑在生物进化及适应环境的过程中起着积极的作用,利用翅的结构模拟动物的眼睛以恐吓天敌,达到自我保护的作用。眼斑是昼行性昆虫的一种很重要的反捕食策略,因为对于脊椎动物来讲,眼对眼的对视有很强的威慑力。直到今天,眼斑仍是昆虫重要自我防护措施之一,是现生鳞翅目昆虫最常见的一种拟态形式。丽蛉有 2 个主要拟态方式,通过模拟其天敌的捕食者的眼睛来达到避害的目的,称之为狭义拟态或贝茨氏拟态 (Batesian mimicry);或者通过对其捕食对象的寄主眼睛形态的模拟来获得捕食上的优势,称之为侵略性拟态 (aggressive mimicry) (Makarkin et al., 2009; Fang et al., 2010)。

此外,发现于中国早白垩世义县组地层的李氏聪蛉 *Sophogramma lii* Yang, Zhao et Ren, 2009 (Yang et al., 2009) (丽蛉科), 4 翅的近边缘处出现了罕见的对称性的波浪状条纹,形成了波浪状的半圆弧 (图 3)。推测这可能是一种保护色,隐藏自己免遭捕食,或是一种破坏性斑纹,使其翅看似残缺,破坏本身较为规则醒目的形态 (Yang et al., 2009)。

3 美翼蛉属化石记述

在中生代脉翅目昆虫中,翅斑最为特化的类群当属溪蛉科中的丽翼蛉亚科。这是任东于 2003 年报道的一个新的化石类群,其特征表现为:缘饰、翅疤发育完好;Rs 与 R1 末端愈合,并到达翅前缘;Rs 形成大量栉状分叉;Rs 区间扩张明显,形成多排翅室 (Ren and Yin, 2003)。目前,该亚科已发表 4 属 5 种,均采自中国内蒙古自治区赤峰市宁城地区山头乡道虎沟村附近的九龙山组地层,地质时代为中生代中侏罗世。属级检索表如下:

丽翼蛉亚科属级检索表

1. 前翅具叶状条斑 美翼蛉属 *Bellinympa*
 前翅无叶状条斑 2
 2. 翅上具有明显 3~4 条深色宽阔的横带, 翅较狭长 丽翼蛉属 *Saucrosmylus*
 翅上不形成条斑, 或条斑狭长, 较宽阔 3
 3. R1 区域具有 4 排或少于 4 排翅室 野翼蛉属 *Rudiosmylus*
 R1 区域最多具有 6~7 排翅室 池翼蛉属 *Laccosmylus*

美翼蛉属典型特点是前翅具有羽叶状翅斑, MP 区间颜色加深, 形似叶轴; 翅外缘呈波浪状; 前翅前缘横脉间短脉密集, 形成多排翅室; Rs 区间具有 3~4 排翅室, 翅室排列规则; MP2 末端形成栉状分枝; CuA 翅中部分叉, 形成栉状分支; CuP 末端多分支; A1 与翅后缘平行, A1 与 A2 间具有 2 排翅室。后翅中央具有深色翅斑, 脉序与前翅相似 (Wang *et al.*, 2010)。

该属目前报道了 2 个种, 化石均采集自道虎沟地区 (九龙山组, 中侏罗世), 分别为丹氏美翼蛉 *Bellinympa dancei* Wang, Ren, Shih *et al.*, 2010 (Wang *et al.*, 2010) (图 4) 和叶形美翼蛉 *Bellinympa filicifolia* Wang, Ren, Liu *et al.*, 2010 (Wang *et al.*, 2010) (图 5)。

叶形美翼蛉保存了较为完整的身体以及展开的双翅。前翅长 54.4 mm, 宽 19.7 mm; 后翅长 53.8 mm, 宽 19.2 mm, 翅外缘具明显的波浪状凸起; 前翅的前后缘具有对称的条斑, 翅中部具有一条颜色加深的纵带, 形似叶轴, 整个前翅与同时代的裸子植物或蕨类植物的叶片非常相似 (Wang *et al.*, 2010) (图 5, 6)。

丹氏美翼蛉保存状态与叶形美翼蛉非常相似, 均是 4 翅展开, 翅上具有明显的“小叶状”条斑。前翅长 69.8 mm, 宽 12 mm。前翅叶状翅斑相对较为简单 (Wang *et al.*, 2010)。

4 美翼蛉属叶状拟态的生物学意义

美翼蛉属这种特殊的翅斑代表了昆虫最古老的一种叶状拟态, 也是唯一报道的昆虫模拟裸子植物或蕨类植物叶片。叶状拟态 (leaf mimicry) 是昆虫中一种较为进化的特异性隐态。现生的昆虫中存在大量叶状拟态的代表, 如竹节虫目、直翅目、螳螂目、鳞翅目等 (Grimaldi and Engel, 2005)。然而, 多数现生昆虫的叶状拟态与被子植物有关, 模拟对象也多是被子植物。此前, Wedmann 等人

于 2007 年发现了采集自德国麦塞尔 4 700 万年前始新世地层的新世叶蛾 *Eophyllum messelensis* Wedmann, Bradler *et al.*, 2007, 同现生的昆虫一样, 它也是对被子植物叶片的模拟。该标本在形态、行为学方面都高度特化, 达到惟妙惟肖的模仿效果, 因此证明昆虫对被子植物的叶状拟态起源时间可能早于始新世。

叶形美翼蛉和丹氏美翼蛉的发现将昆虫叶状拟态的历史向前推进了 1.2 亿年。这类昆虫可能生活在特定的植物上, 与当时环境形成了一种特异性的协同进化关系 (图 7)。丹氏美翼蛉的发现则表明了这种特殊的叶状翅斑在中侏罗世已经出现了分化。这种色斑的差异, 充分体现了中侏罗世昆虫生存压力较大, 形态分化程度高。在形态学上看, 美翼蛉属昆虫的前翅前后缘呈对称的“小叶状”条斑, 翅中央具有深色的纵带, 形似叶柄, 整个前翅的形状与同时代的裸子植物叶片高度的相似。行为学上, 该类昆虫标本的保存状态均为 4 翅展开, 与大量的脉翅目其它类群的昆虫化石保存状态相异。在脉翅目中, 大量的溪蛉科、草蛉科、美蛉科化石保存状态为 4 翅折叠于身体上方, 呈屋脊状; 在现生的脉翅目昆虫中, 绝大多数类群在静止休息时, 也将 4 翅呈屋脊状折叠于身体上方, 美翼蛉属这种独特的保存状态有可能代表着其独特的行为方式, 体现了这类昆虫在中侏罗世的生存环境中独特的行为适应性。美翼蛉的蕨叶状的翅、杆状的身体、以及静止时 4 翅展开的特异行为, 使整个虫体与环境达到协调的融合, 形似一片风中的叶片 (Wang *et al.*, 2010)。

美翼蛉昆虫可能生活在蕨类植物较为繁盛的环境中, 生境温暖潮湿。作为叶状拟态演化过程中的早期类群, 尽管叶形美翼蛉和丹氏美翼蛉的叶状翅斑与现生的叶状拟态昆虫相比还较为单一, 但是在当时的环境中, 如此稀有的拟态行为也足以逃避捕食者的威胁。

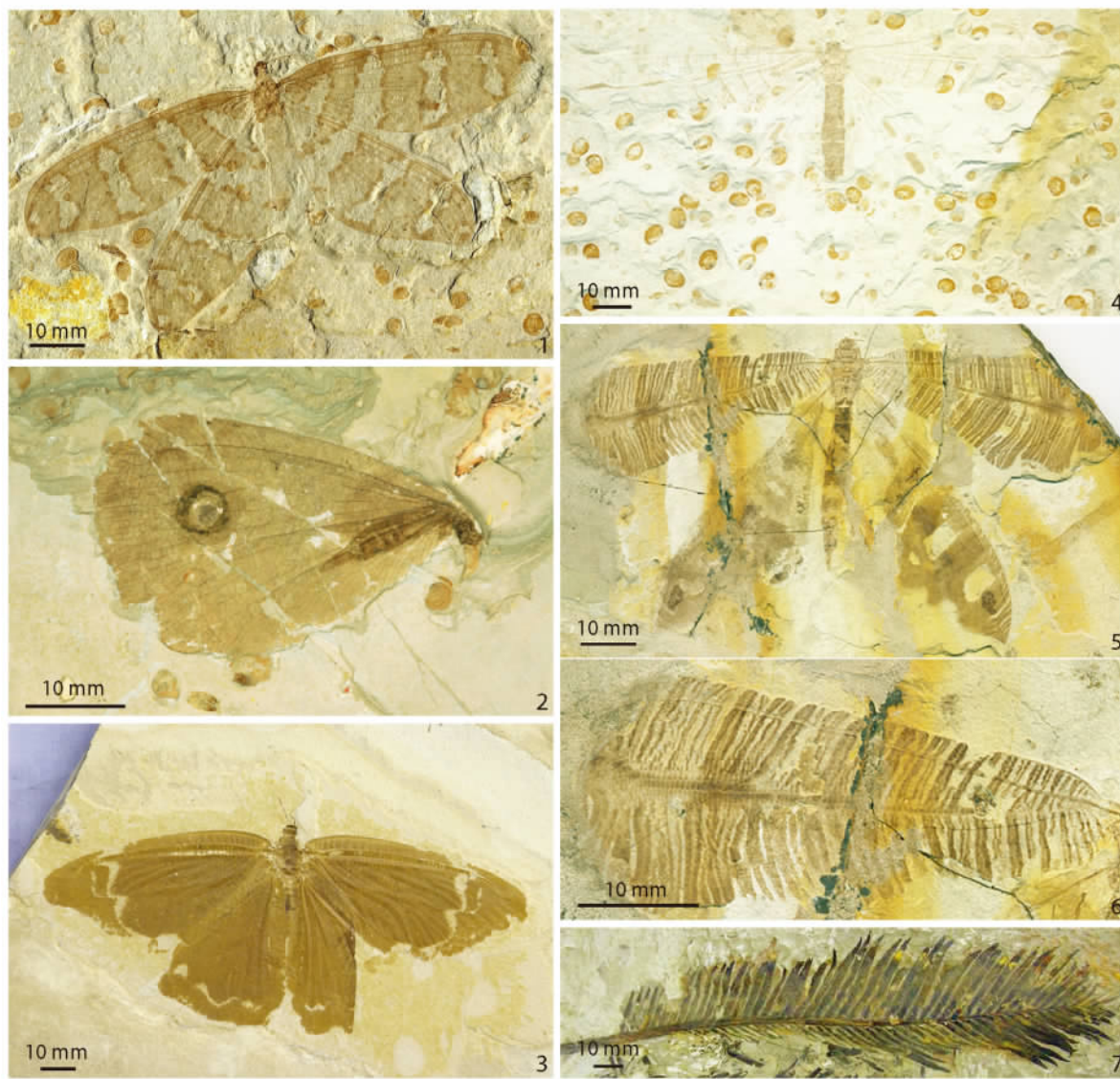


图 1 薄氏线蛉

Fig.1 *Grammolingia boi* Ren, 2002

图 2 韩氏沼泽丽蛉后翅

Fig.2 Hindwing of *Limnogramma hani* Makarkin, Ren & Yang, 2009

图 3 李氏聪蛉

Fig.3 *Sophogramma lii* Yang, Zhao et Ren, 2009

图 4 丹氏美翼蛉

Fig.4 *Bellinympha dancei* Wang, Ren, Shih et Engel, 2010

图 5,6 叶形美翼蛉

Fig.5, 6 *Bellinympha filicifolia* Wang, Ren, Liu et Engel, 2010

图 7 美翼蛉可能模拟的植物

Fig.7 *Holozamites* (Cycadales)



图 8 美翼蛉生态环境复原图(马志华女士绘制)

Fig. 8 Illustration of *Bellinympha* Wang, Ren, Liu, Shih & Engel, 2010 and associated eco-system (art work by Ma Zhihua)

5 总结

拟态不仅局限于形态学的范畴,更是昆虫的一种行为方式,在昆虫演化的漫长历史中特化出的一种防御策略。中生代脉翅目昆虫翅斑多样性分化程度高,出现了丽蛉科的眼斑、波浪状斑纹;线蛉科、溪蛉科的条带状斑纹;溪蛉科丽翼蛉亚科的叶状斑纹,代表了中侏罗世复杂的生存条件下已经产生了高度的多样性分化,同时揭示了中侏罗世昆虫与环境之间存在着更为复杂的协同演化关系。

叶状拟态属于一种较为进化的隐藏方式。由于昆虫化石保存的不完整,对昆虫叶状拟态的起源问题目前还尚不清楚。美翼蛉的翅斑与同时代的蕨类植物叶片达到了很高的相似性,而且可能存在一种特殊的行为适应性,即静止时将4翅展开,使整个虫体与其生存的环境形成视觉上的融合,将自身伪装成随风摆动的叶片,从而达到逃避

天敌捕食的效果。

在漫长的生物演化历史进程中,昆虫与裸子植物之间存在着多样化的协同演化关系,并随着环境的变迁繁盛与消逝。这种协同演化的关系在现生的昆虫中已经不复存在,这可能与被子植物的出现及兴盛有关。在晚侏罗世一早白垩世时期,被子植物逐步取代裸子植物,成为生态系统中的主要生产者。在此过程中,裸子植物的模仿者,如美翼蛉属昆虫,随着其模拟对象的衰减而走向灭绝。由此,这种特异的昆虫对裸子植物的拟态现象也随着裸子植物退出自然界主导者的过程,而逐渐被淘汰。

致谢:感谢任东教授,史宗冈教授和杨强博士在文章写作和修改过程中给予的宝贵意见和热心帮助。

参考文献 (References)

- Aspöck U, Aspöck H, 2007. Lingering diversity of a bygone blossom. On the evolution, phylogeny, and biodiversity of the Neuropterida (Insecta: Endopterygota). *Denisia*, 20: 451—516.
- Fang SW, Zhang X, Yang Q, Guan XY, Gao TP, Ren D, 2010. Mimicry and extinction mechanism of Kalligrammatid lacewings during Mesozoic (Neuroptera, Kalligrammatidae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 35 (1): 165—172.
- Grimaldi D, Engel MS, 2005. Evolution of the Insects. New York: Cambridge University Press. 335—356.
- Gullan PJ, Cranston PS, 2005. The Insects: An Outline of Entomology. Oxford: Blackwell Publishing. 355—374.
- Makarkin VN, Ren D, Yang Q, 2009. Two new species of Kalligrammatidae (Neuroptera) from the Jurassic of China, with comments on venational homologies. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 102 (6): 964—969.
- New TR, 1989. Lacewings // Fischer M (ed.). Handbook of Zoology. New York: Walter de Gruyter, Berlin. 132.
- Opler PA, 1981. Polymorphic mimicry of polistine wasps by a neotropical neuropteran. *Biotropica*, 13: 165—176.
- Oswald JD, 2012. The Lacewing Digital Library. Available from: <http://lacewing.tamu.edu/> [accessed 03.2012]
- Ponomarenko AG, 2002. Superorder Myrmeleontidea Latreille, 1802 (= Neuropteroidea Handlirsch, 1903) // Rasnitsyn AP, Quicke DLJ (eds.). History of Insects. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 176—189.
- Ren D, 2002. A new lacewing family (Neuroptera) from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China. *Entomol. Sin.*, 9 (12): 53—67.
- Ren D, Yin JC, 2003. New 'Osmylid-like' fossil Neuroptera from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China. *J. New York Entomol. Soc.*, 111 (1): 1—11.
- Shi CF, Yang Q, Ren D, 2011. Two new fossil lacewing species from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China (Neuroptera: Grammolingiidae). *Acta Geol. Sin.*, 85: 842—849.
- Wang YJ, Liu ZQ, Wang X, Shih CK, Zhao YY, Engel MS, Ren D, 2010. Ancient pinnate leaf mimesis among lacewings. *PNAS*, 107 (37): 16212—16215.
- Wedmann S, Bradler S, Rust J, 2007. The first fossil leaf insect: 47 million years of specialized cryptic morphology and behavior. *PNAS*, 104 (2): 565—569.
- Yang Q, Zhao YY, Ren D, 2009. An exceptionally well-preserved fossil kalligrammatid from the Jehol Biota. *Chin. Sci. Bull.*, 54 (10): 1732—1737.
- Yang Q, Ren D, Shih CK, Wang YJ, Shi CF, Peng YY, Zhao YY, 2010. Neuroptera - Grace with Lace // Ren D, Shih CK, Gao TP, Yao YZ, Zhao YY (eds.). Silent Stories - Insect Fossil Treasures from Dinosaur Era of the Northeastern China. Beijing: Science Press. 165—179.