

侏罗纪中蜉属和珠蜉属蜉蝣昆虫化石研究的新进展*

张俊峰

(中国科学院南京地质古生物研究所,南京 210008)

提要 长期以来,我国昆虫化石研究者所确认,并为众多地层古生物工作者所引用,作为地层对比和确定地质时代的两种侏罗系蜉蝣幼虫化石:西伯利亚中蜉(*Mesobaetis sibirica* Brauer, Redtenbacher et Ganglbauer, 1889)和古珠蜉(*Mesoneta antiqua* Brauer, Redtenbacher et Ganglbauer, 1889)在我国境内并不存在。迄今为止,这两个种仅局限于俄罗斯西伯利亚下侏罗统。此前,被我国昆虫化石研究者分别归入中蜉属(*Mesobaetis* Brauer, Redtenbacher et Ganglbauer, 1889)和珠蜉属(*Mesoneta* Brauer, Redtenbacher et Ganglbauer, 1889)的所有种类,其科级和属级分类位置有误。它们包括:西伯利亚中蜉,三间房中蜉(*Mesobaetis sanjianfangensis* Hong, Liang et Hu, 1995),黑斑中蜉(*Mesobaetis maculata* Hong, Liang et Hu, 1995),古珠蜉和北票珠蜉(*Mesoneta beipiaoensis* Wang, 1980)。道虎沟组、海房沟组、九龙山组和三间房组的水生蜉蝣组合完全不同,彼此不能对比。我国侏罗系一下白垩统蜉蝣幼虫全部是湖相,为原地埋藏,而非河流相,异地埋藏类型。

关键词 蜉蝣昆虫化石 中蜉属 珠蜉属 分类学 地层对比 古生态学 侏罗系

蜉蝣隶属于昆虫纲(Insecta),是蜉蝣目(Ephemeroptera)的俗称。所有蜉蝣的幼虫皆为水生(湖泊、池塘或河流),成虫(包括亚成虫)皆为陆生。成虫的生命周期甚短,通常仅数分钟至几天的时间;幼虫的生命周期较成虫来说,通常显长。

因为蜉蝣幼虫标本的数量通常较多,易于采集,因此,在非海相沉积地层的生物地层学对比和确定地质时代上具有不可忽视的作用。同时,它们又是水生生物群落的重要组分分子,是恢复古生态特征不可缺少的依据。一个典型的例证,就是广为人知的三尾类蜉蝣(*Ephemeropsis trisetalis* Eichwald, 1864)。它是我国热河生物群中的典型代表分子,广布于我国华南、华北、西北、东北、蒙古人民共和国和俄罗斯的西伯利亚地区。它仅出现于大北沟组、义县组和九佛堂组及其地质时代相当的其他地区的陆相沉积地层,时代为晚侏罗世晚期—早白垩世(其确切的时代,不同门类化石的研究者尚有分歧意见)。这个种的幼虫与东方叶肢介和狼鳍鱼成为东亚晚侏罗世晚期—早白垩世淡水湖泊中的著名组合,即:*Ephemeropsis trisetalis-Eosestheria-Lycoptera*。

我国侏罗—白垩系的蜉蝣化石已记录有7属

10种。其中包括所谓的西伯利亚中蜉(*Mesobaetis sibirica* Brauer, Redtenbacher et Ganglbauer, 1889)和古珠蜉(*Mesoneta antiqua* Brauer, Redtenbacher et Ganglbauer, 1889)。我国某些昆虫化石研究者认为这两个俄罗斯西伯利亚下侏罗统的已知种是我国中侏罗统的典型代表,广布于我国北方的海房沟组、九龙山组、道虎沟组和三间房组及其相关的湖相沉积地层中,可作为地层对比和确定地质时代的依据。其他众多地层古生物工作者经常引用上述研究成果,并频繁出现在各种文章和专著中。有的作者进一步认为这些蜉蝣幼虫都是溪流相分子,并以此为据,推断了相关的沉积盆地古生态特征和水生昆虫群落特点。

本文作者通过多次野外地质调查,分别在海房沟组、九龙山组和道虎沟组采集到大量蜉蝣幼虫化石,在学习和了解这些种类的研究历史和现状的基础上,认为我国某些昆虫化石研究者所认定的这些蜉蝣类昆虫的基本特征、科级和属级分类位置和古生态特征等,与国际上专门从事现生和化石蜉蝣研究者之间的差异十分明显,值得进一步商榷。

1 研究简史

中蜉属 (*Mesobaetis* Brauer, Redtenbacher *et al.*, 1889) 和西伯利亚中蜉系 Brauer 等 (1889) 根据发现于俄罗斯西伯利亚乌斯特-巴列依 (Ust-Bailey) 地区下侏罗统切列姆科沃组 (Cheremkhovo Formation) 的 5 块幼虫标本建立的 1 新属新种 (当时未指定模式标本)。其后, Demoulin (1954) 和 Tshernova (1962) 把其归入了现生的细裳蜉科 (= 小裳蜉科, Leptophlebiidae)。Sinitshenkova (1985) 根据从原产地和其他相关的产地采获的数块成虫和数百块幼虫标本, 对中蜉属的属征和西伯利亚中蜉的基本特征重新归纳、总结, 并把其归入了广义的现生短丝蜉科 (= 二尾蜉科, Siphlonuridae s. l.)。Ponomarenko 和 Schultz (1988) 重新观察了 Brauer 等 (1889) 所描述的标本, 并指定其中 1 块作为选模 (lectotype), 发表了它的照片。Kluge (1989, 1993) 把这个属种归入了他自己所建立的 1 个新的分类阶元: 肋鳃亚目 (Costataergalia, 包括广义的短丝蜉科和与其有亲缘关系的其他类群)。Carpenter (1992) 认为这个属的科级分类位置未定。Kluge (2004) 把中蜉属和西伯利亚中蜉归入了科位置未定的纯蜉蝣亚目 (Euplectoptera)。自 1980 年至 2005 年, 我国众多昆虫化石工作者 (王五力, 1980, 1987; 洪友崇, 1983; 洪友崇等, 1995; 任东等, 2002; 谭京晶、任东, 2002; Huang *et al.*, 2005*) 曾先后分别把发现于九龙山组、海房沟组、道虎沟组和三间房组的某些蜉蝣幼虫标本归入西伯利亚中蜉或建立了新种归入了中蜉属, 且一直沿用 Demoulin (1954) 和 Tshernova (1962) 的分类意见 (即属于细裳蜉科 = 小裳蜉科)。

珠蜉属 (*Mesoneta* Brauer, Redtenbacher *et al.*, 1889) 和古珠蜉亦为 Brauer 等 (1889) 根据 1 块蜉蝣幼虫化石标本所建立的 1 新属新种, 其产地与西伯利亚中蜉相同。最初, Tshernova (1962) 把其归入了现生的小蜉科 (Ephemerellidae)。其后不久, 她 (Tshernova, 1969) 以珠蜉属为模式属建立了 1 个化石灭绝科: 珠蜉科 (Mesonetidae)。两年之后, Tshernova (1971) 又把珠蜉亚科 (Mesonetinae) 转移至细裳蜉科。Kluge (1989,

1993) 把这个属种归入了肋鳃亚目。Carpenter (1992) 把这个属归入了细裳蜉科。Sinitshenkova (2000, 2002) 恢复使用了珠蜉科。Kluge (2004) 认为珠蜉属和古珠蜉应归入科位置未定的纯蜉蝣亚目。自 1980 年至 2002 年, 我国的昆虫化石分类工作者 (王五力, 1980, 1987; 洪友崇, 1983; 任东等, 2002; 谭京晶、任东, 2002) 曾先后分别把产于九龙山组、海房沟组和道虎沟组的某些标本归入古珠蜉或珠蜉属, 且一直沿用 Tshernova (1962) 的分类意见, 把这个属的种类作为小蜉科分子。

2 基本特征

根据现生蜉蝣幼虫的分类标准, 中蜉属和珠蜉属的建立理由似并不充分。Brauer 等 (1889) 所描述的西伯利亚中蜉似包括了两个或两个以上的种类。Sinitshenkova (1985) 所描述的西伯利亚中蜉 (插图 1a) 与 Ponomarenko 和 Schultz (1988) 所确认的选模 (有效指定) 在特征上也有些不同。根据 Ponomarenko 和 Schultz (1988) 所提供的图版照片, 西伯利亚中蜉和古珠蜉的主要区别特征是, 前者虫体细长, 头甚大, 与胸部等宽, 尾丝短, 约为虫体长的四分之一 (图版 I, 图 1); 后者虫体粗壮, 最宽处位于腹中部, 头小, 腹节后侧角 (posterolateral projections) 明显向后方尖突, 腹鳃 [= 鳃 (tergalii, gills)] 的前缘肋 (costal ribs) 发育, 尾丝长 (插图 1h)。

需要指出的是, 尾丝上是否具有泳毛不是中蜉属和珠蜉属的区别依据。因为, 在侏罗系一下白垩统众多蜉蝣幼虫印痕化石中, 尾丝上的泳毛经常未保存或由于保存上的原因不可分辨。即使在同一种中, 有的标本可以分辨, 而另一些标本不可分辨。根据这个地质历史时期的化石记录, 凡保存精美的蜉蝣幼虫, 尾丝上都具有泳毛; 反之, 尚未发现标本保存精细, 而尾丝上不具泳毛。

3 分类学讨论

王五力 (1980) 把发现于辽西郭家店组中的 1 块蜉蝣幼虫化石标本归入了西伯利亚中蜉。原文描述 (132 页) 和图版照片 (图版 65, 图 3) 并不相符 (很可

* Huang Diying, Nel, A., Shen Yanbin, *et al.*, 2005. Discussions on the age of Daohugou fauna - evidence from invertebrates. International Symposium on the Jurassic Boundary Events (The First Symposium of the International Geoscience Program IGCP 506). Abstract. pp. 25—27. Nanjing, China.

能是图版中图的编号与文字描述的错排)。本文作者根据原文描述,认为原文图版 65, 图 2 可能是描述中的西伯利亚中蜉(而原文的图版 65, 图 3 可与描述中的 *Mesoneta* sp. 互相对应)。这块标本头较小, 尾丝细长等特征(132 页)与西伯利亚中蜉不符, 不能归入这个已知种。其分类位置须对标本重新研究后才能确定。

洪友崇把发现于冀北小范杖子九龙山组、辽西郭家店组和海房沟组的 10 块蜉蝣幼虫化石标本归入了西伯利亚中蜉, 并以其中 1 块产自小范杖子九龙山组的标本为据, 绘制了插图并发表了它的照片(洪友崇, 1983, 20, 21 页, 插图 6; 图版 6, 图 5)。其后, 洪友崇等(1995)根据采自新疆吐哈盆地三间房组的 4 块蜉蝣幼虫化石标本建立了 1 新种: 三间房中蜉(*Mesobaetis sanjianfangensis* Hong, Liang et Hu, 1995), 并认为冀北小范杖子九龙山组原被归入西伯利亚中蜉的标本应转移至这个新种(插图 1d)。同时, 他还把三间房组的另外 4 块蜉蝣幼虫化石鉴定为西伯利亚中蜉(插图 1c); 另外 1 块标本被命名为 1 新种: 黑斑中蜉(*Mesobaetis maculata* Hong, Liang et Hu, 1995)(插图 1e)。根据原文所公布的照片和插图, 这些标本唯一显著的特征是虫体十分粗壮。可是, 这一特征与中蜉属和西伯利亚中蜉明显不同(图版 I, 图 1; 插图 1a), 因此, 它们不能归入中蜉属, 更不能归入西伯利亚中蜉。由于这些标本都是幼虫碎片, 分类学上的许多鉴别特征不明, 因此, 科级和属级分类位置难以确定。需要说明的是, 本文作者在海房沟组采获了不少蜉蝣幼虫化石, 其中 1 块保存较为完整, 它的虫体亦显著粗壮, 腹鳃、腹节后侧角和尾丝局部泳毛可以分辨(图版 I, 图 5, 插图 1k)。这块标本可作为 1 个新种归入珠蜉科(或科位置未定的纯蜉蝣亚目)的暗蜉属(*Furvoneta* Sinitshenkova, 1990)。这个新种与上述众多已描述标本的亲缘关系值得进一步研究。与此同时, 本文作者也发现产自冀北小范杖子九龙山组蜉蝣幼虫中有 1 块亦保存较完整。它的虫体较细长、头较大、腹鳃呈长叶状, 与 Ponomarenko 和 Schultz (1988) 所确认的选模以及 Sinitshenkova (1985) 所描述的西伯利亚中蜉幼虫特征相似, 唯尾丝粗且长是我国这块化石标本的独征(图版 I, 图 2; 插图 1b)。因此, 可作为中蜉属的 1 个新种处理。它与洪友崇(1983)以及洪友崇等(1995)所描述的中蜉属的 3 个种差别十分明显, 彼此似无亲缘关系, 不

能对比。

任东等公布了内蒙古宁城道虎沟组中的 1 块蜉蝣幼虫化石照片(任东等, 2002, 图版 II, 图 4), 认为可归入西伯利亚中蜉, 但是, 未作任何文字说明。本文作者在同一地点采集到大量这类蜉蝣幼虫化石标本(图版 I, 图 4, 9; 插图 1m)。显然, 它们是道虎沟水生昆虫组合中的优势种。这类标本虫体短粗这一特征, 与中蜉属无缘, 更不能归入西伯利亚中蜉。经研究, 可作为 1 新属新种归入灭绝的六节蜉科(=六族蜉科, *Hexagenitidae*)。虽然绝大多数标本腹鳃和尾丝上泳毛不可分辨, 可是, 少数保存较好的标本清晰地显示第 1—6 对腹鳃缺臀肋(anal ribs), 第 7 对腹鳃变宽, 在中部具臀肋, 所有腹鳃上的前缘肋发育, 尾丝上具浓密的泳毛。Huang 等(2005, 见上述脚注)认为海房沟组和道虎沟组中共同存在有西伯利亚中蜉。并以此为依据, 推断了它们的时代。

王五力(1980)建立了 1 新种, 命名为北票珠蜉(=北票中蜉, *Mesoneta beipiaoensis* Wang, 1980)。在其后的文章中(王五力, 1987), 绘制了这个种的插图(插图 1j)。这块采自辽西海房沟组中的标本虫体小, 细长, 腹部细, 腹节后侧角略突等特征与珠蜉属明显不同, 不能归入这个属。由于它的分类学特征所知甚少, 其科级和属级分类学位置目前难以确定。同时, 他还把产于辽西北票金岭寺土城子组的 1 块化石标本鉴定为 *Mesoneta* sp. (见上述)。这块化石碎片所保存的特征基本上没有分类学上的意义, 因此, 科和属的位置不能确定。

洪友崇把发现于辽西北票海房沟组和河北滦平九龙山组的若干蜉蝣幼虫化石标本归入了古珠蜉, 并提供了 3 块产于滦平周营子九龙山组的化石照片, 绘制了 1 张插图(洪友崇, 1983, 22 页, 插图 7; 图版 I, 图 6—8) (插图 1i)。本文作者在同一产地(滦平周营子九龙山组)采集到 1 块保存更为完整的化石标本。这些标本的最重要的分类学鉴别特征是虫体细长, 前足胫节内缘具排列整齐的长刚毛, 腹鳃显大, 近卵形, 前缘肋和臀肋发育(图版 I, 图 6; 插图 1f)。这类蜉蝣是较为典型的滤食性种类(Sinitshenkova, 1991), 与分别发现于蒙古人民共和国和俄罗斯外贝加尔地区的 *Clavineta cantabilis* Sinitshenkova, 1991 和 *C. transbaikalica* Sinitshenkova, 2000 颇为相似, 因此, 可作为 1 个新种归入珠蜉科(或科位置未定的纯蜉蝣亚目)的棒蜉属(*Clavineta* Sinitshenkova, 1991)。

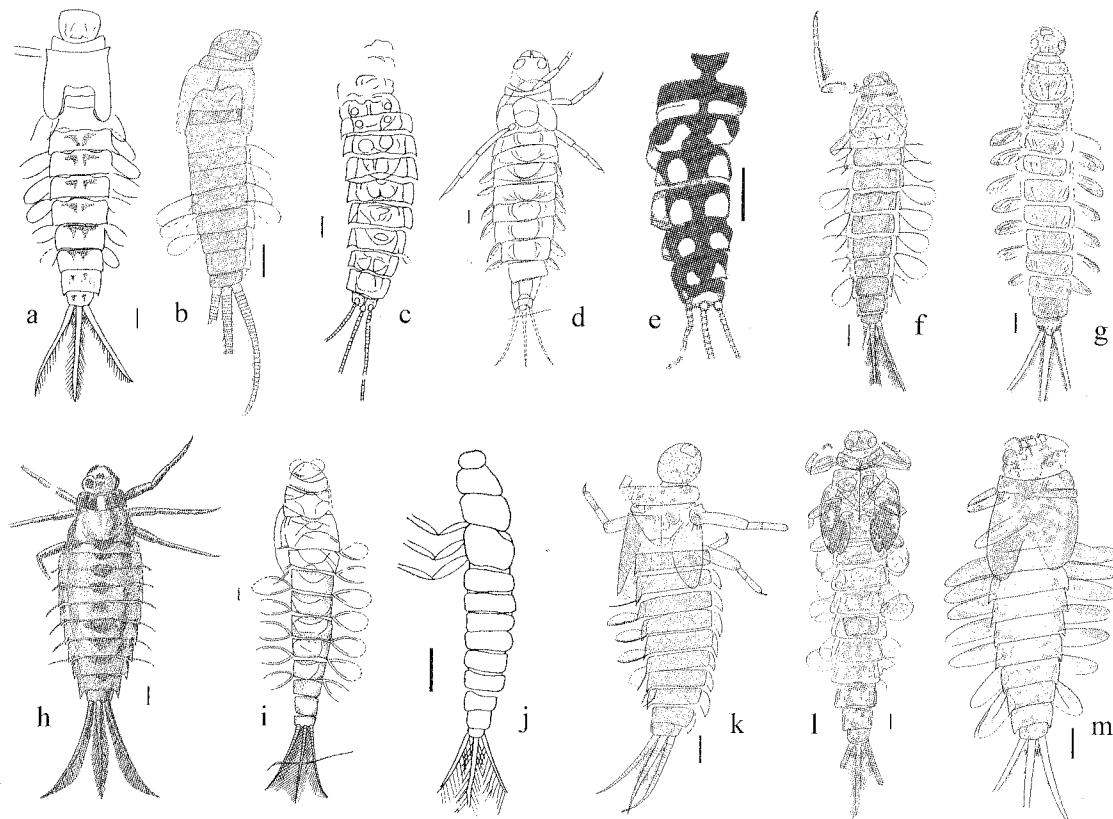


插图1 切列姆科沃组、九龙山组、海房沟组、道虎沟组和三间房组的蜉蝣化石

Fossil mayflies from the Cheremkhovo, Jiulongshan, Haifanggou, Daohugou and Sanjianfang formations

a, 西伯利亚中蜉(据 Sinitshenkova, 1985); b, 宽尾丝中蜉(据 Zhang, 2006); c, 西伯利亚中蜉(据洪友崇等, 1995); d, 三间房中蜉(据洪友崇等, 1995; =西伯利亚中蜉, 洪友崇, 1983); e, 黑斑中蜉(据洪友崇等, 1995); f, 优棒蜉(据 Zhang, 2006); g, 柱形斯蜉(据 Zhang, 2006); h, 古珠蜉(据 Tshernova, 1962); i, 古珠蜉(据洪友崇, 1983; =优棒蜉, Zhang, 2006); j, 北票珠蜉(据王五力, 1987); k, 亡暗蜉(据 Zhang, 2006); l, 群栖蜉(据 Zhang 和 Kluge, in press; =古珠蜉, 任东等, 2002); m, 湖山头蜉(据 Zhang 和 Kluge, in press; =西伯利亚中蜉, 任东等, 2002)。比例尺代表1mm。

a, *Mesobaetis sibirica* (after Sinitshenkova, 1985); b, *Mesobaetis latifilamentacea* (after Zhang, 2006); c, *Mesobaetis sibirica* (after Hong et al., 1995); d, *Mesobaetis sanjianfangensis* (after Hong et al., 1995; = *Mesobaetis sibirica*, Hong, 1983); e, *Mesobaetis maculata* (after Hong et al., 1995); f, *Clavineta eximia* (after Zhang, 2006); g, *Stackelbergisca cylindrica* (after Zhang, 2006); h, *Mesoneta antiqua* (after Tshernova, 1962); i, *Mesoneta antiqua* (after Hong, 1983; = *Clavineta eximia*, Zhang, 2006); j, *Mesoneta beiapiaoensis* (after Wang, 1987); k, *Furvoneta relicta* (after Zhang, 2006); l, *Fuyous gregarius* (after Zhang and Kluge, in press; = *Mesoneta antiqua*, Ren et al., 2002); m, *Shantous lacustris* (after Zhang and Kluge, in press; = *Mesobaetis sibirica*, Ren et al., 2002). Scale bars represent 1mm.

任东等把内蒙古宁城道虎沟组中的另一类蜉蝣化石标本鉴定为古珠蜉, 仅提供了1张照片(任东等, 2002, 图版II, 图2A), 没有文字说明。本文作者在同一地点采集到大量这类蜉蝣幼虫化石标本(图版I, 图3, 8; 插图1l), 显然, 它们是道虎沟水生昆虫组合中的另一个优势种。由于这类蜉蝣虫体细长, 因此, 归入珠蜉属不妥, 更与古珠蜉不能对比。本文作者与俄罗斯蜉蝣研究学者Kluge对这类标本进行了反复讨论, 认为它与已知的任何现生和灭绝科都不同, 应建立1新属新种归入1新科。我国道

虎沟组的这类标本与俄罗斯外贝加尔地区中-上侏罗统(或上侏罗统)乌达组(Uda Formation)中的西伯利亚斯蜉(*Stackelbergisca sibirica* Tshernova, 1967)的关系值得注意。西伯利亚斯蜉是以成虫为正模标本、众多幼虫为副模标本建立的, 较早时期被归入了短丝蜉科(=二尾蜉科)(Tshernova, 1967; Sinitshenkova, 1985; Carpenter, 1992)。最近, 这个种被置于科位置未定的前臀角类(Anteritorna) (McCafferty, 1991; Kluge et al., 1995; Kluge, 2004)。被归入西伯利亚斯蜉的蜉蝣幼虫化石至少

包括有两种不同的类型。其中,爪具副刺的类型被暂时地归入了西蜉科(Siphluriscidae) (Zhou and Peters, 2003)。这些幼虫与道虎沟组的幼虫颇为相似,两者之间的关系值得进一步研究。

4 地理分布和地层对比

最初,俄罗斯昆虫化石研究者认为,含有西伯利亚中蜉和古珠蜉的切列姆科沃组为下侏罗统(Tshernova, 1962)。其后,这个组的沉积时代出现分歧意见,俄罗斯科学院古生物研究所把这个组视为下-中侏罗统(见该所的网页)。可是,近来,俄罗斯蜉蝣化石、地质和煤田研究者的意见趋于一致,认为是下侏罗统(Kluge and Sinitshenkova, 2002; Admakin, 2002; Kravchinsky *et al.*, 2002)。从生物地层学的角度分析,这个推断可从下列事实佐证:这个组的昆虫化石组合十分特殊:蜉蝣目种类丰富且标本数量巨大,其次,有几十块蜻蜓目化石,以及少量的鞘翅目甲虫;其他种类(包括蜚蠊目、半翅目和长翅目)十分稀少,脉翅目、双翅目和膜翅目基本缺失。这一组合特征与西伯利亚无疑问的中侏罗统或中-上侏罗统的昆虫群高级类群(目级和科级)十分丰富的特点差异显著,也与我国九龙山组、海房沟组、道虎沟组的昆虫组合特点完全不同。因此,本文作者认为 Sinitshenkova (1999) 的以下意见较为合理:西伯利亚中蜉和古珠蜉仅生存于早侏罗世晚期,进入中侏罗世早期的可能性不大,这两个种仅局限于俄罗斯西伯利亚地区。而我国上述众多含蜉蝣幼虫地层的沉积时代虽然目前尚有分歧意见,可是,它们不应是中侏罗世早期,更不可能下延至早侏罗世晚期。因此,切列姆科沃组的时代应明显早于我国九龙山组、海房沟组、道虎沟组和三间房组。

迄今为止,冀北滦平周营子九龙山组(原下花园组)中的蜉蝣幼虫仅 1 种:优棒蜉(*Clavineta eximia* Zhang, 2006)(珠蜉科或科位置未定的纯蜉蝣亚目);承德小范杖子九龙山组亦仅 1 种:宽尾丝中蜉(*Mesobaetis latifilamentacea* Zhang, 2006)(短丝蜉科或科位置未定的纯蜉蝣亚目);辽西北票海房沟组也仅有 1 种:亡暗蜉(*Furioneta relictata* Zhang, 2006)(珠蜉科或科位置未定的纯蜉蝣亚目);内蒙古宁城道虎沟组有 3 种:群栖蜉(*Fuyous gregarius*

Zhang *et al.* in press)(蜉科, Fuyoidae),湖山头蜉(*Shantous lacustris* Zhang *et al.* in press)(六节蜉科)和柱形斯蜉(*Stackelbergisca cylindrata* Zhang, in press)(西蜉科或科位置未定的前臀角类)。

上述我国侏罗系中蜉属和珠蜉属已知种的详细讨论以及新建的科、属和种的分类学描述将另文发表(Zhang, 2006; Zhang 和 Kluge, in press*)。

九龙山组、海房沟组和道虎沟组中的蜉蝣幼虫隶属于 5 科 6 属 6 种。不难看出,在科级和属级分类阶元上这些蜉蝣呈现十分明显的多样化分散特点。因此,这些组之间[包括滦平周营子九龙山组(原下花园组)和承德小范杖子九龙山组],从水生蜉蝣组成特点上来分析不具备可比性。究其原因,地理隔绝的因素似可排除。因为,这些沉积盆地仅局限在冀北和辽西地区,彼此相距较近,这些蜉蝣种类完全可以通过水系(幼虫期)或飞行(成虫期)进行迁移和扩散。本文作者认为,只有两种原因才能导致这样的结果:1)上述 4 个沉积盆地非同一地质时期形成;2)这些沉积盆地中的淡水湖泊类型完全不同。或取决于其一,或两者兼而有之。

5 古生态学特征

任东等(1996)认为三尾类蜉蝣是山间激流相,西伯利亚中蜉和古珠蜉是典型溪流相蜉蝣,并以此为据推断了湖盆的类型。可是,他们并没有解释确认这些蜉蝣古生态学特征的理由。其后,谭京晶和任东(2002)又以道虎沟组存在有河流相的西伯利亚中蜉和古珠蜉为依据,推断了水生昆虫群落的特征。然而,在此之前,俄罗斯专门从事蜉蝣化石研究学者 Sinitshenkova 早已明确地指出,所有已知的侏罗纪-早白垩世的蜉蝣幼虫无例外地属于湖泊相,而非河流相;与河流相有关的几乎无例外地是某些具翅成虫(Sinitshenkova, 1976, 1984, 1999)。而且,这些具翅成虫种类都来自琥珀化石(Demoulin, 1956, 1968; Tshernova, 1971)。

根据现生蜉蝣幼虫生态学知识,某些种类河流相与湖相蜉蝣幼虫形态上较为接近;有时,在同一属中存在着两种不同生境的种类。这种现象给我们推断侏罗纪-早白垩世蜉蝣幼虫的生态学特征造成了

* Zhang Jun-feng, Kluge, N. J. Jurassic larvae of mayflies (Ephemeroptera) from the Daohugou Formation in Inner Mongolia, China. Oriental Insects. (in press)

一定的困难。不过,以下形态学、分类学和埋葬学方面的知识有助于解决此项问题:1)侏罗纪—早白垩世蜉蝣幼虫的尾丝上通常具有原始的浓密长泳毛,它们的虫体通常近桶状(以不难发现侧面保存的化石为依据),腹鳃呈叶片状,向腹部外侧平行伸展(难得有非叶片状且背腹向伸展的化石标本),所有这些通常是湖相蜉蝣幼虫典型的形态特征;2)现生的河流相幼虫集中分布于狭义的现生的扁蜉科(Heptageniidae s. str.),而这个科的最早化石记录是晚白垩世(我国山东山旺中新世已有发现,很可能也是溪流中的种类——张俊峰,1989);3)蜉蝣幼虫化石标本种类较少,但标本数量十分丰富且保存状况较好,通常富集于某个层面(例如,义县组中的三尾类蜉蝣,道虎沟组中的群栖蜉和湖山头蜉),应属原地埋葬类型;而河流相的蜉蝣幼虫是死后经过流水偶然搬运至湖中的异地埋葬类型,其标本数量和保存状况与原地埋葬者大相径庭。综上所述,本文作者认为Sinitshenkova(1976, 1984, 1999)关于蜉蝣生态特征的推断较为合理。

6 结论

1)西伯利亚中蜉和古珠蜉仅局限于俄罗斯西伯利亚地区的下侏罗统,迄今为止,在我国境内并不存在。先前被我国昆虫化石工作者归入这两个种和被鉴定为与其有亲缘关系的新种,实际上隶属于不同的科或属,或者由于标本保存上的原因分类位置难以确定。

2)西伯利亚中蜉隶属于短丝蜉科或科位置未定的纯蜉蝣亚目,古珠蜉隶属于珠蜉科或科位置未定的纯蜉蝣亚目。

3)道虎沟组、海房沟组、九龙山组(包括滦平周营子原下花园组)和三间房组的水生蜉蝣组合完全不同,彼此不能对比。沉积时代不同或不完全吻合,和/或湖泊沉积类型的差异可能是主要原因。

4)迄今为止,所有已知的侏罗纪—早白垩世的蜉蝣幼虫无例外地生活于静水湖泊而非河流。那些与溪流有关的蜉蝣昆虫仅局限于特定类群的具翅成虫,且最早的化石记录是早白垩世末期—晚白垩世的琥珀化石。

参考文献 (References)

Admakin L P, 2002. Accumulation and post-sedimentary diagenesis

- of tonsteins. *Lithology and Mineral Resources*, **37**(1): 60—67.
- Brauer F, Redtenbacher J, Ganglbauer L, 1889. *Fossile Insecten dem Juraformation Ost-Siberiens. Mémoires de l' Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg* (7), **36**(15): 1—22.
- Carpenter F M, 1992. Order Ephemeroptera. In: Moore R C, Kaesler R L (eds.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Arthropoda 4, Vol. 4. Superclass Hexapoda. Geological Society of America and University of Kansas. 19—25.
- Demoulin G, 1954. *Les Ephéméroptères jurassiques du Sinkiang. Bulletin et Annales de la Société Entomologique de Belgique*, **90**: 322—326.
- Demoulin G, 1956. *Electrogenia dewalschei* n. gen. n. sp., Ephéméroptère fossile l'amber. *Bulletin et Annales de la Société Royale Belge d'Entomologie*, **92**: 95—100.
- Demoulin G, 1968. Deuxième contribution à la connaissance des Ephéméroptères de l'amber Oligocène de la Baltique. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, **15**: 233—276.
- Hong You-chong (洪友崇), 1983. Middle Jurassic fossil insects in North China. Beijing: Geological Publishing House. 1—223 (in Chinese with English summary)
- Hong You-chong (洪友崇), Liang Shi-jun (梁世君), Hu Ting (胡亭), 1995. Study on geology and paleontological assemblage from Tuha Basin of Xinjiang, China. *Geosciences*, **9**: 426—440. (in Chinese with English summary)
- Kluge N J, 1989. The problem of the homology of the tracheal gills and paronotal processes of the mayfly larvae and wings of the insects with reference to the taxonomy and phylogeny of the order Ephemeroptera. *Chteniya pamjati N. A. Kholodkovskogo [Lectures in Memoriam of N. A. Kholodkovsky]*, **41**: 48—77. (in Russian)
- Kluge N J, 1993. New data on mayflies (Ephemeroptera) from fossil Mesozoic and Cenozoic resins. *Palaeontological Journal*, **27** (1A): 35—49.
- Kluge N J, 2004. The phylogenetic system of Ephemeroptera. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 1—442.
- Kluge N J, Studemann D, Landolt P et al., 1995. A reclassification of Siphlonuroidea (Ephemeroptera). *Bulletin de la Société Entomologique Suisse*, **68**: 103—132.
- Kluge N J, Sinitshenkova N D, 2002. Order Ephemeroidea Latreille 1810. The true mayflies (= Ephemeroptera Hyatt et Arms 1892 (s. l.); = Euephemeroptera Kluge, 2000). In: Rasnitsyn A P, Quicke D L J (eds.). *History of insects*. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher. 89—97.
- Kravchinsky V A, Cogné J-P, Harbert W P et al., 2002. Evolution of the Mongol-Okhotsk Ocean as constrained by new palaeomagnetic data from the Mongol-Okhotsk suture zone, Siberia. *Geophysical Journal International*, **148**(1): 34—57.
- McCafferty W P, 1991. Toward a phylogenetic classification of the Ephemeroptera (Insecta): a commentary on systematics. *Annals of the Entomological Society of America*, **84**: 343—360.
- Ponomarenko A G, Schultz O, 1988. Typen der Geologisch-Paläontologischen Abteilung: Fossile Insecten. Kataloge der

- wissenschaftlichen Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien, **6**: 1—40.
- Ren Dong(任东), Lu Li-wu(卢立伍), Ji Shu-an(姬书安) et al., 1996. Late Mesozoic fauna assemblages of Yanliao area, north China, and its paleoecological and paleogeographical significance. *Acta Geoscientia Sinica*, **17**(Sup.): 148—154. (in Chinese with English summary)
- Ren Dong(任东), Gao Ke-qin(高克勤), Guo Zi-guang(郭子光) et al., 2002. Stratigraphic division of the Jurassic in the Daohugou area, Ningcheng, Inner Mongolia. *Geological Bulletin of China*, **21**(8, 9): 584—591. (in Chinese with English summary)
- Sinitshenkova N D, 1976. New Upper Cretaceous mayflies (Insecta, Ephemeroptera) of eastern Transbaikalia. *Paleontologicheskii Zhurnal*, **2**: 85—93. (in Russian)
- Sinitshenkova N D, 1984. The Mesozoic mayflies (Ephemeroptera) with special reference to their ecology. Proceedings of the Fourth International Conference on Ephemeroptera, Czechoslovak Academy of Sciences, 61—66.
- Sinitshenkova N D, 1985. Jurassic mayflies (Ephemerida = Ephemeroptera) of southern Siberia and western Mongolia. In: Rasnitsyn A P (ed.), *Jurassic insects of Siberia and Mongolia*. Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR, **211**: 11—23. (in Russian)
- Sinitshenkova N D, 1991. New Mesozoic mayflies from Transbaikalia and Mongolia. *Paleontologicheskii Zhurnal*, **1**: 120—123. (in Russian)
- Sinitshenkova N D, 1999. The Mesozoic aquatic assemblages of Transbaikalia, Russia. In: Ciampor F (ed.), *Proceedings of the First Palaeoentomological Conference Moscow 1998*. Moscow: Paleontological Institute RAS, AMBA projects International Bratislava, 149—154.
- Sinitshenkova N D, 2000. A review of Triassic mayflies, with a description of new species from western Siberia and Ukraine (Ephemerida = Ephemeroptera). *Paleontological Journal*, **34**(Sup. 3): 275—283.
- Sinitshenkova N D, 2002. New Late Mesozoic mayflies from the Shar-Teeg locality, Mongolia (Insecta, Ephemerida = Ephemeroptera). *Paleontological Journal*, **36**(3): 43—48.
- Tan Jing-jing(谭京晶), Ren Dong(任东), 2002. Palaeoecology of insect community from Middle Jurassic Jiulongshan Formation in Ningcheng County, Inner Mongolia, China. *Acta Zootaxonomica Sinica*, **27**: 428—434. (in Chinese with English summary)
- Tshernova O A, 1962. Order Ephemeroptera. Mayflies. In: Rohdendorf B B (ed.), *Fundamentals of Paleontology. Arthropoda Tracheata and Chelicerata*. Moscow: Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, 55—64. (in Russian)
- Tshernova O A, 1967. Mayflies of the recent family in Jurassic deposits of Transbaikalia (Ephemeroptera, Siphlonuridae). *Entomologicheskoe Obozrenie*, **46**: 322—326. (in Russian)
- Tshernova O A, 1969. New Early Jurassic mayflies (Ephemeroptera, Epeorusimidae and Mesonetidae). *Entomologicheskoe Obozrenie*, **48**: 153—161. (in Russian)
- Tshernova O A, 1971. May-fly from fossil resin of polar Siberia (Ephemeroptera, Leptophlebiidae). *Entomologicheskoe Obozrenie*, **50**: 612—618. (in Russian)
- Wang Wu-li(王五力), 1980. Insecta. In: *The Shenyang Institute of Geology and Mineral* (ed.), *Paleontological Atlas of Northeast China. II. Mesozoic and Cenozoic*. Peking: Mineral Geological Publishing House, 130—153. (in Chinese)
- Wang Wu-li(王五力), 1987. Early Mesozoic insect fossils of western Liaoning. In: Yu Xi-han, Wang Wu-li, Liu Xian-ting et al. (eds.), *Mesozoic stratigraphy and palaeontology of western Liaoning 3*. Beijing: Geological Publishing House, 202—219. (in Chinese with English summary)
- Zhang Jun-feng(张俊峰), 1989. Fossil insects from Shanwang, Shandong, China. Jinan: Shandong Science and Technology Publishing House, 1—459. (in Chinese with English summary)
- Zhang Junfeng, 2006. New mayfly nymphs from the Jurassic in northern and northeastern China (Insecta: Ephemeroptera). *Paleontologicheskii Zhurnal* (in press).
- Zhou C-F, Peters J G, 2003. The nymph of *Siphluriscus chinensis* and additional imaginal description: a living mayfly with Jurassic origins (Siphluriscidae new family: Ephemeroptera). *Florida Entomologist*, **86**: 345—352.

NEW DEVELOPMENT IN STUDYING THE JURASSIC GENERA: *MESOBAETIS* BRAUER ET AL., 1889 AND *MESONETA* BRAUER ET AL., 1889 (INSECTA: EPHEMEROPTERA)

ZHANG Jun-Feng

(Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, the Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008)

Key words fossil mayflies, *Mesobaetis*, *Mesoneta*, taxonomy, stratigraphic correlation, paleoecology, Jurassic

Abstract

Two known species of mayfly larvae from Transbaikal of Russia, *Mesobaetis sibirica* Brauer, Redtenbacher et Ganglbauer, 1889 and *Mesoneta antiqua* Brauer, Redtenbacher et Ganglbauer, 1889, are actually absent in China although some Chinese paleoentomologists advocated that these have been discovered from China; and some Chinese stratigraphic and paleontological researchers thought that these would be helpful in arriving at a conclusions of the stratigraphic correlation and deducing the geological age. To date, however, the two species are exclusively present in

Transbaikal of Russia during the Early Jurassic age. The familial and generic placements of all the species assigned, respectively, into the genera *Mesobaetis* Brauer, Redtenbacher et Ganglbauer, 1889 and *Mesoneta* Brauer, Redtenbacher et Ganglbauer, 1889 from China are questionable: *Mesobaetis sibirica*, *M. sanjianfangensis* Hong, Liang et Hu, 1995, *M. maculata* Hong, Liang et Hu, 1995, *Mesoneta antiqua* and *M. beipiaoensis* Wang, 1980. The assemblages of mayfly larvae in the Daohugou, Haifanggou, Jiulongshan and Sanjianfang formations are entirely different, and can not be correlated to each other. All mayfly larvae from the Jurassic-Lower Cretaceous of China are lacustrine rather than lotic.

图版说明(Explanation of Plate)

除图版I图1外,标本保存在中国科学院南京地质古生物研究所。比例尺代表1mm。

图版 I (Plate I)

1. *Mesobaetis sibirica* Brauer, Redtenbacher et Ganglbauer, 1889
选模(Lectotype),据 Ponomarenko and Schultz, 1988。
2. *Mesobaetis latifilamentacea* Zhang, 2006
正模(Holotype),据 Zhang ,2006。
- 3, 8. *Fuyous gregarius* Zhang et Kluge (in press)
正模(Holotype)和副模(Paratype),据 Zhang and Kluge (in press)。
- 4, 9. *Shantous lacustris* Zhang et Kluge (in press)

正模(Holotype)和副模(Paratype),据 Zhang and Kluge (in press)。

5. *Furvoneta relicta* Zhang, 2006
正模(Holotype),据 Zhang ,2006。
6. *Clavineta eximiar* Zhang, 2006
正模(Holotype),据 Zhang, 2006。
7. *Stackelbergisca cylindrata* Zhang, 2006
正模(Holotype),据 Zhang, 2006。

