

窃啮亚目（昆虫纲：啮目）昆虫化石研究进展

李升¹, 杨霄玥², 任东², 姚云志², 白明^{1*}

(1 动物多样性保护与有害动物防控重点实验室(中国科学院), 中国科学院动物研究所, 北京 100101; 2 昆虫演化与环境变迁重点实验室, 首都师范大学生命科学学院, 北京 100048)

摘要: 窃啮亚目是啮目最古老的类群, 在 100 余年的啮目化石研究史中, 共记录了 7 科 41 属 67 种的窃啮亚目化石记录。本文回顾了世界窃啮亚目化石研究进展, 整理了目前已发表的窃啮亚目化石名录、地层分布及地质年代, 并提出了该类群有待解决的问题及对未来的展望。

关键词: 啮虫目; 化石; 昆虫; 系统分类; 研究进展

Advances study of fossil Trogiomorpha (Insecta: Psocodea)

LI Sheng¹, YANG Xiao-Yue², REN Dong², YAO Yun-Zhi², BAI Ming^{1*} (1. Key Laboratory of Animal Biodiversity Conservation and Integrated Pest Management (Chinese Academy of Sciences), Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2. Key Laboratory of Insect Evolution and Environmental Changes, College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048, China)

Abstract: Trogiomorpha was the most basal group of Psocodea. During the nearly 100 years research history, there were 7 families with 41 genus and 67 species fossil recorded within Trogiomorpha. This paper reviewed the research history of fossil Trogiomorpha, provided a checklist of all described fossil taxa of Trogiomorpha, and summarized the geological history of Trogiomorpha. Besides, the outlooks for future researches were proposed.

Key words: Psocoptera; fossil; insects; cladistics; research brief

窃啮亚目 Trogiomorpha 隶属于啮目, 被认为是啮目最原始的类群 (Lienhard, 2007), 是啮目中数量最少且最重要的组成部分。窃啮亚目昆虫体型小, 体长 1~10 mm 不等, 现生类群体色多为深褐色, 主要分布在温暖湿润的地区, 常栖息于在岩石表面、落叶层或洞穴内等地 (Li, 2002)。到目前为止, 窃啮亚目分为 3 个次目 (锯啮次目 Prionoglaridetae、跳啮次目 Psyllipsocetae、窃啮次目 Atropetae), 包涵 7 科 500 余种 (Lienhard & Smithers, 2002)。目前, 窃啮亚目各科均有化石记录, 已报道化石记录 41 属 67 种 (Yoshizawa *et al.*, 2006; Yoshizawa & Lienhard, 2020; Cumming & Le Tirant, 2021; Li *et al.*, 2022; Liang *et al.*, 2022; Ross, 2018, 2020, 2023; Hakim *et al.*, 2023; Álvarez-Parra, 2024)。窃啮亚目昆虫大多数为有翅型, 也有少部分为无翅型, 部分穴居类群具有雌雄生殖器的性反转现象 (Yoshizawa *et al.*, 2014, 2019)。窃啮亚目最早的化石记录发现于黎巴嫩的上白垩统地层中 (Azar & Nel, 2004), 从早白垩世至始新世时期均有化石记录 (Hagen, 1856, 1882; Baz & Ortuño, 2000, 2001; Perrichot *et al.*, 2003; Azar & Nel, 2004; Nel *et al.*, 2005; Azar *et al.*, 2010, 2014; Li *et al.*, 2020, 2022; Hakim *et al.*, 2023)。

从化石记录来看, 窃啮亚目昆虫可能在白垩纪时期完成了早期分化, 并一直延续至今。但由于窃啮亚目化石的研究较为零散且多以基础分类为主, 加之白垩纪之前还尚未有相关化石报道, 因此我们对其起源和早期的演化了解较少。窃啮亚目是啮目的原始类群 (Lienhard, 2007), 化石标本对于我们全面理解鉴定标准、解析系统发育关系、探究起源扩散以及与古环境之间的关系有重要意义。本文对世界窃啮亚目昆虫化石研究情况加以阐述, 并对存在问

基金项目: 国家自然科学基金 (32200366); 国家重点研发计划资助 (2022YFC2601200); 国家科技基础资源调查专项 (2022FY100500, 2022FY202100)

作者简介: 李升, 女, 1992 年生, 博士, 博士后, 研究方向为啮目昆虫化石分类及系统演化, E-mail: lisheng@ioz.ac.cn

*通讯作者 Author for correspondence: 白明, 男, 博士, 教授, 从事昆虫系统学研究, E-mail: baim@ioz.ac.cn

收稿日期 Received: 2023-12-14; 接受日期 Accepted: 2024-08-12

题和研究前景进行分析。

1 窃啮亚目分类历史沿革

窃啮亚目昆虫的研究起始于 19 世纪,啮虫曾被认为是脉翅目中的一个类群(Li, 2002)。1866 年, Hagen 对当时已有的啮虫物种的分类体系进行了梳理, 编制了检索表, 这也被认为是啮虫种级分类的开端。Shiple (1904) 首次将啮虫作为单独的目, 并使用 Psocoptera 作为目名, 后来经过 Latreille、Leach、Curtis、Burmeister 等人的分类研究工作, 才逐渐使啮虫的分类工作丰富起来(Li, 2002)。1936 年 Pearman 通过外部形态、内部解剖结构, 将啮虫分为 8 组 26 科, 其中窃啮组 Atropetae 和跳啮组 Psocatropetae 就是这一时期建立的。Pearman (1936) 将鳞啮科 Lepidopsocidae、窃啮科 Trogiidae、圆啮科 Psoquillidae 归入了当时的窃啮组 Atropetae 中, 将 Scolipsyllopsidae 科与 Psocatropidae 科归入当时的跳啮组 Psocatropetae。Pearman (1936) 提出的分类系统仅对科级阶元进行划分, 每科中仅列举了 1~2 个代表属, 在之后一些科级阶元的位置有轻微变化, 但整体科级阶元分类框架基本沿用至今。Roesler 结合前人的工作, 在 1940 年建立了窃啮亚目 Trogiomorpha, 当时窃啮亚目并没有被认为是亚目阶元, 而是作为一个族群(Group)。Badonnel (1951) 在 Pearman 和 Roesler 的研究基础上再次整理总结, 形成了目前广泛使用的窃啮亚目高级阶元分类系统(Lienhard & Smithers, 2002), 之后 Simthers (1972) 对窃啮亚目提出了新分类系统, 但他的结果并没有被广泛采用。在之后的研究中, 窃啮亚目高级阶元分类系统没有发生较大的变动。Yoshizawa *et al.* (2006) 利用分子生物学方法对窃啮亚目进行系统发育分析, 提出 Psocatropetae 应分为锯啮次目 Prionoglaridetae 和跳啮次目 Psyllipsocetae (Yoshizawa *et al.*, 2006), 这一研究结果也被广泛接受。Li *et al.* (2022) 利用形态学特征进行系统发育分析, 结果表明古书啮科 Archaeatropidae 应为古小啮科 Empheriidae 同物异名。Álvarez-Parra *et al.* (2024) 同样对古小啮科的系统关系进行了研究, 他们的研究结果也支持了古小啮科与古书啮科为同物异名, 讨论了古小啮科下各属之间的关系, 并对其生物地理的研究进行了分析。

2 窃啮亚目昆虫化石研究简史

窃啮亚目昆虫化石研究在 19 世纪初起步, 主要以形态描述研究为主。1856 年, Pictet-Baraban & Hagen 报道了第一件窃啮亚目琥珀标本: *Empheria reticulata*; 1866 年, Hagen 报道了产自坦桑尼亚的柯巴脂化石: *Thylax fimbriatus*, 之后在 1882 年记录了德国普鲁士第三纪地层的化石: *Trichempheria villosa*。进入 20 世纪, 窃啮亚目昆虫化石的研究逐渐增多, 主要以 Pearman、Roesler、Badonnel、Smithers 等的研究为代表, 同时期间窃啮亚目昆虫的系统分类研究也逐步开展起来(Smithers, 1972)。21 世纪, 窃啮亚目化石昆虫研究得到较快的发展, 2005 年 Nel 等人报道了 4 件法国 Oise 始新世早期的窃啮亚目化石, 分别属于跳啮科、鳞啮科、古小啮科以及圆啮科(Nel *et al.*, 2005)。2017 年 Azar 等人报道了 3 件锯啮科缅甸琥珀标本, 这也是锯啮科首次在化石中被发现(Azar *et al.*, 2017)。2020 年, Yoshizawa 和 Lienhard 报道了缅甸琥珀中一新科: 树啮科 Cormopsocidae, 树啮科在形态结构上与锯啮科有相似性, 由于当时建立该科仅有一件雄虫标本, 许多关键的共有衍征缺失, 因此将树啮科放在窃啮亚目下, 但次目位置未定。Wang *et al.* (2021) 报道了第一件树啮科的雌性标本, 根据其产卵瓣的形态, 可以确定树啮科属于窃啮亚目。随后, 缅甸琥珀中陆续有树啮科的标本报道, 目前为止, 树啮科共报道 3 属 7 种, 全部来自缅甸琥珀(Cockerell, 1919; Yoshizawa & Lienhard, 2020; Hakim *et al.*, 2021a, 2021b; Liang & Liu, 2021; Wang *et al.*, 2021)。

我国对窃啮亚目昆虫化石的研究起步较晚, 目前仅报道一个种。2018 年 Azar 等人报道了抚顺琥珀的窃啮亚目化石记录: *Paralepinotus fushunensis* Azar, Maksoud, Nammour, Nel

& Wang, 2018。目前还未有窃啮亚目石板化石的报道。



图 1 窃啮亚目化石昆虫代表

Fig. 1 Fossil representatives of Trogiomorpha

注：A，晚白垩世古小啮科，多毛缅甸古小啮；B，晚白垩世古小啮科，法圣长角古小啮；C，晚白垩世跳啮科，平行凹跳啮；D，晚白垩世树啮科，长瓣透足树啮。比例尺 A=B=C=1 mm；D=0.5 mm。Note: A, late-cretaceous Empheeriidae, †*Burmempheria densuschaetae* Li, Wang & Yao, 2020; B, late-cretaceous Empheeriidae, *Longiantennum fashengi* Liang, Li and Yao, 2022; C, late-cretaceous Psyllipsocidae, *Concavapsocus parallelus* Wang, Li, Ren & Yao, 2019; D, late-cretaceous Cormopsocidae, *Longiglabeilus pedhyalinus* Wang, Li & Yao, 2021. Scale bars A=B=C=1 mm; D=0.5 mm.

表 1 窃啮亚目分类历史沿革

Table 1 History of higher classification of Trogiomorpha

研究者 Researcher	分类 Classification
Pearman, 1936	Atropetae
	Lepidopsocidae
	Psoquillidae
	Atropidae
	Psocathropetae
	Psocathropidae
	Scoliopsyllopsididae
Roesler, 1944	Trogiomorpha
	Atropetae
	Lepidopsocidae
	Trogiidae
	Psocathropetae
Badonnel, 1951	Psyllipsocidae
	Trogiomorpha
	Atropetae
	Lepidopsocidae
	Psoquillidae
	Trogiidae
	Psocathropetae
Lienhard & Smithers, 2002	Psyllipsocidae
	Prionoglarididae
	Trogiomorpha
	Atropetae
	Lepidopsocidae
	Psoquillidae
	Trogiidae
†Empheeriidae	

Yoshizawa *et al.*, 2006

Li *et al.*, 2022

†Archaeatropidae
 Psocathropetae
 Psyllipsocidae
 Prionoglarididae
 Trogiomorpha
 Atropetae
 Lepidopsocidae
 Psoquillidae
 Trogiidae
 †Empheriidae
 †Archaeatropidae
 Psyllipsocetae
 Psyllipsocidae
 Prionoglaridetae
 Prionoglarididae
 Trogiomorpha
 Atropetae
 Lepidopsocidae
 Psoquillidae
 Trogiidae
 †Empheriidae
 Psyllipsocetae
 Psyllipsocidae
 Prionoglaridetae
 Prionoglarididae
 Infraorder incertae sedis
 Cormopsocidae

3 窃啮亚目昆虫化石地区分布及时代特征

窃啮亚目下共包括 7 个科：树啮科、锯啮科、跳啮科、古小啮科、圆啮科、鳞啮科和窃啮科，其中树啮科、古小啮科为灭绝类群。最早的啮目化石来自石炭纪时期(Nel *et al.*, 2013)，但窃啮亚目最早的化石记录为白垩纪早期，且目前化石记录全部为琥珀化石，分别产自黎巴嫩（早白垩世）、西班牙（早白垩世）、法国西南（早白垩世）、缅甸（晚白垩世早期）、新泽西（晚白垩世）、法国瓦兹省（早始新世）、波罗的海（始新世）、中国抚顺（晚始新世）(Hagen, 1856, 1882; Baz & Ortuño, 2000, 2001; Perrichot *et al.*, 2003; Azar & Nel, 2004; Nel *et al.*, 2005; Azar *et al.*, 2010, 2014; Li *et al.*, 2020, 2022; Hakim *et al.*, 2023)。其中缅甸琥珀的数量最多，是研究窃啮亚目昆虫化石的重要来源。从它们的产地可以看出，白垩纪地层发现的啮虫琥珀化石最为丰富，该时期中仅鳞啮科与圆啮科没有化石记录，鳞啮科与圆啮科的化石记录全部集中在始新世时期。

表 2 窃啮亚目化石记录

Table 2 Checklist of fossil Trogiomorpha

Family 科	Species 种	Locality 产地	Age 时代
Empheriidae	<i>Archaeatropos alavensis</i> Baz & Ortuño, 2000	Spanish	Albian, ~113.0–100.5 Mya
	<i>Archaeatropos perantiqua</i> (Cockerell, 1919)	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya

<i>Archaeatropos randatae</i> (Azar & Nel, 2004)	Lebanon	Barremian, ~129.4–125.0 Mya
<i>Bcharreglaris amunobi</i> Azar & Nel, 2004	Lebanon	Barremian, ~129.4–125.0 Mya
<i>Bcharreglaris amooni</i> Kaddumi, 2007	Jordanian	Albian, ~113.0–100.5 Mya
<i>Bcharreglaris haddadini</i> Kaddumi, 2007	Jordanian	Albian, ~113.0–100.5 Mya
<i>Libanoglaris mouawadi</i> Perrichot, Azar, Néraudeau & Nel, 2003	Lebanon	Barremian/Aptian, ~129.4–113.0 Mya
<i>Libanoglaris chehabi</i> Azar & Nel, 2004	Lebanon	Barremian, ~129.4–125.0 Mya
<i>Libanoglaris hespericus</i> Alvarze-Parra, Penalver, Nel & Pelos, 2022	Spanish	Albian, ~113.0–100.5 Mya
<i>Proprioglaris guyoti</i> Perrichot, Azar, Néraudeau & Nel, 2003	SW France	Albian/Cenomanian, ~113.0–93.9 Mya
<i>Proprioglaris axioperi erga</i> Azar, Nel & Perrichot, 2014	Vendean France	Albian/Cenomanian, ~113.0–93.9 Mya
<i>Prospeleketor albianensis</i> Perrichot, Azar, Néraudeau & Nel, 2003	SW France	Albian/Cenomanian, ~113.0–93.9 Mya
<i>Setoglarisreemae</i> Azar & Nel, 2004	Lebanon	Barremian, ~129.4–125.0 Mya
<i>Empheria reticulata</i> Pictet-Baraban & Hagen, 1856	Baltic region	Priabonian, ~38–39.9 Mya
<i>Empheria pertinens</i> (Enderlein, 1911)	Baltic region	Priabonian, ~38–39.9 Mya
<i>Empheropsocus arilloi</i> Baz & Ortuño, 2001	Spanish	Albian, ~113.0–100.5 Mya
<i>Empheropsocus margineglabrus</i> Baz & Ortuño, 2001	Spanish	Albian, ~113.0–100.5 Mya
<i>Eoempheria intermedia</i> Nel, Prokop, De Ploeg & Millet, 2005	France Oise	Ypresian, ~50–53 Mya
<i>Jerseyempheria grimaldii</i> Azar, Nel & Petrulevicius, 2010	New Jersey	Turonian, ~93.9–89.8 Mya
<i>Preempheria antiqua</i> Baz & Ortuño, 2001	Spanish	Albian, ~113.0–100.5 Mya

	<i>Trichempheria villosa</i> (Hagen, 1882)	Baltic region	Priabonian, ~38–39.9 Mya
	<i>Burmempheria densuschaetae</i> Li, Wang & Yao, 2020	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Burmempheria raruschaetae</i> Li, Wang & Yao, 2020	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Burmempheria curvatatavena</i> Li, Yoshizawa & Yao, 2022	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Empherium rasnitsyni</i> Hakim, Huang & Azar, 2021a	Siberia (Taimyr)	Santonian, ~86.3–83.6 Mya
	<i>Heliadesakruon morganae</i> Cumming & Le Tirant, 2021	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Longiantennum fashengi</i> Liang, Li & Yao, 2022	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Latempheria kachinensis</i> Li, Yoshizawa & Yao, 2022	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Parallelopsocus elongatus</i> Hakim, Huang & Azar, 2023	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Santonipsocus mimeticus</i> Álvarez-Parra, Nel, Perrichot & Jouault, 2024	SW France	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
Lepidopsocidae	<i>Thylacella eversiana</i> Enderlein, 1911	Tanzania	Holocene, ~0.0117 Mya–present
	<i>Thylacella eocenica</i> Nel, Prokop, De Ploeg & Millet, 2005	Franch Oise	Ypresian, ~50–53 Mya
	<i>Thylax fimbriatum</i> Hagen, 1866	Tanzania	Holocene, ~0.0117 Mya–present
	<i>Perientomum incultum</i> Hagen, 1865	Tanzania	Holocene, ~0.0117 Mya–present
	<i>Nepticulomima mortua</i> Enderlein, 1906	Tanzania	Holocene, ~0.0117 Mya–present
	<i>Parathylacella oisensis</i> Álvarez-Parra & Nel, 2023	France Oise	Eocene, ~33.9–56 Mya
	<i>Echmepteryx (Loxopholia) dominicanus</i> Hakim <i>et al.</i> , 2018	Dominican	Early Miocene, ~15–20 Mya
Psoquillidae	<i>Eorhyopsocus magnificus</i> Nel, Prokop, De Ploeg & Millet, 2005	France Oise	Ypresian, ~50–53 Mya

Trogiidae	<i>Eolepinotus pilosus</i> Vishnyakova, 1975	Siberia (Taimyr)	Santonian, ~86.3–83.6 Mya
	<i>Eolepinotus zherikhini</i> Hakim, Huang & Azar, 2021a	Siberia (Yakutia)	Cenomanian, ~100.3–90.1 Mya
	<i>Paralepinotus fushunensis</i> Azar, Maksoud, Nammour, Nel & Wang, 2018	Fushun	Ypresian, ~50–53 Mya
	<i>Cretolepinotus tanker</i> Cockx <i>et al.</i> , 2020	Canadian	Campanian, ~73.5–73 Mya
Prionoglarididae	<i>Palaeosiamoglaris burmica</i> Azar, Huang & Nel, 2017	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Palaeosiamoglaris inexpectata</i> Azar, Huang & Nel, 2017	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Palaeosiamoglaris lienhardi</i> Azar, Huang & Nel, 2017	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Palaeosiamoglaris hkantiensis</i> Jouault, Yoshizawa, Hakim, Huang & Nel, 2021	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Palaeosiamoglaris hammanaensis</i> Hakim, Huang & Azar, 2021	Lebanon	Barremian, ~129.4–125.0 Mya
Psyllipsocidae	<i>Khatangia inclusa</i> Vishnyakova, 1975	Siberia (Taimyr)	Santonian, ~86.3–83.6 Mya
	<i>Psyllipsocus</i> sp.	Mexico	Early Miocene, ~15–20 Mya
	<i>Psyllipsocus eocenicus</i> Nel, Prokop, De Ploeg & Millet, 2005	Franch Oise	Ypresian, ~50–53 Mya
	<i>Psyllipsocus yangi</i> Liang & Liu, 2021	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Psyllipsocus myanmarensis</i> Jouault, Yoshizawa, Hakim, Huang & Nel, 2021	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Psyllipsocus yoshizawai</i> Alvarez-Parra, Penalver, Nel & Delclos, 2020	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Annulipsyllipsocus andreneli</i> Hakim <i>et al.</i> , 2018	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Annulipsyllipsocus inexpectatus</i> Hakim <i>et al.</i> , 2018	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Libanopsyllipsocus alexanderasnitsyni</i> Azar & Nel, 2011	Lebanon	Barremian, ~129.4–125.0 Mya

Cormopsocidae	<i>Concavapsocus parallelus</i> Wang, Li & Yao, 2019	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Cormopsocus groehni</i> Yoshizawa & Lienhard, 2020	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Cormopsocus baleoi</i> Hakim, Azar & Huang, 2021a	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Cormopsocus neli</i> Hakim, Azar & Huang, 2021b	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Cormopsocus perantiqua</i> (Cockerell, 1919)	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Stimulopsocus jiewenae</i> Liang & Liu, 2021	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Longiglabeilus edentatus</i> Wang, Li & Yao, 2021	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
Family incertae sedis	<i>Longiglabeilus pedhyalinus</i> Wang, Li & Yao, 2021	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya
	<i>Empheriopsis vulnerata</i> Vishnyakova, 1975	Siberia (Taimyr)	Santonian, ~86.3–83.6 Mya
	<i>Parapsyllipsocus vergereau</i> Perrichot, Azar, Néraudeau & Nel, 2003	SW France	Albian/Cenomanian, ~113.0–93.9 Mya
	<i>Brachyantennum spinosum</i> Liang & Liu, 2022	Myanmar	Cenomanian, ~100.5–93.9 Mya

窃啮亚目最早的化石记录来自中生代早白垩世时期的黎巴嫩琥珀，从化石记录来看，白垩纪的化石记录较为丰富。在形态结构上，通过对比不同时期的窃啮亚目昆虫，可以看出窃啮亚目昆虫化石与现生类群在形态特征上的变化并不大，现生科级阶元在白垩纪时期已经出现。

古近纪时期，窃啮亚目的化石记录主要集中于始新世时期，主要的化石产地为波罗的海地区（Hagen, 1882, 1856; Enderlein, 1911）、法国 Oise（Nel *et al.*, 2005）、抚顺（洪友崇, 2002; Azar *et al.*, 2018）。这一时期的窃啮亚目化石记录较少，仅有 9 种记录，至今也少有新的报道。

新近纪时期，窃啮亚目类群仅在坦桑尼亚柯巴脂中有过报道（Hagen, 1866; Enderlein, 1911）。柯巴脂是琥珀形成过程的一个中间阶段，严格意义上说并不算琥珀，因其地质年代距现代更为接近，对我们研究其特征演化、类群迁移等方面具有重要意义。但其相关研究年代久远，对标本的描述不是十分全面，因此我们对这些标本的了解十分有限。

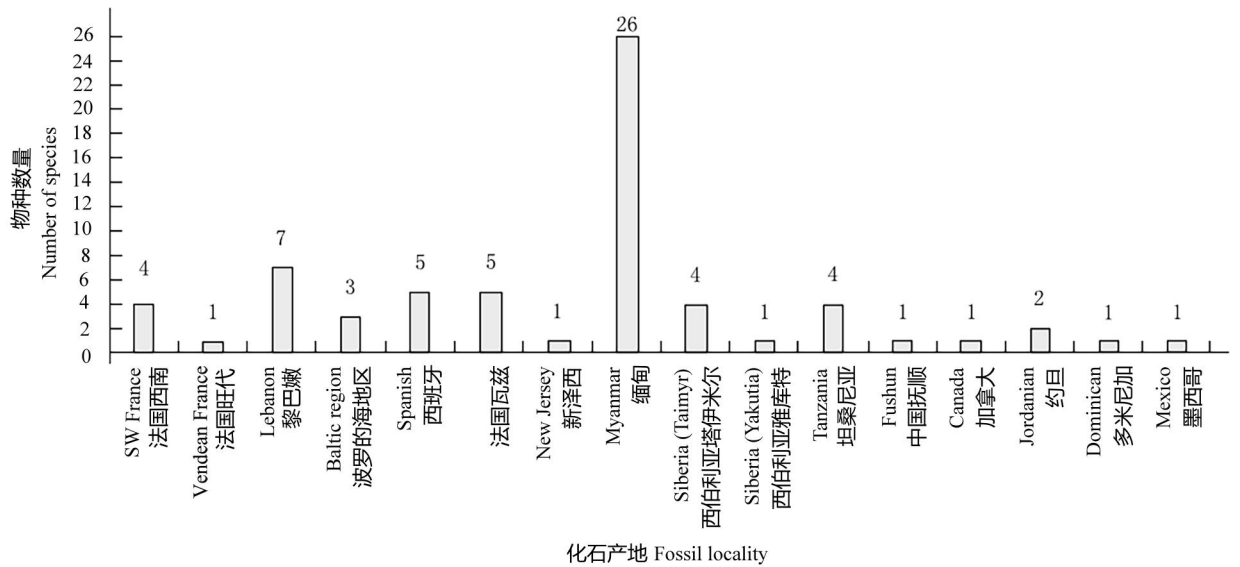


图2 世界窃啮亚目化石各产地物种数

Fig. 2 The number of species of Trogiomorpha fossils from different fossil sites

4 目前问题及未来展望

4.1 当前窃啮亚目化石研究存在的问题

窃啮亚目昆虫体型较小，现生类群生活环境隐蔽不易采集和观察，其身体柔弱，目前在石板化石中还没有报道。尽管目前有大量琥珀化石的相关研究，但仍然面临一些问题，主要在以下几个方面：

1) 研究材料方面，目前窃啮亚目化石的研究集中在白垩纪和始新世时期，其他时期还缺少化石记录，这对于系统开展起源演化、扩散分布研究还有一些困难。

2) 部分化石物种的鉴定存在疑问，受到标本保存等限制，窃啮亚目昆虫化石中一些分类单元的建立在基于单一标本或保存不完整的虫体，有些类群分类位置存疑，例如：*Globopsocus aquilonius* Azar & Engel, 2008 被归于粉啮亚目 Troctomorpha 下球啮科 Sphaeropsocidae，但 Wang *et al.* (2019) 通过形态特征对比，认为该种应该属于窃啮亚目下跳啮科。同时随着窃啮亚目化石昆虫报道的增加，也有一些分类位置未定的类群出现，例如：*Brachyantennum spinosum* Liang & Liu, 2022 的科级阶元地位未确定。

3) 分类标准的选取方面，窃啮亚目化石类群分类更多依赖于翅脉特征，而现生类群分类使用的口器、生殖器的解剖特征等在化石研究中难以观察，古今类群的分类标准不统一。另外，不同学者对特征的认识也存在一定差异，尤其是属征和种征存在混用情况，在分类鉴定时会造成困扰。

4) 研究领域及技术手段相对单一，目前发表的文章中以新属种描述为主，对古环境、古气候、与植物等协同演化的相关深入研究较少。研究手段相对单一，主要以传统的光学显微镜观察为主，近几年逐渐有 Micro-CT、扫描电镜等仪器的运用。

4.2 窃啮亚目化石研究展望

琥珀中保存了大量的窃啮亚目昆虫，其丰富度远超目前已有的认知，因此仍有大量的工作等待开展。今后的研究工作可以在以下几个方面深入：

1) 新化石的发现和收集。不同地质历史时期、不同产地的化石有助于我们更好的开展窃啮亚目以及啮目的起源、演化及扩散等方面的研究。

2) 继续深入开展分类学研究工作。窃啮亚目化石分类工作仍然比较薄弱，大量化石样

本有待研究，今后的工作中不仅要发现新的分类单元，补充化石类群分类信息，同时要对前人的工作进行回顾，厘定分类存疑物种的位置，建立完善的分类标准。

3) 多学科交叉，利用新技术新方法开展研究。例如 Micro-CT、激光共聚焦、扫描电镜、冷冻电镜等多种方法技术帮助进一步解析化石类群的特征，挖掘窃齿亚目昆虫化石类群背后的信息，为了解其与古环境之间的关系、分布扩散、与其他生物协同演化等研究提供证据，推动窃齿亚目的研究更进一步。

参考文献 (References)

- Álvarez-Parra S, Nel A, Perrichot V, *et al.* Unravelling the mishmash: A new phylogeny for the family Empheriidae (Psocodea, Trogiomorpha) with a new genus and species from Cretaceous Charentese amber [J]. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 2024, 82: 183-199. <https://doi.org/10.3897/asp.82.e114849>
- Álvarez-Parra S, Nel A. A new genus of setose-winged barklice (Psocodea: Trogiomorpha: Lepidopsocidae) from the Eocene amber of Oise with notes on the biogeography of Thylacellinae [J]. *Historical Biology*, 2023, 35 (7): 1136-1145.
- Azar D, Huang DY, El-Hajj L, *et al.* New Prionoglarididae from Burmese amber (Psocodea: Trogiomorpha: Prionoglarididae) [J]. *Cretaceous Research*, 2017, 75: 146-156.
- Azar D, Maksoud S, Nammour C, *et al.* A new trogiid genus from lower Eocene Fushun amber (Insecta: Psocodea: Trogiomorpha) [J]. *Geobios*, 2018, 51: 101-106.
- Azar D, Nel A, Perrichot V. Diverse barklice (Psocodea) from late Cretaceous Vendean amber [J]. *Paleontological Contributions*, 2014, 10C: 9-15.
- Azar D, Nel A, Petrulevicius JF. First psocodean (Psocodea, Empheriidae) from the Cretaceous amber of New Jersey [J]. *Acta Geologica Sinica*, 2010, 84 (4): 762-767.
- Azar D, Nel A. Four new psocoptera from Lebanese amber (Insecta: Psocoptera: Trogiomorpha) [J]. *Annales Societe Entomologique de France*, 2004, 40 (2): 185-192.
- Badonnel A. Psocoptères. In Grassé, P. -P. *Traité de Zoologie* [M]. Paris, 1951: 1135-1170.
- Baz A, Ortuño VM. Archaeatropidae, a new family of Psocoptera from the Cretaceous amber of Alava, Northern Spain [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 2000, 93 (3): 367-373.
- Baz A, Ortuño VM. New genera and species of empheriids (Psocoptera: Empheriidae) from the Cretaceous amber of Alava, northern Spain [J]. *Cretaceous Research*, 2001, 22: 575-584.
- Cockerell TDA. Insects in burmese amber [J]. *Entomologist*, 1919, 52: 241-243.
- Cockx P, McKellar R, Tappert R, *et al.* Bonebed amber as a new source of paleontological data: The case of the Pipestone Creek deposit (Upper Cretaceous), Alberta, Canada [J]. *Gondwana Research*, 2020, 81: 378-389.
- Cumming RT, Le Tirant S. Review of the Cretaceous †Archaeatropidae and †Empheriidae and description of a new genus and species from Burmese amber (Psocoptera) [J]. *Faunitaxys*, 2021, 9: 1-11.
- Enderlein G. Die fossilen Copeognathen und ihre phylogenie [J]. *Palaeontographica*, 1911, 58: 279-360.
- Hagen HA. Beiträge zur Monographie der Psociden. Über Psociden im Bernstein [J]. *Stettiner Entomologische Zeitung*, 1882, 43: 217-237.
- Hagen HA. Die im Bernstein befindlichen Neuropteren der Vorwelt [M]. Berlin: Gerhard, 1856, 1-122
- Hagen HA. On some aberrant genera of Psocina [J]. *Entomologist's Monthly Magazine*, 1866, 2: 170-172.
- Hakim M, Azar D, Fu YZ. A new cormopsocid from mid-Cretaceous Burmese amber (Psocodea: Trogiomorpha: Cormopsocidae) [J]. *Palaeoentomology*, 2021b, 4 (2): 178-185.
- Hakim M, Huang DY, Azar D. A new species of Cormopsocidae from Burmese amber (Psocodea; Trogiomorpha) [J]. *Palaeoentomology*, 2021a, 4 (3): 213-217.
- Hakim M, Huang DY, Azar D. First lepidopsocid from the mid Miocene Dominican amber (Psocodea: Trogiomorpha: Lepidopsocidae) [J]. *Palaeoentomology*, 2018, 1 (1): 58-64
- Hakim M, Huang DY, Azar D. New genus of Empheriidae (Psocodea; Trogiomorpha) from mid-Cretaceous Burmese amber [J]. *Cretaceous Research*, 2023, 154: 105745.
- Hong YC. Psocoptera, in Atlas of Amber Insects of China [M]. Henan: Henan Science and Technology Press, 2002: 88-101. [洪友崇. 河南: 中国琥珀昆虫图志 [M]. 河南科学技术出版社, 2002: 88-101]
- Li FS. Psocoptera of China [M]. Beijing: National Natural Science Foundation of China, Science Press, 2002: 1-69. [李法圣. 中国啮目志 [M]. 北京: 科学出版社, 2002: 1-69]
- Li S, Wang QZ, Ren D, *et al.* New genus and species of Empheriidae (Psocodea: Trogiomorpha) from mid-Cretaceous amber of northern Myanmar [J]. *Cretaceous Research*, 2020, 110: 104421.
- Li S, Yoshizawa K, Wang QZ, *et al.* New genus and species of Empheriidae (Insecta: Psocodea: Trogiomorpha) and their implication for the phylogeny of infraorder Atropetae [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2022, 10: 907903.
- Liang FY, Liu XY. A new genus and species of the family Cormopsocidae (Psocodea: Trogiomorpha) from mid-Cretaceous amber of Myanmar [J]. *Cretaceous Research*, 2021, 130 (16): 105049.
- Lienhard C, Smithers CN. Psocoptera (Insecta), World catalogue bibliography [M]. Geneve: Instrumenta Biodiversitatis v. Museum d'histoire naturelle, 2002, 745.
- Lienhard C. Description of a new African genus and a new tribe of Speleketorinae (Psocodea: 'Psocoptera': Prionoglarididae) [J]. *Revue Suisse de Zoologie*, 2007, 114 (3): 441-469.
- Mockford EL. Fossil insects of the order Psocoptera from Tertiary amber of Chiapas, Mexico [J]. *Journal of Paleontology*, 1969, 1267-1273.
- Nel A, Prokop J, De Ploëg G, *et al.* New Psocoptera (Insecta) from the lowermost Eocene amber of Oise, France [J]. *Journal of Systematic Palaeontology*, 2005, 3: 371-391.

- Nel A, Roques P, Nel P, *et al.* The earliest known holometabolous insects [J]. *Nature*, 2013, 503: 257-261.
- Pearman JV. The taxonomy of the Psocoptera: Preliminary sketch [J]. *Proceedings Royal Entomological Society of London (B)*, 1936, 5: 58-62.
- Prerrichot V, Azar D, Néraudeau D, *et al.* New Psocoptera in the Early Cretaceous amber of SW France and Lebanon (Insecta: Psocoptera: Trogiomorpha) [J]. *Geological Magazine*, 2003, 140 (6): 669-683.
- Roesler R. Neue und wenig bekannte Copeognathengattungen [J]. *Zoologischer Anzeiger*, 1940, 129: 225-243.
- Ross A.J. Burmese (Myanmar) amber taxa [EB/OL] on-line supplement v. 2023, 1: 30.
- Ross AJ. Burmese (Myanmar) amber taxa [EB/OL] on-line checklist v. 2018, 4: 88.
- Ross AJ. Supplement to the Burmese (Myanmar) amber checklist and bibliography, 2019 [J]. *Palaeoentomology*, 2020, 3 (1): 103-118.
- Shipley AE. The Orders of Insects [M]. Berlin: Zoologischer Anzeiger, 1904, 27: 259-262.
- Smithers CN. The Classification and Phylogeny of the Psocoptera [M]. Sydney: Memoirs of the Australian Museum, 1972, 14: 1-349.
- Wang QZ, Li S, Ren D, *et al.* New genus and species of yCormopsocidae (Psocoda: Trogiomorpha) from mid-Cretaceous amber of northern Myanmar [J]. *Cretaceous Research*, 2021, 128: 104992.
- Wang RQ, Li S, Ren D, *et al.* New genus and species of the Psyllipsocidae (Psocoda: Trogiomorpha) from mid-Cretaceous Burmese amber [J]. *Cretaceous Research*, 2019, 104: 104178.
- Yoshizawa K, Ferreira RL, Kamimura Y, *et al.* Female penis, male vagina, and their correlated evolution in a cave insect [J]. *Current Biology*, 2014, 24: 1006-1010.
- Yoshizawa K, Lienhard C, Izumi Y, *et al.* Cave insects with sex-reversed genitalia had their most recent common ancestor in West Gondwana (Psocoda: Prionoglarididae: Speleketorinae) [J]. *Entomological Science*, 2019, 22: 334-338
- Yoshizawa K, Lienhard C, Johnson KP. Molecular systematics of the suborder Trogiomorpha (Insecta: Psocoda: "Psocoptera") [J]. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2006, 146: 287-299.
- Yoshizawa K, Lienhard C. †Compsocidae: A new family of the suborder Trogiomorpha (Insecta: Psocoda) from Burmese amber [J]. *Entomological Science*, 2020, 23: 208-215.