

# 古生代植物与昆虫相互作用的化石证据 ——探秘深时陆地生态系统的窗口

冯卓

云南大学深时陆地生态研究所,昆明 650500

**摘要** 植物与昆虫是当今陆地生态系统的重要组成部分,两者之间的相互关系为认识陆地生态系统结构和功能提供独一无二的信息。古生代是植物和昆虫起源和早期演化的关键地质时期,然而由于缺乏对该时期化石材料的系统研究,植物和昆虫之间的相互关系及其协同演化过程还存在许多未解之谜。对二叠纪晚期(约2.53亿年前)植物茎干中甲虫蛀孔的详细解剖学研究,证实当时蛀木甲虫利用真菌实现个体发育过程中食性的转变,而且蛀木甲虫可能存在初步的社会分工,并生活在复杂的生态网络中;进一步研究显示晚二叠世蛀木甲虫或对松柏类植物引起严重的虫灾。当前研究表明,渗矿化植物化石标本在探索地质历史时期动植物相互作用方面具有巨大研究潜力,可为深时陆地生态系统的重建和演化提供宝贵信息。

**关键词** 古生代;植物与昆虫相互作用;深时陆地生态系统

植物和昆虫是当今陆地上宏体生物中分异度最高的两大类群。它们之间以多种方式相互作用,不仅构成了陆地生态系统的重要组成部分,也形成了今天五彩缤纷的自然世界<sup>[1]</sup>。现生昆虫与植物的生态学研究表明,绝大多数昆虫具有宿主专一性,即每种昆虫通常与固定的植物保持相互作用关系<sup>[2]</sup>。然而,植物与昆虫之间特定的相互关系是如何建立起来的,它们经历了怎样的协同演化过程还存在许多未解之谜。因此,只有通过保存于岩层中化石标本的系统研究,才能为揭示地质历史时期陆地生态系统中植物和昆虫相互关系、以及二者的协同演化提供直接证据<sup>[3]</sup>。

植物和昆虫之间的相互关系异常复杂而精巧,包括寄生、附生、共栖和共生等关系,涉及二者的营养、生息、繁殖等诸多方面<sup>[2]</sup>。昆虫取食植物是自然界中最常见的现象,在农业生产、林业保护中制造诸多麻烦,甚

至可造成严重的经济损失。尽管昆虫取食植物的方式、方法很多,然而蛀木现象无疑是植物与昆虫之间最不寻常的一种相互作用方式。蛀木即在植物体内取食木材组织并留下连续蛀孔的一种取食方式,不仅是某些昆虫极其特化的取食方式,也鲜见于少数其他节肢动物类群。蛀木行为的取食对象包括植物根、茎、枝等部位的皮层、形成层、韧皮部、次生木质部的心材和边材等结构,对植物的生长具有严重的破坏性。

## 1 研究现状

蛀木现象的化石记录最早可以追溯到晚泥盆世(距今383~359百万年前),而且,这种特殊的取食行为似乎与植物次生木质部的演化密切相关。研究显示,几乎所有已知的晚古生代蛀木现象都与蛛形纲的甲螨

收稿日期:2018-04-09;修回日期:2018-10-12

基金项目:国家自然科学基金项目(U1702242,41672015);云南省科学技术厅联合资助项目(2016FA019)

作者简介:冯卓,研究员,研究方向为植物起源与演化,电子邮箱:jumperfeng@126.com

引用格式:冯卓.古生代植物与昆虫相互作用的化石证据——探秘深时陆地生态系统的窗口[J].科技导报,2018,36(23):36-41;doi:10.3981/j.issn.1000-7857.2018.23.006

有关<sup>[4]</sup>。那些毫米级的蛀孔不仅代表了最古老的植物与蛀木动物相互作用的证据,对蛀孔的结构和蛀孔中粪便颗粒化石的形态、大小等信息的分析表明,地质历史时期中甲虫具有多龄虫的阶段性发育模式<sup>[5]</sup>。引起科学家注意的是,一些发现于美国宾夕法尼亚亚纪(晚石炭世)树蕨植物髓部的“大型”蛀孔,其直径比甲虫蛀孔的直径大了十几倍,与现生甲虫蛀孔的大小非常接近<sup>[6]</sup>。不过,这种“大型”蛀孔化石尚未在更加古老的泥盆纪和密西西比亚纪(早石炭世)的地层中发现过。

迄今,确定的甲虫木材蛀孔的化石记录十分稀少。最早的化石证据是来自俄罗斯中二叠世(272~260百万年前)硅化的松柏类植物茎干中的一些蛀孔<sup>[7]</sup>。这些蛀孔保存在被真菌腐蚀过的木材中,其延伸方向与茎轴方向一致,由于结构简单,缺乏复杂的形态学结构,因此无法从中获得详细的甲虫行为和生态学信息。直至晚三叠世(237~201百万年前),美国出现了一些蛀蚀植物形成层的化石记录,这种蛀蚀形成层的取食行在次生木质部外表面和周皮内表面留下了复杂的蛀蚀痕迹<sup>[8]</sup>。这些晚三叠世直径宽大的蛀孔具有分布极不规律的、直径变小的侧向分叉系统,与现代蛀木甲虫取食行为留下的蛀孔具有极高的相似性<sup>[9]</sup>。然而,人们普遍认为现生蛀木甲虫的主要类群,如吉丁科(Buprestidae)、天牛科(Cerambycidae)以及象甲科(Curculionidae)科的小蠹亚科(Scolytinae)的起源时间都很晚,且不早于早白垩世(145~100百万年前)<sup>[8,10]</sup>。

最近,冯卓团队报道了来自中国晚二叠世晚期(约253百万年前)蛀木甲虫蛀蚀松柏类植物 *Ningxiaites specialis* Feng 形成层和次生木质部,并形成复杂蛀孔的化石证据<sup>[11]</sup>。该研究为深入了解多食亚目(Polyphaga)甲虫以及它们宿主植物的早期演化提供了重要信息,使人们对远古时期复杂的营养网络中多种生物之间的生态关系有了全新认识。极其难得的是,该研究还为昆虫的农业化和社会化现象提供了重要线索。

## 2 材料和方法

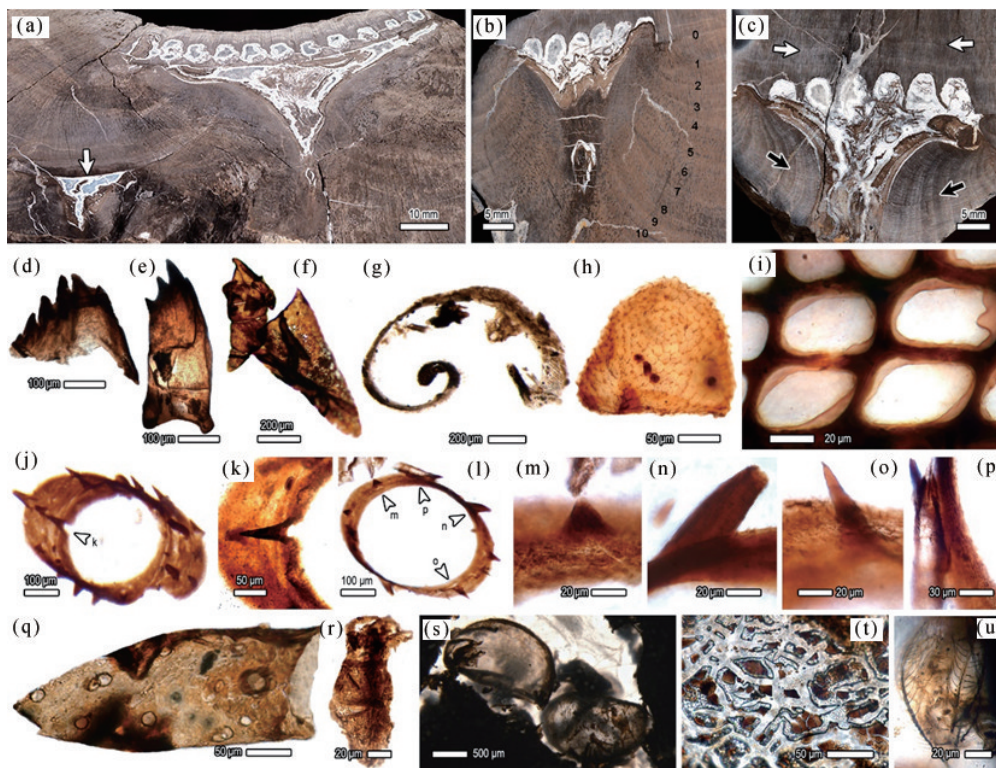
本文所研究和图示的化石标本均采自宁夏回族自治区石嘴山市大武口区的石炭井煤矿,属贺兰山北段地区。研究区晚古生代地层出露连续、层序完整、构造简单、接触关系清楚,从下到上依次发育了上石炭统靖远组、羊虎沟组、太原组下段,二叠系太原组上段、山西

组、下石盒子组、上石盒子组和孙家沟组。研究区产出丰富的渗矿化作用形成的植物茎干化石(亦称“硅化木”“木化石”等),系统分类学研究表明,研究区植物茎干化石的分异度很高,且以丰富的银杏类和松柏类为主要特色,与同时期研究程度较高的欧美植物群、安加拉植物群和冈瓦纳植物群的矿化植物完全不同<sup>[12-14]</sup>。利用金刚石锯将植物化石标本连续切割为大小合适的薄片,再将薄片依次使用240目、400目和800目的金刚砂打磨光滑后,通过环氧树脂黏在载玻片上,最后将薄片打磨至1~2个细胞厚(通常厚度为30~50 μm)。手标本照相使用 Nikon D3x 相机配 AF-S Micro Nikkor 105 mm 1:2.8G 镜头;标本薄片研究和照相使用 Leica DM 2500 M 生物透光显微镜配 Leica DFC 500 电子成像系统。标本、薄片和电子照片均保存于云南省昆明市呈贡区大学城东外环南路云南大学深时陆地生态研究所。

## 3 结果与讨论

北贺兰山地区晚二叠世松柏类植物茎干的系统解剖学研究显示,当前标本保存了极其精美的解剖学特征,不仅初生木质部、次生木质部各部分都保存了较好的结构,而且一些重要的生理结构,如叶迹、树皮、侵填体(tylose)等结构都保存了完整特征;同时,当前标本中还保存了植物与多种节肢动物和真菌相互作用的证据。这些珍贵的化石标本为探讨深时植物的系统分类、演化和生理响应功能等方面都提供了十分难得的重要线索<sup>[15-17]</sup>。

对松柏类植物茎干中立体保存的甲虫蛀孔的系统解剖学研究显示,蛀孔在茎干的形成层、次生木质部和皮层连续延伸,证明了蛀木甲虫在发育过程出现了食性转变现象(图1<sup>[11]</sup>)。通过对蛀孔中保存的大量甲虫口器以及甲虫粪便颗粒的形态、大小、内含物的深入分析表明,甲虫在发育过程中经历了多个生长阶段,而且在从小长大的过程中所取食的食物完全不同,即食性随着个体发育过程发生显著转变。由于不同植物组织的化学成分和化学结构具有明显的差异,因此,食性转变需要不同的机制来消化食物和吸收营养。另外,蛀孔内不仅保存了大量化石真菌菌丝,而且蛀孔周围的植物细胞存在明显的真菌降解结构,由于降解之后的木材细胞更加容易被甲虫消化和吸收,所以推断蛀木甲虫可能通过“培育”真菌来帮助自己实现对不同植物组



(a) 同一茎干中的两组甲虫蛀孔, 图片上方为包括 11 个幼虫蛀孔的一组甲虫蛀孔, 蛀孔下方的三角形区域为植物的伤愈结构; 箭头所指为另一组蛀孔; (b) 包括 6 个幼虫蛀孔的一组甲虫蛀孔; 数字表示蛀孔形成之后的生长轮; (c) 包括 7 个幼虫蛀孔的一组甲虫蛀孔; 白色箭头指示蛀孔形成前树木生长轮的正常生长方向, 黑色箭头指示蛀孔形成后生长轮的生长方向; (d) 甲虫成虫大颚; (e) 甲虫幼虫大颚; (f) 早龄甲虫幼虫大颚; (g) 表皮碎片; (h) 甲虫的卵壳; (i) 被真菌腐蚀的植物管胞分子; (j)~(p) 带刺的胫节或腿节; (q) 螯肢类骨片; (r) *Pygmephoridae* 螨; (s) 甲螨壳; (t) 甲螨壳局部放大, 显示真菌腐蚀结构; (u) 真菌菌丝

图 1 晚二叠世松柏类植物茎干中的甲虫蛀孔, 以及蛀孔中保存的多种生物结构

Fig. 1 Late Permian beetle-borings and their biological inclusions in conifer wood from China

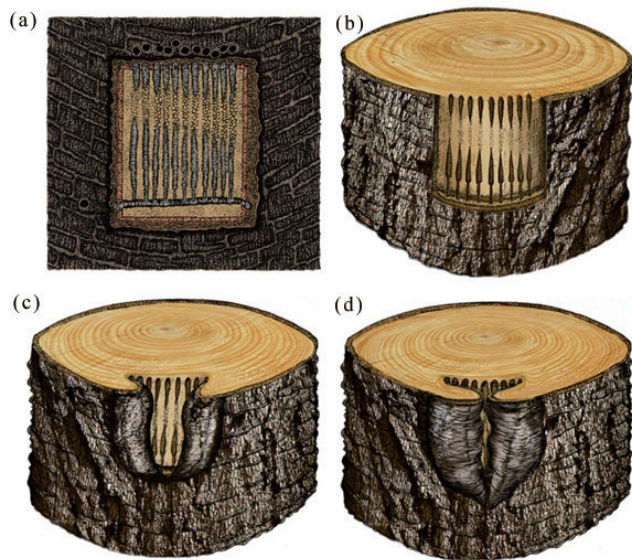
织的取食行为。

在蛀孔里识别出至少 3 种甲虫、两种螨类、一种螯肢类等多种节肢动物, 显然, 这些不同生物之间构成了一个非常复杂的生态关系网络。现生蛀木甲虫生物学研究表明, 蛀木甲虫的成虫和幼虫通常共同在蛀孔里生活很长一段时间, 并形成一种亚社会化的生活方式<sup>[18]</sup>。在此期间, 成虫对幼虫起到一定的保护作用, 即成虫和幼虫之间存在明确的社会分工。特别是在蛀孔中捕食性螨类和螯肢类节肢动物的存在, 进一步印证了二叠纪晚期蛀木甲虫对幼虫保护现象的存在。该研究显示晚古生代甲虫已演化出高度复杂的行为方式和生态关系, 为松柏类植物与昆虫的协同演化、昆虫的农业化和社会化现象提供了重要证据。

蛀孔周围发育了大量薄壁细胞, 该现象与现生植物对蛀木甲虫入侵的生理响应结构一致, 表明 2.5 亿年前的松柏类植物已具备了现代植物的病理响应功能。

对植物茎干的系统解剖学研究显示, 由于甲虫的取食行为, 茎干的形成层遭到局部性破坏, 因此, 周围未被取食的形成层细胞发生不均匀平周分裂。形成层细胞分裂不断形成的木质部逐渐将被甲虫破坏的区域包卷起来, 使被甲虫破坏的区域得到有效保护, 从而避免受到病菌的感染。然而, 木材生长轮显示, 这个生理响应过程可能超过 10 年(图 2<sup>[11]</sup>)。

对孙家沟组采集的 80 余棵松柏类植物茎干标本的仔细观察共识别出 20 余组甲虫蛀孔。其中只有少数蛀孔出现在茎干的心材部分, 而多数蛀孔出现在茎干的边材部分, 偶尔在同一棵植物茎干中发现多处被甲虫蛀蚀的遗迹。如此高频率的甲虫蛀孔的出现表明, 当时蛀木甲虫非常普遍地存在于松柏类植物所形成的生态系统中。尽管目前尚未在化石中发现因甲虫蛀蚀而引起植物死亡的证据, 但现生森林生态系统研究表明甲虫入侵对植物的生长产生严重的破坏性影响, 甚至



(a) 甲虫蛀孔整体复原, 包括一条横向的成虫蛀孔和 11 条纵向幼虫蛀孔; (b)~(d) 蛀孔被植物生长逐渐包卷起来的过程  
图 2 晚二叠世松柏类植物茎干中的甲虫蛀孔, 以及植物的伤愈响应过程

Fig. 2 Reconstructions of late Permian beetle-borings in conifer wood from China

可造成大面积森林的死亡<sup>[19-20]</sup>。

值得注意的是, 当前研究的化石材料是由硅渗矿化作用(silica permineralisation)形成的。这类化石通常保存了精美的细胞级、甚至亚细胞级的精细结构。当植物被含有二氧化硅的过饱和溶液所浸泡时, 二氧化硅在细胞腔内和细胞间隙析出、结晶, 形成类似于包埋作用的现象, 将植物结构迅速固定下来<sup>[21]</sup>。由于这种化石化过程可以在很短的时间内完成, 因此, 可以把地质历史时期中生物行为的瞬间和生态系统完整地固定成为永恒。研究表明, 矿化植物标本不仅具有重要的分类学意义, 而且还是保存植物、真菌、节肢动物等多种生物相互作用现象的绝佳材料<sup>[22-23]</sup>, 在探索深时陆地生态相关问题等方面具有巨大的研究潜力。

## 4 问题与展望

植物与昆虫的协同演化是一项令人着迷的自然现象, 亦是生态学家和演化生物学家关注的学术热点之一。然而, 由于缺乏对地质历史时期植物和昆虫相互作用化石标本的系统研究, 目前我们对植物与昆虫协同演化所经历的过程还不十分清楚。笔者认为这种情

况可能主要由以下 3 种传统原因造成。

1) 从事植物化石研究的古植物学家通常利用保存完整的植物化石标本进行分类学和演化等古植物学研究, 因此, 古植物学家在标本采集和研究过程中往往忽视了那些具有“瑕疵”的标本, 即那些保存了昆虫咬蚀遗迹的植物化石标本的研究价值。所以, 植物与昆虫相互作用的化石证据常被古植物学家忽略。

2) 从事昆虫化石研究的古昆虫学家同样存在类似的情况, 一方面没有机会接触和研究大量的植物化石标本, 更重要的是, 古昆虫学家通常只关注昆虫化石本身所蕴含的化石昆虫分类、演化等问题。尽管从昆虫的结构能够对其生理功能、取食行为等方面进行一定的推测, 但缺乏直接的化石证据的有力支持。

3) 古植物学家与古昆虫学家之间的交流少, 尚未建立起良好的学科交叉基础。

地质历史时期的植物化石保存了丰富的昆虫活动信息, 对其深入研究不仅可以深入了解植食性昆虫在地质时期演化的历史、不同生物之间的协同演化过程, 还可以了解生态系统中食物链关系、特定时期植食性昆虫多样性以及昆虫取食对环境变迁的响应机制, 甚至开展古植物的昆虫病理学研究等。通过地史时期植物化石保留的昆虫取食遗迹, 同时结合最近缘现代种蚀迹形态对比, 能够认识植物与昆虫之间相互关系的演变, 进而认识生物的协同演化过程。

由于容易识别, 印痕-压型方式(impression-compression)保存的叶片化石标本是研究化石动植物相互作用和它们之间协同演化最直接的材料。最近, 冯卓团队的研究结果显示, 矿化植物化石不仅可以为植物演化提供重要信息, 还是研究动植物相互作用现象的宝贵材料。因此, 在采集和研究植物与昆虫相互作用的化石标本时, 应该重视不同保存类型化石标本所携带的不同信息, 从而避免由于信息缺失而引起的偏差。

中国是世界上出产植物化石最丰富的国家之一, 志留纪以来各个时期的地层都保存了大量的植物化石, 而且几乎拥有所有的化石保存类型。但是, 目前国内仅有少数通过叶片化石上保存的昆虫取食遗迹开展植物与昆虫相互作用的研究, 以及利用矿化植物茎干内的动物蛀孔和粪便颗粒开展植物和甲螨、植物和昆虫相互作用的研究。加强对中国地质历史时期化石植物群落中所保存的昆虫活动遗迹的系统研究, 将在深时陆地生态系统重建和演化方面获得重大的理论性突破。

## 参考文献(References)

- [1] Chapin III F S, Matson P A, Vitousek P M. Principles of terrestrial ecosystem ecology[M]. 2nd ed. New York: Springer-Verlag, 2011.
- [2] Schoonhoven L M, Van Loon J J A, Dicke M. Insect-plant biology[M]. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press, 2005.
- [3] Feng Z, Su T, Yang J Y, et al. Evidence for insect-mediated skeletonization on an extant fern family from the Upper Triassic of China[J]. *Geology*, 2014, 42(5): 407-410.
- [4] Feng Z, Wang J, Liu L J. First report of oribatid mite (arthropod) borings and coprolites in Permian woods from the Helan Mountains of northern China[J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2010, 288(1/4): 54-61.
- [5] Falcon-Lang H J, Labandeira C, Kirk R. Herbivorous and detritivorous arthropod trace fossils associated with subhumid vegetation in the middle Pennsylvanian of southern Britain[J]. *Palaios*, 2015, 30: 192-206.
- [6] Labandeira C C, Phillips T L. Stem borings and petiole galls from Pennsylvanian tree ferns of Illinois, USA: Implications for the origin of the borer and galling functional-feeding-groups and holometabolous insects[J]. *Palaeontographica Abt. A*, 2002, 264: 1-84.
- [7] Naugolnykh S V, Ponomarenko A G. Possible traces of feeding by beetles in coniferophyte wood from the Kazanian of the Karma River Basin[J]. *Paleontological Journal*, 2010, 44: 468-474.
- [8] Tapanila L, Roberts E M. The earliest evidence of holometabolous insect pupation in conifer wood[J]. *PLoS One*, 2012, 7: e31668.
- [9] Gullan P J, Cranston P S. The insects: An outline of entomology (5th Edition)[M]. Wiley-Blackwell, 2014.
- [10] Labandeira C C. A paleobiologic perspective on plant-insect interactions[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2013, 16: 414-421.
- [11] Feng Z, Wang J, Rößler R, et al. Late Permian wood-borings reveal an intricate network of ecological relationships[J]. *Nature Communications*, 2017, 8: 556.
- [12] Feng Z, Wang J, Rößler R. A unique gymnosperm from the latest Permian of China, and its ecophysiological implications [J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2011, 165: 27-40.
- [13] Feng Z. *Ningxiaites specialis*, a new woody gymnosperm from the uppermost Permian of China[J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2012, 181: 34-46.
- [14] Feng Z. Late Palaeozoic plants[J]. *Current Biology*, 2017, 27 (17): R905-R909.
- [15] Feng Z, Wang J, Rößler R, et al. Complete tylosis formation in a latest Permian conifer stem[J]. *Annals of Botany*, 2013, 111: 1075-1081.
- [16] Wei H B, Feng Z, Yang J Y, et al. Specialised emission pattern of leaf traces in a late Permian (253 million-years old) conifer[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 12405.
- [17] Yang J Y, Shen J J, Chen Y X, et al. The bark anatomy of *Ningxiaites specialis* from the Permian of China[J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2017, 240: 11-21.
- [18] Kirkendall L R, Kent D S, Raffa K F. Interactions among males, females and offspring in bark and ambrosia beetles: The significance of living in tunnels for the evolution of social behavior[M]//Chloe J C, Crespi B J. *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press, 1997: 181-215.
- [19] Villari C, Herms D A, Whitehill J G, et al. Progress and gaps in understanding mechanisms of ash tree resistance to emerald ash borer, a model for wood-boring insects that kill angiosperms[J]. *New Phytologist*, 2016, 209(1): 63-79.
- [20] Liebhold A M, Brockerhoff E G, Kalisz S, et al. Biological invasions in forest ecosystems[J]. *Biological Invasions*, 2017, 19 (11): 3437-3458.
- [21] Taylor T N, Taylor E L, Krings M. *Paleobotany: The biology and evolution of fossil plants*[M]. 2nd ed. Salt Lake City: Academic Press, 2009.
- [22] Feng Z, Wei H B, Wang C L, et al. Wood decay of *Xenoxylon yunnanensis* Feng sp. nov. from the Middle Jurassic of Yunnan Province, China[J]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2015, 433: 60-70.
- [23] Wan M, Yang W, Liu L J, et al. Plant-arthropod and plant-fungus interactions in late Permian gymnospermous woods from the Bogda Mountains, Xinjiang, northwestern China[J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2016, 235: 120-128.

## Paleozoic fossil records of plant–insect interaction: A window into the deep time terrestrial ecosystems

FENG Zhuo

Institute of Deep Time Terrestrial Ecology, Yunnan University, Kunming 650500, China

**Abstract** Plants and insects are the most diverse groups among macroscopic organisms on land today; their interactions play a pivotal role in the comprehension of the structure and the function of terrestrial ecosystems. The Paleozoic Era is a critical time–interval during the evolutionary history of both plants and insects. However, because of the lack of systematic investigations of the fossil records, the relationships between plants and insects and their co–evolution are still shrouded in mystery to date. Based on the systematic study of beetle’s borings preserved in the late Permian (some 253 million–years ago) fossil conifer wood, this paper presents the earliest–known evidence for wood–boring beetles with changed diets during their developments by utilizing fungi, and living in a complicated ecological network. Statistical analysis indicates that the wood–boring beetles are probably the cause of a significant insect plague onto conifers during the late Permian. This study shows that the permineralized plant fossils are precious materials for a better understanding of the deep–time terrestrial ecosystems.

**Keywords** Paleozoic; plant–insect interaction; deep time terrestrial ecosystem ●



(责任编辑 祝叶华)