

Znaczenie materiałów kopalnych w badaniach nad filogenezą i biogeografią historyczną owadów

Fossils in studies on phylogeny and historical biogeography of insects

Ryszard SZADZIEWSKI

Katedra Zoologii Bezkręgowców UG, Piłsudskiego 46, 81-378 Gdynia;
e-mail: szadz@ocean.ug.gda.pl

KEY WORDS: Insecta, fossils, phylogeny, biogeography.

Wstęp

Owady kopalne czyli fosylne, które są obiektem badań paleontologicznych, pochodzą co najmniej z okresu trzeciorzędu czyli sprzed 1,6–1,8 mln lat. Zwyczajowo młodsze owady z czwartorzędu zwane subfosylnymi są przedmiotem badań entomologów zajmujących się fauną współczesną. Owady kopalne zachowały się jako skamieniałości w skałach osadowych oraz jako inkluzje w bursztynach (Ryc. 1). W entomologii szczególnie cenne są inkluzje owadów, które w wielu grupach można badać tak dokładnie jak formy współczesne. Reprezentują one głównie ostatnie etapy ewolucji owadów, sięgając zapisem jedynie do dolnej kredy ery mezozoicznej czyli 125–130 mln lat wstecz. Zwykle materiały fosylne dostarczają informacji o minimalnym wieku gałęzi filogenetycznych w drzewie rodowym owadów oraz o ewolucji środowisk. Czasami odnajdujemy w nich cechy morfologiczne nieznanne u form współczesnych, np. narządy strydulacyjne zlokalizowane w tylnej części skrzydła (Ryc. 1).

W ostatnich dwudziestu latach nastąpił wzrost zainteresowania owadami kopalnymi na co bez wątpienia miał wpływ film S. SPIELBERGA pt. „Park Jurajski” (1993). Zapis kopalny coraz częściej był uwzględniany w analizach fi-



Ryc. 1. Inkluzja samicy kuczmana *Eohelea petrunkevitchi* SZADZIEWSKI (Diptera: Ceratopogonidae) w bursztynie bałtyckim (eocen, 40 mln lat). Narząd strydulacyjny przypominający plaster miodu, zlokalizowany w dystalnej części skrzydła, jest niespotykany u współczesnych owadów. Fosylny rodzaj *Eohelea* PETRUNKEVITCH znany z siedmiu gatunków zasiedlał trzeciorzędową Laurazję (Europa, Sachalin). Fot. V. ARNOLD z Heide k. Hamburga

Fig. 1. Inclusion of female biting midge *Eohelea petrunkevitchi* SZADZIEWSKI (Diptera: Ceratopogonidae) in Baltic amber (Eocene, 40 mya). Honeycomb-like stridulatory organ present in distal portion of a wing is unknown in extant insects. Fossil genus *Eohelea* PETRUNKEVITCH known from seven species was widely distributed in Tertiary Laurasia (Europe, Sakhalin). Phot. V. ARNOLD of Heide nr Hamburg

logenetycznych owadów i wykorzystywany do weryfikacji wysuwanych hipotez ewolucyjnych. Entomologowie przekonali się, że prawidłowo zinterpretowane materiały fosylne, w połączeniu z analizą porównawczą form współczesnych, umożliwiają rekonstruowanie różnych gałęzi drzewa rodowego owadów oraz śledzenie historii zasięgów geograficznych taksonów ponadgatunkowych. Zintensyfikowano badania nad inkluzjami z bursztynu bałtyckiego. Eoceńska fauna lasu bursztynowego stała się najlepiej poznaną paleofauną lądową w skali świata. Obecnie liczy ona prawie 3000 gatunków,

wśród których zdecydowanie dominują owady stanowiąc prawie 80%. Ostatnie badania wykazały, że wiek gatunku u owadów nie sięga 40 mln lat jak sugerowano wcześniej. W związku z tym form współczesnych w bursztynie bałtyckim już się nie wykazuje. Okazało się również, że cząsteczki DNA ulegają całkowitej destrukcji w trakcie fosylizacji i wcześniejsze doniesienia o ekstrakcji DNA z owadów zachowanych jako inkluzje w bursztynach są nieprawdziwe. W Krakowie podczas kongresu paleoentomologicznego zorganizowanego przez prof. Wiesława KRZEMIŃSKIEGO w 2001 r. powołano do życia Międzynarodowe Towarzystwo Paleoentomologiczne – International Palaeoentological Society, które od 2007 r. ma własne czasopismo pod nazwą „Alavesia”. Od 1998 r. co trzy lata odbywają się kongresy paleoentomologiczne pod nazwą „Fossilsx3” łączące trzy wcześniejsze kongresy z udziałem paleoentomologów: International Congress of Palaeoentomology, World Congress on the Amber Inclusions oraz International Meeting on Continental Palaeoarthropology.

Niedawno na rynku wydawniczym ukazały się dwie monumentalne książki o owadach kopalnych i o ich ważnej roli jaką pełnią w wyjaśnianiu trudnych problemów ewolucyjnych. Pierwsza z nich to tradycyjne opracowanie autorów rosyjskich „History of insects” pod redakcją RASNITSYNA i QUICKE (2002). Druga to nowocześnie napisana i pięknie ilustrowana książka autorów amerykańskich GRIMALDIEGO i ENGELA pt. „Evolution of the insects” (2005).

Udział polskich entomologów, którzy w 1985 r. utworzyli Sekcję Paleoentomologiczną przy PTEnt., w badaniach nad owadami kopalnymi jest znaczący, zwłaszcza w poznaniu Diptera (W. KRZEMIŃSKI, R. SZADZIEWSKI), Hemiptera (J. KOTEJA, A. HERCZEK, P. WĘGIEREK, J. SZWEDO) i Lepidoptera (A. SKALSKI). W naszym kraju powstały nowe kolekcje inkluzji a bursztyn bałtycki i jego fauna stały się polską specjalnością.

Próby rekonstrukcji ewolucji zwierząt w czasie (filogeneza) i przestrzeni (biogeografia historyczna) powinny stawiać hipotezy możliwe do zweryfikowania. Temu w sposób bezpośredni służą materiały fosylne stanowiące kapsuły w których zamknięte są świadectwa z historii rozmieszczenia geograficznego oraz ewolucji grup do których należą. Niestety w wielu przypadkach neontologiczne badania nad rozmieszczeniem i filogenezą zwierząt, owocują wysuwaniem hipotez, które są nie weryfikowalne. Dotyczy to głównie entomologii, gdzie materiały kopalne są słabo zachowane. Entomologowie często ignorują wyniki badań, które wykazują że hipotezy filogenetyczne i biogeograficzne formułowane bez uwzględnienia materiałów kopalnych mają niewielką wartość naukową i powinny być traktowane z wielką ostrożnością.

Filogeneza

Ewolucja każdej grupy systematycznej zachodzi w czasie i w przestrzeni, a każdy takson niezależnie od rangi, podobnie jak pojedynczy osobnik, ma swoje życie z początkiem, optimum i śmiercią. Jednak dopiero wtedy, gdy dysponujemy materiałem kopalnym i współczesnym wiemy na jakim etapie ewolucji jest interesująca nas grupa taksonomiczna. W tym względzie znaczenie kluczowe ma określenie minimalnego wieku taksonu.

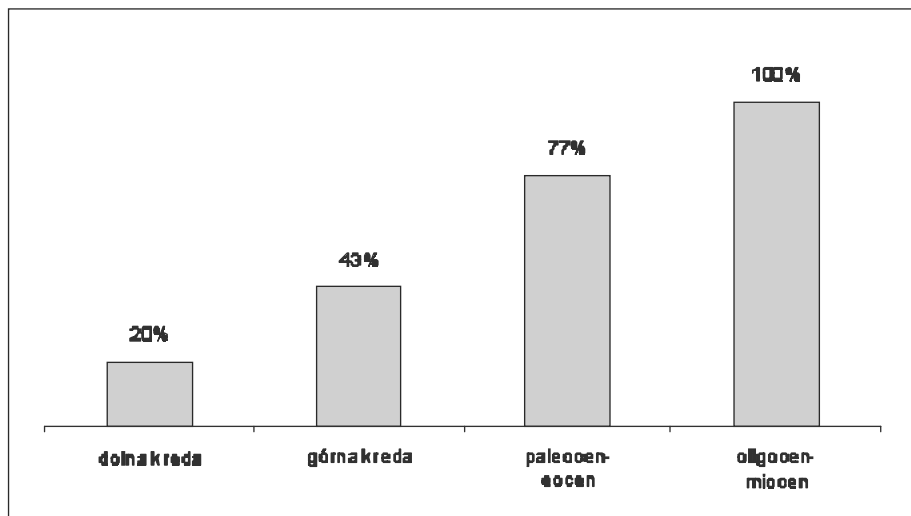
Sugeruje się, że owady powstały co najmniej w górnym sylurze 420 mln lat temu (GRIMALDI, ENGEL 2005). Najstarszy obecnie zapis kopalny pochodzi z dolnego dewonu Szkocji sprzed 400 mln lat, skąd opisano dobrze zachowanego skoczogonka *Rhyniella praecursor* HIRST et MAULIK (Collembola). Z tego samego okresu i złoża pochodzą dyskusyjne żuwaczki *Rhyniognatha hirsti* TILLYARD, które dopiero niedawno uznano jako dwustawowe (dikondyliczne) i należące do owada uskrzydłonego z Metapterygota (grupa siostrzana względem Ephemeroptera). W Polsce najstarsze owady, karbońskie (310 mln lat), zanotowano w kopalni węgla kamiennego w Sosnowcu na Górnym Śląsku. Współczesne rodziny owadów są młodsze. Dla przykładu rodzina kuczmanów (Diptera: Ceratopogonidae) powstała zapewne w górnej jurze a jej najstarszy zapis kopalny pochodzi z dolnej kredy (125–130 mln lat).

Wszystkie współczesne rzędy owadów, za wyjątkiem pierwogonków (Protura), zostały zarejestrowane w materiałach kopalnych, a ich najstarsze rekordy przedstawiają się następująco:

- Collembola – dolny dewon, 400 mln lat;
- Archaeognatha – środkowy dewon, 390 mln lat;
- Diplura, Zygentoma, Odonata, Ephemeroptera, Blattodea, Orthoptera – górny karbon, 310 mln lat;
- Hemiptera, Psocoptera, Grylloblattodea, Plecoptera, Trichoptera, Mecoptera, Neuroptera, Megaloptera, Coleoptera – dolny perm, 270–280 mln lat;
- Diptera, Phasmatodea, Dermaptera – dolny trias, 230 mln lat;
- Hymenoptera, Thysanoptera – górny trias, 220 mln lat;
- Lepidoptera, Raphidioptera – dolna jura, 190 mln lat;
- Siphonaptera, Mantodea, Embioptera, Isoptera, Zoraptera – dolna kreda, 100–130 mln lat;
- Strepsiptera, Phthiraptera, Mantophasmatodea – eocen, 40 mln lat.

Ewolucja owadów odbywała się nie tylko w czasie ale i w przestrzeni i do tego z różną szybkością nawet w blisko spokrewnionych grupach, w związku z czym taksony tej samej kategorii mają różny wiek. W zapisie kopalnym rodziny kuczmanów (Diptera: Ceratopogonidae) pierwsze rodzaje współczesne pojawiają się już w dolnej kredzie, 125–130 mln lat temu (*Austroconops*

WIRTH et LEE i *Leptoconops* SKUSE). Udział współczesnych rodzajów w zapisie kopalnym tej rodziny, poczynając od dolnej kredy, stopniowo rośnie i w oligocenie–miocenie (20–30mln lat) notowane są już wyłącznie rodzaje współczesne (Ryc. 2).



Ryc. 2. Udział rodzajów współczesnych w zapisie kopalnym kuczmanów (Diptera: Ceratopogonidae)

Fig. 2. Share of extant genera in the fossil record of biting midges (Diptera: Ceratopogonidae)

Badając inkluzje owadów zwrócono uwagę na fakt, że w niektórych rzędach gatunki fosylne z trzeciorzędu należą wyłącznie do rodzajów wymarłych (np. u pluskwiaków Hemiptera), a w innych – głównie do rodzajów współczesnych (np. u muchówek). Czy jest to artefakt taksonomiczny czy prawidłowość? SZADZIEWSKI i SZWEDO (2007) uważają, że można sformułować tezę, iż w starszych grupach owadów pochodzących z paleozoiku (Hemiptera) współczesne rodzaje są młode, podczas gdy w młodych grupach mezozoicznych (Diptera) współczesne rodzaje są dużo starsze, sięgające nawet dolnej kredy.

Tzw. nowe kierunki, które pojawiły się w taksonomii (fenetyka, kladyzm) nie rozwiązały trudności z jakimi borykała się klasyczna taksonomia nazwana ewolucyjną lub kongruentną. Entomologowie, którzy odżegnują się od klasycznej klasyfikacji zmienili tylko terminologię, a specjalne programy fenetyczne zwane filogenetycznymi obsługiwane przez komputery, uwzględniające większą liczbę cech, nie zbliżyły taksonomów ani na krok ku obiekty-

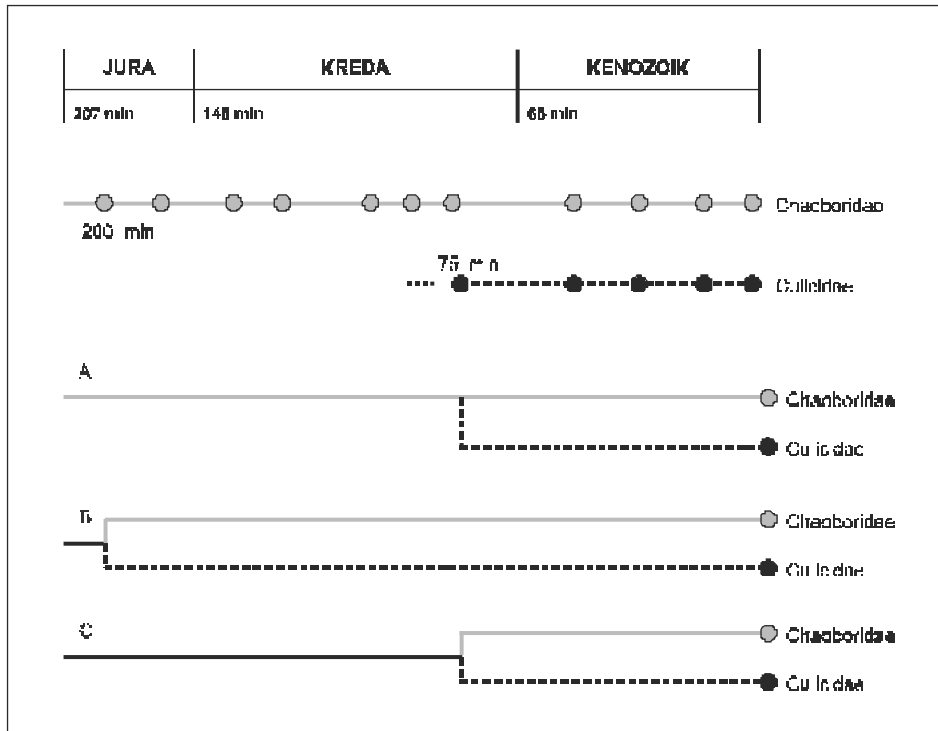
wizmowi. Zwolniły jedynie z odpowiedzialności za efekt finalny wysuwanych hipotez genealogicznych i wynikających z nich klasyfikacji. Grupy monofiletyczne różnej wielkości można bez problemu i ograniczeń wyodrębnić z każdej większej grupy biorąc pod uwagę cechy synapomorficzne. Problem z tym co zrobić z resztą taksonu, która pozostaje po wydzieleniu z niego grupy monofiletycznej. HENNIG nazywa tę pozostałość grupą parafiletyczną, grupą której nie powinno być, ale jest i musi pozostać po to, aby klasyfikacja operowała taksonami złożonymi z form podobnych (np. gady) i była przydatna w porozumiewaniu się biologów. Wydaje się, że większość taksonów wyższej rangi to właśnie grupy parafiletyczne. Nie do przyjęcia jest założenie, że po wyłonieniu nowego taksonu (lub wielu taksonów równocześnie) w taksonie wyjściowym zaszły jakieś zmiany, które uzasadniają poszukiwania apomorfii świadczących o jego monofiletyczności.

Teoretyczne i praktyczne trudności w zastosowaniu kladystycznego podejścia w praktyce taksonomicznej dobrze ilustruje przykład dwóch uznanych za siostrzane rodzin muchówek: komarów (Diptera: Culicidae) oraz wodzieni (Diptera: Chaoboridae) (Ryc. 3). Wodzenie są grupą starszą, która w zapisie kopalnym pojawiła się w jurze około 200 mln lat temu, natomiast komary są grupą młodszą znaną dopiero od górnej kredy czyli od około 75 mln lat. Krwiopijne komary jako pasożyty zwierząt stałocieplnych powstały więc poprzez odszczepienie. Uzyskały nowe cechy apomorficzne, natomiast wodzenie kontynuowały dalej swój rozwój bez zmiany biologii i morfologii (Ryc. 3A). Jeśli przyjmiemy podstawowe założenie kladyzmu, że wiek grup siostrzanych jest jednakowy, wówczas musimy uznać, że wodzenie są młode i powstały w tym samym czasie co komary czyli 75 mln lat temu (Ryc. 3C). Natomiast te wodzenie, które spotykamy w zapisie wcześniej wodzieniami nie są, mimo że bez trudu oznaczamy je jako należące do tej grupy. Drugie możliwe rozwiązanie proponowane przez kladyzm to założenie, że komary są tak stare jak jurajskie wodzenie, a ich brak w zapisie kopalnym z tego okresu trzeba tłumaczyć niekompletnością materiałów fosylowych (Ryc. 3B).

Współczesne badania morfologiczne, genetyczne i paleontologiczne wykazały, że pchły (Siphonaptera) jako rząd są grupą siostrzaną rodziny posnieżkowatych (Boreidae) wewnątrz parafiletycznego rzędu wojsówek (Me-coptera). Czy w związku z tym kategorię taksonomiczną pcheł obniżymy do rangi rodziny?

Biogeografia historyczna

Wyniki badań nad współczesnymi i kopalnymi muchówkami z rodziny kuczmanów (Diptera: Ceratopogonidae) przypominają entomologom dawno już sformułowane, ale wciąż aktualne, zastrzeżenia że analizy biogeogra-



Ryc. 3. Zapis kopalny dwóch siostrzanych rodzin muchówek (Diptera): wodzieni (Chaoboridae) i komarów (Culicidae) oraz kladogramy ilustrujące możliwe relacje filogenetyczne między nimi

Fig. 3. Fossil records of two sister families of Diptera: phantom midges (Chaoboridae) and mosquitoes (Culicidae) and cladograms illustrating their possible phylogenetic relations

ficzne oparte wyłącznie na materiałach współczesnych są niepełne. Kuczmany należą do nielicznych grup owadów, które są relatywnie dobrze poznane w faunie współczesnej świata oraz mają bogaty zapis kopalny (SZADZIEWSKI 1996). W rodzinie tej opisano dotąd około 6300 gatunków w 129 rodzajach, w tym 253 dobrze zdiagnozowane gatunki fosylne (4% wszystkich) zaliczone do 44 rodzajów (25 współczesnych i 19 kopalnych). Analizę rozmieszczenia tych 25 rodzajów współczesnych stwierdzonych wśród form fosylnych można podsumować następująco:

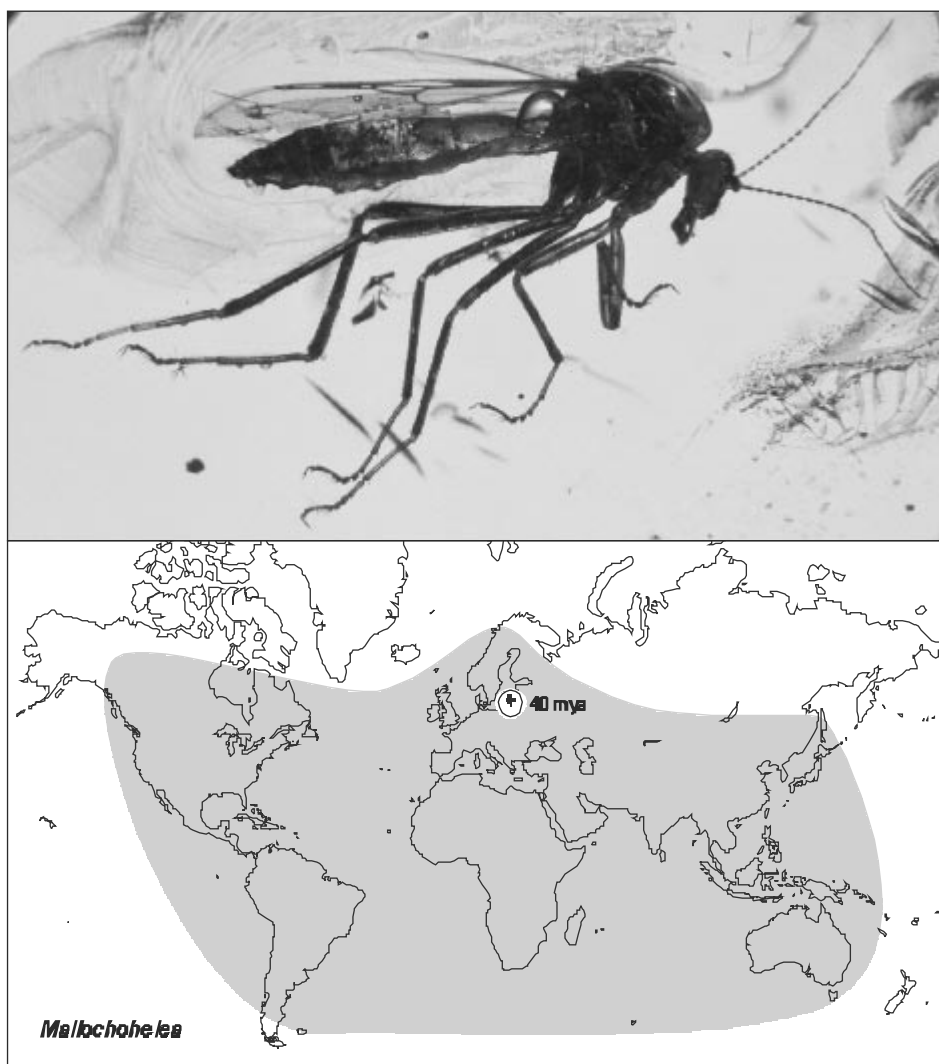
1. Taksony szczebla rodzajowego są bardzo stare i sięgają nawet dolnej kredy, czyli 125–130 milionów lat wstecz. Udział rodzajów współczesnych w zapisie kopalnym rodziny Ceratopogonidae stopniowo rośnie poczynając od 20% w dolnej kredzie, 43% w górnej kredzie, 77% w paleocenie-eocenie, do 100% w oligocenie-miocenie (Ryc. 2). To wskazuje, że takso-

ny ponadgatunkowe przez tak długi czas swego rodowego istnienia miały duże i trudne do sprecyzowania możliwości migracyjne w zmieniającym się świecie.

2. Większość (60%) rodzajów współczesnych zanotowanych w materiałach fosylnych ma lub miało bardzo szerokie kosmopolityczne (13 rodzajów, Ryc. 4) lub pantropikalne (dwa rodzaje, Ryc. 5, 6) rozprzestrzenienie. Są to zwykle grupy bogate w gatunki (SZADZIEWSKI 2008). Szerokie rozmieszczenie (dawne i obecne) większości badanych rodzajów kuczmanów, wskazuje, że ani kompletne pomosty lądowe ani dryf kontynentów nie miały dużego wpływu na migracje owadów na nowe terytoria. To potwierdza opinię DARLINGTONA, że istotny wpływ na geograficzne rozmieszczenie mają czynniki ekologiczne kształtowane przez klimat i konkurencję (GRIMALDI, ENGEL 2005).
3. Cztery rodzaje współczesne: *Austroconops* WIRTH et LEE, *Metahelea* EDWARDS, *Meunierohelea* SZADZIEWSKI i *Physohelea* GROGAN et WIRTH obecnie występujące wyłącznie na Półkuli Południowej są relikdami, które pozostawiły zapis kopalny na Półkuli Północnej. Fakt ten sugeruje, że w kredzie lub trzeciorzędzie miały one rozmieszczenie globalne. Rozmieszczenie tych rodzajów dobrze ilustruje pogląd wyrażony przez HANDLIRSCHA w 1913 r., że obecne wąskie zasięgi wielu taksonów nie wskazują na miejsce ich powstania i dyspersji, ale na reliktowe pozostałości dawnego szerokiego rozmieszczenia (UDVARDY 1978). Bez materiałów kopalnych te reliktowe taksony zostałyby błędnie uznane za endemity związane z dawnym lądem Gondwana.

Szczególnie interesujący jest rodzaj *Austroconops*, uznany za żywą skamieniałość (SZADZIEWSKI 1996), który jest znany z siedmiu fosylnych gatunków stwierdzonych na Półkuli Północnej oraz dwóch współczesnych występujących w zachodniej Australii (Ryc. 9). Rozmieszczenie tego rodzaju w okresie dolnej kredy było szerokie, prawdopodobnie światowe, podobnie jak reliktowych drzew szpilkowych z rodzaju *Araucaria*, obecnie żyjących w niewielkich populacjach na Półkuli Południowej (Ameryka Płd., wschodnia Australia, Nowa Gwinea, Norfolk). Wcześniej, od jury do końca kredy, ten rodzaj występował na Półkuli Północnej. Taksony o takiej historii są nazywane elementami gondwańskim lub australijskimi (ESKOV 2002; GRIMALDI, ENGEL 2005; SZADZIEWSKI 2008).

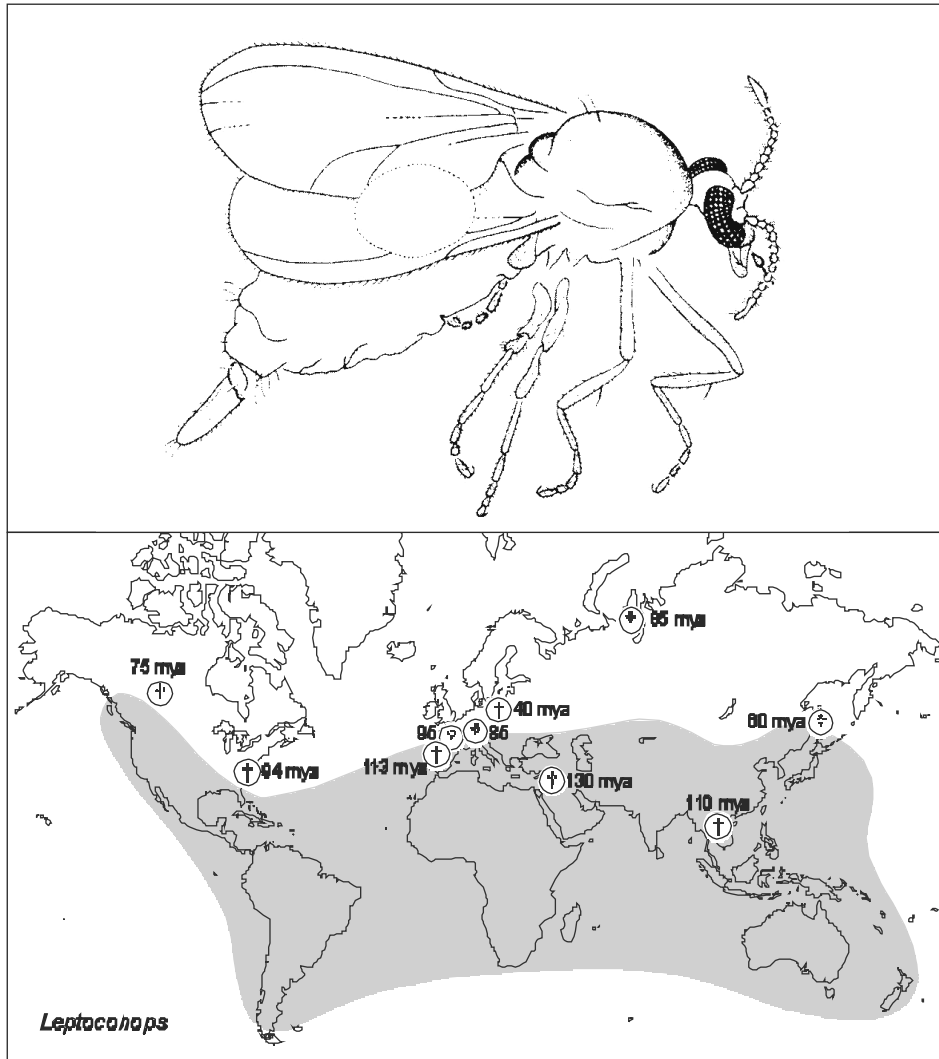
Podobne reliktowe rozmieszczenie ma trzeciorzędowy rodzaj *Meunierohelea* znany z czterech fosylnych gatunków z bursztynu bałtyckiego i jednego współczesnego żyjącego w Australii (Ryc. 10). Również *Metahelea* jest reliktowym rodzajem w skład którego wchodzi dwa gatunki współczesne opisane z Filipin i Australii oraz jeden z eoceńskiego bursztynu bałtyckiego (Ryc. 11) (SZADZIEWSKI 2008).



Ryc. 4. Rozmieszczenie kosmopolityczne rodzaju *Mallochohelea* WIRTH. Fotografia przedstawia samicę *M. martae* SZADZIEWSKI z eoceńskiego bursztynu bałtyckiego (40 mln lat)

Fig. 4. Worldwide distribution of the genus *Mallochohelea* WIRTH. The photograph shows a female of *M. martae* SZADZIEWSKI from Baltic amber (40 mya)

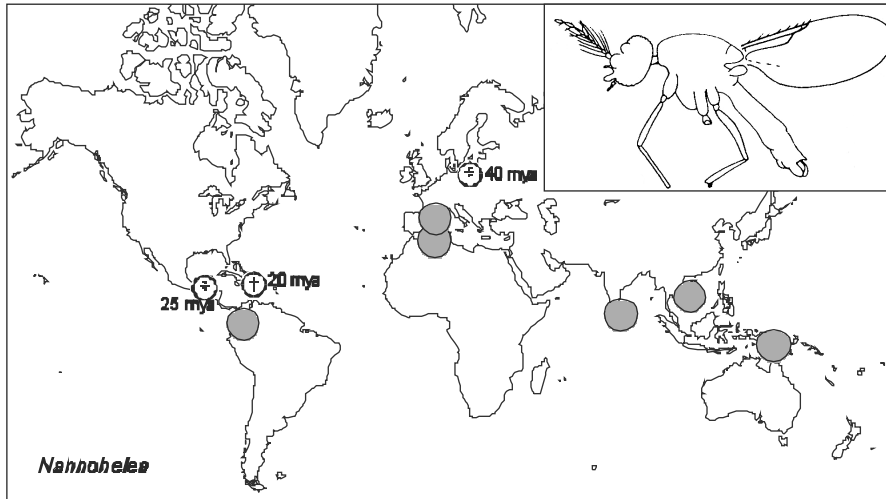
Physohelea to rodzaj z dwoma gatunkami współczesnymi zasiedlającymi las klimatu umiarkowanego typu *Nothofagus* w Patagonii oraz z jednym gatunkiem fosylnym opisanym z bursztynu bałtyckiego (Ryc. 12). *Physohe-*



Ryc. 5. Rozmieszczenie pantropikalnego rodzaju *Leptoconops* SKUSE. Rysunek przedstawia samicę *L. zherikhini* SZADZIEWSKI et ARILLO z dolnokredowego bursztynu hiszpańskiego z Alavy (113 mln lat)

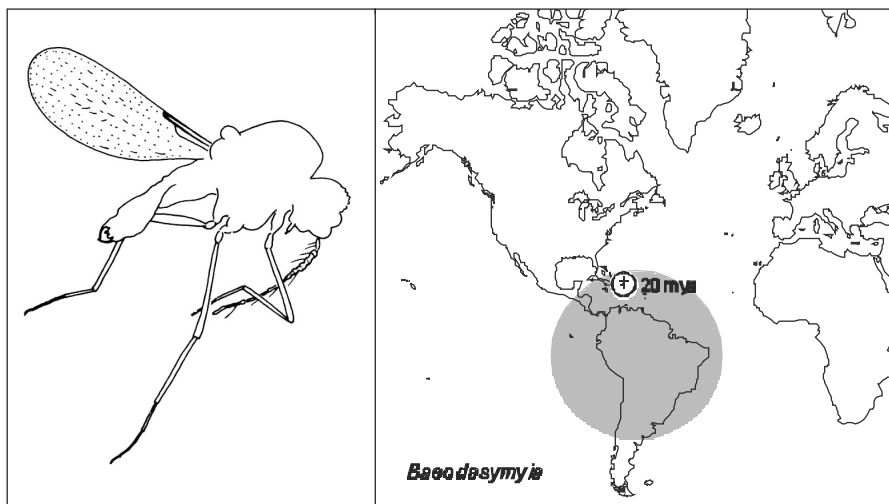
Fig. 5. Distribution of pantropical genus *Leptoconops* SKUSE. The drawing shows a female of *L. zherikhini* SZADZIEWSKI et ARILLO from Lower Cretaceous amber of Alava (113 mya)

lea i jego siostrzany rodzaj *Neurohelea* KIEFFER wykazują podobny model rozmieszczenia jak buk *Fagus* i nibybuk *Nothofagus*. Współcześnie *Fagus* (*Fagaceae*) występuje na Półkuli Północnej, podczas gdy *Nothofagus* (*No-*



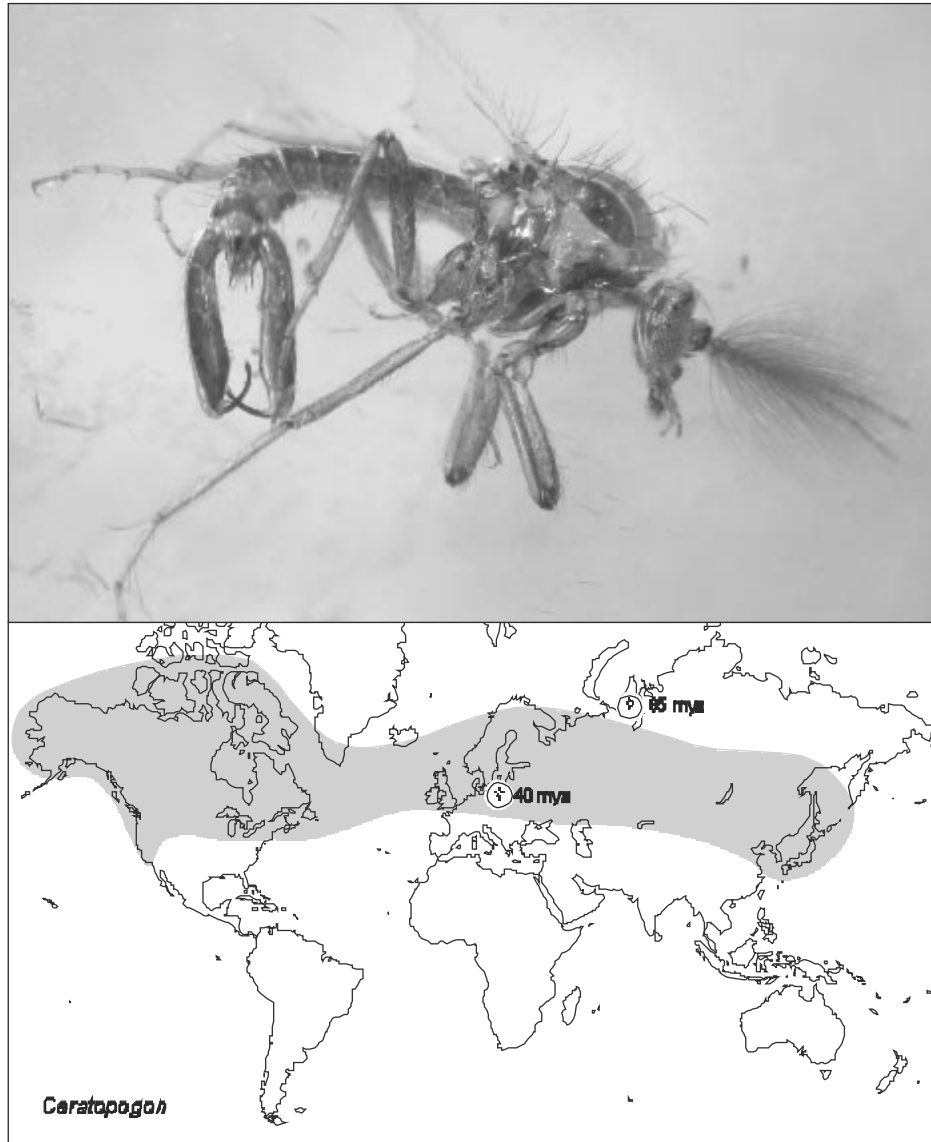
Ryc. 6. Rozmieszczenie pantropikalnego rodzaju *Nannohelea* WIRTH et GROGAN. Rysunek przedstawia samca *N. grogani* SZADZIEWSKI z eoceńskiego bursztynu bałtyckiego (40 mln lat)

Fig. 6. Pantropical distribution of the genus *Nannohelea* WIRTH et GROGAN. The drawing shows a male of *N. grogani* SZADZIEWSKI from Eocene Baltic amber (40 mya)



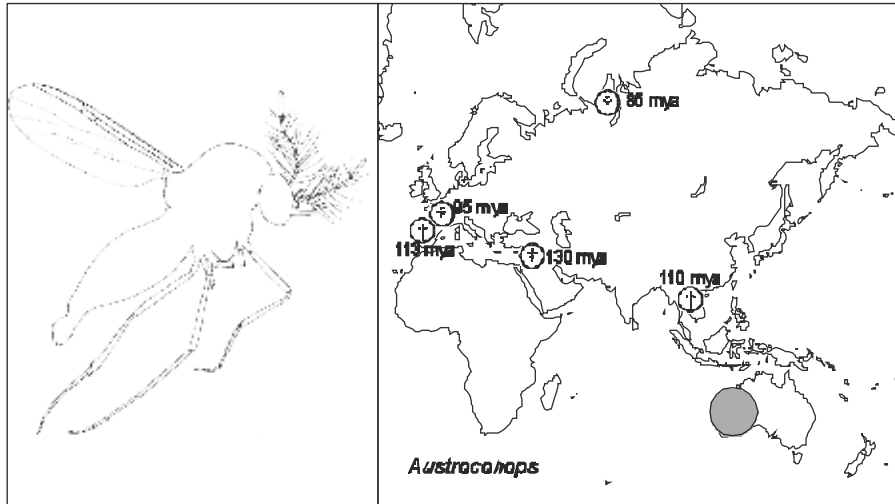
Ryc. 7. Rozmieszczenie neotropikalne rodzaju *Baeodasymyia* CLASTRIER et RACCURT. Rysunek przedstawia samca *B. dominicana* SZADZIEWSKI et GROGAN z mioceniowego bursztynu dominikańskiego (20 mln lat)

Fig. 7. Neotropical distribution of the genus *Baeodasymyia* CLASTRIER et RACCURT. The drawing shows a male of *B. dominicana* SZADZIEWSKI et GROGAN from Miocene Dominican amber (20 mya)



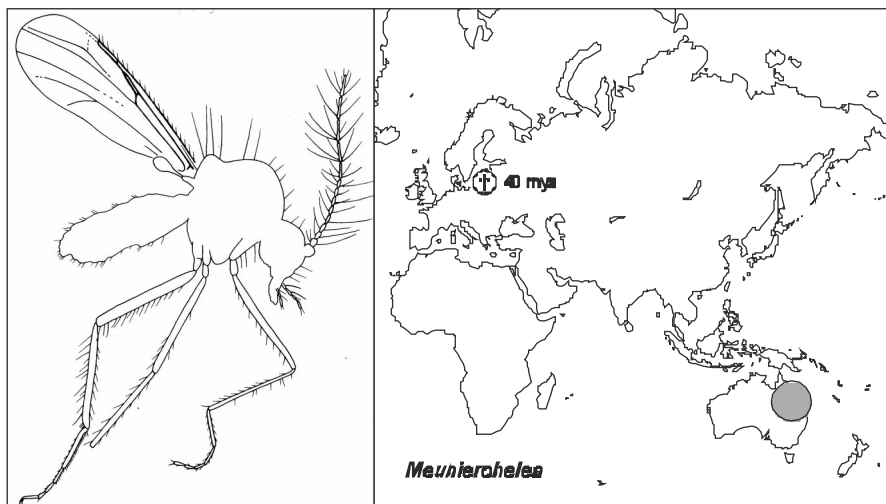
Ryc. 8. Rozmieszczenie holarktyczne rodzaju *Ceratopogon* MEIGEN. Fotografia przedstawia samca *C. forcipiformis* MEUNIER z eoceńskiego bursztynu bałtyckiego (40 mln lat). Współcześnie kuczmany z tego rodzaju są bardzo rzadko łowione, ograniczone w występowaniu do chłodnych rejonów borealnych i gór

Fig. 8. Distribution of Holarctic genus *Ceratopogon* MEIGEN. The photograph shows a male of *C. forcipiformis* MEUNIER from Eocene Baltic amber (40 mya). Recently biting midges of this genus are rarely collected, restricted to refugial cold habitats in mountains and boreal regions



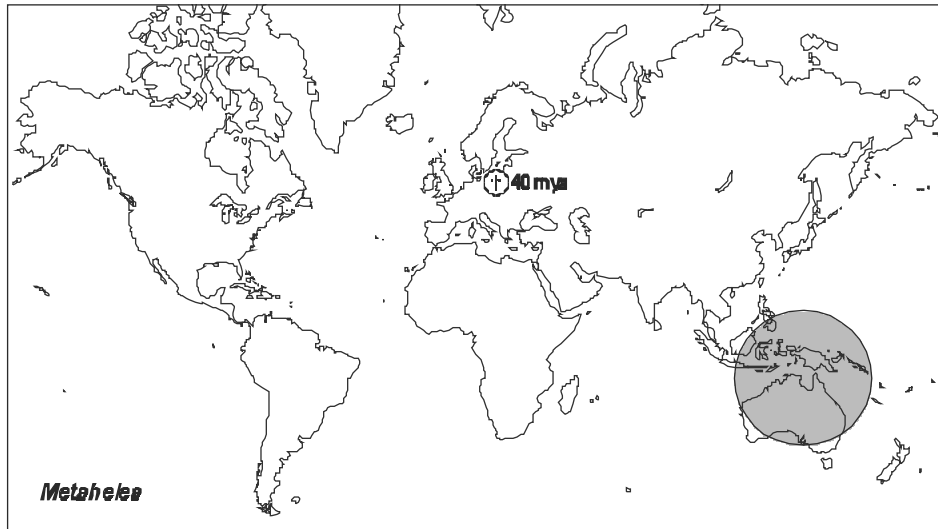
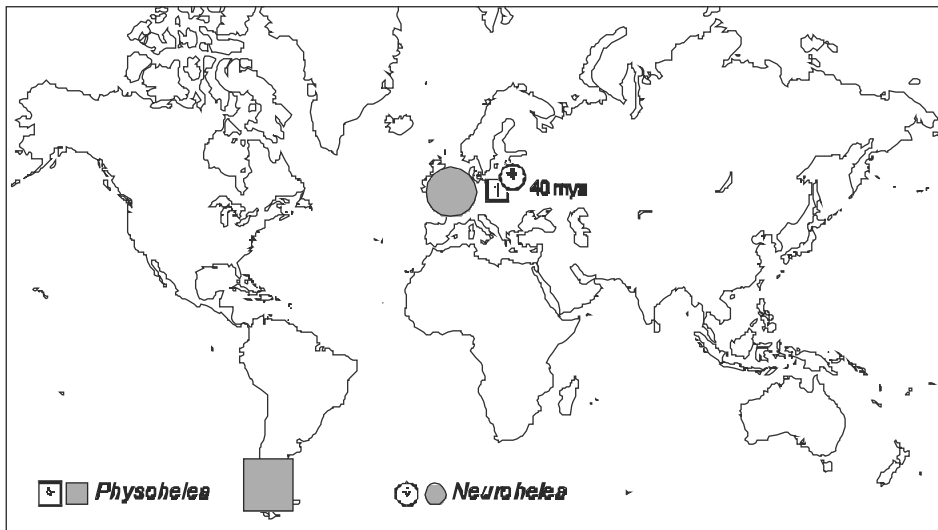
Ryc. 9. Rozmieszczenie reliktywnego rodzaju *Austroconops* WIRTH et LEE. Rysunek przedstawia samca *A. sibiricus* SZADZIEWSKI z górnokredowego bursztynu tajmyrskiego (85 mln lat)

Fig. 9. Distribution of a relict genus *Austroconops* WIRTH et LEE. The drawing shows a male of *A. sibiricus* SZADZIEWSKI from Upper Cretaceous amber of Taimyr (85 mya)



Ryc. 10. Rozmieszczenie reliktywnego rodzaju *Meunierohalea* SZADZIEWSKI. Rysunek przedstawia samicę *M. nielseni* SZADZIEWSKI z eoceńskiego bursztynu bałtyckiego (40 mln lat)

Fig. 10. Distribution of a relict genus *Meunierohalea* SZADZIEWSKI. The drawing shows a female of *M. nielseni* SZADZIEWSKI from Eocene Baltic amber (40 mya)

Ryc. 11. Rozmieszczenie relikownego rodzaju *Metahelea* EDWARDSFig. 11. Distribution of a relict genus *Metahelea* EDWARDSRyc.12. Reliktowe rozmieszczenie siostrzanych rodzajów *Neurohelea* KIEFFER i *Physohelea* GROGAN et WIRTHFig. 12. Relict distributions of sister genera *Neurohelea* KIEFFER and *Physohelea* GROGAN et WIRTH

tophagaceae) na Półkuli Południowej. Ich formy ancestralne odkryte w trzeciorzędzie obu Ameryk i wschodniej Azji wskazują, że dawniej miały one szerokie rozmieszczenie (KOSTROWICKI 1999). Występowanie *Physohelea* w Patagonii ma charakter reliktowy. *Neurohelea* znana z jednego gatunku współczesnego, bardzo rzadko notowanego w zachodniej Europie, jest także trzeciorzędowym reliktem, który jest zagrożony wymarciem (SZADZIEWSKI 2008).

4. Pogląd TRUCESSARTA (UDVARDY 1978), że takson ma centrum swojego powstania tam, gdzie obecnie występuje większość gatunków go tworzących, powinien być traktowany z wielką ostrożnością. Ta reguła często stosowana przez entomologów w analizach biogeograficznych ma zastosowanie zaledwie do kilku holarktycznych i neotropikalnych rodzajów kuczmanów, a mianowicie:
- *Ceratopogon* MEIGEN (Ryc. 8), *Ceratoculicoides* WIRTH et RATANAWORABHAN i *Neurohelea* (Ryc. 12) – dostępne dane wskazują, że powstały one w Laurazji w okresie górnej kredy lub w trzeciorzędzie i żyją tu nadal.
 - *Baeodasymyia* CLASTRIER et RACCURT (Ryc. 7) i *Heteromyia* SAY, znane z mioceńskiego bursztynu dominikańskiego, współcześnie żyją dalej w tym samym regionie neotropikalnym.

SUMMARY

Fossil materials are shown to be important for testing phylogenetic and biogeographic hypotheses based on extant insects. Fossil records indicate that paraphyletic groups are common in classification of insects. Extant genera of biting midges (Ceratopogonidae) noted in the fossil record are reviewed and their age and distribution analyzed. The oldest extant genera are at least 125 million years old. The share of extant genera in the fossil record gradually grows from 20% in the Lower Cretaceous to 100% in the Oligocene-Miocene. Most of the extant genera have or had a wide (mostly global) distribution. Limited distributions on the Southern Hemisphere concern the relict genera *Austroconops*, *Metahelea*, *Meunierhelea* and *Physohelea*, which have fossil records on the Northern Hemisphere. A wide distribution, present or past, of most genera of the biting midges analyzed, indicates that complete land bridges or continental drifts did not have a significant influence on their migrations onto new territories. The distribution of biting midges supports views that ecological conditions determined mostly by climate and competition are the most important factors influencing insect distribution. Biogeographic scenarios based exclusively on recent distributions of extant fauna should be treated with great caution.

PIŚMIENNICTWO

- ESKOV K. Yu. 2002: Geographical history of insects. [W:] RASNITSYN A. P., QUICKE D. L. J. (red.): History of insects. Kluwer Academic Publishers, Dortrecht – Boston – London: 427-435.
- GRIMALDI D., ENGEL M. S. 2005: Evolution of the Insects. Cambridge Univ. Press. 755 ss.
- KOSTROWICKI A. S. 1999: Geografia biosfery – Biogeografia dynamiczna lądów. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa. 255 ss.
- RASNITSYN A. P., D.L.J. QUICKE D. L. J. (red.) 2002: History of insects. Kluwer Academic Publishers, Dortrecht – Boston – London. 517 ss.
- SZADZIEWSKI R. 1996: Biting midges from Lower Cretaceous amber of Lebanon and Upper Cretaceous Siberian amber of Taimyr (Diptera, Ceratopogonidae). *Studia Dipterologica*, **3**: 23-86.
- SZADZIEWSKI R. 2008: Age and recent distribution of extant genera of Ceratopogonidae (Diptera) present in fossil record. *Alavesia*, **2**: 87-99.
- SZADZIEWSKI R., SZWEDO J. 2007: Extant versus extinct genera of insects in the fossil record. [W:] *Fossils3*, Abstract book, Vitoria-Gasteiz, Spain: 172-174.
- UDVARDY M. D. F. 1978: Zoogeografia dynamiczna. PWN, Warszawa. 459 ss.