

213-221

第23卷 第2期
1998年4月动物分类学报
ACTA ZOOTAXONOMICA SINICAVol. 23, No. 2
Apr, 1998

被子植物的起源—以喜花虻类化石为据*

任东

洪友崇

(中国地质博物馆 北京 100034) (北京自然博物馆 北京 100050)

摘要 喜花昆虫在被子植物的起源和早期演化上起着决定性的作用。虻类化石中的许多类群都有访花习性,它们为研究被子植物的起源提供了独特材料。虽然最老的被子植物化石还没有发现,但是喜花虻类的爆发式出现,表示了被子植物出现的时间和地点。本文主要以欧亚大陆东部,特别是中国辽西的侏罗世虻类化石为材料,在功能形态分析和与现代类群作对比的基础上,证实了虻类是显花植物最原始的传粉类群之一。中国东北、哈萨克斯坦和西伯利亚晚侏罗世喜花虻类的发现表明当时至少有两种不同类型的花已经存在。虻类化石较高的演化水平和多样性显示被子植物群的分化还略早于晚侏罗世。东亚,特别是中国东北是被子植物的起源中心之一。

关键词 被子植物起源,昆虫,虻类,晚侏罗世,协同演化,化石

中图分类号 Q961.0969.44 Q915.8137
Q949.701

被子植物是现代植物界中最高级、最繁茂和分布最广的一个类群。有关被子植物起源问题的研究已有一百余年的历史,但至今为止,仍是一个“令人讨厌的谜”(李浩敏, 1993; Hughes, 1994; Taylor & Hickey, 1996)。其原因在于早期的被子植物数量较少,在沉积物中很难保存,能提供的直接证据十分罕见。虽然前白垩纪的“被子植物”化石不断地有所报道,但大部分都被否定,仅有少数例子尚留作悬案。目前公认的最老的被子植物化石群和双子叶花序化石发现于我国黑龙江省早白垩世 Hauterivian 期城子河组地层中(孙革, 1997)。但一般认为,在早白垩世被子植物迅速分化以前,可能曾存在过十分原始的被子植物或显花植物。

被子植物的起源问题主要包括起源的时间、地点、起源于哪一类植物、单元起源还是多元起源以及被子植物的早期演化等,然而,关于起源的地质时代、地点等信息对发现被子植物的祖先是非常有帮助的(Beck, 1976)。

被子植物的起源不是一个单纯的植物学问题,除了被子植物化石的直接发现可作为充分的依据外,还可以用其它方法来间接地论证这个问题,洪友崇等(1992)曾论述过早白垩世被子植物与“古蜜蜂”的协同演化关系,并认为两者共同起源于华北古陆。本文将从喜花昆虫与显花植物的协同演化关系着手,从另一个全新的角度来论证被子植物的起源问题。

* 本文为地质矿产部青年地质学家基金项目(编号 9604)和地质矿产部“九五”重点科技项目(编号 9501122)联合资助

收稿日期:1997-04-09, 修回稿日期:1997-07-15

1 原理和材料

1.1 原理

被子植物因为有显著的花朵而被称为有花植物(*flowering plants*)、或显花植物(*anthophytes*)。近 30 年来,有关被子植物起源方面的研究主要是根据植物的叶、果实和花粉分析的结果(Doyle & Hickey, 1976; Taylor & Hickey, 1990; Brenner, 1996),还有一些利用分支系统学(Doyle & Donoghue, 1987)和分子生物学的证据(Martin, 1989),而来自花化石的证据十分罕见(Friis, 1982; 陶君容和张川波, 1992; 李承森, 1993)。被子植物与蕨类和裸子植物的最大区别在于更加完善的有性生殖器官——花的存在。花是被子植物所特有的,只要有直接证据(花化石)或确凿的间接证据说明花的存在,那就可以证明被子植物存在的真实性。最老的花化石,由于其本身难以发现,目前还不能作为解决被子植物起源问题的理想材料。那么,喜花昆虫(*anthophilous insects*)或传粉昆虫(*pollination insects*)就成为目前可以用来解决被子植物起源的最理想、也是较易获得的化石证据。

由于绝大多数花都是虫媒的,被子植物的起源与迅速发展是与昆虫传粉密不可分的。

昆虫对陆生植物的繁殖器官的取食和传播早在古生代(泥盆纪)昆虫出现不久便产生了,当时现有的显花植物和传粉昆虫类群还没有出现(Kevan, 1975)。中生代中晚期以后,显花植物迅速发展,改变了陆地上的景观,并且也影响了其它生物的演化,这种现象与昆虫对花粉的传授有密切的关系(钦俊德, 1987)。Takhtajan(1969)指出,昆虫在花的出现和演化上,均起着显著的作用,木兰等最原始的花都是虫媒的,在裸子植物的球穗花(*strobilus*)演化成被子植物花的过程中,传粉昆虫起着决定性的作用。

喜花昆虫或传粉昆虫的爆发性出现,无疑促进了显花植物的迅速发展。因此,喜花昆虫化石的大量出现,将为探索显花植物的起源与发展提供新的理论依据与确凿的化石材料。

1.2 化石材料

在昆虫纲中,具有访花习性、取食花粉(蜜)和明显传粉功能的类群十分丰富。鞘翅目、半翅目、革翅目、脉翅目、双翅目、膜翅目和鳞翅目中的许多种类都是传粉昆虫(钦俊德, 1987; Kevan & Baker, 1983)。其中鞘翅目、双翅目、鳞翅目和膜翅目中的许多类群在现代被子植物传粉过程中的作用更加突出。

在地质历史上,虽然鞘翅目和双翅目中长角亚目的许多类群出现时间均早于三迭纪,但具有取食花粉(蜜)的构造,功能上适于传粉的喜花昆虫首次出现于早侏罗世(Carpenter, 1992),侏罗纪晚期是其发展演化的“大爆发”时期,除鳞翅目昆虫外,几乎所有现生喜花昆虫的大类群都已经出现,在当时昆虫群(如晚侏罗世的热河昆虫群)中占有显著的地位(任东, 1995),它们不仅对当时虫媒植物的兴起和发展起到了决定性的促进作用,而且对现生传粉昆虫的形成和演化起着承前启后的作用。

本文仅以双翅目短角亚目(虻类)的化石为根据,在虻类化石的访花习性、取食花粉(蜜)的构造和传粉适应性进行功能形态分析的基础上,结合它们在地质历史上出现的最早纪录和爆发性出现的时间,对显花植物的存在提供可靠的化石证据。

2 虻类的访花习性和形态功能分析

目前为止, 现生和绝灭虻类(Brachycera 或 short-horned flies)已报道了 32 个科(Evenhuis, 1994; Ren, 1998;)。根据现生虻类的生物学研究结果及对化石种类的功能形态分析, 共有 11 个现生科和 1 个绝灭科的类群具有访花和取食花粉(蜜)的习性, 它们在传粉过程中起着重要的作用, 分述如下。

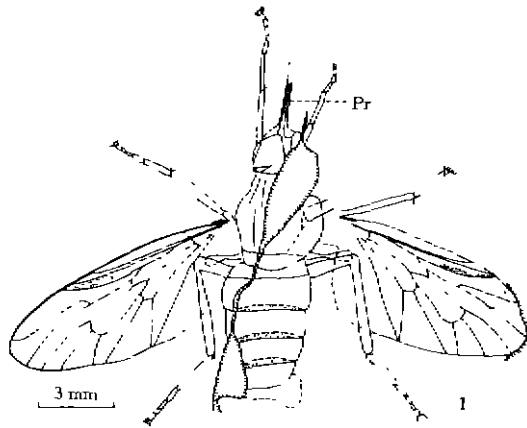


图1 美翅古距虻 *Palaepangonius eupterus* Ren, 1998
Pr; 喙(proboscis)

分析, 共有 11 个现生科和 1 个绝灭科的类群具有访花和取食花粉(蜜)的习性, 它们在传粉过程中起着重要的作用, 分述如下。

1) 虻科 Tabanidae 虽然绝大多数现生雌性成虫为吸血种类, 但几乎所有的雄性成虫都具有访花习性, 它们取食花粉、花蜜和花汁(Richards & Davies, 1977), 在无血可吸的情况下, 雌性成虫也以花为取食对象。最突出的例子是广泛分布的距虻亚科(Pangoniinae)的种类, 它们当中的大多数雌性种类的喙长于身体的 3~4 倍, 十分有利于从花中吸食花蜜(王遵明,

1994; Mackerras, 1954)。

最近, 笔者在辽宁省北票市晚侏罗世义县组底部二段沉积物中采到了保存完好的距虻亚科雌性成虫 *Palaepangonius eupterus* 和 *Eopangonius pletus* (Ren, 1998), 它们是目前世界上已知的最老的距虻类化石, 尤其是前者保存有细长的喙, 十分适于从花中吸取花蜜和花汁(图1; 图版 I : 1), 结合现生距虻的生物学特征, 可以十分肯定的说明该两种距虻与现生类群的生活习性是一致的, 也是以花为食的。

由于这两类距虻的喙的长度与体长比较并不显长, 可以推测, 它们仅适于访问开放性的花朵。

2) 水虻科 Stratiomyidae 许多现生的水虻常常被发现于花上, 它们常出没于伞形花和其它花中(Richards & Davies, 1977)。水虻的最老化石记录发现于北美早白垩世 Barremian 地层中。

3) 麦虻科 Athericidae 该科的成虫也以花蜜为食, 但最老的化石记录仅见于始新世(Evenhuis, 1994)。

4) 蠕狮虻科 Vermileonidae 该科是很小的类群, 但现生种类的成虫均以花蜜为食, 该科的地质历史可追溯到中侏罗世(Evenhuis, 1994)。

5) 原棘虻科 Protapioceridae 该科为绝灭类群, 发现于辽宁省北票市晚侏罗世提塘期义县组二段沉积层中, 目前已报道的有两种: *Protapiocera megista* 和 *P. ischyra* (Ren, 1998)。该科与现生的 Apioceridae(棘虻科)十分近缘。现生棘虻基本上都是访花的种类, 以花为食, 故又被称作“喜花虻”(flower-loving flies), 它们常被发现于花朵上(Paramonov, 1953)。因此, 推测原棘虻的生活习性也与现生棘虻类似, 也以花粉(蜜)为食, 特别是该类

化石浑身密布细密的毛(图2;图版I:2;图版II:3),十分适于传授花粉。

6)拟食虫虻 Mydidae 这是一个小科,但分布极为广泛,其外形很像一些黄蜂。据 Colless 和 McAlpine (1991)报道,该科大部分现生成虫都有访花习性。最老的化石记录为老第三纪。

7)小头虻科 Acroceridae 该科的一些种类具有细长的喙,以花为食。Evenhuis (1994)认为该科现生种类的雌性成虫常取食花蜜,最老的化石记录为晚侏罗世基末利期。

8)麦蜂虻科 Mythicomgiidae 该科个体微小,Evenhuis (1994)认为其原始种类可能是原始被子植物的潜在传粉者,最老的化石记录见于西伯利亚中侏罗世地层中(Kalugina & Kovalev, 1985)。

9)网翅虻科 Nemestrinidae 该科是最主要的访花昆虫,它们常出没于花朵上,特别是那些具有长喙的种类,以花蜜和花汁为食。该科的化石种类较丰富,最老的化石记录为

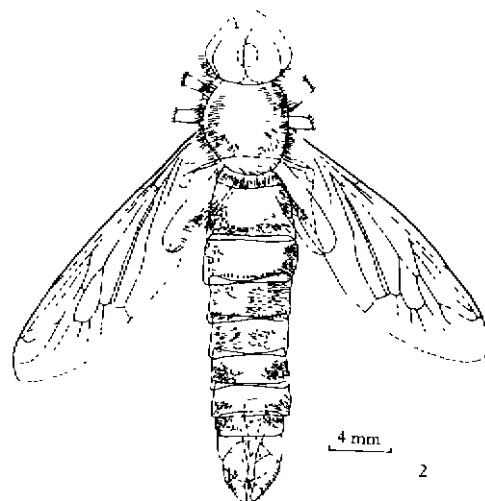


图2 巨型原棘虻 *Protaprocera megistu* Ren, 1998

晚侏罗纪基末利期至提塘期(Ren, 1998; Rohdendorf, 1968)。特别是作者最近从辽宁省北票市晚侏罗世义县组地层中采获了大量该科的化石,保存极完好,分别归于2属3种:*Protonemestrius jurassicus*, *P. beipiaoensis* 和 *Florinemestrius pulcherrimus*。其中,*P. jurassicus* 和 *F. pulcherrimus* 保存有两类十分发育的喙(图3,4,图版II:1,2),并且虫体具有细密的毛。毫无疑问,这两种网翅虻是以花蜜为食的,并且身体结构适于传粉。

10)蜂虻科 Bombyliidae 该科种类浑身密布细毛,现生雌性成虫以花粉和花蜜为食,是生活在沙漠和干旱地区显花植物的主要传粉者,雄性成虫同样具有访花习性(Evenhuis, 1994)。具有长喙的种类尤其适于访问长筒形的花朵,即使不具有长喙管的种类也适应访问开放性的花朵(Kevan & Baker, 1983)。该科最老的化石记录是老第三纪。

11)舞虻科 Empididae 该科是常见的访花昆虫,大多数种类具有刺吸功能的长喙

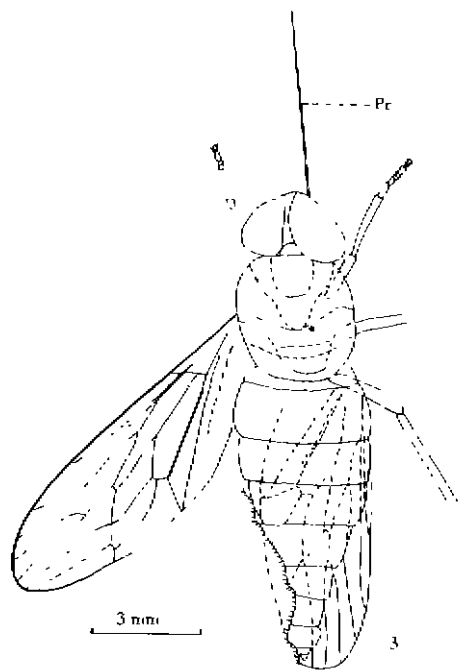


图3 侏罗原网翅虻 *Protonemestrius jurassicus* Ren, 1998
Pr 喙(proboscis)

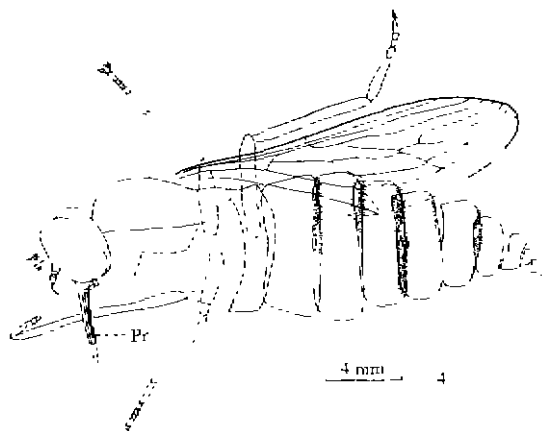


图4 美丽花网翅虻 *Florinemestrius pulcherrimus* Ren, 1998
Pr 喙(proboscis)

白垩世。

3 喜花虻类的地质历史与被子植物的起源时间

根据公开报道的资料(Carpenter, 1992; Evenhuis, 1994; Ren, 1998)和作者采自辽宁省北票市晚侏罗纪义县组中的化石资料,上述12个科的喜花虻类的地史分布如表1所示。

从表1可知,喜花虻类首次出现于中侏罗世,晚侏罗世是其发展演化的大“爆发”时期,共有7个科的类群已出现,目前为止已正式报道12属29种(详见表2)。其中网翅虻科的属种最多,共有6属11种,均产于晚侏罗世基末利期和提塘期的地层中。其次是虻科,目前已有3属3种,均产于我国辽宁省。从上节对喜花虻类的生活习性所作出的分析中可以看出,表1中虻类的现生类群均具有访花的习性和传粉的功能。对采于义县组中的化石种类,如Tabanidae科中的距虻亚科、原棘虻科和网翅虻科中的一些代表类型所作的功能形态分析与与现生类群所作的比较,均显示这些化石虻类仍然具有取食花粉和花蜜的功能形态和适于传粉的身体结构,如发达的长喙管,与现代蜜蜂相似的体表结构等,并且这些类群个体数量十分丰富,保存完好。这些虻类在当时晚侏罗世的热河昆虫群中占有重要的地位。为晚侏罗世带有花蜜的花和显花植物的存在提供确凿的化石证据。

从采于辽宁义县组虻类的口器分析可以看出,已有两种不同类型的喙存在。一种为短粗的喙(如 *Palaepangouius eupterus* 和 *Florinemestrius pulcherrimus*),适于访问开放性的花朵。另一种为细长的喙(如 *Protonemestrius jurassicus*),适于访问长花筒的花朵。从虻类化石的个体大小来判断,体长从11~30 mm不等,喙长从3~5 mm不等,这表明当时花的个体已较大,并且花的类型已经开始分化。结合这两种类型喙的功能,它们主要适于从花中吸取花蜜和花汁。从演化的角度,花粉的出现应早于花蜜的出现(Kevan & Baker, 1983),推测原始的、仅具有花粉的花首次出现的时间还应早于晚侏罗世。另从虻类化石本身的演化程度分析,原始的虻类出现的时间也应早于晚侏罗世。

状口器,不仅用于捕食,也适合于从开放式短筒状的花朵中吸取花蜜。以花粉和花蜜作为取食对象的生活习性在该科中的一些类群中,特别是在 *Empis* 属中,极为普遍,细长的喙管十分有利于从花中吸取花蜜(Chvala, 1994)(图5)。Waters(1989)认为舞虻多样性的增加是与被子植物的出现密切相关的。目前为止,该科的最老化石记录为晚侏罗纪提塘期。

12) 长足虻科 Dolichopodidae
该科中的许多种类发现于花上,以花蜜为食。其最老的化石记录为晚



图 5 *Empus (kritepus) livida* Linne, 1758

显示长的喙管和身体密布细毛(引自 Chvala, 1994)

(Showing slender proboscis and densely covered hairs (After Chvala, 1994))

其它昆虫化石(如长翅目蚊蝎岭科)的古地理分布特征分析的结果表明,劳亚大陆与北美、非洲等大陆分离的最后时限不会早于中侏罗世(任东,1996)。如果假设被子植物是单元起源的,那么我们可以作出下列推测:被子植物的起源时间不能晚于中侏罗世,以后随着泛大陆的解体,被子植物的原始类型扩散到其它大陆。否则就无法解释现今被子植

表 1 喜花虻类的地史分布
(Stratigraphic distribution of flower-loving Brachycera)

| 地质时代 Age | Tabanidae | Stratiomyidae | Athericidae | Vermileonidae | Protapocericidae | Mydidae | Nemestrinidae | Acroceridae | Bombyliidae | Mythicomyiidae | Empididae | Dolichopodidae |
|----------|------------|---------------|-------------|---------------|------------------|---------|---------------|-------------|-------------|----------------|-----------|----------------|
| 第四纪 Q | | | | | | | | | | | | |
| 新第三纪 N | | | | | | | | | | | | |
| 老第三纪 E | | | | | | | | | | | | |
| 白垩纪 K | | | | | | | | | | | | |
| 侏罗纪 J | 提塘期 Tit. | | | | | | | | | | | |
| | 基末利期 Kim. | | | | | | | | | | | |
| | 牛津期 Oxf. | | | | | | | | | | | |
| | 道格世 Dogger | | | | | | | | | | | |
| | 里阿斯世 Lias | | | | | | | | | | | |

物全球广泛分布的格局。

十分有趣的是,这个推测与虻类化石(短角亚目)起源于中侏罗纪的结论是完全一致的(Kovalev, 1985; Grimaldi, 1990)。这就为喜花虻类与显花植物的协同演化又提供了一个绝好的实例。

4 被子植物的起源地点和古生态环境

关于被子植物的起源地点,过去有许多假说,如高纬度起源说、中低纬度起源说等,但是由于最古老、最原始的被子植物至今尚未发现,因此有关被子植物起源地区的问题仍然停留在以白垩纪发现的化石资料为基础的推测之中。特别是中低纬度东南亚起源假说,是根据现代被子植物的地理分布资料得出的。但是,根据地质资料分析(亚洲地质图编图组, 1982),在晚侏罗世,除了中南半岛局部地区具有零星陆相沉积外,东南亚绝大部分地区(包括印度尼西亚, 菲律宾)均为活动类型的海相沉积,而同期整个中国大陆大部以及蒙古和俄罗斯外贝加尔地区都是陆相环境。所以被子植物东南亚起源说从地质资料上看是根据不足的。

现代生物门类的地理分异程度,并不能反映该门类的起源地点(任东, 1996)。但是,在晚侏罗世虻类昆虫爆发性出现时,利用喜花虻类化石的古地理分布资料,无疑对显花植物的起源地区可以进行合理的推测。根据公开报道的资料,晚侏罗世喜花虻类的古地理分布情况如表 2 所示。

从表 2 可知,喜花虻类主要分布于我国东北、哈萨克斯坦和西伯利亚地区,这种分布格局与当时热河昆虫群或热河动物群的分布情况十分接近(王思恩, 1990),这种一致性有两方面的含义:一是说明主要喜花虻类化石的分布区与热河昆虫群是一致的,二是说明显花植物的起源地区与热河昆虫群的分布区也是一致的。这种情况还反映了喜花昆虫与显花植物之间同时发生,共同繁荣,协同演化的关系。

表 2 晚侏罗世重要虻类化石的地理分布
(Geographical distribution of Middle and Late Jurassic main Brachycera)

| 科 family | 属 genus | 种数 species number | 辽宁 Liaoning | 山东 Shandong | 西伯利亚 Siberia | 卡拉套 Karatau | 索伦霍芬 Solnblfen |
|-----------------|-------------------------|----------------------|----------------|----------------|-----------------|----------------|-------------------|
| Tabanidae | <i>Palaeopangonius</i> | 1 | + | | | | |
| | <i>Eopangonius</i> | 1 | + | | | | |
| | <i>Allomyza</i> | 1 | + | | | | |
| Protapioceridae | <i>Protapiocera</i> | 2 | + | | | | |
| Nemestrinidae | <i>Archinemestrus</i> | 1 | | | | + | |
| | <i>Eohirmonoura</i> | 1 | | | | | + |
| | <i>Prohirmonoura</i> | 1 | | | | | + |
| | <i>Pratonemestrus</i> | 6 | - | | | | + |
| | <i>Floruemestrus</i> | 1 | | | | | + |
| | <i>Sironemestrus</i> | 1 | | + | | | |
| Acroceridae | <i>Archocyrtus</i> | 1 | | | | + | |
| Mythiomynidae | <i>Palaeoplatypigus</i> | 1 | | | + | | |
| Vermileonidae | Unnamed material | 1 | | | | + | |

从化石的保存情况来看,我国辽宁北票地区侏罗世义县组中的喜花虻类数量十分丰富,属的比例占世界已知喜花虻类群的 42%,并且许多微结构,如喙、复眼、足、翅脉、生殖器和体毛等都清晰可见,在古昆虫学研究中实属罕见,特别是适于取食花蜜的口器和利于传授花粉的体毛保存十分完好,为化石的生活习性与功能形态分析提供了确凿的证据。因此,我国东北地区不仅是被子植物的起源中心之一,而且也是寻找被子植物化石的最为理想的地区之一。

晚侏罗世热河昆虫群所处的地区,特别是我国冀北辽西地区,处于温带气候条件,地形起伏较大,高山可达 800~2000 m,受燕山运动的影响,形成一系列含煤山间断陷盆地、湖泊沼泽发育,湖泊水面宽阔,其间火山活动十分频繁,仅在义县组沉积时期内,就可区分两期规模很大的火山喷发作用(任东,1995,1997)。以上地质背景为早期喜花虻类的爆发性出现和被子植物的起源和迅速发展,提供了良好的外部条件。

5 结论

1)利用现代生物学资料,对 12 个科的喜花虻类的生活习性进行了分析,并对 3 个科的化石代表进行了功能形态分析,结果表明这些科的虻类具有访花习性,均以花为取食对象,并且适于传粉。

2)晚侏罗世是喜花虻类的大“爆发”时期,已正式报道的有 12 属 29 种虻类。由此确凿说明晚侏罗世显花植物已经存在,并开始分化,至少有二种不同类型的花存在,一种为开放性的花,一种为具有长花管的花。本文结论将被子植物最早出现于早白垩世的认识,至少向前推进了 1 千万年。

3)利用喜花虻类在大“爆发”出现时的古地理分布资料,说明显花植物的起源地区与

热河动物群基本一致,我国东北是被子植物的主要起源中心之一。

参 考 文 献

- 王遵明, 1994 中国经济昆虫志, 第 45 册, 双翅目虻科(二) 北京: 科学出版社 1~7
- 王恩恩, 1990 热河动物群的起源、演化与机制 地质学报, 64(4): 350~360
- 任东, 卢立伍, 郭子光, 姬书安, 1995 北京与邻区侏罗-白垩纪动物群及其他层 北京: 地震出版社 1~222
- 任东, 1996 跨越地质学与昆虫学的彩虹-古昆虫学 科学中国人, 12: 15~16
- 任东, 卢立伍, 姬书安, 1996 燕辽地区晚中生代动物群及其生态和古地理意义 地球学报, 17(增刊): 148~154
- 任东, 郭子光, 卢立伍等, 1997 辽宁西部上侏罗统义县组研究新认识 地质论评, 43(5): 449~459
- 孙革, Dutcher, D. L 1997 迄今世界最早被子植物花序化石的首次发现 古生物学报, 36(2): 135~142
- 亚洲地质图编图组, 1982 亚洲地质, 北京: 地质出版社 1~314
- 李浩敏, 1993 对被子植物起源有关假说的评介, 见: 廖西南主编 古生物学研究的新理论新假说 北京: 科学出版社 181~194
- 李承森, 王宇飞, 李振宇, 傅德志, 1993 中国东北早期被子植物花化石, 科学通报, 38(17): 1588~1590
- 洪友崇, 苗淑娟, 1992 蜜蜂化石和起源问题——兼探讨被子植物的起源地问题 北京自然博物馆研究报告, 51: 1~19
- 钱俊德, 1987 昆虫与植物的关系 北京: 科学出版社 1~227
- 陶晋春, 张川波, 1992 中国早白垩纪被子植物生殖器官 植物分类学报, 30(5): 423~426
- Beck, C B 1976 Origin and early evolution of angiosperms: A perspective In: Beck C B ed Origin and early evolution of angiosperms Columbia Univ Press 1-10
- Brunner, G J 1996 Evidence for the earliest stage of angiosperm pollen evolution: a Paleoequatorial section from Israel In: Taylor D W, Hickey L J ed Flowering plant origin, evolution & phylogeny Chapman & phylogeny Chapman & Hall, 91-115
- Carpenter, F M 1992 Treatise on invertebrate Paleontology Part R Arthropoda 4. Geol Soc Amer Inc and Univ Kansas, 395-445
- Chvala, M 1994. The Etmopteroidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. III Genus Empis Fauna Entomologica Scandinavica Vol 29. E J Brill 1-186
- Colless, D H and D K McAlpine 1991. Dipteral flies In: CSIRO ed. Insects of Australia Melbourne Univ Press 717~786
- Doyle, J A and M J Donoghue 1987 The origin of angiosperms: a cladistic approach In: Friis E M, Chaloupek W G eds The origin of angiosperms and their biological consequences Cambridge Univ Press 17~50
- Doyle, J A and L J Hickey 1976 Pollen and leaves from the Mid-Cretaceous potomac group and their bearing on early evolution of angiosperms In: Beck C B ed Origin and early evolution of angiosperms Columbia Univ Press 139~206
- Evenhuis, N L 1994 Catalogue of the fossil flies of the world (Insecta: Diptera) Leiden: Backhuys Publishers 1-600
- Friis, E M and A Skarby 1982 Scandianthus gen nov, angiosperm flowers of Saxifragalean affinity from the Upper Cretaceous of Southern Sweden Ann Bot, 50: 569-583
- Grimaldi, D 1990 Chapter 9. Diptera. Bull Amer Mus Nat Hist., 195: 164-183
- Hughes, N F 1994 The enigma of angiosperm origins Cambridge Univ Press 1-254
- Kalugina, N S and V G Kovalev 1985 Dipterous insects of Jurassic Siberia Paleontological Institute, Akademia Nauk, Moscow, 1-198
- Kevan, P G 1975 Interrelationships of early terrestrial arthropods and plants. Palaeontology, 18(2): 391-417
- Kevan, P G and H G Baker 1983 Insects as flower visitors and pollinators Ann Rev Entomol, 28: 407-453
- Kovalev, V G 1985 Main aspects in the evolution of diptera Brachycera in the Mesozoic era In: Kotthekar V S ed Systematics of Diptera (Insecta): ecological and morphological principles 56-59
- Mackerras, I M 1954 The classification and distribution of Tabanidae I. general review Aust J Zool, 2: 431-454
- Martin, W A Gierl and H Saedler 1989 Molecular evidence for pre-Cretaceous angiosperm origins Nature, 339: 46-48
- Paramonov, S J 1953 A review of Australian Aptoceridae (Diptera) Aust J Zool, 1: 449-537
- Ren, D 1998 Late Jurassic Brachycera from Northeastern China (Insecta: Diptera) Acta Zootaxonomica Sinica, 23(1): 65-83
- Richards, O W and R G Davies 1977 Insects' general textbook of Entomology (tenth edition) Vol 2. London: Chapman and Hall, 951-1071
- Rohdendorf, B B 1968 New Mesozoic nemestrinids (Diptera, Nemestrinidae) In: Rohdendorf B B ed Jurassic insects of the Karatau Nauka, Moscow, 180-189
- Takhtajan, A 1969 Flowering plant origin and dispersal Edinburgh: Oliver & Boyd, 1-285
- Taylor, D W and L J Hickey 1990 An aptan plant with attached leaves and flowers: implications for angiosperm ori-

- gtu *Science*, 247:702-704
- Taylor, D. W. and L. J. Hickey 1996 Introduction; the challenge of flowering plant history. In: Taylor D. W., Hickey L. J. ed. *Flowering plant origin, evolution & phylogeny*. Chapman & Hall, 1-7
- Waters, S. B. 1989 A Cretaceous dance fly (Diptera: Empididae) from Botswana. *System. Entomol.*, 14:233-241

ORIGIN OF ANGIOSPERMS BASED ON THE FLOWER-LOVING BRACHYCERA FOSSILS

REN Dong

(*National Geological Museum of China, Beijing 100034*)

HONG You-Chong

(*Beijing Natural History Museum, Beijing 100050*)

Abstract

Anthophilous insects played a decisive role in the origin and early evolution of the flowering plants. The fossil Brachycera contain a wider variety of flower visitors, which provide unique material for studying the origin of angiosperms. Although no fossil remains of the earliest angiosperms has been found, the first appearance, especially explosive radiation of anthophilous short-horned flies, undoubtedly indicated the time of the first appearance of the flowering plants and the place of their origin. This work has largely focused on the Late Jurassic Brachycera found from Eastern Eurasia continent, especially from Western Liaoning. Based on the analyses of functional morphology and comparison with modern taxa, all these facts show that the Brachycera were one of the most ancient pollinators of the flowering plants. The present discoveries of anthophilous fossil Brachycera from the Late Jurassic of NE China, Kashkstan and Siberia demonstrate that the flowers were in existence in the Late Jurassic and represented by at least two different types of flowers. The diversity and relatively high level of evolution of these fossil short-horned flies suggest a differentiation of the angiosperms group prior to the Late Jurassic. The east Asian, especially NE China, is one of the original place of the angiosperms.

Key words origin of angiosperms, insecta, brachycera, Late Jurassic, coevolution.