

综述和进展

中国东北中生代时期的传粉昆虫与虫媒植物^{*}

史宗冈¹ 张维婷¹ 高太平¹ 任 东^{1,2,*}

(1. 首都师范大学生命科学学院, 北京 100048;

2. 中国科学院南京地质古生物研究所 现代古生物学和地层学国家重点实验室, 南京 210008)

Pollination and “flower” visits in the Late Mesozoic of northeastern China. SHI Zong-Gang¹, ZHANG Wei-Ting¹, GAO Tai-Ping¹, REN Dong^{1,2,*} (1. College of Life Science, Capital Normal University, Beijing 100048, China; 2. Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing 210008, China)

Abstract Interactions between insects and plants have played an important role in the evolution of both taxa. Evidence that ancient insects consumed pollen, collected pollen – drops or related fluids, or visited the ovuliferous reproductive organs of Mesozoic gymnosperms, has been found in the fossil record. In northeastern China, a high number of diverse, excellently preserved fossil insects and plants have been studied and reported on since the mid 1990’s. For example, two studies of fossil dipterans and mecopterans with long proboscides implicated in the pollination of gymnosperm plants were published in *Science*. In this paper, we review reported fossil insects found in northeastern China from the Late Mesozoic and identify those that were potential pollinators or “flower” visitors. In addition, we also carry out a preliminary survey of coeval fossil plants from the same locations and present potential plant candidates which might have been involved in insect interactions. Further research will be carried out to identify direct evidence of pollination and flower “visits” in these insect and plant fossils.

Key words pollination, insect, Mesozoic, fossil

摘 要 昆虫与植物的相互作用在昆虫与植物协同进化和发展中起着至关重要的作用。化石记录中发现了昆虫取食花粉、授粉滴、访问中生代裸子植物具胚珠的繁殖器官等多方面的昆虫化石证据。20 世纪 90 年代以来,研究和报道了大量来自中国东北地区保存良好的昆虫与植物化石。例如发表于 *Science* 上的 2 篇具有长喙的双翅目和长翅目昆虫化石文章,暗示着它们很可能参与各种裸子植物的授粉。在本篇文章中,作者回顾了已报道的中国东北晚中生代时期的昆虫化石,并把它们与授粉或访“花”相联系。另外,作者对采自同一层位的同时代的植物化石进行了初步研究并介绍了可能涉及到与昆虫相互作用的代表性植物。今后将进一步深入研究,以期在化石中找到昆虫授粉和访花的直接证据。

关键词 授粉,昆虫,中生代,化石

^{*} 资助项目:国家自然科学基金 (No. 40872022), 北京自然科学基金 (5082002), 北京市教育委员会科技计划重点项目 (KZ200910028005), 北京市属高等学校人才强教深化计划高层次人才资助项目 (PHR20090509) 和现代古生物学和地层学国家重点实验室 (中国科学院南京地质古生物研究所) (编号:103109)。

^{**} 通讯作者, E-mail: rendong@mail.cnu.edu.cn

收稿日期:2010-04-26, 修回日期:2010-06-02

授粉的一个关键作用就是使植物完成受精和繁殖,进而导致植物基因的多样性。在被子植物中,通过授粉过程,来自雄蕊雄配子的花粉被转移到柱头上,柱头是心皮上接受花粉的部位,在心皮内包含有雌配子。而在裸子植物中,花粉直接被施加到胚珠上,胚珠上接受花粉的部位称作珠孔。

虽然一些授粉过程借助于风和水,但大多数异花授粉植物靠动物授粉。所谓动物授粉就是授粉动物从雄蕊上携带花粉将其转移到心皮或雌蕊的授粉处。大部分授粉动物是昆虫。昆虫授粉即虫媒,经常发生在提供花蜜、花粉等“报酬”的植物上。虫媒植物一般花大而艳,芬芳味强以引诱昆虫。根据野外观察,作者发现授粉昆虫种类很多,包括蜜蜂、无刺蜂、大黄蜂、黄蜂、叶蜂(膜翅目);甲虫(鞘翅目);蛾和蝴蝶(鳞翅目);蓟马(缨翅目);丝蚁(纺足目);竹节虫(竹节虫目)和蝇(双翅目)等,它们经常应用于农业和园艺。

有些昆虫也会为了授粉以外的其他目的而访花。它们可能以花为食,例如纺织娘,脩螽亚科(直翅目),它们取食种类各异的花,但是Zaprochilinae亚科只取食花蜜和花粉。还有一些昆虫例如舞虻(舞虻科)和粪蝇把花作为集结点,埋伏在花上以捕捉其他访花和授粉昆虫。非洲螳螂 *Pseudocreobotra* 的若虫在色彩和形状上模仿花以掩护自己。蜂蝇(眼蝇科)访花是为了把卵产在花丛中的蜜蜂和黄蜂身上。少数蝇将卵产在花上为了幼虫可以取食花、果实或种子。

1 被子植物——“真正”花的起源

采自我国东北约 1.3 亿年前的两株化石植物——辽宁古果 *Archaeofructus liaoningensis* 和中华古果 *Archaeofructus sinensis* 被国际古生物学界认为是迄今最早的被子显花植物^[1,2]。这些古老的花在形态上非常原始和简单,与现生的花不同,主要表现在携带着花粉的成对雄蕊与位于同一枝条的心皮相分离;没有花瓣;中华古果含有种子的蓇葖果在枝尖丛聚。古果植物很可

能是水生植物,草本植物特性明显即具有长且细的茎,需要水的浮力支持。

Leng 和 Friis^[3] 根据一块采自同一地点的果序化石描述了另一株具有较进化特征的被子植物——十字中华果 *Sinocarpus decussates*。这株植物在果实期变为化石标本,化石上可见果实以对生的方式着生在长且细的茎上。果实由 4 个部分愈合的心皮组成^[4]。

Hill 描述了采自伦敦南部采石场约 1.3 亿年前的化石标本 *Bevhalstia pebja* Hill, 1996^[5]。*Bevhalstia pebja* Hill, 1996 可能为小型的水生植物^[6]。科学家们还发现了采自澳大利亚约 1.2 亿年前类似于 *Bevhalstia* 的化石标本,这块化石上有含有种子的果实。这两株显花植物都很简单原始,并没有真正的花瓣。Friis 报导了一株发现于瑞典晚白垩世(约 8 000 万年前)时期的花 *Silvianthemum suecicum* Friis, 1990^[6]。偶然的机会使这些花被烧毁并以木炭残渣的形式保存下来。这些花的化石很小,必须用高分辨率的显微镜观察它们。多数人可能并不认为这些远古的花是真正的花,因为它们没有现生花的颜色和形状,更没有色彩夺目的花瓣。通常我们认为真正的花瓣到 9 000 万年至 1 亿年前之间才进化出现。大量的具有花瓣的花出现在大约 7 000 万年前的化石记录中。

2 授粉昆虫与植物进化的模式

显花植物间的动物授粉演化及由此引起的晚白垩世时期(9 960 万年 – 6 550 万年前)被子植物和主要授粉类群的协同进化和多样化,是进化生物学的经典故事^[7]。授粉昆虫,特别是蝇、甲虫、蛾和蜜蜂被认为对被子植物辐射和多样性起主要作用。相对地,显花植物也为鞘翅目(约 35 万种)、鳞翅目(约 18 万种)、双翅目(约 13.4 万种)和膜翅目(约 12 万种)的繁盛及多样性做出贡献,而这 4 个目的昆虫恰巧是昆虫纲中多样性最为丰富的 4 个目。由此也暗示,生活在中生代(2.51 亿年 – 6 550 万年前)的裸子植物绝大部分是风媒植物,而虫媒为被子植物提供了极大的进化优势,使种子植

物中的非被子植物在白垩纪中期开始失去竞争优势,逐渐衰退。

然而, Ren 等(2009)在 *Science* 上发表了一篇文章,对此提出质疑,并提出了一个更为复杂的植物与昆虫协同进化的生态学假说。该假说认为,中生代中期蝎蛉类群的存在暗示着蝎蛉以虹吸式的喙取食裸子植物的传粉滴,很可能从事授粉,而且,昆虫与裸子植物之间的这种协同进化比与其相似的独立取食花蜜的蝇、蛾、蜜蜂在被子植物上的协同进化出现的年代早很多^[8]。

Olerton 和 Coulthard 充分肯定了这一发现的重要性,认为:“这可能是所知植物——授粉昆虫间协同进化的最早例子。任东等提出的证据很有说服力,如果他们是对的,将改变我们对早期昆虫授粉生态和进化的认识。”该研究所描述的蝎蛉很可能只是更大的访花昆虫类群中的一部分。中生代的生物比以前所了解的更加繁盛和复杂。该结果为“遗失世界”里生物协同进化的研究拉开序幕,而现今这些生物的多样化已明显减少甚至绝灭^[9]。

3 中国东北可能授粉或访“花”的化石昆虫

正如 Labandeira 等^[10]和 Krassilov 等^[11]所概述的那样,化石记录中发现了各种昆虫化石证据,例如昆虫肠内物质中具有花粉,昆虫口器或身体上具有花粉,昆虫具虹吸式的长喙,虫体柔毛显著以及被昆虫幼虫或成虫破坏的具胚珠的植物繁殖器等,都证明了昆虫在中生代时期取食花粉、授粉滴、访问裸子植物具胚珠的繁殖器官。在中生代化石中,昆虫纲中的 9 个目可能涉及授粉或访“花”,它们是:双翅目、长翅目、鞘翅目、异翅目、膜翅目、鳞翅目、直翅目、竹节虫、纺足目。目前为止,除了纺足目,其他 8 个目的昆虫化石在中国东北都有发现。现分述如下:

3.1 双翅目

在双翅目短角亚目中,一些位于基部的主要进化分支在早侏罗世到白垩纪中期出现,其

中一些类群具有长的、管状的喙用于取食液体食物^[12,13]。Labandeira 等^[10]提供的多重证据显示虽然一些类群是吸血性的^[14],但这些类群取食的最低限度是花蜜,很可能参与各种裸子植物的授粉。这些证据包括:(1)喙具长管状但非针刺的结构;(2)翅的形状:纵脉在翅缘远端向上弯曲,表明这些类群特别是网翅虻科(Nemestrinidae)有空中悬浮飞行的能力;(3)身体柔毛显著;(4)复眼在背面聚合,为接眼式;(5)在一些种的头部发现像是 *Classopollis* 这类可能为虫媒花的花粉;(6)它们的现生后代具虫媒生活习性^[13,15~20]。我国东北可能涉及授粉或访“花”的双翅目代表性化石是:美丽花网翅虻 *Florinemestrius pulcherrimus* Ren, 1998 (图 1)、侏罗原网翅虻 *Protonemestrius jurassicus* Ren, 1998 (图 2) 和巨型原棘虻 *Protapiocera megista* Ren, 1998 (图 3)^[12]。



图 1 美丽花网翅虻

Florinemestrius pulcherrimus Ren, 1998



图 2 侏罗原网翅虻

Protonemestrius jurassicus Ren, 1998



图3 巨型原棘虻
Protapiocera megista Ren, 1998



图5 珍妮拟蝎蛉 *Pseudopolycentropus janeannae* Ren, Shih & Labandeira, 2009

3.2 长翅目

长翅目的基干类群小蝎蛉科喙短,下唇须末端膨大,使人联想到双翅目的唇瓣^[1]。中侏罗世到早白垩世时期长翅目类群中有3个科: Mesopsychidae^[8], Pseudopolycentropidae^[8,14,22]和 Aneuretopsychidae^[8,23],它们的喙长达3~14 mm,腹面尖端有成对的类似于唇瓣的小垫或大裂片,与现生种的口器基本结构不同。我国东北可能涉及授粉或访“花”的长翅目代表性化石是:和格氏丽中生蝎蛉 *Lichnomesopsyche glorie* Ren, Labandeira & Shih, 2009 (图4)、*Vitimopsyche kozlovi* Ren, Labandeira & Shih, 2009、珍妮拟蝎蛉 *Pseudopolycentropus janeannae* Ren, Shih & Labandeira, 2009 (图5)和辽宁热河蝎蛉 *Jeholopsyche liaoningensis* Ren, Shih & Labandeira, 2009 (图6)^[8]。



图4 和格氏丽中生蝎蛉 *Lichnomesopsyche glorie* Ren, Labandeira & Shih, 2009

3.3 直翅目

现生的蝗虫和纺织娘是植食性的,它们中



图6 辽宁热河蝎蛉
Jeholopsyche liaoningensis
Ren, Shih & Labandeira, 2009

的一些类群取食花粉、花蜜或授粉。中生代的螽斯多样,包括取食花粉的类群,例如哈格鸣螽科,因为在原鸣螽亚科某些种的肠内已经发现了明显的新鲜花粉^[4]。来自哈萨克斯坦卡拉套晚侏罗世的类群 *Aboilus amplus* Gorochov, 1995^[5]也作为证据显示了手鳞树的花粉器官被从外部取食的大型昆虫取食。我国东北可能涉及授粉或访“花”的直翅目代表性化石珍宝是:角状阿博鸣螽 *Aboilus cornutus* Li, Ren & Wang, 2007 (图7)^[6]。

3.4 竹节虫目

在化石竹节虫(竹节虫目)的肠内物质中也发现了花粉。采自克拉套和哈萨克斯坦晚侏罗世的竹节虫 *Phasmomimoides minutus* Gorochov, 2000^[7]被报道在其肠内有大量新鲜的克拉梭粉属花粉^[8]。我国东北可能涉及授



图7 角状阿博鸣螽 *Aboilus cornutus*
Li, Ren & Wang, 2007

粉或访“花”的竹节虫目代表性化石是: 奇异神螈 *Hagiphasma paradox* Ren, 1997 (图8) 和巨大奇螈 *Aethephasma megista* Ren, 1997^[29]。



图8 奇异神螈 *Hagiphasma paradox* Ren, 1997

3.5 鞘翅目

尽管在被子植物出现之前的沉积层中发现的甲虫其肠内物质中没有花粉,但是在本内苏铁球果,苏铁类和松柏类繁殖器上都发现了独特的类似于甲虫破坏过的痕迹,这为甲虫和裸子植物的相互作用提供了重要证据^[30-32]。我国东北可能涉及授粉或访“花”的鞘翅目代表性化石珍宝是: 奇异细腿花蚤 *Mirimordella gracilicruralis* Liu, Lu & Ren, 2007^[33] (图9)、小头精致花蚤 *Bellimordella capitulifera* Liu, Zhao & Ren, 2008^[34]、阔胸短鼻象甲 *Brenthorrhinoides latipeteris* Liu, Ren & Tan, 2006^[35]、*Abrocar brachyrorhinos* Liu & Ren, 2006^[36]、刘氏小原枪象 *Microprobelus liuae* Liu, Ren & Shih, 2006^[37] (图10) 和直缘漠金龟

Cretoglaresis orthochilus Bai, Krell & Ren, 2010^[38] (图11)。



图9 奇异细腿花蚤 *Mirimordella gracilicruralis*
Liu, Lu & Ren, 2007



图10 刘氏小原枪象 *Microprobelus liuae*
Liu, Ren & Shih, 2006



图11 直缘漠金龟 *Cretoglaresis orthochilus*
Bai, Krell & Ren, 2010

3.6 异翅目

现生的花蝽通常生活在花上,取食卵和小的节肢动物^[39]。在我国晚侏罗世时期,蕨目、茨康目、本内苏铁目、银杏目和针叶目在裸子植

物森林中占统治地位,而早期的被子植物在那时才刚刚出现^[60]。迄今为止,大量的晚侏罗世时期的蚜虫化石在我国被发现^[61~46]。因此作者推测这些花蝽可能生活在裸子植物上取食蚜虫和其他小昆虫。我国东北可能涉及授粉或访“花”的异翅目代表性化石是:华美古花蝽 *Vetanthocoris decorus* Yao, Cai & Ren, 2006 (图 12)、凶领古花蝽 *Collivetanthocoris rapax* Yao, Cai & Ren, 2006、光丝角花蝽 *Byssoidecerus levigata* Yao, Cai & Ren, 2006 (图 13)、毛弯尾花蝽 *Curvicaudus ciliates* Yao, Cai & Ren, 2006、秘粗角花蝽 *Crassicerus furtivus* Yao, Cai & Ren, 2006 和秀点胸花蝽 *Pustulithoracalis gloriosus* Yao, Cai & Ren, 2006^[67]。



图 12 华美古花蝽 *Vetanthocoris decorus*
Yao, Cai & Ren, 2006



图 13 光丝角花蝽 *Byssoidecerus levigata*
Yao, Cai & Ren, 2006

3.7 膜翅目

在现代生态系统中,长节蜂科(叶蜂)是松科花粉的主要取食者^[68]。在中生代长节蜂的

内脏中研究人员发现了一些裸子植物包括手鳞类群、本内苏铁类群、马尾松的花粉和被子植物的花粉^[1,24,49,50]。寄生蜂在取食手鳞树、苏铁树目、买麻藤目、甚至潘托克西尔科、凯顿尼亚科的花粉滴方面起主要作用,其取食方式基本与现生类群取食买麻藤属^[51],麻黄属^[52,53]特别是被子植物^[54]的方式相同。化石中膜翅目昆虫取食花粉的证据还不充分,这些推论主要根据膜翅目后代类群的个体生态学得出。我国东北可能涉及授粉或访“花”的膜翅目代表性化石是:东方似花长节蜂 *Anthoxyela orientalis* Gao & Ren, 2008 (图 14)^[51]、泰比古老长腹细蜂 *Archaeoepelcinus tebbi* Shih, Liu & Ren, 2009 (图 15)^[61]、道虎沟中国长腹细蜂 *Cathayepelcinus daohugouensis* Shih, Liu & Ren, 2009^[61]、可敬首师大长腹细蜂 *Shoushida regilla* Liu, Shih & Ren, 2009 (图 16)^[67] 和黄氏早长腹细蜂 *Eopelecinus huangi* Liu, Shih & Ren, 2010^[68]。



图 14 东方似花长节蜂 *Anthoxyela orientalis* Gao & Ren, 2008

3.8 鳞翅目

关于鳞翅目口器的化石资料相当稀少,根据现生类群提供的间接证据,鳞翅目中的基干类群在侏罗纪到早白垩世时期可能已经涉及取食孢粉、花蜜、种子。早期的鳞翅目昆虫包括蛾类在内几乎为专一的植食性昆虫,这些蛾包括那些具有相对短小的虹吸式喙的类群,它们的现生后代都取食花粉或花蜜^[59~61]。原始鳞翅目化石标本已经在我国东北部被发现,目前正在研究。这些古鳞翅类的化石珍宝将在研究论



图 15 泰比古老长腹细蜂 *Archaeopelecinus tebbi* Shih, Liu & Ren, 2009



图 16 可敬首师大长腹细蜂 *Shoushida regilla* Liu, Shih & Ren, 2009

文发表后展示出来。

4 我国东北可能与授粉或访“花”有关的植物化石

我国东北地区发现了中侏罗世到早白垩世时期丰富多样的植物化石。例如苔藓目(藓类和苔类)、石松目、木贼目、蕨目(蕨类植物)、种子蕨、本内苏铁目(苏铁类和拟苏铁目)、茨康目、银杏目(银杏)、针叶目(松柏类,包括松科、柏科、落羽松科、罗汉松科)、买麻藤目和被子植物等。很显然,这个地区拥有茂盛的植被,是一个充满生机的生态系统。孙革等编写的《辽西早期被子植物及伴生植物群》很好的阐述了义县组植物化石^[62]。作者对植物化石进行了初步研究认为以下我国东北某些植物化石可能涉及授粉或访“花”。

4.1 种子蕨植物门

它们一般被称为种子蕨类。种子蕨植物门的主要特点是:种子着生在生殖叶上;叶一般以轮生的方式着生在茎上;叶的形状很难与蕨类植物相区分;有些长的很高大像树蕨类,但也有一些长的矮小。种子蕨植物门最早出现在晚泥盆世,在石炭纪和二叠纪繁盛,到晚二叠世开始衰落,可能在晚白垩世灭绝。它们生长在潮湿的地区。在中国东北的化石中很少发现种子蕨类。种子蕨植物门化石代表种见图 17。



图 17 *Sphenopteris* sp.

4.2 本内苏铁目

本内苏铁目是苏铁门的一个目,一般被称为苏铁类或拟苏铁目。这些裸子植物一般矮小,常绿,木质;复叶大,羽毛状,革质,着生在茎的顶部;幼叶卷曲像握紧的拳头。苏铁类雌雄繁殖器官为球果或球果结构,着生在茎的顶端。一般花粉来自一株植物,种子球果生长在另一株植物上。拟苏铁目与苏铁类相关。它们有像花一样的繁殖器官。苏铁门出现于晚石炭世,在二叠纪繁盛,在晚三叠世到早白垩世达到顶峰。现今世界上仅存活有 10 属,例如著名的苏铁,它们分布于热带和亚热带地区。在中国东北发现大量苏铁类和拟苏铁目化石。本内苏铁目化石代表种见图 18、19。

4.3 茨康目和银杏目

茨康目和银杏目是银杏门的 2 个目。雌雄异株。雄性繁殖器像“花苞”,雌性繁殖器位于枝的末端,有 2 个胚珠,但只有 1 个会发育成种子。银杏门出现于二叠纪,在侏罗纪到早白垩世达到顶峰,当时银杏树分布于世界各地,主要

图 18 *Tyrmia* sp.图 20 茨康目, *Solenites* sp.图 19 *Williamsonia* sp.图 21 茨康目, *Leptostrobus* sp.

生活在热带和亚热带地区,是那个年代煤层的主要来源。银杏门到早白垩世开始衰退,现今,仅有 1 属 1 种 (*Ginkgo biloba*) 存活在气候温和的地区。当它首次在中国寺庙的庭院中发现时,被称为活化石。现生银杏叶(图 23)简单,扇形,叶脉也为扇形。但是古代银杏叶与现在的不同:它们为掌形,有 4~7 个缺口。现生银杏树的幼叶仍然可见缺口,是历史演化的遗迹。银杏叶可用作中药。另一个目为茨康目,发现于三叠纪到早白垩世。茨康目的叶子细线形或舌形,在基部会聚成一束,着生在短枝上。茨康目和银杏目在中国东北化石中出现的数量较少。茨康目和银杏目的化石代表种见图 20~22。

4.4 松柏门

松柏门包括科达纲和松柏纲。科达树高大细长,树冠有枝叶。叶宽,带形。科达树在晚石炭世丰富,二叠纪时期繁盛。但是,三叠纪之后科达纲灭绝。松柏纲植物包括松柏类如松树、

图 22 *Ginkgoites* sp. 叶和果实

柏树、落羽松、罗汉松。松柏纲有许多枝条和小的单叶,是进化的裸子植物。它们大多为高大木质茎的常绿树,只有少数是灌木丛。大多数松柏门的植物为雌雄同株,只有少数例外为雌雄异株。种子着生于球果上,球果依物种不同而不同。松柏纲植物出现于早石炭世,在早二叠世蔓延到整个北半球,到中生代和新生代,它们已成为最繁盛的裸子植物。现今,它们仍然广泛分布在平原和不同海拔的山区形成常绿



图 23 现生银杏树叶和果实



图 26 松柏球果

针叶林。美国西北部红杉林中雄伟的红杉树是世界上最古老最高的树。它们证明了针叶树具有极好的耐受性、适应性和强度得以生存、成长、繁盛数千年。中国东北有丰富的松柏植物化石。松柏门化石代表种见图 24 ~ 26。

度轮生。叶位于节点的基部,一般对生。雌性类似于花的器官位于枝的顶端。种子长,卵圆形。它们生长在热带气候下。现今的麻黄属植物被用作中药。在中国东北很少发现买麻藤目植物化石。买麻藤目化石代表种见图 27、28。

图 24 *Elatocladus* sp.图 27 *Ephedrites* sp.

图 25 松柏树叶和球果

图 28 *Ephedrites* sp. 的种子

4.5 买麻藤目

买麻藤目是买麻藤门的一个目。茎和枝有节点和分节。枝条和叶长在节点上,节点轻微膨胀。枝条在茎节点上对生或以 $30 \sim 60^\circ$ 的角

4.6 被子植物

最近的研究结果表明最早的被子植物(维管显花植物,种子位于子房内)大约出现于晚侏罗世或早白垩世(1.3 亿年前)。义县组的化

石植物辽宁古果(图 29)和中华古果(图 30)是最古老的两株被子显花植物,这个观点目前已被广泛接受。Leng 和 Friis^[6]描述了另一株采自相同地点具有较进化特征的被子植物十字中华果。这些发现将被子植物出现的最早时间推前了大约 1 500 万年。



图 29 辽宁古果 *Archaeofructus liaoningensis*

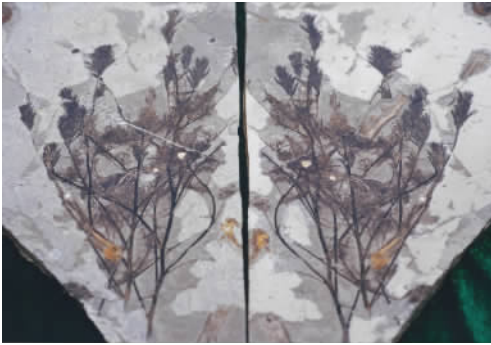


图 30 中华古果 *Archaeofructus sinensis*

5 我国东北中生代时期的传粉昆虫与虫媒植物的关系

在我国东北地区中生代中晚期大量存在的传粉昆虫化石表明:当时的传粉昆虫不仅种类多而且口器类型也多种多样,说明传粉昆虫与虫媒植物相互作用的关系已开始分化。生活在侏罗世九龙山组的具有细长虹吸式口器的长翅目昆虫种类可能取食当时的虫媒植物(主要为种子蕨、松柏纲、苏铁纲、本内苏铁纲和尼藤纲等类群)的传粉滴,同时起到了传粉的作用。表明在距今 1 亿 6 千万年的侏罗世时期传粉昆虫与当时的虫媒裸子植物之间存在着一种新

的传粉模式。具有正常咀嚼式口器的昆虫可能取食当时的已灭绝的裸子植物的孢子球穗中的孢子。而生活在早白垩世义县组具有细长虹吸式口器的虻类昆虫种类可能取食当时的虫媒被子植物,证实了被子植物在中国东北早白垩世的热河生物群中已经存在。随着白垩纪以来被子植物的大发生,昆虫传粉类群和传粉方式也发生了转变,由此产生了现代丰富多彩的昆虫传粉模式。

进一步开展中国东北地区中生代中晚期传粉昆虫化石的研究,将为一些重要传粉昆虫类群的起源、早期演化和一些关键特征性状极性的确定提供直接的证据,不仅为探索传粉昆虫演化的原因和模式,以及当今全球传粉昆虫生物地理格局和区系的形成等方面有着重要的理论意义,而且在探索虫媒植物和有花植物(被子植物)的起源及昆虫与植物的协同演化关系方面 also 具有重要的意义。

参 考 文 献

- 1 Sun G. , Dilcher D. L. , Zheng S. L. , *et al.* In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from northeast China. *Science*, 1998, **282**: 1 692 ~ 1 695.
- 2 Sun G. , Ji Q. , Dilcher D. L. , *et al.* *Archaeofructaceae*, a new basal angiosperm family. *Science*, 2002, **296**: 899 ~ 904.
- 3 Leng Q. , Friis E. M. *Sinocarpus decussatus* gen. et sp. nov. , a new angiosperm with basally synocarpous fruits from the Yixian Formation of Northeast China. *Plant Systematics and Evolution*, 2003, **241** (1/2): 7 ~ 88.
- 4 Zhang M. M. , Chen P. J. , Wang Y. Q. , *et al.* *Jehol Biota*. Shanghai: Shanghai Science and Technology Publisher, 2003. 208.
- 5 Hill C. R. A plant with flower-like organs from the Wealden of the Weald (Lower Cretaceous), southern England. *Cretaceous Research*, 1996, **17** (1): 27 ~ 38.
- 6 Friis E. M. *Silvianthemum suecicum* gen. et sp. nov. , a new saxifragalean flower from the Late Cretaceous of Sweden. *Biologiske Skrifter, Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab*, 1990, **36**: 1 ~ 35.
- 7 Proctor M. , Yeo P. , Lack A. *The Natural History of Pollination*. Timber Press, Portland, OR, USA, 1996. 479.
- 8 Ren D. , Labandeira C. C. , Santiago-Blay J. A. , *et al.* A probable pollination mode before angiosperms: eurasian,

- long-proboscid scorpionflies. *Science*, 2009, **326**: 840 ~ 847.
- 9 Ollerton J. , Coulthard E. Evolution of animal pollination. *Science*, 2009, **326**: 808 ~ 809.
 - 10 Labandeira C. C. , Kvaček J. , Mostovski M. B. Pollination drops, pollen, and insect pollination of Mesozoic gymnosperms. *Taxon*, 2007, **56**(3): 663 ~ 695.
 - 11 Krassilov V. A. , Rasnitsyn A. P. , Afonin S. A. Pollen eaters and pollen morphology: co-evolution through the Permian and Mesozoic. *African Invertebrates*, 2007, **48**: 3 ~ 11.
 - 12 Ren D. Flower-associated Brachycera flies as fossil evidence for Jurassic angiosperm origins. *Science*, 1998, **280**: 85 ~ 88.
 - 13 Labandeira C. C. Fossil history and evolutionary ecology of Diptera and their associations with plants. In: Yeates D. K. , Wiegmann B. M. (eds.). *The Evolutionary Biology of Flies*. Columbia Univ. Press, New York. 2005. 217 ~ 272.
 - 14 Grimaldi D. , Engel M. S. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 2005.
 - 15 Kneipert F. W. Blood-feeding and nectar-feeding in adult Tabanidae (Diptera). *Oecologia*, 1980, **46**: 125 ~ 129.
 - 16 Mostovski M. B. A revision of the nemestrinid flies (Diptera, Nemestrinidae) described by Rohdendorf, and a description of new taxa of the Nemestrinidae from the Upper Jurassic of Kazakhstan. *J. Paleontol.* , 1998, **32**: 369 ~ 375.
 - 17 Zaitzev V. F. Emergence and evolution of anthophily in Diptera. In: Ismay J. S. (ed.). *Abstracts Volume, Fourth International Congress of Dipterology*. The Congress, Oxford, 1998. 154 ~ 155.
 - 18 Goldblatt P. , Manning J. C. The long-proboscid fly pollination system in southern Africa. *Ann. Missouri Bot. Gard.* , 2000, **87**: 146 ~ 170.
 - 19 Labandeira C. C. The paleobiology of pollination and its precursors. *Paleontol. Soc. Pap.* , 2000, **6**: 233 ~ 269.
 - 20 Downes W. L. , Dahlem G. A. Keys to the evolution of the Diptera: role of Homoptera. *Environ. Entomol.* , 1987, **16**: 847 ~ 854.
 - 21 Hoyt C. P. The evolution of the mouth parts of adult Diptera. *Microentomology*, 1952, **17**: 61 ~ 125.
 - 22 Novokshonov V. G. Some Mesozoic scorpionflies (Insecta: Panorpida = Mecoptera) of the families Mesopsychidae, Pseudopolycentropodidae, Bittacidae, and Permochoristidae. *J. Paleontol.* , 1997, **31**: 65 ~ 71.
 - 23 Rasnitsyn A. P. , Kozlov M. V. A new group of fossil insects: scorpions (sic) with cicad and butterfly adaptations. *Trans. U. S. S. R. Acad. Sci. , Earth Sci.* , 1991, **310**: 233 ~ 236.
 - 24 Krassilov V. A. *Angiosperm Origins*. Pensoft Publishers, Sofia, 1997. 270.
 - 25 Gorochov A. V. System and evolution of orthopteroid order Ensifera (Orthoptera). *Transactions of Zoological Institute, Russian Academy of Science, St. Petersburg*, 1995, **260**: 224.
 - 26 李连梅, 任东, 王宗花. 中生代晚期原哈格鸣螽化石新发现(直翅目, 原哈格鸣螽科, 阿博鸣螽亚科). *动物分类学报*, 2007, **32**(2): 412 ~ 422.
 - 27 Gorochov A. V. Phasmomimidae: are they Orthoptera or Phasmatoptera? *Paleontol. Zhurnal*, 2000, **3**: 67 ~ 72.
 - 28 Krassilov V. A. , Rasnitsyn A. P. Plant remains from the guts of fossil insects: Evolutionary and paleoecological inferences. In: Vršanský P. (ed.). *Proceedings of the First Palaeontomological Conference*. Moscow, 1998. AMBA Projects; Bratislava. 1999. 65 ~ 72.
 - 29 Ren D. First record of fossil stick-insects from China with analyses of some paleobiological features (Phasmatodea: Hagiphasmatidae fam. nov.). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 1997, **22**(3): 268 ~ 281.
 - 30 Crowson R. H. *Biology of the Coleoptera*. Academic Press, New York, 1981.
 - 31 Falder A. B. , Rothwell G. W. , Mapes G. , et al. *Pityostrobus milleri* sp. nov. , a pinaceous cone from the Lower Cretaceous (Aptian) of southwestern Russia. *Rev. Palaeobot. Palynol.* , 1998, **103**: 253 ~ 261.
 - 32 Klavins S. D. , Kellogg D. W. , Krings M. , et al. Coprolites in a Middle Triassic cycad pollen cone: evidence for insect pollination in early cycads? *Evol. Ecol. Res.* , 2005, **7**: 479 ~ 488.
 - 33 Liu M. , Lu W. H. , Ren D. A new fossil mordellid (Coleoptera: Tenebrionoidea: Mordellidae) from the Yixian Formation of western Liaoning Province, China. *Zootaxa*, 2007, **1 415**: 49 ~ 56.
 - 34 Liu M. , Zhao Y. Y. , Ren D. Discovery of three new mordellids (Coleoptera, Tenebrionoidea) from the Yixian Formation of western Liaoning, China. *Cretaceous Research*, 2008, **29**: 445 ~ 450.
 - 35 Liu M. , Ren D. , Tan J. J. New fossil weevils (Coleoptera, Curculionoidea, Nemonychidae) from the Jehol Biota of western Liaoning, China. *Annales Zoologici (Warszawa)*, 2006, **56**(4): 605 ~ 612.
 - 36 Liu M. , Ren D. First fossil Eccoptarthridae (Coleoptera: Curculionoidea) from the Mesozoic of China. *Zootaxa*, 2006, **1 176**: 59 ~ 68.

- 37 Liu M. , Ren D. , Shih C. K. A new fossil weevil (Coleoptera, Curculionoidea, Belidae) from the Yixian Formation of western Liaoning, China. *Progress in Natural Science*, 2006, **16**(8): 102 ~ 105.
- 38 Bai M. , Krell F. T. , Ren D. , *et al.* A new, well-preserved species of Glaresidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) from the Jehol Biota of China. *Acta Geologica Sinica* (English Edition), 2010 (In Press).
- 39 彩万志, 庞雄飞, 花保祯, 等. 普通昆虫学. 北京: 中国农业大学出版社, 2001. 503.
- 40 Sun G. , Zheng S. L. , Dilcher D. L. , *et al.* Early angiosperms and their associated plants from western Liaoning, China. Shanghai Scientific and Technological Education Publishing House, Shanghai, China, 2001.
- 41 林启彬. 浙皖中生代昆虫化石. 南京地质古生物研究所. 浙皖中生代火山沉积岩地层的划分及对比. 北京: 科学出版社, 1980. 211 ~ 234.
- 42 林启彬. 白垩纪 *Penaphis* 属(同翅目, 斑蚜科)及协同进化关系. 古生物学报, 1995, **34**: 194 ~ 204.
- 43 洪友崇, 王文利. 莱阳组昆虫化石. 山东省地质矿产局区调队, 山东莱阳盆地地层古生物. 北京: 地质出版社. 1990. 89 ~ 105.
- 44 任东, 卢立伍, 郭子光, 等. 北京与邻区侏罗——白垩纪动物群及其地层. 北京: 地震出版社. 1995. 222.
- 45 洪友崇. 中国蚜虫化石的总结、分类修正与新化石名录汇成. 北京地质, 1998, **10**: 9 ~ 18.
- 46 洪友崇. 中国蚜虫化石(昆虫纲)的研究现状和问题(II). 北京地质, 1999, **11**: 1 ~ 10.
- 47 Yao Y. Z. , Cai W. Z. , Ren D. Fossil flower bugs (Heteroptera: Cimicomorpha: Cimicoidea) from the Late Jurassic of Northeast China, including a new family, Vetanthocoridae. *Zootaxa*, 2006, **1 360**: 1 ~ 40.
- 48 Burdick D. J. A taxonomic and biological study of the genus *Xyela* Dalman in North America. *Univ. Calif. Publ. Entomol.* , 1961, **17**: 281 ~ 353.
- 49 Krassilov V. A. , Rasnitsyn A. P. A unique find: pollen in the intestine of Early Cretaceous sawflies. *J. Paleontol.* 1983, **4**: 80 ~ 95.
- 50 Caldas E. B. , Martins-Neto R. G. , Lima Filho F. P. *Afropollis* sp. (polém) no trato intestinal de vespa (Hymenoptera: Apocrita: Xyelidae), no Cretáceo da Bacia do Araripe. *Atas Simp. Geol. Nordeste*, 1989, 195 ~ 196.
- 51 Kato M. , Inoue T. , Nagamitsu T. Pollination biology of *Gnetum* (Gnetaceae) in a lowland mixed dipterocarp forest in Sarawak. *Amer. J. Bot.* , 1995, **82**: 862 ~ 868.
- 52 Bino R. J. , Dafni A. , Meeuse A. D. J. Entomophily in the dioecious gymnosperm *Ephedra aphylla* Fork. (= *E. alte* C. A. Mey.) , with some notes on *E. campylopoda* C. A. Mey. I. *Proc. Kon. Neder. Akad. Wetensch. , Ser. C. , Biol. Med. Sci.* , 1984, **87**: 1 ~ 13.
- 53 Bino R. J. , Devente N. , Meeuse A. D. J. Entomophily in the dioecious gymnosperm *Ephedra aphylla* Forsk. (= *E. alte* C. A. Mey.) with some notes on *E. campylopoda* C. A. Mey. II. Pollination droplets, nectaries, and nectarial secretion in *Ephedra*. *Proc. Kon. Neder. Akad. Wetensch. , Ser. C. , Biol. Med. Sci.* , 1984, **87**: 15 ~ 24.
- 54 Jervis M. A. , Kidd N. A. C. , Fitton M. G. , *et al.* Flower-visiting by hymenopteran parasitoids. *Journal of Natural History*, 1993, **27**: 67 ~ 105.
- 55 Gao T. P. , Ren D. Description of a new fossil *Anthoxyela* species (Hymenoptera, Xyelidae) from Yixian Formation of northeast China. *Zootaxa*, 2008, **1 842**: 56 ~ 62.
- 56 Shih C. K. , Liu C. X. , Ren D. The earliest fossil record of Pelecinid wasps (Insecta: Hymenoptera: Proctotrupoidea: Pelecinidae) from Inner Mongolia, China. *Entomological Society of America*, 2009, **102**(1): 20 ~ 38.
- 57 Liu C. X. , Shih C. K. , Ren D. The earliest fossil record of the wasp subfamily Pelecininae (Hymenoptera: Proctotrupoidea: Pelecinidae) from the Yixian Formation of China. *Zootaxa*, 2009, **2 080**: 47 ~ 54.
- 58 Liu C. X. , Gao T. P. , Shih C. K. , *et al.* New Pelecinid wasps (Hymenoptera: Proctotrupoidea: Pelecinidae) from the Yixian Formation of western Liaoning, China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 2010 (in press).
- 59 Downes J. A. A nepticulid moth feeding at the leaf-nectaries of poplar. *Can. Entomol.* , 1968, **100**: 1 078 ~ 1 079.
- 60 Brantjes N. B. M. , Leemans J. A. A. M. *Silene otites* (Caryophyllaceae) pollinated by nocturnal Lepidoptera and mosquitoes. *Acta Bot. Neerl.* , 1976, **25**: 281 ~ 295.
- 61 Kawakita A. , Kato M. Obligate pollination mutualism in *Breynia* (Phyllanthaceae): further documentation of pollination mutualism involving *Epicephala* moths (Gracillariidae). *Amer. J. Bot.* , 2004, **91**: 1 319 ~ 1 325.
- 62 孙革, 郑少林, Dilcher D. L. , 等. 辽西早期被子植物及伴生植物群. 上海: 上海科技教育出版社, 2001. 227.