



膜翅目广腰亚目化石及其在缅甸琥珀中的 研究现状及展望*

郑燕^{1,2**} 张琦^{2,3} 陈军^{1,2} 张海春²

1 地质与古生物研究所, 临沂大学, 山东临沂 276000, zhengyan536@163.com;

2 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, 南京 210008;

3 曲阜师范大学地理与旅游学院, 山东日照 276826

摘要 白垩纪缅甸琥珀昆虫化石研究是当前古昆虫学研究的热点之一。广腰亚目是膜翅目中的一个重要类群, 其研究不仅为探讨膜翅目起源、早期演化、系统发育、不同地质时期古地理、古生态等方面提供重要的科学证据, 而且可为陆地生态系统中的生物多样性研究提供重要材料。文中综述缅甸琥珀的研究简史及研究现状, 阐述广腰亚目在印痕化石与缅甸琥珀中的特点、分布情况及该亚目在印痕化石与缅甸琥珀间的研究差异, 进而探讨膜翅目广腰亚目化石当前研究现状、存在的问题及未来前景, 并期望广大研究者增加对缅甸琥珀广腰亚目类群的关注和研究。

关键词 昆虫 缅甸琥珀 起源及早期演化 分类

中文引用 郑燕, 张琦, 陈军, 张海春, 2020. 膜翅目广腰亚目化石及其在缅甸琥珀中的研究现状及展望. 古生物学报, 59(1): 105–111. doi: 10.19800/j.cnki.aps.2020.01.12

英文引用 Zheng Yan, Zhang Qi, Chen Jun, Zhang Hai-chun, 2020. Fossil Symphyta (Hymenoptera) in Burmese amber: review and prospect. Acta Palaeontologica Sinica, 59(1): 105–111. doi: 10.19800/j.cnki.aps.2020.01.12

FOSSIL SYMPHYTA (HYMENOPTERA) IN BURMESE AMBER: REVIEW AND PROSPECT

ZHENG Yan^{1,2}, ZHANG Qi^{2,3}, CHEN Jun^{1,2} and ZHANG Hai-chun²

1 Institute of Geology and Paleontology, Linyi University, Linyi 276000, Shandong, China, zhengyan536@163.com;

2 State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;

3 School of Geography and Tourism, Qufu Normal University, Rizhao 276826, Shandong, China

Abstract The research of insect fossils in Cretaceous Burmese amber is one of the hotspots of current palaeo-

收稿日期: 2019-12-04

* 国家自然科学基金项目(41702012, 41688103)、中国博士后科学基金项目(193131)、山东省重点研发计划项目(2019GNC106135)和国家级大学生创新创业训练计划项目(201910446026)联合资助。

**郑燕, 副教授, 主要从事昆虫种群遗传学及古昆虫学研究。

mology. Symphyta, as an important hymenopteran group, provides us not only the evidence-based researches in origin, early evolution, phylogeny, paleogeography and paleoecology in different geological periods, but also the crucial materials for understanding the biodiversity in terrestrial ecosystems. This paper reviews the history and current status in studying Burmese amber. The characteristics and distributions of Symphyta preserved as compressed fossils and in amber are described. We further discuss the problems, current situation and prospect of Symphyta and hope for more focus and research on Symphyta in Cretaceous amber from Myanmar.

Key words Insect, Burmese amber, origin and early evolution, taxonomy

1 前言

膜翅目(Hymenoptera)是昆虫纲中一个多样性十分丰富的类群。普遍认为膜翅目是仅次于鞘翅目和鳞翅目的第三大目,该目类群分布广、数量庞大,目前已描述的现生膜翅目有 15 万余种,估计高达 100 万种(Rasnitsyn *et al.*, 1998; Grimaldi and Engel, 2005; Peters *et al.*, 2017)。最新研究发现,膜翅目可能是一更大的目,其数量是鞘翅目的 2.5—3.0 倍(Gaston, 2010; Stahlhut *et al.*, 2013; Forbes *et al.*, 2018)。膜翅目一般被分为并系的广腰亚目(Symphyta)和单系的细腰亚目(Apocrita)两大类群,其中广腰亚目是膜翅目中相对古老的一个类群,其数量相对较少,形态结构也比较原始。但研究广腰亚目化石不仅可以揭示膜翅目类群的起源、早期演化、生活习性、系统发育及其生态环境等,而且可为研究不同地质时期古地理、古气候、地球演变、生物进化等方面提供重要的科研证据。膜翅目广腰亚目的研究已有 150 余年历史,伴随着缅甸琥珀生物群研究的不断探索和发展,在近 20 年时间里,广腰亚目化石研究有了长足的进展。本文就当前白垩纪缅甸琥珀膜翅目广腰亚目昆虫的特点、研究现状、存在问题及未来展望加以简要概述。

2 缅甸琥珀的研究现状

琥珀是植物树脂经过漫长的地质演化而形成的有机化石,是极其重要和特殊的古生物资源(Zhao *et al.*, 2013; McCoy *et al.*, 2018)。琥珀被科学家称为自然的“时间胶囊”,它精美地保存了远古生物在地质历史中精彩的演化片段;与印痕化石

保留的二维形态结构不同的是,琥珀主要保存了三维立体形态结构,为古生物学研究提供了独一无二的资源。目前,世界上著名的琥珀产地主要分布在欧洲波罗的海地区,中美洲多米尼加共和国、墨西哥,大洋洲澳大利亚、新西兰,亚洲中国、黎巴嫩、日本及缅甸地区等。其中缅甸琥珀是世界上最著名的白垩纪琥珀之一,蕴藏着目前已知最丰富的白垩纪生物群(Ross, 2019; Sokol, 2019)。

缅甸琥珀生物群位于缅甸北部克钦邦密支那到德乃一带的胡康河谷平原。关于缅甸琥珀的地质年代,之前一直存在不少争议(Cruickshank and Ko, 2003; Shi *et al.*, 2012),早期许多研究者普遍认为缅甸琥珀地质年代为新生代始新世(Chhibber, 1934)。直到 1995 年,俄罗斯科学院 Rasnitsyn 教授在大英博物馆观察标本时,注意到缅甸琥珀中保存有许多白垩纪的昆虫类群(尤其是 Serphitidae 科和一些已灭绝的 Sphecomyrminae 亚科的蚂蚁标本),这为确定缅甸琥珀的白垩纪地质年代奠定了基础(Rasnitsyn and Ross, 2000; Zherikhin and Ross, 2000; Grimaldi *et al.*, 2002)。Grimaldi 等人基于晚中生代不同地质时期的 21 个昆虫类群的研究结果提出了一个推论,即缅甸琥珀昆虫化石地质年代属于白垩纪中期塞诺曼期(Cenomanian)(Grimaldi *et al.*, 2002)。而部分学者根据对孢粉、菊石和鞭毛藻类化石等的研究,推测缅甸琥珀地质年代可能是早白垩世晚阿尔布期(Albian)(Cruickshank and Ko, 2003; Ross *et al.*, 2010)。Shi 等(2012)通过对缅甸琥珀上沉积物及岩屑中的锆石进行 U-Pb 定年研究表明,缅甸琥珀形成于白垩纪中期,距今 98.79 ± 0.62 Ma。

缅甸琥珀的研究最早开始于 1916 年命名的 3 个物种,随着近 20 年来缅甸琥珀生物群的不断研究和发展,缅甸琥珀研究经历了由早期发展相对

缓慢到现在飞速发展的阶段, 被描述和命名的物种由 1920 年的 42 个增加到 2018 年的 1192 个, 其中仅 2018 年命名和描述的物种就高达 320 余种 (Cockerell, 1916, 1920; Rasnitsyn *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2018a; Rasnitsyn and Öhm-Kühnle, 2019; Ross, 2019)。

缅甸琥珀生物群显现出丰富的生物多样性, 保存有大量的脊椎与无脊椎动物及植物化石。中国科学院南京地质古生物研究所王博等团队经过五年的系统调查, 研究发现在缅甸琥珀中保存有昆虫纲(广义)和蛛形纲的几乎所有目级分类单元的类群, 此外还发现了大量腹足纲、有瓜类(栉蚕)、甲壳纲、唇足纲、多足纲、两栖纲、爬行纲、鸟纲代表以及大量的苔藓植物、蕨类植物、裸子植物和被子植物类群。总体来说, 在缅甸琥珀生物群中, 无论是数量还是在多样性上, 昆虫无疑都是最丰富的类群, 其中双翅目、膜翅目及半翅目是多样性最高的类群。目前, 缅甸琥珀生物群已经成为当前古生物学尤其是古昆虫学的研究热点。缅甸琥珀昆虫研究对了解中生代昆虫各类群的起源和早期演化、分类系统学、古生态学和古地理学等方面具有十分重要的意义; 同时, 缅甸琥珀昆虫研究将对探讨昆虫与昆虫、昆虫与植物、昆虫与脊椎动物等生物间的生态关系以及古生态系统重建等方面提供新线索和新见解。

3 广腰亚目昆虫化石研究现状

3.1 国内外广腰亚目昆虫印痕化石研究现状

广腰亚目昆虫在膜翅目起源及早期演化过程中起着极其重要的作用, 自 19 世纪中期至今该类群已有 150 余年的研究历史 (Rasnitsyn, 1969, 1980; Zhang and Rasnitsyn, 2004; Gao and Ren, 2008; Zhang *et al.*, 2018b, 2018c; Zheng *et al.*, 2019)。广腰亚目昆虫化石分布范围广, 自三叠纪至新近纪不同地质时期均有研究报道: Rasnitsyn 研究发现三叠纪地层中 Xyelidae 化石的翅脉结构及触角形态表现出了很多原始特征, 并认为该科为膜翅目的祖先类群 (Rasnitsyn, 1969, 1980); 侏罗纪是广腰亚目繁盛的一个时期, 如 Xyelydidae, Praesiricidae, Sepulcidae, Anaxyelidae, Siricidae, Protosiricidae, Xye-

lotomidae 和 Orussidae 等类群在该时期开始出现; 而到白垩纪几乎所有的广腰亚目类群都已经出现, 并且其数量及多样性达到了巅峰时期; 但到新生代, 广腰亚目昆虫数量急剧下降 (Zhang and Rasnitsyn, 2004; Rasnitsyn, 2006)。

到目前为止, 全世界已发表的广腰亚目昆虫化石有 18 科, 208 属, 384 种。研究发现, 世界范围内, 中生代不同地质时期地层中广腰亚目昆虫化石数量不同 (图 1-A), 其中侏罗纪地层广腰亚目数量最多, 占 50%; 其次是白垩纪地层, 占 40%。在我国, 广腰亚目昆虫化石的研究时间相对较短, 自 1975 年洪友崇基于产自河北围场下白垩统九佛堂组的一种昆虫化石材料 *Sinosirex gigantea* Hong, 1975 建立了一新科 Sinosiricidae, 为我国膜翅目广腰亚目昆虫化石的研究拉开了序幕 (洪友崇, 1975)。在短短不到 50 年的研究历程中, 我国目前已报道的膜翅目广腰亚目共 13 科、67 属、92 种, 其产地主要集中在辽宁北票、凌源、内蒙古宁城、多伦、河北承德、山东临朐、莱阳等地区。我国

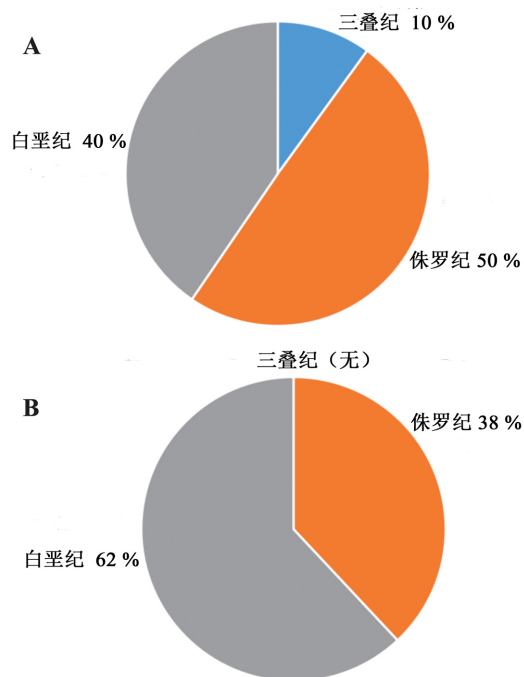


图 1 中生代不同地质年代广腰亚目昆虫化石数量对比
Fig. 1 Comparison of the number of Symphytans in different geological ages of the Mesozoic.
A. 世界范围广腰亚目昆虫化石数量情况; B. 我国广腰亚目昆虫化石数量情况。
A. comparison in the world; B. comparison in China.

不同地质时期发现的广腰亚目数量不同,其具体分布情况如图 1-B 所示,白垩纪地层中发现的广腰亚目数量最多,占 62%;其次是侏罗纪地层,占 38%。

3.2 缅甸琥珀中广腰亚目昆虫化石研究现状

膜翅目是缅甸琥珀中最为常见的类群之一。Rasnitsyn 和 Ross 两人早在 2000 年对保存于英国大英博物馆的缅甸琥珀样本进行分类研究,结果表明,除了鞘翅目和双翅目之外,膜翅目是其样本数量最多的类群,占昆虫所有类群的 12% (Rasnitsyn and Ross, 2000)。2018 年,张琦等人基于保存于中国科学院南京地质古生物研究所的 1775 块膜翅目缅甸琥珀样本,研究发现标本可归属为 47 科,其中 3 科 (Myanmarinidae, Peleserphidae, Burmusculidae) 为新科; 8 科 (Stephanidae, Megaspilidae, Trigonalidae?, Mymaridae, Falsifomicidae, Crabronidae, Rhopalosomatidae, Tiphiidae) 为新纪录科; 两科 (Praeaulacidae, Radiophronidae) 的生存年代被证明至少可延续到白垩纪中期 (Zhang *et al.*, 2018a, 2018b, 2018c)。由此可见,缅甸琥珀中蕴藏着大量且多样性极其丰富的昆虫生物群,但这些生物类群很多研究程度非常低,有待进一步研究。

迄今为止,缅甸琥珀中已报道的膜翅目类群有 50 科 95 属 130 种 (Melo and Lucena, 2019; Rasnitsyn *et al.*, 2019; Ross, 2019), 其中广腰亚目仅有 2 科 2 属 2 种 (Engel *et al.*, 2016; Zheng *et al.*, 2019)。缅甸琥珀中膜翅目数量巨大,但关于广腰亚目的研究报道却非常稀少,且跟同时期岩石所含标本数量相比存在严重不符现象。大量研究表明,缅甸琥珀中广腰亚目研究对探讨早期膜翅目起源及其演化具有极其重要的意义,如 2016 年,Engel 和 Huang 报道了一新科 *Sypstoxyelidae*, 该科包含一属一种 *Sypstoxyela raphidia* Engel and Huang, 2016 (Engel *et al.*, 2016); 2019 年 Zheng 等人报道了该科的另一新属种 *Striaxyela longicornis* Zheng *et al.*, 2019 (Zheng *et al.*, 2019), 该研究表明 *Sypstoxyelidae* 类群非常原始,可能是整个膜翅目的姊妹类群。除此之外,*Sypstoxyelidae* 类群的发现及研究,为探讨早期膜翅目触角结构特别是

第一鞭节的演化过程提供了直接证据:如图 2 所示,在早期膜翅目长节叶蜂类群中,触角第一鞭节由极度延长(图 2-A)逐渐过渡到第一鞭节呈现出许多亚小节(图 2-B, 3-C, 3-D),再到各亚小节完全分离成各独立小节,最后变成昆虫常见触角形态(图 2-E);该研究结果进一步佐证了触角第一鞭节的演化假说——即由长到逐渐缩短的过程 (Rasnitsyn, 1996; Rasnitsyn *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2013)。缅甸琥珀中广腰亚目 *Sypstoxyelidae* 类群的发现,不仅为探讨膜翅目的起源及其早期演化提供了重要依据,而且为分析膜翅目演化过程中其形态结构及其功能变化开拓了新的视野。因此,缅甸琥珀中广腰亚目昆虫化石研究尚存很大空间。

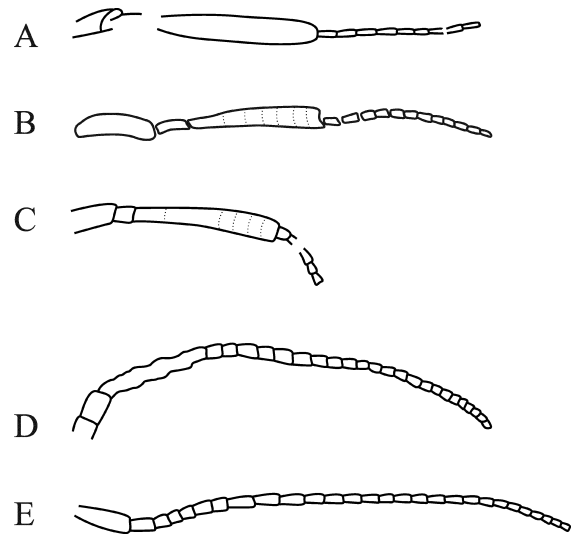


图 2 低等膜翅目类群触角变化趋势示意图

Fig. 2 Various antennae types in lower Hymenoptera.

A. *Angaridylea vitimica* Rasnitsyn, 1967, 长节叶蜂科 (Xyelidae) (Rasnitsyn, 1967, fig. 6); B. *Striaxyela longus* Zheng *et al.*, 2019, 收缩长节叶蜂科 (*Sypstoxyelidae*) (Zheng *et al.*, 2019, fig. 2); C. *Cephalcia fasciipennis* Cresson, 1880, 扁叶蜂科 (Pamphiliidae) (Eidt, 1969, fig. 30); D. *Caenolyda reticulata* Linnaeus, 1758, 扁叶蜂科 (Pamphiliidae) (Taeger *et al.*, 2010, fig. 2); E. *Microrhyssus minus* Rasnitsyn, 1968, 古尾蜂科 (Paroryssidae) (Rasnitsyn, 1968, fig. 33)。

4 存在问题及未来发展趋势

4.1 存在问题

目前缅甸地区广腰亚目昆虫化石研究存在的主要问题是研究程度低,相比之下,细腰亚目的

研究程度则较高。因此,有必要加强对广腰亚目化石的研究。其次,国内外广腰亚目昆虫化石分类学研究上常存在一些问题,主要表现在以下几个方面:

1) 同物异名的存在,如 1975 年洪友崇基于河北围场一块标本 *Sinosirex gigantea* Hong, 1975 建立了新科 Sinosiricidae,但 1990 年 Darling 和 Sharkey 研究认为 Sinosiricidae 为 Siricidae 的异名(洪友崇, 1975; Darling and Sharkey, 1990); 此外,2004 年 Nel 研究表明 *Acantholyda grangeoni* Riou, 1999 为现生种 *A. erythrocephala* 的同物异名(Nel, 2004)。

2) 描述跟插图不符或样本照片缺少等,如 *Sinanxyela* Hong, 1982 被归入 Anaxyelidae,但根据原文插图(洪友崇, 1982, 176 页,图 154),*Sinanxyela dorunensis* Hong, 1982 的前翅 Rs 脉亚垂直于 R 脉、翅室 1mcu 非常大等,这些特征明显与 Anaxyelidae 不符,故不能将其归为 Anaxyelidae; 其次, *Protenethredo suni* Hong, 1982 发表时模式标本仅有胸部、后足和翅的插图而未图示标本的完整照片,因而给之后的分类学研究带来很大困难。

3) 分类位置不准确,如 *Mesolyda* Hong, 1983 被建立者归属为 Pamphiliidae,但是该属一些特征明显与 Pamphiliidae 科特征不符,且原文图版不清晰、描述与图明显不一致,故很难判定其准确的分类位置。

4) 分类位置的确定,如 1968 年 Rasnitsyn 基于一块翅脉扭曲变形、腹部背板错位及产卵器保存极差的标本建立了 *Praesirex hirtus* Rasnitsyn, 1968,而 1983 年, Rasnitsyn 在重新检视该标本并修正之前的错误后,将原树蜂亚科 Praesiricinae 从树蜂总科 Siricoidea 转移到扁叶蜂总科 Pamphilioidea 中,并将其提升到科级水平,即原树蜂科 Praesiricidae (Rasnitsyn, 1968, 1983)。

综上所述,由于标本保存不佳、标本数量少及研究方法手段过于传统等因素,广腰亚目分类学研究尚存在一些问题。而缅甸琥珀中的昆虫标本作为新的研究材料,其内含物三维立体保存,且形态结构特征更清晰可见,可有效克服因外部形态结构缺失或变形导致的误判等问题。

4.2 未来发展趋势

随着缅甸琥珀标本材料研究的不断深入,古昆虫特别是膜翅目化石研究将不仅仅局限于传统的形态结构描述及系统分类确定,而是逐渐由宏观转为微观、由外部形态结构转为内部超微结构及行为学和功能学等研究,其具体方面简述如下:

1) 新技术和新方法的应用

目前,同步辐射成像技术、显微 CT 断层扫描技术、激光共聚焦显微技术等已日渐成为古昆虫学研究领域中重要的手段之一。这些新技术和新方法,无论是从化石标本轮廓形态成像、内部结构成像,还是到三维结构重建方面都远远超越传统光学显微手段;它们不仅可以提供高分辨率的内部形态结构及超微结构,如准确的体积、空间分布、方向和大小等,而且能有效降低因信息缺失而导致的多解或误判,同时还可以提供生物埋藏学及成岩过程等信息。

2) 昆虫行为学及功能学研究

缅甸琥珀昆虫标本多为三维立体保存,不仅可以基于外部形态结构进行昆虫形态描述和系统分类,而且可以探讨昆虫与昆虫、昆虫与植物及其他生物间的行为关系及形态功能等。如 2018 年, Badano 等人基于缅甸琥珀中发现的脉翅目蚁蛉亚目幼虫标本,对其关键的行为学特征和形态学特征的相关性进行了深入分析,揭示了蛉类幼虫的伪装、掘穴行为以及相关捕食行为的演化历史 (Badano *et al.*, 2018); 同年,刘青等人依据缅甸琥珀中保存的 25 个脉翅目蝶蛉类标本,对该类群的传粉行为、化学通讯行为及伪装行为进行了探究,研究结果为重建中生代传粉昆虫与植物的生态关系提供了新观点(Liu *et al.*, 2018)。

3) 生物学及生态学研究

缅甸琥珀中膜翅目标本数量多、分异度高,若增加对这些标本的研究,不仅可以发现一些新的组成类群,弥补之前的空白,还可极大地丰富膜翅目化石的生物多样性,从而加深对膜翅目的分类、起源和演化等问题的认识,以期为研究膜翅目的系统发育关系、古地理和古生态意义提供帮助。除此之外,琥珀因其特异的埋藏条件,

除能保存印痕化石标本的完整性外,还可以特异保存很多难以通过普通成岩埋藏成为化石的生物结构,如飞行肌肉、头部肌肉、消化器官、生殖器官等;通过对琥珀内含物生物结构的解读与三维重建,将化石和现生类群的内部和外部结构进行形态对比,从外部形态结构到生物学学习性、生态环境甚至形态功能等方面提取线索,可为重建系统发育关系,探讨生物进化及古生态系统推测提供依据。

致谢 评审专家提出宝贵修改意见,特此致谢。

参考文献 (References)

- 洪友崇, 1975. 河北围场昆虫化石一新科——中国树蜂科. 昆虫学报, 18(2): 235–241.
- 洪友崇, 1982. 酒泉盆地昆虫化石. 北京: 地质出版社. 1–220.
- Badano D, Engel M S, Basso A, Wang Bo, Cerretti P, 2018. Diverse Cretaceous larvae reveal the evolutionary and behavioural history of antlions and lacewings. *Nature Communications*, 9(1): 3257.
- Chhibber H L, 1934. *The Geology of Burma*. London: Macmillan. 1–538.
- Cockerell T D A, 1916. Insects in Burmese amber. *American Journal of Science*, 4(42): 135–138.
- Cockerell T D A, 1920. Fossil arthropods in the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(5): 273–279.
- Cruikshank R D, Ko K, 2003. Geology of an amber locality in the Hukawng Valley, northern Myanmar. *Journal of Asian Earth Sciences*, 21(5): 441–455.
- Darling D C, Sharkey M J, 1990. Order Hymenoptera. Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. *Bulletin of the AMNH*, 195(191): 123–153.
- Eidt R C, 1969. The climatology of south America. In: Illies J, Fittkau E J, Klinge H, Schwabe G H, Sioli H (eds.), *Biogeography and Ecology in South America*. Dordrecht: Springer. 54–81.
- Engel M S, Huang Di-ying, Alqarni A S, Cai Chen-yang, 2016. An unusual new lineage of sawflies (Hymenoptera) in Upper Cretaceous amber from northern Myanmar. *Cretaceous Research*, 60: 281–286.
- Forbes A A, Bagley R K, Beer M A, Hippee A C, Widmayer H A, 2018. Quantifying the unquantifiable: why hymenoptera, not coleoptera, is the most speciose animal order. *BMC Ecology*, 18(1): 21.
- Gao Tai-ping, Ren Dong, 2008. Description of a new fossil *Anthoxyela* species (Hymenoptera, Xyelidae) from Yixian Formation of Northeast China. *Zootaxa*, 1842(1): 56–62.
- Gaston K J, 2010. The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology*, 5(3): 283–296.
- Grimaldi D A, Engel M S, 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge: Cambridge University Press. 1–772.
- Grimaldi D A, Engel M S, Nascimbene P C, 2002. Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): its rediscovery, biotic diversity, and paleontological significance. *American Museum Novitates*, 2002(3361): 1–71.
- Hong You-chong, 1975. Eine neue fossile—Sinosiricidae (Hymenoptera: Siricoidea) in West-Weichang der Provinz Hebei. *Acta Entomologica Sinica*, 18(2): 235–241.
- Hong You-chong, 1982. *Mesozoic Fossil Insects of Jiuquan Basin in Gansu Province*. Beijing: Geological Publishing House. 1–220.
- Liu Qing, Lu Xiu-mei, Zhang Qing-qing, Chen Jun, Zheng Xiao-ting, Zhang Wei-wei, Wang Bo, 2018. High niche diversity in Mesozoic pollinating lacewings. *Nature Communications*, 9(1): 3793.
- McCoy V E, Soriano C, Gabbott S E, 2018. A review of preservational variation of fossil inclusions in amber of different chemical groups. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 107(2-3): 203–211.
- Melo G A, Lucena D A, 2019. Chrysobrythidae, a new family of chrysidoid wasps from Cretaceous Burmese amber (Hymenoptera, Aculeata). *Historical Biology*, 29: 1–13.
- Nel A, 2004. New and poorly known Cenozoic sawflies of France (Hymenoptera, Tenthredinoidea, Pamphilioidea). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 51: 253–269.
- Peters R S, Krogmann L, Mayer C, Donath A, Gunkel S, Meusemann K, Kozlov A, Podsiadlowski L, Petersen M, Lanfear R, Diez P A, Heraty J, Kjer K M, Klopstein S, Meier R, Polidori C, Schmitt T, Liu Shan-lin, Zhou Xin, Wappler T, Rust J, Misof B, Niehuis O, 2017. Evolutionary history of the Hymenoptera. *Current Biology*, 27(7): 1013–1018.
- Rasnitsyn A P, 1967. New Xyelidae (Hymenoptera) from the Mesozoic of Asia. *International Geology Review*, 9(5): 723–737.
- Rasnitsyn A P, 1968. New Mesozoic sawflies (Hymenoptera, Symphyta). In: Rohdendorf B B (ed.), *Jurassic Insects of Karatau*. Moscow: Nauka Press. 190–236 (in Russian).
- Rasnitsyn A P, 1969. Origin and evolution of Lower Hymenoptera. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, 123: 1–196 (in Russian).
- Rasnitsyn A P, 1980. Origin and evolution of Hymenoptera. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, 174: 1–192.
- Rasnitsyn A P, 1983. Fossil Hymenoptera of the superfamily Pamphilioidea. *Paleontological Journal*, 2: 56–70.
- Rasnitsyn A P, 1996. Conceptual issues in phylogeny, taxonomy, and nomenclature. *Contributions to Zoology*, 66: 3–41.
- Rasnitsyn A P, 1998. On the taxonomic position of the insect order Zorotypida = Zoraptera. *Zoologischer Anzeiger*, 237(2): 185–194.
- Rasnitsyn A P, 2006. Ontology of evolution and methodology of taxonomy. *Paleontological Journal*, 40(6): S679–S737.
- Rasnitsyn A P, Öhm-Kühnle C, 2019. New serphitoid wasp *Supraserphites draculi* gen. et sp. nov. in Burmese amber (Hymenoptera, Serphitidae: Supraserphitinae). *Cretaceous Research*, 99: 46–50.
- Rasnitsyn A P, Poinar Jr G, Brown A E, 2017. Bizarre wingless parasitic wasp from mid-Cretaceous Burmese amber (Hymenoptera, Ceraphronoidea, Aptenoperissidae fam. nov.). *Cretaceous Research*, 69: 113–118.
- Rasnitsyn A P, Ross A J, 2000. A preliminary list of arthropod families present in the Burmese amber collection at the Natural His-

- tory Museum, London. Bulletin of Natural History Museum, Geology Series, 56(1): 21–24.
- Rasnitsyn A P, Sidorchuk E A, Zhang Hai-chun, Zhang Qi, 2019. Dipterommatidae, a new family of parasitic wasps (Hymenoptera: Mymarommatoidea) in mid-Cretaceous Burmese amber: the first case of morphological diptery in flying Hymenoptera. *Cretaceous Research*, 104: 104193.
- Rasnitsyn A P, Zhang Hai-chun, Wang Bo, 2006. Bizarre fossil insects: web-spinning sawflies of the genus *Ferganolyda* (Vespidae, Pamphilioidea) from the Middle Jurassic of Daohugou, Inner Mongolia, China. *Paleontology*, 49: 907–916.
- Ross A J, 2019. Burmese (Myanmar) amber checklist and bibliography 2018. *Palaeontology*, 2(1): 22–84.
- Ross A, Mellish C, York P, Crighton B, 2010. Burmese amber. In: Penney D (ed.), *Biodiversity of Fossils in Amber from the Major World Deposits*. Manchester: Siri Scientific Press. 208–235.
- Shi Guang-hai, Grimaldi D A, Harlow G E, Wang Jing, Wan Jun, Yang Meng-chu, Lei Wei-yan, Li Qiu-li, Li Xian-hua, 2012. Age constraint on Burmese amber based on U-Pb dating of zircons. *Cretaceous Research*, 37: 155–163.
- Sokol J, 2019. Troubled treasure. *Science*, 364: 722–729.
- Stahlhut J K, Fernándeztriana J, Adamowicz S J, Buck M, Goulet H, Hebert P D, Huber J T, Merilo M T, Sheffield C S, Woodcock T, Smith M A, 2013. DNA barcoding reveals diversity of Hymenoptera and the dominance of parasitoids in a sub-arctic environment. *BMC Ecology*, 13(1): 2.
- Taeger A, Blank S M, Liston A D, 2010. World catalog of Symphyta (Hymenoptera). *Zootaxa*, 2580(1): 1–1064.
- Wang Mei, Rasnitsyn A P, Ren Dong, 2013. New sawfly fossil from the Lower Cretaceous of China elucidates the antennal evolution in lower Hymenoptera (Pamphilioidea: Praesiricidae: Archoxyelydinae subfam. n.). *Systematic Entomology*, 38: 577–584.
- Zhang Hai-chun, Rasnitsyn A P, 2004. Pelecinid wasps (Insecta, Hymenoptera, Proctotrupoidea) from the Cretaceous of Russia and Mongolia. *Cretaceous Research*, 25(6): 807–825.
- Zhang Qi, Rasnitsyn A P, Wang Bo, Zhang Hai-chun, 2018a. Peleserphidae, a new family of basal proctotrupomorphs (Hymenoptera: Proctotrupoidea) from mid-Cretaceous Burmese amber. *Cretaceous Research*, 86: 66–72.
- Zhang Qi, Rasnitsyn A P, Wang Bo, Zhang Hai-chun, 2018b. Myanmarinidae, a new family of basal Apocrita (Hymenoptera: Stephanoidea) from mid-Cretaceous Burmese amber. *Cretaceous Research*, 81: 86–92.
- Zhang Qi, Rasnitsyn A P, Zhang Hai-chun, 2018c. New female of *Aptenoperissus* from mid-Cretaceous Burmese amber (Hymenoptera, Stephanoidea, Aptenoperissidae). *Cretaceous Research*, 92: 8–11.
- Zhao Jing, Ragazzi E, McKenna G B, 2013. Something about amber: fictive temperature and glass transition temperature of extremely old glasses from copal to Triassic amber. *Polymer*, 54(26): 7041–7047.
- Zheng Yan, Zhang Qi, Chen Jun, Zhang Hai-chun, 2019. A remarkably new basal wasp with uniquely transformed forewing in mid-Cretaceous Burmese amber (Hymenoptera, Syspastroxyelidae). *Cretaceous Research*, 104: 104172.
- Zherikhin V V, Ross A J, 2000. A review of the history, geology and age of Burmese amber (Burmite). *Bulletin of the Natural History Museum, London, Geology*, 56: 3–10.