



白垩纪中期缅甸琥珀昆虫行为生态学研究进展*

张青青**

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, qqzhang@nigpas.ac.cn

摘要 缅甸琥珀生物群产自距今约 98.8 Ma 的白垩纪中期, 该生物群是世界上物种多样性很高的琥珀生物群之一, 为了解白垩纪中期生物多样性和古生态提供了重要窗口。文中以近年来缅甸琥珀地层学、琥珀生物学研究为依据, 总结缅甸琥珀形成环境, 并对缅甸琥珀揭示的昆虫与植物的协同演化、昆虫的捕食、社会性证据、寄生、求偶和结构色等方面的研究结果进行总结, 以期较全面地综述缅甸琥珀的古环境和昆虫行为生态学特征。

关键词 缅甸琥珀 白垩纪中期 古环境 昆虫 行为生态学

中文引用 张青青, 2020. 白垩纪中期缅甸琥珀昆虫行为生态学研究进展. 古生物学报, 59(1): 125–134. doi: 10.19800/j.cnki.aps.2020.01.15

英文引用 Zhang Qing-qing, 2020. Research of insect behavioral ecology from mid-Cretaceous Burmese amber. Acta Palaeontologica Sinica, 59(1): 125–134. doi: 10.19800/j.cnki.aps.2020.01.15

RESEARCH OF INSECT BEHAVIORAL ECOLOGY FROM MID-CRETACEOUS BURMESE AMBER

ZHANG Qing-qing

State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China, qqzhang@nigpas.ac.cn

Abstract Burmese amber contains one of the most diverse amber biotas all around the world. The geological age for Burmese amber is about 98.8 Ma, which was widely accepted as mid-Cretaceous. The Burmese amber biota provides an important window for us to seek the biodiversity and palaeoecology of the ancient world. Here, based on the study of stratigraphy and palaeobiology, palaeoenvironment and the deductions of the insect behavioral ecology proposed by numerous authors are comprehensively reviewed. These fields refer to co-evolution of insect and plant, predation, eusocial evidence, parasitism, courtship behavior and structural coloration, provide us a more comprehensive summary of palaeoecology and insect behavioral ecology in Burmese amber.

Key words Burmese amber, mid-Cretaceous, palaeoenvironment, insect, behavioral ecology

收稿日期: 2019-12-10

* 中国科学院战略性先导科技专项(B类)(XDB26000000)和国家自然科学基金项目(41688103)联合资助。

** 通讯作者: 张青青, 博士后, 从事古昆虫学研究。

1 前 言

琥珀是地质历史时期形成的植物树脂经过长期的地质埋藏、分子聚合等形成的化石。琥珀多呈半透明状态,常包裹远古的昆虫、植物等内含物,将远古生物栩栩如生地保存下来,因此也被称为“时空胶囊”。琥珀作为有机宝石,在广受大众和收藏家喜爱的同时,也为古生物学研究提供了精致的、三维保存的研究材料,具有重要的科研价值。琥珀化石的地质时代延限长、地理分布也很广泛,目前已知世界上最古老的琥珀发现于距今约 320 Ma 的石炭纪中期(Bray and Anderson, 2009),最古老的具有内含生物的琥珀见于距今约 230 Ma 的晚三叠世地层(Schmidt *et al.*, 2012)。而白垩纪和古新纪是琥珀产量最大、地理分布最广的两个时段,且该时期的琥珀大多含有丰富的内含物,为恢复古生物面貌、古环境和古生态提供了重要的证据。

缅甸琥珀(缅甸克钦琥珀)研究历史悠久、开采量大、内含物丰富,同时也是亚洲地区最为重要的白垩纪琥珀生物群之一,近百年来一直是国内外古生物学研究的热点。缅甸琥珀的形成时代一直备受争议,直到近期通过对缅甸琥珀围岩的锆石进行 U-Pb 同位素定年, 98.79 ± 0.62 Ma 的地质年龄才被广泛接受(Shi *et al.*, 2012)。Smith 和 Ross (2017) 经过对缅甸琥珀中常见的双壳类钻孔进行研究,认为缅甸琥珀的年代与围岩几乎一致;近期包含有阿尔布期(Albian)晚期—赛诺曼期(Cenomanian)早期的菊石幼体琥珀的发现,对缅甸琥珀的时代提供了非常直接的古生物证据(Yu *et al.*, 2019),即缅甸琥珀形成于早白垩世的最晚期至晚白垩世的最早期(阿尔布期晚期—赛诺曼期早期),该时代也被国际学者泛称为“白垩纪中期”(mid-Cretaceous)。

美国学者 Cockerell 最早开展缅甸琥珀昆虫学研究,并在 1916 年至 1921 年间进行了大量的缅甸琥珀内含物的报道,命名了 40 余种节肢动物(Cockerell, 1916, 1917a—1917e, 1919a, 1919b, 1920a—1920c, 1921, 1922)。Ross 和 York (2000) 对已报道的缅甸琥珀节肢动物进行了统计,仅为 17 目 37 科 60 种。而至 2010 年 5 月,缅甸琥珀已报道节肢动物增加至 36 目 216 科 228 种(Ross *et al.*,

2010)。截至 2019 年 5 月,缅甸琥珀中已报道节肢动物已达 66 目 508 科 881 属 1223 种(Ross, 2019a)。自 2000 年之后,缅甸琥珀生物群中新的分类群开始被大量报道,尤其自 2015 年,其新物种的数量呈直线上升(Ross, 2019b)。

白垩纪(145—66 Ma)不仅是地质历史中非常典型的温室气候时期,也是生态系统发生重大变革的重要时期(席党鹏等, 2019)。特别是白垩纪中期(125—80 Ma),陆地生态系统发生了一系列重要的变革,被子植物快速辐射并占据主导地位,与之相关的昆虫也得到了快速的发展,这一重要变革也被称为白垩纪陆地革命(Cretaceous Terrestrial Revolution, KTR)。白垩纪陆地革命后,植物和昆虫类群已趋近于现代类群,因此白垩纪中期的生物群面貌及演化对恢复白垩纪古环境和现代生态系统的形成都具有重要意义(Grimaldi and Cumming, 1999; Lloyd *et al.*, 2008)。缅甸琥珀生物群形成于白垩纪陆地革命的中间阶段,也是其快速发展的阶段,为研究昆虫的演化及昆虫与植物的协同演化、白垩纪陆地革命的进程和现代陆地系统的形成提供了重要而丰富的证据。

2000 年前后,缅甸琥珀重新开采,但我国仅少数科研单位收集了少量研究标本。2010 年后,缅甸琥珀矿进入了大规模开采阶段,伴随着通商口岸的开通和交易形式的多样化,越来越多的缅甸琥珀通过位于中缅边境的腾冲市流入中国市场(Rippa and Yang, 2017)。2010 年之前,欧美学者在缅甸琥珀研究中处于主导地位;2010 年之后,尤其是近五年来,以中国科学院南京地质古生物研究所、中国科学院动物研究所、中国地质大学(北京)、中国农业大学、首都师范大学和临沂大学为代表的国内科研单位开展了详尽的琥珀内含物研究,打破了欧美学者在缅甸琥珀研究中的垄断地位,成为缅甸琥珀研究的主力军,研究涉及系统学、古生态学、演化生物学、昆虫行为学,并包揽了几乎所有缅甸琥珀中已报道的脊椎动物研究。同时,我国首次开展了中生代最后一个琥珀生物群(72.1 ± 0.3 Ma)——提林琥珀的较为全面的研究,为白垩纪中期到晚白垩世的生物群变化提供了重要证据(Zheng *et al.*, 2018)。

随着相关工作的深入开展,越来越多的缅甸琥珀研究成果被报道,内容不仅包括以昆虫为主的陆相节肢动物与脊椎动物、海相节肢动物、棘皮动物和软体动物,也涉及古环境、古行为、古生态学。本文对有关缅甸琥珀地层学和重要的具有行为生态学意义的琥珀内含物的研究成果进行综述,旨在为缅甸琥珀古生态分析提供较为综合的证据。

2 缅甸琥珀古环境

2.1 地层证据

缅甸琥珀产自缅甸北部克钦邦胡康河谷(Hukawng Valley)。胡康河谷冲击平原,其四周环山,南北向 80 km、东西向 50 km,琥珀矿主要位于两河之间高约 250 m 的奈吉布姆山(Noije Bum Hill)的北翼,其 GPS 点位为 26°15' N, 96°34' E,该矿区距离克钦邦行政中心德乃(Danai)约 20 km (Cruickshank

and Ko, 2003; Shi *et al.*, 2012)(图 1)。

缅甸琥珀矿区地质情况较为复杂, Cruickshank 和 Ko (2003)对缅甸琥珀矿区进行了详细的实地考察,获得了缅甸琥珀矿区的第一手地质资料,多年来一直被广泛引用。根据 Cruickshank 和 Ko (2003)的描述,琥珀层发现于一套厚约 1 m 细碎屑沉积组合中,该沉积组合主要由细砂岩和粉砂岩组成,夹灰色微晶灰岩和富含植物碎屑的煤线,琥珀在该沉积层中平行于岩层分布。琥珀块体通常为椭圆形或圆盘状,其长轴与厚度比通常在 2.4 : 1 至 3.0 : 1 之间,仅少数较薄的琥珀该比值可达 5 : 1。琥珀块体不完全对称,常可见形状不规则的琥珀块体,少数琥珀呈钟乳石状,具同心纹。值得注意的是,报道称在缅甸琥珀层之上约 2 m 的砂岩层中发现了可能为原位埋藏的中-晚 Albian 期菊石化石 *Mortoniceras* sp. (图 2),但遗憾的是,该文并未提供插图,后续也没有关于该菊石化石的进一步研究报道。

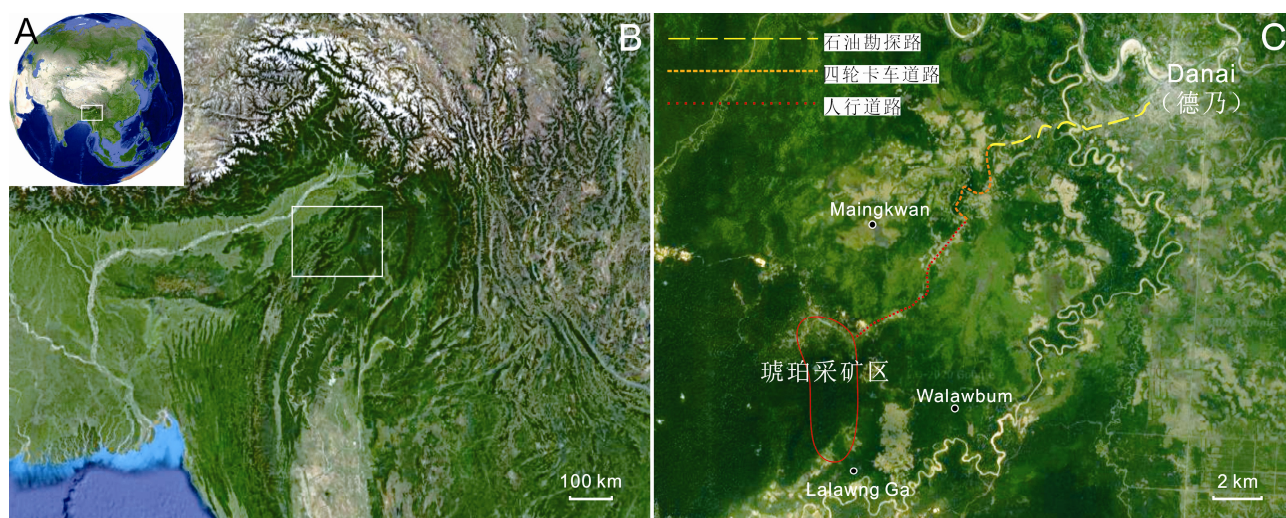


图 1 缅甸琥珀矿区地理位置图

Fig. 1 Locality of Burmese amber mine.

A, B, C. 缅甸琥珀矿区地理位置; C. 根据 Cruickshank 和 Ko (2003)修改。

A, B, C. location of Burmese amber mine; C. modified from Cruickshank and Ko, 2003.

Cruickshank 和 Ko (2003)对琥珀层的围岩进行了孢粉相的分析,发现了沟鞭藻、海藻、被子植物、裸子植物、蕨类植物和苔藓植物的孢粉,并通过孢粉相证据认为缅甸琥珀形成于 Albian 期—Cenomanian 期早期;此外, Davies (2001)也曾

在报告中表示,琥珀层围岩中发现的部分孢粉化石与生活在温暖潮湿环境的诺福克松和红杉接近,认为当时的环境较为温暖潮湿。岩相学分析表明,缅甸琥珀形成于近海岸的环境,如海湾、潟湖或江河入海口(Cruickshank and Ko, 2003)。

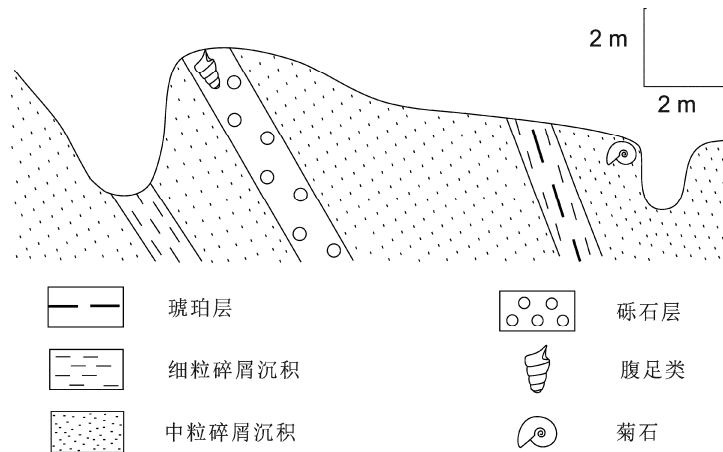


图2 缅甸琥珀矿地层剖面图[根据 Cruickshank 和 Ko (2003)修改]

Fig. 2 Stratigraphic profile of Burmese amber mine (modified from Cruickshank and Ko, 2003).

2.2 琥珀及其内含物证据

缅甸琥珀近十年来研究热度非常高，但是琥珀的来源树种一直未有可靠证据。尽管裸子植物在缅甸琥珀中占据明显优势，但缅甸琥珀中也有较为丰富的被子植物叶片和花朵的报道。根据 Ross (2019b)的统计，缅甸琥珀中已报道的植物化石 29 种，其中被子植物 14 种，包括山茱萸目 1 种，酢浆草目 4 种，樟目 4 种，禾本目 2 种，未知目 3 种；苔藓植物 5 种；苏铁植物 1 种；叶苔纲 6 种；地钱纲 1 科；松柏纲 1 属；真蕨纲 4 种。根据该统计结果，被子植物明显占更大的优势，主要原因可能是因为植物鉴定的重要依据是其繁殖器官，造成了一定的研究偏差。最初，Grimaldi 等(2002)在缅甸琥珀中发现了带有叶子的松柏科植物的嫩枝，并认为松柏科可能为缅甸琥珀的来源树种。Poinar 等(2007)基于核磁共振分析，提出缅甸琥珀的形成树种为南洋杉科植物(Araucariaceae)。Dutta 等(2011)通过气相色谱-质谱分析法和热化学溶解气相色谱-质谱分析法等分析手段对缅甸琥珀的分子组成进行分析，提出形成缅甸琥珀的树种很有可能是松科植物或柏类植物。根据目前的研究结果，缅甸琥珀来源树种为裸子植物，最有可能的是松柏类植物。

Grimaldi 等(2002)基于大量的琥珀内含物对缅甸琥珀生物群进行了描述和总结，认为缅甸琥珀生物群同时包含有早白垩世和晚白垩世的分子，推测缅甸琥珀可能形成于白垩纪中期的 Turonian 期—Cenomanian 期；同时，缅甸琥珀包含有典型的

热带生物群，包括有爪纲、缺翅目、纺足目、介壳虫等，提出缅甸琥珀形成于热带环境。近年来，缅甸琥珀中越来越多的海洋生物被发现并报道，包括海百合、珊瑚、牡蛎、腹足类及介形类等，为缅甸琥珀形成于近海岸环境提供了证据(Xing *et al.*, 2018c; Yu *et al.*, 2018, 2019; Mao *et al.*, 2019)。缅甸琥珀中菊石 *Puzosia* (*Bhimaites* sp.)的发现，不仅为缅甸琥珀的形成时代提供了非常可靠的证据，也表明缅甸琥珀森林位于靠近海岸的热带海滨地区(Yu *et al.*, 2019)。

3 昆虫行为生态学研究进展

3.1 昆虫与植物的协同演化

昆虫与植物的协同演化关系一直是学术研究的热点，尤其在白垩纪时期，植物群面貌发生了巨大的变革，被子植物快速繁盛并取代了裸子植物的主导地位(Friis *et al.*, 2006; Benton, 2010)。随着植物群的转变，与之相关的昆虫类群也发生了巨大的变革，主要包括如下形式：与裸子植物相关的部分昆虫，随着寄主植物的灭绝而逐渐消亡；与裸子植物相关的部分昆虫，仅部分残余至今；另外有部分裸子植物相关的昆虫类群转变食性，取食被子植物，而在白垩纪中期之后仍然繁盛；随着被子植物的增多，还有一部分新兴的昆虫类群快速繁盛(Peris *et al.*, 2017)。缅甸琥珀产于植物群发生巨大变革的阶段，不仅见证了植物和昆虫的协同演化，也为一些

重要的取食机制的起源提供了重要的证据。

昆虫是非常重要的传粉类群, 昆虫访花的最直接证据之一为昆虫的内脏中发现花粉颗粒。目前已有关于白垩纪时期昆虫内脏含有大量花粉的报道, 而缅甸琥珀中也有昆虫腹腔中发现了大量的被子植物花粉的记录(Krassilov and Rasnitsyn, 1982; Caldas *et al.*, 1989; Huang *et al.*, 2016)。在化石记录中, 昆虫身体携带花粉也可以作为昆虫传粉的重要证据。早白垩世西班牙琥珀中发现缨翅目、甲虫和虻类等昆虫的身体上有花粉的粘附或身体周围发现花粉(Peñalver *et al.*, 2012, 2015; Peris *et al.*, 2017)。最近, 缅甸琥珀中的甲虫和蝎蛉等昆虫的虫体上或其周围也发现了植物的花粉, 且均为裸子植物苏铁类植物花粉(Cai *et al.*, 2018; Lin *et al.*, 2019)。近期, 缅甸琥珀中还发现了昆虫与被子植物之间的互利共生关系, 其中一例为在针尾类蜂的身体周围、身体表面及口器附近发现了大量的“真双子叶植物”的花粉(Grimaldi *et al.*, 2019)。但由于文中并未对花粉类型进行详细描述, 且花粉颗粒小, 其类型是否为被子植物花粉及是否虫媒传播花粉仍具有一定的争议。值得注意的是, Bao 等(2019)发现了与花蚤共同保存的大量三缝型的孢粉, 该类孢粉具有复杂的纹饰、花粉粒较大且成簇存在, 为典型的虫媒型花粉; 同时花蚤具有访花的适应性结构, 如身体呈凸起状、口器下颚须末端膨大等, 为昆虫取食白垩纪被子植物提供了有力的直接证据。目前缅甸

琥珀中发现的花粉记录表明, 白垩纪中期的植物类群可能仍然以裸子植物为主, 但是被子植物已经出现并已发展出昆虫与被子植物的协同演化关系。

此外, 昆虫传粉的最重要的间接证据是昆虫的口器(Labandeira, 2010), 昆虫的口器长度通常和取食植物的花管长度具有形态适应关系, 即昆虫口器长度的多样性通常可以在一定程度上反映其取食植物的多样性(Miller-Struttmann *et al.*, 2015; Johnson *et al.*, 2017)。缅甸琥珀中报道了大量的长口器昆虫, 包括长翅目、脉翅目、双翅目等(Grimaldi, 2016; Lu *et al.*, 2016; Liu Q *et al.*, 2018; Lin *et al.*, 2019; Zhang *et al.*, 2019)。缅甸琥珀中发现了中生代形态独特的丽蛉, 丽蛉具有与蝴蝶类似的虹吸式的长口器, 其口器的长度在 0.6 mm 与 3.2 mm 之间。此外, 缅甸琥珀中的水蛉、蝎蛉和张木虻的口器长度也存在一定的差异(图 3)。缅甸琥珀中, 昆虫口器长度的多样性差异, 表明传粉昆虫的生态位分区在被子植物快速演化之前已经建立, 中生代的昆虫类群可能已经建立了与现代类群相似的传粉生态位分区(Miller-Struttmann *et al.*, 2015; Liu Q *et al.*, 2018)。传粉生态位的分化具有非常重要的意义, 不仅提高了植物传粉的效率, 也进一步促进了白垩纪传粉昆虫和虫媒植物的成功演化。尽管缅甸琥珀报道的植物的花朵多为开放式的, 但是昆虫口器的多样化也为缅甸琥珀森林植物的多样性提供了一定的佐证。

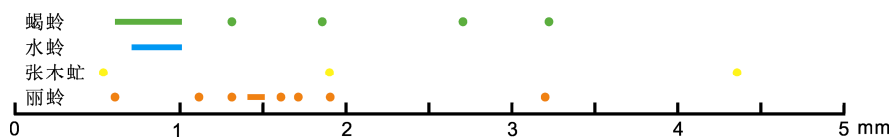


图 3 缅甸琥珀长口器昆虫的口器长度分布(改自 Liu Q *et al.*, 2018)

Fig. 3 Proboscis length of long-proboscid insects in Burmese amber (modified from Liu Q *et al.*, 2018).

除取食植物外, 昆虫和真菌的相互关系也对现代生态系统具有重要作用。近期缅甸琥珀中也发现了多种真菌以及取食菌类的甲虫, 这些甲虫具有高度特化的口器, 外鄂叶的端部具有刷子状结构或上颚内侧呈锯齿状, 推测该结构为适应取食真菌孢子的形态适应, 菌食性甲虫口器的多样性也表明白垩纪中期真菌具有较高多样性(Cai *et al.*, 2016, 2017b)。

3.2 捕食

除植食性和菌食性昆虫之外, 缅甸琥珀中也发现有大量捕食性昆虫, 并且通常伴有与捕食行为高度特化的形态适应。缅甸琥珀中发现一类形态特化的蚂蚁, 其大鄂呈巨型镰刀状, 唇基特化呈角状, 该特化形态表明其为捕食相对大型猎物的蚂蚁(Perrichot *et al.*, 2016)。缅甸琥珀的一类甲虫具有独特的下唇特化来的可伸缩的捕食器官, 遇

到猎物可用下唇末端的具黏液的肉垫粘住猎物,推测该特化结构可捕捉迅速逃跑的猎物,该结构的捕食效率远超传统的上颚捕食方式(Cai *et al.*, 2019a)。蛉类幼虫是缅甸琥珀多样性和丰度都很高的类群,中草蛉类幼虫足极长,且其前跗节具梳状的爪,该特化结构有助于其紧握蛛丝并在蛛网上爬行,推测为蜘蛛的专性捕食者(Liu *et al.*, 2016)。另外,缅甸琥珀中报道有拟态苔藓植物的草蛉幼虫,其胸部和腹部均发育多对扁阔的叶状结构,形态与苔藓植物特别相似;其头部藏匿在前胸侧叶之下,触角极长、端部膨大,大鄂细长内弯,分别用于探测和捕食猎物。这种形态特化,可以使其藏匿于植物中避免被捕食者发现,同时也提高了捕食成功率(Liu X Y *et al.*, 2018)。此外,覆物行为也是蛉类所具有的一类奇特的伪装术,缅甸琥珀报道了包括草蛉、蝶角蛉、蚁蛉和猎蝽等在内的具有大量具有覆物行为的证据,该行为不仅可以减弱虫体与背景的差异,同时可能掩盖虫体的气味为捕食提供便利,而通过行为学特征与形态学特征研究表明,蛉类幼虫的伪装等行为在干系类群中便已出现(Wang *et al.*, 2016; Badano *et al.*, 2018)。

另外,缅甸琥珀中也发现了大量的脊椎动物,如蛙类、反鸟类、带羽毛的恐龙、蛇、蜥蜴等,这些处于食物链较高级别的生物的发现,无疑增加了缅甸琥珀森林的生物多样性及食物链的复杂性(Daza *et al.*, 2016; Xing *et al.*, 2016, 2018a, 2018b, 2018d, 2019)。

3.3 社会性

社会性昆虫是指具有明显的社会分工的昆虫,其化石记录稀少且起源和演化尚不清晰。缅甸琥珀中发现多个工蚁的蚂蚁保存在同一枚琥珀中,推测为社会性生活的蚂蚁共同觅食(Barden and Grimaldi, 2016)。缅甸琥珀中报道了基于雌性成虫、雄性成虫、工蚁、兵蚁建立的白蚁新种,为白垩纪中期白蚁的社会性提供了证据(Zhao *et al.*, 2019)。

育幼行为是成体为提高后代成活率的一种保护幼体性社会行为,但是这种行为的化石证据非常少。介壳虫是一类较为常见的具有育幼行为的昆虫,其雌性成虫的背部由分泌的蜡片盖住,以保

护自己和后代。缅甸琥珀保存有育幼行为的直接证据,标本包括一个尾部带有膨大的卵囊的雌虫,卵囊中保存有约 60 枚已孵化卵壳和未孵化的卵,在卵囊下部和身体外侧保存有 6 个新孵化出的一龄幼虫(Wang *et al.*, 2015)。该化石不仅证实了最早的昆虫育幼行为,也为介壳虫早期辐射演化提供了依据。

3.4 寄生

昆虫是最常见的寄生性生物,通常包括寄生和拟寄生。缅甸琥珀发现有尾针细长呈注射器状的雌性独须虻类,推测为尾针刺穿寄主组织将卵产入寄主体内,同时,该独须虻类复眼发达并与发达的爪垫一起形成三趾状,为拟寄生产卵行为的形态适应(Zhang *et al.*, 2016; Grimaldi and Barden, 2016)。而最近基于独须虻生殖器的起源和详细结构的研究表明,独须虻的尾针由第 8 和第 9 腹节组成,其形态和细节特征均与现生果蝇相似,不排除独须虻也有可能具有和果蝇相似的行为方式,即将卵产于植物组织(Zhang and Zhang, 2019)。

蟹客是生活在白蚁巢穴的生物共生体,缅甸琥珀中发现有形态非常特化的似蜚型隐翅虫,现生的该类群都是严格的蟹客,因此推测这类化石隐翅虫也具有类似的生活方式,可能代表了目前已知最古老的蟹客化石(Cai *et al.*, 2017a)。另外,缅甸琥珀中发现大量具有尾刺板刺的虻类,该结构与沙腔(收集砂砾并将卵包裹产于地面,幼虫孵化后寻找寄主并以寄主为食)具有相关性,可能代表着拟寄生的生活习性(Dikow and Grimaldi, 2014; Grimaldi, 2016; Zhang *et al.*, 2018a; Ye *et al.*, 2019)。

螳螂幼虫与食虫虻总科的很多寄生性虻类幼虫具有相似的生活习性,其幼虫孵化后寻找成年雌性蜘蛛,然后进入卵囊取食蜘蛛卵。缅甸琥珀发现一螳螂幼虫位于蜘蛛足部,为螳螂寄生蜘蛛提供了较为直接的化石证据(Haug *et al.*, 2018)。

3.5 求偶行为和颜色的复原

生物的颜色通常可以起到吸引异性、警戒或自我保护的作用,吸引异性是最常见的作用。颜色主要分为化学色和结构色,化学色由化学物质组成,

可以吸收特定波长的光而反射其余波长的光形成颜色, 羽毛可以展示出不同的颜色, 缅甸琥珀中保存有丰富的羽毛化石, 但是化学色在埋藏的过程中丢失。Thomas 等对包括缅甸琥珀在内的多个琥珀中保存的羽毛进行研究, 通过扫描电子显微镜和光学显微镜可以发现羽毛中的黑色素和微结构(尽管拉曼光谱并不能证明色素结构的存在)(Thomas *et al.*, 2014)。

结构色是生物体表面纳米尺度的微细结构对不同波长的入射光产生的反射、折射、衍射等形成的光学效应。鳞翅目包括多种蛾类和蝴蝶, 是人们最熟悉的具有结构色的昆虫类群之一, 其结构色也对该类群的成功演化起到了非常重要的作用(Rust, 2000; Kristensen, 2003; Vukusic, 2006; McNamara *et al.*, 2011; Mitter *et al.*, 2016)。缅甸琥珀中发现一类具有鳞片的飘翅目昆虫, 通过光学显微技术、透射电镜技术和激光共聚焦技术, 对其翅膀鳞片结构进行研究, 发现其前翅和后翅均由长 30—50 μm 的鳞片组成, 鳞片的表面具有 8—10 条平行的纵脊, 纵脊之间距离约 2—3 μm 。光学建模表明, 平行的纵脊结构可以使鳞片产生稳定的光学散射, 即可见光照射到鳞片表面后可以产生结构色, 表明白垩纪中期已可以产生金属光泽(Zhang *et al.*, 2018b)。

此外, 独特的形态适应也可以为昆虫的求偶行为提供证据。缅甸琥珀中报道了一类足部胫节膨大的豆娘, 其雄性个体 6 足的胫节均扁平膨大呈豆荚状, 尤其后足极为膨大, 并具有条状的纹饰。现生部分豆娘雄性的胫节也有这类形状的胫节, 该结构适用于求偶时在雌性面前翩翩起舞吸引异性, 并可以驱赶其他雄性竞争者, 提高求偶成功率。缅甸琥珀发现的具有膨大的胫节的豆娘, 将豆娘求偶行为的记录延伸到了白垩纪中期, 为白垩纪中期昆虫的多样习性提供了证据 (Zheng *et al.*, 2017)。

4 结 论

综合岩石地层学及琥珀生物学, 缅甸琥珀森林可能位于滨海区或江河入海口等近海岸的地带。根据目前的报道, 缅甸琥珀无疑是世界上生物多样性最高的琥珀生物群之一, 除了生物多样性外,

缅甸琥珀森林的昆虫行为生态学研究也有了长足的进展, 包括昆虫与植物协同演化关系、捕食、社会性、寄生和求偶等, 揭示了缅甸琥珀森林丰富多彩的生态系统。

尽管缅甸琥珀已报道的生物多样性居琥珀生物群多样性之首, 但是缅甸琥珀生物群的总体面貌仍然不够清晰, 现有缅甸琥珀的研究多集中在生物群分类上, 且缺少对在生态系统中发挥重要作用的微小生物个体的研究。琥珀作为一种具有粘性的植物树脂, 在分泌之初, 对不同生态位、不同食性的生物的捕获存在着很大的偏差(Solórzano Kraemer *et al.*, 2015, 2018), 因此, 需要通过与现代热带森林生态系统的对比, 尽可能地揭示缅甸琥珀生物群的多样性和生态系统的复杂性。

致谢 评审专家提出宝贵修改意见, 特此致谢。

参考文献 (References)

- 席党鹏, 万晓樵, 李国彪, 李 罡, 2019. 中国白垩纪综合地层和时间框架. 中国科学: 地球科学, 49: 257–288.
- 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: 3257.
- Bao Tong, Wang Bo, Li Jian-guo, Dilcher D, 2019. Pollination of Cretaceous flowers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116: 24707–24711.
- Barden P, Grimaldi D A, 2016. Adaptive radiation in socially advanced stem-group ants from the Cretaceous. *Current Biology*, 26: 515–521.
- Benton M J, 2010. The origins of modern biodiversity on land. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365: 3667–3679.
- Bray P S, Anderson K B, 2009. Identification of Carboniferous (320 Million Years Old) Class Ic amber. *Science*, 326: 132–134.
- Cai Chen-yang, Clarke D J, Yin Zi-wei, Fu Yan-zhe, Huang Di-ying, 2019a. A specialized prey-capture apparatus in mid-Cretaceous rove beetles. *Current Biology*, 29: R116–R117.
- Cai Chen-yang, Escalona H E, Li Li-qin, Yin Zi-wei, Huang Di-ying, Engel M S, 2018. Beetle pollination of cycads in the Mesozoic. *Current Biology*, 28: 1–7.
- Cai Chen-yang, Huang Di-ying, Newton A F, Eldredge T, Engel M S, 2017a. Early evolution of specialized termitophily in Cretaceous rove beetles. *Current Biology*, 27: 1229–1235.
- Cai Chen-yang, Lawrence J F, Yamamoto S, Leschen R A B, Newton A F, Ślipiński A, Yin Zi-wei, Huang Di-ying, Engel M S, 2019b. Basal polyphagan beetles in mid-Cretaceous amber from Myanmar: biogeographic implications and long-term morphological

- stasis. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, 286: 20182175.
- Cai Chen-yang, Leschen R A B, Hibbett D S, Xia Fang-yuan, Huang Di-ying, 2017b. Mycophagous rove beetles highlight diverse mushrooms in the Cretaceous. *Nature Communications*, 8: 14894.
- Cai Chen-yang, Newton A F, Thayer M K, Leschen R A B, Huang Di-ying, 2016. Specialized proteinine rove beetles shed light on insect-fungal associations in the Cretaceous. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, 283: 20161439.
- Caldas E B, Martins-Neto R G, Lima Filho F P, 1989. *Afropollis* sp. (polém) no trato intestinal de vespa (Hymenoptera: Apocrita: Xyelidae) no Cretáceo da Bacia do Araripe. *Simpósio Geologia Nordeste*, 13: 195–196.
- Cockerell T D A, 1916. Insects in Burmese amber. *American Journal Science*, 42: 135–138.
- Cockerell T D A, 1917a. Fossil insects. *Annals of the Entomological Society of America*, 10: 1–22.
- Cockerell T D A, 1917b. Arthropods in Burmese amber. *Psyche*, 24: 40–45.
- Cockerell T D A, 1917c. Descriptions of fossil insects. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 30: 79–82.
- Cockerell T D A, 1917d. Arthropods in Burmese amber. *American Journal Science*, 44: 360–368.
- Cockerell T D A, 1917e. Insects in Burmese amber. *Annals of the Entomological Society of America*, 10: 323–329.
- Cockerell T D A, 1919a. Two interesting insects in Burmese amber. *Entomologist*, 52: 193–195.
- Cockerell T D A, 1919b. Insects in Burmese amber. *Entomologist*, 52: 241–243.
- Cockerell T D A, 1920a. Fossil arthropods in the British Museum—I. *Annals and Magazine of Natural History*, 5: 273–279.
- Cockerell T D A, 1920b. Fossil arthropods in the British Museum—IV. *Annals and Magazine of Natural History*, 6: 211–214.
- Cockerell T D A, 1920c. A therevid fly in Burmese amber. *Entomologist*, 53: 169–170.
- Cockerell T D A, 1921. Fossil arthropods in the British Museum—VII. *Annals and Magazine of Natural History*, 8: 541–545.
- Cockerell T D A, 1922. Fossils in Burmese amber. *Nature*, 109: 713–714.
- Cruickshank R, Ko K, 2003. Geology of an amber locality in the Hukawng Valley, northern Myanmar. *Journal of Asian Earth Sciences*, 21: 441–455.
- Davies E H, 2001. Palynological analysis and age assignments of two Burmese amber sample sets. Unpublished Report by Branta Biostratigraphy Ltd. for Leeward Capital Corp.
- Daza J D, Stanley E L, Wagner P, Bauer A M, Grimaldi D A, 2016. Mid-Cretaceous amber fossils illuminate the past diversity of tropical lizards. *Science Advances*, 2: e1501080.
- Dikow T, Grimaldi D A, 2014. Robber flies in Cretaceous ambers (Insecta: Diptera: Asilidae). *American Museum Novitates*, 3799: 1–19.
- Dutta S, Mallick M, Kumar K, Mann U, Greenwood P F, 2011. Terpenoid composition and botanical affinity of Cretaceous resins from India and Myanmar. *International Journal of Coal Geology*, 85: 49–55.
- Friis E M, Pedersen K R, Crane P R, 2006. Cretaceous angiosperm flowers: innovation and evolution in plant reproduction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 232: 251–293.
- Grimaldi D A, 2016. Diverse orthorrhaphan flies (Insecta: Diptera: Brachycera) in amber from the Cretaceous of Myanmar: Brachycera in Cretaceous amber, part VII. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 408: 1–131.
- Grimaldi D A, Barden P, 2016. The Mesozoic family Eremochaetidae (Diptera: Brachycera) in Burmese amber and relationships of Archisargoidea: Brachycera in Cretaceous amber, part VIII. *American Museum Novitates*, 3865: 1–29.
- Grimaldi D A, Cumming J M, 1999. Brachyceran Diptera in Cretaceous ambers and Mesozoic diversification of the Eremoneura. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 239: 1–124.
- 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: 1–71.
- Grimaldi D A, Peñalver E, Barrón E, Herhold H W, Engel M S, 2019. Direct evidence for eudicot pollen-feeding in a Cretaceous stinging wasp (Angiospermae; Hymenoptera, Aculeata) preserved in Burmese amber. *Communications Biology*, 2: 1–10.
- Haug J T, Mueller P, Haug C, 2018. The ride of the parasite: a 100-million-year old mantis lacewing larva captured while mounting its spider host. *Zoological Letters*, 4: 1–8.
- Huang Di-ying, Bechly G, Nel P, Engel M S, Prokop J, Azar D, Cai Chen-yang, Kamp T, Staniczek A H, Garrouste R, Krogmann L, Santos Rolo T, Baumbach T, Ohlhoff R, Shmakov A S, Bourgoin T, Nel A, 2016. New fossil insect order Permopsocida elucidates major radiation and evolution of suction feeding in hemimetabolous insects (Hexapoda: Acercaria). *Scientific Reports*, 6: 23004.
- Johnson S D, Moré M, Amorim F W, Haber W A, Frankie G W, Stanley D A, Cocucci A A, Raguso R A, 2017. The long and the short of it: a global analysis of hawkmoth pollination niches and interaction networks. *Functional Ecology*, 31: 101–115.
- Krassilov V A, Rasnitsyn A P, 1982. A unique finding: pollen in the intestine of early Cretaceous sawflies. *Paleontological Journal*, 16: 80–95.
- Kristensen N P, 2003. *Lepidoptera, Moths and Butterflies, Volume 2: Morphology, Physiology, and Development*. Berlin: Walter de Gruyter. 1–564.
- Labandeira C C, 2010. The pollination of mid-Mesozoic seed plants and the early history of long-proboscid insects. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 97: 469–513.
- Lin Xiao-dan, Labandeira C C, Shih C, Hotton C L, Ren Dong, 2019. Life habits and evolutionary biology of new two-winged long-proboscid scorpionflies from mid-Cretaceous Myanmar amber. *Nature Communications*, 10: 1235.
- Liu Qing, Lu Xiu-mei, Zhang Qing-qing, Chen Jun, Zheng Xiao-ting, Zhang Wei-wei, Liu Xing-yue, Wang Bo, 2018. High niche diversity in Mesozoic pollinating lacewings. *Nature Communications*, 9: 3793.

- Liu Xing-yue, Shi Gong-le, Xia Fang-yuan, Wang Bo, Engel M, 2018. Liverwort mimesis in a Cretaceous lacewing larva. *Current Biology*, 28: 1475–1481.
- Liu Xing-yue, Zhang Wei-wei, Winterton S L, Breitreuz L C V, Engel M S, 2016. Early morphological specialization for insect-spider associations in Mesozoic lacewings. *Current Biology*, 26: 1590–1594.
- Lloyd G T, Davis K E, Pisani D, Tarver J E, Ruta M, Sakamoto M, Hone D W E, Jennings R, Benton M, 2008. Dinosaurs and the Cretaceous Terrestrial Revolution. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 275: 2483–2490.
- Lu Xiu-mei, Zhang Wei-wei, Liu Xing-yue, 2016. New long-proboscid lacewings of the mid-Cretaceous provide insights into ancient plant-pollinator interactions. *Scientific Reports*, 6: 25382.
- Mao Ying-yan, Liang Kun, Su Yi-tong, Li Jian-guo, Rao Xin, Zhang Hua, Xia Fang-yuan, Fu Yan-zhe, Cai Chen-yang, Huang Di-ying, 2019. Various amberground marine animals on Burmese amber with discussions on its age. *Palaeontology*, 1: 91–103.
- McNamara M E, Briggs D E G, Orr P J, Wedmann S, Noh H, Cao Hui, 2011. Fossilized biophotonic nanostructures reveal the original colors of 47-million-year-old moths. *PLoS Biology*, 9: e1001200.
- Miller-Struttman N E, Geib J C, Franklin J D, Kevan P G, Holdo R M, Ebert-May D, Lynn A M, Kettenbach J A, Hedrick E, Galen C, 2015. Functional mismatch in a bumble bee pollination mutualism under climate change. *Science*, 349: 1541.
- Mitter C, Davis D R, Cummings M P, 2016. Phylogeny and evolution of Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, 62: 265–283.
- Peñalver E, Arillo A, Pérez-de la Fuente R, Riccio M L, Delclòs X, Barrón E, Grimaldi D A, 2015. Long-proboscid flies as pollinators of Cretaceous gymnosperms. *Current Biology*, 25: 1917–1923.
- Peñalver E, Labandeira C C, Barrón E, Delclòs X, Nel P, Nel A, Tafforeau P, Soriano C, 2012. Thrips pollination of Mesozoic gymnosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109: 8623–8628.
- Peris D, Pérez-de la Fuente R, Peñalver E, Delclòs X, Barrón E, Labandeira C C, 2017. False blister beetles and the expansion of gymnosperm–insect pollination modes before angiosperm dominance. *Current Biology*, 27: 897–904.
- Perrichot V, Wang Bo, Engel M S, 2016. Extreme morphogenesis and ecological specialization among Cretaceous basal ants. *Current Biology*, 26: 1468–1472.
- Rippa A, Yang Yi, 2017. The amber road: cross-border trade and the regulation of the burmite market in Tengchong, Yunnan. *Trans Regional and National Studies of Southeast Asia*, 5: 243–267.
- Poinar G O, Lambert J B, Wu Yu-yang, 2007. Araucarian source of fossiliferous Burmese amber: spectroscopic and anatomical evidence. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 1: 449–455.
- Rust A J, 2000. Fossil record of mass moth migration. *Nature*, 405: 530–531.
- Ross A J, 2019a. Burmese (Myanmar) amber taxa, on-line supplement v.2019.1 <http://www.nms.ac.uk/collections-research/collections-departments/natural-sciences/palaeobiology/dr-andrew-ross/>.
- Ross A J, 2019b. Burmese (Myanmar) amber checklist and bibliography 2018. *Palaeontology*, 2: 22–84.
- Ross A J, York P V, 2000. A list of type and figured specimens of insects and other inclusions in Burmese amber. *Bulletin Natural History Museum London (Geology)*, 56: 11–20.
- 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.
- Schmidt A R, Jancke S, Lindquist E E, Ragazzi E, Roghi G, Nascimbene P C, Schmidt K, Wappler T, Grimaldi D A, 2012. Arthropods in amber from the Triassic Period. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109: 14796–14801.
- Shi Guang-hai, Grimaldi D A, Harlow G E, Wang Jing, Wang 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.
- Smith R D A, Ross A J, 2017. Amberground pholadid bivalve borings and inclusions in Burmese amber: implications for proximity of resin-producing forests to brackish waters, and the age of the amber. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 107: 239–247.
- Solórzano Kraemer M M, Delclòs X, Clapham M E, Arillo A, Peris D, Jäger P, Stebner F, Peñalver E, 2018. Arthropods in modern resins reveal if amber accurately recorded forest arthropod communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115: 1–6.
- Solórzano Kraemer M M, Kraemer A S, Stebner F, Bickel D J, Rust J, 2015. Entrapment bias of arthropods in Miocene amber revealed by trapping experiments in a tropical forest in Chiapas, Mexico. *PLoS One*, 10: 1–24.
- Thomas D B, Nascimbene P C, Dove C J, Grimaldi D A, James H, 2014. Seeking carotenoid pigments in amber-preserved fossil feathers. *Scientific Reports*, 4: 5226.
- Vukusic P, 2006. Structural colour in Lepidoptera. *Current Biology*, 16: R621–R623.
- Wang Bo, Xia Fang-yuan, Engel M S, Perrichot V, Shi Gong-le, Zhang Hai-chun, Chen Jun, Jarzembowski E A, Wappler T, Rust J, 2016. Debris-carrying camouflage among diverse lineages of Cretaceous insects. *Science Advances*, 2: e1501918.
- Wang Bo, Xia Fang-yuan, Wappler T, Simon E, Zhang Hai-chun, Jarzembowski E A, Szwedo J, 2015. Brood care in a 100-million-year-old scale insect. *eLife*, 4: e05447.
- Xi Dang-peng, Wan Xiao-qiao, Li Guo-biao, Li Gang, 2019. Cretaceous integrative stratigraphy and timescale of China. *Science China Earth Sciences*, 49: 257–288.
- Xing Li-da, Caldwell M W, Chen Rui, Nydam R L, Palci A, Simões T R, McKellar R C, Lee M S Y, Liu Ye, Shi Hong-liang, Wang Kuan, Bai Ming, 2018a. A mid-Cretaceous embryonic-to-neonate snake in amber from Myanmar. *Science Advances*, 4: eaat5042.
- Xing Li-da, McKellar R C, Wang Min, Bai Ming, O'Connor J K, Benton M J, Zhang Jian-ping, Wang Yan, Tseng K, Lockley M G, Li Gang, Zhang Wei-wei, Xu Xing, 2016. Mummified precocial bird wings

- in mid-Cretaceous Burmese amber. *Nature Communications*, 7: 12089.
- Xing Li-da, O'Connor J K, Chiappe L M, McKellar R C, Carroll N, Hu Han, Bai Ming, Lei Fu-min, 2019. A new enantiornithine bird with unusual pedal proportions found in amber. *Current Biology*, 29: 2396–2401.
- Xing Li-da, O'Connor J K, McKellar R C, Chiappe L M, Bai Ming, Tseng K, Zhang Jie, Yang Hai-dong, Fang Jun, Li Gang, 2018b. A flattened enantiornithine in mid-Cretaceous Burmese amber: morphology and preservation. *Science Bulletin*, 63: 235–243.
- Xing Li-da, Sames B, McKellar R C, Xi Dang-peng, Wan Xiao-qiao, 2018c. A gigantic marine ostracod (Crustacea: Myodocopa) trapped in mid-Cretaceous Burmese amber. *Scientific Reports*, 8: 1365.
- Xing Li-da, Stanley E L, Bai Ming, Blackburn D C, 2018d. The earliest direct evidence of frogs in wet tropical forests from Cretaceous Burmese amber. *Scientific Reports*, 8: 8770.
- Ye Xiu-na, Yao Gang, Shih C, Ren Dong, Wang Yong-jie, 2019. New bee flies from the mid-Cretaceous Myanmar amber (Brachycera: Asiloidea: Bombyliidae). *Cretaceous Research*, 100: 5–13.
- Yu Ting-ting, Kelly R, Mu Lin, Ross A, Kennedy J, Broly P, Xia Fang-yuan, Zhang Hai-chun, Wang Bo, Dilcher D, 2019. An ammonite trapped in Burmese amber. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116: 11345–11350.
- Yu Ting-ting, Wang Bo, Jarzembowski E, 2019. First record of marine gastropods (wentletraps) from mid-Cretaceous Burmese amber. *Palaeoworld*, 28(4): 508–513.
- Zhang Qing-qing, Zhang Jun-feng, 2019. Contribution to the knowledge of male and female eremochaetid flies in the late Cretaceous amber of Burma (Diptera, Brachycera, Eremochaetidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 66: 75–83.
- Zhang Qing-qing, Chen Ke-yu, Wang Ya-ting, Xue Rui-xuan, Jarzembowski E A, Wang Bo, 2019. Long-proboscid zhangsolvid flies in mid-Cretaceous Burmese amber (Diptera: Stratiomyomorpha). *Cretaceous Research*, 98: 18–25.
- Zhang Qing-qing, Li Xuan-kun, Xu Bing-qing, Zhu Yi-meng, Lu Rui-qi, Wang Bo, Yeates D K, 2018a. Two new genera of Apsilocephalidae from mid-Cretaceous Burmese amber. *Cretaceous Research*, 84: 525–532.
- Zhang Qing-qing, Mey W, Ansoerge J, Starkey T A, McDonald L T, McNamara M E, Jarzembowski E A, Wichard W, Kelly R, Ren Xiao-yin, Chen Jun, Zhang Hai-chun, Wang Bo, 2018b. Fossil scales illuminate the early evolution of lepidopterans and structural colors. *Science Advances*, 4: e1700988.
- Zhang Qing-qing, Zhang Jun-feng, Feng Yi-tao, Zhang Hai-chun, Wang Bo, 2016. An endoparasitoid Cretaceous fly and the evolution of parasitoidism. *The Science of Nature*, 103: 1–7.
- Zhao Zhi-peng, Eggleton P, Yin Xiang-chu, Gao Tai-ping, Shih C, Ren Dong, 2019. The oldest known mastotermitids (Blattodea: Termitoidea) and phylogeny of basal termites. *Systematic Entomology*, 44: 612–623.
- Zheng Da-ran, Nel A, Jarzembowski E A, Chang Su-Chin, Zhang Hai-chun, Xia Fang-yuan, Liu Hao-ying, Wang Bo, 2017. Extreme adaptations for probable visual courtship behaviour in a Cretaceous dancing damselfly. *Scientific Reports*, 7: 44932.
- Zheng Da-ran, Chang Su-Chin, Perrichot V, Dutta S, Rudra A, Mu Lin, Kelly R S, Li Sha, Zhang Qi, Zhang Qing-qing, Wong J, Wang Jun, Wang He, Fang Yan, Zhang Hai-chun, Wang Bo, 2018. A Late Cretaceous amber biota from central Myanmar. *Nature Communications*, 9: 3170.