



世界各地琥珀中的脊椎动物包裹体*

丑春永¹ 邢立达^{1,2**}

1 中国地质大学(北京)地球科学与资源学院, 北京 100083;

2 生物地质与环境地质国家重点实验室, 中国地质大学(北京), 北京 100083, xinglida@cugb.edu.cn

提要 琥珀是一种经过石化作用形成的天然树脂化石, 亦是一种有机宝石。琥珀在全球范围分布较广, 尤其在欧洲的波罗的海、中美洲的多米尼加-墨西哥、亚洲的缅甸等区域有着大量的发现。全球各地琥珀中, 昆虫包裹体最为常见, 脊椎动物包裹体数量较少。但相对保存于沉积岩中的传统脊椎动物化石来说, 保存于琥珀中的脊椎动物包裹体可以额外提供生物体的软组织、原始死亡状态、生存环境等信息, 且可以保存比传统骨骼化石更直观、立体、精细的生物形态学信息, 为研究生物演化、恢复古环境、古生态和古行为学等方面提供了重要的依据。文中主要总结了来自全球各琥珀产区迄今为止发现的各种脊椎动物包裹体, 包括了非鸟恐龙、鸟类、哺乳类、爬行类、两栖类等, 以及它们背后隐藏的演化信息, 并对未来的研究方向与趋势做了初步的展望。

关键词 琥珀 包裹体 脊椎动物 缅甸 波罗的海 多米尼加 墨西哥

中文引用 丑春永, 邢立达, 2020. 世界各地琥珀中的脊椎动物包裹体. 古生物学报, 59(1): 30–42. doi: 10.19800/ji.cnki.aps.2020.01.04

英文引用 Chou Chun-yong, Xing Li-da, 2020. Vertebrate remains in amber around the world. Acta Palaeontologica Sinica, 59(1): 30–42. doi: 10.19800/ji.cnki.aps.2020.01.04

VERTEBRATE REMAINS IN AMBER AROUND THE WORLD

CHOU Chun-yong¹ and XING Li-da^{1,2}

1 School of the Earth Sciences and Resources, China University of Geosciences, Beijing 100083, China;

2 State Key Laboratory of Biogeology and Environmental Geology, China University of Geosciences, Beijing 100083, China, xinglida@cugb.edu.cn

Abstract Amber, as an organic gem, is fossilized natural resin widely distributed around the world, especially Baltic region in Europe, Dominica-Mexico in Central America, and Myanmar in Asia. Insects are the most common inclusions in amber, while vertebrate inclusions are the rarest. However, compared to vertebrate fossils from sedimentary rocks, vertebrate inclusions trapped in amber pieces can provide additional information about the soft tissues, primitive death states, and living environment, as well as more visualized and refined 3D morphological information, all of which are important for studies in evolution, palaeoenvironmental restoration, palaeoecology and palaeoethology,

收稿日期: 2019-12-10

* 国家自然科学基金重大项目(41790455)、美国国家地理学会项目(EC0768-15)和中国地质大学(北京)“求真学人”人才支持计划经费项目联合资助。

** 通讯作者: 邢立达, 副教授, 主要从事古脊椎动物研究。

which is more intuitive, stereoscopic and detailed than bone fossils. This paper reviews vertebrate inclusions from various amber biota, including non-avian dinosaurs, aves, mammals, reptiles and amphibians, as well as their evolutionary implication, and also provides a framework of future researches.

Key words Amber, inclusions, vertebrates, Myanmar, Baltic, Dominica, Mexico

1 前言

琥珀是一种化石化的树脂化石, 由深埋地下的松柏类、豆科等植物树脂历经漫长地质作用后形成。它们往往保存了古动物的软组织信息(如蜗牛触角等软组织, Xing *et al.*, 2019c)、原始死亡状态、生存环境等, 这都是传统化石难以具备的优点, 为研究古生态系统提供了一个崭新的视角。

琥珀在世界各地储量较丰富, 但能支撑持续性商业开采的主要有三大区域, 分别是欧洲波罗的海沿岸国家和美洲墨西哥-多米尼加区域的新生代琥珀, 亚洲缅甸北部与中部的白垩纪琥珀(Grimaldi *et al.*, 2002; Penney, 2010; Zheng *et al.*, 2018)。

缅甸琥珀中保存了数量众多的晚白垩世早期动植物化石, 已成为近十年来的研究热点(Guo *et al.*, 2017)。2012 年以来, 邢立达团队率先在国内展开脊椎动物包裹体的研究, 并取得了一系列成果。目前, 缅甸琥珀中发现的脊椎动物包裹体已初具动物群雏形, 包括蛙类(Xing *et al.*, 2018f)、有鳞类(Arnold and Poinar, 2008; Daza *et al.*, 2016, 2018)、蛇类(Xing *et al.*, 2018a)、孤立羽毛(Grimaldi *et al.*, 2002; Thomas *et al.*, 2014; Xing *et al.*, 2018b)、反鸟类(Xing *et al.*, 2016a, 2017, 2018d, 2019a, 2019b)和非鸟恐龙(Xing *et al.*, 2016b)。其中蛇类、反鸟类和非鸟恐龙皆为首次发现于琥珀中, 为研究其起源与演化提供了重要的信息, 亦有助于重建该地区晚中生代脊椎动物群面貌。此外, 犹如拟蝎在鸟类身上携播(Xing *et al.*, 2018c)是古行为学的良好体现, 海生介形类(Xing *et al.*, 2018e)、菊石(Yu *et al.*, 2019)则反映了动物群滨海的环境。

除了上述三大产区, 黎巴嫩(Azar *et al.*, 1999; Arnold *et al.*, 2002)、西班牙(Alonso *et al.*, 2000)、美国(Grimaldi and Case, 1995; Engel and Grimaldi,

2005)、法国(Perrichot *et al.*, 2008)、加拿大(McKellar *et al.*, 2011)等国家也都发现过琥珀包裹体化石。本文主要整理了世界各地琥珀的脊椎动物包裹体, 并分区域与类别来表述与展望。

2 缅甸琥珀脊椎动物包裹体

2.1 概述

缅甸琥珀主要分布于缅甸北部克钦邦胡康谷地(Hukang Valley)(如 Xing *et al.*, 2016a)和中部的提林(Tilin)地区(Zheng *et al.*, 2018)。前者发现的琥珀包裹体数量丰富, 多样性高, 是近年来的研究热点。到目前为止, 缅甸琥珀包裹体的研究已有百年历史, Cockerell (1917)最先对缅甸北部琥珀包裹体进行研究, 描述了数量众多的昆虫。随着近十年缅甸琥珀开采技术的提升, 脊椎动物包裹体随之增加, 如: 两栖类、有鳞类、鸟类、非鸟恐龙类。新标本的不断发现, 以及新技术新方法的应用, 对于重建该地区生物群面貌及古生态系统起着重要的作用。

学者们对于缅甸北部克钦琥珀的地质年龄曾经持有不同的观点。Cockerell (1922)根据琥珀包裹体认为形成时代不晚于始新世中期。Dlussky (1996)在包裹体中发现晚白垩世的绝灭种, 怀疑该区琥珀年龄为晚白垩世。Shi 等(2012)通过分析琥珀层火山碎屑岩与泥岩中的锆石, 得出克钦琥珀形成于 98.79 ± 0.62 Ma, 将时代限定在晚白垩世最早期。缅甸中部提林地区凝灰岩年龄为晚白垩世晚期(72.1 ± 0.3 Ma)(Zheng *et al.*, 2018)。

2.2 两栖类

无尾两栖类, 即蛙类是世界各地热带森林中常见而多样的组成部分。然而, 从化石记录中几乎没有直接证据表明蛙类化石产于热带森林环境。Xing 等(2018f)描述了缅甸琥珀中 4 个蛙类包

裹体,是迄今为止发现的最古老的蛙类琥珀化石记录。在此之前,人们仅在墨西哥和多米尼加两地发现过新生代蛙类琥珀化石(Poinar and Cannatella, 1987; Anderson, 2004)。这 4 件蛙类化石标本保存情况良好,其中一件体长 2.2 cm,保存了包括头骨、部分脊椎以及大部分四肢在内的骨架。还有一件体长约 7 mm,保存了头部之外的全部身体部分以及大量软组织,其他两个个体仅保留了肢部。骨骼留存较多的标本与现生的产婆蟾超科(Alytoidea)/盘舌蟾超科(Discoglossoidea)蛙类非常相似,但其特征有别于以往发现该科的所有蛙类,该文将其命名为李墨琥珀蛙(*Electrorana limoae*)。此次发现不仅提供了详尽的中生代蛙类化石形态特征,同时也揭示了琥珀蛙与温带地区的产婆蟾等类群在白垩纪就已经占据了比以往所知更加广阔的栖息地。

同属两栖类的有尾两栖类目前已经有多个标本被记录,其中保存较好的样本有明显的外鳃结构,这是有尾两栖类的重要特征,这批标本目前正在描述中。

2.3 有鳞类

2.3.1 蜥蜴类

由于较小的身材和适于攀爬的习性,蜥蜴很容易被流落的树脂所包裹,所以蜥蜴相对于其他脊椎动物较常见于琥珀之中。

Arnold 和 Poinar (2008)首次命名了缅甸琥珀中壁虎亚目(Gekkota)的新物种 *Cretaceogekko burmae*。*C. burmae* 为一幼年个体,独特的足部比例和复杂的黏附机理,以及其脚垫皮瓣可能含有现生壁虎的足趾腹面刚毛结构的情况,都表明这些特征在约 1 亿年前就已出现(Arnold and Poinar, 2008)。

Daza 等(2016)描述了 12 件缅甸琥珀蜥蜴类包裹体,利用高精度 X 光 CT 扫描重建了部分骨骼,标本从形态上可分为壁虎亚目(Gekkota)、蜥蜴总科(Lacertoidea)、鬣蜥亚科(Agaminae)和避役科(Chamaeleonidae),它们构成了目前已知最古老的保存于琥珀之中的蜥蜴类动物群,表现了缅甸白垩纪蜥蜴的多样性。这批标本也提供了蜥蜴类丰

富的皮肤、脚垫等软组织和骨骼细节的信息。这一发现表明多样性很高的旧大陆热带蜥蜴类组合早在白垩纪中期就已经形成,在经历了白垩纪-古近纪之交的大绝灭事件之后,这一蜥蜴类组合在现生种群中仍表现出遗传连续性(Daza *et al.*, 2016)。Fontanarrosa 等(2018)检视了前文描述过的一件被归入壁虎亚目的标本,线性判别分析表明,其应处于壁虎亚目和石龙子亚目(Scincomorpha)共同的形态带,即此前仅在现生壁虎科(Gekkonidae)和叶趾虎科(Phyllodactylidae)中报道过副指结构,而具黏附机制的趾下结构进行攀援的能力却独立起源于壁虎亚目、石龙子科(Scincidae)和安乐蜥科(Dactyloidae)。

Daza 等(2018)描述了有鳞目一新属种 *Barlochersaurus winhtini*。该化石是迄今为止发现的最小、最完整的白垩纪蜥蜴之一,保存了蜥蜴的大部骨架、肌肉和其他软组织的残余。但受保存状态限制,其重要的鉴定特征不全,经对这块标本衍征的鉴定,将其归于蛇蜥类的干群。*B. winhtini* 可能代表首个包裹于琥珀中的基干蛇蜥类,并成为该类群中已知最小的个体,这增加了我们对白垩纪蜥蜴多样性的认识。

总的来说,缅甸琥珀蜥蜴类包裹体研究程度很低,大量标本有待描述。比如,位于中国广东的德煦古生物研究所(Dexu Institute of Palaeontology)目前收藏了近 300 件此类标本,正在等待进一步的描述。

2.3.2 蛇类

Xing 等(2018a)描述了胡康谷地第一个蛇胚胎/新生蛇化石,命名为缅甸晓蛇(*Xiaophis myanmarensis*)。这块非常小的蛇化石为一段铰接的颅后骨骼,包括了约 97 枚椎骨、肋骨和部分皮肤。这 97 枚椎骨中的前 87 节加上肋骨构成了躯干,剩余 10 节构成尾部,该标本有着明显的腹下椎骨(前泄殖腔椎骨),而且标本的脊椎骨还有着特化的椎弧凹与椎弧凸,这是蛇类的重要特征。缅甸晓蛇的颅后骨骼显示与其它白垩纪冈瓦纳蛇类极高的相似性,如阿根廷发现的、距今 9000 万

年的狡蛇(*Najash*)和恐蛇(*Dinilysia*)。缅甸晓蛇位于冈瓦纳蛇类基干类群中,如狡蛇(*Najash*)、恐蛇(*Dinilysia*)和古裂口蛇(*Sanajeh*)及现代蛇(冠群)之间。除了新生蛇, Xing 等(2018a)亦描述了一块保存在缅甸琥珀中的蛇蜕皮,皮肤鳞片呈菱形或圆菱形,整体划分为深色和浅色两个区域,整块皮肤中包含一块具有黑色圆状图案的不规则区域,由于保存信息有限,无法将其归入 *X. myanmarensis* 中。

从古地理学角度来看,缅甸蛇类生存于南冈瓦纳的岛弧系统中,该系统后来成为劳亚大陆东缘的一部分。这些蛇琥珀产于劳亚大陆东部,是中生代蛇类记录的重要的新基准点,其明确表明蛇类在至少 1 亿年前就已经完成了在各纬度的分布。这批标本为我们了解地质时期蛇类演化、个体发育、辐射和生物多样性提供了重要的依据(Xing *et al.*, 2018a)。

2.4 鸟类

2.4.1 孤立羽毛

缅甸琥珀中发现的鸟类与非鸟恐龙包裹体包括孤立羽毛(Grimaldi *et al.*, 2002; Thomas *et al.*, 2014; Xing *et al.*, 2018b)、反鸟类骨骼与软组织(Xing *et al.*, 2016a, 2017, 2018d, 2019a, 2019b)以及非鸟恐龙(Xing *et al.*, 2016b), 这些标本提供了丰富的软组织形态学信息,弥补了传统化石的信息缺口。由于鸟类与非鸟恐龙的孤立羽毛难以区分,这里作统一介绍。

孤立羽毛包裹体相对常见于缅甸琥珀中,这些羽毛划分为不同种类,如绒羽、飞羽等。Nascimbene 等(2014)在一份会议摘要中提及在超过 50 件缅甸琥珀羽毛包裹体中确认了绒羽、盘绕的羽小枝、黑素体、吸血节肢动物与脊椎动物的关系等,但无具体描述。

不同形态的羽毛赋予鸟类和非鸟恐龙不同的功能。化石记录中最精妙的羽毛之一可能要数延长的尾羽。这些尾羽绝大多数出现在一些原始的鸟类身上,如孔子鸟类、反鸟类(O'Connor *et al.*, 2012),也出现在恐龙中的擅攀鸟龙类

(Scansoriopterygidae)的耀龙(*Epidexipteryx*)尾巴上(Zhang *et al.*, 2008)。Xing 等(2018b)描述了 31 件羽轴主导型羽(RDFs),也被称为近端条带状羽(PRPF)羽轴。这批标本是首次以立体形式保存的羽轴主导型羽,其羽轴开放,横截面为 C 形,闭合不良使得这类羽毛的空气动力学功用很有限,但可能是一种高效的轻质尾羽,这种羽轴主导型羽可能代表一种原始的羽毛形态(尚未发育出完整的羽轴的时候),也可能是源自管状羽轴的二次丧失。

古蛋白分析是一个正处于快速发展时期的研究领域。McCoy 等(2019)从两个缅甸琥珀羽毛包裹体中提取出了氨基酸。样本羽毛的氨基酸含量很低,这说明许多原始氨基酸在化石化过程中发生了降解或者丢失了。在非极性更强的、缓慢外消旋化的氨基酸中,高水平外消旋作用的存在说明其中有一部分氨基酸很古老,应为原始氨基酸。该研究结果表明,琥珀内独特的化石化环境具备一定的古氨基酸和古蛋白的恢复潜力。

整体而言,尽管含有孤立羽毛的化石标本数量比较多,但是多数标本尚未被详细研究,目前的研究主要集中于羽毛颜色、演化阶段及方式等方面。鉴于现生鸟类羽毛非常复杂的多样性,缅甸琥珀的羽毛包裹体研究有着较高的难度。

2.4.2 骨骼

鸟类是世界上多样性最高的脊椎动物之一,大约有 10 500 个种,在近 1.5 亿年漫长的演化历史中,共历经了两次辐射演化,分别发生于白垩纪和新生代。白垩纪是鸟类演化的重要阶段,记录了鸟类如何从恐龙演化而来的过程。

缅甸琥珀中发现的两件反鸟类幼体标本是首次在琥珀中同时发现鸟类骨骼和羽毛的材料,也是缅甸琥珀中首次记录的白垩纪鸟类。通过显微 CT 扫描重建了标本的骨骼形态、比例以及羽毛特征,其中的羽毛等软组织为反鸟类幼年个体的研究提供了新的细节和视角(Xing *et al.*, 2016a)。

Xing 等(2017)描述了长约 6 cm 近乎完整的反鸟类雏鸟包裹体(图 1),至少包括了头部、颈椎、

翅膀、脚部和尾部,以及大量软组织和皮肤结构,尤其是各种形态的羽毛,裸露的耳朵、眼睑,以及跗骨上极具细节的鳞片。Xing 等(2018d)描述了缅甸琥珀中另一件保存相当完整的反鸟标本,该标本沿着冠状面剥蚀,暴露出了身体内多区域的解剖学细节,虽然缺失了部分左翅与腿部,但它保存了头盖骨基部、脊柱(约 5 个颈椎和 8 个背椎)、

左前肢(包括了肱骨、桡骨和尺骨)、骨盆区域和股骨。X 射线荧光成像方法获得了该标本微量元素分布图,试验区的铁、钙、钛、锌、砷、锰等元素的分布与化石的形态高度吻合。富含钙和钛元素的区域为骨骼所在,而在覆盖着琥珀大部分区域的软组织区域,铁和锰等元素的浓度最高。这些信息有助于我们了解琥珀包裹体的琥珀化过程。

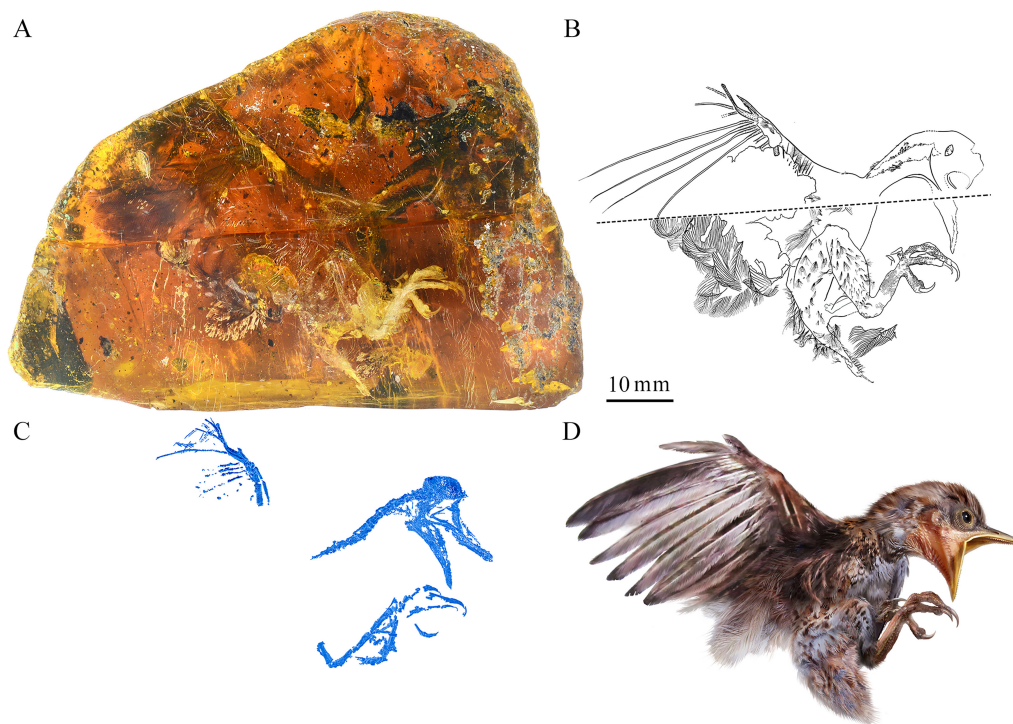


图 1 产于缅甸琥珀中长约 6 cm 近乎完整的反鸟类雏鸟包裹体

Fig. 1 Overview of an enantiornithine hatchling preserved in Burmese amber, with 6 cm in length.

A. 琥珀标本; B. 根据实物绘制的软组织线图; C. CT 扫描所展示的骨骼与部分软组织(羽轴); D. 艺术重建图(修改自 Xing *et al.*, 2017)。

A. amber specimen; B. illustration of observable plumage and skin sections; C. X-ray μ CT reconstruction; D. art reconstruction (modified from Xing *et al.*, 2017).

Xing 等(2019a)描述了一件不到 7 mm 长的鸟类足部化石,重建的 3D 模型观察到锯齿状的青枝型骨折,表明足部被树脂包裹之前就已经断裂。这意味着标本在完全干燥之前受到了掠食或食腐动物的破坏。该标本最吸引人的是在趾骨上保留着廓羽,足部还保留了角质鳞丝状羽(SSF)。这些角质鳞丝状羽非常粗壮,密度较低,可能是发挥着触觉的功能,能够帮助它捕捉昆虫等小型猎物。这表明了该地区晚白垩世古鸟类具有较高的多样性。

Xing 等(2019b)描述了一保存良好的成年或亚成年的反鸟类足部包裹体,其第 III 趾最长,比跗跖骨长 20%,而第 I 趾和第 II 趾的长度非常接近,前者是后者长度的 86%,第 II 趾的长度为第 III 趾的 59%,经与现生鸟类和白垩纪古鸟类比对,其特征不同于已知物种,将其命名为陈光琥珀鸟(*Elektorornis chenguangi*),此为琥珀中首只获得命名的古鸟类。陈光琥珀鸟延长的第三趾可能与特殊的觅食行为有关,体现了早期鸟类觅食活动的多样性。

2.5 非鸟恐龙

披羽恐龙的发现至今已有 20 多年的历史 (Chen *et al.*, 1998), 随着化石的增加, 学者对羽毛的演化已建立起初步的模型 (Prum, 1999; Xu *et al.*, 2001, 2010, 2014; Prum and Dyck, 2003; Perrichot *et al.*, 2008; O'Connor *et al.*, 2012; Chen *et al.*, 2015)。加拿大的白垩纪非鸟恐龙羽毛是琥珀中恐龙软组织的首次记录, 为羽毛的结构特征研究和演化提供了一个新视角 (McKellar *et al.*, 2011)。Xing 等 (2016b) 发现了缅甸琥珀中带有羽毛的虚骨龙类尾部化石, 这是首次在琥珀中发现恐龙化石, 标本保留了恐龙尾部良好的形态学细节, 包括毛囊的空间分布以及羽毛在尾部的位置及其微观特征。最重要的是, 这些羽毛都具有细长的羽轴, 交替的羽枝和连续且均匀的羽小枝, 这些特征为羽枝融合形成羽轴时已具有羽小枝的假设提供了依据。Xing 等 (2016b) 亦分析了标本中的微量元素, 标本的断面出现了高度富集的铁元素, 近边吸收谱分析表明其中 80% 以上的铁样本为二价铁, 这些是血红蛋白和铁蛋白的痕迹。

3 波罗的海琥珀脊椎动物包裹体

3.1 概述

波罗的海区域是全球琥珀的重要产地之一, 就商业价值而言, 波罗的海琥珀占据全球琥珀市场的很大份额。波罗的海区域琥珀层上部多覆盖泥沙或海绿石, 以俄罗斯西北部 Samland Peninsula 地区 “blue earth” 沉积中的海绿石定年为例, 此地的琥珀沉积物时代应为早始新世 (Ritzkowski, 1997; Weitschat and Wichard, 2002)。这是波罗的海区域琥珀年代的代表, 整体约形成于始新世 (47–40 Ma, Hulcr *et al.*, 2014)。

波罗的海琥珀主要矿区分布于俄罗斯加里宁格勒、桑比亚半岛、波兰北部及乌克兰境内, 在白俄罗斯、法国、德国等地也有零星分布。波罗的海琥珀中的包裹体十分丰富, 其中无脊椎动物和植物较多, 脊椎动物非常罕见, 尤其是与年代较老的缅甸北部琥珀以及年代较新的多米尼加琥珀相比。

3.2 蜥蜴类

迄今为止, 波罗的海只发现过蜥蜴科 (Lacertids) 包裹体。1891 年, 俄罗斯加里宁格勒的桑比亚半岛南部哥尼斯堡 (Königsberg) 发现了保存较完整的、包含较清晰鳞片的蜥蜴包裹体。Klebs (1910) 描述了这件标本, 以其外部鳞片为主要的形态学特征, Boulenger (1917, 1920) 将其命名为 *Nucras succinea*。Böhme 和 Weitschat (1998) 重审了这件标本, 认为其不能归于蜥蜴类中的已知属, 命名为 *Succinilacerta succinea*, 并认为该标本表明蜥蜴的形态学特征在始新世中期得到了充分的发展。

Borsuk-Białynicka 等 (1999) 描述了波罗的海琥珀中第二个几乎完整的蜥蜴化石, 利用头鳞特征的外群分析方法, 重建了其特征出现的顺序和速率。Böhme 和 Weitschat (2002) 描述了 7 块波罗的海蜥蜴包裹体, 包括了较完整的个体或者身体残部, 尽管存在一些重要的差异, 但它们仍然可以归入 *Succinilacerta succinea*。

Bauer 等 (2005) 描述了壁虎包裹体, 命名为 *Yantarogekko balticus*, 该标本保存了完整的头部以及躯干的前半部分, 其右前肢保存较完整, 左前肢有部分缺失。现生壁虎拥有复杂的足部结构, 并且足部拥有复杂的黏附系统 (Autumn *et al.*, 2002)。*Y. balticus* 也发现了与现生壁虎相似的足部结构, 证实了这种现生壁虎的黏附系统在始新世壁虎足部就存在。

4 墨西哥-多米尼加琥珀脊椎动物包裹体

4.1 概述

墨西哥-多米尼加琥珀形成于中中新世 (20–15 Ma, Hulcr *et al.*, 2014), 其颜色多变, 最具代表性的是蓝珀和血珀。墨西哥恰帕斯琥珀被大众所认知已有超过 100 年的历史 (Böse, 1905), 尽管墨西哥的琥珀没有像多米尼加共和国及波罗的海的琥珀受到如此多的关注, 但实际上其仍然是全球最重要的新生代琥珀矿床之一。

1952 年,墨西哥琥珀中的生物包裹体在偶然的情况下被发现,加州大学伯克利分校昆虫和寄生虫系的科学家收集了该区域化石标本及地质学数据(Hurd *et al.*, 1962)。20 世纪 50 年代末,墨西哥琥珀中的生物包裹体开始被研究, Solórzano-Kraemer (2007)对墨西哥琥珀进行了全面的研究。该项研究包括:对包裹体的系统分类和描述,对墨西哥琥珀森林古环境和古生态的重建(Solórzano-Kraemer, 2007)。

多米尼加琥珀由于化石年代相对较近,琥珀体十分清晰,是迄今为止全球发现的 160 多个琥珀产地中化石树脂品质最好的产地(Martínez-Delclòs *et al.*, 2004)。虽然在海地、波多黎各和牙买加等其他加勒比海国家也有一些琥珀产出,但只有多米尼加共和国的琥珀才具有可供开采规模(Iturralde-Vinent, 2001)。多米尼加琥珀主要产于多米尼加北部山区的 Cordillera 和东部的 Sabana。在温暖湿润的气候条件下,多米尼加共和国保存了很好的中新世琥珀矿床。由于多米尼加地处加勒比海地区,其琥珀中的包裹体反映了一定热带森林环境特点,保存了大量热带森林植物化石。多米尼加不仅是琥珀的主要产地之一,更是含生物化石种类最多的琥珀产地之一。

多米尼加琥珀化石包裹体由 Lengweiler (1939)首次研究,但直到 20 世纪后期多米尼加琥珀才引起科学家的较多关注(Sanderson and Farr, 1960)。此后,研究者在多米尼加琥珀中陆续报道了超过 1000 个化石新种,其中植物和无脊椎动物比较常见,而脊椎动物比较少见(Poinar and Cannatella, 1987; Poinar, 1992; Poinar and Wake, 2015)。

值得一提的是,多米尼加琥珀和墨西哥琥珀的形成年代一致,植物的种属一致,但形成环境尤其是地质作用类型等埋藏环境可能存在差异,这对琥珀的物理化学性质均会产生不同程度的影响,这种影响造成了两地琥珀颜色的些许差别以及琥珀成熟度(聚合作用不完全)的差异。

4.2 两栖类

Poinar 和 Cannatella (1987)描述了产自于多米

尼加第一批两栖类包裹体,可归入卵齿蟾属(*Eleutherodactylus*),这是中美洲及墨西哥地区发现的最完整的滑体亚纲化石。这批标本保存了一完整个体和一保存有 3 条腿的个体。前者部分皮肤变得透明,可清楚地看到大部分骨骼系统。该批标本的发现有助于复原该区古生态与古环境,也对蛙类演化提供了新的证据。

多米尼加琥珀脊椎动物包裹体常伴随着一些昆虫,但这些昆虫大多数都与琥珀中的脊椎动物无关, Anderson (2004)描述了一细趾蟾科(*Leptodactylidae*)包裹体,其胃部有未完全消化的昆虫,证明该类蛙的舌部软体组织和胃部容量较大。

Poinar 和 Wake (2015)描述了多米尼加共和国琥珀中的 *Palaeoplethodon hispaniolae*, 属于无肺螈科(*Plethodontidae*)。其脚部没有明显的脚趾,但带有微小突起的蹼状结构,意味着攀爬能力较弱。*P. hispaniolae* 缺失左前腿,可能暗示着生前被捕食。该发现丰富了该琥珀生物群脊椎动物的多样性。

4.3 蜥蜴类

Böhme (1984)根据两件来自多米尼加 La Toca 矿的侏儒壁虎,命名为 *Sphaerodactylus dommeli*, 它与波罗的海产区的 *Yantarogekko balticus* (Bauer *et al.*, 2005)一起构成了目前已报道的最完整的琥珀壁虎记录(Poinar, 1992; Daza and Bauer 2012)。Daza 和 Bauer (2012)描述了一件来自 La Toca 矿的壁虎亚目包裹体,该样本中保存有大量骨骼及部分皮肤,最大简约树表明其为球趾虎科(*Sphaerodactylidae*)的一个新种,被命名为 *Sphaerodactylus ciguapa*。通过与伊斯帕尼奥拉(Hispaniolan)和波多黎各(Puerto Rican)的现生同属壁虎的对比, *S. ciguapa* 与 *S. difficilis* 和 *S. shrevei* 的表型相似。伊斯帕尼奥拉岛的现生 *Sphaerodactylus* 有明显的生态形态学变化,而许多已知且未被描述的中新世同属琥珀种也有可能展现出相似的模式。*Sphaerodactylus dommeli* (Böhme, 1984)与 *S. ciguapa* (Daza and Bauer, 2012)以及另外至少 3 件标本(Schlee, 1990; Kluge, 1995;

Grimaldi, 1996; Grimaldi *et al.*, 2000)代表了已灭绝 *Sphaerodactylus* 的最早记录。

生态群落结构是否能在宏观演化的时间尺度上表现出稳定性一直是个争论不休的问题。墨西哥-多米尼加的现生安乐蜥科占据着热带雨林的非常特殊的狭窄空间,同区发现的琥珀中的安乐蜥科(Dactyloidae, Anoles)包裹体则为这个问题的回答提供了良好的化石样本。2015 年之前,该区的安乐蜥科仅描述过 3 例(Lazell, 1965; Rieppel, 1980; de Queiroz *et al.*, 1998; Polcyn *et al.*, 2002)。其他大多数标本都是私人收藏的(de Queiroz *et al.*, 1998)。

Rieppel (1980)描述了第一只相对完整的安乐蜥包裹体,其趾下具有可攀附于其他基质表面的指垫,尾椎可能缺少横突,被命名为 *Anolis dominicanus*。*A. dominicanus* 是琥珀中第一块完整的脊椎动物化石,其亲缘关系与渐新世或早中新世以来的较近形态种,尤其是 *A. coelestinus* 有密切关系,这比此前认为的安的列斯群岛(Antilles)安乐蜥的演化与散布时间要早得多。

Lazell (1965)以产自墨西哥恰帕斯(Chiapas) Simojovel 地区(产地确切信息不明,标本从当地琥珀商获取)的两个蜥蜴包裹体为材料,命名了 *Anolis electrum*,这是该蜥蜴属的最早记录,该种发育有 *Anolis* 属典型的指间蹼,兼具有独特的位于背部中央的小而均匀光滑的、近覆瓦状的鳞片,位于顶骨周围的小鳞片以及单脊的肢部鳞片。Polcyn 等(2002)描述了第三只安乐蜥包裹体,包括头骨细节和埋藏学信息,并表明 *A. chlorocyanus* 为代表的树干-树冠生态型在中中新世便出现在伊斯帕尼奥拉。

Sherratt 等(2015)收集了 38 件来自伊斯帕尼奥拉(Hispaniolan)的安乐蜥,对其中保存最好的 20 件进行扫描,其中 14 件标本可归入 4 个生态型: 9 件属于树干-树冠生态型(trunk-crown ecomorph),它们头部窄长,四肢较短,各趾皮瓣多变; 2 件属于树干-地面生态型(trunk-ground ecomorph),它们头部短,后肢长,前肢中等长度,各趾有着低至中等数量的皮瓣; 2 件标本属于树干生态型(trunk ecomorph),它们头部宽且短,四肢长,后

肢皮瓣数量中等。余下的标本生态型属于树枝生态型(twig ecomorph),它四肢非常短,皮瓣数量少。这些生态型与现生安乐蜥的生态型非常相近,系统发育分析表明,中新世出现的生态型是现生种同一生态型的成员,由此证明现代加勒比地区安乐蜥的生态类型早在中新世时就已经建立起来了(Sherratt *et al.*, 2015)。

4.4 鸟类

Laybourne 等(1994)描述了两块来自于多米尼加的羽毛包裹体,其中一个具有形态学鉴定特征,可归入啄木鸟科(Picidae),并与安岛姬啄木鸟(*Nesocittes micromegas*)非常相似。该发现表明伊斯帕尼奥拉长期存在啄木鸟类的动物,这也是新世界最早的啄木鸟科记录。

Poinar 等(2007)描述了多米尼加琥珀中的一个蛋壳,这是琥珀包裹体中的第一个脊椎动物蛋。通过与现生蜥蜴、蜗牛和鸟类的蛋壳结构对比,蛋壳包裹体可能属于鸟类所留,相似于现生鸟类中的蜂鸟科(Trochilidae),如果确实如此,那么将是世界上首个蜂鸟的化石记录。

4.5 哺乳类

琥珀中的哺乳类包裹体十分稀少。多米尼加的一些琥珀中可见哺乳类的毛发(Larsson, 1962)。Poinar (1988)描述了该区一块含有约 50 缕哺乳类毛发的包裹体,根据其形态特征和两种共存的体外寄生虫判断,这些毛发很可能属于啮齿目(Rodentia)。这一发现代表了安的列斯群岛(Antilles)最早的陆生哺乳类化石记录,并为西印度群岛生物地理的隔离分化模式提供了支持。

Macphee 和 Grimaldi (1996)描述了一块来自于多米尼加的哺乳类包裹体,包含了 6 枚哺乳类胸椎和相关节的部分肋骨,代表了与现生沟齿鼯(Solenodontidae)形态相似的一种食虫类动物。Peñalver 和 Grimaldi (2006)描述了 *Lutzomyia* 属 5 个化石新种, *Lutzomyia* 属于双翅目蛾蚋科(Psychodidae)白蛉亚科(Phlebotominae)。*Lutzomyia* 以各种陆生脊椎动物的血液为食,包括爬行类、鸟类和哺乳类。这批标本中有两件为 *Lutzomyia* 群体

与哺乳类毛发共存,表明其潜在的觅食关系。哺乳类毛发鉴定特征不多,但可归入沟齿鼯类。这种寄生关系可能与哺乳动物病原体载体的演化有关,如利什曼原虫(*Leishmania*)。这些发现丰富了琥珀包裹体中脊椎动物及其行为的多样性。

5 其它产地的琥珀脊椎动物包裹体

5.1 加拿大草湖地区

加拿大草湖地区虽然不是全球琥珀三大产区之一,但该地区以发现多样性丰富的昆虫琥珀包裹体而知名(Penney, 2010)。Davis 和 Briggs (1995)报道了该区晚白垩世琥珀中的羽毛包裹体。McKellar 等(2011)详细描述了 11 块羽毛包裹体,它们可分为 4 种不同形态类型的羽毛,它们分别代表了羽毛演化史中的 4 个不同阶段(Harris *et al.*, 2002)。根据形态学研究,这些标本中包括了不存在于现生鸟类,但与非鸟恐龙羽毛相似的丝状羽(Xu *et al.*, 2010; McKellar *et al.*, 2011),还包括了鸟类适应潜水和飞翔的羽毛。这批羽毛包裹体表明加拿大草湖地区晚白垩世鸟类和非鸟恐龙羽毛的多阶段性,有助于研究脊椎动物羽毛的演化。

5.2 法国西南部

法国西南部地区 Archingeav-Les-Nouillers 附近的采石场,记录了琥珀中的昆虫和植物包裹体(Perrichot, 2004, 2005),基于含琥珀地层中的孢粉化石及相关地层学证据,琥珀层年代为早白垩世阿尔布期(Albian)(Néraudeau *et al.*, 2002; Dejax and Masure, 2005)。该区还产出了爬行类皮肤、鸟类羽毛与哺乳类毛发包裹体的琥珀,有助于我们理解该区的脊椎动物演化。

Perrichot 和 Néraudeau (2005)描述了该区 2 件爬行类皮肤包裹体,它们最初与 11 只节肢动物保存于同一块琥珀中。两块皮肤呈透明状,具明显的菱形纹饰,它们可能先从动物身上蜕皮,再由树脂包裹。

Perrichot 等(2008)描述了该区 7 件羽毛化石,它们具有扁平的羽轴,羽轴具明显且尚未完全融合的羽枝,该结构比较原始,处于羽毛演化 5 个

阶段中的第 2 至第 3 阶段的过渡部分,与发现于兽脚类恐龙身上的毛发比较相似,推测这批羽毛可能来自该区的早期鸟类或非鸟恐龙。

Vullo 等(2010)描述了该区两根哺乳类毛发包裹体。形态学分析显示,这两根毛发不同于此前发现于侏罗纪和白垩纪碳化程度较高的皮肤和毛发,它们保存了哺乳类毛发的原始角质结构,与现生哺乳类毛发的角质结构十分相似。这一发现表明毛发的角质结构在哺乳类的演化过程中长期保持不变。

5.3 西班牙北部

西班牙北部阿拉瓦省巴斯克自治区(Basque Country)Sierra de Cantabria 的琥珀的发现已超过 20 年,但其生物包裹体最近才被描述。Alonso 等(2000)初步记录了该生物群中的甲壳类、节肢类和羽毛,以及植物和软体动物等包裹体。孢粉学证据证明该生物群年代为早白垩世晚阿普特期—中阿尔布期(later Aptian—middle Albian)(Phipps and Playford, 1984)。该区羽毛包裹体包括了具有羽轴和羽支的廓羽和 10 块包裹长约 1—4 mm 的绒羽,对恢复区域古生物群落及古环境具有重要意义(Alonso *et al.*, 2000)。

5.4 美国新泽西

Grimaldi 和 Case (1995)在美国新泽西州上白垩统早期 Raritan 组下部(Turonian, ca. 94–90 Ma)的一件琥珀包裹体中发现了 7.5 mm 长的羽毛,形态上属于蓬松的半羽。由于保存的细节较少,难以确定羽毛来自哪类鸟类,但对了解该区白垩纪鸟类多样性仍具有一定价值(Grimaldi and Case, 1995)。Nascimbene 等(2014)提及该区的羽毛包裹体,但无详细描述。

5.5 澳大利亚昆士兰

2003 年,澳大利亚昆士兰北部的约克角半岛(Cape York Peninsula)东部海滩首次发现了含生物的琥珀。从那时起,学者在该地区收集了数百块琥珀,直径从几毫米到大约 19 cm 不等,颜色从透明的淡黄色到不透明的深棕色、深红色和蓝色。约克角是澳大利亚发现的第一个较大型琥珀矿床,

也是南半球为数不多的琥珀矿床之一。目前其年代尚未确定, 暂时限定在中新世晚期(Penney, 2010)。该区的琥珀以保存较好的节肢动物包裹体为主, 约 25 个科, 此外还有植物、羽毛、哺乳动物毛发等包裹体, 但目前尚未详细描述。

5.6 黎巴嫩

Arnold 等(2002)描述了黎巴嫩琥珀中的蜥蜴类新属种 *Baabdasaurs xenurus*, 同层孢粉表明其年代为早白垩世(Neocomian-early Aptian, ~120 Ma)。该化石的发现证明了 Autarchoglossan 类的一些常见的外部特征在白垩纪已经演化出现, 其形态特征表明 *B. xenurus* 已具较强的攀爬能力, 可能生活于茂密的森林环境, 以植物和无脊椎动物为食(Arnold *et al.*, 2002)。

Schlee 和 Glockner (1978)与 Nascimbene 等(2014)提及该区的羽毛包裹体, 但无详细描述。

5.7 其它记录

此外, 世界上还有一些尚未描述的琥珀脊椎动物包裹体, 比如西伯利亚北部 Hatanga 河 Yantardakh 区域的白垩纪琥珀中的羽毛包裹体(Kurochkin, 1985; Chiappe and Witmer, 2002)。另外, 在日本岩手县北部久慈市上白垩统 Taneichi 组(Santonian)的琥珀中发现两件羽毛包裹体, 其中一件保留了 5 个羽枝的远端部分(Grimaldi and Case, 1995)。

6 初步结论与展望

纵观全球的琥珀脊椎动物包裹体, 可以看出, 波罗的海和墨西哥-多米尼加琥珀脊椎动物包裹体主要集中在蜥蜴类, 其数量要明显少于缅甸的化石记录, 且地质年代较新, 研究程度较高, 除非有保存良好的新发现样本并带有新形态学特征, 否则难以取得更重要的研究进展。其它产地的脊椎动物包裹体属于零星的发现, 但部分白垩纪的包裹体可能有较大的潜力, 由于受到标本发现量的明显约束, 在短期内也难以取得更多明显的进展。

虽然缅甸琥珀有近 100 年的研究历史, 但是

由于技术、专业知识方面的欠缺, 直到最近 20 余年, 缅甸琥珀的研究才有了重大突破, 目前主要的研究都偏重于昆虫和植物, 脊椎动物研究程度低。最近 10 年, 由于新矿区的开采以及研究投入不断加大, 新发现的脊椎动物包裹体数量不断增多, 这些发现为缅甸脊椎动物研究注入了新的活力。在标本数量上, 缅甸琥珀中的脊椎动物包裹体大幅领先于其它产地。从多样性上看, 缅甸琥珀脊椎动物包裹体缺乏哺乳类, 蜥蜴类研究程度低, 但鸟类材料较为丰富。整体而言, 从标本数量、保存条件甚至研究成本等各方面来看, 缅甸琥珀脊椎动物包裹体的研究还有很大的空间, 比如大量的蜥蜴类、鸟类包裹体还需要 CT 扫描与 3D 重建, 其中很可能发现一批新物种, 而古蛋白的研究也具有一定的潜力。随着标本的不断发现以及新技术方法的应用, 在未来还会有更多的脊椎动物记录呈现在我们面前, 这对恢复该地区白垩纪生物面貌具有重要意义。

致谢 缅甸地质学会 Than Htun 先生在缅甸野外工作中给予了重要帮助; 中国地质大学(北京)地球科学与资源学院万晓樵教授对文稿思路提出建议; 广西师范大学重点实验室冉浩研究员和评审专家对文稿提出宝贵修改意见, 在此一并表示衷心的感谢。

参考文献 (References)

- Alonso J, Arillo A, Barrón E, Corral J C, Grimaldi J, López J F, López R, Martínez-Delclòs X, Ortuño V, Peñalver E, Trincão P R, 2000. A new fossil resin with biological inclusions in Lower Cretaceous deposits from Álava (northern Spain, Basque-Cantabrian Basin). *Journal of Paleontology*, 74(1): 158–178.
- Anderson S R, 2004. Insect meals from a leptodactylid frog (Amphibia: Leptodactylidae) in Dominican amber (Miocene, 23 MA). *Entomological News*, 115(1): 55–57.
- Arnold E N, Poinar G, 2008. A 100 million year old gecko with sophisticated adhesive toe pads, preserved in amber from Myanmar. *Zootaxa*, 1847: 62–68.
- Arnold E N, Azar D, Ineich I, Nel A, 2002. The oldest reptile in amber: a 120 million year old lizard from Lebanon. *Journal of Zoology*, 285: 7–10.
- Autumn K, Sitti M, Liang Y A, Peattie A M, Hansen W R, Sponberg S, Kenny T W, Fearing R, Israelachvili J N, Full R J, 2002. Evidence for van der Waals adhesion in gecko setae. *Proceedings of*

- the National Academy of Sciences of the United States of America, 99(19): 12252–12256.
- Azar D, Nel A, Solignac M, Paicheler J C, Bouchet F, 1999. New genera and species of phlebotomid and psychodid flies from the Lower Cretaceous amber of Lebanon (Insecta: Diptera: Phlebotomidae, Psychodidae). *Palaeontology*, 42: 1131–1136.
- Bauer A M, Böhme W, Weitschat W, 2005. An Early Eocene gecko from Baltic amber and its implications for the evolution of gecko adhesion. *Journal of Zoology, London*, 265(4): 327–332.
- Böhme W, 1984. Erstfund eines fossilen Kugelfingergeckos (Sauria: Gekkonidae: Sphaerodactylinae) aus Dominikanischen Bernstein (Oligozän von Hispaniola, Antillen). *Salamandra*, 20: 212–220.
- Böhme W, Weitschat W, 1998. Redescription of the Eocene lacertid lizard *Nucras succinea* Boulenger, 1917 from Baltic amber and its allocation to *Succinilacerta* n. gen. *Mitteilungen. Geologische-Paläontologische Institut Universität Hamburg*, 81: 203–222.
- Böhme W, Weitschat W, 2002. New finds of lizards in Baltic amber (Reptilia: Squamata: Sauria: Lacertidae). *Faunistische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde Dresden*, 23(6): 117–130.
- Borsuk-Białynicka M, Lubka M, Böhme W, 1999. A lizard from Baltic amber (Eocene) and the ancestry of the crown group lacertids. *Acta Palaeontologica Polonica*, 44(4): 349–382.
- Böse E, 1905. Reseña acerca de la Geología de Chiapas y Tabasco. *Boletín Instituto Geológico de México*, 20: 1–116.
- Boulenger G A, 1917. A revision of the lizards of the genus *Nucras*, Gray. *Annals of the South African Museum, Cape Town*, 13: 196–216.
- Boulenger G A, 1920. *Monograph of the Lacertidae. Vol 1.* London: British Museum of Natural History. 1–352.
- Chen Chih-feng, Foley J, Tang Pin-chi, Li Ang, Jiang Ting-xin, Wu Ping, Wideltz R B, Chuong Cheng-Ming, 2015. Development, regeneration, and evolution of feathers. *Annual Review of Animal Biosciences*, 3: 169–195.
- Chen Pei-ji, Dong Zhi-ming, Zhen Shuo-nan, 1998. An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature*, 391: 147–152.
- Chiappe L M, Witmer L M, 2002. *Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs.* Berkeley: University of California Press. 1–576.
- Cockerell T D A, 1917. Insects in Burmese amber. *Annals of the Entomological Society of America*, 10(4): 323–329.
- Cockerell T D A, 1922. Fossils in Burmese Amber. *Nature*, 109: 713–714.
- Davis P G, Briggs G D E, 1995. Fossilization of feathers. *Geology*, 23(9): 783–786.
- Daza J D, Bauer A M, 2012. A new amber-embedded sphaerodactyl gecko from Hispaniola, with comments on morphological synapomorphies of the Sphaerodactylidae. *Breviora*, 529: 1–28.
- Daza J D, Bauer A M, Stanley E L, Bolet A, Dickson B, Losos J B, 2018. An enigmatic miniaturized and attenuate whole lizard from the Mid-Cretaceous amber of Myanmar. *Breviora*, 563(1): 1–18.
- 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(3): e1501080.
- de Queiroz K, Chu Ling-ru, Losos J B, 1998. A second *Anolis* lizard in Dominican amber and the systematics and ecological morphology of Dominican amber anoles. *American Museum Novitates*, 3249: 1–23.
- Dejax J, Masure E, 2005. Analyse palynologique de l'argile lignitifère à ambre de l'Albien terminal d'Archingeay (Charente-Maritime, France). *Comptes Rendus Palevol*, 4(1–2): 53–65.
- Dlussky G M, 1996. Ants (Hymenoptera: Formicidae) from Burmese amber. *Paleontological Journal*, 30(4): 449–454.
- Engel M S, Grimaldi D A, 2005. Primitive new ants in Cretaceous amber from Myanmar, New Jersey, and Canada (Hymenoptera: Formicidae). *American Museum Novitates*, 3485: 1–24.
- Fontanarro G, Daza J D, Abdala V, 2018. Cretaceous fossil gecko hand reveals a strikingly modern scansorial morphology: qualitative and biometric analysis of an amber-preserved lizard hand. *Cretaceous Research*, 84: 120–133.
- Grimaldi D A, 1996. *Amber: Window to the Past.* New York: Harry N Abrams Publishers and American Museum of Natural History. 1–216.
- Grimaldi D A, Case G R, 1995. A feather in amber from the Upper Cretaceous of New Jersey. *American Museum Novitates*, 3126(6): 1–6.
- Grimaldi D A, Nguyen T, Ketcham R, 2000. Ultra-high-resolution X-ray computed tomography (UHR CT) and the study of fossils in amber. *In: Grimaldi D (ed.), Studies on Fossils in Amber, with Particular Reference to the Cretaceous of New Jersey.* Leiden: Backhuys Publishers. 77–91.
- 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*, 3361: 1–71.
- Guo Ming-xia, Xing Li-da, Wang Bo, Zhang Wei-wei, Wang Shuo, Shi Ai-min, Bai Ming, 2017. A catalogue of Burmite inclusions. *Zoological Systematics*, 42(3): 249–379.
- Harris M P, Fallon J F, Prum R O, 2002. Shh-Bmp2 signaling module and the evolutionary origin and diversification of feathers. *Journal of Experimental Zoology*, 294(2): 160–176.
- Hulcr J, Atkinson T H, Cognato A I, Jordal B H, Mckenna D D, 2014. Morphology, taxonomy, and phylogenetics of bark beetles. *In: Vega F E, Hofstetter R W (eds.), Bark Beetles. Biology and Ecology of Native and Invasive Species.* San Diego, California: Academic Press. 41–81.
- Hurd P D, Smith R F, Durharm J W, 1962. The fossiliferous amber of Chiapas, Mexico. *Ciencia*, 21: 107–118.
- Iturralde-Vinent M A, 2001. Geology of the amber-bearing deposits of the Greater Antilles. *Caribbean Journal of Science*, 37: 141–167.
- Klebs R, 1910. Über Bernsteinschlüsse im allgemein und die Coleopteren meiner Bernsteinsammlung. *Schriften der Königlichen Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg*, 51(3): 1–18.

- 217–242.
- Kluge A G, 1995. Cladistic relationships of sphaerodactyl lizards. *American Museum Novitates*, 3139: 1–23.
- Kurochkin E N, 1985. A true carinate bird from Lower Cretaceous deposits in Mongolia and other evidence of Early Cretaceous birds in Asia. *Cretaceous Research*, 6: 271–278.
- Larsson S G, 1962. The Copenhagen collection of amber-fossils. *Entomologiske Meddelelser*, 31(4): 323–326.
- Laybourne R C, Deedrick D W, Hueber F M, 1994. Feather in amber is earliest new world fossil of Picidae. *The Wilson Bulletin*, 106: 18–25.
- Lazell J D, 1965. An *Anolis* (Sauria, Iguanidae) in amber. *Journal of Paleontology*, 39(3): 379–382.
- Lengweiler W, 1939. Minerals in the Dominican Republic. *Rocks and Minerals*, 14: 212–213.
- Macphee R D E, Grimaldi D A, 1996. Mammal bones in Dominican amber. *Nature*, 380: 489–491.
- Martínez-Delclòs X, Briggs D E G, Peñalver E, 2004. Taphonomy of insects in carbonates and amber. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203(1–2): 19–64.
- McCoy V E, Gabbott S E, Penkman K, Collins M J, Presslee S, Holt J, Grossman H, Wang Bo, Kraemer M M S, Delclòs X, Peñalver E, 2019. Ancient amino acids from fossil feathers in amber. *Scientific Reports*, 9: 6420.
- McKellar R C, Chatterton B D E, Wolfe A P, Currie P J, 2011. A diverse assemblage of late Cretaceous dinosaur and bird feathers from Canadian amber. *Science*, 333: 1619–1622.
- Nascimbene P C, Dove C J, Grimaldi D A, Schmidt A R, 2014. Exceptional preservation of feather microstructures in amber from diverse faunas (Theropoda: Paraves) during the Lower and mid-Cretaceous. *Abstracts of the 9th European Palaeobotany-Palynology Conference*, Pavoda, Italy, August 26–31, 2014. 113–114.
- Néraudeau D, Perrichot V, Dejax J, Masure E, Nel A, Philippe M, Moreau P, Guillocheau F, Guyot T, 2002. A new fossil locality with insects in amber and plants (likely Uppermost Albian): Archingeay (Charente-Maritime, France). *Geobios*, 35: 233–240.
- O'Connor J K, Chiappe L M, Chuong Cheng-ming, Bottjer D J, You H, 2012. Homology and potential cellular and molecular mechanisms for the development of unique feather morphologies in early birds. *Geosciences*, 2: 157–177.
- Penney D, 2010. *Biodiversity of Fossils in Amber from the Major World Deposits*. Manchester, United Kingdom: Siri Scientific Press. 1–304.
- Peñalver E, Grimaldi D, 2006. Assemblages of mammalian hair and blood-feeding midges (Insecta: Diptera: Psychodidae: Phlebotominae) in Miocene amber. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 96: 177–195.
- Perrichot V, 2004. Early Cretaceous amber from south-western France: insight into the Mesozoic litter fauna. *Geologica Acta*, 2: 9–22.
- Perrichot V, 2005. Environnements paraliques à ambre et à végétaux du Crétacé Nord-Aquitain (Charentes, Sud-Ouest de la France). *Mém Géosciences Rennes*, 118: 1–310.
- Perrichot V, Néraudeau D, 2005. Reptile skin remains in the Cretaceous amber of France. *Comptes Rendus Palevol*, 4(1–2): 47–51.
- Perrichot V, Marion L, Néraudeau D, Vullo R, Tafforeau P, 2008. The early evolution of feathers: fossil evidence from Cretaceous amber of France. *Proceedings of the Royal Society, B, Biological Sciences*, 275: 1197–1202.
- Phipps D, Playford G, 1984. Laboratory techniques for extraction of palynomorphs from sediments. *Papers of the Department of Geology of the University of Queensland*, 11(1): 1–23.
- Poinar G O Jr, 1988. Hair in Dominican amber: evidence for Tertiary land mammals in the Antilles. *Experientia*, 44: 88–89.
- Poinar G O Jr, 1992. *Life in Amber*. California: Stanford University Press. 1–105.
- Poinar G O Jr, Cannatella D C Jr, 1987. An Upper Eocene frog from the Dominican Republic and its implications for Caribbean biogeography. *Science*, 237: 1215–1216.
- Poinar G O Jr, Wake D B, 2015. *Palaeoplethodon hispaniolae* gen. n., sp. n. (Amphibia: Caudata), a fossil salamander from the Caribbean. *Palaeodiversity*, 8: 21–29.
- Poinar G O Jr, Voisin C, Voisin J F, 2007. Bird eggshell in Dominican amber. *Palaeontology*, 50(6): 1381–1383.
- Polcyn M J, Rogers J V II, Kobayashi Y, Jacobs L L, 2002. Computed tomography of an anolis lizard in Dominican amber: systematic, taphonomic, biogeographic, and evolutionary implications. *Palaeontologia Electronica*, 5(1): 1–13.
- Prum R O, 1999. Development and evolutionary origin of feathers. *Journal of Experimental Zoology*, 285: 291–306.
- Prum R O, Dyck J, 2003. A hierarchical model of plumage: morphology, development, and evolution. *Journal of Experimental Zoology*, 298: 73–90.
- Rieppel O, 1980. Green anole in Dominican amber. *Nature*, 286: 486–487.
- Ritzkowski S, 1997. K-Ar-Altersbestimmung der bernsteinführenden sedimente des Samlandes (Paläogen, Bezirk Kaliningrad). *Metalla (Sonderheft)*, 66: 19–23.
- Sanderson M W, Farr T H, 1960. Amber with insect and plant inclusions from the Dominican Republic. *Science*, 131(3409): 1313.
- Schlee D, 1990. *Das Bernstein-Kabinet. Begleitheft zur Bernsteinausstellung im Museum am Löwentor, Stuttgart*. Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (Allgemeinverständliche Aufsätze), 28: 1–100.
- Schlee D, Glöckner W, 1978. *Bernstein. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie C*, 8: 1–72.
- Sherratt E, Castañeda M del R, Garwood R J, Mahler D L, Sanger T J, Herrel A, Queiroz K del, Losos J B, 2015. Amber fossils demonstrate deep-time stability of Caribbean lizard communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(32): 9961–9966.
- Shi Guang-hai, Grimaldi D A, Harlow G E, Wang Jing, Wang Jun, Yang Meng-chu, Lei Wei-yan, Li Qiu-li, Li Xian-huan, 2012. Age constraint on Burmese amber based on U-Pb dating of zircons. *Cretaceous Research*, 37: 155–163.
- Solórzano-Kraemer M M, 2007. Systematic, palaeoecology, and

- palaeobiogeography of the insect fauna from Mexican amber. *Palaeontographica Abteilung*, 282(1–6): 1–133.
- Thomas D B, Nascimbene P C, Dove C J, Grimaldi D A, James H F, 2014. Seeking carotenoid pigments in amber-preserved fossil feathers. *Scientific Reports*, 4: 5226.
- Vullo R, Girand V, Azar D, Néraudeau D, 2010. Mammalian hairs in Early Cretaceous amber. *Naturwissenschaften*, 97(7): 683–687.
- Weitschat W, Wichard W, 2002. *Atlas of Plants and Animals in Baltic Amber*. München: Verlag Dr Friedrich Pfeil. 1–256.
- 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, Cockx P, McKellar R C, O'Connor J K, 2018b. Ornamental feathers in Cretaceous Burmese amber: resolving the enigma of rachis-dominated feather structure. *Journal of Palaeogeography*, 7: 13.
- Xing Li-da, McKellar R C, Gao Zhi-zhong, 2018c. Cretaceous hitchhikers: a possible phoretic association between a pseudoscorpion and bird in Burmese amber. *Acta Geologica Sinica (English edition)*, 92(6): 2434–2435.
- Xing Li-da, McKellar R C, O'Connor J K, Bai Ming, Tseng Kuo-wei, Chiappe L M, 2019a. A fully feathered enantiornithine foot and wing fragment preserved in mid-Cretaceous Burmese amber. *Scientific Reports*, 9: 927.
- Xing Li-da, McKellar R C, Wang Min, Bai Ming, O'Connor J K, Benton M J, Zhang Jian-ping, Wang Yan, Tseng Kuo-wei, Lockley M G, Li Gang, Zhang Wei-wei, Xu Xing, 2016a. Mummified precocial bird wings in mid-Cretaceous Burmese amber. *Nature Communications*, 7: 12089.
- Xing Li-da, McKellar R C, Xu Xing, Li Gang, Bai Ming, Persons W S IV, Miyashita T, Benton M J, Zhang Jian-ping, Wolfe A P, Yi Qi-ru, Tseng Kuo-wei, Ran Hao, Currie P J, 2016b. A feathered dinosaur tail with primitive plumage trapped in mid-Cretaceous amber. *Current Biology*, 26: 3352–3360.
- Xing Li-da, O'Connor J K, Chiappe L M, McKellar R C, Carroll N, Bai Ming, Lei Fu-min, 2019b. A new enantiornithine (Aves: Ornithothoraces) with unusual pedal proportions found in amber. *Current Biology*, 29(14): 2396–2401.
- Xing Li-da, O'Connor J K, McKellar R C, Chiappe L M, Bai Ming, Tseng Kuo-wei, Zhang Jie, Yang Hai-dong, Fang Jun, Li Gang, 2018d. A flattened enantiornithine in mid-Cretaceous Burmese amber: morphology and preservation. *Science Bulletin*, 63: 235–243.
- Xing Li-da, O'Connor J K, McKellar R C, Chiappe L M, Tseng Kuo-wei, Li Gang, Bai Ming, 2017. A mid-Cretaceous enantiornithine (Aves) hatchling preserved in Burmese amber with unusual plumage. *Gondwana Research*, 49: 264–277.
- Xing Li-da, Ross A J, Stilwell J D, Fang Jun, McKellar R C, 2019c. Juvenile snail with preserved soft tissue in mid-Cretaceous amber from Myanmar suggests a cyclophoroidean (Gastropoda) ancestry. *Cretaceous Research*, 93: 114–119.
- Xing Li-da, Sames B, McKellar R C, Xi Dang-peng, Bai Ming, Wan Xiao-qiao, 2018e. 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, 2018f. The earliest direct evidence of frogs in wet tropical forests from Cretaceous Burmese amber. *Scientific Reports*, 8: 8770.
- Xu Xing, Zheng Xiao-ting, You Hai-lu, 2010. Exceptional dinosaur fossils show ontogenetic development of early feathers. *Nature*, 464: 1338–1341.
- Xu Xing, Zhou Zhong-he, Dudley R, Mackem S, Chuong Cheng-ming, Erickson G M, Varricchio D J, 2014. An integrative approach to understanding bird origins. *Science*, 346: 1253293.
- Xu Xing, Zhou Zhong-he, Prum R O, 2001. Branched integumental structures in *Sinornithosaurus* and the origin of feathers. *Nature*, 410: 200–204.
- 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(23): 11345–11350.
- Zhang Fu-cheng, Zhou Zhong-he, Xu Xing, Wang Xiao-lin, Sullivan C, 2008. A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. *Nature*, 455: 1105–1108.
- Zheng Da-ran, Chang Su-Chin, Perrichot V, Dutta S, Rudra A R, Kelly R S, Li Sha, Zhang Qi, Zhang Qing-qing, Wang Jun, Wang He, Fang Yan, Zhang Hai-chun, Wang Bo, 2018. A Late Cretaceous amber biota from central Myanmar. *Nature Communications*, 9: 3170.