

中国化石昆虫研究成就与展望*

师超凡^{1,2**} 任东^{2***}

(1. 中山大学地球科学与工程学院, 广州 510275; 2. 首都师范大学生命科学院, 北京 100048)

摘要 本文回顾了中国古昆虫学的研究历史, 重点介绍了建国 70 年以来我国学者对采自中国的昆虫化石的研究成果。从化石昆虫分类学与埋藏学、系统演化研究、生物学特性研究、与伴生动植物的协同演化研究四个方面进行了概述, 并对我国古昆虫学未来的研究方向和目标进行了展望。

关键词 中国; 化石昆虫; 琥珀; 分类学; 系统发育; 协同演化

Progress in the study of fossil insects in China

SHI Chao-Fan^{1,2**} REN Dong^{2**}

(1. School of Earth Sciences and Engineering, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China;

2. College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048, China)

Abstract Fossil insects have been studied in China for almost a century. During the last 70 years, palaeoentomology has developed and evolved tremendously in China, with a great quantity and quality of achievements. This paper reviews the history of fossil insect taxonomy, phylogeny, biology and coevolution in China. Work and results over the past century have established a substantial foundation for palaeoentomology in China and made a promising future for this field.

Key words China; fossil insects; amber; taxonomy; phylogeny; coevolution

1 中国化石昆虫研究简史

中国古昆虫学研究具有近百年的历史, 1923 年葛利普 (Grabau, 1870-1946) 报道了山东省莱阳盆地早白垩世地层中的昆虫化石 4 属 4 种 (Grabau, 1923), 开启了我国古昆虫学研究。葛利普自 1919 年至 1946 年任教于北京大学地质系和清华大学兼职教授, 是我国地质学和古生物学的奠基人。在其论著中, 影响最为深远的是中国地质历史第 1 卷(古生代)和第 2 卷(中生代), 并首次将我国冀北、辽西地区的早白垩世化石命名为热河生物群 (Jehol Biota) (Grabau, 1924, 1928)。

继葛利普之后, 我国秉志院士 (1886-1965)

是首位研究古昆虫化石的中国学者。秉志院士于 1928 年至 1935 年共发表 3 篇论文, 对我国晚侏罗世新疆吐鲁番煤窑沟组, 早白垩世莱阳组和义县组, 辽宁抚顺始新世琥珀中的昆虫化石进行了研究, 共描述 32 属 35 种 (Ping, 1928, 1932, 1935)。

新中国成立以来, 我国古昆虫学研究进入了迅速发展的阶段。20 世纪 60 年代至 90 年代, 在全国系统性地质调查研究的大背景下, 经过洪友崇、林启彬等老一辈古昆虫学家的努力, 基本查清和建立了我国华北和华南古生代、中生代、新生代含昆虫化石地层及其地层层序特征。在这一阶段, 我国古昆虫学研究主要集中在化石新属种的鉴定和描述。洪友崇 (1929-2019) 共发表

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金 (31501881, 31711530649, 41602014, 31730087); 长江学者和创新团队发展计划 (IRT-17R75); 北京市高水平教师支持项目 (IDHT20180518)

**第一作者 First author, E-mail: shichf5@mail.sysu.edu.cn

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: rendong@mail.cnu.edu.cn

收稿日期 Received: 2019-09-04; 接受日期 Accepted: 2019-10-15

160 篇论文, 出版 23 部专著 (Hong, 1975, 1982, 1998; 洪友崇, 1980, 1983, 1985, 1990, 1992, 1993, 1995, 2002a, 2002b), 根据我国华北古生代至新生代的昆虫化石划分出 14 个昆虫群和 29 个昆虫组合 (Hong, 1998), 首次提出中侏罗世燕辽昆虫群 (洪友崇, 1983), 获得了广泛的认可和应用, 也为此后燕辽昆虫群的大量研究奠定了基础。此外, 洪友崇 (2002a, 2002b) 对我国辽宁抚顺始新世琥珀中的昆虫进行了全面系统的研究, 是我国琥珀昆虫研究的奠基人和开创者。林启彬对我国华南古生代至新生代昆虫化石进行了大量的研究, 主要集中在中生代昆虫化石, 共发表 60 篇论文 (Lin, 1965, 1976, 1980, 1994; 林启彬, 1977, 1978a, 1978b, 1992), 出版一部专著《华南中生代早期的昆虫》(林启彬, 1986), 该书对中国古昆虫学研究具有深远影响。

洪友崇和林启彬为我国古昆虫学研究奠定了坚实的基础, 此后, 张俊峰 (张俊峰, 1989; Zhang, 1990, 1992, 2002, 2013; Zhang *et al.*, 1994), 任东 (Ren, 1998; Ren *et al.*, 2009, 2010, 2019; 任东, 2002, 2017; 任东等, 1995, 2012), 张海春 (Zhang, 1996, 1997a, 1997b; Zhang *et al.*, 2002, 2007, 2010, 2013, 2015), 黄迪颖 (Huang, 2017; Huang *et al.*, 2012, 2013a, 2013b) 分别带领自己的研究团队开展了大量的研究, 我国古昆虫学研究进入了飞速发展的阶段, 近 30 年发表近千篇论文, 出版十部专著, 研究领域从传统分类学向系统发育、协同演化等领域拓展。青年一代古昆虫学者也在前述几位学者的教导和带领下逐渐成长, 研究队伍逐渐壮大, 在国际古昆虫学领域发挥着越来越显著的作用。

2 中国化石昆虫分类学研究

昆虫自早泥盆世开始具有化石记录, 在古生代晚期 (石炭纪-二叠纪)、中生代晚期 (中侏罗世-白垩纪) 和新生代经历了多次辐射演化和繁盛期 (Rasnitsyn and Quicke, 2002; Engel and Grimaldi, 2004; Grimaldi and Engel, 2005;

Labandeira, 2018; Ren *et al.*, 2019)。我国自晚石炭世 (宾夕法尼亚亚纪) 早期开始有昆虫化石记录, 在我国华北甘肃、宁夏、陕西、山西、河南的晚石炭世至晚二叠世地层中发现了大量昆虫化石, 主要是古翅类和多新翅类昆虫 (Hong, 1998)。特别是在晚石炭世土坡组发现了古翅类和多新翅类多个目的基干类群, 为解析上述类群的早期演化提供了依据 (Béthoux *et al.*, 2011; Cui *et al.*, 2011; Gu *et al.*, 2011; Prokop *et al.*, 2016; Du *et al.*, 2017)。而华南地区自晚二叠世在云南、贵州等地开始有昆虫化石记录 (林启彬, 1978a, 1978b)。进入三叠纪, 全球生物圈进入了 P/T 集群绝灭事件后的复苏阶段 (戎嘉余, 2006; Labandeira, 2018), 表现在早三叠世、中三叠世分别仅在云南和陕西的地层中发现有昆虫化石 (林启彬, 1978a; 洪友崇, 1980; Hong, 1998)。而进入晚三叠世以来, 我国昆虫化石记录增加, 且产出层位增加, 在黑龙江、吉林、辽宁、河北、新疆、云南、四川、湖南、广东等多地的晚三叠世地层中均有昆虫化石的发现 (林启彬, 1977, 1978b, 1986, 1992; Hong, 1998; Zheng *et al.*, 2018)。

侏罗纪和白垩纪是昆虫迅速辐射演化的时期, 现代昆虫中绝大多数目一级在这一时期已出现, 多数昆虫类群在这一时期完成了科级阶元的分化, 并且出现了中生代晚期特有的绝灭科 (Rasnitsyn and Quicke, 2002; Grimaldi and Engel, 2005; Yang *et al.*, 2012, 2014; Yao *et al.*, 2014; Ren *et al.*, 2019)。我国中生代晚期的昆虫化石不仅物种多样性在整个地质历史时期达到了顶峰, 其地理分布也非常广泛, 在侏罗纪的吉林、辽宁、内蒙古、北京、河北、河南、陕西、甘肃、青海、新疆、云南、广西、广东、江西、安徽、湖南、湖北、浙江、福建等地约 37 个层位中都有昆虫化石的报道; 早白垩世的昆虫化石主要集中于华北和东南地区, 在吉林、辽宁、内蒙古、北京、河北、山东、陕西、宁夏、甘肃、江西、浙江等地约 28 个层位中有昆虫化石的报道; 而晚白垩世仅在北京和云南约 3 个层位中发现有昆虫化石 (林启彬, 1986; 任东等, 1995,

2012; Hong, 1998; Ren *et al.*, 2010, 2019)。我国东北(北京-冀北-辽西-内蒙古东南, 又称燕辽区)是侏罗纪-白垩纪的一个重要陆相沉积盆地, 在中侏罗世和早白垩世分别保存了享誉世界的燕辽生物群和热河生物群, 产出大量保存精美的昆虫、介形虫、叶肢介、双壳类、鱼类、两栖类、爬行类、鸟类、哺乳类和植物化石。目前, 燕辽生物群已报道昆虫化石约 22 目 166 科 476 属 837 种, 热河生物群已报道昆虫化石约 19 目 204 科 573 属 862 种, 其中包含了多个科的全球最低层位记录(Ren *et al.*, 2019)。王博等(Wang *et al.*, 2009, 2012a, 2013b)通过元素成分分析、埋藏学实验对燕辽生物群, 特别是半翅目古蝉科和蝉科的埋藏学机制进行了研究, 并对热河生物群昆虫化石的黄铁矿化成因进行了分析。此外, 我国学者还对缅甸北部晚白垩世的琥珀昆虫化石进行了大量的研究, 目前该地层已报道昆虫化石 29 目 379 科 709 属 925 种(Ross, 2019)。

新生代以来的化石昆虫面貌与现代昆虫非常接近, 主要体现在属级和种级的分化。我国新生代含昆虫化石地层相对较少, 仅在黑龙江、辽宁、山东、青海、西藏等地的古新世至中新世地层中发现有昆虫化石(林启彬, 1977; 张俊峰, 1989; Hong, 1998; Lin and Huang, 2006; Li *et al.*, 2017; Yang *et al.*, 2018; Cai *et al.*, 2019), 其中辽宁抚顺始新世琥珀中保存了大量的昆虫化石, 目前已发现约 16 目 70 余科 200 余种(洪友崇, 2002a, 2002b; Wang *et al.*, 2014)。

3 中国化石昆虫系统演化研究

昆虫化石不仅揭示了其在地质历史时期的生物面貌, 更为昆虫的起源与演化提供了重要依据。自 Hennig 于 1966 年创立支序系统学, 在各个生物类群的系统演化研究中获得了广泛的应用, 并取得了一系列的成果(Hennig, 1966, 1981; Dunn *et al.*, 2008; Beutel *et al.*, 2011; Rota-Stabelli *et al.*, 2013; Misof *et al.*, 2014)。古生物化石因其形态特征保存的局限性和难以获取 DNA 分子序列等遗传信息而在系统发育分析中受到了很大的限制。但是化石是生命起源与

演化的直接证据, 代表着各个生物类群的基干成员, 并提供了生物早期演化特征和时间与空间的分布信息, 是研究生物起源与演化无可替代的研究内容(任东, 2017)。我国任东和洪友崇于 1994 年首次将化石与现生昆虫相结合, 以蛇蛉目为突破口, 依据形态特征对蛇蛉目包括化石与现生的 7 个科(Raphidiidae, Inocelliidae, Baissopteridae, Mesoraphidiidae, Huaixiaraphidiidae, Alloraphidiidae, Jilioraphidiidae)进行了系统发育分析, 分析结果验证了蛇蛉目的单系性, Baissopteridae 在蛇蛉目中具有较多祖征, 与其他 6 个科形成姐妹群。随着分子生物学的发展, 分子系统学成为了系统发生学中的一个重要分支, DNA 分子序列等遗传信息成为了系统发育分析中常用的数据类型。将化石与现生相结合、形态特征与分子数据相结合进行全证据的系统发育分析成为了越来越被广泛认可的分析方法, 并获得了很好的研究结果。在昆虫学领域, 通过对脉翅目细蛉科的化石与现生属种、形态特征与 DNA 分子数据进行的全证据系统发育分析, 验证了细蛉科化石与现生属种共同形成一个单系, 侏罗纪和白垩纪的化石细蛉分别代表细蛉科和细蛉科中不同亚科的基干类群(Shi *et al.*, 2015)。在明确系统发育关系的基础上, 结合化石与现生类群, 可对更多的演化问题进行探讨, 如重建关键结构特征的祖先状态, 恢复历史生物地理等。通过对膜翅目扁叶蜂总科的化石与现生类群的形态特征和 DNA 分子数据进行的全证据的系统发育分析, 验证了扁叶蜂总科及现生扁叶蜂科的单系性, 而绝灭的切锯蜂科和原树蜂科非单系, 重建了触角鞭节第 1 节和腹部第 1、2 背板的祖先特征(Wang *et al.*, 2016b)。通过对广翅目齿蛉亚科化石与现生属种进行的系统发育分析, 将齿蛉亚科分为三个支系, 并根据对该亚科进行的历史生物地理分析, 推测齿蛉亚科起源于联合古大陆, 在中侏罗世之前全球分布, 并在联合古陆开始裂解之前就发生了属级分化(Liu *et al.*, 2012)。

4 中国化石昆虫的生物学特性研究

昆虫的生物学特性与其个体生活史和历史

演化都有着密切的关系(彩万志等, 2011)。然而, 在昆虫化石中, 保存有与其生物学特性相关的形态结构及生存状态的化石却非常难得, 因此关于昆虫生物学特性的演化目前还有大量的科学问题有待研究。我国燕辽生物群和热河生物群保存了大量结构完整、特征清晰的昆虫化石, 为昆虫化石的生物学特性研究提供了绝佳的研究材料。在燕辽生物群九龙山组地层中发现了保存有精细发音结构的雄性螽斯标本 *Archaboilus musicus* Gu, Ren et Engel, 2012, 根据现生螽斯的声学特征数据和生物力学原理与方法, 推测 *A. musicus* 可发出低频(6.4 kHz)的鸣叫声, 从而吸引雌性(Gu et al., 2012)。该研究是首次复原了距今 1.65 亿年的昆虫的鸣叫声。通过对我国、英国、德国和哈萨克斯坦侏罗纪鳞翅目昆虫化石以及缅甸白垩纪飘翅目昆虫化石的鳞片结构研究, 揭示了昆虫翅的结构色的最早化石证据, 并提出融合型鳞片和一型双层鳞片是鳞翅目鳞片的原始类型。光学建模显示, 侏罗纪鳞翅目昆虫的鳞片可以产生宽频的金属光泽(Zhang et al., 2018)。

昆虫在其漫长的演化历史中也形成了复杂多样的性选择和生殖交配方式, 以及亲代抚育等社会行为(Gullan and Granston, 2014)。然而, 在化石中能够保存昆虫行为方式的记录却极为少见。在我国九龙山组的地层中发现的长翅目昆虫 *Miriholcorpa forcipata* Wang, Shih et Ren, 2013 和 *Fortiholcorpa paradoxa* Wang, Shih et Ren, 2013 的雄虫腹部第 6 至 8 节延长, 生殖节膨大, 推测其功能为求偶炫耀或雄性争斗(Wang et al., 2013c)。在缅甸晚白垩世琥珀中发现的蜻蜓目扇螳科昆虫 *Yijenplatycnemis huangi* Zheng, Nel, Jarzembowski, Chang, Zhang, Xia, Liu et Wang, 2017 雄虫足部胫节极度膨大, 推测其为吸引雌性和驱赶其他求偶者的功能(Zheng et al., 2017)。在我国九龙山组的地层中还发现了一对保存完好的原沫蝉 *Anthoscytina perpetua* Li, Shih et Ren, 2013 交配的化石, 由此推测原沫蝉自中侏罗世就形成了侧位交配的方式, 且生殖器两侧对称, 与现生原沫蝉的生殖器形态与交配方

式一致(Li et al., 2013)。通过对中生代不同时期的葬甲化石研究, 发现中侏罗世的葬甲尚不发育发音锉结构, 而早白垩世的葬甲已具备了该结构。发音锉在现生葬甲中具有吓退天敌和与幼虫交流的作用, 由此推测葬甲的亲代抚育行为在早白垩世就已出现。在晚白垩世琥珀中还发现了覆葬甲属 *Nicrophorus* 最早的化石记录, 现生的覆葬甲具有埋葬小型哺乳动物或鸟类尸体、为幼虫储藏食物、喂养后代等行为, 推测上述复杂的亲代抚育行为可能在晚白垩世已经出现(Cai et al., 2014)。在晚白垩世缅甸琥珀中还发现介壳虫 *Wathondara kotejai* Simon, Szwedo et Xia, 2015 的雌性成虫, 通过蜡质卵囊保护所产的卵, 同一块标本中还发现了 6 只刚孵化的若虫, 是昆虫亲代抚育行为的直接化石证据, 也证实了经过近 1 亿年的演化历史介壳虫的孵卵方式几乎未变(Wang et al., 2015)。

拟态和伪装是昆虫中较为常见的现象, 是昆虫在演化过程中特化出的一种重要而有效地防御策略(Gullan and Granston, 2014)。在我国九龙山组地层中发现了迄今为止最古老的羽叶状拟态, 脉翅目丽翼蛉科 *Bellinympha* Wang, Ren, Liu, Shih et Engel, 2010 通过其翅斑的特化模拟裸子植物的叶片, 从而逃避捕食者的攻击。该现象是在被子植物繁盛前发生在昆虫与裸子植物之间的互作关系, 也暗示了羽叶状拟态在被子植物起源前就已经存在(Wang et al., 2010)。进一步的研究证明, 昆虫对植物的拟态在侏罗纪已经开始多样化, 出现了较为复杂的共生关系。2012 年在同一地层发现了长翅目半岛螳蛉科 *Juracimbrophlebia ginkgofolia* Wang, Labandeira, Shih et Ren, 2012 对银杏 *Yimaia capituliformis* 叶片的模拟, 推测 *J. ginkgofolia* 的拟态可以帮助其躲避捕食者的攻击, 同时也有可能是一种捕食策略, *J. ginkgofolia* 通过这种拟态方式更易捕食到银杏树上的植食昆虫, 同时也对银杏起到了保护作用。该研究揭示了被子植物起源前昆虫与植物的互利共生关系(Wang et al., 2012)。此外, 中生代晚期特有的脉翅目昆虫丽蛉在其 6 500 万年的演化史中特化出了翅上形态多样的眼斑, 通

通过对脊椎动物眼睛的模拟来恐吓捕食者 (Yang *et al.*, 2014; Labandeira *et al.*, 2016; Liu *et al.*, 2018a)。在缅甸晚白垩世琥珀中也发现了脉翅目草蛉总科 *Phyllochrysa huangi* Liu, Shi, Xia, Lu, Wang *et al.*, 2018 的幼虫拟态苔类植物的现象, 不同于现生草蛉总科幼虫中常见的伪装行为 (Liu *et al.*, 2018b)。而昆虫的伪装行为在白垩纪也已出现, 如脉翅目草蛉总科、蚊蛉总科的幼虫和半翅目猎蝽科的伪装特征在缅甸、法国、黎巴嫩、西班牙的琥珀化石中都有记录 (Pérez-de la Fuente *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2016a)。上述昆虫化石为恢复中生代昆虫的生物面貌和生活习性提供了重要证据, 也为昆虫与其伴生生物的互作关系提供了指示作用。

5 中国化石昆虫与伴生动植物的协同演化关系

昆虫与其伴生动植物的互作关系主要表现在取食、竞争、防御 (如前述拟态行为) 等。其中, 取食是任何一种生物至关重要的行为, 也体现了生物与其取食对象之间非常密切的相互关系。在地质历史中, 取食者与取食对象发生着协同演化, 也是生物演化中的一种重要模式 (Ren *et al.*, 2019)。因此, 研究昆虫与其伴生动植物的协同演化也是古昆虫学中一个研究热点。Ren 等 (2009) 通过对中生代中期长翅目螳蛉类昆虫的研究, 证明这类昆虫通过吸受式口器的喙取食裸子植物的授粉滴, 这样的取食方式很可能间接地帮助裸子植物完成了授粉, 并首次提出了昆虫与裸子植物之间的这种协同演化关系, 远远早于蝇、蛾、蜜蜂等昆虫与被子植物之间的协同关系, 揭示了一种更为复杂的昆虫与植物协同演化的生态学假说。后续的研究发现, 中生代中期昆虫与裸子植物之间的协同关系不仅出现在长翅目, 在脉翅目丽蛉科中发现了具有长喙状的虹吸式口器, 可能取食本内苏铁的传粉滴和花粉。中侏罗世至晚白垩世的丽蛉表现出口器长度的多样化 (0.6-18.0 mm), 暗示了丽蛉所取食植物及其花管长度的多样性。丽蛉多样化的眼斑和虹吸式

口器与现生的凤蝶形成了时隔 4 000 万年的趋同进化 (Labandeira *et al.*, 2016; Liu *et al.*, 2018a)。昆虫与被子植物的协同关系最早发现于早白垩世, 在我国义县组地层中发现了访花虻类与被子植物的传粉关系 (Ren, 1998)。在晚白垩世缅甸琥珀中还发现了鞘翅目澳洲蕈虫取食苏铁植物花粉并为其传粉, 以及隐翅虫取食伞菌纲等真菌的现象, 为进一步认识甲虫与植物、真菌的早期演化及其协同关系提供了更多的化石证据 (Wang *et al.*, 2013a; Cai *et al.*, 2016, 2017b, 2018)。

昆虫在其演化历史中不仅与植物形成了密切的关系, 与其伴生动物之间的协同关系, 特别是外寄生性昆虫与其宿主之间的关系在近年的研究中也逐渐被揭示。在我国中侏罗世九龙山组地层发现双翅目 *Qiyia jurassica* Chen, Wang, Engel, Wappler, Jarzembowski, Zhang, Wang, Zheng *et al.*, 2014 幼虫化石, 其口器、胸部、腹足结构特化, 适应于水生外寄生生活, 可能吸食同时期蝶螈的血液 (Chen *et al.*, 2014)。在我国中侏罗世九龙山组和早白垩世义县组发现的蚤目化石昆虫代表了蚤目昆虫的基干类群, 揭示了蚤目昆虫的早期演化。根据其口器和足的特征推测中生代蚤目昆虫吸食同一时期伴生的有羽恐龙、有羽翼龙或中型哺乳动物的血液 (Gao *et al.*, 2012, 2013, 2014; Huang *et al.*, 2012)。在早白垩世义县组地层中还发现了异翅目中最早的吸血昆虫, 通过地球化学分析, 结合形态学和埋藏学的数据, 证明了其吸血的食性和行为, 其潜在的吸食对象是同时期的哺乳动物、鸟类及近鸟型恐龙。这一发现将吸血性异翅目昆虫的起源时间向前推进了 3 000 万年, 促进了对热河生物群吸血性昆虫多样性的认识, 并为热河生物群古生态系统的重建提供了重要证据 (Yao *et al.*, 2014)。昆虫不仅会寄生于大型脊椎动物, 也会与小型的节肢动物发生寄生关系。在晚白垩世缅甸琥珀中发现的鞘翅目隐翅虫科毛蠹隐翅虫族 *Cretotrichopsenius burmiticus* Cai, Huang, Newton, Eldredge *et al.*, 2017 代表了寄居白蚁巢穴的最早记录, 也证实了在白垩纪——白蚁

社会性形成的早期阶段, 就已被其动物所利用 (Cai *et al.*, 2017a)。同一地层发现的脉翅目中草蛉科 *Pedanoptera arachnophile* Liu, Zhang, Winterton, Breitzkreuz *et Engel*, 2016 形态特化, 推测其幼虫的生活习性与结网型蜘蛛相关, 可能捕食蜘蛛或营偷窃寄生生活 (Liu *et al.*, 2016)。昆虫与小型节肢动物的共生关系复杂多样, 具有更为久远的演化历史。在我国晚石炭世土坡组地层中发现了甲螨寄生于绝灭的古直翅昆虫 *Miamia maimai* Béthoux, Gu, Yue *et Ren*, 2012 的现象, 甲螨寄生于昆虫胸部的隐蔽位置指示了二者之间的携播关系, 属于互利共生, 为甲螨提供了扩散和保护的作用。这是首次在古生代地层中发现蜚螨与昆虫之间的携播共生关系, 也证明了在蜚螨演化的早期就已经出现了这种共生关系 (Robin *et al.*, 2016)。

6 中国化石昆虫研究展望

中国化石昆虫研究起步相对较晚, 经过了四代人近百年的研究, 从传统分类、地层考察、系统演化、生物学习性、与环境的协同演化等多个方面取得了一系列惊人的成果。对我国东北中侏罗世和早白垩世地层中化石昆虫的大量报道, 为解释昆虫的早期演化过程中的诸多科学问题提供了依据, 成为了全球昆虫化石研究领域的两个重要地层。我国化石昆虫的研究水平和成果也走在了世界前列, 上述研究为古昆虫学的进一步发展奠定了系统而坚实的基础。在未来, 进一步通过昆虫化石揭秘昆虫的起源与演化是古昆虫学研究中一直以来的核心问题。结合古生与现生, 构建具有四维信息的、全证据的、符合自然历史发展规律的系统演化树是古昆虫学研究的终极目标。将昆虫的起源演化研究与伴生动植物、地史环境的演变相结合, 重建古生态环境, 探索昆虫的起源演化与地球环境演变的协同关系, 也将是未来古昆虫学研究的重点问题。

参考文献 (References)

Béthoux O, Cui YY, Kondratieff B, Stark B, Ren D, 2011. At last, a Pennsylvanian stem-stonefly (Plecoptera) discovered. *BMC*

evolutionary Biology, 11(1): 248.

Béthoux O, Gu JJ, Yue YL, Ren D, 2012. *Miamia maimai* n. sp., a new Pennsylvanian stem-orthopteran insect, and a case study on the application of cladotypic nomenclature. *Fossil Record*, 15(2): 103–113

Beutel RG, Friedrich F, Hornschemeyer T, Pohl H, Hunefeld F, Beckmann F, Meier R, Misof B, Whiting MF, Vilhelmsen L, 2011. Morphological and molecular evidence converge upon a robust phylogeny of the megadiverse Holometabola. *Cladistics*, 27(4): 341–355.

Cai CY, Escalona HE, Li LQ, Yin ZW, Huang DY, Engel MS, 2018. Beetle pollination of cycads in the Mesozoic. *Current Biology*, 28(17): 2806–2812.

Cai CY, Huang DY, Newton AF, Eldredge KT, Engel MS, 2017a. Early evolution of specialized termitophily in Cretaceous rove beetles. *Current Biology*, 27(8): 1229–1235.

Cai CY, Huang DY, Wu FX, Zhao M, Wang N, 2019. Tertiary water striders (Hemiptera, Gerromorpha, Gerridae) from the central Tibetan Plateau and their palaeobiogeographic implications. *Journal of Asian Earth Sciences*, 175: 121–127.

Cai CY, Leschen RAB, Hibbett DS, Xia FY, Huang DY, 2017b. Mycophagous rove beetles highlight diverse mushrooms in the Cretaceous. *Nature Communications*, 8: 14894.

Cai CY, Newton AF, Thayer MK, Leschen RAB, Huang DY, 2016. Specialized proteinine rove beetles shed light on insect–fungal associations in the Cretaceous. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1845): 20161439.

Cai CY, Thayer MK, Engel MS, Newton AF, Ortega-Blanco J, Wang B, Wang XD, Huang DY, 2014. Early origin of parental care in Mesozoic carrion beetles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(39): 14170–14174.

Cai WZ, Pang XF, Hua BZ, Liang GW, Song DL, 2011. General Entomology. 2nd Edition. Beijing: China Agricultural University Press. 1–490. [彩万志, 庞雄飞, 花保祯, 梁广文, 宋敦伦, 2011. 普通昆虫学(第2版). 北京: 中国农业大学出版社. 1–490.]

Cui YY, Béthoux O, Ren D, 2011. Intraindividual variability in *Sinonamuropteridae* forewing venation (Grylloblattida; Late Carboniferous): Taxonomic and nomenclatural implications. *Systematic Entomology*, 36(1): 44–56.

Chen J, Wang B, Engel MS, Wappler T, Jarzembowski EA, Zhang HC, Wang XL, Zheng XT, Rust J, 2014. Extreme adaptations for aquatic ectoparasitism in a Jurassic fly larva. *eLIFE*, 3: e02844.

Du S, Béthoux O, Gu JJ, Ren D, 2017. *Protomiamia yangi* gen. et sp. nov. (Early Pennsylvanian; Xiaheyan, China), a sexually dimorphic Palaeozoic stem-Orthoptera. *Journal of Systematic Palaeontology*, 15(3): 193–204.

- Dunn CW, Hejnol A, Matus DQ, Pang K, Browne WE, Smith SA, Seaver E, Rouse GW, Obst M, Edgecomb GD, Sørensen MV, Haddock SHD, Schmidt-Rhaesa A, Okusu A, Kristensen RM, Wheeler WC, Martindale MQ, Giribet G, 2008. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. *Nature*, 452(7188): 745–750.
- Engel MS, Grimaldi DA, 2004. New light shed on the oldest insect. *Nature*, 427: 627–630.
- Gao TP, Shih CK, Rasnitsyn AP, Xu X, Wang S, Ren D, 2013. New transitional fleas from China highlighting diversity of Early Cretaceous Ectoparasitic insects. *Current Biology*, 23(13): 1261–1266.
- Gao TP, Shih CK, Rasnitsyn AP, Xu X, Wang S, Ren D, 2014. The first flea with fully distended abdomen from the Early Cretaceous of China. *BMC Evolutionary Biology*, 14(1): 168–174.
- Gao TP, Shih CK, Xu X, Wang S, Ren D, 2012. Mid-Mesozoic flea-like ectoparasites of feathered or haired vertebrates. *Current Biology*, 22(8): 732–735.
- Grabau AW, 1923. Cretaceous fossils from Shantung. *Bulletin of the Geological Survey of China*, 5(2): 143–182.
- Grabau AW, 1924. Stratigraphy of China (Part 1) Paleozoic and older. Peking: Geological Survey of China. 1–528.
- Grabau AW, 1928. Stratigraphy of China (Part 2) Mesozoic. Peking: Geological Survey of China. 1–774.
- Grimaldi D, Engel MS, 2005. Evolution of the Insects. Cambridge: Cambridge University Press. 1–755.
- Gu JJ, Béthoux O, Ren D, 2011. *Longzhua loculata* gen. et sp. nov., one of the best known Pennsylvanian Archaeorthoptera (Insecta: Neoptera; Ningxia, China). *Journal of Palaeontology*, 85(2): 303–314.
- Gu JJ, Montealegre-Z F, Robert D, Engel MS, Qiao GX, Ren D, 2012. Wing stridulation in a Jurassic katydid (Insecta, Orthoptera) produced low-pitched musical calls to attract females. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(10): 3868–3873.
- Gullan PJ, Cranston PS, 2014. The Insects: An Outline of Entomology (Fifth edition). New York: Wiley Blackwell. 1–565.
- Hennig W, 1966. Phylogenetic Systematics. Urbana: University of Illinois Press. 1–263.
- Hennig W, 1981. Insect Phylogeny. New York: Wiley & Sons. 1–514.
- Hong YC, 1975. Eine neue fossile - Sinosiricidae (Hymenoptera: Siricoidea) in west-Weichangder Provinz Hebei. *Acta Entomologica Sinica*, 18(2): 235–241.
- Hong YC, 1980. Mesozoic Stratigraphic Paleontology of Shanxi Gansu Ningxia Basin: Vol 6, Fossil Insects. 1–188. [洪友崇, 1980. 陕甘宁盆地中生代地层古生物学, (六)昆虫化石. 北京: 地质出版社. 1–188.]
- Hong YC, 1982. Mesozoic Fossil Insects of Jiuquan Basin in Gansu Province. Beijing: Geological Publishing House. 1–187.
- Hong YC, 1983. Middle Jurassic Fossil Insects in North China. Beijing: Geological Publishing House. 1–223. [洪友崇, 1983. 北方中侏罗世昆虫化石. 北京: 地质出版社. 1–223.]
- Hong YC, 1985. New Fossil Genera and Species of Shanxi Formation in Xishan of Taiyuan. *Entomotaxonomia*, 7(2): 83–91. [洪友崇, 1985. 太原西山山西组昆虫化石新属种. 昆虫分类学报, 7(2): 83–91.]
- Hong YC, 1990. The Stratigraphy and Palaeontology of Laiyang Basin. Beijing: Geological Publishing House. 1–189. [洪友崇, 1990. 山东莱阳盆地地层古生物. 北京: 地质出版社. 1–189.]
- Hong YC, 1992. The study of Early Cretaceous Coleoptera, Raphidioptera, Diptera (Insecta) of Kazuo, West Liaoning Province. *Acta Geologica Gansu*, 1(1): 1–13. [洪友崇, 1992. 辽西喀左早白垩世鞘翅目、蛇蛉目、双翅目化石(昆虫纲)的研究. 甘肃地质学报, 1(1): 1–13.]
- Hong YC, 1993. Origin, Development, flourish and disappearance of the Late Mesozoic Jehol Biota in Eastern Asian Palecontinent. *Geoscience*, 7(4): 373–383. [洪友崇, 1993. 东亚古陆中生代晚期热河生物群的起源、发展、鼎盛与衰亡. 现代地质, 7(4): 373–383.]
- Hong YC, 1995. Fossil insects of the northern Ordos Basin. *Acta Geologica Gansu*, 4(2): 1–9. [洪友崇, 1995. 鄂尔多斯盆地北部昆虫化石. 甘肃地质学报, 4(2): 1–9.]
- Hong YC, 1998. Establishment of fossil entomofaunas and their evolutionary succession in North China. *Insect Science*, 5(4): 283–300.
- Hong YC, 2002a. Amber Insect of China. Beijing: Beijing Science and Technology Press. 1–701. [洪友崇, 2002a. 中国琥珀昆虫志. 北京: 北京科学技术出版社. 1–701.]
- Hong YC, 2002b. Atlas of Amber Insects of China. Zhengzhou: Henan Science and Technology Press. 1–394. [洪友崇, 2002b. 中国琥珀昆虫图志. 郑州: 河南科学技术出版社. 1–394.]
- Huang DY, 2017. The Daohugou Biota. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers. 1–332.
- Huang DY, Engel MS, Cai CY, Nel A, 2013b. Mesozoic giant fleas from northeastern China (Siphonaptera): taxonomy and implications for palaeodiversity. *Chinese Science Bulletin*, 58(14): 1682–1690.
- Huang DY, Engel MS, Cai CY, Wu H, Nel A, 2012. Diverse transitional giant fleas from the Mesozoic era of China. *Nature*, 483(7388): 201–204.
- Huang DY, Nel A, Cai CY, Lin QB, Engel MS, 2013a. Amphibious flies and paedomorphism in the Jurassic period. *Nature*, 495(7439): 94–97.
- Labandeira CC, 2018. The fossil history of insect diversity//Foottit

- RG, Peter HA (eds.). *Insect Biodiversity: Science and Society*, II. New York: Wiley Blackwell. 723–788.
- Labandeira CC, Yang Q, Santiago-Blay JA, Hotton CL, Monteiro A, Wang YJ, Goreva Y, Shih CK, Siljeström S, Rose TR, Dilcher DL, 2016. The evolutionary convergence of mid-Mesozoic lacewings and Cenozoic butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1824): 20152893.
- Li S, Shih CK, Wang C, Pang H, Ren D, 2013. Forever love: The hitherto earliest record of copulating insects from the Middle Jurassic of China. *PLoS ONE*, 8(11): e78188.
- Li Y, Liu XH, Ren D, Li XC, Yao YZ, 2017. First report of Cixiidae insect fossils from the Miocene of the northeastern Tibetan Plateau and their palaeoenvironmental implications. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 41(1): 54–60.
- Lin QB, 1965. Two insects from the lower part of Jurassic, Inner Mongolia. *Acta Palaeontologica Sinica*, 13(2): 363–368.
- Lin QB, 1976. The Jurassic fossil insects from west Liaoning. *Acta Palaeontologica Sinica*, 15(1): 97–116.
- Lin QB, 1977. Mesozoic fossils from Yunnan province, China. //Nanjing Institute of Geology and Paleontology, Academia Sinica. Beijing: Science Press. 373–381. [林启彬, 1977. 云南的昆虫化石. 中国科学院南京地质古生物研究所主编. 北京: 科学出版社. 373–381.]
- Lin QB, 1978a. Upper Permian and Triassic fossil insects of Guizhou. *Acta Palaeontologica Sinica*, 17(3): 313–317. [林启彬, 1978a. 贵州上二叠统和三叠系的昆虫化石. 古生物学报, 17(3): 313–317.]
- Lin QB, 1978b. On the fossil Blattoidea of China. *Acta Entomologica Sinica*, 21(3): 335–342. [林启彬, 1978b. 中国的蜚蠊目昆虫化石. 昆虫学报, 21(3): 335–342.]
- Lin QB, 1980. Mesozoic insect fossils from Zhejiang and Anhui// NIOGA Palaeontologys (ed.). *Division and Correlation of Mesozoic Vlovano-Sedimentary Formation in Zhejiang and Anhui Province*. Beijing: Science Press. 211–238.
- Lin QB, 1986. Early Mesozoic Fossil Insects from South China. *Palaeontologia Sinica*. Beijing: Science Press. 1–112. [林启彬, 1986. 华南中生代早期的昆虫. 中国古生物志. 北京: 科学出版社. 1–112.]
- Lin QB, 1992. Late Triassic insect fauna from Toksun, Xinjing. *Acta Palaeontologica Sinica*, 31(3): 313–335. [林启彬, 1992. 新疆托克逊晚三叠世昆虫. 古生物学报, 31(3): 313–335.]
- Lin QB, 1994. Cretaceous insects of China. *Cretaceous Research*, 15(3): 305–316.
- Lin QB, Huang DY, 2006. Discovery of Paleocene Prophalangopsidae (Insecta, Orthoptera) in the Jiangtang Basin, Northern Tibet, China, *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 30(1): 97–102.
- Liu Q, Lu XM, Zhang QQ, Chen J, Zheng XT, Zhang WW, Liu XY, Wang B, 2018a. High niche diversity in Mesozoic pollinating lacewings. *Nature Communications*, 9(1): 3793.
- Liu XY, Shi GL, Xia FY, Lu XM, Wang B, Engel MS, 2018b. Liverwort mimesis in a Cretaceous lacewing larva. *Current Biology*, 28(9): 1475–1481.
- Liu XY, Wang YJ, Shih CK, Ren D, Yang D, 2012. Early evolution and historical biogeography of fishflies (Megaloptera: Chauliodinae): Implications from a phylogeny combining fossil and extant taxa. *PLoS ONE*, 7(7): e40345.
- Liu XY, Zhang WW, Winterton SL, Breitkreuz LC, Engel MS, 2016. Early morphological specialization for insect-spider associations in Mesozoic lacewings. *Current Biology*, 26(12): 1590–1594.
- Misof B, Liu S, Meusemann K, Peters RS, Donath A, Mayer C, Frandsen PB, Ware J, Flouri T, Beutel RG, Niehuis O, Petersen M, Izquierdo-Carrasco F, Wappler T, Rust J, Aberer AJ, Aspöck U, Aspöck H, Bartel D, Blanke A, Berger S, Böhm A, Buckley TR, Calcott B, Chen J, Friedrich F, Fukui M, Fujita M, Greve C, Grobe P, Gu S, Huang Y, Jermiin LS, Kawahara AY, Krogmann L, Kubiak M, Lanfear R, Letsch H, Li Y, Li Z, Li J, Lu H, Machida H, Mashimo Y, Kapli P, McKenna DD, Meng G, Nakagaki Y, Navarrete-Heredia JL, Ott M, Ou Y, Pass G, Podsiadlowski L, Poh H, Reumont BM, Schütte K, Sekiya K, Shimizu S, Slipinski A, Stamatakis A, Song W, Su X, Szucsich NU, Tan M, Tan X, Tang M, Tang J, Timelthaler G, Tomizuka S, Trautwein M, Tong X, Uchifune T, Walz MG, Wiegmann BM, Wilbrandt J, Wipfler B, Wong TKF, Wu Q, Wu G, Xie Y, Yang S, Yang Q, Yeates DK, Yoshizawa K, Zhang Q, Zhang R, Zhang W, Zhang Y, Zhao J, Zhou C, Zhou L, Ziesmann T, Zou S, Li W, Xu X, Zhang Y, Yang H, Wang J, Wang J, Kjer KM, Zhou X, 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 346(6210): 763–767.
- Pérez-de la Fuente R, Delclòs X, Peñalver E, Speranza M, Wierzchos J, Ascaso C, Engel MS, 2012. Early evolution and ecology of camouflage in insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(52): 21414–21419.
- Ping C, 1928. Cretaceous fossil insects of China. *Palaeontologia Sinica*, 13: 1–47.
- Ping C, 1932. On a Blattoid insect in the Fushun amber. *Bulletin of the Geological Society of China*, 11(2): 212–214.
- Ping C, 1935. On four fossil insects from Sinkiang. *The Chinese Journal of Zoology*, 1: 107–115.
- Prokop J, Pecharová M, Ren D, 2016. Hidden surface microstructures on Carboniferous insect *Brodioptera sinensis* (Megasecoptera) enlighten functional morphology and sensorial perception. *Scientific*

- Reports*, 6: 28316.
- Rasnitsyn AP, Quicke DL, 2002. History of Insects. London: Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 1–517.
- Ren D, 1998. Flower-associated brachycera flies as fossil evidence for Jurassic angiosperm origins. *Science*, 280(5360): 85–88.
- Ren D, 2002. Progress in the study of Mesozoic fossil insects during the last decade in China. *Acta Entomologica Sinica*, 45(2): 234–240. [任东, 2002. 中国中生代昆虫化石研究新进展及意义. *昆虫学报*, 45(2): 234–240.]
- Ren D, 2017. To re-construct an evolutionary tree conforming to the natural history process is the ultimate goal of systematic biology. *Acta Entomologica Sinica*, 60(6): 699–709. [任东, 2017. 重构符合自然历史的演化树是系统生物学的终极目标. *昆虫学报*, 60(6): 699–709.]
- Ren D, Hong YC, 1994. A cladistic study on the familial phylogeny of fossil and living Raphidioptera. *Bulletin of the Chinese Academy of Geological Sciences*, 29: 103–117. [任东, 洪友崇, 1994. 现生和化石蛇蛉科的支序分类(昆虫纲: 蛇蛉目). *中国地质科学院院报*, 29: 103–117.]
- Ren D, Labandeira CC, Santiago-Blay JA, Rasnitsyn AP, Shih CK, Bashkuev AV, Logan MA, Hotton CL, Dilcher D, 2009. A probable pollination mode before angiosperms: Eurasian, long-proboscid scorpionflies. *Science*, 326(5954): 840–847.
- Ren D, Lu LW, Guo ZG, Ji SA, 1995. Fauna and Stratigraphy of Jurassic-Cretaceous in Beijing and the Adjacent Areas. Beijing: Seismic Publishing House. 1–233. [任东, 卢立伍, 郭子光, 姬书安, 1995. 北京与邻区侏罗-白垩纪动物群及其地层. 北京: 地震出版社. 1–233.]
- Ren D, Shih CK, Gao TP, Yao YZ, Zhao YY, 2010. Silent Stories: Insect Fossil Treasures from Dinosaur Era of the Northeastern China. Beijing: Science Press. 1–322.
- Ren D, Shih CK, Gao TP, Yao YZ, Zhao YY, 2012. Insect Fossil Treasures from Mesozoic of the Northeastern China. Beijing: Science Press. 1–412. [任东, 史宗冈, 高太平, 姚云志, 赵云云, 2012. 中国东北中生代昆虫化石珍品. 北京: 科学出版社. 1–412.]
- Ren D, Shih CK, Gao TP, Wang YJ, Yao YZ, 2019. Rhythms of Insect Evolution: Evidence from the Jurassic and Cretaceous in Northern China. New York: Wiley Blackwell. 1–728.
- Robin N, Béthoux O, Sidorchuk E, Cui YY, Li YN, Germain D, King A, Berenguer F, Ren D, 2016. A Carboniferous mite on an insect reveals the antiquity of an inconspicuous interaction. *Current Biology*, 26(10): 1376–1382.
- Rong JY, 2006. Originations, Radiations and Biodiversity Changes - Evidences from the Chinese Fossil Record. Beijing: Science Press. 1–962. [戎嘉余, 2006. 生物的来源、辐射与多样性演变——华夏化石记录的启示. 北京: 科学出版社. 1–962.]
- Ross AJ, 2019. Burmese (Myanmar) amber taxa. on-line supplement v.2019. *Amazing Amber*, 1: 1–20.
- Rota-Stabelli O, Daley A, Pisani D, 2013. Molecular timetrees reveal a Cambrian colonization of land and a new scenario for ecdysozoan evolution. *Current Biology*, 23(5): 392–398.
- Shi CF, Winterton SL, Ren D, 2015. Phylogeny of split-footed lacewings (Neuroptera, Nymphidae), with descriptions of new Cretaceous fossil species from China. *Cladistics*, 31(5): 455–490.
- Wang B, Li JF, Fang Y, Zhang HC, 2009. Preliminary elemental analysis of fossil insects from the Middle Jurassic of Daohugou, Inner Mongolia and its taphonomic implications. *Chinese Science Bulletin*, 54(5): 783–787.
- Wang B, Rust J, Engel MS, Szwed J, Dutta S, Nel A, Fan Y, Meng FW, Shi GL, Jarzembowski EA, Wappler T, Stebner F, Fang Y, Mao LM, Zheng DR, Zhang HC, 2014. A diverse paleobiota in Early Eocene Fushun amber from China. *Current Biology*, 24(14): 1606–1610.
- Wang B, Xia FY, Engel MS, Perrichot V, Shi GL, Zhang HC, Chen J, Jarzembowski EA, Wappler T, Rust J, 2016a. Debris-carrying camouflage among diverse lineages of Cretaceous insects. *Science Advances*, 2(6): e1501918.
- Wang B, Xia FY, Wappler T, Simon E, Zhang HC, Jarzembowski EA, Szwed J, 2015. Brood care in a 100-million-year-old scale insect. *eLIFE*, 4: e05447.
- Wang B, Zhang HC, Jarzembowski EA, 2013a. Early Cretaceous angiosperms and beetle evolution. *Frontiers in Plant Science*, 4(360): 1–6.
- Wang B, Zhang HC, Jarzembowski EA, Fang Y, Zheng DR, 2013b. Taphonomic variability of fossil insects: a biostratigraphic study of Palaeontinidae and Tettigarctidae (Insecta: Hemiptera) from the Jurassic Daohugou Lagerstätte. *Palaios*, 28(4): 233–242.
- Wang B, Zhao FC, Zhang HC, Fang Y, Zheng DR, 2012a. Widespread pyritization of insects in the Early Cretaceous Jehol Biota. *Palaios*, 27(10): 707–711.
- Wang M, Rasnitsyn A, Li H, Shih CK, Sharkey JM, Ren D, 2016b. Phylogenetic analyses elucidate the inter-relationships of Pamphilioidea (Hymenoptera, Symphyta). *Cladistics*, 32(3): 239–260.
- Wang Q, Shih CK, Ren D, 2013c. The earliest case of extreme sexual display with exaggerated male organs by two Middle Jurassic mecopterans. *PLoS ONE*, 8(8): e71378.
- Wang YJ, Labandeira CC, Shih CK, Ding QL, Wang C, Zhao YY, Ren D, 2012b. Jurassic mimicry between a hangingfly and a ginkgo from China. *Proceedings of the National Academy of*

- Sciences*, 109(50): 20514–20519.
- Wang YJ, Liu ZQ, Wang X, Shih CK, Zhao YY, Engel MS, Ren D, 2010. Ancient pinnate leaf mimesis among lacewings. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(37): 16212–16215.
- Yang Q, Makarkin VN, Winterton SL, Khramov AV, Ren D, 2012. A remarkable new family of Jurassic insects (Neuroptera) with primitive wing venation and its phylogenetic position in Neuropterida. *PLoS ONE*, 7(9): e44762.
- Yang Q, Shi CF, Li XC, Pang H, Ren D, 2018. The first fossil brown lacewing from the Miocene of the Tibetan Plateau (Neuroptera, Hemerobiidae). *ZooKeys*, 726: 145–154.
- Yang Q, Wang YJ, Labandeira CC, Shih CK, Ren D, 2014. Mesozoic lacewings from China provide phylogenetic insight into evolution of the Kalligrammatidae (Neuroptera). *BMC Evolutionary Biology*, 14(1): 126.
- Yao YZ, Cai WZ, Xu X, Shih CH, Engel MS, Zheng XT, Zhao YY, Ren D, 2014. Blood-feeding true bugs in the early Cretaceous. *Current Biology*, 24(15): 1786–1792.
- Zhang HC, 1996. Mesozoic insects of Orthophlebiidae (Insecta, Mecoptera) from Junggar Basin, Xinjiang, China. *Acta Palaeontologica Sinica*, 35(4): 442–454.
- Zhang HC, 1997a. Early Cretaceous insects from the Dalazi Formation of the Zhixin Basin, Jilin Province, China. *Palaeoworld*, 7: 75–103.
- Zhang HC, 1997b. Jurassic Palaeontinids from Karamai, Xinjiang, with a discussion of Palaeontinidae (Homoptera: Palaeon-Tinidae) in China. *Insect Science*, 4(4): 312–323.
- Zhang HC, Rasnitsyn AP, Wang DJ, Zhang YT, 2007. Some hatchet wasps (Hymenoptera, Evaniidae) from the Yixian Formation of western Liaoning, China. *Cretaceous Research*, 28(2): 310–316.
- Zhang HC, Rasnitsyn AP, Zhang JF, 2002. Pelecinid wasps (Insecta: Hymenoptera: Proctotrupoidea) from the Yixian Formation of western Liaoning, China. *Cretaceous Research*, 23(1): 87–98.
- Zhang HC, Wang B, Fang Y, 2010. Evolution of insect diversity in the Jehol Biota. *Science China Earth Sciences*, 53(12): 1908–1917.
- Zhang HC, Wang B, Fang Y, 2015. Mesozoic and Cenozoic Insects from Northern China. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers. 1–229.
- Zhang HC, Zheng DR, Wang B, Fang Y, Jarzembowski EA, 2013. The largest known odonate in China: *Hsiufua chaoi* Zhang et Wang, gen. et sp. nov. from the Middle Jurassic of Inner Mongolia. *Chinese Science Bulletin*, 58(13): 1579–1584.
- Zhang JF, 1989. Fossil Insects from Shanwang, Shandong, China. Jinan: Shandong Science and Technology Publishing House. 1–459. [张俊峰, 1989. 山旺昆虫化石. 济南: 山东科学技术出版社. 1–459.]
- Zhang JF, 1990. On *Chironomaptera* Ping 1928 (Diptera, Insecta), from late Mesozoic of East Asia. *Mesozoic Research*, 2(4): 237–247.
- Zhang JF, 1992. Late Mesozoic entomofauna from Laiyang, Shandong Province, China, with discussion of its palaeoecological and stratigraphical significance. *Cretaceous Research*, 13(2): 133–145.
- Zhang JF, 2002. The most primitive earwigs (Archidermaptera, Dermaptera, Insecta) from the upper Jurassic of Nei Monggol Autonomous Region, Northeastern China. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 19(4): 348–362.
- Zhang JF, 2013. Snipe flies (Diptera: Rhagionidae) from the Daohugou Formation (Jurassic), Inner Mongolia, and the systematic position of related records in China. *Palaeontology*, 56(1): 217–228.
- Zhang JF, Sun B, Zhang XY, 1994. Miocene Insects and Spiders from Shanwang. Shandong. Beijing: Science Press. 1–298.
- Zhang QQ, Mey W, Ansorge J, Starkey TA, McDonald LT, McNamara ME, Jarzembowski EA, Wichard W, Kelly R, Ren XY, Chen J, Zhang HC, Wang B, 2018. Fossil scales illuminate the early evolution of lepidopterans and structural colors. *Science Advances*, 4(4): e1700988.
- Zheng DR, Chang SC, Wang H, Fang Y, Wang J, Feng CQ, Xie GW, Jarzembowski EA, Zhang HC, Wang B, 2018. Middle-Late Triassic insect radiation revealed by diverse fossils and isotopic ages from China. *Science Advances*, 4(9): 1–7.
- Zheng DR, Nel A, Jarzembowski EA, Chang SC, Zhang HC, Xia FY, Liu HY, Wang B, 2017. Extreme adaptations for probable visual courtship behaviour in a Cretaceous dancing damselfly. *Scientific Reports*, 7: 44932.