



张晓, 姚云志, 任东, 庞虹. 蜡蝉次目 (昆虫纲: 半翅目) 昆虫化石研究进展 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (2): 340–350.

蜡蝉次目 (昆虫纲: 半翅目) 昆虫化石研究进展

张 晓¹, 姚云志^{2*}, 任 东², 庞 虹¹

(1. 中山大学生命科学学院/生态学院, 中山大学生物博物馆, 有害生物控制与资源利用国家重点实验室, 广州 510275;
2. 首都师范大学生命科学学院, 昆虫演化与环境变迁重点实验室, 北京 100048)

摘要: 近 200 年来, 全世界共报道半翅目蜡蝉次目化石昆虫 28 科、216 属、400 余种。本文回顾了蜡蝉次目化石昆虫的研究历史, 统计了中国已报道的该类群化石种类名录, 总结了蜡蝉次目化石昆虫的地质历史、地理分布和年代、以及属种组成特征, 提出了该类群化石昆虫研究中有待解决的问题以及未来的研究前景。

关键词: 半翅目; 头喙亚目; 蜡蝉总科; 分类学; 研究概述

中图分类号: Q961; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2021) 02-0340-11

Progress on the studies of Fulgoromorpha (Insecta: Hemiptera) fossils

ZHANG Xiao¹, YAO Yun-Zhi^{2*}, REN Dong², PANG Hong¹ (1. State Key Laboratory of Biocontrol, the Museum of Biology, School of Life Sciences/School of Ecology, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China; 2. Key Laboratory of Insect Evolution and Environmental Changes, College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048, China)

Abstract: In the past 200 years, 28 families, 216 genera and over 400 fossil species of Fulgoromorpha have been reported in the world. This paper reviewed the research history of Fulgoromorpha fossils, provided a checklist of all described fossil taxa in Fulgoromorpha from China, summarized their geological history, distribution, geological age, and composition. Furthermore, some current problems on the Fulgoromorpha fossil research were outlined, and outlooks for future researches were proposed.

Key words: Hemiptera; Auchenorrhyncha; Fulgoroidea; taxonomy; research overview

蜡蝉次目 Fulgoromorpha 隶属于昆虫纲 Insecta 半翅目 Hemiptera 头喙亚目 Auchenorrhyncha, 是一类种类繁多的植食性昆虫, 已知现生类群 12 635 种 (Bartlett *et al.*, 2018), 广泛分布于世界各地。它们以刺吸式口器吸食植物汁液, 很多种类是重要的农林业害虫, 危害玉米、小麦、水稻、葡萄、甘蔗等。部分蜡蝉具有强烈延伸的头部、明显的雌雄异形、能够分泌蜜露、产生蜡质等特点 (Urban and Cryan, 2007)。蜡蝉次目目前包括

3 个总科, 其中两个为灭绝总科, 这一类群的系统位置以及次目下总科级和科级阶元的系统关系一直存在着较大争议 (Urban and Cryan, 2007; Song and Liang, 2013)。

蜡蝉次目昆虫出现时间较早, 最早的化石记录发现于晚二叠世 (Carpenter, 1992; Shcherbakov and Popov, 2002)。本文对世界蜡蝉次目化石昆虫研究情况加以总结, 并对存在问题和研究前景进行分析。

基金项目: 广东省基础与应用基础研究基金 (2019A1515110610); 国家科技基础条件平台工作重点项目 (2005DKA21402); 国家动物标本资源库资助; 北京市自然科学基金委员会-北京市教育委员会联合资助项目 (KZ201810028046)

作者简介: 张晓, 女, 1990 年生, 博士, 博士后, 研究蜡蝉次目昆虫化石分类和系统演化, E-mail: zhangxiaofossil@163.com

* 通讯作者 Author for correspondence: 姚云志, 男, 教授, 研究方向为化石昆虫分类及系统发育, E-mail: yaoyz100@126.com

收稿日期 Received: 2020-09-30; 接受日期 Accepted: 2020-12-31

1 蜡蝉次目化石昆虫研究简史

1.1 世界蜡蝉次目化石昆虫研究简史

世界蜡蝉次目化石昆虫研究已近 200 年, 已记载蜡蝉次目化石昆虫 28 科、216 属、407 种, 其中主要化石产地分布于德国、波罗的海、美国、英国、俄罗斯、巴西、缅甸以及中国。根据其化石研究历史可以分为以下几个时期:

蜡蝉化石研究的初期(从 19 世纪初期到末期): 1825 年, Dalman 首次从更新世东非柯巴脂中报道广翅蜡蝉科 Ricaniidae 1 属 1 种——马广翅蜡蝉 *Ricania equestris*; 此后, Brodie (1845) 报道了一个来自早白垩世英国的蜡蝉化石; Germar and Berendt (1856) 从始新世波罗的海琥珀中发现 11 个新类群; 同时, Giebel (1856, 1862) 分别对渐新世法国和更新世东非柯巴脂中的蜡蝉进行了研究; 之后, Scudder (1867, 1877, 1878, 1890, 1895) 记录了新生代美国和加拿大的近 22 个化石类群; Geinitz (1880, 1884) 发现了德国早侏罗世时期的类蜡蝉科 Fulgoridiidae 化石标本。这个时期研究人员和所报道的化石记录均较少, 研究工作仅停留在分类描述上。

蜡蝉次目化石昆虫研究快速发展期(20 世纪初期到中期): Handlirsch (1906, 1921, 1939)、Bode (1905)、Martynov (1926, 1937, 1939) 报道了来自侏罗纪欧洲和亚洲的类蜡蝉科 77 种; 同时, Martynov (1935) 发现了晚二叠世俄罗斯地区古老的蜡蝉化石; Cockerell (1909, 1910, 1917, 1920, 1924, 1926) 对来自英国、美国、俄罗斯、阿根廷蜡蝉化石进行了大量研究, 包括波罗的海琥珀及缅甸琥珀中发现的类群。此外, 相关研究学者 Henriksen (1922)、Tillyard (1923)、Piton (1940) 等报道了新生代产自丹麦、法国和澳大利亚的蜡蝉化石 6 种。这一时期的研究仍以经典分类为主。

蜡蝉次目化石昆虫研究深入发展期(20 世纪中期到末期): 这期间有大量新类群被报道。Bode (1953) 补充了早侏罗世德国类蜡蝉科化石 58 个新类群; Becker-Migdisova (1955, 1960, 1961) 对俄罗斯地区二叠纪和三叠纪早期蜡蝉进行了研究; Hamilton (1990) 从早白垩世巴西发现的拉蜡蝉科 Lalacidae 和颖蜡蝉科 Achilidae 化石记录, 共报道

24 种; Haupt (1956)、Fennah (1961, 1968, 1987)、Hong (1979)、Emeljanov (1983) 等研究学者对德国、英国、美国、黎巴嫩、中国、俄罗斯多地蜡蝉次目化石昆虫进行了深入研究。

进入 21 世纪后, 蜡蝉次目化石研究进入繁荣阶段。Szwedo and Stroiński (2001, 2010, 2017)、Bourgoin and Lefèbvre (2002)、Emeljanov (2002, 2008)、Shcherbakov (2006, 2007, 2017)、Zhang *et al.* (2017, 2019)、Jiang *et al.* (2018, 2019)、Fu *et al.* (2019)、Song *et al.* (2019) 等一大批学者对蜡蝉次目化石昆虫展开研究。其中波兰古昆虫学家 Szwedo 的贡献最为突出, 共报道世界蜡蝉化石新记录 86 种, 在 2004 年完成著作《Fossil Planthopper (Hemiptera: Fulgoromorpha) of the World》, 对整个蜡蝉次目昆虫化石进行了全面系统的总结、修订, 是目前研究中重要的参考资料。值得一提的是, 这一时期从多米尼加琥珀、波罗的海琥珀、乌克兰琥珀、缅甸琥珀、黎巴嫩琥珀、墨西哥琥珀、德国比特菲尔德琥珀、法国瓦兹琥珀以及东非柯巴脂中发现了大量的蜡蝉化石 (Bourgoin and Lefèbvre, 2002; Stroiński and Szwedo, 2002; Solórzano Kraemer and Petrulėvicius, 2007; Szwedo, 2007; Emeljanov and Shcherbakov, 2009, 2011; Szwedo, 2011; Zhang *et al.*, 2019; Emeljanov and Shcherbakov, 2020), 这些琥珀非常完好的保存了虫体三维立体结构, 为经典分类、系统发育、生物地理、功能形态、生物学习性等方面的研究提供了非常好的研究材料, 同时也解答了蜡蝉次目部分演化上的难题。

1.2 中国蜡蝉次目化石昆虫研究简史

我国蜡蝉次目化石昆虫研究起步较晚, 洪友崇先生于 1979 年首次从中新世山东山旺组报道蜡蝉科 Fulgoridae 化石 1 属 1 种, 开启了我国蜡蝉化石研究的篇章; 之后, 林启斌、张俊峰、任东、张海春、李姝等研究学者继续此项工作的研究。近年来国外古昆虫学家 Szwedo 和 Stroiński (2011, 2013, 2015) 也参与了我国蜡蝉次目化石的研究。截止到目前为止, 我国共报道蜡蝉次目化石昆虫 8 科 14 属 18 种。化石产地广布于中国 11 个地区: 青海、西藏、山东、内蒙古、广西、新疆、北京、湖南、云南、甘肃、辽宁。化石产出时代从早侏罗世到中新世均有发现。

表 1 中国蜡蝉次目化石名录
Table 1 Checklist of fossil Fulgoromorpha from China

科 Family	种 Species	产地 Locality	层位/时代 Horizon/Age
菱蜡蝉科 Cixiidae	分离菱蜡蝉 <i>Cixius discretus</i> Li et al. ,2016	青海 Qinghai	尕让组, 中新世 Garang Fm. ,N1
蛾蜡蝉科 Flatidae	上倾古蛾蜡蝉 <i>Priscoflata subvexa</i> Szwedo et al. ,2013	西藏 Tibet	牛堡组, 古新世 Niubao Fm. ,E1
蜡蝉科 Fulgoridae	石隐蜡蝉 <i>Aphaena lithoecia</i> Zhang ,1989	山东 Shandong	山旺组, 中新世 Shanwang Fm. ,N1
	山旺丽蜡蝉 <i>Limois shanwangensis</i> (Hong ,1979)	山东 Shandong	山旺组, 中新世 Shanwang Fm. ,N1
	豹斑丽蜡蝉 <i>Limois pardalis</i> Zhang ,1989	山东 Shandong	山旺组, 中新世 Shanwang Fm. ,N1
	乏尸蜡蝉 <i>Ptomatosaiwa endea</i> Zhang et al. ,1994	山东 Shandong	山旺组, 中新世 Shanwang Fm. ,N1
类蜡蝉科 Fulgoridiidae	帝凤凰类蜡蝉 <i>Fenghuangor imperator</i> Li and Szwedo ,2011	内蒙古 Inner Mongolia	九龙山组, 中侏罗世 Jiulongshan Fm. ,J2
	平桂瓣蜡蝉 <i>Valvifulgoria pingkuiensis</i> Lin ,1986	广西 Guangxi	石梯组, 早侏罗世 Shiti Fm. ,J1
	天堂瓣蜡蝉 <i>Valvifulgoria tiantungensis</i> Lin ,1986	广西 Guangxi	石梯组, 早侏罗世 Shiti Fm. ,J1
	纤弱始蜡蝉 <i>Eofulgoridium tenellum</i> Zhang et al. ,2003	新疆 Xinjiang	三工河组, 早侏罗世 Sangonghe Fm. ,J1
拉蜡蝉科 Lalacidae	翅痣白垩蜡蝉 <i>Cretocixius stigmatus</i> Zhang ,2002	北京 Beijing	卢尚坟组, 早白垩世 Lushangfen Fm. ,K1
短足蜡蝉科 Lophopidae	古格萨尔蜡蝉 <i>Gesaris gnapo</i> Szwedo et al. ,2015	西藏 Tibet	牛堡组, 古新世 Niubao Fm. ,E1
祁阳蜡蝉科 Qiyangiricaniidae	杂色祁阳蜡蝉 <i>Qiyangiricania cesta</i> Lin ,1986	湖南 Hunan	观音滩组, 早侏罗世 Guanyintan Fm. ,J1
西王母蜡蝉科 Weiwoboidae	南部西王母蜡蝉 <i>Weiwoboa meridiana</i> Lin et al. ,2010	云南 Yunnan	勐野井组, 始新世 Mengyejing Fm. ,E2
科未定 Incertae sedis	昌马始蜡蝉 <i>Eofulgoridium chanmaense</i> Hong ,1982	甘肃 Gansu	赤金堡组, 早白垩世 Chijinpu Fm. ,K1
	美丽石菱蜡蝉 <i>Lapicixius decorus</i> Ren et al. ,1998	辽宁 Liaoning	义县组, 早白垩世 Yixian Fm. ,K1
	叶氏燕都菱蜡蝉 <i>Yanducixius yihi</i> Ren et al. ,1995	北京 Beijing	卢尚坟组, 早白垩世 Lushangfen Fm. ,K1
	豹斑燕都菱蜡蝉 <i>Yanducixius pardalinus</i> Ren et al. ,1995	北京 Beijing	卢尚坟组, 早白垩世 Lushangfen Fm. ,K1

注: J1, 早侏罗世; J2, 中侏罗世; K1, 早白垩世; E1, 古新世; E2, 始新世; N1, 中新世。Note: J1, Early Jurassic; J2, Middle Jurassic; K1, Early Cretaceous; E1, Paleocene; E2, Eocene; N1, Miocene.

2 蜡蝉次目化石昆虫地质历史

古革蝉科 *Archescytinidae* 是公认的头喙亚目的祖先类群, 体型较小, 大约只有 5 mm 左右, 在二叠纪中期和晚期空前繁盛。蜡蝉次目是头喙亚目中一类古老的类群, 有着漫长的地质历史, 最早的化石记录产自晚二叠世罗德阶 (273 ~ 269 Ma) 俄罗斯阿尔汉格尔斯克和克麦罗沃地区, 属于革蜡蝉科 *Coleoscytidae* (Shcherbakov and Popov, 2002; Brysz and Szwed, 2019)。蜡蝉次目下共有两个灭绝总科革蜡蝉总科 *Coleoscytoidea* 和苏菱蜡蝉总科 *Surijokocixioidea*, 和一个现生总科蜡蝉总科 *Fulgoroidea* (Wang *et al.*, 2019)。已知蜡蝉总科的化石数量最大, 物种最为丰富, 共涉及 11 个灭绝科和 15 个现生科 (Brysz and Szwed, 2019)。

2.1 古生代

二叠纪蜡蝉次目化石记录较少, 仅有 8 属 16 种被报道, 它们分属于两个灭绝的总科革蜡蝉总科和苏菱蜡蝉总科, 分布范围局限于俄罗斯地区 (Szwed *et al.*, 2004)。

2.2 中生代

三叠纪蜡蝉次目的化石极为稀少, 仅苏菱蜡蝉总科下的苏菱蜡蝉科 *Surijokocixiidae* 有化石记录, 发现 3 属 3 种, 来自三叠纪中期和晚期的澳大利亚昆士兰地区 (Evans, 1971; Lambkin, 2020); 此外, 另有一种 (科级地位未定) 分布于三叠纪中期的德国 (Brauckmann and Schlüter, 1993)。

侏罗纪时期, 蜡蝉次目昆虫物种丰富度显著增高。蜡蝉总科中古老的祖先类群开始出现, 类蜡蝉科在侏罗纪极为繁盛, 已发现 16 属 140 种, 大多发现于早侏罗世的德国, 侏罗纪大部分蜡蝉化石均被归于类蜡蝉科, 这个科一直被认为是并系, 需要全面修订 (Szwed *et al.*, 2011)。一些类蜡蝉具有极其长的喙, 延伸到达腹部末端, 可能表明早期蜡蝉通常和木本植物关系密切 (Shcherbakov, 2002); 许多类蜡蝉还具有明显的色斑, 比如眼斑, 这种迷惑性色斑被认为具有分散捕食者注意力的作用 (Shcherbakov, 2002)。同时期存在的还有翅型和翅脉均和高等蜡蝉 “higher *Fulgoroidea*” 非常相似的祁阳蜡蝉科 *Qiyangiricaniidae*, 目前仅在早侏罗世中国湖南发现 1 属 1 种 (Szwed *et al.*, 2011)。

到白垩纪时期, 侏罗纪的代表类群类蜡蝉科

和祁阳蜡蝉科已经绝灭, 同时出现了许多仅存在于白垩纪的灭绝科。白垩纪早期蜡蝉次目化石昆虫种类较为丰富, 新出现的类群有青蜡蝉科 *Neazoniidae* (仅报道了若虫) (Szwed, 2007); 类似于菱蜡蝉 *Cixiidae* 的拉蜡蝉科 *Lalacidae* (Hamilton, 1990), 覆翅前缘强烈增厚; 成虫保留有感觉窝的孔瓢蜡蝉科 *Perforissidae*、拟蛛蜡蝉科 *Mimarachnidae* (Zhang *et al.*, 2017, 2018); 以及现生菱蜡蝉科和颖蜡蝉科的最早记录 (Fennah, 1987; Martins-Neto, 1988; Hamilton, 1990), 其中青蜡蝉科和拉蜡蝉科仅发现于早白垩世, 孔瓢蜡蝉科和拟蛛蜡蝉科的代表一直延续到晚白垩世。白垩纪中期蜡蝉次目昆虫在缅甸琥珀中被大量发现, 头部强烈延伸的矛蜡蝉科 *Dorytocidae* (Emeljanov and Shcherbakov, 2018), 全身被覆浓密长毛, 隐藏生活的鬃蜡蝉科 *Jubisentidae* (Zhang *et al.*, 2019), 基室三角形的神蜡蝉科 *Yetkhatidae* (Song *et al.*, 2019), 翅脉多分支的密脉蜡蝉科 *Katlasidae* (Luo *et al.*, 2020) 均是缅甸琥珀特有类群。白垩纪晚期, 象蜡蝉科 *Dictyopharidae* + 蜡蝉科支系最古老的成员在俄罗斯泰梅尔琥珀中被发现 (Emeljanov, 1983; Shcherbakov, 2004)。由此可见, 白垩纪蜡蝉类群明显发生了改变, 这些新兴类群多为过渡类群, 到白垩纪末期基本消失, 只有现生菱蜡蝉科、颖蜡蝉科和象蜡蝉科的代表延续至新生代。

2.3 新生代

新生代所发现的蜡蝉次目化石绝大部分可以归入到现生科, 仅有一灭绝科——西王母蜡蝉 *Weiwoboidae* 发现于始新世早期的中国云南 (Lin *et al.*, 2010)。

古近纪是蜡蝉次目昆虫繁盛的时期。白垩纪—古近纪危机之后, 古新世蜡蝉次目化石数量明显减少, 此时短足蜡蝉科 *Lophopidae* 最早的化石记录在欧亚大陆出现 (Stroiński and Szwed, 2012; Szwed *et al.*, 2015), 同时高等蜡蝉 “higher *Fulgoroidea*” (蜡蝉总科内非正式的分组, 包括该类群中一些较为进化的科) 也从古新世开始出现, 其中蛾蜡蝉科 *Flatidae*、脊唇蜡蝉科 *Nogodinidae* 和瓢蜡蝉科 *Issidae*, 分别发现于中国、美国、法国、阿根廷等地 (Piton, 1940; Fennah, 1968; Petrulevicius, 2005; Szwed *et al.*, 2013; Bourgoin *et al.*, 2020)。进入始新世之后, 蜡蝉次目昆虫发生了大规模辐射演化, 近 14 个科的 100 余种被发

现,主要分布于波罗的海琥珀,其中现生飞虱科 Delphacidae、袖蜡蝉科 Derbidae、颜蜡蝉科 Eurybrachidae、蜡蝉科、广翅蜡蝉科、扁蜡蝉科 Tropiduchidae 均从始新世开始出现。此外,颖蜡蝉科、菱蜡蝉科、脊唇蜡蝉科在始新世属种发生了明显分化。

新近纪蜡蝉次目化石昆虫记录只发现于中新世。此时期报道的化石丰富度较低,短翅蜡蝉科

Caliscelidae 和阉蜡蝉科 Kinnaridae 均首次发现于多米尼加琥珀中 (Emeljanov and Shcherbakov, 2000; Bourgoïn *et al.*, 2015), 至此,现生蜡蝉次目科级格局基本形成。

第四纪蜡蝉次目昆虫化石发现较少,只有零星袖蜡蝉科和广翅蜡蝉科报道于更新世东非柯巴脂中 (Synave, 1973; Stroński and Szewo, 2002)。

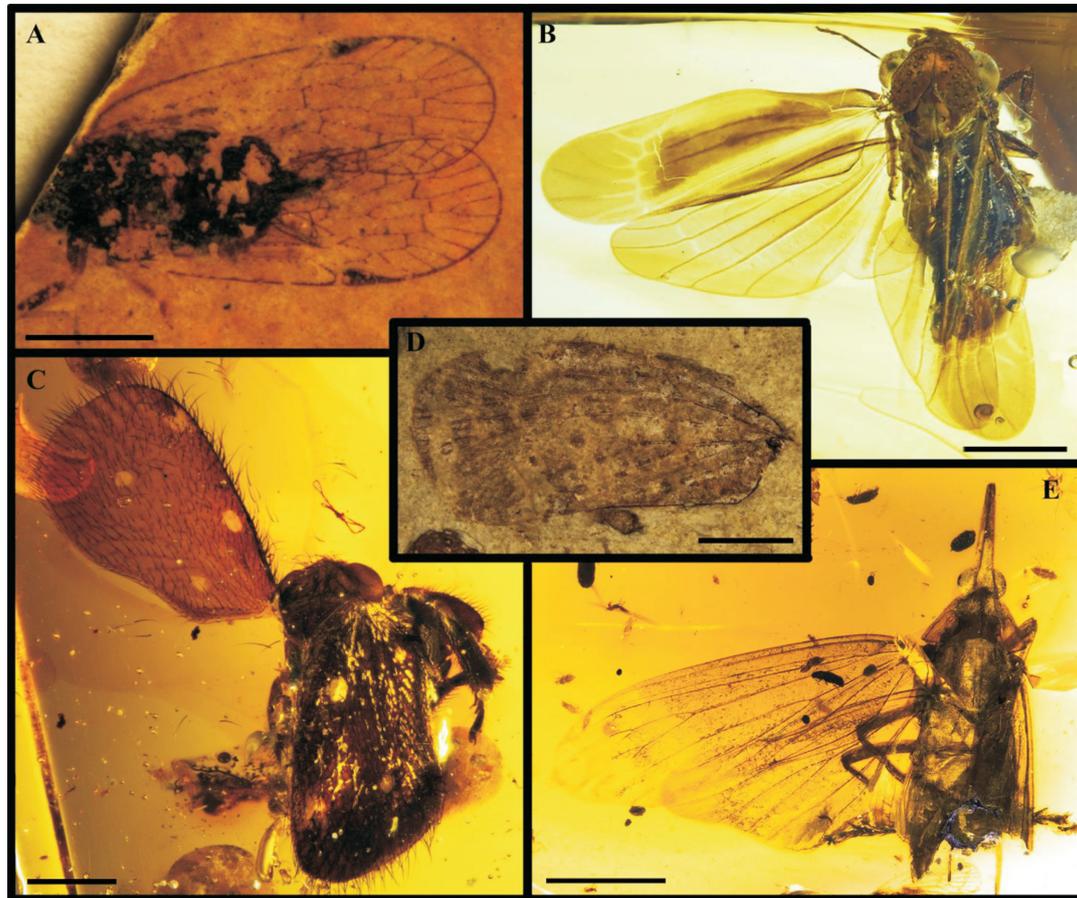


图1 蜡蝉次目化石昆虫代表

Fig. 1 Fossil representatives of Fulgoromorpha

注: A, 中新世菱蜡蝉科, 分离菱蜡蝉; B, 中白垩世孔瓢蜡蝉科, 异形窝孔瓢蜡蝉; C, 中白垩世鬃蜡蝉科, 胡氏鬃蜡蝉; D, 中侏罗世类蜡蝉科, 帝凤凰类蜡蝉; E, 中白垩世拟蛛蜡蝉科, 无毛延拟蛛蜡蝉。比例尺 A = B = C = 1 mm; D = E = 5 mm。Note: A, Miocene Cixiidae, *Cixius discretus* Li *et al.*, 2016; B, Mid-Cretaceous Perforissidae, *Foveopsis heteroidea* Zhang *et al.*, 2017; C, Mid-Cretaceous Jubisentidae, *Jubisentis hui* Zhang *et al.*, 2019; D, Middle Jurassic Fulguridiidae, *Fenghuangor imperator* Li and Szewo, 2011; E, Mid-Cretaceous Mimarachnidae, *Jaculistilus oligotrichus* Zhang *et al.*, 2018. Scale bars A = B = C = 1 mm; D = E = 5 mm.

3 世界蜡蝉次目化石昆虫地理分布和年代

世界已知的蜡蝉次目昆虫化石广布于 23 个国

家: 俄罗斯、德国、澳大利亚、吉尔吉斯斯坦、中国、英国、哈萨克斯坦、巴西、黎巴嫩、西班牙、日本、法国、蒙古国、缅甸、阿根廷、美国、波罗的海、乌克兰、丹麦、加拿大、多米尼加、墨西哥、坦桑尼亚。其中德国发现化石种类最为

丰富, 共 145 种, 占已发现总数的近三分之一。

根据化石记录情况, 二叠纪蜡蝉次目昆虫均发现于俄罗斯地区, 推测该地区可能为蜡蝉次目昆虫重要起源中心; 三叠纪蜡蝉次目种类急剧下降可能和二叠纪末期的大灭绝事件有关, 分布范围开始扩大到南半球冈瓦纳大陆; 侏罗纪早期蜡蝉次目昆虫多样性迅速增长, 分布地向亚洲东部扩散; 白垩纪时期蜡蝉次目昆虫科级单元快速分异, 属种多样性明显增加, 化石产地增多, 分布范围进一步扩散到南北美洲和非洲; 第五次生物大灭绝事件之后, 蜡蝉次目化石昆虫种类明显减少, 在始新世, 蜡蝉次目经历了一次快速的辐射演化, 许多现生科的最早化石记录发现于这一时期, 这一时期化石集中分布于欧亚大陆和美洲大陆; 新近纪之后蜡蝉次目昆虫逐渐演化成现今全球分布格局。

4 世界蜡蝉次目化石昆虫属种组成特征

当前已记载的蜡蝉次目化石昆虫共涉及28 科、

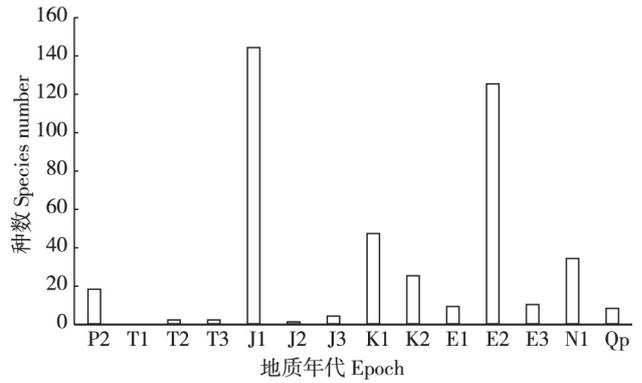


图2 世界蜡蝉次目化石各地质时期科级分异度
Fig. 2 The species number of the world's Fulgoromorpha fossils in different geological ages

注: P2, 晚二叠世; T1, 早三叠世; T2, 中三叠世; T3, 晚三叠世; J1, 早侏罗世; J2, 中侏罗世; J3, 晚侏罗世; K1, 早白垩世; K2, 晚白垩世; E1, 古新世; E2, 始新世; E3, 渐新世; N1, 中新世; Qp, 更新世。Note: P2, Late Permian; T1, Early Triassic; T2, Middle Triassic; T3, Late Triassic; J1, Early Jurassic; J2, Middle Jurassic; J3, Late Jurassic; K1, Early Cretaceous; K2, Late Cretaceous; E1, Paleocene; E2, Eocene; E3, Oligocene; N1, Miocene; Qp, Pleistocene.

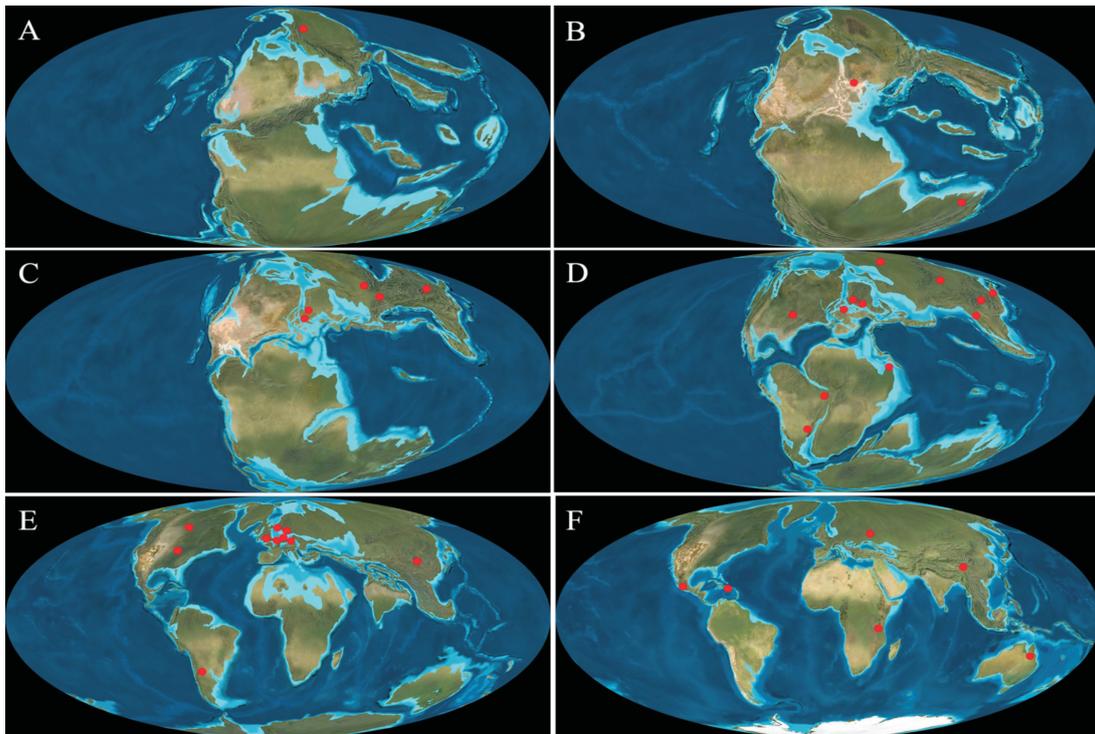


图3 世界蜡蝉次目化石各地质时期地理分布

Fig. 3 The distribution of the world's Fulgoromorpha fossils in different geological ages
注: A, 二叠纪; B, 三叠纪; C, 侏罗纪; D, 白垩纪; E, 古近纪; F, 新近纪和第四纪。Note: A, Permian; B, Triassic; C, Jurassic; D, Cretaceous; E, Paleogene; F, Neogene and Quaternary.

216 属、407 种。其中类蜡蝉科种类最多，共 16 属 140 种，占全部已描述命名类群总数的 34.6%；其次是菱蜡蝉科，29 属 43 种，占已描述命名总数的 10.6%；之后是脊唇蜡蝉科 21 属 33 种，占 8.1%；拉蜡蝉科 9 属 17 种，占 4.2%；扁蜡蝉科 15 属 17 种，占 4.2%；颖蜡蝉科 12 属 16 种，占 4.0%；拟蛛蜡蝉科 11 属 15 种，占 3.7%；蜡蝉科 9 属 14 种，占 3.5%；除此之外，其他科化石记录只有零星报道。

5 当前蜡蝉次目化石昆虫研究存在问题与展望

5.1 蜡蝉次目化石研究中存在的问题

蜡蝉次目化石昆虫的研究已接近 200 年，但是随着研究的不断深入，存在的问题也逐渐凸显出来，主要体现在：

(1) 化石保存不完整，分类位置存疑。由于受到标本数量和保存状态的限制，蜡蝉次目昆虫化石中新的分类单元的的建立许多基于单一标本，甚至数块残破标本，可信度较低；并且不同分类学家对特征认识和把握也存在一定差异，对同一化石标本的分类位置把握常常不统一；同时，翅通常为化石材料中保存完好的结构，一些支脉的分支数量、纵脉的连接方式等细微差异往往被视为重要的鉴别特征，而忽略了脉序在种内甚至同一个体左右翅之间的差异（图 4）。因此造成了大量的同物异名或高级分类阶元无法确定的情况。例如：任东等（1995）建立一属两种，叶氏燕都菱蜡蝉 *Yanducixius yih* 和豹斑燕都菱蜡蝉 *Yanducixius pardalinus*，两种均只有前翅的保存，而科级阶元的划分通常还需要虫体特征，因此根据保留的特征只能将其归入蜡蝉总科，但无法定科。

(2) 研究基础薄弱，缺少专业人员。蜡蝉次目化石昆虫研究相对零散，目前世界专门从事蜡蝉次目化石昆虫研究的专家仅几人，使得该类群化石系统研究工作进展缓慢。

(3) 研究领域单一，技术手段落后。现今的蜡蝉次目化石昆虫研究领域仍主要集中在传统分类方面，分支系统学的研究方法在化石研究中还从未有过实质性的应用，有关重要特征的功能、与伴生生物之间相互关系、古生态以及古气候延展性领域的研究罕有报道，化石自身所具备的科

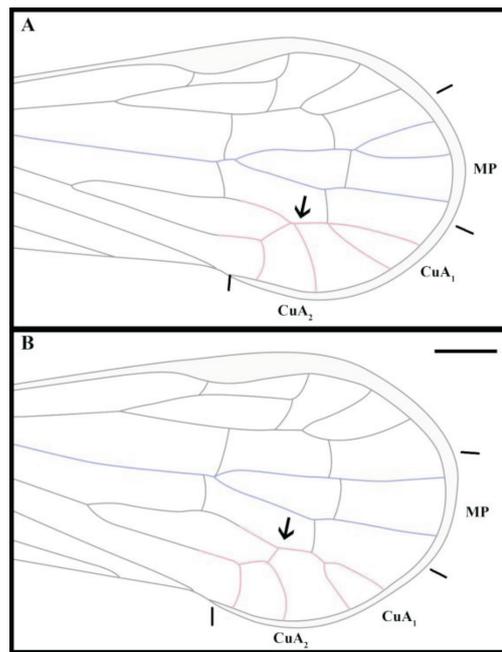


图 4 蜡蝉次目昆虫翅脉变异

Fig. 4 Venation variation in Fulgoromorpha

注：缅甸琥珀中科未定 CNU-HOM-MA2018004。A，左翅；B，右翅。比例尺 A = B = 0.5 mm。Note: Family incertae sedis from Burmese amber CNU-HOM-MA2018004.

A, Left wing; B, Right wing. Scale bars A = B = 0.5 mm.

学信息挖掘还远远不够。当前化石研究中所用仪器设备仍主要是传统光学显微镜和光学成像系统，CT、扫描电镜、能谱仪等仪器在蜡蝉次目化石昆虫研究中运用较少。

5.2 蜡蝉次目化石研究展望

蜡蝉次目昆虫化石十分丰富，其中已研究的化石标本数量仅占少数，仍然有大量研究工作有待进行，尤其在以下几个方面可深入开展：

(1) 继续深入进行经典分类学研究。蜡蝉次目化石昆虫分类研究工作依然薄弱，大量化石样本有待研究。在今后的工作中，仍需广泛收集化石材料，不仅要发现新单元，更要回顾前人工作，厘定分类位置存疑的属种，同时寻找科学稳定的分类标准。

(2) 全证据对蜡蝉次目昆虫系统发育关系进行研究。探究蜡蝉次目系统发育关系意义重大，当前蜡蝉次目在半翅目中系统位置仍存有争议，即蜡蝉次目和蝉次目组成的头喙亚目是否为单系（Song *et al.*, 2012），近年来形态和分子系统学研究均未能得到一致结果（Campbell *et al.*, 1995; Liang, 2005; Cryan and Urban, 2012）；此外，蜡蝉

次目至今没有稳定的分类系统, 高级阶元间系统发育关系混乱不清 (Urban and Cryan, 2007; Song and Liang, 2013; Bartlett *et al.*, 2018)。因此, 利用分子、形态和化石三者的证据, 宏观和微观、古代和现代相结合, 对它们进行系统学研究是解决问题的关键。

(3) 重要特征演化的研究。蜡蝉次目昆虫重要结构特征 (口器、触角、翅等) 的演化能够体现它们的生物学行为的演化 (如取食、拟态等), 折射出其与环境之间的演化关系, 今后, 蜡蝉次目昆虫重要特征的功能形态和适应性演化机制、与伴生生物及生态环境的协同演化是研究的一个重要方向。

(4) 多学科交叉、多技术手段探讨起源问题。在蜡蝉次目化石昆虫的研究中, 需要具备宏观和微观、古生和现生相结合的研究思路, 同时需要综合运用古生物学、分子生物学、生物地理学、功能形态学等学科的知识 and 理论, 掌握扫描电镜、Macro-CT、能谱分析等多种技术手段。只有如此, 才能解答蜡蝉次目昆虫的起源演化中的部分问题, 为重建古环境、古地理、古气候以及验证大陆漂移等方面提供新的化石证据, 进而将这一类群的研究引向深入。

参考文献 (References)

- Bartlett CR, Deitz LL, Dmitriev DA, *et al.* The diversity of the true hoppers (Hemiptera: Auchenorrhyncha). In: Footitt RG, Adler PH, eds. *Insect Biodiversity: Science and Society* [C]. Chichester: Wiley Blackwell, 2018, 2: 501 - 590. <https://doi.org/10.1002/9781118945582.ch19>
- Becker-Migdisova EE. Iskopaemye nasekomye iz triasa Sibiri (Fossil insects from the Triassic of Siberia) [J]. *Doklady Akademii Nauk SSSR*, 1955, 105: 1100 - 1103.
- Becker-Migdisova EE. Novye permskie ravnokrylye evropejskoj chasti SSSR (New Permian Homoptera from European SSSR) [J]. *Trudy Paleozoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, 1960, 76: 1 - 112.
- Becker-Migdisova EE. Otryad Homoptera (Order Homoptera). In: Rohdendorf BB, Becker - Migdisova EE, Martynova OM, *et al.*, eds. *Paleozoiskie Nasekomye Kuznetskogo Basseina (Paleozoic Insects of the Kuznetsk Basin)* [C]. *Trudy Paleozoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, 1961, 286 - 393.
- Bode A. Orthoptera und Neuroptera aus dem Oberen Lias von Braunschweig [J]. *Jahrbuch der Königlich Preussischen Geologischen Landesanstalt und Bergakademie zu Berlin*, 1905, 25: 218 - 245.
- Bode A. Die Insektenfauna des Ostniedersächsischen oberen Lias [J]. *Palaeontographica (Abt. A)*, 1953, 103: 1 - 375.
- Bourgoin T, Lefebvre F. A new fossil Kinnaridae from Dominican amber (Hemiptera: Fulgoromorpha) [J]. *Annales Zoologici*, 2002, 52 (4): 601 - 603.
- Bourgoin T, Wang RR, Gnezdilov VM. First fossil record of Caliscelidae (Hemiptera: Fulgoroidea): A new Early Miocene Dominican amber genus extends the distribution of Augilini to the Neotropics [J]. *Journal of Systematic Palaeontology*, 2015, 14 (3): 211 - 218.
- Bourgoin T, Wang ML, Nel A. The oldest fossil of the family Issidae (Hemiptera, Fulgoromorpha) from the Paleocene of Menat (France) [J]. *European Journal of Taxonomy*, 2020, 596: 1 - 8.
- Brauckmann C, Schlüter T. Neue Insekten aus der Trias von Unter - Franken [J]. *Geologica et Palaeontologica*, 1993, 27: 181 - 199.
- Brodie PB. A History of the Fossil Insects in the Secondary Rocks of England, Accompanied by A Particular Account of the Strata in Which They Occur, and of the Circumstances Connected with Their Preservation [M]. London: John Van Voorst, 1845: 1 - 130.
- Brysz AM, Szwedo J. Jeweled Achilidae - a new look at their systematics and relation to other Fulgoroidea (Hemiptera) [J]. *Monographs of the Upper Silesian Museum*, 2019, 10: 93 - 130.
- Campbell BC, Steffen - Campbell JD, Sorensen JT, *et al.* Paraphyly of Homoptera and Auchenorrhyncha inferred from 18S rDNA nucleotide sequences [J]. *Systematic Entomology*, 1995, 20: 175 - 194.
- Carpenter FM. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R: Arthropoda 4. Volume 3: Superclass Hexapoda [M]. Geological Society of America and University of Kansas, Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas, 1992: 213 - 259.
- Cockerell TDA. Fossil insects from Colorado [J]. *The Entomologist*, 1909, 42 (554): 170 - 174.
- Cockerell TDA. Some insects in Baltic amber [J]. *The Entomologist*, 1910, 43: 153 - 155.
- Cockerell TDA. Insects in Burmese amber [J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1917, 10: 323 - 329.
- Cockerell TDA. Eocene insects from the Rocky Mountains [J]. *Proceedings of the United States National Museum*, 1920, 57: 233 - 260.
- Cockerell TDA. Fossil insects in the United States National Museum [J]. *Proceedings of the United States National Museum*, 1924, 64 (13): 1 - 15.
- Cockerell TDA. Some Tertiary fossil insects [J]. *Annals and Magazine of Natural History*, 1926, 18: 313 - 324.
- Cryan JR, Urban JM. Higher - level phylogeny of the insect order Hemiptera: Is Auchenorrhyncha really paraphyletic? [J]. *Systematic Entomology*, 2012, 37: 7 - 21.
- Dalman JW. Om Insekter inneslutne i Copal: Jemte beskrifning på några deribland förekommande nya släkten och arter [J]. *Kungliga Svenska Vetenskaps - akademiens Handlingar*, 1825: 375 - 410.
- Emeljanov AF. Dictyopharidae from the Cretaceous deposits on the Taymyr peninsula (Insecta, Homoptera) [J]. *Paleontological Journal*, 1983, 17 (3): 77 - 82.
- Emeljanov AF. Nakhodka predstavitelja semeïstva Derbidae (Insecta, Homoptera, Fulgoroidea) v miotsene Severnogo Kavkaza (A record

- of Derbidae (Insecta , Homoptera , Fulgoroidea) in the Miocene of the Northern Caucasus) [J]. *Paleontological Journal* , 2002 , 36 (3) : 277 – 278.
- Emeljanov AF. Two new genera of the family Derbidae from the New World , with description of recent and an extinct Miocene new species (Homoptera , Fulgoroidea) [J]. *Entomologicheskoe Obozrenie* , 2008 , 87 (4) : 791 – 798.
- Emeljanov AF , Shcherbakov DE. Kinnaridae and Derbidae (Homoptera , Fulgoroidea) from the Dominican amber [J]. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palä – ontologie Monatshefte* , 2000 , 7 : 438 – 448.
- Emeljanov AF , Shcherbakov DE. New planthoppers of the tribe Achilini (Homoptera , Fulgoroidea , Achilidae) from Baltic Amber [J]. *Paleontological Journal* , 2009 , 43 (9) : 1008 – 1018.
- Emeljanov AF , Shcherbakov DE. A new genus and species of Dictyopharidae (Homoptera) from Rovno and Baltic amber based on nymphs [J]. *ZooKeys* , 2011 , 130 : 175 – 184.
- Emeljanov AF , Shcherbakov DE. The longest-nosed Mesozoic Fulgoroidea (Homoptera) : A new family from mid-Cretaceous Burmese amber [J]. *Far Eastern Entomologist* , 2018 , 354 : 1 – 14.
- Emeljanov AF , Shcherbakov DE. A new genus of Dictyopharidae (Homoptera) from Bitterfeld amber based on a nymph [J]. *Far Eastern Entomologist* , 2020 , 403 : 1 – 12.
- Evans JW. Some Upper Triassic insects from Mt. Crosby , Queensland [J]. *Memoirs of the Queensland Museum* , 1971 , 16 (1) : 145 – 162.
- Fennah RG. The occurrence of a cixiine fulgoroid (Homoptera) in the Weald Clay [J]. *Annals and Magazine of Natural History (Ser. 13)* , 1961 , 13 (4) : 161 – 163.
- Fennah RG. A new genus and species of Ricaniidae from Paleocene deposits of North Dakota [J]. *Journal of Natural History* , 1968 , 2 : 143 – 146.
- Fennah RG. A new genus and species of Cixiidae (Homoptera , Fulgoroidea) from Lower Cretaceous amber [J]. *Journal of Natural History* , 1987 , 21 (5) : 1237 – 1240.
- Fu YZ , Szwedo J , Azar D , et al. A second species of *Dachibangus* (Hemiptera : Fulgoromorpha : Mimarachnidae) in mid – Cretaceous amber from northern Myanmar [J]. *Cretaceous Research* , 2019 , 103 : 1 – 5.
- Geinitz FE. Der Jura von Dobbartin in Mecklenburg und seine Versteinerungen [J]. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* , 1880 , 32 : 510 – 535.
- Geinitz FE. Über die fauna des Dobbartiner Lias [J]. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* , 1884 , 36 : 566 – 583.
- Germar EP , Berendt GC. Die im Bernstein befindlichen Hemipteren und Orthopteren der Vorwelt. In: Berendt GC , ed. Die im Bernstein Befindlichen Organischen Reste der Vorwelt [C]. Berlin : Zweiter Band. II Abtheilung. Nicolaischen Buchhandlung , 1856 : 1 – 40.
- Giebel CGA. Zeunf. Cicadina [J]. *Fauna der Vorwelt mit steter Berücksichtigung der lebenden Thiere* , 1856 , 2 (1) : 511.
- Giebel CGA. Wirbelthier- und insektenreste im Bernstein [J]. *Zeitschrift fuer die Gesammten Naturwissenschaften* , 1862 , 20 : 311 – 322.
- Hamilton KGA. Homoptera. In: Grimaldi DA , ed. Insects from the Santana Formation , Lower Cretaceous of Brazil [C]. New York : Bulletin of the American Museum of Natural History , 1990 : 82 – 122.
- Handlirsch A. Die Fossilen Insekten und die Phylogenie der Rezenten Formen , Parts I – IV [M]. Leipzig : Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen , 1906 : 1 – 640.
- Handlirsch A. Ordnung: Homoptera Latreille. Unterordnung: Auchenorrhyncha Dumeril [J]. *Handbuch der Entomologie* , 1921 , III (14 – 19) : 211 – 214.
- Handlirsch A. Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten , Teil 2 [J]. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* , 1939 , 49 : 1 – 240.
- Haupt H. Beitrag zur kenntnis der eozänen Arthropodenfauna des Geiseltales [J]. *Nova Acta Leopoldina* , 1956 , 18 (128) : 1 – 90.
- Henriksen KL. Eocene insects from Denmark [J]. *Danmarks Geologiske Undersoegelse* , 1922 , 32 (2) : 1 – 36.
- Hong YC. *Oxycephala* gen. nov. A Miocene Homoptera (Insecta) from Linqu of Shandong [J]. *Acta Palaeontologica Sinica* , 1979 , 18 (3) : 301 – 307. [洪友崇. 山东临朐中新世同翅目一个新属 [J]. *古生物学报* , 1979 , 18 (3) : 301 – 307]
- Jiang T , Szwedo J , Wang B. A giant fossil Mimarachnidae planthopper from the mid – Cretaceous Burmese amber (Hemiptera , Fulgoromorpha) [J]. *Cretaceous Research* , 2018 , 89 : 183 – 190.
- Jiang T , Szwedo J , Wang B. A unique camouflaged mimarachnid planthopper from mid – Cretaceous Burmese amber [J]. *Scientific Reports* , 2019 , 9 (13112) : 1 – 11.
- Lambkin KJ. Planthoppers (Insecta : Hemiptera : Fulgoromorpha : Fulgoroidea : Surijokocixiidae) of the Queensland Triassic [J]. *Memoirs of the Queensland Museum-Nature* , 2020 , 60 : 123 – 131.
- Liang AP. A proposal to stop using the insect order name " Homoptera" [J]. *Chinese Bulletin of Entomology* , 2005 , 42 (3) : 332 – 337. [梁爱萍. 关于停止使用“同翅目 Homoptera”目名的建议 [J]. *昆虫知识* , 2005 , 42 (3) : 332 – 337]
- Lin QB , Szwedo J , Huang DY , et al. Weiwoboidae fam. nov. of ‘Higher’ Fulgoroidea (Hemiptera : Fulgoromorpha) from the Eocene deposits of Yunnan , China [J]. *Acta Geologica Sinica* , 2010 , 4 : 751 – 755.
- Luo CH , Jiang T , Szwedo J , et al. A new planthopper family Katlasidae fam. nov. (Hemiptera : Fulgoromorpha : Fulgoroidea) from mid – Cretaceous Kachin amber [J]. *Cretaceous Research* , 2020 , 115 : 104532.
- Martins-Neto RG. A new genus and species of Cixiidae (Homoptera , Fulgoroidea) from the Santana Formation (Lower Cretaceous) Araripe Basin , northeast Brazil [J]. *Acta Geologica Leopoldensia* , 1988 , 26 (11) : 7 – 14.
- Martynov AV. Jurassic fossil insect from Turkestan. 6. Homoptera and Psocoptera [J]. *Izvestiya Akademii Nauk SSSR* , 1926 , 20 (13 – 14) : 1349 – 1366.
- Martynov AV. Permian fossil insects from Arkhangelsk District. Part. 5.

- Homoptera [J]. *Trudy Paleozoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, 1935, 4: 1–35.
- Martynov AV. Liassic insects from Shurab and Kisyl-Kiya, Part I, various orders except Blattodea and Coleoptera [J]. *Akademiya Nauk SSSR, Trudy Paleontologicheskogo Instituta*, 1937, 7: 1–178.
- Martynov AV. Liassoye nasekomye Shuraba i Kizil Kii (Liassic insects from shurab and kisyl Kiya) (1937) [J]. *Trudy Paleozoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, 1939, 7 (1): 1–232.
- Petrulevicius JF. A planthopper (Nogodinidae) from the Upper Palaeocene of Argentina: Systematics and taphonomy [J]. *Palaeontology*, 2005, 48: 299–308.
- Piton LE. Paléontologie du gisement éocène de Menat (Puy-de-Dôme). Flore et Faune (Thèse de sciences naturelles) [J]. *Mémoires de la Société d'Histoire naturelle d'Auvergne, Clermont – Ferrand*, 1940, 1: 1–303.
- Ren D, Lu LW, Guo ZG, et al. Fauna and Stratigraphy of Jurassic – Cretaceous in Beijing and the Adjacent Areas [M]. Beijing: Seismic Publishing House, 1995: 67–68. [任东, 卢立伍, 郭子光, 等. 北京与邻区侏罗 – 白垩纪动物群及其地层 [M]. 北京: 地震出版社, 1995, 67–68]
- Scudder SH. Results of an examination of a small collection of fossil insects obtained by professor Wm. Denton in the tertiary Beds of Green River, Colorado [J]. *Proceedings of the Boston Society of Natural History*, 1867, 11: 117–118.
- Scudder SH. The first discovered traces of fossil insects in the American Tertiaries [J]. *Geological Survey of Canada, Report of Progress*, 1877, 3: 741–762.
- Scudder SH. The fossil insects of the Green River shales [J]. *Bulletin of the United States Geological and Geographical Survey of the Territories*, 1878, 4: 747–776.
- Scudder SH. The fossil insects of North America (with notes on some European species). The Tertiary insects of North America [J]. *Report of the United States Geological Survey of the Territories*, 1890, 13: 1–734.
- Scudder SH. Canadian fossil insects. The Tertiary Hemiptera of British Columbia. The Coleoptera hitherto found fossil in Canada. 3. Notes upon myriapods and arachnids found in sigillarian stumps in the Nova Scotia coal field [J]. *Contributions to Canadian Palaeontology*, 1895, 2: 5–66.
- Shcherbakov DE. The 270 million year history of Auchenorrhyncha (Homoptera) [J]. *Denisia*, 2002, 4: 29–35.
- Shcherbakov DE. On Permian and Mesozoic Fulgoroidea [A]. St. Petersburg: Third European Hemiptera Congress, 2004: 68–70.
- Shcherbakov DE. The earliest find of Tropiduchidae (Homoptera: Auchenorrhyncha), representing a new tribe, from the Eocene of Green River, USA, with notes on the fossil record of higher Fulgoroidea [J]. *Russian Entomological Journal*, 2006, 15: 315–322.
- Shcherbakov DE. Mesozoic spider mimics – Cretaceous Mimarachnidae fam. n. (Homoptera: Fulgoroidea) [J]. *Russian Entomological Journal*, 2007, 16 (3): 259–264.
- Shcherbakov DE. First record of the Cretaceous family Mimarachnidae (Homoptera: Fulgoroidea) in amber [J]. *Russian Entomological Journal*, 2017, 26 (4): 389–392.
- Shcherbakov DE, Popov YA. Superorder Cimicidea Laicharting, 1781. Order Hemiptera Linné, 1758. The bugs, cicadas, plantlice, scale insects, etc. In: Rasnitsyn AP, Quicke DJ, eds. History of Insects [C]. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher, 2002: 152–155.
- Solórzano Kraemer MM, Petrulevicius JF. A new planthopper (Insecta: Hemiptera: Nogodinidae) from Chiapas amber, middle Miocene of Mexico [J]. *Geobios*, 2007, 40: 827–832.
- Song N, Liang AP, Bu CP. A molecular phylogeny of Hemiptera inferred from mitochondrial genome sequences [J]. *PLoS ONE*, 2012, 7: e48778.
- Song N, Liang AP. A preliminary molecular phylogeny of planthoppers (Hemiptera: Fulgoroidea) based on nuclear and mitochondrial DNA sequences [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8 (3): e58400.
- Song ZS, Xu GH, Liang AP, et al. Still greater disparity in basal planthopper lineage: A new planthopper family Yetkhatidae (Hemiptera, Fulgoromorpha, Fulgoroidea) from mid-Cretaceous Myanmar amber [J]. *Cretaceous Research*, 2019, 101: 47–60.
- Stroiński A, Szewo J. An overview of Fulgoromorpha and Cicadomorpha in East African copal (Hemiptera) [J]. *Denisia*, 2002, 4 (176): 57–66.
- Stroiński A, Szewo J. The oldest known Lophopidae planthopper (Hemiptera: Fulgoromorpha) from the European Palaeocene [J]. *Geobios*, 2012, 45: 413–420.
- Synave H. Monographie des Derbidae africains (Homoptera-Fulgoroidea) [J]. *Etude du Continent Africain*, 1973, 2: 1–223.
- Szewo J. Nymphs of a new family Neazoniidae fam. n. (Hemiptera: Fulgoromorpha: Fulgoroidea) from the Lower Cretaceous Lebanese amber [J]. *African Invertebrates*, 2007, 48 (1): 127–143.
- Szewo J. *Ordralfabetix sirophatanis* gen. et sp. n. — the first Lophopidae from the Lowermost Eocene Oise amber, Paris Basin, France (Hemiptera: Fulgoromorpha) [J]. *Zootaxa*, 2011, 2822: 52–60.
- Szewo J, Stroiński A. *Tainosia quisqueyae* gen. and sp. nov. from the Oligocene/Miocene Dominican amber (Hemiptera: Fulgoroidea: Nogodinidae) [J]. *Genus. International Journal of Invertebrate Taxonomy*, 2001, 12 (1): 29–34.
- Szewo J, Bourgoin T, Lefebvre F. Fossil Planthoppers (Hemiptera: Fulgoromorpha) of the World: An Annotated Catalogue with Notes on Hemiptera Classification [M]. Warszawa: Studio 1, 2004: 1–199.
- Szewo J, Stroiński A. Austrini—a new tribe of Tropiduchidae planthoppers from the Eocene Baltic amber (Hemiptera: Fulgoromorpha) [J]. *Annales de la Société Entomologique de France*, 2010, 46 (1–2): 132–137.
- Szewo J, Wang B, Zhang HC. An extraordinary Early Jurassic planthopper from Hunan (China) representing a new family Qiyangiricaniidae fam. nov. (Hemiptera: Fulgoromorpha: Fulgoroidea) [J]. *Acta Geologica Sinica (English Edition)*, 2011,

- 85 (4): 739 – 748.
- Szwedo J , Stroński A , Lin QB. Discovery of a Flatidae planthopper (Hemiptera: Fulgoromorpha) in the Paleocene of northern Tibet and its taxonomic and biogeographic significance [J]. *Geodiversitas* ,2013 ,35 (4) : 767 – 777.
- Szwedo J , Stroński A , Lin QB. Tip of the clade on the top of the world — the first fossil Lophopidae (Hemiptera: Fulgoromorpha) from the Palaeocene of Tibet [J]. *Science of Nature* ,2015 ,102 (28) : 1 – 5.
- Szwedo J , Stroinski A. Who’s that girl? A singular Tropicuchidae planthopper from the Eocene Baltic amber (Hemiptera: Fulgoromorpha) [J]. *Paleontologia Electronica* ,2017 ,20 (3.60A) : 1 – 20.
- Tillyard RJ. On a Tertiary fossil insect wing from Queensland (Homoptera Fulgoroidea) , with description of a new genus and species [J]. *Proceedings of the Royal Society of Queensland* , 1923 ,35 (2) : 16 – 20.
- Urban JM , Cryan JR. Evolution of the planthoppers (Insecta: Hemiptera: Fulgoroidea) [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution* ,2007 ,42 (2) : 556 – 572.
- Wang Y ,Zhang X ,Zhang TY , *et al.* Chapter 16 ,Homoptera – Cicadas and Hoppers. In: Ren D , Shih CK , eds. *Rhythms of Insect Evolution: Evidence from the Jurassic and Cretaceous in Northern China* [C]. Chichester: Wiley – Blackwell ,2019: 189 – 223.
- Zhang X , Ren D , Yao YZ. A new species of *Foveopsis* Shcherbakov (Hemiptera: Fulgoromorpha: Fulgoroidea: Perforissidae) from mid-Cretaceous Burmese amber [J]. *Cretaceous Research* ,2017 , 79: 35 – 42.
- Zhang X , Ren D , Yao YZ. A new genus and species of Mimarachnidae (Hemiptera: Fulgoromorpha: Fulgoroidea) from mid-Cretaceous Burmese amber [J]. *Cretaceous Research* ,2018 ,90: 168 – 173.
- Zhang X , Ren D , Yao YZ. A new family Jubisentidae fam. nov. (Hemiptera: Fulgoromorpha: Fulgoroidea) from the mid-Cretaceous Burmese amber [J]. *Cretaceous Research* ,2019 ,94: 1 – 7.