



刘梦飞, 庄佳亮, 王小艺, 王梅. 阿扁叶蜂属的系统分类学研究进展 (膜翅目: 扁叶蜂科) [J]. 环境昆虫学报, 2023, 45 (5): 1183–1196.

阿扁叶蜂属的系统分类学研究进展 (膜翅目: 扁叶蜂科)

刘梦飞¹, 庄佳亮^{1,2}, 王小艺¹, 王梅^{1*}

(1. 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所, 国家林业和草原局森林保护学重点实验室, 北京 100091;

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: 阿扁叶蜂属 *Acantholyda* 最早可追溯至中新世早期, 既包含绝灭的化石类群, 又具有丰富的现生类群。其幼虫吐丝结网取食针叶为害, 是一类重要的林业害虫。本文在前人研究的基础上整理了该类群的信息, 包括分类研究史、名录及地理分布和系统发育学进展, 总结目前分类研究中亟待解决的问题, 并对今后研究工作进行展望。

关键词: 广腰亚目; 扁叶蜂总科; 阿扁叶蜂属; 昆虫化石; 研究概述

中图分类号: Q968.1; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2023) 05-1183-14

Progress in the research of taxonomic study on *Acantholyda* (Hymenoptera: Pamphiliidae)

LIU Meng-Fei¹, ZHUANG Jia-Liang^{1,2}, WANG Xiao-Yi¹, WANG Mei^{1*} (1. Key Laboratory of Forest Protection of National Forestry and Grassland Administration, Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 2. Key Laboratory of Insect Evolution and Environmental Changes, College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048, China)

Abstract: Genus *Acantholyda* can be traced back to the Lower Miocene and it has abundant extinct and extant species. Some species are regarded as notorious forestry pests, for the larvae are solitary or gregarious webspinners and feed on the needles of conifers. Based on previous studies, this paper summerized the taxonomic research history and the progress of systematics on *Acantholyda*, provided world and Chinese checklists with geographical distributions of all recorded species. Furthermore, some current problems and prospects are proposed.

Key words: Symphyta; Pamphilioidea; *Acantholyda*; insect fossil; research overview

扁叶蜂科 Pamphiliidae 隶属于膜翅目 Hymenoptera 广腰亚目 Symphyta 扁叶蜂总科 Pamphilioidea, 是较为原始的蜂类, 早在中侏罗晚期就已出现 (Wang *et al.*, 2014)。目前已报道现生类群 10 属约 320 余种 (Taeger *et al.*, 2018), 主要分布在北美和欧亚大陆的温带地区 (Edit, 1969; 萧刚柔, 2002)。其成虫身体扁平, 翅脉原始, 产卵器较短, 具咀嚼式口器; 幼虫无腹足,

常群聚或单头于丝网中取食松科 Pinaceae 等针叶树或蔷薇科 Rosaceae、杨柳科 Salicaceae 等阔叶树的叶片, 严重危害林木生长并造成较大的经济损失, 是一类重要的食叶害虫 (萧刚柔, 2002)。扁叶蜂科目前包括 3 个亚科: 腮扁叶蜂亚科 Cephalcinae、扁叶蜂亚科 Pamphiliinae 和侏罗扁叶蜂亚科 Juralydinae, 其中侏罗扁叶蜂亚科为绝灭亚科 (Rasnitsyn, 1977)。

基金项目: 中国林业科学研究院基本科研业务费专项 (CAFYBB2019QB004); 国家林草局机关业务委托项目 (2020132602)

作者简介: 刘梦飞, 女, 1999 年生, 硕士研究生, 研究方向为森林保护学, E-mail: liumengfei@caf.ac.cn

* 通讯作者 Author for correspondence: 王梅, 女, 博士, 副研究员, 研究方向为森林昆虫系统分类与进化, E-mail: wangmei@caf.ac.cn

收稿日期 Received: 2022-07-18; 接受日期 Accepted: 2022-08-24

阿扁叶蜂属 *Acantholyda* 隶属于腮扁叶蜂亚科, 对松、杉、柏类植物具有很强的破坏性, 曾在欧洲、俄罗斯、日本及我国贵州、甘肃、山西、黑龙江等多地爆发, 造成了严重的经济损失和生态环境破坏 (姜巍等, 1990; 曹振来等, 1993; Shinohara, 1995; 杨子祥, 1998; 武星煜等, 2005; Gninenko and Khonichev, 2011; Głowacka *et al.*, 2014; Martynov *et al.*, 2021)。

长久以来, 由于缺乏对阿扁叶蜂属分类学研究的概述, 该属的系统发育关系研究还未深入开展, 部分虫种的灾害爆发机制以及行之有效的防控措施仍不明确。本文对阿扁叶蜂属现阶段的研究进展进行总结, 并对存在的问题和研究前景加以分析。

1 阿扁叶蜂属形态特征

阿扁叶蜂成虫体中型, 8.5 ~ 16 mm (图 1-A, B)。头部扁平, 后颊脊明显或缺失。触角长丝状, 不侧扁, 26 ~ 40 节 (图 1-I); 柄节常短于鞭小节第一节, 后者的长度是鞭小节第二节长度的 1.9 ~ 3.2 倍 (Shinohara, 2001)。前胸背板领状, 中间狭窄两侧较宽; 后胸盾片具 1 对淡膜区 (姜吉刚, 2004)。胫节距膜质, 其中前足胫节具端前距 (通常 1 个, 极少 2 个) (图 1-J); 跗节跗爪细长, 具一微小且垂直的内齿, 位于亚中位 (图 1-K) (Achterberg and Aartsen, 1986)。翅顶端具不规则饰纹; 前翅 Sc 脉二分叉, Sc₁ 脉在 1-Rs 发出点前汇入 C 脉, ap-Cu 残柄缺失或很短; 后翅臀室末端圆钝, 2A 残柄存在或缺失。腹部具侧缘脊且位于气门上, 第 1、2 背板中央裂开, 第 9 背板狭窄且常被第 8 背板遮盖; 雄虫第 9 腹板形成先端圆或稍尖的下生殖板; 雌虫第 7 腹板形成肛下板, 先端具三角形凹下部分 (萧刚柔, 2002)。雄虫抱器长而细 (图 1-H); 雌虫第 1 产卵瓣和第 2 产卵瓣中部强烈扩张。卵呈香蕉型, 尖头末端; 或圆柱形, 圆头末端 (Shinohara, 1997)。

2 阿扁叶蜂属分类学研究进展

2.1 世界阿扁叶蜂属分类研究

阿扁叶蜂属的分类学研究始于 18 世纪中后期。Linnaeus (1758) 在第十版《自然系统》中正式建立“膜翅目 Hymenoptera”并记载了叶蜂属

Tenthredo Linné 40 种, 其中 *T. erythrocephala* 即为现在阿扁叶蜂属的模式种—红头阿扁叶蜂 *Acantholyda erythrocephala* Linné, 1758。随后, Retzius (1783) 和 Christ (1791) 相继报道新种 *T. flaviceps* (= *A. flaviceps*) 和 *T. hieroglyphica* (= *A. hieroglyphica*)。

19 世纪初, Latreille (1803) 和 Fabricius (1804) 分别建立了 *Pamphilius* 属与 *Lyda* 属。随后, Klug (1808)、Giraud (1861)、Norton (1862, 1864, 1869)、Zaddach (1866)、Westwood (1874)、Huart (1879)、Cresson (1880) 和 Harrington (1893) 等一批学者报道了 *L. tessellata* (= *A. tessellata*)、*L. pumilionis* (= *A. pumilionis*)、*P. ruficeps* (= *A. ruficeps*) 等 25 个阿扁叶蜂属新种, 且当时大多被归至 *Lyda* 属。由于 *Lyda* 属和 *Pamphilius* 属具有相同模式种 *Tenthredo sylvatica* Linné, 1758, “*Lyda*” 后被降为次异名 (Rohwer, 1910)。

新种的报道掀起了阿扁叶蜂属的研究热潮。1859 年, Costa 以 “*Acanthocnema*” 命名阿扁叶蜂属, 但备受质疑。因为未曾有人用该属名描述任何物种, 且其与粪蝇科一属 *Acanthocnema* Becker, 1894 同名, 所以, 在 1954 年召开的国际动物大会上, “*Acanthocnema* Costa, 1859” 被宣布禁用 (Opinion 290, ICZN1954)。19 世纪末期, Costa (1894) 正式建立阿扁叶蜂属 *Acantholyda* Costa, 1894, Rohwer (1910) 指定 *Tenthredo erythrocephala* 为其模式种。随后 Konow (1897) 根据明显的后颊脊这一重要特征, 建立了伊扁叶蜂亚属 *Itycorsia* Konow, 1897。尽管后来 Achterberg 和 Aartsen (1986) 把伊扁叶蜂亚属作为阿扁叶蜂属的一个异名, 但大多学者仍沿用 Konow (1897) 的观点 (Klima, 1937; Abe and Smith, 1991; Taeger *et al.*, 2010)。

至此, 对阿扁叶蜂属的界定趋于稳定, 其分类学研究开始进入快速发展阶段。20 世纪早期, Enslin (1910, 1918)、MacGillivray (1912, 1923)、Rohwer (1920)、Yano 和 Sato (1928)、Takeuchi (1938) 等报道了 *L. fumata* (= *A. fumata*)、*I. angulata* (= *A. angulata*)、*A. pinivora* (= *A. posticalis pinivora*)、*A. nipponica* 等 10 个新种。20 世纪中期开始, 涌现了 Maa (1944, 1949)、Middlekauff (1958)、萧刚柔 (1963, 1984, 1986, 1987)、Zhelochovtsev (1968)、

Greenbaum (1975)、Shinohara (1985, 1991a, 1991b, 1996, 2000a, 2000b, 2001, 2005)、魏美才 (1998, 2002, 2008)、Riou (1999)、Peñalver 和 Arillo (2002)、姜吉刚 (2004)、辛恒 (2010)、武星煜 (2014, 2016) 等大批学者, 报道了 47 个

现生种和 2 个化石种, 为以后进一步的研究工作奠定了坚实基础。
综上所述, 目前世界上共记述扁叶蜂科阿扁叶蜂属 2 亚属 86 种 (亚种也计数在内, 详见表 1), 其中 1 个绝灭化石种, 85 个现生种。

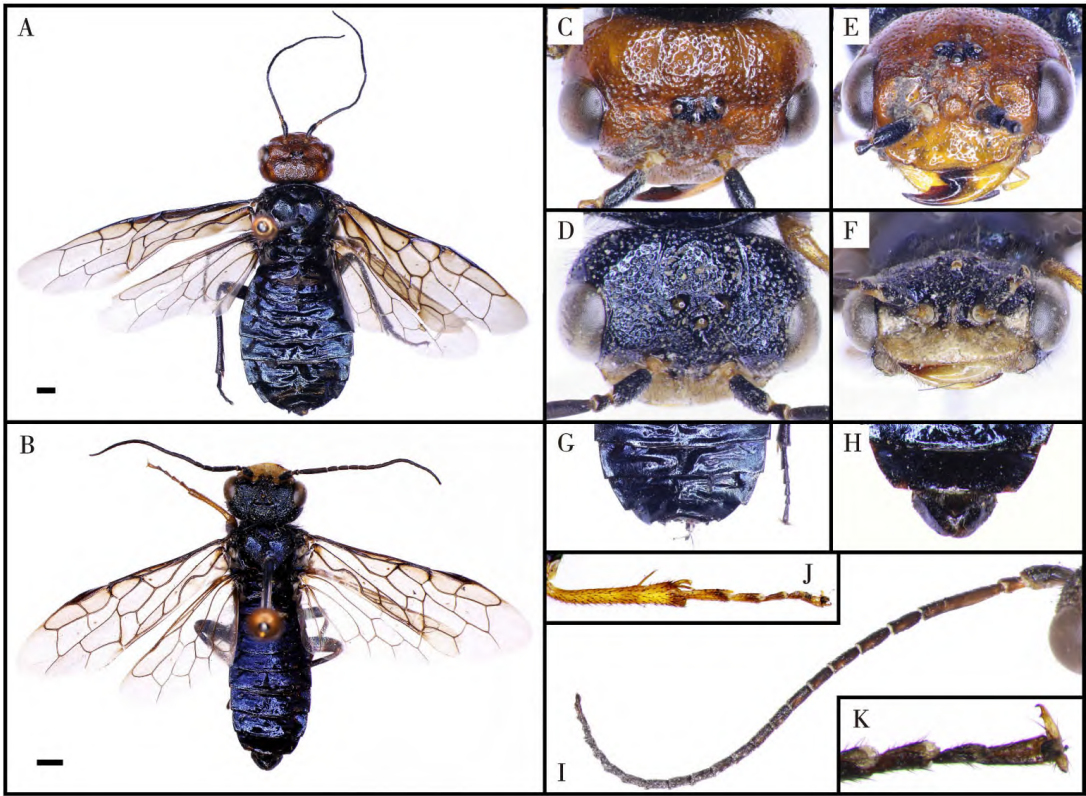


图 1 阿扁叶蜂属模式种：红头阿扁叶蜂 *Acantholyda erythrocephala*
Fig. 1 Type species of genus *Acantholyda*: *Acantholyda erythrocephala*

注：A，雌成虫背面观；B，雄成虫背面观；C，雌虫头部背面观；D，雄虫头部背面观；E，雌虫头部前面观；F，雄虫头部前面观；G，雌虫腹部端部背面观；H，雄虫腹部端部背面观；I，雄虫触角；J，雄虫前足胫节距；K，雄虫跗节跗爪。比例尺 1 mm。标本保存于中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所生物标本馆。Note: A, Female adult, dorsal view; B, Male adult, dorsal view; C, Female head, dorsal view; D, Male head, dorsal view; E, Female head, front view; F, Male head, front view; G, Apex of female abdomen, dorsal view; H, Apex of male abdomen, dorsal view; I, Male antenna; J, Male fore tibial spurs; K, Male tarsal claws. Scale bars 1 mm. The specimen was preserved in Natural History Museum, Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry.

表 1 世界阿扁叶蜂属名录及地理分布

Table 1 World checklists of *Acantholyda* species and geographical distributions

亚属 (种数) Subgenus (No. of species)	种 (亚种) Species (Subspecies)	地理分布 Geographical distributions
阿扁叶蜂亚属 <i>Acantholyda</i> (13)	<i>Acantholyda apicalis</i> Westwood, 1874	新北区 Nearctic
	<i>Acantholyda atripes</i> Cresson, 1880	新北区 Nearctic
	<i>Acantholyda erythrocephala</i> Linné, 1758	古北区 Palearctic, 新北区 Nearctic
	<i>Acantholyda flaviceps</i> Retzius, 1783	古北区西部 West Palearctic
	<i>Acantholyda flavomarginata</i> Maa, 1944	东洋区 Indomalayan

续表 1 Continued table 1

亚属 (种数) Subgenus (No. of species)	种 (亚种) Species (Subspecies)	地理分布 Geographical distributions
伊扁叶蜂亚属 <i>Itycorsia</i> (52)	<i>Acantholyda marginiventris</i> Cresson, 1880	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda nipponica</i> Yano and Sato, 1928	古北區东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda pini</i> Rohwer, 1911	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda poeppigii</i> Zaddach, 1866	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda pumilionis</i> Giraud, 1861	古北區西部 West Palearctic
	<i>Acantholyda runcinata</i> Middlekauff, 1958	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda serbica</i> Vasić, 1962	古北區西部 West Palearctic
	<i>Acantholyda tessellata</i> Klug, 1808	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda aequorea</i> Middlekauff, 1958	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda aglaia</i> Zhelochovtsev, 1968	古北區东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda aglaia aglaia</i> Zhelochovtsev, 1968	古北區东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda aglaia stigma</i> Shinohara, 2001	古北區东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda aglaia yezoensis</i> Shinohara and Hara, 2000	古北區东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda albomaculata</i> Shinohara, 1985	古北區东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda albomarginata</i> Cresson, 1880	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda alpina</i> Shinohara, 2000	古北區东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda angulata</i> MacGillivray, 1912	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda atrata</i> Cresson, 1880	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda aurigera</i> Middlekauff, 1958	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda balanata</i> MacGillivray, 1923	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda bicolorata</i> Norton, 1869	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda brunnicans</i> Norton, 1864	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda brunniceps</i> Cresson, 1880	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda bucephala</i> Cresson, 1880	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda burkei</i> Middlekauff, 1958	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda chicoutimiensis</i> Huart, 1879	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda circumcincta</i> Klug, 1808	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda credita</i> Norton, 1869	新熱帶區 Neotropical
	<i>Acantholyda crocina</i> Middlekauff, 1958	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda depressa</i> Middlekauff, 1958	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda flaviventris</i> Shinohara, 1991	古北區东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda floridana</i> Greenbaum, 1975	新北區 Nearctic
	<i>Acantholyda hieroglyphica</i> Christ, 1791	古北區西部 West Palearctic
	<i>Acantholyda iwatai</i> Takeuchi, 1938	古北區东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda kojimai</i> Shinohara, 2000	古北區东部 East Palearctic

续表 1 Continued table 1

亚属 (种数) Subgenus (No. of species)	种 (亚种) Species (Subspecies)	地理分布 Geographical distributions
	<i>Acantholyda laricis</i> Giraud, 1861	古北区 Palearctic
	<i>Acantholyda luteomaculata</i> Cresson, 1880	新北区 Nearctic
	<i>Acantholyda maculiventris</i> Norton, 1869	新北区 Nearctic
	<i>Acantholyda mexicana</i> Liston, 1996	新热带区 Neotropical
	<i>Acantholyda mizunoi</i> Shinohara, 2001	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda nigripes</i> Cresson, 1880	新北区 Nearctic
	<i>Acantholyda nigrita</i> Cresson, 1880	新北区 Nearctic
	<i>Acantholyda nigrostigmata</i> Smith, 1988	新热带区 Neotropical
	<i>Acantholyda ochrocera</i> Norton, 1869	新北区 Nearctic
	<i>Acantholyda parki</i> Shinohara and Byun, 1996	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda peiyingaopaoa</i> Xiao, 1963	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda piceacola</i> Xiao and Zhou, 1986	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda pirica</i> Shinohara, 2000	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda posticalis</i> Matsumura, 1912	古北区 Palearctic
	<i>Acantholyda posticalis posticalis</i> Matsumura, 1912	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda posticalis koreana</i> Shinohara, 2000	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda posticalis pinivora</i> Enslin, 1918	古北区 Palearctic
	<i>Acantholyda ruficeps</i> Harrington, 1893	新北区 Nearctic
	<i>Acantholyda sasakii</i> Yano, 1916	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda terminalis</i> Cresson, 1880	新北区 Nearctic
	<i>Acantholyda teunissenii</i> Achterberg and Aartsen, 1986	古北区西部 West Palearctic
	<i>Acantholyda tsuyukii</i> Shinohara, 2001	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda verticalis</i> Cresson, 1880	新北区 Nearctic
	<i>Acantholyda xiaoi</i> Shinohara, 2000	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda zappei</i> Rohwer, 1920	新北区 Nearctic
亚属未定 Subgenus Unassigned(21)	<i>Acantholyda bimaculoclypea</i> Wei, 2010	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda birmanica</i> Shinohara and Beneš, 2005	东洋区 Indomalayan
	<i>Acantholyda dimorpha</i> Maa, 1944	古北区东部 East Palearctic, 东洋区 Indomalayan
	<i>Acantholyda flavalbimarginata</i> Xiao, 1990	东洋区 Indomalayan
	<i>Acantholyda flavomandibularis</i> Wei and Jiang, 2004	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda fumata</i> Enslin, 1910	古北区西部 West Palearctic
	<i>Acantholyda funiushana</i> Wei, 1998	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda intermedia</i> Maa, 1949	古北区东部 East Palearctic, 东洋区 Indomalayan

续表 1 Continued table 1

亚属 (种数) Subgenus (No. of species)	种 (亚种) Species (Subspecies)	地理分布 Geographical distributions
	<i>Acantholyda jilina</i> Wei and Jiang, 2004	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda kumamotoi</i> Shinohara, 2000	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda leuconerva</i> Wei, 2010	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda nigropilosa</i> Wei, 2010	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda pilosisoma</i> Wei and Jiang, 2004	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda pseudodimorpha</i> Xiao, 1984	东洋区 Indomalayan
	<i>Acantholyda punctacephala</i> Wei, 2002	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda qinghaiica</i> Wei and Wu, 2016	古北区东部 East Palearctic
	† <i>Acantholyda ribesalbesensis</i> Peñalver and Arillo, 2002	西班牙 Spain
	<i>Acantholyda taiwana</i> Shinohara, 1991	东洋区 Indomalayan
	<i>Acantholyda thalictra</i> Middlekauff, 1958	新北区 Nearctic
	<i>Acantholyda xanthiana</i> Wei and Niu, 2008	古北区东部 East Palearctic
	<i>Acantholyda xanthogaster</i> Wu and Xin, 2014	古北区东部 East Palearctic

注: “†”表示绝灭化石种, 分布信息为化石产地。Note: “†” indicated extinct fossil species. The geographical distribution presents the fossil's locality.

2.2 中国阿扁叶蜂属分类研究

近年来, 我国学者开始整理并记述我国的阿扁叶蜂属物种, 如萧刚柔等 (1992) 编著的《中国经济叶蜂志 I: 膜翅目: 广腰亚目》, 记述了 10 种阿扁叶蜂, 其中黄缘阿扁叶蜂 *A. flavomarginata* 和贵州阿扁叶蜂 *A. guizhouica* 分别作为两个不同的种列出; 萧刚柔 (2002) 编著的《中国扁叶蜂》, 在 1992 年名录的基础上增加了赤腰阿扁叶蜂 *A. intermedia* 和台湾阿扁叶蜂 *A. taiwana*, 同时厘定了贵州阿扁叶蜂, 将其作为黄缘阿扁叶蜂的次异名; 姜吉刚 (2004) 在萧刚柔 (2002) 的基础上, 增加 4 个中国新纪录种: 伊氏

阿扁叶蜂 *A. iwatai*、伏牛山阿扁叶蜂 *A. funiushana*、肖氏阿扁叶蜂 *A. xiaoi*、大刻阿扁叶蜂 *A. punctacephala*, 并记述了 3 个新种: 黄颞阿扁叶蜂 *A. flavomandibularis*、吉林阿扁叶蜂 *A. jilina*、多毛阿扁叶蜂 *A. pilosisoma*; Wei 等 (2006) 的名录中列举了阿扁叶蜂属 14 种, 没有包括伊氏阿扁叶蜂、帕克阿扁叶蜂 *A. parki* (萧刚柔和赵常胜, 2005) 以及姜吉刚 (2004) 报道的 3 个新种。本文整理了中国阿扁叶蜂属种类及其寄主和分布情况 (表 2), 据作者统计, 至此我国阿扁叶蜂属共记录 25 种。

表 2 中国阿扁叶蜂属物种名录
Table 2 Chinese checklists of *Acantholyda* species

亚属 (种数) Subgenus (No. of species)	种 Species	分布 Distributions	寄主 Hosts
阿扁叶蜂亚属 <i>Acantholyda</i> (2)	红头阿扁叶蜂 <i>Acantholyda erythrocephala</i> Linné, 1758	黑龙江 Heilongjiang、 辽宁 Liaoning	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i> 、樟 子松 <i>Pinus sylvestris</i> 、华山 松 <i>Pinus armandii</i> 、白皮松 <i>Pinus bungeana</i> 、赤松 <i>Pinus densiflora</i> 等松属 植物

续表 2 Continued table 2

亚属（种数） Subgenus (No. of species)	种 Species	分布 Distributions	寄主 Hosts
伊扁叶蜂亚属 <i>Itycorsia</i> (7)	黄缘阿扁叶蜂 <i>Acantholyda flavomarginata</i> Maa, 1944	广西 Guangxi、江西 Jiangxi、湖南 Hunan、福建 Fujian、贵州 Guizhou、台湾 Taiwan	台湾五针松 <i>Pinus morrisonicola</i> 、马尾松 <i>Pinus massoniana</i> 、华山松 <i>Pinus armandi</i> 、云南松 <i>Pinus yunnanensis</i> 、等松属植物
	伊氏阿扁叶蜂 <i>Acantholyda ivatai</i> Takeuchi, 1938	吉林 Jilin	未知 Unknown
	落叶松阿扁叶蜂 <i>Acantholyda laricis</i> Giraud, 1861	内蒙古 Inner Mongolia	落叶松 <i>Larix gmelinii</i>
	帕克阿扁叶蜂 <i>Acantholyda parki</i> Shinohara and Byun, 1996	吉林 Jilin	红松 <i>Pinus koraiensis</i>
	白音阿扁叶蜂 <i>Acantholyda peyingaopaoa</i> Xiao, 1963	内蒙古 Inner Mongolia	沙地云杉 <i>Picea meyeri</i>
	云杉阿扁叶蜂 <i>Acantholyda piceacola</i> Xiao and Zhou, 1986	甘肃 Gansu、青海 Qinghai	青海云杉 <i>Picea crassifolia</i>
	松阿扁叶蜂 <i>Acantholyda posticalis</i> Matsumura, 1912	黑龙江 Heilongjiang、甘肃 Gansu、辽宁 Liaoning、河北 Hebei、河南 Henan、山东 Shandong、山西 Shanxi、陕西 Shaanxi、宁夏 Ningxia、内蒙古 Inner Mongolia	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i> 、红松 <i>Pinus koraiensis</i> 、樟子松 <i>Pinus sylvestris</i>
亚属未定 Subgenus unassigned (16)	肖氏阿扁叶蜂 <i>Acantholyda xiaoi</i> Shinohara, 2000	山东 Shandong	两针松 Two-needle pines
	斑唇阿扁叶蜂 <i>Acantholyda bimaculoclypea</i> Wei, 2010	甘肃 Gansu	未知 Unknown
	异耦阿扁叶蜂 <i>Acantholyda dimorpha</i> Maa, 1944	重庆 Chongqing、湖南 Hunan、江西 Jiangxi、浙江 Zhejiang、福建 Fujian	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>
	黄白缘阿扁叶蜂 <i>Acantholyda flavalbimarginata</i> Xiao, 1990	云南 Yunnan	云南松 <i>Pinus yunnanensis</i>
	黄颞阿扁叶蜂 <i>Acantholyda flavomandibularis</i> Wei and Jiang, 2004	山西 Shanxi	未知 Unknown
	伏牛山阿扁叶蜂 <i>Acantholyda funiushana</i> Wei, 1998	河南 Henan	未知 Unknown
	赤腰阿扁叶蜂 <i>Acantholyda intermedia</i> Maa, 1949	浙江 Zhejiang	未知 Unknown
	吉林阿扁叶蜂 <i>Acantholyda jilina</i> Wei and Jiang, 2004	吉林 Jilin	未知 Unknown

续表 2 Continued table 2

亚属 (种数) Subgenus (No. of species)	种 Species	分布 Distributions	寄主 Hosts
	白脉阿扁叶蜂 <i>Acantholyda leuconerva</i> Wei, 2010	甘肃 Gansu	未知 Unknown
	黑毛阿扁叶蜂 <i>Acantholyda nigropilosa</i> Wei, 2010	甘肃 Gansu	未知 Unknown
	多毛阿扁叶蜂 <i>Acantholyda pilosisoma</i> Wei and Jiang, 2004	四川 Sichuan	未知 Unknown
	拟异耦阿扁叶蜂 <i>Acantholyda pseudodimorpha</i> Xiao, 1984	云南 Yunnan	未知 Unknown
	大刻阿扁叶蜂 <i>Acantholyda punctacephala</i> Wei, 2002	河南 Henan	未知 Unknown
	青海阿扁叶蜂 <i>Acantholyda qinghaiica</i> Wei and Wu, 2016	甘肃 Gansu、青海 Qinghai	青海云杉 <i>Picea crassifolia</i>
	台湾阿扁叶蜂 <i>Acantholyda taiwana</i> Shinohara, 1991	台湾 Taiwan	台湾五针松 <i>Pinus morrisonicola</i>
	黄褐阿扁叶蜂 <i>Acantholyda xanthiana</i> Wei and Niu, 2008	安徽 Anhui	未知 Unknown
	黄腹阿扁叶蜂 <i>Acantholyda xanthogaster</i> Wu and Xin, 2014	甘肃 Gansu、青海 Qinghai	青海云杉 <i>Picea crassifolia</i>

2.3 地理分布及区系分析

已报道阿扁叶蜂属现生类群 85 种 (表 1), 在世界动物地理区划中的分布以古北区为主, 共计 44 种, 占统计总种数的 51.8%; 新北區次之, 共计 34 种 (40.0%); 其次为东洋区 7 种 (8.3%), 其中黄缘阿扁叶蜂、台湾阿扁叶蜂、黄白缘阿扁叶蜂 *A. flavalbimarginata*、拟异耦阿扁叶蜂 *A. pseudodimorpha* 和 *A. birmanica* 为该区特有种; 新热带区仅记录 3 种 (3.5%); *A. credita*、*A. mexicana*、*A. nigrostigmata*, 均为此区特有种 (图 2, 图 3)。在丰富度最高的古北区, 阿扁叶蜂的东西分布也存在差异, 古北区西部分布有 10 种, 古北区东部分布 38 种, 其中有 4 种在整个古北区都有分布。因此, 东亚和北美为阿扁叶蜂多样性和丰富度热点地区 (图 3)。除此之外, 绝大多数阿扁叶蜂为区系特有种, 仅 3 种跨区系分布: 红头阿扁叶蜂跨古北区和新北区分布; 赤腰阿扁叶蜂和异耦阿扁叶蜂 *A. dimorpha* 跨古北区和东洋区分布。

2.4 阿扁叶蜂属系统发育学研究概况

Vilhelmsen (2001) 利用 236 个形态特征重建了广腰亚目的系统发育关系, 其中“前胫节端距

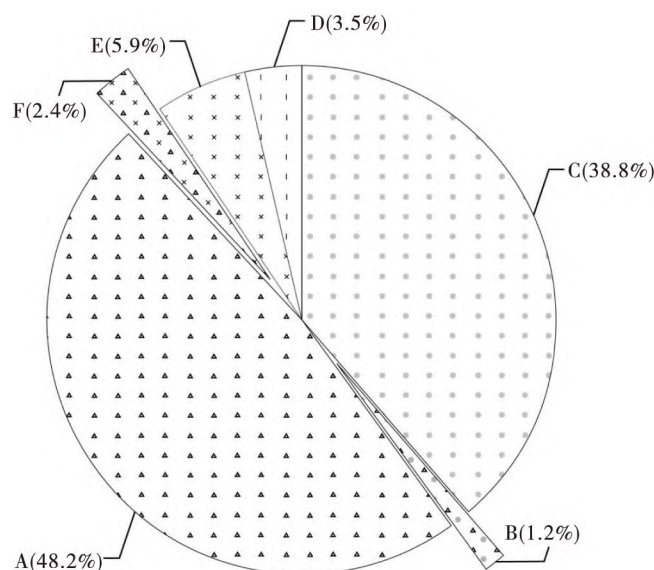


图 2 阿扁叶蜂属现生物种动物地理区系组成
Fig. 2 Compositons of extant *Acantholyda* species in global zoogeographical realms

注: A, 古北区; B, 古北区 + 新北區; C, 新北區; D, 新热带区; E, 东洋区; F, 东洋区 + 古北区。数字表示所占现生类群总数的比例。Note: A, Palearctic; B, Palearctic + Nearctic; C, Nearctic; D, Neotropical; E, Indomalayan; F, Indomalayan + Palearctic. Numbers indicated proportion of total extant species.

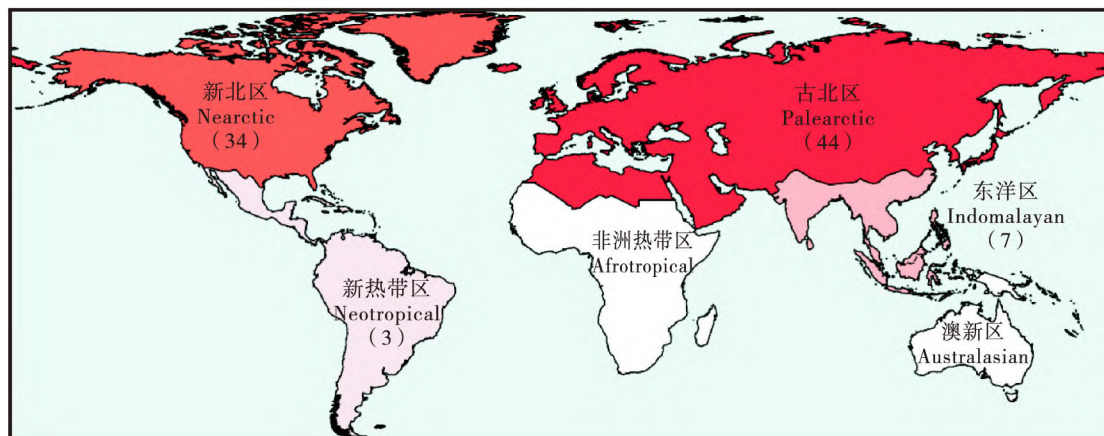


图3 阿扁叶蜂属现生物种动物地理区系分布图

Fig. 3 Global zoogeographical realms distribution of extant *Acantholyda* species

注：图中数字代表物种数。Note: Figures represented the number of species.

膜质”这一特征支持阿扁叶蜂属与腮扁叶蜂属以姐妹群关系构成腮扁叶蜂族 *Cephalcini* 这一单系支。同样，Schulmeister (2003) 利用雄性生殖器及腹部末端的 87 个特征构建的广腰亚目系统发育树，也得到与 Vilhelmsen (2001) 一致的结果。但姜吉刚 (2004) 基于 21 个形态学特征对扁叶蜂科进行支序分析时，结果表明阿扁叶蜂属与腮扁叶蜂属构成并系关系，未能充分揭示两属之间的亲缘关系，这可能与其选取有限的形态特征有关。

21 世纪以来，随着分子生物学的发展，部分学者开始结合 DNA 分子片段推断物种间的亲缘关系。Schulmeister 等 (2002) 结合形态特征 (Vilhelmsen, 2001) 和 4 个基因片段 (*COI*、16S *rRNA*、18S *rRNA*、28S *rRNA*) 重建了广腰亚目的谱系关系，首次从分子和形态水平上验证了阿扁叶蜂属和腮扁叶蜂属的姐妹群关系，且二者共同组成一单系群。Ronquist 等 (2012) 首次联合化石和现生类群，选取 343 个形态学特征和 *COI*、12S *rRNA*、16S *rRNA* 等 7 个分子标记，追溯膜翅目的早期辐射演化关系，再次证实阿扁叶蜂属和腮扁叶蜂属之间的姐妹群关系。随后，Wang 等 (2015) 对扁叶蜂科进行了全证据系统发育重建，结果显示 {*Acantholyda* [*Tapholyda* (*Caenolyda*, *Cephalcia*)]}，这与以上学者的观点不相符，可能是由于化石属 *Tapholyda* 缺少对应的分子数据，对阿扁叶蜂属的系统位置产生了一定影响。

3 阿扁叶蜂属化石种类研究概况

目前，阿扁叶蜂属仅报道 2 个化石种，即里

韦萨尔韦斯阿扁叶蜂 *A. ribesalbesensis* 和红头阿扁叶蜂 (图 4)，均发现于中新世地层，化石产地分别为法国和西班牙。

1988 年，Riou 在法国南部 Ardèche 省的一处硅藻土矿床 (44.7°N, 4.7°E) 采集到了阿扁叶蜂属第一块化石标本，距今约 7.2 ~ 7.6 Ma (Pastre *et al.*, 2004)。由于该化石标本虫体较大，18 ~ 22 mm (图 4-A)，明显区别于现生阿扁叶蜂昆虫，因此建立了一新种 *A. grangeoni* (Riou, 1999)。随着后续化石昆虫研究工作的开展，Nel (2004) 再次检视模式标本并对其重新描述，经研究，该化石昆虫标本应为现生红头阿扁叶蜂，并将 *A. grangeoni* 作为同物异名处理。

随后，Peñalver 和 Arillo (2002) 在西班牙 Castellón 省 (40.0°N, 0.3°W) 的早中新世地层中发现了一块新的扁叶蜂科化石标本，距今约 16 ~ 23 Ma。正模标本的身体结构保存较差，翅脉相对完整，但也存在多处扭曲断裂 (图 4-B)。作者认为其脉序特征与腮扁叶蜂亚科相近，由于前翅缺失 ap-Cu 脉，排除了归入华扁叶蜂属 *Chinolyda* 的可能，另外假定标本是雌虫，根据前翅 C 室不具刚毛归入阿扁叶蜂属。但事实上，并没有明确的特征可以确定该标本的性别，且 ap-Cu 脉的缺失通常属于种内变异，因此仅依据这些单一的特征来鉴别并不可靠。Nel (2004) 认为该化石标本的鉴定仍存有一定争议，提议将其归入腮扁叶蜂族，但未定属。同样，Archibald 和 Rasnitsyn (2016) 也认为其可能属于腮扁叶蜂亚科。

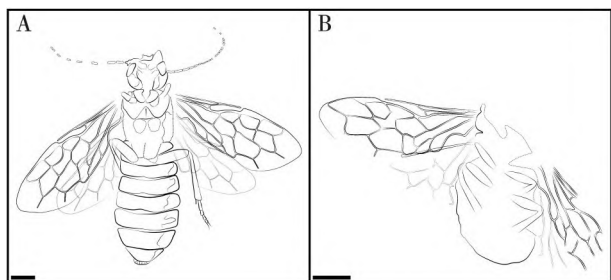


图4 阿扁叶蜂属化石线条图

Fig. 4 Line drawings of fossils of genus *Acantholyda*

注: A, *Acantholyda erythrocephala* (*Acantholyda grangeoni* Riou, 1999), 改自 Riou (1999, MNHN-LP-R. 54925); B, *Acantholyda ribesalbesensis*, 改自 Peñalver 和 Arillo (2002, 图2)。比例尺 A, B: 2 mm。Note: A, *Acantholyda erythrocephala* (*Acantholyda grangeoni* Riou, 1999), modified after Riou (1999, MNHN-LP-R. 54925); B, *Acantholyda ribesalbesensis*, modified after Peñalver and Arillo (2002, Fig. 2). Scale bars A, B: 2 mm.

4 问题与展望

4.1 阿扁叶蜂属研究中存在的问题

对阿扁叶蜂属的研究已有两百多年的历史, 但是随着研究的不断深入, 存在的问题也逐渐凸显出来:

(1) 基础分类研究薄弱, 部分关键鉴别特征存疑。

在腮扁叶蜂族中, 雌虫前翅 C 室刚毛的有无是常用于区分阿扁叶蜂属(无)与腮扁叶蜂属(有)的重要鉴定特征, 然而 Shinohara (1991a) 在台湾发现的腮扁叶蜂一新种 *Cephalcia chui* Shinohara, 1991 却有着光滑的 C 室, 若仅据此单一特征来鉴定可能会造成阿扁叶蜂属与腮扁叶蜂属之间的物种混淆。

后颊脊和后翅 2A 残柄是区分阿扁叶蜂各亚属的重要鉴定特征(其中, 阿扁叶蜂亚属无后颊脊, 有 2A 残柄; 伊扁叶蜂亚属有后颊脊, 无 2A 残柄)(Rower, 1910; Middlekauff, 1958)。但 Shinohara (2001) 指出, 这两个特征存在一些不稳定的中间状态, 如 *A. servica* 既无后颊脊也无后翅 2A 残柄, 而台湾阿扁叶蜂后翅具 2A 残柄, 也有明显的后颊脊, 可见这两个特征于亚属的划分是存疑的, 仍有必要进一步挖掘该属的形态特征。Shinohara (1997) 曾利用卵的形状来区分亚属: 长椭圆状, 圆头末端为阿扁叶蜂亚属; 香蕉状, 尖头末端为

伊扁叶蜂亚属。但此特征只适用于已报道的 12 个种, 不到已报道物种数量的七分之一, 因此卵的形状是否可以作为亚属鉴定特征还需更多的标本去验证。

(2) 现阶段分类研究具有一定的地域局限性。

阿扁叶蜂属昆虫分布广泛, 各地自然生态环境多样、地形复杂, 不同地域的同一物种表型常有一定差异, 这给以颜色和斑纹为依据的分类带来一定挑战。此前大多学者仅局限于某个地区开展研究, 如 Achterberg 和 Aartsen (1986) 针对欧洲扁叶蜂进行了系统的整理; Shinohara (2001) 对日本的阿扁叶蜂进行了整理; 姜吉刚 (2004) 则对中国的扁叶蜂进行了系统的分类以及生物地理学研究。形态特征的区域差异再加上采集工作的实际困难及标本流通上的阻碍, 较难实现全面而系统的研究工作, 另外关于物种的概念和界限容易混淆, 这也给后续研究及分类带来困扰。

(3) 分子数据匮乏。

据统计, NCBI 数据库中阿扁叶蜂属昆虫的核苷酸数据仅 120 余条, 大多短于 1 000 bp。其中线粒体基因组数据占半数, 但多为 *COI* 片段, 尚无完整的线粒体基因组数据。因此, 现阶段阿扁叶蜂属的分类研究仍以传统形态分类为主, 分子数据较少, 亟待补充。

(4) 单系性及内部系统发育关系有待验证。

目前尚无系统发育学证据支持该属的单系性, 仅有金娜 (2012)、袁秀洁 (2013) 等利用 *COI* 标记, 对松阿扁叶蜂 *A. posticalis* 的地理种群进行过相关研究。可见, 尽管阿扁叶蜂属在扁叶蜂科中的分类地位基本可以确定, 但该属的单系性、属内亚属的划分还需运用整合性思维综合研究。

4.2 阿扁叶蜂属研究展望

(1) 继续深入经典分类学研究。

现阶段阿扁叶蜂属的研究仍以传统分类为主, 一些关键特征的不稳定性和连续性给鉴定工作带来一定困难。今后研究中可结合比较形态学和几何形态学 (Vilhelmsen, 2019), 运用数字化和三维技术如显微 CT 断层扫描、结构光照明显微镜 D-SIM 等获取阿扁叶蜂内、外部形态数据, 对不稳定或连续性性状进行定量分析, 进一步挖掘科学合理的新特征, 寻找共近裔性状, 并综合多个特征进行分类鉴定研究。同时, 有必要加大全球合作力度, 系统梳理阿扁叶蜂属模式标本馆藏分布状况, 针对性地开展国际交流与合作, 对模式标本进行重新检视。

(2) 基于全证据的系统发育及谱系地理学研究。

利用分子、形态和化石三者的全证据，将宏观和微观、古代和现代相结合是重构符合自然历史的系统发生树的关键（任东，2017），如 Shi 等（2015）综合利用分子和形态数据，对脉翅目细蛉科化石和现生类群进行了多维度分析，从而确认了细蛉科及多数现生属的单系性。因此，为深入挖掘阿扁叶蜂属内部的亲缘关系，我们应充分利用化石有限的形态特征，联合现生类群的形态及分子数据，对阿扁叶蜂属进行全证据的系统发育分析，以对其单系性、亚属划分的合理性进行检验。

谱系地理研究对于理解物种进化过程与分布格局之间的关系具有重要意义（李俊洁和黄晓磊，2022）。为解析阿扁叶蜂属物种现有分布格局的形成原因，通过利用化石记录 *A. ribesalbesensis* 和 *A. erythrocephala* 的时间属性，综合不同时空尺度的地质历史事件，探讨阿扁叶蜂属的起源、分化及分布中心，重建该类群的扩散与演化历史。

(3) 国内成灾及扩散风险评估。

种群遗传学研究和适生区预测对害虫风险评估具有指导意义。Chen 和 Dorn（2009）通过微卫星标记研究不同地区的苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* 种群，发现多数种群间均有较高水平的遗传分化，唯独靠近国际机场的一个种群与其他种群间的分化程度较低，推测这可能与机场附近长期的人为协助扩散有关。冯璐等（2013）基于楚雄腮扁叶蜂 *C. chuxiongica* 现有分布数据，根据生境及气候因素预测到，云南大部分地区及四川、西藏、广西、贵州、广东和海南的局部地区为其适宜分布区，这对楚雄腮扁叶蜂的预测预报工作具有指导意义。以重要林业害虫松阿扁叶蜂为例，该虫通常间隔一定年份大爆发一次，且发生地常呈点状分布（Voolma，2009），如在我国宁夏、河南、黑龙江等省份多次爆发，严重威胁当地油松和樟子松的生长。为摸清其爆发机制，可通过线粒体基因（*COI*、*COII*、*Cytb* 等）、核基因（*ITS*、*IGS* 等）、微卫星（SSR）和单核苷酸多态性（SNP）等分子标记，研究害虫的微进化过程、种群遗传多样性、遗传结构及基因交流情况等，为林草管理部门制定和优化害虫防治策略提供理论支撑。

此外，松科植物是北半球常见森林树种，阿扁叶蜂属昆虫专性取食松科针叶树，其分布范围可能与寄主存在紧密联系（Smith，1988）。阿扁叶

蜂属主要全北区分布，而新热带报道的 *A. credita*、*A. mexicana*、*A. nigrostigmata* 均寄生于松科植物（Smith，1971；Smith，1988），可见，随着寄主树种的广泛种植或外地引种，阿扁叶蜂属的部分种类可能有向未分布地扩散的风险。红头阿扁叶蜂被列为北美入侵害虫（<https://www.invasive.org>），对 *Pinus resinosa* 和 *Pinus strobus* 等多种松属植物的生长造成威胁（Lyons，2013）。因此，基于寄主树种的阿扁叶蜂扩散风险评估将会是一项不可或缺的工作，可利用阿扁叶蜂属重要害虫的现有分布数据，综合寄主树种、气候和人为活动等多种因素，应用 Maxent、Climex 等生态位模型，预测其适生区，并对未分布区的早期防范提供措施指导。

致谢：衷心感谢中国林科院森环森保所曹亮明副研究员协助拍摄红头阿扁叶蜂标本照片，感谢审稿人和编辑对论文的审阅和指导。

参考文献（Reference）

- Abe M, Smith DR. The genus-group names of Symphyta (Hymenoptera) and their type species [J]. *Esakia*, 1991, 3: 1–115.
- Achterberg CV, Aartsen BV. The European Pamphiliidae (Hymenoptera: Symphyta), with special reference to the Netherlands [J]. *Zoologische Verhandelingen*, 1986, 234: 1–98.
- Archibald SB, Rasnitsyn AP. New early Eocene Siricomorpha (Hymenoptera: Symphyta: Pamphiliidae, Siricidae, Cephidae) from the Okanagan Highlands, western North America [J]. *Can. Entomol.*, 2016, 148: 209–228.
- Cao ZL, Cui BY, Wang TL. Research *Acantholyda posticalis* in Zhong-Tiao Mountain [J]. *Forest Pest and Disease*, 1993, 3: 12–13.
- [曹振来, 崔本义, 王天录. 中条山松阿扁叶蜂研究 [J]. 森林病虫害通讯, 1993, 3: 12–13]
- Chen S, Dorn S. Microsatellites reveal genetic differentiation among populations in an insect species with high genetic variability in dispersal, the codling moth, *Cydia pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae) [J]. *Bull. Entomol. Res.*, 2010, 100 (1): 75–85.
- Christ JL. Naturgeschichte, Klassifikation und Nomenclatur der Insekten vom Bienen, Wespen und Ameisengeschlecht: Als der fünften Klasse fünfte Ordnung des Linneischen Natursystems von den Insekten, Hymenoptera: Mit häutigen Flügeln [M]. Frankfurt am Main: Hermannsche Buchhandlung, 1791: 1–535.
- Costa A. Fauna del Regno di Napoli, Imenotteri, Parte III. – Trivellanti Sessiliventri (Tentredinidei) [M]. Napoli: Antonio Cons, 1859: 1–116.
- Costa A. Prospetto degli Imenotteri Italiani – III, Tenthredinidei e Siricidei [J]. *Atti della Reale Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche*, 1894, 3: 1–290.
- Cresson ET. Descriptions of new North American Hymenoptera in the collection of the American Entomological Society [J]. *Trans. Am.*

- Entomol. Soc.*, 1880, 8: 1–52.
- Eidt CD. The life histories, distribution, and immature forms of the North American sawflies of the genus *Cephalcia* (Hymenoptera: Pamphiliidae) [J]. *Mem. Entomol. Soc. Can.*, 1969, 101: 5–56.
- Enslin E. Eine *Lyda* aus Asien (Hym.) [J]. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 1910, 3: 317–318.
- Enslin E. Die Tenthredinoidea Mitteleuropas VII. (Schluß) [J]. *Deut. Entom. Z.*, 1918, 7: 663–790.
- Fabricius JC. Systema Piezatorum Secundum Ordines, Genera, Species Adiectis Synonymis, Locis, Observationibus, Descriptionibus [M]. Brunsvigae: Carolus Reichard, 1804: 1–440.
- Feng L, Liu JH, Li YH, et al. Prediction of potential distribution of *Cephalcia chuxiongica* based on Maxent ecological niche model [J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2013, 42 (2): 49–55. [冯璐, 刘建宏, 李永和, 等. 基于 Maxent 模型的楚雄腮扁叶蜂潜在分布区预测 [J]. 西部林业科学, 2013, 42 (2): 49–55]
- Giraud JE. Description de deux Hyménoptères nouveaux de genre *Lyda*, accompagnée de quelques observations sur les espèce connues de ce genre, qui se trouvent en Autriche [J]. *Verhandlungen der Kaiserlich – königlichen Zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien, Abhandlungen*, 1861, 11: 81–92.
- Głowacka B, Skrzecz I, Bystrowski C. Reducing the abundance of great pine web – spinning pine sawfly *Acantholyda posticalis* Mats. in pine stands [J]. *Sylvan*, 2014, 158 (5): 323–330.
- Gninenko YI, Khonichev NV. The sawfly *Acantholyda flaviceps* (Hymenoptera, Pamphiliidae) in Russia [J]. *Entomol. Rev.*, 2011, 91: 428–431.
- Greenbaum HN. A new species of *Acantholyda* from Florida, with keys to the adults and larvae of Florida species (Hymenoptera: Pamphiliidae: Cephalciinae) [J]. *Fla. Entomol.*, 1975, 58 (1): 45–52.
- Harrington WH. Canadian Hymenoptera. – No. 3 [J]. *Can. Entomol.*, 1893, 25 (3): 57–64.
- Huat VA. Une Nouvelle Espece de *Lyda* [J]. *Nat. Can.*, 1879, 11: 144–149.
- Jiang JG. The Cladistic Analysis and Biological Geography of Pamphiliidae in China [D]. Hunan: Central – South Forestry College, 2004. [姜吉刚. 中国扁蜂科系统分类及生物地理研究 [D]. 湖南: 中南林学院, 2004]
- Jin N. Application of COI Sequence on the Genetic Variation of *Acantholyda posticalis* Matsumura [D]. Shaanxi: Northwest A&F University, 2012. [金娜. 松阿扁叶蜂 COI 基因序列遗传变异研究 [D]. 陕西: 西北农林科技大学, 2012]
- Klima A. Hymenopterorum Catalogus, Vol. 3 (Pamphiliidae) [M]. 's-Gravenhage: Dr W. Junk Publisher, 1937: 1–84.
- Klug F. Die Blattwespen nach ihren Gattungen und Arten zusammengestellt [J]. *Der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin Magazin für Die Neuesten Entdeckungen in der Gesamten Naturkunde*, 1808, 2 (2): 261–283.
- Konow FW. Systematische und kritische Bearbeitung der Blattwespen-Tribus Lydini [J]. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 1897, 12 (2): 231–55.
- Latreille PA. Histoire Naturelle, Générale et Particulière des Crustacés et des Insectes, Vol. 3 [M]. Paris: F. Dufart, 1803: 1–467.
- Li JJ, Huang XL. Progress and perspectives on insect biogeography in China [J]. *Acta Geographica Sinica*, 2022, 77 (1): 133–149. [李俊洁, 黄晓磊. 中国昆虫生物地理学进展与展望 [J]. 地理学报, 2022, 77 (1): 133–149]
- Linnaeus C. Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, Cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis 10th ed [M]. Holmiae: Laurentii Salvius, 1758.
- Lou W, Hou AJ, Dai YZ. Preliminary studied on management index, method for forecasting and life table of *Acantholyda posticalis* Matsu [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 1990, 18 (4): 43–50. [娄巍, 侯爱菊, 戴玉璋. 松阿扁叶蜂防治指标、测报及生命表的初步研究 [J]. 东北林业大学学报, 1990, 18 (4): 43–50]
- Lyons DB. *Acantholyda erythrocephala* L., Pine False Webworm (Hymenoptera: Pamphiliidae) [M]. New York: CABI Publishing, 2013.
- Maa T. Novelties of Chinese Hymenoptera Chalastogastra [J]. *Biological Bulletin of Fukien Christian University*, 1944, 4: 33–60.
- Maa T. A synopsis of Chinese sawflies of the superfamily Megalodontoidea (Hymenoptera) [J]. *The Chinese Journal of Zoology*, 1949, 3: 30–42.
- MacGillivray AD. New genera and species of Xyelidae and Lydidae [J]. *Can. Entomol.*, 1912, 44 (10): 294–299.
- MacGillivray AD. New species of Tenthredinidae from the East and Middle West [J]. *Bull. Brooklyn Entomol. Soc.*, 1923, 18: 53–56.
- Martynov VV, Nikulina TV, Gubin AI, et al. Sawflies (Hymenoptera: Symphyta) – Pests on Pine in Donbass [J]. *Samarskaya Luka: Problems of Regional and Global Ecology*, 2021, 30 (4): 63–68.
- Middlekauff WW. The North American sawflies of the genera *Acantholyda*, *Cephalcia* and *Neurotoma* (Hymenoptera, Pamphiliidae) [J]. *Univ. Calif. Publ. Entomol.*, 1958, 14 (2): 51–174.
- Nel A. New and poorly known Cenozoic sawflies of France (Hymenoptera, Tenthredinoidea, Pamphilioidea) [J]. *Dtsch. Entomol. Z.*, 2004, 51: 253–269.
- Norton E. A description of several new Hymenoptera [J]. *Proceedings of the Entomological Society of Philadelphia*, 1862, 1: 198–200.
- Norton E. Notes on Tenthredinidae, with descriptions of new species in the collection of the Entomological Society [J]. *Proceedings of the Entomological Society of Philadelphia*, 1864, 3: 5–16.
- Norton E. Catalogue of the described Tenthredinidae and Uroceridae of North America [J]. *Trans. Am. Entomol. Soc.*, 1869, 2 (4): 321–368.
- Opinion, ICZN (1954) Opinion 290. Validation, under the Plenary Powers, of the generic names *Acantholyda* Costa, 1894 (Class Insecta, Order Hymenoptera) and *Acanthocnema* Becker, 1894 (Class Insecta, Order Diptera) [S]. *Opinions and Declarations rendered by the International Commission on Zoological Nomenclature*, 1954, 8 (7): 89–98.

- Pastre JF, Singer BS, Guillo H, *et al.* Chronostratigraphy of the key Upper Miocene (Lower Turolian) sequence of la Montagne d'Andance (Ardèche, France). Implications of new $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ laser fusion and unspiked K-Ar dating of trachytic tephra and basalts [J]. *Bull. Soc. Geol. France*, 2004, 175 (1): 3–10.
- Peñalver E, Arillo A. Primer registro fósil del género *Acantholyda* (Insecta: Hymenoptera: Pamphiliidae), Mioceno Inferior de Ribesalbes (España) [J]. *Rev. Esp. Paleontol.*, 2002, 17 (1): 73–81.
- Rasnitsyn AP. An outline of evolution of the hymenopterous insects (Order Vespida) [J]. *Oriental Insects*, 1988, 22 (1): 115–145.
- Rasnitsyn AP. New Hymenoptera from the Jurassic and Cretaceous of Asia [J]. *Paleontol. J.*, 1977, 3: 98–108.
- Retzius AJ. Charles DG. Caroli Lib. Bar. De Geer (...) Genera Et Species Insectorum E Generosissimi Avctoris Scriptis Extraxit, Digessit, Latine Qvoad Partem Reddidit, Et Terminologiam Insectorum Linneanum Addidit [M]. Lipsiae: Apud Sigfried Lebrecht Crusium, 1783: 7–220.
- Ren D. To re-construct an evolutionary tree conforming to the natural history process is the ultimate goal of systematic biology [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2017, 60 (6): 699–709. [任东. 重构符合自然历史的演化树是系统生物学的终极目标 [J]. 昆虫学报, 2017, 60 (6): 699–709]
- Riou B. Descriptions de quelques insectes fossiles du Miocene superieur de la Montagne d'Andance (Ardeche, France) [J]. *EPHE Biologie et Évolution des Insectes*, 1999, 11–12: 123–133.
- Rohwer SA. Notes on Tenthredinoidea, with descriptions of new species. Paper XI. Genera of Pamphiliinae and new species [J]. *Can. Entomol.*, 1910, 42: 215–220.
- Rohwer SA. Descriptions of twenty–five new species of North American Hymenoptera [J]. *Proceedings of the United States National Museum*, 1920, 57 (2312): 209–231.
- Ronquist F, Rasnitsyn AP, Roy A, *et al.* Phylogeny of the Hymenoptera: A cladistic reanalysis of Rasnitsyn's (1988) data [J]. *Zool. Scr.*, 1999, 28: 13–50.
- Ronquist F, Klopfstein S, Vilhelmsen L, *et al.* A total – evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the hymenoptera [J]. *Syst. Biol.*, 2012, 61 (6): 973–999.
- Schulmeister S, Wheeler WC, Carpenter JM. Simultaneous analysis of the basal lineages of Hymenoptera (Insecta) using sensitivity analysis [J]. *Cladistics*, 2002, 18: 455–484.
- Schulmeister S. Genitalia and terminal abdominal segments of male basal Hymenoptera (Insecta): Morphology and evolution [J]. *Org. Divers. Evol.*, 2003, 3: 253–279.
- Shi CF, Winterton LS, Ren D. Phylogeny of split – footed lacewings (Neuroptera, Nymphidae), with descriptions of new Cretaceous fossil species from China [J]. *Cladistics*, 2015, 31 (5): 455–490.
- Shinohara A. Two new species of cephalciinae from Japan (Hymenoptera, Pamphiliidae) [J]. *Kontyû*, 1985, 53 (1): 90–96.
- Shinohara A. Pamphiliid sawflies (Hymenoptera) from Taiwan [J]. *Bull. Natl. Sci. Mus., Ser. A, Zool.*, 1991a, 17 (4): 173–181.
- Shinohara A. A new web-spinning sawfly of the genus *Acantholyda* (Hymenoptera, Pamphiliidae) from Japan [J]. *Proceedings of the Japanese Society of Systematic Zoology*, 1991b, 44: 65–68.
- Shinohara A. Notes on a pine web-spinning sawfly *Acantholyda sasaki* (Hymenoptera, Pamphiliidae) [J]. *Memoirs of the National Science Museum*, Tokyo, 1995, 28: 165–167.
- Shinohara A, Byun BK. Conifer-feeding webspinning sawflies of the genus *Acantholyda* (Hymenoptera, Pamphiliidae) from Korea [J]. *Insecta Koreana*, 1996, 13: 91–104.
- Shinohara A. Web-spinning sawflies (Hymenoptera, Pamphiliidae) feeding on larch [J]. *Bull. Natl. Sci. Mus., Ser. A, Zool.*, 1997, 23 (4): 191–212.
- Shinohara A, Hara H. Notes on a spruce-feeding webspinning sawfly, *Acantholyda aglaia* (Hymenoptera, Pamphiliidae), with Description of a New Subspecies from Hokkaido, Japan [J]. *Bull. Natl. Sci. Mus., Ser. A, Zool.*, 2000a, 26 (1): 1–11.
- Shinohara A. Pine-feeding webspinning sawflies of the *Acantholyda posticalis* group (Hymenoptera, Pamphiliidae) [J]. *Bull. Natl. Sci. Mus., Ser. A, Zool.*, 2000b, 26 (1): 57–98.
- Shinohara A. Conifer-feeding webspinning sawflies of the genus *Acantholyda* (Hymenoptera, Pamphiliidae) of Japan [J]. *Species Diversity*, 2001, 6: 23–63.
- Shinohara A, Beneš K. *Acantholyda birmanica* sp. nov. (Hymenoptera, Pamphiliidae) from Myanmar [J]. *Bull. Natl. Sci. Mus., Ser. A, Zool.*, 2005, 31 (1): 25–28.
- Smith DR. A synopsis of the sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of America south of the United States: Introduction, Xyelidae, Pamphiliidae, Cimbicidae, Diprionidae, Xiphidiidae, Siricidae, Orussidae, Cephidae [J]. *Syst. Entomol.*, 1988, 13: 205–261.
- Smith DR. The neotropical sawflies described by norton and cresson, with lectotype designations (Hymenoptera: Symphyta) [J]. *T. Am. Entomol. Soc.*, 1971, 97 (4): 521–535.
- Taeger A, Blank SM, Liston AD. World catalog of Symphyta (Hymenoptera) [J]. *Zootaxa*, 2010, 2580: 1–1064.
- Taeger A, Liston AD, Prous M, *et al.* 2018: ECatSym – Electronic world catalog of Symphyta (Insecta, Hymenoptera). Program version 5.0 (19 Dec 2018), data version 40 (23 Sep 2018) [DB/OL]. – Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut (SDEI), Müncheberg. <https://sdei.de/ecatsym/>
- Takeuchi K. A systematic study on the suborder Symphyta (Hymenoptera) of the Japanese Empire (I) [J]. *Tenthredo*, 1938, 2 (2): 173–229.
- Vilhelmsen L. Phylogeny and classification of the extant basal lineages of the Hymenoptera (Insecta) [J]. *Zool. J. Linn. Soc.*, 2001, 131: 393–442.
- Vilhelmsen L. Giant sawflies and their kin: Morphological phylogeny of Cimbicidae (Hymenoptera) [J]. *Syst. Entomol.*, 2019, 44: 103–127.
- Voolma K, Pilt E, Ounap H. The first reported outbreak of the great web-spinning pine-sawfly, *Acantholyda posticalis* (Mats.) (Hymenoptera, Pamphiliidae), in Estonia [J]. *Forestry Studies*, 2009, 50: 115–122.
- Wang M, Rasnitsyn AP, Shih C, *et al.* A new fossil genus in

- Pamphiliidae (Hymenoptera) from China [J]. *Alcheringa*, 2014, 38: 99–108.
- Wang M, Rasnitsyn AP, Li H, *et al.* Phylogenetic analyses elucidate the inter-relationships of Pamphilioidea (Hymenoptera, Symphyta) [J]. *Cladistics*, 2015, 32: 239–260.
- Wei MC, Nie H. The Fauna and Taxonomy of Insects in Henan Vol. 2- New Species of Pamphiliidae (Hymenoptera) of Mt. Funiu [M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 1998: 112–116. [魏美才, 聂海燕. 河南昆虫分类区系研究 (第2卷) – 伏牛山扁蜂科新种记述 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1998: 112–116]
- Wei MC, Jiang J. The Fauna and Taxonomy of Insects in Henan Vol. 5- Two new species of Pamphiliidae from Henan Province (Hymenoptera: Siricomorpha) [M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2002: 187–190. [魏美才, 姜吉刚. 河南昆虫分类区系研究 (第5卷) – 河南扁蜂科二新种 (膜翅目: 树蜂亚科) [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2002: 187–190]
- Wei MC, Nie HY, Taeger A. Sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of China – Checklist and Review of Research In: Blank SM, Schmidt S, Taeger A, eds. Recent Sawfly Research: Synthesis and Prospects [M]. Keltern: Goecke & Evers, 2006: 505–574.
- Wei MC, Niu GY. Two new species of Pamphiliidae (Hymenoptera, Siricomorpha) from China [J]. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 2008, 33 (1): 57–60.
- Westwood JO. Thesaurus Entomologicus Oxoniensis; or, Illustrations of New, Rare, and Interesting Insects, for the Most Part Contained in the Collection Presented to the University of Oxford by the Rev. F. W. Hope with Forty Plates from Drawings by the Author [M]. Oxford: Clarendon Press, 1874: 1–205.
- Wu XY, Fan JB, Fan H. The control indices of *Acantholyda posticalis* and its forecasting techniques [J]. *Journal of Gansu Forestry Science and Technology*, 2005, 30 (2): 40–42, 61. [武星煜, 樊建宝, 范慧. 松阿扁叶蜂防治指标及预测预报技术研究 [J]. 甘肃林业科技, 2005, 30 (2): 40–42, 61]
- Wu XY, Xin H, Yang QQ. A new species of *Acantholyda* Costa (Hymenoptera, Pamphiliidae) from China [J]. *Forest Research*, 2014, 27 (3): 400–402. [武星煜, 辛恒, 杨启青. 中国阿扁蜂属 (膜翅目: 扁蜂科) 一新种 [J]. 林业科学研究, 2014, 27 (3): 400–402]
- Wu XY, Xin H, Liu HX, *et al.* A new species of *Acantholyda* Costa (Hymenoptera, Pamphiliidae) damaging *Picea crassifolia* from China [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2016, 52 (9): 103–06. [武星煜, 辛恒, 刘海秀, 等. 危害青海云杉的阿扁蜂属 (膜翅目: 扁蜂科) 一新种 [J]. 林业科学, 2016, 52 (9): 103–06]
- Xiao GR. A synopsis of Chinese sawflies of the subfamily Cephalcinae (Hymenoptera, Pamphiliidae) [J]. *Scientia Silvae*, 1963, 8 (1): 15–28. [萧刚柔. 中国腮扁叶蜂亚科昆虫研究 [J]. 林业科学, 1963, 8 (1): 15–28]
- Xiao GR. Two new species of Cephalcinae from China (Hymenoptera: Pamphiliidae) [J]. *Entomotaxonomia*, 1984, 6 (2–3): 137–140. [萧刚柔. 云南腮扁叶蜂亚科两新种 [J]. 昆虫分类学报, 1984, 6 (2–3): 137–140]
- Xiao GR, Zhou SZ, Huang XY. Two new species of sawflies from China (Hymenoptera: Pamphiliidae, Cephalcinae; Tenthredinidae, Nematinae) [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 1986, 22 (4): 356–359. [萧刚柔, 周淑芷, 黄孝远. 中国扁叶蜂及叶蜂各一新种 (膜翅目: 扁叶蜂科、叶蜂科) [J]. 林业科学, 1986, 22 (4): 356–359]
- Xiao GR. Four new species of Cephalcinae from China (Hymenoptera: Pamphiliidae) [J]. *Scientia Silvae Sinicae, Memoir of Forest Entomology*, 1987: 1–4. [萧刚柔. 中国扁叶亚蜂四新种 (膜翅目: 扁叶蜂科) [J]. 林业科学, 昆虫专辑, 1987: 1–4]
- Xiao GR, Huang XY, Zhou SZ, *et al.* Economic Sawfly Fauna of China (I) [M]. Shaanxi: Tianze Eldonejo, 1992: 13–21. [萧刚柔, 黄孝远, 周淑芷, 等. 中国经济叶蜂志 (I) [M]. 陕西: 天则出版社, 1992: 13–21]
- Xiao GR. The Webspinning and Leafrolling Sawflies of China [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2002. [萧刚柔. 中国扁叶蜂 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2002]
- Xiao GR, Zhao CS. A new record of the genus *Acantholyda* (Hymenoptera, Pamphiliidae) to China [J]. *Forest Pest and Disease*, 2005, 24 (1): 13–14. [萧刚柔, 赵常胜. 危害红松的阿扁叶蜂属中国一新纪录种 (膜翅目, 扁叶蜂科) [J]. 中国森林病虫, 2005, 24 (1): 13–14]
- Xin H, Wu XY. The investigation and taxonomical research of the sawflies species from Gansu Province [J]. *Journal of Gansu Forestry Science and Technology*, 2010, 35 (1): 9–11. [辛恒, 武星煜. 甘肃叶蜂种类调查及分类研究 II. 扁蜂科和广蜂科属种名录 [J]. 甘肃林业科技, 2010, 35 (1): 9–11]
- Yang ZX. Preliminary studied on *Acantholyda flavomarginata*, Maa [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 1998, 35 (3): 147–148. [杨子祥. 黄缘阿扁叶蜂的初步研究 [J]. 昆虫知识, 1998, 35 (3): 147–148]
- Yano M, Sato K. Two new species of *Chalastogastra* from Japan [J]. *Kontyû*, 1928, 2: 209–212.
- Yuan XJ. Geographical Variation of *Acantholyda posticalis* Matsumura and its Response Mechanism to Host Volatiles [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2013. [袁秀洁. 松阿扁叶蜂地理变异及其对寄主挥发物的反应机制研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2013]
- Zaddach G. Beobachtungen über die Arten der Blatt- und Holzwespen von C. G. A. Brischke Hauptlehrer an der altstädtischen evangelischen Knabenschule in Danzig und Dr. Gustav Zaddach, Professor in Königsberg, mitgeteilt von Zaddach. [Dritte Abhandlung] Lydidae [J]. *Schriften der Physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg*, 1866, 6: 104–203.
- Zhelochovtsev AN. Novye vidy Symphyta (Hymenoptera) fauny SSSR [J]. *Sbornik Trudov Zoologiceskogo Muzeja MGU*, 1968, 11: 47–56.