

# 白垩纪缅甸琥珀中的隐翅虫及其重要生态意义

蔡晨阳

中国科学院南京地质古生物研究所, 南京 210008

**摘要** 白垩纪缅甸琥珀中内含物研究是当前古生物研究的热点之一。隐翅虫形态多样、分布广泛、种类繁多,目前是动物界最大的一个科。近些年,在缅甸琥珀中发现了种类丰富多样的隐翅虫化石,为研究陆地生态系统中的生物多样性的演化提供了重要材料。通过对保存精美的隐翅虫化石的研究,不仅可以揭示隐翅虫科昆虫的起源和演化,而且有助于认识早期陆地生态系统中昆虫与真菌以及昆虫之间的复杂关系,揭示高等真菌和社会性昆虫的早期演化历史。先进的成像技术和分析方法可以帮助人们深入认识缅甸琥珀昆虫的形态功能,理解远古昆虫与周围环境的复杂关系,进而重建远古陆地森林生态系统的整体面貌。

**关键词** 隐翅虫科;缅甸琥珀;古生态学;古行为学;中生代;陆地生态系统

琥珀又被称为“时间胶囊”,它精美地保存了远古的生物在地质历史中精彩的演化片段,是当前古生物学尤其是古昆虫学研究的热点。世界上著名的含虫琥珀主要来自于多米尼加共和国、波罗的海地区、墨西哥、黎巴嫩和缅甸,其中中生代的琥珀,如白垩纪早期的黎巴嫩琥珀和白垩纪中期的缅甸琥珀,具有重要的科研价值。产于缅甸北部胡康河谷的缅甸琥珀的时代大致为白垩纪中期,距今大约9900万年。缅甸琥珀昆虫研究对了解中生代昆虫各类群的起源和早期演化、分类系统学、古生态学和古地理学等方面具有重要的意义。

隐翅虫是一类小型甲虫,在分类上隶属于昆虫纲鞘翅目隐翅虫科。它们形态多样、分布广泛、种类繁多,目前是动物界物种多样性最高的一个科,分为31个亚科,已描述的种类超过63000种。提到隐翅虫,人们可能首先会联想到由隐翅虫引起的隐翅虫皮炎。然而在成千上万种隐翅虫属中,只有一个属(毒隐翅虫属

*Paederus*)的隐翅虫的体液具有毒性。绝大部分隐翅虫对人类无害,它们是农田益虫,可以捕食危害农作物的害虫。隐翅虫科昆虫起源早,最早的化石记录可以追溯到侏罗纪早期。侏罗纪的隐翅虫种类组成较为单调,仅发现6个亚科。然而到了白垩纪中期至少出现了26个亚科。白垩纪中期的隐翅虫对于研究这个超大大类群的形态多样性、物种多样性和生态多样性等方面具有不可或缺的作用。

2013年4月,蔡晨阳等在国内着手大规模地收集并开展缅甸琥珀昆虫化石的研究工作。而在此前,中国古昆虫学者主要的研究材料是来自中国北方中侏罗世燕辽生物群和早白垩世热河生物群中的以印痕形式保存的昆虫化石,一直没有涉及白垩纪中期的缅甸琥珀生物群。2014年,蔡晨阳等发现了世界上最古老的铠甲亚科隐翅虫化石<sup>[1]</sup>和最早的埋葬虫属的葬甲化石等<sup>[2]</sup>。这批研究成果的问世标志着中国古昆虫学者开始正式踏入缅甸琥珀昆虫研究这一古老而常新的领

收稿日期:2018-04-08;修回日期:2018-10-11

作者简介:蔡晨阳,副研究员,研究方向为昆虫的起源与早期演化、琥珀生物群,电子信箱:cycycai@nigpas.ac.cn

引用格式:蔡晨阳.白垩纪缅甸琥珀中的隐翅虫及其重要生态意义[J].科技导报,2018,36(23):30-35;doi:10.3981/j.issn.1000-7857.2018.23.005

域。在此之后,国内多家研究院所也加入了缅甸研究的大队伍,中国关于缅甸琥珀昆虫化石的研究论文数量呈井喷式增长。目前,缅甸琥珀中内含物的研究已经成为了当今古生物学研究的热点之一。尽管近几年有关缅甸琥珀昆虫的研究论文数逐年增长,但绝大部分都仅局限于形态描述与生物多样性领域,而且研究重点大多停留在传统的昆虫分类学研究上。21世纪以来,琥珀昆虫研究已不仅局限于最基础的昆虫形态描述和系统分类,而是随着新技术和新方法引进微观世界,尤其是同步辐射成像技术、超微CT断层扫描技术、激光共聚焦显微技术等手段的广泛应用,让人们更深入、更细致地认识到琥珀昆虫的超微构造。通过对细节特征的深入研究和分析,能够进一步阐述古昆虫复杂的行为学、昆虫与植物、真菌的关系以及昆虫与脊椎动物的关系等重要科学问题。

可能由于隐翅虫的体型较小(大部分长2~8 mm)、种类繁多,缅甸琥珀中所保存的隐翅虫的多样性极高,已发现的亚科总数达到19个,是目前已知的隐翅虫多样性最高的化石宝库。近5年来,蔡晨阳联合国内外同行(如上海师范大学和中国科学院动物研究所)主要对缅甸琥珀中苔甲亚科(Scydmaeninae)、异形隐翅虫亚科(Oxytelinae)、巨须隐翅虫亚科(Oxyporinae)、筒隐翅虫亚科(Osoriinae)、前角隐翅虫亚科(Aleocharinae)、原隐翅虫亚科(Proteininae)、铠甲亚科(Micropeplinae)和蚁甲亚科(Pselaphinae)等类群进行了详细的分类系统学、功能形态学和生物地理学等方面的研究,并取得了一系列研究成果。本文将重点介绍2017年国内学者发表的两项有关隐翅虫化石与周围环境关系的重要研究成果。通过对缅甸琥珀中的专性菌食性巨须隐翅虫和特化的前角隐翅虫的研究,揭示了白垩纪蘑菇的生物多样性和最早的社会性寄生现象<sup>[3-4]</sup>。

## 1 隐翅虫揭示白垩纪蘑菇多样性

真菌的演化历史漫长,推测在寒武纪就已经登上陆地。最早的昆虫化石来自于泥盆纪早期,距今约4亿年。昆虫与真菌之间存在漫长的相互关系,其中菌食性在昆虫中广泛存在。现生隐翅虫能够针对真菌的不同部位采取不同的取食方式,如刮食真菌孢子、咀嚼菌丝和经口前消化的流质吸食等。尽管菌食性甲虫化石在中生代时有报道,但一直缺乏与取食行为直接相关

的形态学证据。2011年,岳艳丽等描述了发现于中国东北距今约1.25亿年的热河生物群中的第一枚中生代巨须隐翅虫化石(义县巨须隐翅虫 *Oxyporus yixianus*),但由于化石标本保存欠佳,重要的口器特征缺失,并没有对它的菌食行为和蘑菇的演化做深入探讨<sup>[5]</sup>。2014年,蔡晨阳<sup>[6]</sup>发现了来自相同地层的另外两种新型巨须隐翅虫,丰富了白垩纪巨须隐翅虫的多样性。2017年,日本学者也报道了一种来自缅甸琥珀的巨须隐翅虫<sup>[7]</sup>。然而,此前人们对菌食性隐翅虫的研究主要停留在昆虫的形态描述上,并没有将真菌与隐翅虫作为一个整体研究,进而推断昆虫与真菌互作的起源和演化。昆虫与真菌的关系是当前古昆虫研究的一个新兴领域,但由于直接的化石证据十分罕见,人们对昆虫与真菌关系的演化历史知之甚少。2016年12月,中国研究团队报道了缅甸琥珀中发现的一类口器极其特化的原隐翅虫亚科昆虫化石,揭示了白垩纪中期昆虫与真菌的相互关系<sup>[8]</sup>。这一成果的发表开启了隐翅虫与真菌互作研究的大门。近几年,中国古生物学家聚焦昆虫与真菌的关系,针对性地收集化石材料并开展相关研究。通过对收集的白垩纪蘑菇化石和隐翅虫化石的综合研究,揭示了蘑菇的早期演化历史和白垩纪蘑菇多样性。

### 1.1 蘑菇的前世今生

蘑菇属于真菌界,在系统分类上是和植物界、动物界和细菌界等是并列的关系。蘑菇是高等真菌,大部分种类属于担子菌门。人类食用的部分是担子菌的子实体,即担子菌长出地面的部分,形同小伞,它是担子菌的繁殖器官。

蘑菇的生活周期很短,质地柔软,没有几丁质或矿化的表皮,也没有高等植物的维管束结构,几乎难以保存为印痕化石。蘑菇化石非常罕见,主要的保存形式是琥珀。目前只有一例蘑菇的印痕化石的报道,发现于巴西白垩纪早期的地层中。由于琥珀保存的偏好性,所有在琥珀中所发现的蘑菇都是很小,伞盖直径不超过6 mm。世界上第一块蘑菇化石来自距今约2000万年的多米尼加琥珀。世界上第二块蘑菇化石保存在距今约9000万年前(白垩纪中期)的美国新泽西琥珀中,这一发现意义重大,将蘑菇的演化史向前推进了近7000万年。与多米尼加琥珀中的蘑菇非常类似,白垩纪的蘑菇和现代有些类群十分相似,证明蘑菇亿万年来身体构型演化的保守性。之后科学家又陆续在多米

尼加琥珀发现了两类新的蘑菇化石,证明蘑菇在 2000 万年的生物多样性已经很高。琥珀中保存的最古老的蘑菇来自距今约 1 亿年的缅甸琥珀,第一块正式描述缅甸琥珀蘑菇化石的伞盖很小,直径仅为 2.2 mm,由于这块蘑菇化石保存欠佳,菌柄并未保存,使得蘑菇的分类位置成谜。

### 1.2 缅甸琥珀中发现多种小蘑菇

通过对缅甸琥珀标本的系统收集和整理,发现了多种保存精美的蘑菇化石(图 1)。这些蘑菇共有 4 种不同类型,与其他琥珀保存的蘑菇类似,伞盖较小,直径在 3~4 mm。其中类型 A 和类型 B 可以归入现生的小皮伞科,与现生的小皮伞属和新泽西琥珀中的古小皮伞属十分相似;而类型 C 和类型 D 形态较为独特,类型 C 的伞柄着生于伞盖边缘,而类型 D 的伞柄极短且粗壮,这些特征与现生蘑菇都存在较大的差异,因此这两类暂且定为伞菌目,而科一级分类位置仍然不能确定。缅甸琥珀中四种形态各异的蘑菇化石的发现,直接证明了在白垩纪中期的早期陆地生态系统中,高等真菌已具有较高的多样性。琥珀对小型生物的保存具有明显的偏好性,但琥珀森林中大蘑菇呢难寻,直接化石证据可能比较难找,科学家另辟蹊径,从严格以蘑菇为食的小虫子入手,从另一个角度证明了蘑菇的多样性和大型蘑菇的存在。

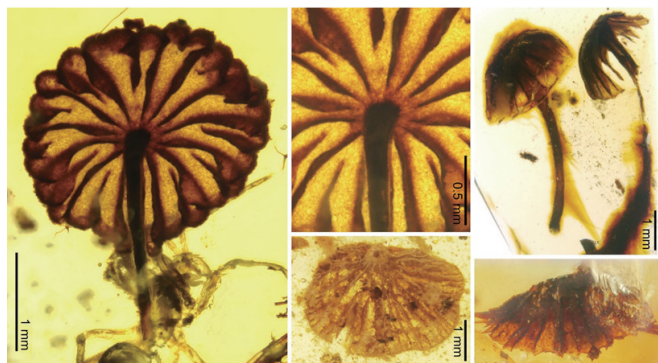


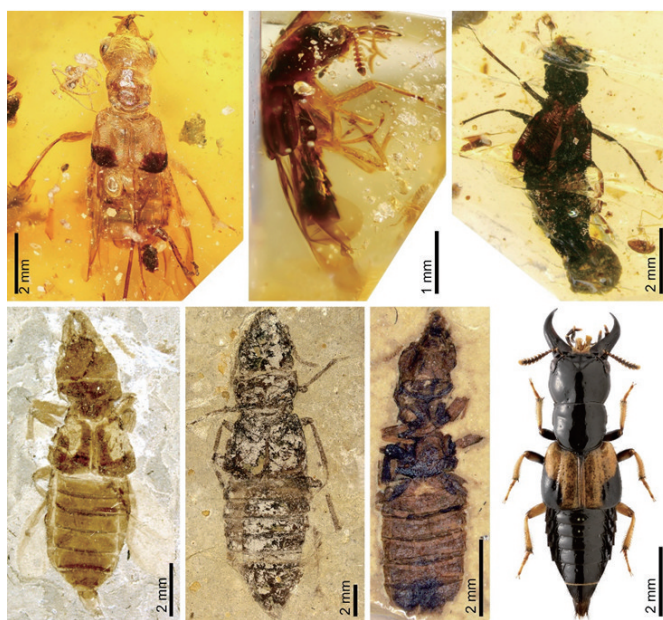
图 1 缅甸琥珀中多种多样的小蘑菇

Fig.1 Diverse small-sized mushrooms in Burmese amber

### 1.3 缅甸琥珀中发现“采蘑菇”的小甲虫

隐翅虫不仅形态多样,它们的食性也十分多样。我们在缅甸琥珀中发现了 3 种独特的隐翅虫——巨须隐翅虫(图 2)。现生巨须隐翅虫共有 100 多种,广泛分布于北半球。现生的巨须隐翅虫通常取食成熟的伞菌目、牛肝菌目和多孔菌目等菌类等蘑菇的新鲜肉质部

分(子实体)。在缅甸琥珀中发现多种蘑菇化石的同时,也发现了 3 种巨须隐翅虫(类型 1~3)。它们形态各异、大小不一(体长 4.5~7.7 mm),但是都具有高度特化的口器。下唇须第 3 小节呈巨大的斧状,端部布满不同类型的细小嗅觉感受器,用以探寻蘑菇并判断其新鲜程度。它们的上颚内侧呈锯齿状,用以切割和取食蘑菇。与现生许多取食蘑菇的甲虫一样,缅甸琥珀中两种巨须隐翅虫的鞘翅具有鲜艳的斑纹,代表着一种警戒色,起到警示并恐吓捕食者的作用。通过古今对比和微细特征的形态功能学分析,从侧面证明了 1 亿年前的巨须隐翅虫和现代的类型具有相似的生活习性,即严格以蘑菇新鲜肉质部分为食。此外,巨须隐翅虫均具有社会性;成虫会在新鲜的蘑菇伞盖内打洞、产卵,进而孵化,还会对它们的幼虫进行喂食和保护。因此,这些体型较大的隐翅虫需要取食伞盖较大的蘑菇才能存活,进而推测在缅甸的琥珀森林中不仅有小蘑菇,同时也应该存在大蘑菇。



注:上排来自缅甸琥珀,下排左三来自热河生物群,

下排最右为现代巨须隐翅虫

图 2 化石和现生巨须隐翅虫

Fig. 2 Fossil and living oxyporine rove beetles (upper from Burmese amber; lower left three from the Jehol biota, right as an extant representative)

### 1.4 更为古老的蘑菇食客

1 亿年前的缅甸琥珀中发现了巨须隐翅虫,那么有没有更早的巨须隐翅虫呢? 其实早在 2011 年科研人员

就在中国东北白垩纪早期热河生物群中(距今约1.25年)发现了世界上第一块中生代巨须隐翅虫化石——义县巨须隐翅虫(*Oxyporus yixianus*)(图2,下排左1)<sup>[9]</sup>。但是这块化石只保存了背面特征,口器特征保存欠佳,所以并没有对口器的形态功能做细致研究。2014年,古生物学家在相同的化石层又发现2种新的巨须隐翅虫(图2,下排左2,3),其中一类体型超大,体长可达19.7 mm。通过对其中一类巨须隐翅虫的口器的研究,发现它具有与现生种类相同的斧状下颚须。另外,它们的鞘翅也具有显眼的警戒色,暗示它们很可能取食蘑菇。依据现生不同大小的巨须隐翅虫取食不同大小的蘑菇这一规律,大胆推测超大体型的巨须隐翅虫可能取食大型蘑菇。因此推测在距今1.25亿年的中国东北地区已经存在多种蘑菇,有些种类体型大小可能相当可观(图3)。热河生物群中巨须隐翅虫还间接证明了早白垩世蘑菇的存在,将蘑菇的最早化石记录推前至1.25亿年。



图3 白垩纪甲虫取食蘑菇的生态复原图

Fig. 3 Ecological reconstruction of the Cretaceous oxyporine beetles feeding on mushrooms

## 2 “寄蚁篱下”的隐翅虫

社会性昆虫(如蚂蚁、蜜蜂和白蚁等)的起源和演化一直是古昆虫研究的热点问题。然而,人们对社会性昆虫巢穴中的寄生生物的起源和演化几乎一无所知。社会性昆虫的巢穴是一个隐蔽的小型“生态系统”,因此巢穴内的生物很难形成化石。此前发现的社会性寄生昆虫全部来自时代较新的中新世的多米尼加和墨西哥琥珀,距今大约1900万年,推测它们是白蚁巢穴中的寄生生物<sup>[4]</sup>。目前已知社会性的白蚁和白蚁的“社会”至少在1亿年前就已经形成,因此对处于白蚁演

化早期的白蚁巢穴寄生生物的研究显得至关重要。2016年12月,日本和美国学者报道了来自缅甸琥珀的可能的社会性寄生昆虫,即一类属于现生 Mesoporini 族的前角隐翅虫<sup>[9]</sup>。由于现生 Mesoporini 的属种并非严格的社会性昆虫(包括白蚁和蚂蚁)巢穴中的寄居客,因此并不能确定它们可能的寄主。在大量收集标本的基础上,蔡晨阳在地在缅甸琥珀中发现一类现生种类全部严格寄居在白蚁巢穴中的毛蟹隐翅虫族(*Trichopse-niini*)昆虫。这一发现证明了白蚁的社会性在白垩纪中期已经形成,而且表明社会性昆虫的巢穴在其演化的早期阶段已经被其他动物所利用。

### 2.1 昆虫的社会

人们可能对社会性昆虫并不陌生。社会性昆虫的最大特点是成员之间按照社会等级( caste )分化而建立分工,个体成员离开集群则难以生存。社会性昆虫的巢穴中常常偷偷摸摸地住着一些“不速之客”,这些外来客利用巢穴中丰富的食物资源、获得舒适的居住环境、并能获得社会性昆虫对它们的保护。在所有社会性昆虫中,白蚁(等翅目)是目前已知最为古老的社会性昆虫,它们社会性的起源不晚于侏罗纪晚期,显著早于其他社会性昆虫,如蚂蚁和蜜蜂。白蚁的巢穴内部非常隐秘,但是里面常常寄居有种类多样、形态特化的小型动物(主要为昆虫),有些种类离开了蚁巢就无法正常生活,它们叫做蟹客(termitophile),这种现象称为社会性寄生。通过长期而复杂的演化适应,蟹客能够侵入“保卫森严”的白蚁巢穴,利用巢穴内适宜稳定的环境、丰富营养的食物,并能获得蚁穴这一天然屏障的有效保护。

现代白蚁巢内栖居着多种多样的无脊椎动物,如多足类(马陆)、螨虫、甲虫、蚤蝇、蟹蟀等,它们大多数为寄食性蟹客。这类蟹客“借住”在白蚁巢穴中偷食白蚁巢穴内的真菌,而不会对白蚁的生长发育产生任何影响。为了适应白蚁巢穴隐秘的生活方式,寄食性蟹客的体型较特化,大体可以分为两大类,即“防御型”的似鲨状的体型和“亲和型”的膨腹状的体型。前者体型呈泪滴状,身体头部和附肢缩短并收缩于腹部的沟槽中,最大程度地保护自身,减少损伤,它们与白蚁之间不存在食物交换,在巢穴内行动迅速,避免引起寄主的注意;后者则通过膨大的身体分泌的“抚慰性物质”与白蚁和平共处,并依靠白蚁的喂食存活,在巢穴内行动缓慢,与寄主接触频繁。

## 2.2 最早的蟹客

蟹客生活在较为封闭的白蚁巢穴中,化石记录极其稀少。较为确信的蟹客化石全部来自中新世的多米尼加和墨西哥琥珀,距今大约1900万年。已知最古老的白蚁化石发现于白垩纪早期,因而中生代的蟹客的研究对理解白蚁社会性的起源、白蚁巢穴中共生生物的早期演化具有重要作用。通过对22000枚缅甸琥珀昆虫化石的系统整体和研究,发现两枚体型奇特的前角隐翅虫化石。他们身体十分特化,头部、触角、前足和中足全部缩于身体腹面,呈典型的似蜚状的体型。通过先进的激光共聚焦显微镜、荧光显微镜和生物显微镜的成像观察,发现这类甲虫后足基节与后胸腹板完全融和在一起,代表了现生前角隐翅虫亚科毛蟹隐翅虫族(*Trichopseniini*)的重要鉴定特征,与现生的原鼻蟹隐翅虫属较为接近。基于这类甲虫特殊的体型和后足特征,建立了一新属一新种,即缅甸白垩毛蟹隐翅虫(*Cretotrichopsenius burmiticus*)(图4)<sup>[4]</sup>。除了典型的防御体型之外,这类甲虫的腹部具有很多向后的刚毛,后足跗节具成排带状小刺,这些结构都起到了防护作用。更为有趣的是,缅甸白垩毛蟹隐翅虫的后足异常粗壮,不活动时可缩于后胸腹板的超大腿板之下,运动时则可以伸出体外。强壮的后足腿节、发育的大腿板和后足胫节末端的刺均为与跳跃相关的适应特征,暗示了它们可能具有跳跃习性,从而高效地避开白蚁的干扰。由于现生毛蟹隐翅虫族的所有属种都是严格的蟹客,结合形态特征推测这类化石隐翅虫也具有类似的生活方式,代表了目前已知最古老的蟹客化石,将蟹客化石记录推前了约8000万年。值得一提的是,缅甸白垩毛蟹隐翅虫也代表着目前已知的前角隐翅虫亚科的最早化石记录。



图4 缅甸白垩毛蟹隐翅虫

Fig. 4 Trichopseniine rove beetle in Burmese amber

## 2.3 远古蟹客“住谁家”

既然确定了这些隐翅虫是白蚁巢穴的寄居客,那么它们住在哪种白蚁的巢穴里面呢?毛蟹隐翅虫族与其他所有的蟹客隐翅虫族不同,它们可以与多个白蚁科共生,包括高等的鼻白蚁科、白蚁科,也有较为低等的澳白蚁科和木白蚁科。白垩纪缅甸琥珀见证了白蚁的早期分化,目前已发现原始白蚁9属10种,包含介于澳白蚁和其他白蚁之间的原始过渡类群以及木白蚁科。由于蟹客与白蚁之间的寄主专一性很低,因此这类原始的白蚁都有可能这类蟹客的寄主。中生代首例蟹客的发现不仅证明了白蚁的社会性在白垩纪中期已经形成,而且表明了社会性昆虫的巢穴在其演化的早期阶段已经被其他动物所利用(图5)。



图5 白垩纪中期白蚁巢穴内部的生态复原图

Fig. 5 Ecological reconstruction of the mid-Cretaceous termitophilous rove beetle

## 3 结论

隐翅虫是陆地生态系统中形态多样性、物种多样性、生态多样性最高的节肢动物之一。隐翅虫在其漫长的演化历史中与周围生物逐步形成了错综复杂的联系。而通过对保存精美的隐翅虫化石的研究,不仅有助于理解隐翅虫科昆虫的起源和演化、揭示生物多样性的形成历史,而且可以认识早期陆地生态系统中昆虫与真菌、昆虫之间的复杂关系,揭示高等真菌和社会性昆虫的早期演化历史。

尽管缅甸琥珀昆虫的研究已有百年历史,但是层出不穷的缅甸琥珀内含物告诉我们,缅甸琥珀生物群的研究程度还相当之低。大量未被正式描述的新物种有待各个门类的古生物学家参与研究。缅甸琥珀中的生物保存堪称顶级,全世界范围内的同时期生物群绝

无仅有。精美保存的细节特征蕴藏了丰富的古生态学和行为学的信息,借助先进的成像技术和分析方法,有望揭示远古昆虫与周围环境的复杂关系,进而重建远古陆地森林生态系统的整体面貌。

### 参考文献(References)

- [1] Cai C, Huang D. The oldest microepiline beetle from Cretaceous Burmese amber and its phylogenetic implications (Coleoptera: Staphylinidae)[J]. *Naturwissenschaften*, 2014, 101(10): 813–817.
- [2] Cai C, Thayer M K, Engel M S, et al. Early origin of parental care in Mesozoic carrion beetles[J]. *PNAS*, 2014, 111(39): 14170–14174.
- [3] Cai C, Leschen R A, Hibbett D S, et al. Mycophagous rove beetles highlight diverse mushrooms in the Cretaceous[J]. *Nature Communications*, 2017, 8: 14894.
- [4] Cai C, Huang D, Newton A F, et al. Early evolution of specialized termitophily in Cretaceous rove beetles[J]. *Current Biology*, 2017, 27(8): 1229–1235.
- [5] Yue Y, Ren D, Solodovnikov A. The oldest fossil species of the rove beetle subfamily Oxyporinae (Coleoptera: Staphylinidae) from the Early Cretaceous (Yixian Formation, China) and its phylogenetic significance[J]. *Journal of Systematic Palaeontology*, 2011, 9(4): 467–471.
- [6] Cai C, Huang D. Diverse oxyporine rove beetles from the Early Cretaceous of China (Coleoptera: Staphylinidae)[J]. *Systematic Entomology*, 2014, 39(3): 500–505.
- [7] Yamamoto S. Discovery of the oxyporine rove beetle in the Mesozoic amber and its evolutionary implications for mycophagy (Coleoptera: Staphylinidae)[J]. *Cretaceous Research*, 2017, 74: 198–204.
- [8] Cai C, Newton A F, Thayer M K, et al. Specialized proteinine rove beetles shed light on insect–fungal associations in the Cretaceous[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2016, 283(1845): 20161439.
- [9] Yamamoto S, Maruyama M, Parker J. Evidence for social parasitism of early insect societies by Cretaceous rove beetles[J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 13658.

## Rove beetles in Cretaceous Burmese amber and their significant ecological implications

CAI Chenyang

Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

**Abstract** The study of bioinclusions in Cretaceous Burmese amber is one of the hotspots of current paleontological researches. Staphylinidae, or rove beetles, with its extraordinary morphological disparity and species diversity, is the largest family of animals. Recent years have witnessed discoveries of a wide variety of staphylinids in Burmese amber, to provide important materials for studying the evolution of biodiversity in terrestrial ecosystems. A study of exceptionally preserved staphylinid fossils not only reveals the origin and the evolution of the family, but also helps to understand the complex relationships between insects and fungi and the insects in early ecosystems, revealing paleodiversity of higher fungi and the early history of social insects. Advanced imaging techniques and analytical methods can be helpful for understanding the morphological functions of Burmese amber insects, to further reveal the complex relationships between ancient insects and their surroundings, and eventually to reconstruct an ancient terrestrial forest ecosystem.

**Keywords** staphylinidae; burmese amber; paleoecology; paleoethology; mesozoic; terrestrial ecosystem ●



(责任编辑 祝叶华)