

蜜蜂类（膜翅目）的起源及早期演化*

谢佳颖** 高太平*** 任 东***

（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 蜜蜂类（Bees）隶属于膜翅目 Hymenoptera 细腰亚目 Apocrita 针尾部 Aculeata，与泥蜂类昆虫共同构成了蜜蜂总科 Apoidea。作为重要的传粉昆虫，蜜蜂的起源与演化从 20 世纪起就一直是学者们密切关注的话题。随着世界各地新的化石标本的陆续发现，以及支序系统学新方法的应用，有关蜜蜂的起源与演化的认识也在不断更新。本文从化石研究历史、起源与演化、地质时代与地理分布、系统发育关系四个方面对目前蜜蜂类的起源和早期演化研究进展进行了综述。

关键词 蜜蜂；起源；演化；化石；生物地理；系统发育

The origin and early evolution of bees (Hymenoptera)

XIE Jia-Ying** GAO Tai-Ping*** REN Dong***

(Key Laboratory of Insect Evolution and Environmental Changes, College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048, China)

Abstract Bees, together with apoid wasps, constitute the family Apoidea of Aculeata, Apocrita, Hymenoptera. Due to their importance as pollinators, the origin and evolution of bees have been a focus of research since the last century. With the worldwide discovery of new fossils and the application of new methods of phylogenetic analysis, our understanding of the early origin and evolution of bees is being constantly updated. Here, we review the history of research and the current state of knowledge on the origin, evolution, geological age, geographical distribution, and phylogeny, of bees.

Key words bees; origin; evolution; fossils; biogeography; phylogeny

蜜蜂类（Bees）隶属于膜翅目 Hymenoptera 细腰亚目 Apocrita 针尾部 Aculeata 蜜蜂总科 Apoidea（Branstetter *et al.*, 2017）。蜜蜂总科分为两大支系，泥蜂类（Spheciformes, sphecoid wasps 或 apoid wasps）和蜜蜂类（Anthophila 或 bees），与蚂蚁互为姐妹群。在中文表述中，狭义上的蜜蜂指的是蜜蜂科蜜蜂属 *Apis* 昆虫，英文称之为 Honey bee，其中最被人们所熟知的是西方蜜蜂 *Apis mellifera* 和东方蜜蜂 *Apis cerana*。广义上的蜜蜂则指蜜蜂总科中的蜜蜂类，英文中用 Bees 指代。本文中所描述的“蜜蜂”皆指广义上的蜜蜂。

目前已知最早的膜翅目昆虫为广腰亚目昆虫，出现在三叠纪中亚地区，距今约 2.24 亿年

（Ronquist *et al.*, 2012）。细腰亚目昆虫则出现于侏罗纪，在白垩纪时期发生辐射（Rasnitsyn, 1983; Grimaldi and Engel, 2005; Shih *et al.*, 2011）。在长期的演化中，捕食性的细腰蜂类向以花粉为食的食性转变，保留了“蜂腰”的特征，产卵器演变为螫针，进而演化出了蜜蜂类昆虫。根据最新的研究数据推测，蜜蜂应起源于约 1.2 亿年前的早白垩世，并最早出现在古冈瓦纳大陆西部（Danforth, 2007; Almeida *et al.*, 2023）。现有的分类体系下蜜蜂共包括 7 个现生科，目前已描述的物种超过 20 000 种，在全世界除南极洲以外的大陆均有分布。蜜蜂根据生活方式的不同可以分成三类：独栖型、社会型和寄生型。蜜蜂作为

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金（32470468, 42288201）

**第一作者 First author, E-mail: xjiaying0228@qq.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: tpgao@cnu.edu.cn; rendong@mail.cnu.edu.cn

收稿日期 Received: 2025-10-29; 接受日期 Accepted: 2025-11-30

重要的传粉昆虫之一,与开花植物相互依存,是大自然和农业生态系统中开花植物的主要授粉者,在生态和经济方面发挥着重要作用(Danforth *et al.*, 2019)。

早在 20 世纪,蜜蜂就已经是科学家们研究的重点对象,对蜜蜂相关问题的研究和探讨层出不穷。因此,探究蜜蜂起源与演化对推动蜜蜂研究的发展有着十分重要的意义。本文结合蜜蜂现存类群和化石类群研究的相关进展,对其研究历史、起源与演化、地理分布及系统发育进行综述。

1 研究历史

化石作为研究昆虫起源与演化问题的关键环节,其研究对探讨蜜蜂的起源和演化具有重要意义(Grimaldi and Engel, 2005; Michez *et al.*, 2012; Engel, 2025; Engel and Kaulfuss, 2025; Geier *et al.*, 2025)。

1.1 国外研究历史

蜜蜂化石的研究最早始于 19 世纪中期,国外的诸多学者如 Hope (1836)、Germar (1849)、Heer (1849, 1865, 1867)、Giebel (1856)、Menge (1856)、Motschulsky (1856)、Unger (1867)、Novák (1877) 等都曾对蜜蜂化石进行过简单的描述,但仅有 Tosi (1896) 为蜜蜂化石发表了独立的文章。

Cockerell (1866-1948) 是首位对蜜蜂化石进行系统性研究的学者。他尝试将不同的化石证据系统性整合起来,并结合现代蜜蜂的多样性研究,构建起该领域的研究框架。在 1908 和 1909 年间发表的一系列论文中, Cockerell 描述了大量波罗的海琥珀中的蜜蜂,是第一位认识到波罗的海琥珀中蜜蜂重要性的研究者。Cockerell 发表了很多采集自弗洛里桑特矿床的蜜蜂化石类群,对蜜蜂化石及现生蜜蜂的研究都有着重要的贡献(Cockerell, 1906, 1907, 1925, 1931; Engel and Xie, 2024)。

在 Cockerell 之后的 20 世纪,对蜜蜂化石进行研究的学者逐渐增多。Statz (1931)、Zeuner (1931)、Théobald (1937)、Roussy (1960) 等

发表并建立了一系列的蜜蜂化石物种,推动了蜜蜂化石的研究进展。

1976 年,英国学者 Zeuner 和 Manning 合著的专著《蜜蜂化石专著》(Monograph on Fossil Bees) 出版。该书是在作者去世十多年后,根据作者积累的笔记汇编而成的,是 20 世纪 80 年代以前蜜蜂化石唯一的全面记述(Zeuner and Manning, 1976)。

1988 年,Michener 和 Grimaldi 在美国新泽西州晚白垩世琥珀中发现了无刺蜂化石——古白垩无刺蜂 *Cretotrigona prisca* (原 *Trigona prisca*),距今约 6 500 万年,这是目前公认的最古老的真社会性蜜蜂化石(Michener and Grimaldi, 1988a, 1988b; Engel, 2000)。

1993 年, Lutz 发表了德国埃克费尔德的社会性蜜蜂化石,来自距今约 4 700 万年前的始新世中期(Lutz, 1993)。

1995 年, Engel 发表了他第一篇关于蜜蜂化石的研究文章,描述了来自多米尼加琥珀中隧蜂科下一种, *Neocorynura electra* (Engel, 1995)。在随后的 20 年间, Engel 对分布于德国、法国、中国、非洲、印度、南北美洲及波罗的海等全球多个地区的蜜蜂化石进行了持续的分类、修订与描述工作(Michez *et al.*, 2012; Engel and Aber, 2022; Engel and Nel, 2024; Engel and Xie, 2024; Engel, 2025)。

2006 年, Poinar 和 Danforth 描述了缅甸琥珀中的缅甸类蜜蜂泥蜂 *Melittosphex burmensis* 标本,其年代距今约 1 亿年,并以此建立了 1 新科——类蜜蜂泥蜂科 Melittosphecidae。该标本被认为是泥蜂类与蜜蜂类之间的过渡类型(Poinar and Danforth, 2006; Poinar, 2009; Danforth and Poinar, 2011)。

2014 年, Dehon 等描述了产自西班牙拉塞尔达尼亚的中新世地层、法国塞雷斯泰的渐新世地层和美国绿河组的始新世地层的 4 块蜜蜂印痕化石,包括 2 属 4 种:比斯梅耶兰花蜂 *Euglossopteryx biesmeijeri*、瑟达尼亚熊蜂 *Bombus cerdanyensis*、保罗原回条蜂 *Protohabropoda pauli* 和安东尼地蜂 *Andrena antoinei*。并采用几何形态测量学分析

方法, 分析了这些新化石前翅形状与现生物种及化石类群的相似性 (Dehon *et al.*, 2014)。

1.2 国内研究历史

相较于欧洲各种矿床中发现的丰富的蜜蜂化石, 蜜蜂化石在亚洲相对罕见, 仅有少数几个地点有发现 (Engel *et al.*, 2018)。

我国对蜜蜂化石的研究起步较晚。最早对蜜蜂化石进行研究并报道的是洪友崇先生。

1983 年, 洪友崇首次发现并详细描述了山东山旺山旺组地层中的中新世蜜蜂——中新蜜蜂 *Apis miocenica*, 这是我国首次对蜜蜂化石进行报道 (洪友崇, 1983, 1985)。

1984 年, 洪友崇在山东莱阳莱阳组地层发现的“北泊子古蜜蜂 *Palaeapis beiboziensis*”, 是国内已知最早的“蜜蜂”化石记录, 来自约 1.3 亿年前的白垩纪早期 (洪友崇, 1984)。然而, 在之后的研究中, 北泊子古蜜蜂被认为并不属于蜜蜂类, 而属于泥蜂类, 并在 2018 年被转移到长背泥蜂科安加拉泥蜂属 *Angarosphex* 中 (Michener and Poinar, 1996; Engel, 2000; Michener, 2007; Zhang *et al.*, 2018)。

在这之后 1989-1994 年间, 张俊峰鉴定并发表了多个山东山旺发现的蜜蜂化石物种, 共描述了准蜂科 1 种、切叶蜂科 2 种、蜜蜂科 9 种 (Zhang, 1989; 张俊峰, 1989, 1990; 张俊峰等, 1994)。推动了我国蜜蜂化石分类研究的进展, 为我国蜜蜂化石的深入研究做出了重要贡献。

1997 年, 洪友崇基于在华北古陆发现的蜜蜂化石以及被子植物孢粉化石展开分析, 提出华北古陆是蜜蜂属 *Apis* 起源中心的观点 (洪友崇, 1997a, 1997b)。

2018 年, Engel 等在中国云南省东南部马关县发现了中新世中期的蜜蜂化石, 大理蜜蜂 (合蜜蜂亚属) *Apis (Synapis) dalica*, 这是在中国南方新生代地层中首次发现蜜蜂化石 (Engel *et al.*, 2018)。

2021 年, Engel 等在中国福建省漳浦琥珀中发现中新世无刺蜂化石, *Austroplebeia fujianica* 和 *Tetragonula florilega* (Engel *et al.*, 2021)。

2024 年, Engel 和 Xie 在中国辽宁省抚顺琥

珀中报道始新世蜜蜂化石, 包括切叶蜂科 1 族 1 属 1 种——半盾雕壁蜂 *Glyptosmia hemiaspis*, 蜜蜂科 1 属 2 种——中华长盾墨利修斯蜂 *Thyreomelikertes electrosinicus* 和孔氏长盾墨利修斯蜂 *Thyreomelikertes kongi* (Engel and Xie, 2024) (图 1)。



图 1 中华长盾墨利修斯蜂 (Engel and Xie, 2024)
Fig. 1 Photograph of *Thyreomelikertes electrosinicus* (Engel and Xie, 2024)

我国目前已发现的蜜蜂化石共涉及 3 科, 准蜂科、切叶蜂科和蜜蜂科, 产地主要集中在山东山旺、云南马关、福建漳浦和辽宁抚顺 (表 1)。

2 起源与演化

蜜蜂类昆虫隶属于膜翅目细腰亚目, 细腰亚目作为一个单系分支在二叠纪至侏罗纪期间已与“广腰亚目”分化, 在侏罗纪后期到白垩纪发生多样化辐射 (Peters *et al.*, 2017)。但在白垩纪之前, 尚未发现任何蜜蜂类的化石记录。长期以来, 研究者推测蜜蜂起源于白垩纪, 却缺乏直接的化石证据支持 (Danforth, 2007)。2023 年, Almeida 等通过系统发育分析推断, 蜜蜂起源于 1.2 亿年前的早白垩世, 最早出现在古老的冈瓦纳大陆西部 (Almeida *et al.*, 2023; Ramírez, 2023; Henríquez-Piskulich *et al.*, 2024)。

蜜蜂与肉食性的泥蜂类昆虫有着紧密的亲缘关系, 被认为是从泥蜂祖先中分化出来的 (Danforth, 2007)。现已有证明, 与现存蜜蜂亲缘关系最近的是泥蜂类方头泥蜂科下的圆痣短

表 1 中国蜜蜂化石名录
Table 1 List of bee fossils found in China

科 Family	种 Species	类型 Type	年代 Age	产地 Locality	参考文献 References
准蜂科 Melittidae	<i>Dasypoda basaltica</i> Zhang, 1989	印痕化石 Compression fossil	中新世 Miocene	山东山旺 Shanwang, Shandong	张俊峰, 1989
切叶蜂科 Megachilidae	<i>Sinostigma spinalata</i> Hong, 1983	印痕化石 Compression fossil	中新世 Miocene	山东山旺 Shanwang, Shandong	洪友崇, 1983, 1985
	<i>Megachile shanwangae</i> Zhang, 1989	印痕化石 Compression fossil	中新世 Miocene	山东山旺 Shanwang, Shandong	张俊峰, 1989
	<i>Glyptosmia hemiaspis</i> Engel, 2024	琥珀 Amber	始新世 Eocene	辽宁抚顺 Fushun, Liaoning	Engel and Xie, 2024
	<i>Anthidium basalticum</i> Zhang, 1989	印痕化石 Compression fossil	中新世 Miocene	山东山旺 Shanwang, Shandong	Zhang, 1989; 张俊峰等, 1994
蜜蜂科 Apidae	<i>Xylocopa veta</i> Zhang, 1994	印痕化石 Compression fossil	中新世 Miocene	山东山旺 Shanwang, Shandong	张俊峰等, 1994
	<i>Xylocopa obata</i> Zhang, 1994	印痕化石 Compression fossil	中新世 Miocene	山东山旺 Shanwang, Shandong	张俊峰等, 1994
	<i>Xylocopa diatoma</i> Zhang, 1990	印痕化石 Compression fossil	中新世 Miocene	山东山旺 Shanwang, Shandong	张俊峰, 1990
	<i>Thyreomelikertes kongi</i> Engel and Xie, 2024	琥珀 Amber	始新世 Eocene	辽宁抚顺 Fushun, Liaoning	Engel and Xie, 2024
	<i>Thyreomelikertes electrosinicus</i> Engel and Xie, 2024	琥珀 Amber	始新世 Eocene	辽宁抚顺 Fushun, Liaoning	Engel and Xie, 2024
	<i>Tetragonula</i> (<i>Tetragonula</i>) <i>forilega</i> Engel, 2021	琥珀 Amber	中新世 Miocene	福建漳浦 Zhangpu, Fujian	Engel et al., 2021
	<i>Bombus Iuianus</i> Zhang, 1990	印痕化石 Compression fossil	中新世 Miocene	山东山旺 Shanwang, Shandong	张俊峰, 1990
	<i>Bombus dilectus</i> Zhang, 1994	印痕化石 Compression fossil	中新世 Miocene	山东山旺 Shanwang, Shandong	张俊峰等, 1994
	<i>Bombus anacolus</i> Zhang, 1994	印痕化石 Compression fossil	中新世 Miocene	山东山旺 Shanwang, Shandong	张俊峰等, 1994
	<i>Austroplebeia</i> (<i>Anteplebeina</i>) <i>fujianica</i> Engel, 2021	琥珀 Amber	中新世 Miocene	福建漳浦 Zhangpu, Fujian	Engel et al., 2021
	<i>Apis (Synapis) dalica</i> Engel and Wappler, 2018	印痕化石 Compression fossil	中新世 Miocene	云南马关 Maguan, Yunnan	Engel et al., 2018
	<i>Apis shandongica</i> Zhang, 1989	印痕化石 Compression fossil	中新世 Miocene	山东山旺 Shanwang, Shandong	张俊峰, 1989
	<i>Apis miocenica</i> Hong, 1983	印痕化石 Compression fossil	中新世 Miocene	山东山旺 Shanwang, Shandong	洪友崇, 1983, 1985
	<i>Apis longitibia</i> Zhang, 1990	印痕化石 Compression fossil	中新世 Miocene	山东山旺 Shanwang, Shandong	张俊峰, 1990
	<i>Apis fota</i> Zhang, 1989	印痕化石 Compression fossil	中新世 Miocene	山东山旺 Shanwang, Shandong	张俊峰, 1989

表中分类位置均以原作者发表文章时所确定的分类位置为准。
The systematic position of bee fossils in the table was based on the description in original papers.

柄泥蜂亚族 *Ammoplanina* (Sann *et al.*, 2018)。

化石作为研究昆虫起源与演化问题的关键依据,一直备受关注。尽管不断有新的蜜蜂化石类群发表,但相比于其他膜翅目昆虫,蜜蜂的化石记录仍然稀少,并且以琥珀居多。被包裹进琥珀中的蜜蜂大部分为采集树脂的蜜蜂,在已描述的蜜蜂化石物种中,采集树脂的蜜蜂占比达 61%,然而在现存的蜜蜂物种中,它们仅占 29% (Michez *et al.*, 2012; Cardinal and Danforth, 2013)。说明有许多不采集树脂的蜜蜂难以通过琥珀保存下来,也可能仍有大量保存有蜜蜂的印痕化石暂未被发现 (Engel and Xie, 2024)。

古白垩无刺蜂 *Cretotrigona prisca* 是迄今所知最古老的确切蜜蜂化石,由 Michener 和 Grimaldi (1988a, 1988b) 发现于美国新泽西州的晚白垩世琥珀中,其年代约为 6 500 万年前。Michener 和 Grimaldi 根据前翅翅脉减少、螫针无前叉、后胫节无距、具毛刷、无耳状突以及爪简单并具爪垫的特征,将其分类至无刺蜂中 (Michener and Grimaldi, 1988a, 1988b; Engel, 2000)。Engel (2000) 对无刺蜂的亲缘关系进行了初步的系统发育分析。在无刺蜂族 (*Meliponini*) 的各属中,白垩无刺蜂属 *Cretotrigona* 与无刺蜂属 *Trigona* 最为相似。后足基跗节内表面基部具有发达的丝质毛区是无刺蜂属的显著特征,该结构同样见于白垩无刺蜂属中。而白垩无刺蜂属因具有后足胫节后缘无羽状毛、后足胫节隆起的毛区 (*Keirotrichiate*) 中部区域与后缘区域之间呈平缓过渡、前翅亚缘室完全缺失的特征,能与无刺蜂属进行明确区分。综合这些特征,Engel 将 *Trigona prisca* 从无刺蜂属中移出,单独建立了白垩无刺蜂属。

古白垩无刺蜂与现代高度社会化的蜜蜂密切相关,推测其同样具备社会性特征。古白垩无刺蜂具有一系列与花粉采集相关的形态特征,包括:胸部腹侧前部密布刚毛,后胫节具花粉篮、锯突及毛刷结构,后基跗节基部具有向后指向的刚毛,且前足与中足均具密集刚毛。根据这些特征可知古白垩无刺蜂存在收集和携带花粉的行为,与现代无刺蜂属的行为相似,同时表明现代蜜蜂物种所具备的复杂觅食行为在白垩纪时期已具雏

形。古白垩无刺蜂的存在还表明,蜜蜂的许多主要类群很可能在白垩纪末期就已经出现,这与被子植物的多样化进程相吻合 (Elliott and Nations, 1998; Cardinal and Danforth, 2013)。

2006 年, Poinar 和 Danforth 在早白垩世的缅甸琥珀中发现了约 1 亿年前的缅甸类蜜蜂泥蜂 *Melittosphex burmensis* 化石,并将它归属到蜜蜂类中,该标本比古白垩无刺蜂还要早 4 000 万年。Poinar 和 Danforth 根据该标本建立了类蜜蜂泥蜂科 *Melittosphhecidae*, 代表了一个采集花粉的蜜蜂总科的灭绝支系,与现生蜜蜂构成姐妹群 (Poinar and Danforth, 2006)。缅甸类蜜蜂泥蜂既具备现存蜜蜂相似的特征,分枝羽状毛、后足净角器缺失、有用于清洁前足的胫节刷、胫节外表面的刚毛少或没有、胫基板发育较差以及分裂的跗爪。同时也存在泥蜂类的特征,如两个中足胫节距和细长的后足基跗节,表明缅甸类蜜蜂泥蜂不属于任何现存的蜜蜂科。Poinar 和 Danforth 还在该标本的第一、二后足跗节腹面刚毛间,以及左前足跗节的净角器附近,发现有花粉粒附着。所以,他们认为缅甸类蜜蜂泥蜂是一种携带花粉的原始蜜蜂。因兼具蜜蜂与泥蜂的特征,该蜜蜂化石被认为是泥蜂与蜜蜂间的过渡形式,为重建捕食性蜂类向花粉收集类蜜蜂的转变提供了证据 (Poinar and Danforth, 2006)。

Ohl 和 Engel (2007) 认为 Poinar 和 Danforth 将缅甸类蜜蜂泥蜂这一关键化石归入蜜蜂类的依据并不成立。首先,具有分枝羽状毛并不意味着该物种具有采集花粉的行为,在捕食性或寄生性的泥蜂类中同样存在分枝状毛的结构。其次,某些泥蜂及部分蜜蜂尽管不具备分枝羽状毛,但仍然能够采集花粉。此外,类蜜蜂泥蜂属标本仅有 1 件保存相对较差的雄性个体,而雄性个体一般不参与花粉采集。因此,即便该标本体表确实存在花粉粒,也应该是偶然附着于上的,而不是因其采集行为而携带上的。Ohl 和 Engel 认为,区分蜜蜂类与泥蜂类唯一真正可靠的特征是幼虫以花粉为食的特化依赖。因为类蜜蜂泥蜂属缺乏幼虫以花粉为食的证据,且其系统发育位置显然处于“真正的”蜜蜂类群之外,所以他们认为类蜜蜂

泥蜂属应为白垩纪时期蜜蜂总科中另一种仅在表面形态上与蜜蜂相似的泥蜂类昆虫。

之后, Danforth 和 Poinar (2011) 又重新对进行缅甸类蜜蜂泥蜂进行了形态学分析, 提供了更为详细的描述。他们将缅甸类蜜蜂泥蜂与缅甸琥珀中其他蜂类化石进行比较, 发现缅甸类蜜蜂泥蜂身体的大部分区域都覆盖着微小分枝的毛发, 这是其它泥蜂类化石或现存蜂类昆虫所不具备的特征。所以 Danforth 和 Poinar 坚持他们之前“认为缅甸类蜜蜂泥蜂是混合了泥蜂类和蜜蜂类特征的原始支系, 与现存蜜蜂为姐妹群, 但并不嵌入于现存蜜蜂的冠群之中”的观点。

Rosa 和 Melo (2021) 对缅甸类蜜蜂泥蜂的分类地位提出了质疑, 认为它不属于蜜蜂类, 甚至否定了它属于蜜蜂总科的观点, 并将它转移到针尾部未定位的分类地位中。Rosa 和 Melo 认为 Poinar 和 Danforth (Poinar and Danforth, 2006; Danforth and Poinar, 2011) 并未提供明确的证据支持缅甸类蜜蜂泥蜂属于蜜蜂总科这一分类单元, 而且没有对比类蜜蜂泥蜂属与非泥蜂类昆虫间的异同, 以证明其亲缘关系。Poinar 和 Danforth 认为缅甸类蜜蜂泥蜂存在羽状毛这一特征是认定其与蜜蜂有更密切关系的主要性状, 但 Rosa 和 Melo 指出在蚁蜂科 Mutillidae、寡毛土蜂科 Sapygidae 和钩土蜂科 Tiphiidae 悬角土蜂亚科 Anthoboscinae 昆虫也同样存在羽状毛。所以在对标本重新研究之前, 应当将缅甸类蜜蜂泥蜂放入针尾部分类位置未确定的一个分支。

尽管缅甸类蜜蜂泥蜂标本所处的地质年代更为古老, 但由于其分类地位仍存在争议, 需要更多的化石证据予以证明, 因此迄今为止无可争议的最古老的蜜蜂化石仍然是古白垩无刺蜂。

3 地质时代及地理分布

蜜蜂化石分布广泛, 遍布全球多个地区, 且地层年代涵盖自白垩纪至第四纪的漫长时期(图 2)。其中, 始新世中期(48-44 Mya)德国的埃克费尔德及梅塞尔油页岩和波罗的海琥珀矿床、始新世-渐新世边界(34 Mya)的科罗拉多花斑页岩、中

新世早期(19 Mya)的多米尼加琥珀矿床是蜜蜂化石最重要的 4 个矿床。波罗的海琥珀、科罗拉多花斑页岩和多米尼加琥珀产生了最大的蜜蜂古动物群(Michez *et al.*, 2012)。中国目前已发现并报道的蜜蜂化石均来自山东山旺、云南马关、辽宁抚顺和福建漳浦地区(洪友崇, 1983, 1985; Zhang, 1989; 张俊峰, 1989, 1990; 张俊峰等, 1994; Engel *et al.*, 2018, 2021; Engel and Xie, 2024), 其余地区暂未有发现。

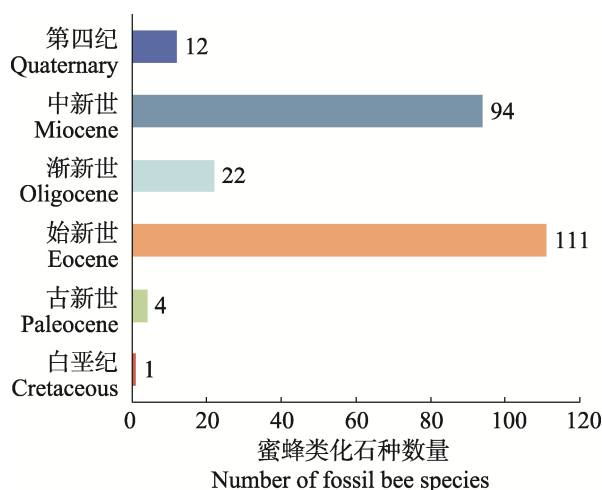


图 2 各地质时期蜜蜂类化石多样性情况
Fig. 2 The diversity of bee fossils in each geological period

白垩纪: 在整个白垩纪时期, 目前所知的蜜蜂类化石记录仅有唯一 1 例, 即发现于美国新泽西州晚白垩世(约 6 500 万年前)琥珀中的古白垩无刺蜂 *Cretotrigona prisca*, 该化石被学界公认为迄今最古老的蜜蜂类化石(Michener and Grimaldi, 1988a, 1988b; Engel, 2000)。古白垩无刺蜂属于无刺蜂类群, 这类蜜蜂如今仅存在于热带地区, 但在北美洲和欧洲的部分地区却发现它们的化石记录。这些记录证明了蜜蜂在过去曾向北进行扩散, 也是用“北热带假说(Boreotropical hypothesis)”解释蜜蜂的演化过程的直接证据(Almeida *et al.*, 2023)。经后续分类学研究修订, 此前报道的若干白垩纪蜜蜂化石, 包括缅甸类蜜蜂泥蜂、小异柄蜂 *Discoscapa apicula* 与北泊子古蜜蜂, 现均已被划归为非蜜蜂类(洪友崇, 1984; Poinar and Danforth, 2006; Poinar, 2020)。

古新世: 在 5 700-5 800 万年的古新世时期, 法国开始出现蜜蜂科、切叶蜂科以及切叶蜂科昆虫活动后产生的叶遗迹化石。叶遗迹化石上的叶片切割痕迹, 不仅是目前已知最早的疑似由切叶蜂留下的活动证据, 同时也证明了古新世时期欧洲动物群中已经存在该蜜蜂类群 (Nel and Petrulavicius, 2003; Michez *et al.*, 2009; Wedmann *et al.*, 2009; Dehon *et al.*, 2017)。

始新世: 始新世是蜜蜂类最为繁盛的一个时期, 除短舌蜂科外其余蜜蜂科类群都已经出现。在距今 5 000-5 200 万年期间, 在美国和加拿大发现切叶蜂科叶遗迹化石 (Labandeira, 2002); 在美国和乌拉圭发现分舌蜂科巢迹化石 (Sarzett *et al.*, 2014); 在加拿大发现隧蜂科印痕化石 (Engel and Peñalver, 2006); Rust 等 (2010) 在印度发现蜜蜂科下绝灭族 Melikertini 和 Electrapini 化石; Engel 和 Xie (2024) 在中国抚顺琥珀中发现蜜蜂科和切叶蜂科化石, 这是中国目前最早的蜜蜂类化石。4 000-4 700 万年间, 德国开始出现蜜蜂科、切叶蜂科以及切叶蜂科的叶遗迹化石, 共计 4 属 7 种 (Lutz, 1993; Wappler and Engel, 2003; Sarzett *et al.*, 2008; Wedmann *et al.*, 2009)。同期在阿根廷、澳大利亚、美国的伊利诺伊州和田纳西州也发现了切叶蜂科的叶遗迹化石 (Brooks, 1955; Sarzett *et al.*, 2008; Wedmann *et al.*, 2009; Thomas *et al.*, 2025)。在 3 500 万年的普利亚本期地层中, 美国科罗拉多州弗洛里森特发现了大量的蜜蜂科、地蜂科、隧蜂科和切叶蜂科印痕化石, 包括 16 属 32 种 (Cockerell, 1906, 1923; Engel, 1999a, 1999b, 2001b, 2002; Nel and Petrulavicius, 2003; Engel and Peñalver, 2006; Michez *et al.*, 2007, 2009; Wedmann *et al.*, 2009; Dewulf *et al.*, 2014); 英国发现蜜蜂科印痕化石 1 件 (Antropov *et al.*, 2013); 在乌克兰的罗夫诺琥珀中发现切叶蜂科化石 (Engel and Perkovsky, 2006), 波罗的海琥珀中发现准蜂科、切叶蜂科、隧蜂科和蜜蜂科下 20 属 39 种 (Cockerell, 1908; Engel, 2001a; Gonzalez and Engel, 2011)。

渐新世: 相较于始新世, 渐新世的蜜蜂类昆虫数量急剧减少。捷克发现蜜蜂科昆虫 (Nel *et al.*, 1999), 西班牙发现蜜蜂科和隧蜂科昆虫 (Arillo *et*

al., 1996; Engel, 1998, 1999b; Kotthoff *et al.*, 2011), 在阿根廷发现了分舌蜂科巢迹化石 (Sarzett *et al.*, 2017)。该时期发现的蜜蜂类化石主要集中在法国和德国, 主要为地蜂科、蜜蜂科、切叶蜂科和隧蜂科 (Engel 1998, 1999b; Nel and Petrulavicius, 2003; Engel and Peñalver, 2006; Engel and Perkovsky, 2006; Kotthoff *et al.*, 2011; Dehon *et al.*, 2014; Geier *et al.*, 2025)。

中新世: 中新世蜜蜂类昆虫主要发现于多米尼加琥珀、德国和中国的印痕化石中 (Zhang, 1989; 张俊峰, 1989, 1990; 张俊峰等, 1994; Prokop and Nel, 2003; Kotthoff *et al.*, 2011; Engel *et al.*, 2012, 2018; Engel and Breitzkreuz, 2013; Engel, 2024, 2025), 在法国、西班牙、阿根廷、捷克、意大利、俄罗斯、希腊、墨西哥、美国、日本、新西兰、埃塞俄比亚和克罗地亚也有少量报道 (Cockerell, 1909; Wille, 1959; Rasnitsyn and Michener, 1991; Engel, 2001b, 2006, 2014; Prokop and Nel, 2003; Engel and Peñalver, 2006; Kotthoff *et al.*, 2011; Sarzett *et al.*, 2017; Engel and Aber, 2022; Engel and Kaulfuss, 2025)。其中蜜蜂科昆虫数量最多, 包括 6 属 31 种, 其余类群除短舌蜂科外均有出现。

第四纪: 第四纪中蜜蜂类昆虫除在美国发现一件隧蜂科印痕化石外 (Nel and Petrulavicius, 2003), 其余皆为存在于柯巴脂中的蜜蜂科昆虫, 来自哥伦比亚、马来西亚、日本、缅甸和非洲地区, 包括 8 属 10 种 (Cockerell, 1921; Moure and Camargo, 1978; Engel, 1998, 1999b, 2001a; Hinojosa-Díaz and Engel, 2007; Penney *et al.*, 2013; Solórzano-Kraemer *et al.*, 2022; Aiba and Ono, 2025)。

蜜蜂化石虽分布广泛, 但与其他类群相比, 数量仍较少。蜜蜂化石的稀缺性与其栖息地偏好有关。当今大多数蜜蜂物种喜欢生活在干旱地区, 如沙漠环境中 (Michener, 1979; Engel and Xie, 2024)。所以过去蜜蜂的多样性很可能也集中在沙漠环境, 而这些地区通常缺少产生琥珀的高大树木, 也不具备形成化石的无氧环境, 难以形成和保存化石 (Engel, 2001a; Engel and Xie, 2024)。

蜜蜂在南半球和北半球的干旱及季节性温暖的温带地区物种丰富度最高, 并具有“北半球偏向性” (Michener, 1979; 2007; Engel, 2001a;

Michez *et al.*, 2012; Orr *et al.*, 2021)。对蜜蜂生物地理学有着突出贡献的 Michener (1979) 认为分舌蜂科分舌蜂属是蜜蜂的基干类群, 且该类群在南半球各大陆呈现出显著的间断性地理分布——这些大陆在地质历史上曾共同构成冈瓦纳大陆。基于以上对分舌蜂科分舌蜂属分布特征的分析, Michener 曾提出假设, 认为蜜蜂起源于位于南半球的冈瓦纳大陆西部 (现今的南美洲和非洲) 的干旱地区, 这些栖息地在气候上被认为与现今的蜜蜂生物多样性热点地区相似。Hedtke 等 (2013) 首次基于大规模核基因序列数据, 采用超矩阵的方法, 系统重建了蜜蜂的系统发育关系, 并在此基础上对其祖先地理分布进行了重建。结果表明蜜蜂可能起源于南半球冈瓦纳大陆的干燥地带, 特别是西部。这与 Michener (1979) 的假设一致。冈瓦纳大陆的分裂影响了早期蜜蜂的进化, 南半球的栖息地可能在许多蜜蜂类中科级阶元类群的早期多样化中发挥了重要作用 (Hedtke *et al.*, 2013)。2023 年, Almeida 等利用大量基因组数据和化石数据, 对蜜蜂生物地理进行重建并分析, 结果同样支持了 Michener 的假设, 表明蜜蜂的确起源于冈瓦纳大陆西部, 并与许多植物类群的演化历史相似。Almeida 等的结果还揭示了不同蜜蜂谱系在古代大陆之间的扩散时间和方式。结果显示蜜蜂在白垩纪中期尚未扩散到澳大利亚或印度大陆, 一直到始新世前, 印度大陆都没有蜜蜂出现。之后大约是从 6 000 万年开始, 蜜蜂在晚白垩世和古近纪早期开始通过南美洲和北美洲以及非洲和欧洲之间的连接, 向北半球扩散 (Almeida *et al.*, 2023; Ramírez, 2023)。

4 系统发育

在早期的研究中, 蜜蜂类昆虫一直被认为与捕食性的泥蜂类昆虫有着紧密的亲缘关系 (图 3)。

1975 年, Brothers 首次利用支序分类学方法针对尾部开展了系统发育研究, 认为泥蜂与蜜蜂同属单系类群, 分别构成泥蜂总科与蜜蜂总科, 且二者互为姐妹群 (Brothers, 1975) (图 3: A)。

在 20 世纪 80-90 年代期间, 研究者们利用形态学数据和支序学, 认为蜜蜂是嵌套在“泥蜂

总科”中, 是“泥蜂总科”的一部分, 并与方头泥蜂科互为姐妹群 (Alexander, 1992; Prentice, 1998; Melo, 1999) (图 3: B, C)。

1999 年, Brothers 提出泥蜂类不是单系群, 而是并系群。蜜蜂 (蜜蜂总科) 在“泥蜂总科”中的位置需要重新进行分类。研究者们将“蜜蜂总科”的定义扩大, 不再单指蜜蜂类昆虫, 还包括了泥蜂总科曾经的 4 个科, 异雌泥蜂科 Heterogynaidae、长背泥蜂科 Ampulicidae、泥蜂科 Sphecidae 和方头泥蜂科 Crabronidae。随着 DNA 测序技术的普遍应用, 研究者们尝试使用分子数据来解决泥蜂和蜜蜂的系统发育关系。研究表明, 蜜蜂并不是方头泥蜂科的姐妹群, 而是嵌套在方头泥蜂科中 (Brothers, 1999)。

2006 年, Ohl 和 Bleidorn 基于单个核基因的系统发育分析, 将蜜蜂作为姐妹群放入方头泥蜂科大头泥蜂亚科 Philanthinae 中 (Ohl and Bleidorn, 2006) (图 3: D)。

2012 年, Debevec 等将 Ohl 和 Bleidorn (2006)、Pilgrim 等 (2008) 的数据和方头泥蜂科的分子数据结合, 结果发现蜜蜂嵌套在并系群方头泥蜂科内, 并且是大头泥蜂亚科和短柄泥蜂亚科 Pemphredoninae 的姐妹群 (Debevec *et al.*, 2012) (图 3: E)。这个结论也在 Branstetter (2017) 的研究中得到支持。

2018 年, Sann 等分析了超过 195 个蛋白质编码基因, 认为蜜蜂应该与短柄泥蜂亚科中的圆痣短柄泥蜂亚族 Ammoplanina 互为姐妹群, 圆痣短柄泥蜂亚族是蜜蜂现存亲缘关系最近的物种 (Sann *et al.*, 2018) (图 3: F)。该结论在 Sann 等 (2021) 的研究中也进一步被证实。

虽然蜜蜂类与泥蜂类在生物学特性上存在不少共通之处, 但在漫长的演化历程中, 蜜蜂进化出了一系列独特的形态结构和行为学特征。在食性方面, 蜜蜂属于植食性昆虫, 以被子植物的花粉和花蜜为主要食物来源; 而泥蜂是肉食性昆虫, 它们通过捕捉昆虫幼虫和蜘蛛, 为后代提供所需的蛋白质。在形态结构上, 蜜蜂进化出了嚼吸式的口器, 足部具细密分支的羽状刚毛, 以及雌性蜜蜂具膨大的后基跗节, 这些形态上的演化

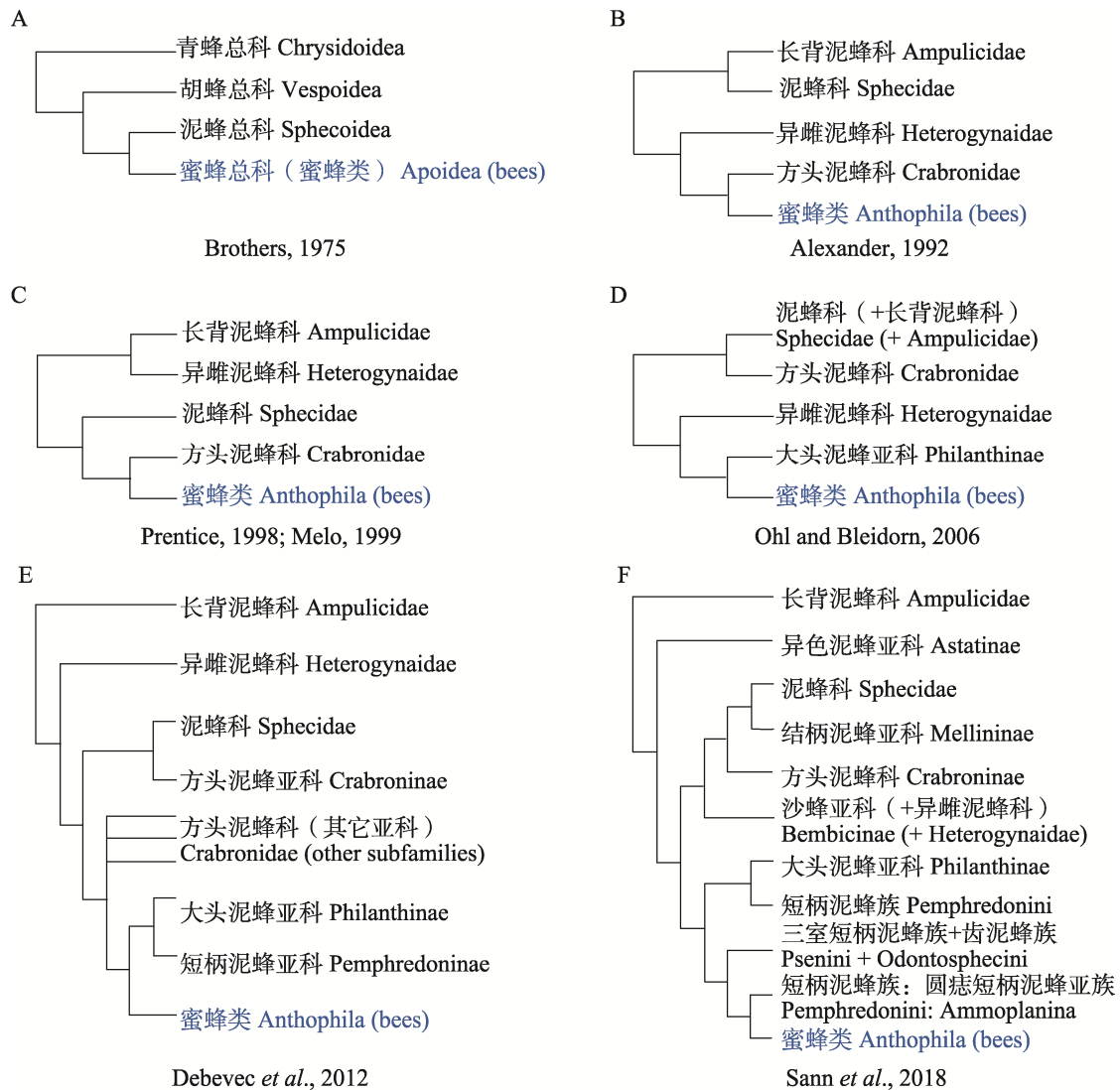


图3 蜜蜂与泥蜂类之间系统发育关系的假设 (仿自 Danforth *et al.*, 2019)

Fig. 3 Phylogenetic hypotheses regarding the relationships between bees and apoid wasps (adapted from Danforth *et al.*, 2019)

A. Brothers, 1975; B. Alexander, 1992; C. Prentice, 1998 and Melo, 1999; D. Ohl and Bleidorn, 2006; E. Debevec *et al.*, 2012; F. Sann *et al.*, 2018.

均是为了适应采集和取食花粉花蜜, 而非捕食 (Danforth, 2007)

目前现存的蜜蜂类昆虫主要分为 7 个科、28 个亚科、67 个部落、529 个属和 2 万多个已描述种 (Danforth *et al.*, 2019)。7 个科包括分舌蜂科 Colletidae、短舌蜂科 Stenotritidae、隧蜂科 Halictidae、地蜂科 Andrenidae、准蜂科 Melittidae、切叶蜂科 Megachilidae 和蜜蜂科 Apidae。基于形态学数据和分子数据, 蜜蜂被确定为单系群 (Danforth *et al.*, 2006a, 2006b; Ohl and Bleidorn, 2006;

Michener, 2007)。蜜蜂又分为长舌蜂类和短舌蜂类, 前者为单系群, 后者很可能为并系群 (Alexander and Michener, 1995; Danforth *et al.*, 2006b)。

早期对蜜蜂系统发育关系的研究主要利用形态学数据进行分析, 学者们曾认为分舌蜂科是“蜜蜂中最原始的科级分类单元” (Michener, 1979; Engel, 2001a), 更靠近系统发育树的根部。Michener (2000) 曾通过形态学特征推测准蜂科属于蜜蜂中较为原始的类群, 但该观点在当时并不被广泛认可。直到 2006 年, 该观点才得

到分子数据的支持。Danforth 等 (2006b) 将包括了 5 种基因类型的超过 4 000 个 DNA 序列数据与 Alexander 和 Michener (1995) 之前的形态学数据结合, 结果支持了“准蜂科是蜜蜂系统发育中最基部的分支”这一假设。

2013 年, Danforth 等对分子数据在蜜蜂系统发育研究中的应用进行了综述, 对蜜蜂 7 个现存科的系统发育关系逐一描述, 并汇总构建了蜜蜂到族分类阶元的系统发育树 (Danforth *et al.*, 2013)。同年 7 月, Hedtke 等首次对蜜蜂进行大型超矩阵系统发育, 利用 GenBank 中的蛋白质编码核基因 DNA 序列, 确定了蜜蜂每个科的单系性; 支持蜜蜂科和切叶蜂科之间、分舌蜂科和短舌蜂科之间, 以及分舌蜂科+短舌蜂科和隧蜂科之间的姐妹群关系; 提出

了准蜂科而不是分舌蜂科更靠近蜜蜂系统发育树根部, 作为其余科的姐妹群的假设。系统发育结果表明地蜂科是分舌蜂科+短舌蜂科+隧蜂科的姐妹群, 但支持率较低 (Hedtke *et al.*, 2013)。2019 年, Danforth、Minckley 和 Neff 合著的《独栖蜂: 生物学、进化与保护》(The Solitary Bees: Biology, Evolution, Conservation) 综合了在蜜蜂的科、亚科及族间关系的多项研究, 对蜜蜂 7 个科和 28 个亚科的系统发育关系进行了总结 (图 4) (Danforth *et al.*, 2019)。2022 年, Orr 等使用超保守元件 (UCEs) 数据集对蜜蜂内的系统发育关系进行研究, 结果认为条蜂亚科 Anthophorinae 是蜜蜂科其余亚科的姐妹群, 其余亚科的系统发育关系与 Bossert 等 (2019) 的结果一致 (Orr *et al.*,

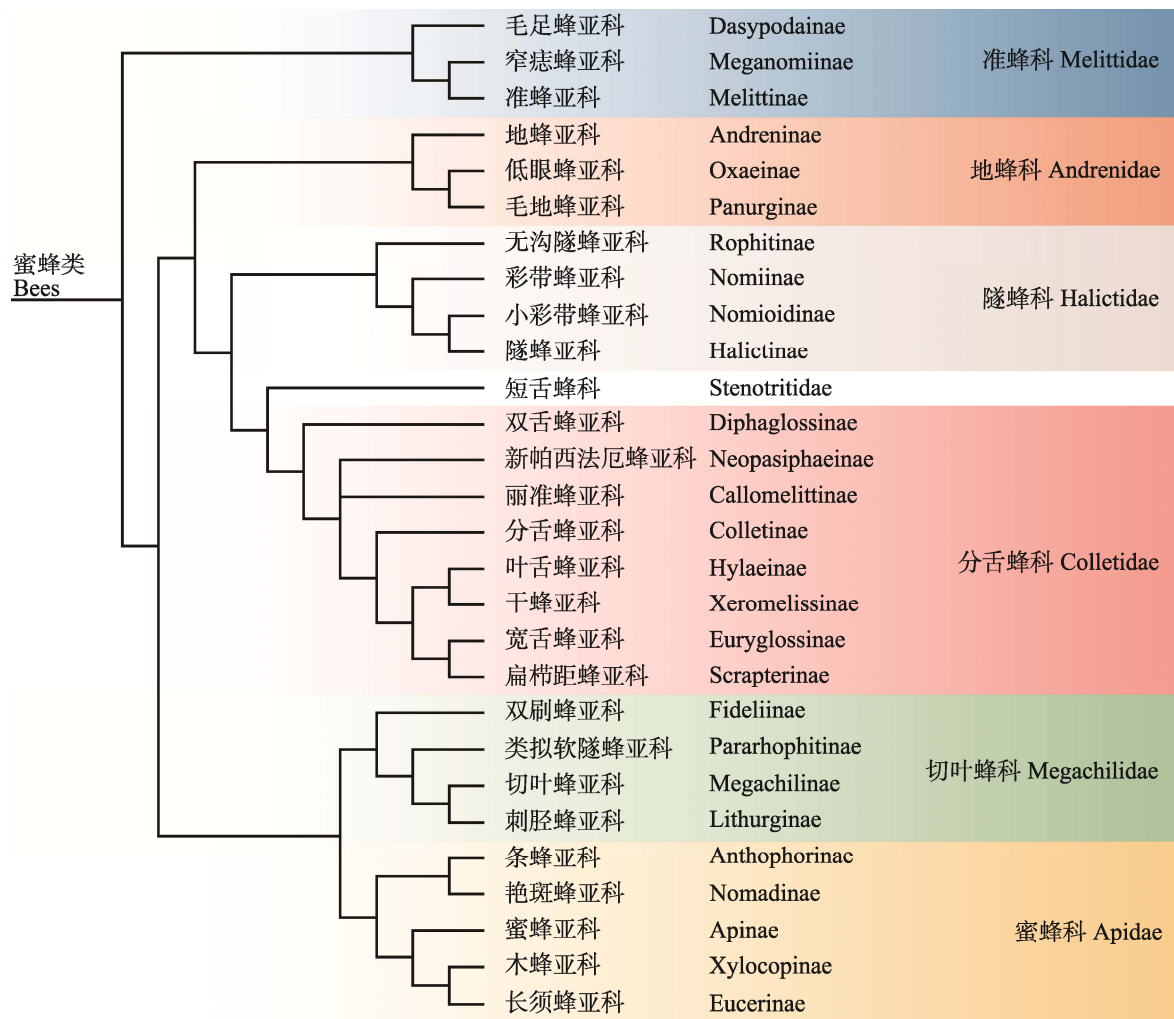


图 4 蜜蜂类中科、亚科的系统发育关系 (仿自 Danforth *et al.*, 2019)

Fig. 4 The phylogenetic relationships of families and subfamilies in bees (adapted from Danforth *et al.*, 2019)

2022)。2023 年, Almeida 等从蜜蜂系统发育树各关键分支的 216 个物种中, 提取出 800 个“超保守元件”基因组区域, 构建出当时最全面的现生蜜蜂系统发育树, 包括了目前所公认的 7 个科和 28 个亚科的物种。同时, 整理了所有已知的蜜蜂化石, 筛选出 185 份可明确归属于现代蜜蜂类群的化石记录, 将化石数据和现存的 DNA 序列相结合, 用于校准分子钟。结果显示, 现存蜜蜂的共同祖先生活在 1.2 亿年前(Almeida *et al.*, 2023; Ramírez, 2023)。鉴于已积累的大量基因和系统发育基因组数据, Henríquez-Piskulich 等(2024)整合可公开获得的基因序列数据与形态学数据库, 构建新的经时间校准的蜜蜂超矩阵系统发育树, 这是迄今为止物种覆盖最为全面的蜜蜂系统发育树。该系统发育树与近期多数系统发育研究结论相符, 仅有部分属间及属内关系存疑(Henríquez-Piskulich *et al.*, 2024)。

此外, 国内也有许多学者在对蜜蜂的系统发育关系进行研究, 主要聚焦在亚洲蜜蜂及蜜蜂属的类群的系统发育上。曹联飞等(2012)对中国分布的蜜蜂属进行了线粒体和核基因序列分析, 重建了蜜蜂属系统发育关系, 结果支持国际上普遍认可的蜜蜂属系统发育关系, 即蜜蜂属划分为小蜜蜂、大蜜蜂和穴居蜜蜂 3 个类群, 且认为小蜜蜂类群较早分化。任晓晓等(2018)测定了中国分布蜜蜂属昆虫的 CO I 基因序列, 结合其他国家和地区的同物种 CO I 同源序列进行分析, 支持了蜜蜂属划分为 3 个类群的结论, 并表示小蜜蜂类群更接近祖型, 大蜜蜂类群和穴居蜜蜂类群均为单系。Wang 等(2020)采集了青藏高原和中国北方不同地区的 26 种熊蜂样本, 结合数据库中 183 种雄蜂的基因序列, 通过多基因联合分析对我国熊蜂属的系统发育进行了研究, 揭示了中国地区 26 种熊蜂的系统发育关系, 并表明所有熊蜂种类均为单系群, 属于 15 个亚属。张祖芸等(2022)采集滇南地区的小蜜蜂类群, 根据形态学测定分析进行系统发育研究, 阐明了蜜蜂属下小蜜蜂类群的分类地位。Qiu 等(2023)通过整合大规模群体基因组数据, 并结合多种形态学分析手段, 对亚洲大陆支系的东方蜜蜂亚种进行了重新界定。

5 总结与展望

根据分子证据估算蜜蜂的确切起源时间可追溯至早白垩世约 1.2 亿年前, 然而目前发现最早的确切蜜蜂化石是晚白垩世距今 6 500 万年的古白垩无刺蜂, 这也是白垩纪发现的唯一的蜜蜂化石标本, 可见分子证据推断出的结果与化石记录之间存在巨大的时间空白。近年来学界已对世界早白垩世地层开展了大量研究工作, 却一直未发现蜜蜂化石。虽然在时代稍晚的缅甸琥珀(白垩纪中期, 距今约 1 亿年左右)中发现了多个科级类群膜翅目昆虫化石, 但目前仍没有蜜蜂类的确切记录。

当前研究普遍支持蜜蜂是从泥蜂祖先中分化出来的。白垩纪的类蜜蜂泥蜂化石既保留有泥蜂类的形态, 又出现分枝状毛等采集花粉所具有的特征, 为泥蜂类从肉食性向植食性的转变提供了关键过渡证据。然而蜜蜂如何从肉食性的泥蜂类祖先向植食性习性转变的演化机制与过程尚不清楚。

化石作为重要的演化证据, 在蜜蜂系统发育框架的搭建中长期处于角色缺失的状态。过去关于蜜蜂系统发育的探讨, 多依赖于现生物种的形态学分析及分子数据分析, 较少将化石证据整合进系统发育矩阵中。近年来, Almeida 等(2023)的研究虽尝试将化石数据纳入分析, 但主要目的是用化石校准分化时间节点, 并未将化石的形态特征系统纳入矩阵中进行发育关系推断。

未来研究的重要方向之一是将化石类群全面整合至系统发育研究中, 以评估化石对蜜蜂类群系统发育关系的影响。然而, 由于许多化石标本保存不完整、虫体结构模糊或缺失的原因, 化石中可用于系统发育分析的特征数量有限, 该任务将面临着巨大的挑战。因此, 在将这些化石纳入分析之前, 需对其开展更深入的形态描述与结构解析, 以获取足够可靠的特征数据, 支撑基于系统发育关系的分析。

目前全世界范围内已得到系统研究并描述的蜜蜂化石仍相对匮乏, 相较于其他昆虫类群存在显著差距。尽管在中国已发现多处重要的化石产

地, 产出涵盖不同地质时期的昆虫化石材料, 但其中详细描述蜜蜂化石尤为稀少。这表明, 无论是中国还是全世界范围内, 可能仍存在大量未被发掘或尚未研究的蜜蜂化石资源。未来需着力在距今约 1 亿年前后的地层中寻找早期蜜蜂的化石证据, 同时也应在时代相对更晚的地层中继续探寻蜜蜂起源与演化的关键线索。

探究蜜蜂的起源与演化, 需要国内外学者加强对该领域的关注与合作, 为揭示蜜蜂的起源与早期演化历程提供更为坚实的古生物学证据。

致谢: 感谢首都师范大学张瑞、周晨馨等在图片绘制中提供的帮助。

参考文献 (References)

- Aiba H, Ono M, 2025. A fossil bumblebee (Hymenoptera, Apidae, Bombini) from the Middle Pleistocene Shiobara Group in Nasushiobara, Tochigi, Japan. *Paleontological Research*, 29: 246–252.
- Alexander BA, 1992. An exploratory analysis of cladistic relationships within the superfamily Apoidea, with special reference to sphecoid wasps (Hymenoptera). *Journal of Hymenoptera Research*, 1: 25–61.
- Alexander BA, Michener CD, 1995. Phylogenetic studies of the families of short-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). *University of Kansas Science Bulletin*, 55(1): 377–424.
- Almeida EAB, Bossert S, Danforth BN, Porto DS, Freitas FV, Davis CC, Murray EA, Blaimer BB, Spasojevic T, Ströher PR, Orr MC, Packer L, Brady SG, Kuhlmann M, Branstetter MG, Pie MR, 2023. The evolutionary history of bees in time and space. *Current Biology*, 33(16): 3409–3422.
- Antropov AV, Belokobylskij SA, Compton SG, Dlussky GM, Khalaim AI, Kolyada VA, Kozlov MA, Perfilieva KS, Rasnitsyn AP, 2013. The wasps, bees and ants (Insecta: Vespida=Hymenoptera) from the Insect Limestone (Late Eocene) of the Isle of Wight, UK. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 104(3/4): 335–446.
- Arillo A, Nel A, Ortuño VM, 1996. Two fossil bees from the Oligocène of Izarra (Alava, Spain) (Hymenoptera, Apoidea). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 101(1): 59–64.
- Bossert S, Murray EA, Almeida EAB, Brady SG, Blaimer BB, Danforth BN, 2019. Combining transcriptomes and ultraconserved elements to illuminate the phylogeny of Apidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 130: 121–131.
- Branstetter MG, Danforth BN, Pitts JP, Faircloth BC, Ward PS, Buffington ML, Gates MW, Kula RR, Brady SG, 2017. Phylogenomic insights into the evolution of stinging wasps and the origins of ants and bees. *Current Biology*, 27(7): 1019–1025.
- Brooks HK, 1955. Healed wounds and galls on fossil leaves from the Wilcox deposits (Eocene) of western Tennessee. *Psyche: A Journal of Entomology*, 62(1): 1–9.
- Brothers DJ, 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. *University of Kansas Science Bulletin*, 50(11): 483–648.
- Brothers DJ, 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta*, 28(1/2): 233–250.
- Cao LF, Niu DF, He SY, Kuang HO, Hu FL, 2012. Phylogenetic relationships of honey bees (Hymenoptera: Apinae) inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Hereditas*, 34(8): 1057–1063. [曹联飞, 牛德芳, 和绍禹, 匡海鸥, 胡福良, 2012. 基于线粒体和核基因序列的蜜蜂属系统发育分析. 遗传, 34(8): 1057–1063.]
- Cardinal S, Danforth BN, 2013. Bees diversified in the age of eudicots. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1755): 20122686.
- Cockerell TDA, 1906. Fossil Hymenoptera from Florissant, Colorado. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 50(1): 33–58.
- Cockerell TDA, 1907. A fossil honeybee. *The Entomologist*, 40(1): 227–229.
- Cockerell TDA, 1908. XXXVI.: Descriptions and records of bees: XX. *Annals and Magazine of Natural History*, 2(10): 323–334.
- Cockerell TDA, 1909. Some European fossil bees. *The Entomologist*, 42(1): 313–317.
- Cockerell TDA, 1921. LII: Fossil arthropods in the British museum: VII. *Journal of Natural History*, 8(47): 541–545.
- Cockerell TDA, 1923. Two fossil Hymenoptera from Florissant (Vespidae, Megachilidae). *Entomological News*, 34(1): 270–271.
- Cockerell TDA, 1925. Tertiary insects from Kudia River, Maritime Province, Siberia. *Proceedings of the United States National Museum*, 68(2606): 1–16.
- Cockerell TDA, 1931. Insects from the Miocene (Latah) of Washington, II. Hymenoptera and Hemiptera. *Annals of the Entomological Society of America*, 24(2): 309–312.
- Danforth BN, 2007. Bees. *Current Biology*, 17(5): 156–161.
- Danforth BN, Cardinal S, Praz C, Almeida EAB, Michez D, 2013. The impact of molecular data on our understanding of bee phylogeny and evolution. *Annual Review of Entomology*, 58: 57–78.
- Danforth BN, Fang J, Sipes S, 2006a. Analysis of family-level relationships in bees (Hymenoptera: Apiformes) using 28S and two previously unexplored nuclear genes: CAD and RNA polymerase II.

- Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39(2): 358–372.
- Danforth BN, Minckley RL, Neff JL, 2019. The Solitary Bees: Biology, Evolution, Conservation. Princeton: Princeton University Press. 1–472.
- Danforth BN, Poinar GO, 2011. Morphology, classification, and antiquity of *Melittospheex burmensis* (Apoidea: Melittosphecidae) and implications for early bee evolution. *Journal of Paleontology*, 85(5): 882–891.
- Danforth BN, Sipes SD, Fang J, Brady SG, 2006b. The history of early bee diversification based on five genes plus morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(41): 15118–15123.
- Debevec AH, Cardinal S, Danforth BN, 2012. Identifying the sister group to the bees: A molecular phylogeny of Aculeata with an emphasis on the superfamily Apoidea. *Zoologica Scripta*, 41(5): 527–535.
- Dehon M, Michez D, Nel A, Engel MS, De Meulemeester T, 2014. Wing shape of four new bee fossils (Hymenoptera: Anthophila) provides insights to bee evolution. *PLoS ONE*, 9(10): e108865.
- Dehon M, Perrard A, Engel MS, Nel A, Michez D, 2017. Antiquity of cleptoparasitism among bees revealed by morphometric and phylogenetic analysis of a Paleocene fossil nomadine (Hymenoptera: Apidae). *Systematic Entomology*, 42(3): 543–554.
- Dewulf A, De Meulemeester T, Dehon M, Engel MS, Michez D, 2014. A new interpretation of the bee fossil *Melitta willardi* Cockerell (Hymenoptera, Melittidae) based on geometric morphometrics of the wing. *Zookeys*, 389: 35–48.
- Elliott DK, Nations JD, 1998. Bee burrows in the Late Cretaceous (Late Cenomanian) Dakota formation, northeastern Arizona. *Ichnos: An International Journal of Plant & Animal*, 5(4): 243–253.
- Engel MS, 1995. *Neocorynura electra*, a new fossil bee species from Dominican amber (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the New York Entomological Society*, 103(3): 317–323.
- Engel MS, 1998. Fossil honey bees and evolution in the genus *Apis* (Hymenoptera: Apidae). *Apidologie*, 29(3): 265–281.
- Engel MS, 1999a. Megachile glaesaria, the first megachilid bee fossil from amber (Hymenoptera, Megachilidae). *American Museum Novitates*, 3276: 1–13.
- Engel MS, 1999b. The taxonomy of recent and fossil honey bees (Hymenoptera: Apidae; Apis). *Journal of Hymenoptera Research*, 8(2): 165–196.
- Engel MS, 2000. A new interpretation of the oldest fossil bee (Hymenoptera: Apidae). *American Museum Novitates*, 3296: 1–11.
- Engel MS, 2001a. A monograph of the Baltic amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 259: 1–192.
- Engel MS, 2001b. The first large carpenter bee from the Tertiary of North America, with a consideration of the geological history of Xylocopinae (Hymenoptera: Apidae). *Transactions of the American Entomological Society*, 127(2): 245–254.
- Engel MS, 2002. Halictine bees from the Eocene-Oligocene boundary of Florissant, Colorado (Hymenoptera: Halictidae). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 225(2): 251–273.
- Engel MS, 2006. A giant honey bee from the middle Miocene of Japan (Hymenoptera: Apidae). *American Museum Novitates*, 3504(1): 1–12.
- Engel MS, 2014. An orchid bee of the genus *Eulaema* in Early Miocene Mexican amber (Hymenoptera: Apidae). *Novitates Paleontologicae*, 7: 1–15.
- Engel MS, 2024. A macrocephalic halictine bee from the middle Miocene of Öhningen, Germany (Hymenoptera: Halictidae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 160(4): 266–274.
- Engel MS, 2025. A panurgine bee from the middle Miocene of Öhningen, Germany (Hymenoptera: Andrenidae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 161(1): 57–63.
- Engel MS, Aber SEW, 2022. The first fossil bee from Africa: The stingless bee genus *Liotrigona* in Ethiopian Miocene amber (Hymenoptera: Apidae). *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 125(1/2): 55–62.
- Engel MS, Breitzkreuz LCV, 2013. A male of the bee genus *Agapostemon* in Dominican amber (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of Melittology*, 16: 1–9.
- Engel MS, Grimaldi DA, Gonzalez VH, Hinojosa-Diaz IA, Michener CD, 2012. An exomalopsine bee in Early Miocene amber from the Dominican Republic (Hymenoptera: Apidae). *American Museum Novitates*, 3758: 1–16.
- Engel MS, Herhold H, Davis S, Wang B, Thomas J, 2021. Stingless bees in Miocene amber of southeastern China (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Melittology*, 105: 1–83.
- Engel MS, Kaulfuss U, 2025. A bee from the middle Miocene Hindon Maar of southern New Zealand (Hymenoptera, Colletidae). *Zoosystema*, 47(3): 43–49.
- Engel MS, Nel A, 2024. Fossil halictine bees from the Upper Miocene of Murat, France (Hymenoptera: Halictidae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 160(4): 243–250.
- Engel MS, Peñalver E, 2006. A Miocene halictine bee from Rubielos de Mora Basin, Spain (Hymenoptera: Halictidae). *American Museum Novitates*, 3503: 1–10.
- Engel MS, Perkovsky EE, 2006. An Eocene bee in Rovno amber, Ukraine (Hymenoptera: Megachilidae). *American Museum Novitates*, 3506(1): 1–11.
- Engel MS, Wang B, Alqarni AS, Jia LB, Su T, Zhou ZK, Wappler T, 2018. A primitive honey bee from the Middle Miocene deposits of southeastern Yunnan, China (Hymenoptera, Apidae). *Zookeys*, 775: 117–129.
- Engel MS, Xie JY, 2024. The bee fauna of Eocene Fushun amber

- (Hymenoptera: Apoidea). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 469: 1–80.
- Geier C, Engel MS, Bouchal JM, Ulrich S, Schönenberger J, Uhl D, Wappler T, Wedmann S, Boudet L, Grimsson F, 2025. 24 million years of pollination interaction between European linden flowers and bumble bees. *New Phytologist*, 248(4): 2111–2127.
- Germar EF, 1849. Ueber einige insekten aus tertiärbildungen. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft*, 1: 52–66.
- Giebel CG, 1856. Fauna der Vorwelt mit steter Berücksichtigung der lebenden Thiere. Insecten und Spinnen, Monographisch Dargestellt. Leipzig: F.A. Brockhaus. 1–511.
- Gonzalez VH, Engel MS, 2011. A new species of the bee genus *Ctenoplectrella* in middle Eocene Baltic amber (Hymenoptera, Megachilidae). *Zookeys*, 111: 41–49.
- Grimaldi D, Engel MS, 2005. Evolution of the Insects. Cambridge: Cambridge University Press. 1–755.
- Hedtke SM, Patiny S, Danforth BN, 2013. The bee tree of life: A supermatrix approach to apoid phylogeny and biogeography. *BMC Evolutionary Biology*, 13: 138.
- Heer O, 1849. Die Insektenfauna der Tertiärgebilde von Eningen und von Radoboj in Croatien. Zweiter Abtheilung: Heuschrecken, Flörfliegen, Aderflügeler, Schmetterlinge und Fliegen. Zürich: Druck von Zürcher und Furrer. 1–264.
- Heer O, 1865. Die Urwelt der Schweiz. Zürich: F. Schulthess. 1–622.
- Heer O, 1867. Fossile Hymenopteren aus Oeningen und Radoboj. *Neu Denkschriften der allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften*, 22: 3–42.
- Henriquez-Piskulich P, Hugall AF, Stuart-Fox D, 2024. A supermatrix phylogeny of the world's bees (Hymenoptera: Anthophila). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 190: 107963.
- Hinojosa-Díaz IA, Engel MS, 2007. A new fossil orchid bee in Colombian copal (Hymenoptera: Apidae). *American Museum Novitates*, 3589: 1–7.
- Hong YC, 1983. Fossil insects in the diatomite of Shanwang. *Bulletin of Tianjin Institute of Geology and Mineral Resources of Chinese Academy of Geological Sciences*, 1983(8): 1–15. [洪友崇, 1983. 山东山旺硅藻土中的昆虫化石. 中国地质科学院天津地质矿产研究所所刊, 1983(8): 1–15.]
- Hong YC, 1984. New data on insect fossils from the Laiyang Group in the Laiyang Basin, Shandong. *Acta Palaeontologica Sinica Supplement*, 11: 31–41. [洪友崇, 1984. 山东莱阳盆地莱阳群昆虫化石的新资料. 地层古生物论文集, 11: 31–41.]
- Hong YC, 1985. Fossil Insects, Scorpionids and Araneids in the Diatomite of Shanwang. Beijing: Geological Publishing House. 1–72. [洪友崇, 1985. 山旺硅藻矿中的昆虫, 蝎, 蜘蛛化石. 北京: 地质出版社. 1–72.]
- Hong YC, 1997a. Bee fossils and the origin issue. *Apiculture of China*, 1997(5): 3–5. [洪友崇, 1997a. 蜜蜂化石和起源问题. 中国养蜂, 1997(5): 3–5.]
- Hong YC, 1997b. Bee fossils and the origin issue. *Apiculture of China*, 1997(6): 4–6, 21. [洪友崇, 1997b. 蜜蜂化石和起源问题. 中国养蜂, 1997(6): 4–6, 21.]
- Hope FW, 1836. Observations on succinic insects. *Transactions of the Entomological Society of London*, 1(2): 133–147.
- Kotthoff U, Wappler T, Engel MS, 2011. Miocene honey bees from the Randeck Maar of southwestern Germany (Hymenoptera, Apidae). *Zookeys*, 96: 11–37.
- Labandeira CC, 2002. Paleobiology of middle Eocene plant-insect associations from the Pacific Northwest: A preliminary report. *Rocky Mountain Geology*, 37(1): 31–59.
- Lutz H, 1993. *Eckfeldapis electrapoides* nov. gen. n. sp., eine “Honigbiene” aus dem Mittel-Eozän des “Eckfelder Maars” bei Manderscheid/Eifel, Deutschland (Hymenoptera: Apidae, Apinae). *Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv*, 31: 177–199.
- Melo GAR, 1999. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the crabronid wasps. *Scientific Papers, University of Kansas Natural History Museum*, 14: 1–55.
- Menge A, 1856. Lebenszeichen vorweltlicher, im Bernstein eingeschlossener Thiere. Danzig: Programm Petrischule. 1–32.
- Michener CD, 1979. Biogeography of the bees. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 66(3): 277–347.
- Michener CD, 2000. The Bees of the World. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 1–927.
- Michener CD, 2007. The Bees of the World (2nd ed.). Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 1–953.
- Michener CD, Grimaldi DA, 1988a. A *Trigona* from Late Cretaceous amber of New Jersey (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). *American Museum Novitates*, 2917: 1–12.
- Michener CD, Grimaldi DA, 1988b. The oldest fossil bee: Apoid history, evolutionary stasis, and antiquity of social behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 85(17): 6424–6426.
- Michener CD, Poinar G Jr, 1996. The known bee fauna of the Dominican amber. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 69(4): 353–361.
- Michez D, De Meulemeester T, Rasmont P, Nel A, Patiny S, 2009. New fossil evidence of the early diversification of bees: *Paleohabropoda oudardi* from the French Paleocene (Hymenoptera, Apidae, Anthophorini). *Zoologica Scripta*, 38(2): 171–181.
- Michez D, Nel A, Menier JJ, Rasmont P, 2007. The oldest fossil of a melittid bee (Hymenoptera: Apiformes) from the early Eocene of Oise (France). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150(4): 701–709.

- Michez D, Vanderplanck M, Engel MS, 2012. Fossil bees and their plant associates//Sébastien P(ed.). *Evolution of Plant-pollinator Relationships*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press. 103–164.
- Motschulsky VI, 1856. Voyages. Lettres de M. de Motschulsky à M. Ménétériés. *Études Entomologiques*, 5: 3–38.
- Moure JS, Camargo JMF, 1978. A fossil stingless bee from copal (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 51(4): 560–566.
- Nel A, Martinez-Delclòs X, Arillo A, Peñalver E, 1999. A review of the Eurasian fossil species of the bee *Apis*. *Palaeontology*, 42(2): 243–285.
- Nel A, Petrulevicius JF, 2003. New Palaeogene bees from Europe and Asia. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 27(4): 277–293.
- Novák O, 1877. Fauna der Cyprisschiefer des Egerer Tertiärbeckens. *Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, 76: 71–96.
- Ohl M, Bleidorn C, 2006. The phylogenetic position of the enigmatic wasp family Heterogynidae based on molecular data, with description of a new, nocturnal species (Hymenoptera: Apoidea). *Systematic Entomology*, 31(2): 321–337.
- Ohl M, Engel MS, 2007. Die Fossilgeschichte der Bienen und ihrer nächsten Verwandten (Hymenoptera: Apoidea). *Denisia*, 20: 687–700.
- Orr MC, Branstetter MG, Straka J, Yuan F, Leijts R, Zhang D, Zhou QS, Zhu CD, 2022. Phylogenomic interrogation revives an overlooked hypothesis for the early evolution of the bee family Apidae (Hymenoptera: Apoidea), with a focus on the subfamily Anthophorinae. *Insect Systematics and Diversity*, 6(4): 7.
- Orr MC, Hughes AC, Chesters D, Pickering J, Zhu CD, Ascher JS, 2021. Global patterns and drivers of bee distribution. *Current Biology*, 31(3): 451–458.
- Penney D, Wadsworth C, Green DI, Kennedy SL, Preziosi RF, Brown TA, 2013. Extraction of inclusions from (sub) fossil resins, with description of a new species of stingless bee (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) in Quaternary Colombian copal. *Paleontological Contributions*, 2013(7): 1–6.
- Peters RS, Krogmann L, Mayer C, Donath A, Gunkel S, Meusemann K, Kozlov A, Podsiadlowski L, Petersen M, Lanfear R, Diez PA, Heraty J, Kjer KM, Klopstein S, Meier R, Polidori C, Schmitt T, Liu SL, Zhou X, Wappler T, Rust J, Misof B, Niehuis O, 2017. Evolutionary history of the Hymenoptera. *Current Biology*, 27(7): 1013–1018.
- Pilgrim EM, von Dohlen CD, Pitts JP, 2008. Molecular phylogenetics of Vespoidea indicate paraphyly of the superfamily and novel relationships of its component families and subfamilies. *Zoologica Scripta*, 37(5): 539–560.
- Poinar G Jr, 2009. *Melittosphex* (Hymenoptera: Melittosphecidae), a primitive bee and not a wasp. *Palaeontology*, 52(2): 483–484.
- Poinar G, 2020. Discoscaphidae fam. nov. (Hymenoptera: Apoidea), a new family of stem lineage bees with associated beetle triungulins in mid-Cretaceous Burmese amber. *Palaeodiversity*, 13(1): 1–9.
- Poinar GO, Danforth BN, 2006. A fossil bee from Early Cretaceous Burmese amber. *Science*, 314(5799): 614.
- Prentice MA, 1998. The comparative morphology and phylogeny of apoid wasps (Hymenoptera: Apoidea). Doctor dissertation. California: University of California, Berkeley.
- Prokop J, Nel A, 2003. New fossil Aculeata from the Oligocene of the České Středohoří Mts. and the Lower Miocene of the Most Basin in northern Czech Republic (Hymenoptera: Apidae, Vespidae). *Acta Musei Nationalis Pragae, Series B, Natural History*, 59(3/4): 163–171.
- Qiu LF, Dong JX, Li XG, Parey SH, Tan K, Orr M, Majeed A, Zhang X, Luo SQ, Zhou XG, Zhu CD, Ji T, Niu QS, Liu SL, Zhou X, 2023. Defining honeybee subspecies in an evolutionary context warrants strategized conservation. *Zoological Research*, 44(3): 483–493.
- Ramírez SR, 2023. Biogeography: The origin and spread of bee lineages. *Current Biology*, 33(16): 857–860.
- Rasnitsyn AP, 1983. Hymenoptera from the Jurassic of East Siberia. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists, Biological Section*, 58(5): 85–94.
- Rasnitsyn AP, Michener CD, 1991. Miocene fossil bumble bee from the Soviet far east with comments on the chronology and distribution of fossil bees (Hymenoptera: Apidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 84: 583–589.
- Ren XX, He XJ, Gong XY, Zhao WZ, Liu YQ, Dong K, 2018. Phylogenetic analysis of *Apis* (Hymenoptera: Apidae) based on CO I gene sequences and an evolutionary analysis of its dancing and nesting behavior. *Acta Entomologica Sinica*, 61(12): 1453–1461. [任晓晓, 贺兴江, 龚雪阳, 赵文正, 刘意秋, 董坤, 2018. 基于 CO I 基因序列的蜜蜂属系统发育分析及其舞蹈和筑巢行为进化分析. *昆虫学报*, 61(12): 1453–1461.]
- Ronquist F, Klopstein S, Vilhelmsen L, Schulmeister S, Murray DL, Rasnitsyn AP, 2012. A total-evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera. *Systematic Biology*, 61(6): 973–999.
- Rosa BB, Melo GAR, 2021. Apoid wasps (Hymenoptera: Apoidea) from mid-Cretaceous amber of northern Myanmar. *Cretaceous Research*, 122: 104770.
- Roussy L, 1960. Insectes et abeilles fossils de l'ambre de Sicile: Migrations, localisations, peuplement du Nouveau Monde, de l'Australie, de la Nouvelle Zélande. *La Gazette Apicole (Montfavet)*, 635: 5–8.
- Rust J, Singh H, Rana RS, McCann T, Singh L, Anderson K, Sarkar

- N, Nascimbene PC, Stebner F, Thomas JC, Solórzano-Kraemer M, Williams CJ, Engel MS, Sahni A, Grimaldi D, 2010. Biogeographic and evolutionary implications of a diverse paleobiota in amber from the early Eocene of India. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(43): 18360–18365.
- Sann M, Meusemann K, Niehuis O, Escalona HE, Mokrousov M, Ohl M, Pauli T, Schmid-Egger C, 2021. Reanalysis of the apoid wasp phylogeny with additional taxa and sequence data confirms the placement of Ammoplanidae as sister to bees. *Systematic Entomology*, 46(3): 558–569.
- Sann M, Niehuis O, Peters RS, Mayer C, Kozlov A, Podsiadlowski L, Bank S, Meusemann K, Misof B, Bleidorn C, Ohl M, 2018. Phylogenomic analysis of Apoidea sheds new light on the sister group of bees. *BMC Evolutionary Biology*, 18(1): 71.
- Sarzetti LC, Dinghi PA, Genise JF, Bedatou E, Verde M, 2014. Curved fossil bee cells as tools for reconstructing the evolutionary history and palaeogeographical distribution of Diphaglossinae (Apoidea, Colletidae). *Palaeontology*, 57(2): 447–455.
- Sarzetti LC, Genise JF, Bellosi ES, Cantil LF, 2017. A new interpretation and palaeoecological significance of the fossil bee cell cluster *Rosellichnus patagonicus* (Celliformidae). *Papers in Palaeontology*, 3(3): 363–371.
- Sarzetti LC, Labandeira CC, Genise JF, 2008. A leafcutter bee trace fossil from the middle Eocene of Patagonia, Argentina, and a review of megachilid (Hymenoptera) ichnology. *Palaeontology*, 51(4): 933–941.
- Shih CK, Feng H, Ren D, 2011. New fossil Heloridae and Mesoserpidae wasps (Insecta, Hymenoptera, Proctotrupoidea) from the Middle Jurassic of China. *Annals of the Entomological Society of America*, 104(6): 1334–1348.
- Solórzano-Kraemer MM, Kunz R, Hammel JU, Peñalver E, Delclòs X, Engel MS, 2022. Stingless bees (Hymenoptera: Apidae) in Holocene copal and Defaunation resin from Eastern Africa indicate Recent biodiversity change. *The Holocene*, 32(5): 414–432.
- Statz G, 1931. Eine neue Bienenart aus Rott am Siebengebirge. Ein Beitrag zur Kenntnis der fossilen Honigbienen. *Wissenschaftlichen Mitteilungen des Vereins für Natur- und Heimatkunde in Köln am Rhein*, 1(2): 39–60.
- Théobald N, 1937. Les insectes fossiles de terrains Oligocènes de France. Nancy: Mémoires de la Société des Sciences de Nancy. 1–473.
- Thomas M, Hill R, Austin A, 2025. Leaf-cutter bee damage on Lauraceae leaves from the middle Eocene Anglesea fossil site conflicts with current phylogenies for megachilids (Hymenoptera: Megachilidae) in Australia. *Austral Entomology*, 64(1): e12731.
- Tosi A, 1896. Di un nuovo genere di Apiaria fossile nell'ambra di Sicilia (*Meliponorytes succini*-M. sicula). *Rivista Italiana di Paleontologia*, 2(6): 352–356.
- Unger F, 1867. Die fossile Flora von Kumi auf der Insel Euboea. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften: Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe*, 27(1): 27–90.
- Wang LH, Liu S, Tang YJ, Chen YP, Wu J, Li JL, 2020. Using the combined gene approach and multiple analytical methods to improve the phylogeny and classification of *Bombus* (Hymenoptera, Apidae) in China. *Zookeys*, 1007: 1–21.
- Wappler T, Engel MS, 2003. The middle Eocene bee faunas of Eckfeld and Messel, Germany (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of Paleontology*, 77(5): 908–921.
- Wedmann S, Wappler T, Engel MS, 2009. Direct and indirect fossil records of megachilid bees from the Paleogene of Central Europe (Hymenoptera: Megachilidae). *Naturwissenschaften*, 96(6): 703–712.
- Wille A, 1959. A new fossil stingless bee (Meliponini) from the amber of Chiapas, Mexico. *Journal of Paleontology*, 33(5): 849–852.
- Zeuner FE, 1931. Die Insektenfauna des Böttinger Marmors: Eine systematische und paläobiologische Studie. *Fortschritte der Geologie und Palaeontologie*, 9(28): 247–406.
- Zeuner FE, Manning FJ, 1976. A monograph on fossil bees (Hymenoptera: Apoidea). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, 27: 149–268.
- Zhang JF, 1989. Miocene insects from Shanwang of Shandong, China and their bearing on palaeoenvironment// Liu GW, Tsuchi R, Lin QB (eds.). *Proceeding of International Symposium on Pacific Neogene Continental and Marine Events*. Nanjing: Nanjing University Press. 149–156.
- Zhang JF, 1989. Fossil Insects from Shanwang, Shandong, China. J'nan: 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. New fossil species of Apoidea (Insecta: Hymenoptera). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 15(1): 83–91. [张俊峰, 1990. 蜜蜂总科化石新种(昆虫纲: 膜翅目). 动物分类学报, 15(1): 83–91.]
- Zhang JF, Sun B, Zhang XY, 1994. Miocene Insects and Spiders from Shanwang, Shandong. Beijing: Science Press. 1–298. [张俊峰, 孙博, 张希雨, 1994. 山东山旺中新世昆虫与蜘蛛. 北京: 科学出版社. 1–298.]
- Zhang Q, Rasnitsyn AP, Zhang HC, 2018. New Angarosphecidae (Insecta: Hymenoptera: Apoidea) from the Lower Cretaceous of northeastern China. *Paleontological Journal*, 52(4): 414–420.
- Zhang ZY, Luo LJ, Zhao HM, 2022. Phylogeny of dwarf honeybee, *Apis florea* in Southern Yunnan based on morphology. *Journal of Bee*, 42(9): 1–6. [张祖芸, 罗凌娟, 赵洪木, 2022. 基于形态特征研究滇南地区小蜜蜂的系统发育. 蜜蜂杂志, 42(9): 1–6.]