



HAL
open science

**Argemiones stupeflip gen. et sp. nov., a new
spathiopterygid wasp (Hymenoptera: Diaprioidea) from
the mid-Cretaceous Kachin amber**

Manuel Brazidec

► **To cite this version:**

Manuel Brazidec. Argemiones stupeflip gen. et sp. nov., a new spathiopterygid wasp (Hymenoptera: Diaprioidea) from the mid-Cretaceous Kachin amber. *Palaeoentomology*, 2023, 6 (3), pp.12. 10.11646/palaeoentomology.6.3.12. hal-04164981

HAL Id: hal-04164981

<https://hal.science/hal-04164981v1>

Submitted on 18 Jul 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

***Argemiones stupeflip* gen. et sp. nov., un nouveau spathiopterygide (Hymenoptera : Diaprioidea) de l'ambre du Crétacé moyen du Kachin**

MANUEL BRAZIDEC^{1,2}

¹*Univ. Rennes, CNRS, Géosciences Rennes, UMR 6118, 35000 Rennes, France.*

²*State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology and Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Chinese Academy of Sciences, 39 East Beijing Road, Nanjing 210008, China.*

manuel.brazidec@gmail.com / ORCID: 0000-0002-0860-8972.

Résumé

Bien que rare dans le registre fossile, la famille éteinte des Spathiopterygidae semble avoir été particulièrement diverse et distribuée sur toute la planète au cours du Crétacé, en étant documenté dans sept gisements d'ambre majeurs. Dans cette étude, je décris et figure *Argemiones stupeflip* gen. et sp. nov., provenant du riche gisement d'ambre du Kachin (Myanmar). Le nouveau genre monospécifique est caractérisé par des yeux composés de nombreuses ommatidies, les quatre premiers flagellomères distinctement plus fins et longs que les suivants, une nervation de l'aile antérieure distincte, une frange de soie le long de la marge apicale de l'aile antérieure, des ailes postérieures réduites mais présentes et un premier segment métasomal pétiolé et visible. La présence de Spathiopterygidae au sein de la faune endémique du Burma Terrane suggère leur antiquité, soulignant une possible origine au Jurassique Supérieur ou au Crétacé précoce et une dispersion entre le Gondwana et la Laurasia méridionale et occidentale au cours du Crétacé Inférieur. Je propose une mise à jour de la clé des genres et espèces de spathiopterygides.

Keywords: Insecta, Apocrita, Spathiopterygidae, Cénomaniens, Gondwana, Myanmar.

Introduction

Les Spathiopterygidae sont une famille éteinte, énigmatique de guêpes de petite taille, attribuée à la super-famille Diaprioidea (Engel *et al.*, 2013; Rasnitsyn & Öhm-Kühnle, 2020). Initialement, la famille est décrite sur la base de trois individus provenant de l'ambre albien d'Espagne et de l'ambre turonien du New Jersey (Engel *et al.*, 2013). Les découvertes postérieures de spécimens de l'ambre cénonanien du Myanmar (Engel *et al.*, 2015), l'ambre barrémien du Liban (Krogmann *et al.*, 2016), l'ambre santonien de Hongrie (Szabó *et al.*, 2022) et les ambres albo-cénonaniens de France et Taimyr (V. Perrichot and A. Rasnitsyn, pers. comms.) ont démontré que les Spathiopterygidés ont couvert la majorité de la période Crétacé et étaient mondialement distribué, avant de disparaître du registre fossile après le Santonien (Fig. 1).



Figure 1. Carte de distribution des Spathiopterygidae (orange: Barremien; green: Albien; purple: Cénonanien; yellow: Turonien; red: Santonien / *Sx* = *Spathiopteryx*, *Sa* = *Spathiopria*, *Ds* = *Diaspathion*, *Dm* = *Diameneura*, *M* = *Mymaropsis*).

A ce jour, cinq genres et sept espèces ont été décrits, la plupart basé sur un spécimen type seulement, mettant l'accent sur la rareté des spathiopterygides. De plus, rien n'est connu sur leur biologie, mais Santer *et al.* (2022) ont décrit la femelle de *Mymaropsis turolensis* Engel & Ortega-Blanco, 2013, révélant un léger dimorphisme sexuel de la taille, des antennes et du métasome, probablement lié à un mode de vie parasitoïde, c'est-à-dire la détection des proies et l'oviposition sur les hôtes. Une stratégie endoparasitoïde sur des œufs d'insectes a été proposé par Labandeira & Li (2022), sur la base de la position phylogénétique de la famille, la biologie de groupes proches, la disponibilité d'hôtes dans le biote local et la petite taille des individus. Actuellement, les meilleurs candidats en tant qu'hôtes pour les larves de Spathiopterygidae sont des Diptères (Santer *et al.*, 2022), comme pour la majorité des Diapriidae (Masner, 1993; Chen *et al.*, 2018).

Cependant, le faible registre fossile des Spathiopterygidae et l'absence de connaissance sur leur biologie pourrait être enrichi grâce à l'étude d'ambre de divers gisement, particulièrement celui de l'Etat du Kachin (Myanmar) qui, étant donné sa richesse (Ross, 2022), est le plus à même de révéler de nouveaux taxons.

Matériel et méthodes

Le spécimen étudié ici est inclus dans une pièce d'ambre provenant du gisement de Noije Bum, dans la vallée du Hukawng de l'Etat du Kachin, nord Myanmar (carte dans Grimaldi *et al.*, 2002 : fig. 1). Les données radiométriques et les analyses taphonomiques sur les pholadidés ont permis d'établir un âge Cénomaniens inférieur (98.79 ± 0.62 Ma) pour l'ambre du Kachin, grâce au zircons provenant de clastes volcaniques trouvés dans la couche à ambre (Shi *et al.*, 2012; Smith & Ross, 2017). Des ammonites trouvées dans cette même couche et inclus dans l'ambre soutiennent un âge Albien supérieur-Cénomaniens inférieur (Cruickshank & Ko, 2003; Yu *et al.*, 2019). Le spécimen a été acheté par Corentin Jouault (MNHN, France) et donné pour étude et dépôt au Département de Géologie de l'Université de Rennes (IGR).



Figure 2. *Argemiones stupeflip* gen. et sp. nov., specimen IGR.BU-076, habitus en vue dorsale. Barre d'échelle = 1 mm.

Le morceau d'ambre a été taillé et poli pour faciliter l'observation des spécimens, à l'aide de papiers fins en carbure de silicium sur une meuleuse-polisseuse (Buehler MetaServ 3000). Le spécimen a été examiné et photographié à l'aide d'un Nikon SMZ25 avec un appareil photo Nikon D800 ou d'un appareil photo Leica DMC4500 attaché à un stéréomicroscope Leica M205C. Les images prises avec l'appareil photo Nikon D800 ont été améliorées à l'aide du logiciel Capture NXD. Toutes les images sont des composites photomicrographiques

numériquement empilés de plusieurs plans focaux individuels, qui ont été obtenus en utilisant Helicon Focus 6.7. Les figures ont été composées avec les logiciels Adobe Illustrator CC2019 et Photoshop CC2019. Les mesures des spécimens ont été prises à l'aide de la version gratuite d'ImageJ 1.48. La description des caractères suit la nomenclature de Santer et al. (2022), à l'exception de la nervation de l'aile antérieure qui suit celle de Szabó et al. (2022).

Paléontologie systématique

Ordre Hymenoptera Linnaeus, 1758

Super-famille Diaprioidea Haliday, 1833

Famille Spathiopterygidae Engel & Ortega-Blanco, 2013

Genre *Argemiones* gen. nov.

urn:lsid:zoobank.org:act:50A7D541-C4CA-44AA-92D3-DABEB0F2D19D

Espèce type. *Argemiones stupeflip* sp. nov., par la présente désignation.

Étymologie. Les Argémiones sont un peuple de l'univers musical de Stupeflip ('*Les humains sont amers, la musique s'amplifie / Les Argémiones ont attaqué par défi*' – Stupeflip: "Stup Monastère" [2005]). Genre masculin.

Diagnose. Tête globuleuse, œil composé de nombreuses ommatidies (Figs 2–3) ; antenne filiforme ; pédicelle globuleux ; flagellomeres 1–4 distinctement allongés ; flagellomeres 5–11 s'élargissant progressivement (Fig. 3C) ; notaulus présent ; aile antérieure plus longue que le corps, membrane légèrement plissée (Fig. 4B) ; frange de soie présente le long de la marge apicale ; parastigma allongé, sclérotisé et épaissi ; R, Rs, M et Cu pas sclérotisé basalement ; branche de Rs et M plus basale que l'apex du parastigma ; A plus longue que le parastigma ; B (= veine basale *sensu* Engel *et al.*, 2013 = 1Rs&1M) non sclérotisée ; aile postérieure très réduite (Fig. 4B) ; probasitarsomère plus court que les protarsomères 2–5 combinés (Fig.

4A) ; griffes tarsales angulés apicalement ; arolium large (Fig. 4D) ; pétiole visible, légèrement plus long que large (Figs 3, 4B) ; gaster globuleux (Fig. 4B).

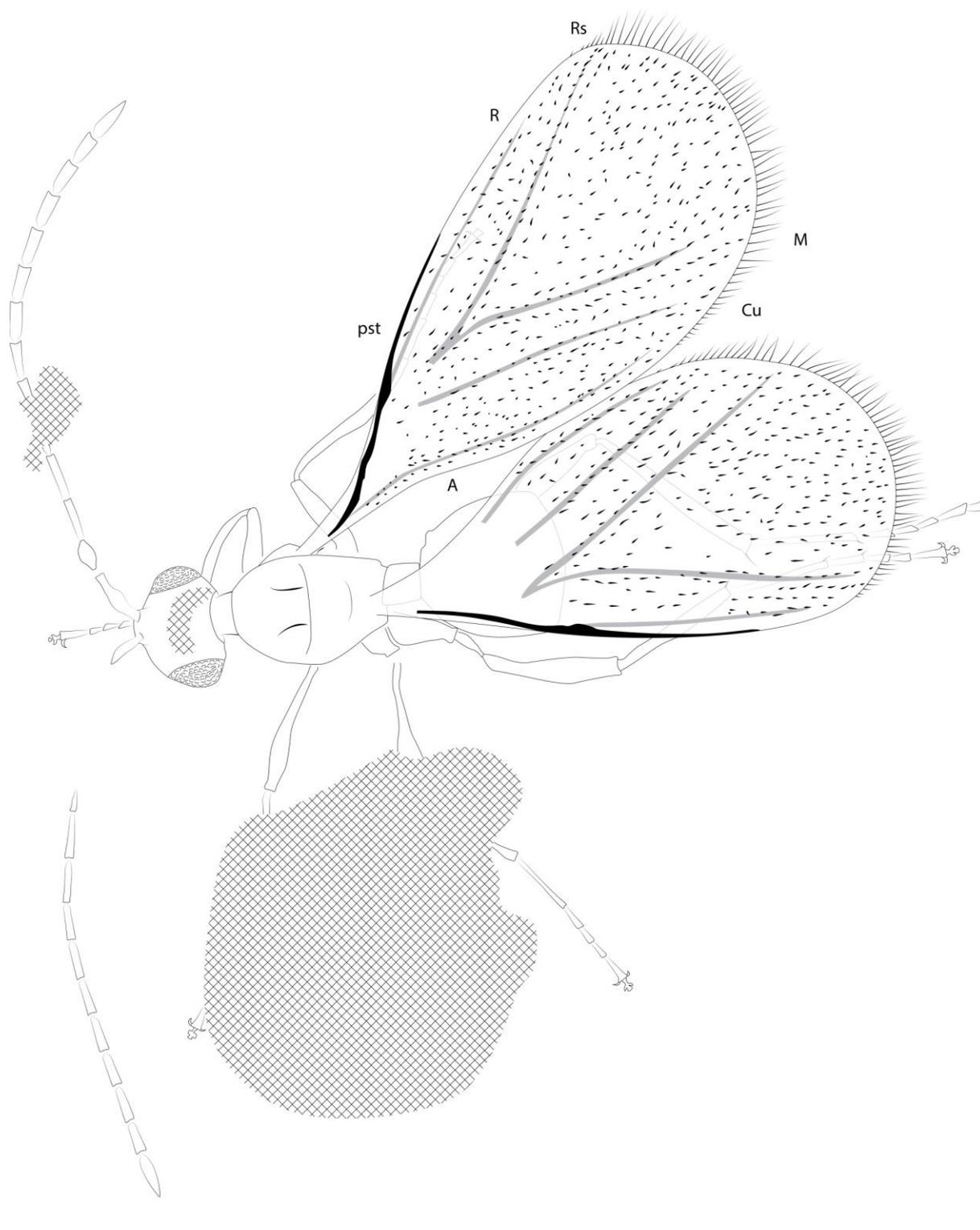


Figure 3. *Argemiones stupeflip* gen. et sp. nov., specimen IGR.BU-076, dessin de l'habitus en vue dorsale (pst = parastigma). Barre d'échelle = 1 mm.

***Argemiones stupeflip* sp. nov.**

(Figs 2–4)

urn:lsid:zoobank.org:act:BA3F9D4C-8803-4BF8-AE49-05C75129137C

Matériel. Holotype mâle IGR.BU-076, spécimen bien préservé, manquant seulement le pédicelle gauche, ainsi que les flagellomères 1 et 2 ; conservé dans la collection d'ambre du Département de Géologie de l'Université de Rennes, France (IGR).

Étymologie. Cette espèce est dédiée au groupe musical français Stupeflip, qui explore plusieurs genres musicaux comme le hip-hop, le punk, la musique électronique et la pop. L'épithète spécifique est à traiter comme un nom en apposition.

Diagnose. Comme pour le genre.

Localité type et horizon. Noiye Bum, Vallée du Hukawng, Etat du Kachin, nord Myanmar ; Albian supérieur-Cénomaniens inférieur, ca. 99 Ma, Crétacé moyen.

Description. Body length 0.76 mm; integument dark castaneous.

Head hypognathous, globular (length 0.16 mm, width above eyes 0.23 mm); back of head coarsely punctured; compound eye bulging, occupying about half of head lateral surface, composed of numerous ommatidia (number over 60 for each eye); torulus inserted on frontal shelf, higher than eye; antenna filiform, longer than body; scape elongate, longer than F1 (0.10 mm); pedicel globular, about twice as long as wide (length 0.05 mm); 12 flagellomeres cylindrical, elongate, F1 and F2 not modified, flagellomeres 1–11 progressively shortening (0.10 mm > F1 > 0.09 mm > F2–F4 > 0.08 mm > F5–F6 > 0.07 mm > F7–F10 > 0.06 mm > F11) and widening, flagellomere 12 acuminate, about as long as flagellomere 4; pubescence on flagellomeres denser toward apex of antenna, setae fine, not longer than a third of flagellomere length.

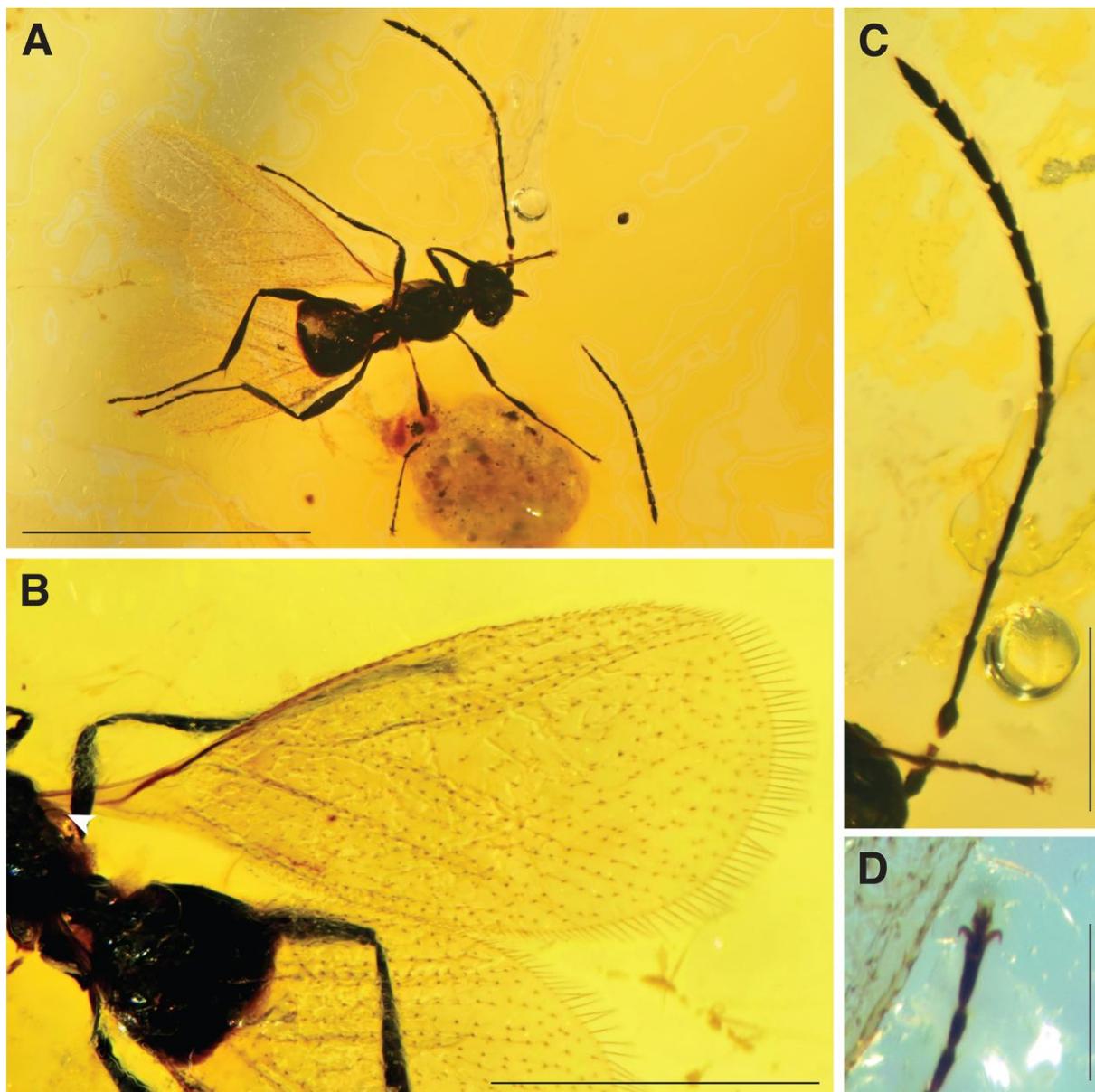


Figure 4. *Argemiones stupeflip* gen. et sp. nov., specimen IGR.BU-076, A. habitus en vue dorsale, B. aile antérieure droit et métasoma en vue dorsale (flèche = reste de l'aile postérieure), C. antenne gauche en vue ventrale, D. metatarsomère gauche 5 en vue ventrale. Barres d'échelles : A = 1 mm, B = 0.5 mm, C = 0.25 mm, D = 0.125 mm.

Mesosoma stout (length 0.29 mm); mesoscutum large, convex, about half length of mesosoma, apparently smooth; notaulus present, convergent posteriorly; pronotum apparently without lateral striations, not visible in dorsal view.

Fore wing paddle-like, longer than body, 1.13 mm long; membrane slightly wrinkled medially, smooth apically, uniformly micropubescent; fringe of long setae (longest 0.07 mm) present along apical margin; parastigma sclerotized and slightly thickened, extending approximately to half of wing; R, Rs, M, Cu and A veins spectral but visible apically, outlined by microtrichiae, not sclerotized basally; fork of Rs and M basad apex of parastigma; A longer than parastigma; B not sclerotized. Hind wing strongly reduced, only present as remnant of vein.

Legs slender, long with respect to body, with sparse setae; tibia with inner row of setae; tibial spur formula 1–1–1, metatibial spur longest and slightly curved; probasitarsomere shorter than remainder of protarsus; meso- and metabasitarsomeres, respectively, distinctly longer than remainder of meso- and metatarsus; tarsal claws simple, angled apically; arolium well-developed.

Petiole visible, not obscured by gaster, slightly longer than wide (length 0.06 mm, width 0.05 mm), smooth.

Gaster globose (length 0.25 mm); second metasomal tergite and sternite longest, hiding other tergites and sternites.

Key to the genera and species of Spathiopterygidae

1. Fore wing with a well-defined marginal fringe of setae ... 2

-. Fore wing without a marginal fringe of setae ... 7

2. Compound eye bulging with few ommatidia ('berry-like'), parastigma thin (thinner than other visible veins) ... 3 [*Spathiopteryx* Engel & Ortega-Blanco, 2013]

-. Compound eye with numerous ommatidia (more than 50 ommatidia), parastigma thick (at least as thick as other visible veins) ... 4

3. Compound eye with about 40 ommatidia, pronotum with transverse striation, vertex punctured ... *Spathiopteryx alavarommopsis* Engel & Ortega-Blanco, 2013
- . Compound eye with about 20 ommatidia, pronotum smooth, vertex punctate to areolate ... *Spathiopteryx soosi* Szabó, Brazidec & Perrichot, 2022
4. Fore wing membrane entirely wrinkled, with a positive gradient of microtrichiae density towards apex ... *Diameneura marveni* Santer & Álvarez-Parra, 2022
- . Fore wing membrane partly smooth, microtrichiae distributed evenly on membrane ... 5
5. Fore wing with M+Cu desclerotized, hind wing reduced as a venal stub ... *Argemiones stupeflip* gen. et sp. nov.
- . Fore wing with M+Cu sclerotized, hind wing with membrane and hamuli ... 6 [*Mymaropsis* Engel & Ortega-Blanco, 2013]
6. Scape slightly expanded ventrally, pedicel globular, flagellomeres 5–12 twice as wide as flagellomeres 1–4 ... *Mymaropsis baabdensis* Krogmann, Azar, Rajaei & Nel, 2016
- . Scape not ventrally expanded, pedicel almost globular, flagellomeres evenly wide ... *Mymaropsis turolensis* Engel & Ortega-Blanco, 2013
7. Head coarsely punctured, antennae short, not longer than body length, gaster globose, nearly as long as mesosoma ... *Spathiopria sayrevillensis* Engel, Ortega-Blanco & Grimaldi, 2013
- . Head imbricate, antennae elongate, longer than body length, gaster ovoid, longer than mesosoma ... *Diaspathion ortegai* Engel & Huang, 2015

Discussion

Parmi les superfamilles d'Hyménoptères, *Argemiones stupeflip* gen. et sp. nov. est clairement attribuable aux Diaprioidea par les antennes insérées haut sur la tête, sur une élévation frontale (synapomorphie des Diaprioidea *sensu* Sharkey *et al.*, 2012) et un scape

allongé, des antennes oligomères (14 articles ici) et un premier segment métasomal spécialisé en pétiole (synapomorphies des Diaprioidea *sensu* Rasnitsyn & Öhm-Kühnle, 2020). La conception des Diaprioidea de Sharkey *et al.* (2021) inclue les Diapriidae, Maamingidae et Monomachidae aux côtés des Spathiopterygidae, bien que cette dernière n'ait été érigée qu'un an plus tard. Rasnitsyn & Öhm-Kühnle (2020) ont proposé une conception plus étroite des Diaprioidea, en excluant les Maamingidae et Monomachidae sur la base de la présence de la veine 1cu-a, qu'elle soit complète ou rudimentaire, et retenant seulement les Diapriidae, les Ismaridae (récemment relevés du rang sous-familial) et les Spathiopterygidae. Peu importe la conception *Argemiones stupeflip* gen. et sp. nov. appartient incontestablement aux Spathiopterygidae sur la base d'une nervation de l'aile très réduite (pas de cellules fermées, R, Rs, M et Cu désclérotisées) et la forme générale du corps (petite taille, aile en forme de pagaie, tête globuleuse, absence d'émargination sur le flagellomère 1, mésosome court et robuste).

En suivant la clé des espèces de Spathiopterygidae de Santer *et al.* (2022), *Argemiones stupeflip* gen. et sp. nov. tombe près de *Mymaropsis* Engel & Ortega-Blanco, 2013 à cause des caractères suivants : aile antérieure avec une frange marginale de soie bien définie, des yeux composés de nombreuses ommatidies, la membrane de l'aile antérieure pas entièrement plissée, les microtriches uniformément distribués sur la membrane. Cependant, il diffère de *Mymaropsis turolensis* et *Mymaropsis baabdensis* Krogmann, Azar, Rajaei & Nel, 2016 par l'absence de membrane sur l'aile postérieure, en ayant la veine M+Cu désclérotisée et le pétiole non caché par le gastre. Mis à part les caractères de la clé, *Argemiones stupeflip* gen. et sp. nov. diffère des autres espèces comme suit : parastigma épaissi, métasoma plus court que le reste du corps, gastre globuleux (*Spathiopteryx alavarommopsis* Engel & Ortega-Blanco, 2013), parastigma épaissi, veines désclérotisées basalement, veine A longue (*Spathiopteryx soosi* Szabó, Brazidec & Perrichot, 2022), yeux composés n'occupant pas toute la surface latérale de la tête, parastigma long, veines désclérotisées basalement, veine Cu moins sclérotisée (*Diameneura marveni* Santer & Álvarez-Parra, 2022), œil composé avec de

nombreuses ommatidies, pétiole non caché par le gastre, probasitarsomère plus court que les protarsomères 2–5, aile postérieure présente bien que fortement réduite (*Spathiopría sayrevillensis* Engel & Ortega-Blanco, 2013) et parastigma long, épaissi, pétiole non caché par le gastre, gastre globuleux (*Diaspathion ortegai* Engel & Huang, 2015).

Le spécimen type d'*Argemiones stupeflip* gen. et sp. nov., ne donne pas d'indication sur sa biologie : la guêpe est préservée dans un morceau d'ambre jaune et transparent, sans syninclusions organiques ou non. De plus, les spécialisations morphologiques attribuées à un possible mode vie parasitoïde, listées plus haut et par Santer *et al.* (2022), sont uniquement observées chez des femelles. Comprendre la biologie de cette famille ne pourra être fait qu'en étudiant du matériel exceptionnellement préservé et donc rare (par exemple, une femelle en oviposition, un couple en copulation phorétique), nous limitant à des spéculations pour le moment.

Argemiones stupeflip gen. et sp. nov. n'est que la deuxième espèce de la famille connue de l'ambre du Kachin, avec *D. ortegai*. Plus de 3000 espèces ont été décrites jusqu'ici dans plusieurs localités de la Vallée du Hukawng, donc il est probable que de futures découvertes vont venir enrichir la faune locale. Le terrane du Myanmar, où l'ambre a été produit, s'est retrouvé isolé du Gondwana oriental en tant qu'île pour plus de 20 Ma aux alentours du Crétacé moyen (Seton *et al.*, 2012; Westerweel *et al.*, 2019). Cette hypothèse est corroborée par le niveau d'endémisme au sein de la faune d'Hyménoptères, le plus haut pour un gisement du Crétacé (Zhang *et al.*, 2018; Rasnitsyn & Öhm-Kühnle, 2018).

Si l'on ne prend en compte que des voies de dispersion terrestres, la présence de spathiopterygides sur le terrane du Myanmar impliquerait que la famille s'était déjà diversifié le long de la marge sud de la Téthys avant 120-125 Ma (séparation complète du terrane). Cette hypothèse est basée sur la présence plus ancienne d'un individu dans l'ambre barrémien du Liban, l'un des rares ambres fossilifères du Gondwana. Ainsi, cela indiquera que les Spathiopterygidae ont probablement divergé plus tôt au cours du Crétacé Inférieur, voire

durant le Jurassique Supérieure. La famille était également largement établie en Europe, le long de la marge occidentale de la Téthys dans l'intervalle Albien-Santonien, avec des connexions avec le biote levantin, comme suggéré par la présence conjointe de *Mymaropsis* en Espagne et au Liban. Un spécimen a également été documenté du Turonien du New-Jersey, impliquant une connexion avec le Gondwana ou la Laurasia orientale vers la fin du Jurassique ou le début du Crétacé. Finalement, les Spathiopterygidae ont atteint l'est de la Laurasia au cours du Crétacé Supérieur, comme illustré par la découverte récente d'un individu dans l'ambre de Baikura, dans le Taimyr. Le schéma de distribution de la famille pourrait être expliqué par l'existence d'une route nord-sud de dispersion, suivant l'hypothèse Euro-Gondwana proposé par Ezcurra & Agnolin (2012: fig. 2). Dans ce scénario, les lignées gondwaniennes ont pu transiter par les régions européennes *via* la microplaque apulienne durant le Bérriasien-Hauterivien (145-130 Ma) puis vers l'Amérique du Nord après l'isolation de l'Europe de l'Afrique, plus tard au cours du Crétacé Inférieur.

Cependant, il serait prématuré de considérer uniquement ce mode de dispersion pour la famille. En tant qu'hyménoptères de petite taille, les Spathiopterygidae font partie du plancton aérien, facilement aéroporté et capable de se disperser au-delà de la mer. Une dispersion aérienne passive de certains insectes ou arthropodes terrestres a déjà été observé dans de nombreux ordres, incluant des taxons plus lourds sur de longues distances (par exemple, des fourmis, araignées, moucherons, pucerons : Hardy & Milne, 1938; Close *et al.*, 1978; Peck, 1994). Ainsi, les Spathiopterygidae pourraient avoir colonisé le terrane du Myanmar plus tard durant l'intervalle Barrémien-Albien. Cependant, étant donné la co-occurrence de *Mymaropsis* dans les ambres du Liban et d'Espagne, un taxon avec des ailes postérieures plus développées et donc plésiomorphiques, on peut hypothétiser que la famille est originaire des marges occidentale et méridionale de la Téthys.

Pour confirmer ou infirmer ces scénarios paléobiogéographiques, des spécimens additionnels sont nécessaires, afin d'évaluer la présence ou l'absence de taxons partagés entre

les gisements gondwaniens et laurasiens et au sein du Gondwana (par exemple, le Barrémien du Liban, l'Aptien du Congo, l'Aptien d'Australie.

Remerciements

Je remercie chaudement Corentin Jouault pour le don du spécimen ainsi que ses commentaires sur ce travail. Je remercie également le Prof. Alexandr P. Rasnitsyn et un relecteur anonyme pour leurs commentaires constructifs sur ce travail, le Prof. Dying Huang et Dr. Neal Evenhuis pour avoir géré la soumission et formaté le manuscrit.

References

- Chen, J., Zhou, S., Wang, Y., Shi, M., Chen, X. & Huang, J. (2018) Biocontrol characteristics of the fruit fly pupal parasitoid *Trichopria drosophilae* (Hymenoptera: Diapriidae) emerging from different hosts. *Scientific Reports*, 8, 13323.
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-31718-6>
- Close, R.C., Moar, N.T., Tomlinson, A.I., Lowe, A.D. (1978) Aerial dispersal of biological material from Australia to New Zealand. *International Journal of Biometeorology* 22, 1–19.
<https://doi.org/10.1007/BF01553136>
- Cruickshank, R.D. & Ko, K. (2003) Geology of amber locality in the Hukawng Valley, Northern Myanmar. *Journal of Asian Earth Sciences*, 2, 441–455.
[https://doi.org/10.1016/S1367-9120\(02\)00044-5](https://doi.org/10.1016/S1367-9120(02)00044-5)

- Engel, M.S., Huang, D., Azar, D., Nel, A., Davis, S.R., Alvarado, M. & Breitkreuz, L.C.V. (2015) The wasp family Spathiopterygidae in mid-Cretaceous amber from Myanmar (Hymenoptera: Diaprioidea). *Comptes Rendus Palevol*, 14, 95–100.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2014.11.002>
- Engel, M.S., Ortega-Blanco, J., Soriano, C., Grimaldi, D.A. & Delclòs, X. (2013) A new lineage of enigmatic diaprioid wasps in Cretaceous amber (Hymenoptera: Diaprioidea). *American Museum Novitates*, 3771, 1–23.
<https://doi.org/10.1206/3771.2>
- Ezcurra, M.D. & Agnolin, F.L. (2012) A new global palaeobiogeographical model for the Late Mesozoic and Early Tertiary. *Systematic Biology*, 61, 553–566.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/syr115>
- Grimaldi, D.A., Engel, M.S. & Nascimbene, P.C. (2002) Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): its rediscovery, biotic diversity, and paleontological significance. *American Museum Novitates*, 3361, 1–72.
[https://doi.org/10.1206/0003-0082\(2002\)361%3c0001:FCAFMB%3e2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0082(2002)361%3c0001:FCAFMB%3e2.0.CO;2)
- Krogmann, L., Azar, D., Rajaei, H. & Nel, A. (2016) *Mymaropsis baabdaensis* sp. n. from Lower Cretaceous Lebanese amber – the earliest spathiopterygid wasp and the first female known for the family. *Comptes Rendus Palevol*, 15, 483–487.
<https://doi.org/10.1016/j.crpv.2015.11.002>
- Hardy, A.C., Milne, P.S. (1938) Studies in the distribution of insects by aerial currents. Experiments in aerial tow-netting from kites. *Journal of Animal Ecology* 7, 199–229.
<https://doi.org/10.2307/1156>
- Labandeira, C.C. & Li, L. (2021) The history of insect parasitism and the Mid-Mesozoic Parasitoid Revolution. In: De Baets, K., Huntley, J.W. (Eds.), *The evolution and fossil record of parasitism: Identification and macroevolution of parasites*. Topics in Geobiology, vol. 49. Springer, Cham, pp. 377–533.

https://doi.org/10.1007/978-3-030-42484-8_11.

Masner L. (1993) Superfamily Proctotrupoidea. *In*: Goulet H., Huber J.T. (Eds.) *Hymenoptera of the World: An Identification Guide to Families*. Research Branch Agriculture Canada, Ottawa, pp. 537–557.

Peck, S.B. (1994) Aerial dispersal of Insects between and to islands in the Galápagos Archipelago, Ecuador. *Annals of the Entomological Society of America* 87, 218–224.
<https://doi.org/10.1093/aesa/87.2.218>

Rasnitsyn, A.P. & Öhm-Kühnle, C. (2018) Three new females *Aptenoperissus* from mid-Cretaceous Burmese amber (Hymenoptera, Stephanoidea, Aptenoperissidae): unexpected diversity of paradoxical wasps suggests insular features of source biome. *Cretaceous Research*, 91, 168–175.
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.06.004>

Rasnitsyn, A.P. & Öhm-Kühnle, C. (2020) Taxonomic revision of the infraorder Proctotrupomorpha (Hymenoptera). *Palaeoentomology*, 3, 223–234.
<https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.3.3.2>

Ross, A.J. (2022) Burmese (Myanmar) amber taxa, on-line supplement v. 2022.1. 1–33.
Available at: <http://www.nms.ac.uk/explore/stories/natural-world/burmese-amber/>
[accessed 28 January 2023].

Santer, M., Álvarez-Parra, S., Nel, A., Peñalver, E. & Delclòs, X. (2022) New insights into the enigmatic Cretaceous family Spathiopterygidae (Hymenoptera: Diaprioidea). *Cretaceous Research*, 133, 105128.
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.105128>

Seton, M., Müller, R.D., Zahirovic, S., Gaina, C., Torsvik, T., Shepard, G., Talsma, A., Gurnis, M., Turner, M., Maus, S. & Chandler, M. (2012) Global continental and ocean basin reconstructions since 200 Ma. *Earth-Science Reviews*, 113, 212–270.
<https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2012.03.002>

Sharkey, M.J., Carpenter, J.M., Vilhelmsen, L., Heraty, J., Liljeblad, J., Dowling, A.P., Schulmeister, S., Murray, D., Deans, A.R., Ronquist, F., Krogmann, L. & Wheeler, W.C. (2012) Phylogenetic relationships among superfamilies of Hymenoptera. *Cladistics*, 28, 80–112.

<https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2011.00366.x>.

Shi, G., Grimaldi, D.A., Harlow, G.E., Wang, Ji, Wang, Ju, Yang, M., Lei, W., Li, Q. & Li, W. (2012) Age constraint on Burmese amber based on U-Pb dating of zircons. *Cretaceous Research*, 37, 155–163.

<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2012.03.014>

Smith, R.D.A. & Ross, A.J. (2017) Amberground pholadid bivalve borings and inclusions in Burmese amber: implications for proximity of resin producing forests to brackish waters, and the age of the amber. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 107, 1–9.

<https://doi.org/10.1017/S1755691017000287>

Szabó, M., Brazidec, M., Perrichot, V., Szenti, I., Kukovecz, Á. & Ósi, A. (2022) A unique record of the Late Cretaceous of East-Central Europe: The first fossil wasps (Hymenoptera: Bethyridae, Spathiapterygidae) from the ajkaite amber (Bakony Mts., western Hungary). *Cretaceous Research*, 139, 105314.

<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2022.105314>

Westerweel, J., Roperch, P., Licht, A., Dupont-Nivet, G., Win, Z., Poblete, F., Ruffet, G., Swe, H.H., Thi, M.K. & Aung, D.W. (2019) Burma Terrane part of the Trans-Tethyan arc during collision with India according to palaeomagnetic data. *Nature Geoscience*, 12, 863–868.

<https://doi.org/10.1038/s41561-019-0443-2>

Yu, T., Kelly, R., Mu, L., Ross, A.J., Kennedy, J., Broly, P., Xia, F., Zhang, H., Wang, B. & Dilcher, D. (2019) An ammonite trapped in Burmese amber. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 116, 11345–11350.

<https://doi.org/10.1073/pnas.1821292116>

Zhang, Q., Rasnitsyn, A.P., Wang, B. & Zhang, H. (2018) Hymenoptera (wasps, bees and ants) in mid-Cretaceous Burmese amber: A review of the fauna. *Proceedings of the Geologists' Association*, 129, 736–747.

<https://doi.org/10.1016/j.pgeola.2018.06.004>