

УДК 595.731:[575.86+591.49+551.762](574)

ЮРСКИЙ ТРИПС *LIASSOTHRIPS CRASSIPES* (MARTYNOV, 1927) И ЕГО ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ ОТРЯДА THYSANOPTERA (INSECTA)

© 2008 г. А. С. Шмаков

Палеонтологический институт РАН

e-mail: ashmakov@hotmail.com

Поступила в редакцию 10.10.2006 г.

Принята к печати 10.07.2007 г.

Переописан позднеюрский трипс *Liassothrips crassipes* (Martynov), обсуждается его положение в системе отряда. Показано, что половой аппарат самца *Liassothrips* схож с таковым яйцекладных, а самки – трубкохвостых трипсов. Таким образом, *Liassothripidae* демонстрируют возможный путь происхождения трубкохвостых трипсов (*Tubulifera*). *Liassothrips* рассматривается как древнейший представитель подотряда *Tubulifera* (прежде известного с эоцена), предками которого, очевидно, являлись представители семейства *Aeolothripidae* (*Terebrantia*), а не *Thripidae*.

ВВЕДЕНИЕ

Отряд *Thysanoptera* (= *Thripida* s. str.) – бахромчатокрылые, или трипсы – включает в себя около пяти тысяч видов мелких насекомых весьма разнообразной биологии. Представители большинства видов питаются соками растений, однако имеются также хищники и микофаги. Трипсам свойствен необычный тип развития, включающий два личиночных возраста (активные, бескрылые, похожие на взрослых личинки, как это типично для насекомых с неполным превращением) и стадии предкуколки и куколки (неподвижные, непитающиеся, с редукцией внешних структур – как у насекомых с полным превращением). Куколка чаще всего находится в коконе, который плетет личинка второго возраста. У представителей подотряда *Tubulifera* имеется дополнительная, вторая “кукольная” стадия (Moritz, 1989).

Большинство авторов принимают систему, предложенную Г. Признером (Priesner, 1964), и делят отряд *Thysanoptera* на два подотряда: *Terebrantia* (яйцекладные трипсы) – менее специализированные обитатели цветов и зеленых частей растений, антофилы или хищники – и *Tubulifera* (трубкохвостые трипсы), которые нередко обитают под корой деревьев или в подстилке, питаются гифами или спорами грибов.

Были высказаны разные предположения о взаимоотношениях основных групп современных трипсов. Гипотеза о происхождении яйцекладных трипсов от трубкохвостых (Priesner, 1968) не получила должных подтверждений. Некоторые исследователи предполагали независимое возникновение подотрядов от общего сеноедоподобного предка (Ananthakrishnan, 1979). По наиболее распространенному мнению, тубулиферы произошли от каких-то трипсов из парафилетического

подотряда *Terebrantia* (Stannard, 1968; Hennig, 1969; Schliephake, 1975).

В настоящее время большинство исследователей принимает точку зрения В.В. Жерихина (1980) и В.Н. Вишняковой (1981) о близком родстве трипсов с вымершим семейством *Lophioneuridae*, образующим плавный переход от сеноедов к трипсам. Ряд авторов включает лофионеврид в отряд трипсов (= *Thripida* s. l.) в качестве самостоятельного подотряда (Zherikhin, 2002). В данной работе трипсы рассматриваются в своем традиционном объеме.

Находки из триаса (Grimaldi et al., 2004) подтверждают предположение о родстве трипсов с лофионевридами. Они не только согласуются с теорией формирования жилкования трипсов (Comstock, 1918), но и прекрасно вписываются в позднейшие построения А.Г. Шарова (1972), которые тот сделал, основываясь на отпечатке бахромчатокрылого юрского возраста очень хорошей сохранности. *Karataothrips jurassicus*, описанный Шаровым из верхней юры Каратау и выделенный им в особое семейство *Karataothripidae*, являет собой насекомое с жилкованием крыльев, уже более сходным с золотрипидным, чем с лофионевридным, а гипотетическая форма, переходная от последних к *Karataothrips*, с известными допущениями “воплощается” у *Triassothripidae* (Grimaldi et al., 2004). Речь идет, разумеется, не о прямой линии предок-потомок, но о хорошо прослеживающейся эволюционной тенденции.

Кроме *Karataothrips*, из юры Каратау был описан еще один род бахромчатокрылого. Этот род и содержащее его новое семейство были названы А.В. Мартыновым (Martynov, 1927) соответственно *Mesothrips* и *Mesothripidae*, однако сделанное описание было недостаточно полным. Впослед-

стии Признер (Priesner, 1949) указал на имеющуюся омонимию и предложил название *Liassothrips*. В своей работе Признер не апеллировал к ископаемому материалу по роду и не произвел его дополнительное описание. Новый материал показал большое филогенетическое значение этого насекомого, что делает необходимым его переописание.

Ископаемые остатки *Liassothrips crassipes* (Martynov, 1927), ставшие предметом настоящего исследования, происходят из отложений верхнеюрской карабастауской свиты (оксфорд–киммеридж) южной части хр. Каратау (Казахстан). Географическое и стратиграфическое положение местонахождения, его палеоэкология, фауна и флора подробно рассмотрены М.П. Долуденко и др. (1990) и А.И. Киричковой и Долуденко (1996). Первые сборы трипсов отсюда относятся к 1925 г. и были сделаны Мартиновым, остальные производились сотрудниками лаборатории членистоногих Палеонтологического института РАН в разные годы. Общее число находок *Liassothrips* к настоящему моменту составляет 92 экз., из них три с противотпечатками; в достаточной степени информативными можно считать только 57.

Все изученные экземпляры *L. crassipes* находятся в коллекции лаборатории членистоногих Палеонтологического института РАН (ПИН).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

ОТ Р Я Д THYSANOPTERA

ПОДОТ Р Я Д TUBULIFERA

СЕМЕЙСТВО LIASSOTHRIPIDAE PRIESNER, 1949

Mesothripidae: Martynov, 1927, с. 768.

Liassothripidae: Priesner, 1949, с. 149.

Типовой род – *Liassothrips* Priesner, 1949 (= *Mesothrips* Martynov, 1927, non Zimmerman, 1900); верхняя юра Казахстана.

Д и а г н о з. Антенны с сильной вторичной сегментацией последнего членика. Колющие максиллярные стилеты глубоко вдвигаются в ротовой конус. Крылья без видимых жилок, широкие, с закругленными вершинами. Мужские половые придатки располагаются в последнем сегменте, что характерно для *Terebrantia*. Псевдовирга самца очень короткая. Последний сегмент брюшка самки трубкообразно вытянут, имеется сильно склеротизованный фустис, как это характерно для *Tubulifera*.

С о с т а в. Типовой род.

С р а в н е н и е. От прочих *Tubulifera* отличается устройством полового аппарата самца.

Под *Liassothrips* Priesner, 1949

Mesothrips: Martynov, 1927, с. 768 (nom. preocc., non *Mesothrips* Zimmermann, 1900).

Liassothrips: Priesner, 1949, с. 149.

Типовой вид – *Mesothrips crassipes* Martynov, 1927 из верхней юры (оксфорд–киммеридж) Каратау (Казахстан).

Д и а г н о з. Голова продольная, с почти прямыми боковыми сторонами. Латерально глаза доходят назад почти до середины длины головы. Флагеллум антенн восьмичлениковый со слабо выраженным стилусом; последний членик разделен на пять колец. Сенсории уплощенные (эоло-трипидного или флеотрипидного типа). Ротовой конус слабо асимметричный, заходит за край переднегруди на четверть ее длины. Колющие максиллярные стилеты в покое при основании широко изогнуты.

Переднегрудь поперечная, особенно у самцов, трапециевидная. Ее боковые края чуть выгнуты, задние углы заметно выступают латерально: между задним краем и птеротораксом имеется отчетливо выраженный перехват. Фурка очень широкая, хорошо склеротизованная, без спинулы. Центральная ее часть выдвинута вперед так, что сама фурка изогнута назад и смещена к заднему краю переднегруди.

Птероторакс у самцов продольный, у самок слегка поперечный, очень сильно склеротизованный, с выпуклыми боками. Крылья гетерономные, широкие и с закругленными вершинами. Передние и, видимо, задние крылья достигают шестого тергита. Жилкование неразлично или отсутствует.

Передние бедра сильно утолщены, по форме приближаются к высокой трапеции и несут мощный внутренний шип на переднем крае. У самцов имеются также вершинный и, возможно, второй внутренний шипы. Голень стройная (9 : 1) у обоих полов. Бедра и голени средних и задних ног слегка равномерно утолщены, формула лапок 2–2–2.

Имеется широкая полукруглая выемка на дорсальной стороне заднего края последнего сегмента.

В мужском половом аппарате эдеагус приблизительно равен по длине параметрам, а фаллотика и эндотека отделены неглубоким перехватом. Фаллобаза не видна. Псевдовирга очень короткая, половые придатки располагаются в последнем сегменте.

Последний сегмент брюшка самки трубкообразно вытянут, но медиально на уровне IX–X сегментов проходит сильно склеротизованный фустис. X сегмент несет две пары мощных апикальных щетинок.

С о с т а в. Типовой вид.

Liassothrips crassipes (Martynov, 1927)

Mesothrips crassipes: Martynov, 1927, с. 768, рис. 1, 2.

Liassothrips crassipes: Priesner, 1949, с. 149, рис. 38.

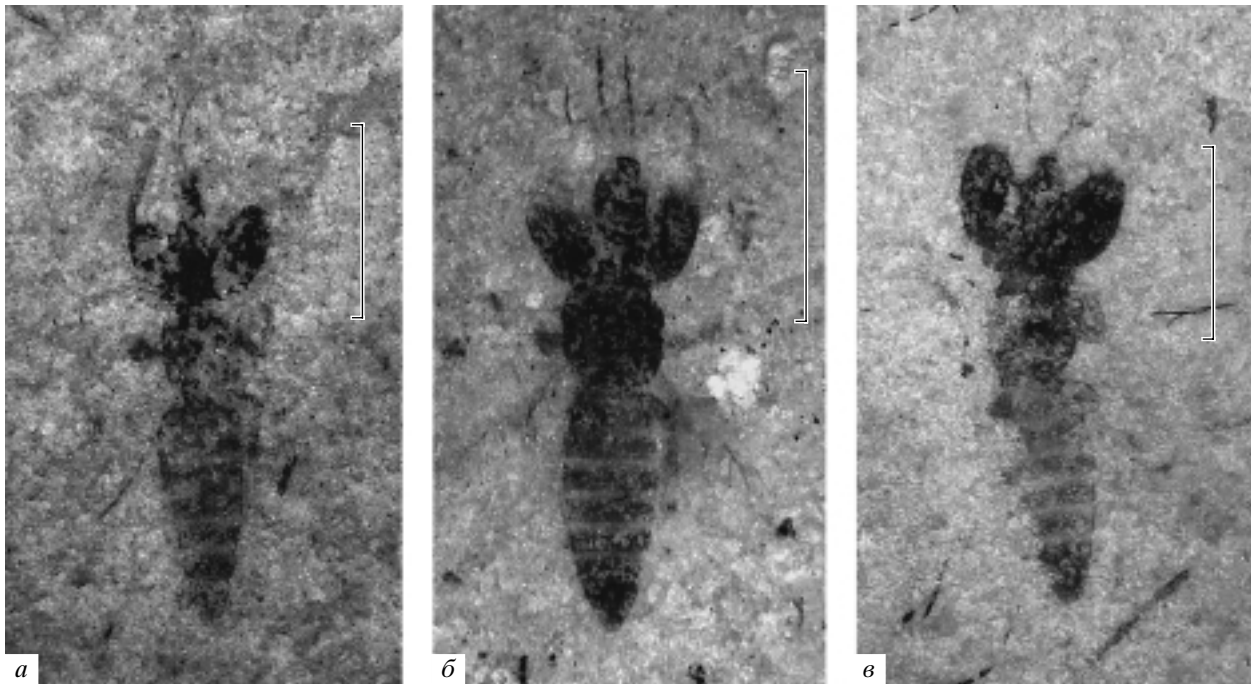


Рис. 1. Общий вид *Liassothrips crassipes* (Martynov): *a* – самец, лектотип ПИН, № 2452/572; *б* – самка, экз. ПИН, № 2784/2207; *в* – самец, экз. ПИН, № 2239/771. Длина масштабной линейки соответствует 1 мм.

Лектотип (выделен здесь) – ПИН, № 2452/572, самец; Казахстан, Каратау; верхняя юра (оксфорд–кимеридж).

Описание (рис. 1, 2). Затылочная часть головы несет слабовыраженную поперечную исчерченность (экз. 2066/3622). Глаза большие, много- и крупнофасетчатые, вентрально дважды несильно вырезаны и сближены, дорзально округленные. В ротовом конусе щупики и мандибулярный стилет неразличимы.

Брюшко продолговатое, все сегменты, кроме последних, отчетливо поперечные.

Размеры в мм и отношения: общая длина тела самца (самки) – 2.15–2.20 (1.93–2.04). Отношение длины к ширине частей тела: голова – 1.10–1.14 (0.96–1.01); проторакс – 0.53–0.58 (0.80–0.84); птероторакс – 1.13–1.17 (0.92–0.97); переднее крыло – 9.10–9.17 (7.21–7.35); передняя фурка – 0.24–0.26 (0.29–0.31); сегмент брюшка: I – 0.38–0.40 (0.26–0.28), II – 0.21–0.25 (0.27–0.29), III – 0.27–0.30 (0.22–0.24), IV – 0.19–0.21 (0.24–0.27), V – 0.23–0.24 (0.29–0.32), VI – 0.27–0.28 (0.25–0.29), VII – 0.34–0.37 (0.31–0.32), VIII – 0.25–0.28 (0.31–0.33), IX – 0.24–0.29 (0.68–0.71), X – 0.58–0.63 (3.91–3.95); бедро: переднее – 1.62–1.70 (1.67–1.72), среднее – 5.09–5.14 (1.43–1.45), заднее – 3.10–3.13 (2.28–2.40); голень: передняя – 8.93–8.97 (9.04–9.12), средняя – 2.07–2.12 (1.81–1.84), задняя – 4.73–4.77 (3.38–3.44). Отношение бахромы перед-

него края крыла к ширине крыла – 0.71–0.82 (0.72–0.86).

З а м е ч а н и е. Диагностические признаки хорошо различимы на следующих экземплярах: флагеллум (2239/813), последний членик антенн (2066/3612), ротовой конус (2997/4160), колющие максиллярные стилеты (2997/4183), переднегрудь (2784/2209), передняя фурка (2239/765), птероторакс (2066/3612), передние бедра (2997/5025), голень (2239/764), выемка на последнем сегменте (2452/66), мужской половой аппарат (2239/780), женский половой аппарат (2784/2207).

Пропорции члеников антенны не приводятся из-за их плохой сохранности.

М а т е р и а л. Типовая серия (2452/66, 2452/571, 2452/572, 2452/585) включает экземпляры недостаточно хорошей сохранности. Голотип автором указан не был. В настоящей работе предлагается выделить лектотип вида 2452/572. Помимо типовой серии, в коллекции имеется 88 отпечатков из более поздних сборов (экз. ПИН, №№ 2066/3611–3626, 3628, 3629, 3631–3633; 2239/756–760, 762–781, 813; 2554/1077, 1082; 2784/2207–2209, 2268, 2269; 2904/665, 666, 1729; 2997/4158–4180, 4183, 5025–5031). Следует особо отметить хорошо сохранившиеся образцы 2239/771, 2452/585 и 2784/2207, несущие дополнительную информацию о морфологии представителей данного вида.

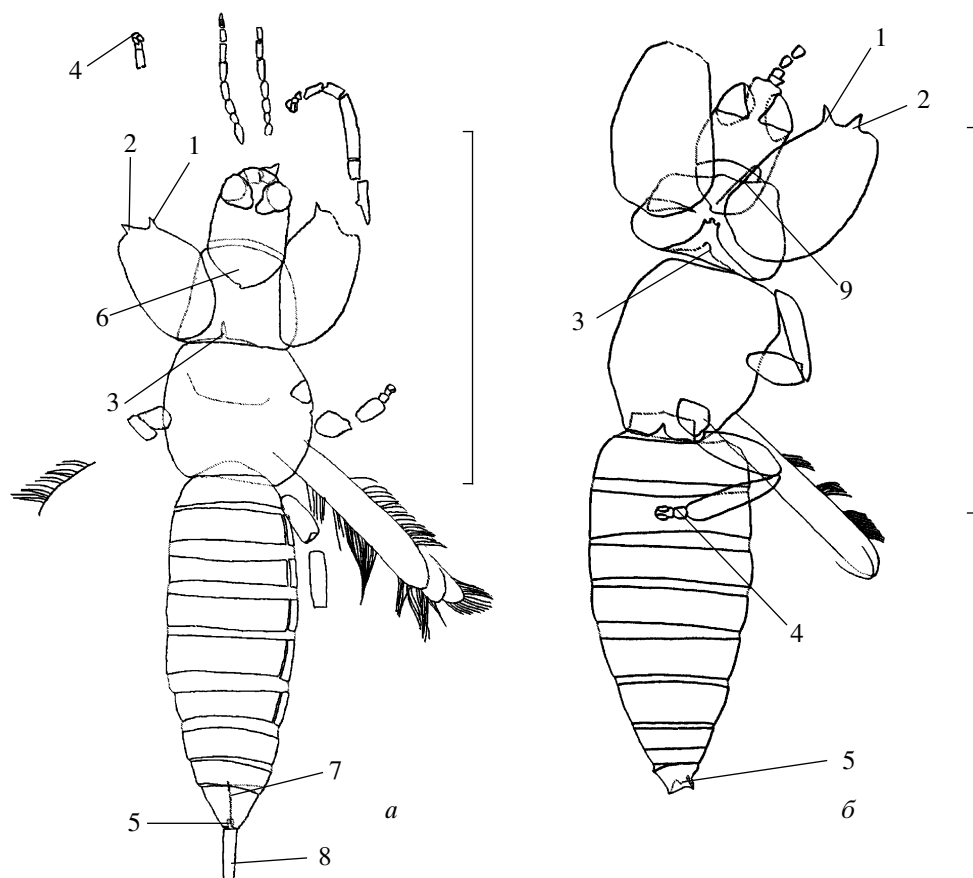


Рис. 2. Детали строения *Liassothrips crassipes* (Martynov): *a* – самка, экз. ПИН, № 2784/2207; *б* – самец, экз. ПИН, № 2239/771. Обозначения: 1 – внутренний шип, 2 – внешний шип, 3 – фурка, 4 – лапка, 5 – дорсальная вырезка, 6 – ротовой конус, 7 – фустиг, 8 – трубка, 9 – максиллярный стилет. Длина масштабной линейки соответствует 1 мм.

МОРФОЛОГИЯ LIASSOTHRIPS

Антенны *Liassothrips* имеют вторичную сегментацию конечного членика – он разделен на пять колец. Вторичная сегментация антенн присуща и ряду трипсов из мелового ливанского янтаря, у них число вторичных колец варьирует от шести до девяти (Strassen, 1973). Среди современных Thysanoptera в этом отношении с *Liassothripidae* сближается семейство *Phloeothripidae*, у некоторых представителей которых (например, *Neosmerinothrips*) последний членик также подразделен, но не больше, чем на три кольца. По всей видимости, наличие данного признака у юрского трипса, как и у меловых, следует считать одной из его архаичных черт.

Антенны разделены на десять члеников. Сходное расчленение свойственно представителям *Aeolothripidae* и *Phloeothripidae*, но не встречается у *Thripidae*.

Предположение о наличии у объекта сенсорий эолотрипидного или флётрипидного типов основано на сравнении с многочисленными трипсами аналогичной сохранности из нижнемелового местонахождения Байса. Байсинские представители

семейства *Thripidae*, составляющие большинство отпечатков, даже при худшей сохранности антенн несут хорошо заметные выступающие сенсории, характерные для этого семейства. У *Liassothrips* выступающие сенсории обнаружены не были.

Ротовой конус заходит за край переднегруди на четверть ее длины. Колющие максиллярные стилеты тонкие, в убранном виде широко изогнутые в основании. У современных трипсов такая их форма в покое говорит о способности глубоко убираться в головную капсулу. Среди рецентных форм стилеты этого типа известны только у представителей подотряда *Tubulifera* (Stannard, 1968; Mound, Palmer, 1983). Указанное состояние стилетов является синапоморфией с *Tubulifera*. Максиллярные щупики не видны.

Передняя фурка по ширине почти равняется сегменту груди. Такое ее состояние, вероятнее всего, связано с усилением переднегрудной мускулатуры; кроме того, к широкой фурке возможно прикрепление большего количества мышц. Однако у современных трипсов, в том числе у представителей *Tubulifera* со столь же мощным разви-

тием бедер передних ног, стернит проторакса разделен на несколько отдельных склеритов, и никаких остатков фурки не просматривается (Stannard, 1968). Передняя фурка рецентных яйцекладных чаще всего сильно развита.

Сильные бедра **передних ног** *Liassothrips* весьма напоминают таковые у многих представителей *Tubulifera*, например, из подсемейства *Idolothripinae* (Mound, 1971); у современных *Terebrantia* столь утолщенных бедер не известно. Бедра передних ног юрского трипса несут на переднем крае еще один систематически важный признак ряда групп трубокхвостых – мощный шип на внутренней стороне бедра. Среди современных *Tubulifera* такой шип наиболее характерен для тропических таксонов (Stannard, 1957); среди *Terebrantia* шип не отмечен.

На многих отпечатках имеются также вершинный и, возможно, еще один более проксимальный, внутренний шипы, не приуроченные строго к каким-либо систематическим группам, но все же более обычные для *Tubulifera*.

Не вполне понятно назначение явно не силовой (то есть не приспособленной к повышенным нагрузкам), чрезвычайно тонкой голени, длина которой в 9 раз превышает ширину. Форма бедра не каплеобразная (что было бы объяснимо необходимостью размещения в бедре добавочных мышц), а высоко трапециевидная. Можно предположить, что наблюдаемая форма оптимальна для силовой нагрузки на передневнутренний шип, как это характерно для многих современных трубокхвостых, обладающих, правда, короткими, зубценосными и слегка загнутыми внутрь голеньями.

Несмотря на напрашивающуюся аналогию в строении передних ног *Liassothrips* и представителей трубокхвостых модификация конечностей у *Tubulifera* возникла, вероятно, независимо, хотя вполне можно предполагать сходные предпосылки такой модификации. У юрского трипса имеется передняя фурка, отсутствующая у современных. Это различие не может не быть связанным с разницей в расположении и работе мускулатуры проторакса, и, соответственно, внешнее сходство облика может не означать полного сходства функции. Таким образом, сходство в строении передних ног не обязательно должно связывать близкородственными отношениями лиассотрипид и современных представителей *Tubulifera*.

Крылья широкие и с закругленными вершинами. Сходная форма характерна для большинства представителей семейства *Aeolothripidae* (*Terebrantia*); на крыльях у них всегда имеется от шести (две продольные и четыре поперечных) до семи (дополнительная поперечная) жилок. Однако ряд современных родов трубокхвостых, имеют кры-

лья такой формы, но без жилок. Считается, что широкие крылья для *Tubulifera* вторичны. Аналогичное мнение высказывалось и для крыльев *Aeolothripidae* (Mound, O'Neil, 1974). К сожалению, жилкование *Liassothrips* не может быть использовано для установления их родства с другими семействами бахромчатокрылых из-за слабого развития или полной утраты жилок (отсутствуют на всех отпечатках, даже на тех, где сохранилась бахрома).

По длине бахромы на заднем крае передних крыльев семейство сходно с современными и большинством ископаемых трипсов, но существенно отличается от *Karataothripidae*. Впрочем, последнее семейство, по всей видимости, являло собой обособленную тупиковую ветвь *Thysanoptera* (Grimaldi et al., 2004).

Формула лапок (2–2–2) среди современных трипсов присуща только представителям *Terebrantia*. Для рецентных *Tubulifera* характерны формулы 1–2–1 и 1–2–2 (Stannard, 1957). Как видно, наиболее полный состав лапок у *Liassothrips* отвечает самому архаичному для бахромчатокрылых состоянию, и в том, что им обладает юрский трипс, никаких противоречий нет. Идентичной формулой обладают и меловые трипсы из ливанского янтаря (сегментация лапок *Triassothripidae* и *Karataothripidae* неизвестна).

В строении **полового аппарата** самца обращает на себя внимание очень короткая псевдовирга, что характерно для *Terebrantia* (Matsuda, 1976). Важно обратить внимание, что у *Liassothrips*, как и у рецентных яйцекладных трипсов, половые придатки располагаются в последнем сегменте, а не в предпоследнем, как это должно быть у *Tubulifera*. Эти признаки *Liassothrips* являются, безусловно, симплезиоморфией.

Синапоморфией с *Tubulifera* является структура полового аппарата самки. Он устроен аналогично таковому у всех представителей подотряда. К его отличительным особенностям относятся несколько более длинный, чем обычно, фустис и крайне слабо склеротизованная трубка (X сегмент).

У обоих полов имеется широкая округленная выемка на дорсальной стороне заднего края последнего сегмента. У современных *Tubulifera* сходной структуры нет, у многих представителей *Terebrantia* на спинной поверхности заднего края последнего сегмента видна дорсальная щель. Ее значение не вполне понятно. Вероятно, что на отпечатках *Liassothrips* наблюдается эта же самая структура, хотя и непривычной формы. Эта вероятная синапоморфия с *Terebrantia* не кажется достаточно надежной, так как гомология указанных структур все же не очевидна.

ОБСУЖДЕНИЕ

Учитывая все сказанное выше, можно сделать вывод, что набор признаков Liassothripidae уникален не только для семейств, но и для подотрядов трипсов в привычном их понимании. По формуле лапок и строению полового аппарата самца семейства схоже с представителями Terebrantia, по устройству максиллярных стилетов и полового аппарата самки – с Tubulifera. Из указанных признаков более систематически важными кажутся признаки сходства с тубулиферами. Liassothrips оказывается сходен с теребрантиями в основном по плезиоморфным признакам, а с тубулиферами исключительно по апоморфным, что и свидетельствует о его монофилии с тубулиферами.

Интересно отметить, что по ряду признаков (число члеников антенн и форма сенсорий, форма крыльев) два семейства, Aeolothripidae (предположительно предковая группа для всех современных семейств Thysanoptera, вероятно, возникшая в середине мезозоя) и Phloeothripidae (предположительно самая специализированная и молодая группа трипсов, известная с позднего палеоцена – эоцена), обнаруживают значительное сходство. Это сходство вместе с соображениями о морфологическом сходстве Liassotripidae и Phloeothripidae позволяет выдвинуть гипотезу о возникновении настоящих Tubulifera от форм, близких к Liassotripidae (или от них самих) в поздней юре, т.е. значительно отодвинуть назад время появления трубокхвостых.

При просмотре всех коллекций ПИН по мезозойским Thysanoptera (исключая Liassothrips) трипсов с признаками трубокхвостых обнаружено не было. Редкость тубулифер в юре и мелу по сравнению с теребрантиями может быть объяснена со следующим.

1. Идентификация ранних Tubulifera затруднена, если для них была характерна слабосклеротизованная и, потому, плохо заметная (как у Liassothrips) трубка, так как именно трубка самок служит основным диагностическим признаком.

2. Флеотрипсы и в настоящее время занимают во многом подчиненное положение по отношению к другим семействам Thysanoptera, возможно, в связи со своей специализацией – питанием грибами гифами и спорами. Попытки перейти к антофилии, питанию соками растений или хищничеству оказались удачными для относительно малого числа видов. Поэтому основные места их обитания – гумус, подстилка, кора и гниющая древесина. Полет у Tubulifera хуже, чем у Terebrantia (другой тип крыла), они в среднем крупнее, среди них много бескрылых видов. Соответственно, и в захоронения им попасть труднее, ведь на большие расстояния (за пределы кормового растения или колонии) трипсы перемещаются обычно с помощью крыльев, при попутном ветре. Ко-

нечно, они могут попадать в воду с веток, но такая ситуация (обитание искомым видом в непосредственной близости от мест захоронения) должна была встречаться гораздо реже. Следует особо отметить, что короткокрылые и бескрылые виды бахромчатокрылых в ископаемом виде, кроме смол, практически не известны. В ископаемые смолы трипсы могли попадать не только с ветром, но и при движении по стволу; соответственно, вероятность обнаружения в них плохо летающих флеотрипид выше.

ВЫВОДЫ

Семейство Liassothripidae сочетает в себе: симплезиоморфии с Terebrantia – формула лапок, строение мужского полового аппарата; синапоморфии с Tubulifera – форма максиллярных стилетов, строение передних ног и женского полового аппарата; синапоморфии с Terebrantia – дорсальная выемка (щель). Полученные результаты позволяют отнести семейство Liassothripidae к подотряду Tubulifera.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вишнякова В.Н. Новые палеозойские и мезозойские лофионеуриды (Thripida, Lophioneurida) // Ископаемые насекомые с территории СССР. М.: Наука, 1981. С. 43–63. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 183.)
- Долуденко М.П., Сакулина Г.В., Пономаренко А.Г. Геологическое строение района уникального местонахождения позднеюрской фауны Аулие (Каратау, Южный Казахстан). М.: Геол. ин-т АН СССР, 1990. 35 с.
- Жерихин В.В. Отряд Thripida // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 69–72. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 175.)
- Киричкова А.И., Долуденко М.П. Новые данные по фитоистратиграфии юрских отложений Казахстана // Стратигр. Геол. корреляция. 1996. Т. 4. № 5. С. 35–52.
- Шаров А.Г. О филогенетических связях отряда трипсов (Thysanoptera) // Энтомол. обзор. 1972. Т. 51. Вып. 4. С. 854–858.
- Ananthakrishnan T.N. Biosystematics of Thysanoptera // Ann. Rev. Entomol. 1979. V. 24. P. 159–183.
- Comstock J.H. The wings of insects. N. Y.: Comstock Publ. Co., 1918. 430 p.
- Grimaldi D., Shmakov A., Fraser N. Mesozoic thrips and earliest evolution of order Thysanoptera (Insecta) // J. Palaeontol. 2004. V. 78. № 5. P. 941–952.
- Hennig W. Die Stammesgeschichte der Insekten. Frankfurt a.M.: Kramer, 1969. 436 S.
- Martynov A.V. Jurassic fossil insects from Turkestan. 7. Some Odonata, Neuroptera, Thysanoptera // Изв. Акад. наук СССР. Сер. 6. 1927. Т. 7. С. 757–768.
- Matsuda R. Morphology and evolution of the insect abdomen. N. Y., Oxford: Pergamon Press, 1976. 534 p.
- Moritz G. Die Ontogenese der Thysanoptera (Insecta) unter besonderer Berücksichtigung des Fransenflüglers Hercinothrips femoralis (O.M. Reuter, 1891) (Thysanoptera, Thripi-

- dae, Panchaetothripinae). V. Mitteilung: Imago, Thorax // Zool. Jb. Anatom. 1989. Bd 118. S. 391–427.
- Mound L.A. The feeding apparatus of thrips // Bull. Entomol. Res. 1971. V. 60. P. 547–548.
- Mound L.A., O'Neil K. Taxonomy of the Merothripidae, with ecological and phylogenetic consideration // J. Natur. Hist. 1974. V. 8. P. 481–509.
- Mound L.A., Palmer J.M. The generic and tribal classification of spore-feeding Thysanoptera (Phloeothripidae: Idolothripinae) // Bull. Brit. Museum (Natur. Hist.). Entomol. 1983. V. 46. № 1. P. 1–174.
- Priesner H.A. Genera Thysanopterorum. Keys for the identification of the genera of the order Thysanoptera // Bull. Soc. Roy. Entomol. Egypte. 1949. V. 33. P. 31–157.
- Priesner H.A. Ordnung Thysanoptera (Fransenflügler, Thripse) // Bestimmungsb. Bodenfauna Europas. 1964. Bd 2. S. 1–242.
- Priesner H.A. Thysanoptera (Physapoda, Blasenfüßer) // Handb. Zool. 1968. Bd 4. H. 2. Lief. 5. S. 1–32.
- Schliephake G. Beitrag zur phylogenetischen Systematik bei Thysanoptera // Beitr. Entomol. 1975. Bd 25. H. 1. S. 5–13.
- Stannard L.I. The phylogeny and classification of the North American genera of the Suborder Tubulifera. Urbana: Univ. Illinois Press, 1957. 187 p.
- Stannard L.I. The thrips or Thysanoptera of Illinois // Bull. Illinois Natur. Hist. Surv. 1968. V. 29. № 4. P. 215–552.
- Strassen R. zur. Fossile Fransenflügler aus mezozoischem Bernstein des Libanon // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. A (Biol.). 1973. Bd 256. S. 1–50.
- Zherikhin V.V. 2.2.1.2.4.3. Order Thripida Fallen, 1914 (= Thysanoptera Haliday, 1836). The thrips // History of insects / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. Dordrecht: Kluwer, 2002. P. 133–143.