

На правах рукописи

Шмаков

Алексей Сергеевич

**ЭВОЛЮЦИЯ ОТРЯДА ТРИПСЫ (THYSANOPTERA, INSECTA) В
МЕЗОЗОЙСКОЕ ВРЕМЯ**

25.00.02 Палеонтология и стратиграфия

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва - 2008

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Историческое развитие отряда трипсов известна нам пока еще поверхностно. Особенно слабо изучен ее мезозойский этап - время раннего развития группы. По этому периоду за всю историю исследований имелось лишь 4 работы с описаниями новых таксонов. Разделы В.В. Жерихина (2002) и Д. Гримальди (2005) в обзорных работах, помимо простого обзора системы и исторического развития отряда, также несут значительный элемент новой информации и не публиковавшихся ранее обобщений. Однако в литературе трипсы указаны из 18 мезозойских местонахождений, причем неописанные насекомые имелись в 16 из них. Этот богатейший материал настоятельно требовал изучения.

Цель работы состоит в изучении фауны и анализе эволюции трипсов в мезозойское время.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

- проанализировать литературные данные по трипсам мезозоя;
- обработать неописанный материал;
- уточнить время возникновения и родственные связи двух подотрядов;
- выявить время возникновения рецентных семейств;
- выявить причины, влиявшие на ход развития отряда в мезозое;
- построить филогенетическую схему отряда, впервые основанную на палеонтологическом материале.

Материалом исследования послужили сборы ископаемых трипсов из 16 мезозойских и, дополнительно, 8 кайнозойских местонахождений главным образом из коллекций Палеонтологического Института им. А.А.Борисяка РАН (Москва). Помимо этого, был изучен материал из Британского Музея Естественной Истории (Лондон), Седжвикского и Мейдстоунского музеев (Великобритания), Силезского Университета (Катовице, Польша), Американского Музея Естественной Истории (Нью-Йорк) и Зоологического Института им. И.И.Шмальгаузена (Киев). Полевые исследования с целью сбора материала проводились в Бурятии. Всего было изучено 385 мезозойских и 163 кайнозойских трипсов.

Основные защищаемые положения:

- древнейшие трипсы, которые были яйцекладными, возникают в позднем триасе;
- трубкохвостые трипсы появляются в конце юры;
- на протяжении триаса и большей части юры отряд не претерпевает значительной дивергенции и радиации, однако в поздней юре возникают, по-видимому, все или почти все рецентные семейства;

Публикации. Автором подготовлено 7 статей (4 в печати) и 8 тезисов докладов по теме диссертации.

Научная новизна. Получены важные новые данные о фауне трипсов мезозоя, установлены 12 новых видов, 12 родов и 1 семейство. Впервые предлагается схема филогении отряда, построенная с учетом не только современного, но и значительного ископаемого материала. Установлено, что

эолотрипиды не являются древнейшей из рецентных групп, а тубулиферы самой молодой – почти все семейства яйцекладных появляются по геологическим масштабам времени почти одновременно друг с другом и с трубкохвостыми.

Работа имеет теоретическое значение, в ней устанавливается время возникновения отряда, подотрядов и ряда рецентных семейств трипсов.

Структура и объем работы. Работа состоит из введения, 7 глав, заключения и списка литературы. Диссертация содержит 122 страницы, иллюстрирована 35 рисунками. Список литературы содержит 99 наименований. Структура автореферата соответствует структуре работы.

Благодарности. Автор с глубочайшей признательностью отдает дань светлой памяти заведующего Лабораторией Артропод В.В. Жерихина, направлявшего эту работу на ее начальном этапе. Также за неоценимую помощь в начале работы автор благодарит сотрудника кафедры энтомологии Биологического факультета МГУ Г.В. Фарафонову

Автор особо благодарит своего научного руководителя Ю.А. Попова, а также сотрудников Лаборатории Д.Е. Щербакова, И.Д. Сукачеву и А.П. Расницына, за ценные советы; автор благодарен всему коллективу Лаборатории за его постоянную поддержку и отзывчивость.

Автор глубоко признателен д-ру Дэвиду Гримальди (David Grimaldi, New-York, США), Петру Венгеру (Piotr Wegerek, Katowice, Польша), Рафаэлю дель Валле (Raphael Lopez del Valle, Vitoria, Испания), Эду Яржембовскому (Ed Jarzembowski, Maidstone, Великобритания), Е.Э. Перковскому (Киев) и Эндрю Россу (Andrew Ross, London, Великобритания) за предоставленный для изучения материал. Автор выражает признательность всем коллегам за их устные комментарии к работе, а также за поддержку на разных этапах ее выполнения.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Современные пузыреногие: внешний вид и особенности биологии

Отряд Thysanoptera (= Thripida s.s.) – пузыреногие, бахромчатокрылые, или трипсы, насчитывает более 5.5 тысяч видов мелких насекомых (0.5-12 мм) весьма разнообразной биологии. Большинство из них являются фитофагами, обычно питаются клеточными соками растений (имеются, в том числе, и антофилы). Среди трипсов имеются также хищники и микофаги, заглатывающие или высасывающие грибные споры и гифы грибов; отмечен среди пузыреногих и эктопаразитизм (Pinent et al., 2003).

Трипсы могут быть легко опознаны по асимметричному ротовому конусу, присосках на лапках и узким, часто ремневидным крыльям с обедненным или отсутствующим жилкованием и бахромой из густых ресничек по краю. Большинство проблем, возникающих при изучении трипсов, связано с их чрезвычайно мелкими размерами.

Глава 2. Обзор литературы

В 1927 году Андрей Васильевич Мартынов описал 4 экземпляра пузыреногих из поздней юры Каратау (Казахстан). Это были первые известные мезозойские трипсы. К сожалению, Мартыновым не была оценена важность находок; он не обнаружил у насекомых крыльев, и в своей работе ограничился упрощёнными прорисовками тел с указанием о вероятном личиночном возрасте всех находок. Несмотря на это, насекомые были отнесены к новому семейству Mesothripidae, но без конкретного обоснования.

В 1972 году Александр Григорьевич Шаров описал второе, после Мартынова, удивительное пузыреногое из Каратау. На основании жилкования его крыла, было не только выделено новое семейство Karataothripidae, но и сделано предположение о возможном предке отряда, принадлежащем ископаемому семейству Лофионефриды, и об эволюции жилкования трипсов.

В 1973 году вышла в свет работа Ричарда Страссена, в которой впервые были описаны меловые бахромчатокрылые, происходившие из ливанского янтаря. Всего были сделаны описания 7 новых монотипических родов, отнесенных автором к новым семействам. Подробные описания показали уникальность и архаичность данных насекомых.

В 2005 году Хами Каддуми описал трипса из раннего мела Иордана. Описанное им насекомое, вероятно, относится к адигетеротрипидам.

Помимо этого, неописанные мезозойские трипсы были указаны из раннего мела Пурбека (Великобритания) (Clifford et al., 1993); триаса Солайт (США) (Fraser et al., 1996) (описаны в ходе данной работы); триаса Кендерлыка (Казахстан) (также описаны), раннего мела Байсы (Бурятия), Бон-Цагана (Центральная Монголия), Гурван-Эрени-Нуру (Западная Монголия), Обещающего (Дальний Восток), Турги (Восточное Забайкалье), Хары-Хутел (Монголия) и Янтардаха (Северная Сибирь) (Zherikhin, 2002);

сеномана Северной Бирмы (Grimaldi et al., 2002); раннего мела серии местонахождений Испании (Delclos et al., 2007; Penalver et al., 2007).

Глава 3. Морфология рецентных представителей

Антенны трипсов четковидные, содержат обычно 7-9 члеников. Апикальные антенномеры часто объединяются вместе, формируя так называемый грифелек. Первый и второй флагелломеры несут сенсиллы, форма которых используется в систематике на семейственном уровне. Голова опистогнатная, сосущий ротовой конус ассиметричный вследствие редукции левой мандибулы. Грудь расчленена на проторакс и птероторакс. Крылья узкие, с обедненным или отсутствующим жилкованием (не более двух продольных и пяти поперечных жилок). По краю крыла развита бахрома из длинных щетинок. Вершинные три четверти крыла трубкохвостых не гомологичны таковым яйцекладных трипсов и никогда не имеют жилок. Лапки одно- или двучлениковые, коготки редуцированы; между коготками развита присоска, иногда очень крупная. Брюшко трипсов состоит из десяти члеников. Первый тергит всегда развит, однако у трубкохвостых трипсов он преобразован в щиток сложной формы, так называемую пельту; десятый сегмент тубулифер превращён в трубку. У самок Terebrantia выражен наружный яйцеклад, который может быть изогнут на конце дорзально (Aeolothripidae) либо вентрально (остальные семейства). Тергиты могут иметь специальные щетинки для удержания крыльев в состоянии покоя (Phloeothripidae) или жесткие щетинки по заднему краю, либо в особых бороздах по краям брюшка, так называемые ктенидии (Sericothripinae Thripidae). На заднем крае последнего тергита у обоих полов теребрантий развита так называемая дорзальная щель, назначение которой неясно. При этом, последний сегмент брюшка Terebrantia также может быть вытянут, или преобразован в трубку у самок, имеющих, однако, заметный яйцеклад. У самок Tubulifera основание 10-го сегмента снизу прямое, а 9-й сегмент не облегает основания 10-го (трубки); кроме того, у них на 9-м стерните внутренний хитиновый киль, так называемый фустис; у самцов нет киля на 9-м стерните, трубка с выемчатым основанием, которое облегается с обеих сторон 9-м сегментом.

Глава 4. Система отряда

В работе принято подразделение отряда на два подотряда – Terebrantia (яйцекладные трипсы) и Tubulifera (трубкохвостые трипсы). Рецентные теребрантии в целом морфологически более разнообразны и демонстрируют большее количество плезиоморфных признаков, чем тубулиферы. Семь семейств принимается в подотряде яйцекладных (Aeolothripidae, Adiheterothripidae, Fauriellidae, Heterothripidae, Merothripidae, Thripidae, Uzelothripidae), и только одно (Phloeothripidae) в подотряде трубкохвостых трипсов. Из них в ископаемом виде известны все, кроме Fauriellidae и Uzelothripidae. Принимаются также вымершие семейства Liassohipidae (Tubulifera) и Karataothripidae (Terebrantia). Idolohipidae и Melanthripidae рассматриваются как подсемейства Phloeothripidae и Aeolothripidae, соответственно. Монотипическое семейство Hemithripidae из балтийского

янтаря, которое Шлипаке считал близким к адигетеротрипсидам, действительно не несет каких-либо специфических черт, которые отличали бы его от указанного семейства и включается в его состав. Ископаемое семейство *Stenurothripidae* было синонимизировано с рецентным *Adiheterothripidae*, что кажется разумным. Семейство *Moundthripidae* является лофионевридной группой, вероятнее всего, подсемейства *Zoropsocinae*. В ходе настоящей работы, семейство *Liassothripidae* было отнесено к трубкохвостым трипсам, и описано новое ископаемое семейство яйцекладных из триаса *Triassothripidae*.

Глава 5. Материал и методика

В процессе работы были изучены трипсы из следующих местонахождений: триасовые (Кендерлык, Солайт), позднеюрские (Каратау, Хоотын-Хотгор, Унда), раннемеловые (Байса, Бон-Цаган, Гурван-Эрэний-Нуру, Мораза-Пеняцерада, Онохой, Пурбек, Турга, Хасурты, Хара-Хутэл), позднемеловые (Романиха, Сейревилль)

Помимо мезозойских коллекций, были изучены и кайнозойские сборы из балтийского янтаря, местонахождений Баядаг, Биамо, Грин-Ривер, Рубьелос де Мора, Чон-Туз (все из фондов ПИН РАН), а также из балтийского янтаря и о-ва Уайт в Музее естественной истории Лондона и из ровенского янтаря в Музее зоологии НАНУ в Киеве. Данное исследование было проведено для проверки некоторых определений и описаний, выявления количественных соотношений семейств, не всегда указанных в литературе, а также для получения более полной картины эволюции отряда в раннем и позднем кайнозое.

Глава 6. Систематическая часть

Из триаса (карний-норий) Казахстана и США описано древнейшее семейство трипсов *Triassothripidae* и его представители *Triassothrips virginicus* и *Kazachothrips triassicus* (Grimaldi, Shmakov, Fraser, 2004).

Переописан верхнеюрский *Liassothrips crassipes* из поздней юры Каратау; показана его принадлежность к подотряду *Tubulifera* (Шмаков, 2008).

Из раннего мела Байсы (Бурятия) описываются 2 новых рода и вида семейства *Adiheterothripidae* (*Baissothrips mesozoicus*, gen. nov. et sp. nov., *Millithrips armiger*, gen. nov. et sp. nov.), 7 родов и видов семейства *Aeolothripidae* (*Dimithrips affinis*, gen. nov. et sp. nov., *Eliothrips admirabilis*, gen. nov. et sp. nov., *Fusithrips crassipes* (Шмаков, в печати), *Gelenothrips elegans*, gen. nov. et sp. nov., *Rasnithrips inflatus*, gen. nov. et sp. nov., *Vitimothrips crassipterus*, gen. nov. et sp. nov., *Zherikhinithrips majusculus*, gen. nov. et sp. nov.) и 2 рода и вида семейства *Thripidae* (*Convexithrips robustus* (Шмаков, в печати), *Popovithrips elongatus*, gen. nov. et sp. nov.).

Глава 7. Эволюция трипсов в мезозое

Триасово-юрский этап эволюции. Происхождение и родственные связи трипсов долгое время было предметом острых дискуссий, но сейчас большинство исследователей принимает точку зрения Жерихина (1980, 2002) и Вишняковой (1981) о близком родстве трипсов с вымершим семейством

Lophioneuridae, образующим плавный переход от сеноедов к трипсам. Жерихин даже включал лофионеврид в отряд *Thripida* наравне с трипсами в качестве самостоятельного подотряда, однако ввиду проблем систематики внутри этой группы (неясного положения ряда таксонов), отряд трипсы здесь принимается в узком, классическом объеме, согласно представлениям Гримальди (2005).

Согласно гипотезе, впервые предложенной Гринфельдом (1978), редукция правого мандибулярного стилета и возникающая впоследствии асимметрия ротового аппарата у бахромчатокрылых происходит вследствие питания мелкими объектами, такими, как пыльца растений. Среди сосущих насекомых вообще, питание цветочной пыльцой считается скорее редким исключением. Пыльца отличается малыми размерами и имеет значительно более плотную оболочку, чем многие другие растительные структуры. Одной из характерных особенностей ротового аппарата трипсов является также асинхронность действия его частей в процессе акта прокалывания поверхности пищевого объекта. Такой механизм мог возникнуть именно для высасывания содержимого мелких объектов.

До настоящего времени в литературе встречается упоминание, что наиболее древние *Thysanoptera* s.str. известны из перми. Они были описаны А.В. Мартыновым (1935) из раннепермских отложений Урала под именем *Permothrips longipennis*. Но впоследствии А.Г. Шаров (1972) убедительно показал, что это остатки не трипсов, а мелких *Homoptera* из сем. *Archescytinidae*. Таким образом, находки трипсов из палеозоя не известны.

Древнейшие триасовые трипсы *Triassothrips virginicus* и *Kazachothrips triassicus* из триаса (карний-норий) США и Казахстана обладают крайне сходным (несмотря на отсутствие основания крыла на отпечатке *Kazachothrips*) жилкованием. Это оказывается еще более удивительным, если иметь в виду их значительную географическую разобщенность. Схема жилкования триасовых трипсов легко выводится непосредственно из лофионевридного, и может быть соответственно проинтерпретирована.

Крылья триассотрипид длинные, широкие, гетерономные, закругленные и расширенные на конце. Места разветвления всех жилок еще сохраняют положение и наклон, доставшиеся им от непосредственного предка. Триассотрипиды уже имели средний для отряда размер – около 1.5-2 мм. Впоследствии, в поздней юре, мелу и раннем кайнозое, представители отряда не будут заметно выходить из этого размерного класса. В молодой тропической фауне отдельные члены подотряда трубкохвостых трипсов могут достигать 12 мм; очевидно, что такое увеличение размера вторично для отряда. Сохранение размеров тела на протяжении длительного времени эволюции может говорить о том, что уже триасовые трипсы заняли ту экологическую нишу, которую продолжали занимать и впоследствии.

Как известно, с середины триаса начинают появляться все крупные мезозойские группы голосеменных. Возможно, именно на основе питания пыльцой представителей какой-то из указанных групп и возник отряд бахромчатокрылых. Сосуществование с этими растениями могло оставаться

устойчивым, по крайней мере, до границы юры и мела, что и демонстрируют палеонтологические находки членов отряда из триаса и юры.

Не вполне понятно, почему к высасыванию пыльцевых зерен насекомые пришли именно и только к середине триаса. Ведь питание пыльцой для насекомых с грызущим ротовым аппаратом достоверно известно с ранней перми; вероятно, что и многие позднекарбоновые насекомые питались пыльцой, поедая ее вместе со спорангиями.

В течение всего позднего триаса, ранней и средней юры пузыреногие не появляются в палеонтологической летописи. В поздней юре трипсы обнаруживаются сразу в трех местонахождениях: по одному экземпляру в Хоотын-Хотгоре и в Унде, а также около ста экземпляров в знаменитом Каратау; более в мире пузыреногих этого возраста не найдено.

Как уже говорилось, жилкование *Karataothrips jurassicus*, описанного Шаровым, крайне сходно с таковым триассотрипид. По характеру жилкования можно судить, что семейство *Karataothripidae* вряд ли является промежуточным звеном эволюции бахромчатокрылых, а скорее ее боковой ветвью.

По форме апикально сильно расширенного крыла каратаотрипиды более плезиоморфно, чем триассотрипиды. Крыло несет самую короткую среди всех представителей отряда краевую бахрому, что также является плезиоморфией, унаследованной от лофионеврид.

Известный систематик Лоуренц Маунд с соавторами (1980) писал, что “*Karataothrips* является сомнительным членом отряда *Thysanoptera*”. Однако, насекомое демонстрирует все признаки отряда и, безусловно, является трипсом. Сравнивая жилкование, Шаров впервые предположил о возникновении трипсов от лофионеврид. Впоследствии гипотеза была подтверждена и уточнена находкой триасовых трипсов с характерным жилкованием, о чем говорилось.

Другое бахромчатокрылое из Каратау, описанное Мартыновым, *Liassothrips crassipes*, было переизучено в ходе данной работы. Были описаны самцы и самки данного вида. Насекомое сочетает плезиоморфии *Terebrantia* (формула лапок, строение мужского полового аппарата); апоморфии *Tubulifera* (форма максиллярных стилетов, головы, отсутствие жилкования на крыльях, строение передних ног и женского полового аппарата); апоморфии *Terebrantia* (дорсальная выемка или щель).

Набор признаков *Liassothripidae* уникален не только для семейств, но и для подотрядов пузыреногих в привычном их понимании. Трипс оказывается сходен с теребрантиями в основном по плезиоморфным признакам, а с тубулиферами исключительно по апоморфным, что и свидетельствует о его монофилии с тубулиферами.

Согласно закону архаического многообразия на ранних этапах существования таксона происходит его бурная дивергенция, дающая большое количество короткоживущих ветвей, которые будут резко различаться между собой, в том числе и по признакам, которые позже могут характеризовать таксоны гораздо более высокого ранга. Данная особенность эволюции

биологических групп была выявлена на современных объектах, однако впоследствии нашла многочисленные и блестящие подтверждения со стороны палеонтологического материала. Древнейшая тубулифера чрезвычайно необычна и сочетает в себе как раз признаки из синдромов обоих подотрядов, что может свидетельствовать, во-первых, о возникновении трубокхостых трипсов действительно в этот момент истории, а во-вторых, о возможной стремительной эволюции пузыреногих именно в это время.

Раннемеловой этап эволюции. В противоположность единичным находкам бахромчатокрылых из триаса и юры, раннемеловые пузыреногие обнаружены в разных частях мира в значительных количествах. Важно отметить, что многие из местонахождений, откуда происходят эти находки, в разное время имели спорный возраст в пределах поздней юры и раннего мела; но впоследствии был подтвержден их меловой возраст. Таким образом, речь идет о самых низах мела у границы с ним юры.

Несмотря на незначительную по эволюционным меркам разницу между позднерским киммеридж-оксфордским Каратау, в котором были найдены отпечатки типично домелового рода *Karataothrips* и древнейшей химерной тубулиферы *Liassothrips*, и рубежом раннего мела, в это время происходит формирование, дивергенция и, по-видимому, значительная радиация известных ныне семейств пузыреногих. Ни в одном местонахождении больше не обнаруживаются насекомые, имеющие крылья триассо- или каратаотрипидного типов, а вместо них появляются многочисленные трипсы с золотрипидным и адигетеротрипидным жилкованием, с лентовидными крыльями, несущими одну или две сближенные жилки, принадлежащими трипидам или меротрипидам.

Находки трипсов известны из меловых местонахождений Забайкалья (Россия), Монголии, Ливана, Великобритании и Испании. До недавнего времени, весь этот материал, за исключением ливанских янтарей, обработан не был.

Упомянутый комплекс трипсов из ливанского янтаря, описанный Ричардом Страсеном, оказался очень разнообразным. Все выделенные Страсеном семейства были позднее синонимизированы в два ныне живущих – *Merothripidae* и *Adiheterothripidae*.

Семейство *Merothripidae* известно по одному роду из ливанского янтаря, двум родам, один из которых рецентный, из балтийского, и трем ныне живущим. Данное специализированное семейство, имеющее как ряд плезиоморфий, так и редуций, всю известную историю своего существования занимало подчиненное положение по отношению к членам других групп.

Напротив, семейство *Adiheterothripidae* представлено шестью родами в ливанском янтаре, четыремя в балтийском и тремя, живущими ныне; представители этого семейства были указаны также из нескольких местонахождений раннего мела Испании. Автором данной работы адигетеротрипиды были найдены в сборах по этому возрасту из Забайкалья

(Россия), Монголии и Великобритании. Таким образом, члены этого семейства гарантированно присутствуют в крупных коллекциях из местонахождений всех регионов, откуда известны раннемеловые трипсы. Несмотря на наличие адигетеротрипид в эоцене, они совершенно не отмечены из миоцена. То есть, многочисленное и, по-видимому, разнообразное семейство Adiheterothripidae, возникшее к началу мела, утрачивало свое положение в течение всего мела и кайнозоя, и к настоящему времени имеет статус реликтового.

Трипс из иорданского янтаря, отнесенный Каддуми (2005) к трипидам, принадлежит, скорее адигетеротрипидам: это можно заключить, ориентируясь на форму брюшка и широкие крылья, вероятно несущие две расставленные продольные жилки.

Трипсы в бурятской Байсе представлены семействами Adiheterothripidae, известным из ливанского янтаря, а также древнейшими из описанных Aeolothripidae и Thripidae. Интересно, что соотношение семейств оказывается не в пользу адигетеротрипид: из 115 отпечатков было диагностировано 38 эолотрипид, 26 трипид и только 23 адигетеротрипиды (28 экземпляров остались неопределенными). В современной фауне семейство Aeolothripidae представлено всего четырьмя родами, но распространено всеветно и достаточно многочисленно; семейство Thripidae является, наравне с семейством трубкохвостых трипсов Phloeothripidae, доминирующим среди рецентных пузыреногих, насчитывая более ста чрезвычайно разнообразных родов. Разнообразие на родовом уровне дает несколько иную картину: обнаружено 7 родов эолотрипид, 2 трипид и 2 адигетеротрипид. Существенное разнообразие в Байсе представителей семейства Aeolothripidae (больше, чем во всей современной фауне), говорит о том, что это семейство, как и адигетеротрипиды, было наиболее разнообразно в начале своей эволюции.

Антенны почти всех эолотрипид девятичлениковые. Род Fusithrips имел семичлениковые, или менее вероятно восьмичлениковые антенны, что в обоих случаях не характерно даже для современных членов семейства. Эта апоморфия, сближающая Fusithrips с трипидами, вероятно демонстрирует родство этих двух семейств.

Необычны для отряда практически нитевидные антенны Elioithrips. Это aberrantное их состояние, однако, не ставит под сомнение принадлежность рода эолотрипидам; о последней говорят форма и жилкование крыла Elioithrips, а также его характерно вытянутый первый абдоминальный сегмент. Это кажется тем более возможным, что байсинские трипиды Convexithrips и Popovithrips уже имели семи- и восьмичлениковые антенны соответственно.

Антенны адигетеротрипиды Millithrips armiger имели десять члеников, сходно со Scaphothrips из ливанского янтаря (и с Liassothrips, но последний вообще специфичен по многим признакам). Учитывая склонность адигетеротрипид ко вторичному расчленению апикального антенномера,

десятичлениковое состояние антенн следует полагать для них также вторичным.

На голотипе адигетеротрипиды Baissothrips в сильно ассиметричном ротовом конусе видна мощная левая мандибула (теребрантийного типа, не убранный глубоко в ротовой конус и не сложенная в основании).

Мезоскутум, похожий на современный яйцекладных трипсов, найден у всех байсинских пузыреногих; у ряда таксонов имелся поперечно расчлененный метанотум; некоторые имели слитые стернум и эпистернум мезоторакса, как у рецентных теребрантий, а у Baissothrips преэпистерно-катэпистернум метоторакса имел вырезку, сходную с таковой у ныне живущего рода Thrips.

Все продольные жилки, в том числе членов Adiheterothripidae прямые, без малейших изломов, за исключением родов Rasnithrips и Vitimothrips – обе продольные их переднего крыла имеют сужение напротив поперечного основания М. Поперечные жилки прямые, и у большинства родов жилки уже строго перпендикулярны длине крыла, лишь у Dimithrips и Rasnithrips сохраняют выраженный в разной степени наклон.

У ряда родов обнаружен вырезанный задний край тергитов брюшка. Тергиты с таким краем встречаются у членов малочисленного ныне и представленного двумя родами в эоценовом балтийском янтаре семейства Heterothripidae, близкого, по-видимому, к Adiheterothripidae. Впрочем, остается непонятным, почему данный признак не найден у членов “адигетеротрипидного” комплекса из Ливана, но обнаружен у столь разнообразных трипсов из Байсы. Признак можно оценить и в другом аспекте: у рода Gelenothrips все тергиты несут густую щетку из крепких щетинок, сходно с членами рецентного подсемейства Sericothripinae.

Таким образом, все бахромчатокрылые из раннего мела Байсы уже могут быть отнесены к рецентным семействам. Здесь обнаружены древнейшие эолотрипиды и трипиды, а также одни из древнейших адигетеротрипид. При этом байсинские пузыреногие иногда демонстрируют признаки, присущие не тем таксонам, к которым они отнесены. Эта степень смешения признаков не идет ни в какое сравнение с лиассотрипидами: речь может идти лишь о наличии некоторых отклонений среди общего уже устойчивого комплекса признаков того или иного семейства. Наблюдаемая ситуация похожа на остаточные явления, происходящие уже после стремительных перестроек в отряде.

Изучение других, на первый взгляд богатых, сборов по раннемеловым бахромчатокрылым встречает главную трудность их недостаточной сохранности. Поэтому изучение сборов по раннемеловым пузыреногим из прочих не янтарных местонахождений в коллекции ПИН РАН, а также музея в г. Мейдстоун (Великобритания) не дало возможности описания ни одного нового таксона, и даже до семейства удалось определить лишь часть материала: Бон-Цаган (баррем-апт Монголии: 1 экз. Aeolothripidae, 2 экз. не определено), Гурван-Эрний-Нуру (низы нижнего мела Монголии: 1 экз. Thripidae, 4 экз. не определено), Онохой (неоком Забайкалья: 1 экз. не

определен), Пурбек (низы нижнего мела Англии: 6 экз. Adiheterothripidae, 7 экз. Aeolothripidae, 11 экз. Thripidae, 29 экз. не определено, всего 52 экз.), Турга (неоком Забайкалья: 1 экз. Adiheterothripidae, 2 экз. Aeolothripidae, 4 экз. не определено), Хасурты (низы нижнего мела Забайкалья: 2 экз. не определено) и Хара-Хутэл (низы нижнего мела Монголии: 3 экз. Adiheterothripidae, 14 экз. Aeolothripidae, 11 экз. Thripidae, 31 экз. не определен, всего 59 экз.).

Таким образом, из более богатых местонахождений, по сравнению с Байсой представители трипид по количеству экземпляров доминируют в Пурбеке, а адигетеротрипиды редки в Хара-Хутэле. То, что в трех крупнейших местонахождениях раннемеловых трипсов нет единого соотношения трипсов из разных семейств, может показывать, что ни одно из них не было в то время явно доминантным. Однако исходя из сравнительного разнообразия таксонов в Байсе, следует утверждать, что эолотрипиды в это время были гораздо более разнообразны, чем трипиды и адигетеротрипиды, если только три последние группы не были в большинстве плохо летающими и имели меньшие шансы для захоронения в ископаемом виде.

Итак, по комплексу признаков, все изученные раннемеловые экземпляры относятся к рецентным семействам и серьезно отличаются от домеловых форм. В поздней юре происходит важный исторический процесс – ангиоспермизация голосеменных растений. Она захватывает почти все группы голосеменных, приводя к возникновению в это время разнообразнейших проангиоспермов, уже игравших экологическую роль покрытосеменных. Их появление могло спровоцировать скачок в эволюции бахромчатокрылых. В результате, в раннем мелу происходит одновременно значительное увеличение обилия трипсов и формирование достаточно разнообразных современных семейств.

Позднемеловой-кайнозойский этап эволюции. Позднемеловые трипсы практически неизвестны: по одной эолотрипиде известно из позднего мела Романихи (Таймыр) и турона Нью-Джерси (США). Хотя насекомое из Романихи и заключено в янтарь, его диагностика до рода не может быть произведена из-за обильных микротрещин в образце. Лучше обстоит дело с трипсом из Нью-Джерси. Впервые в палеонтологической летописи у *Cretothrips antiquus* достоверно обнаруживаются дополнительные крыловые щетинки. В оригинальной работе семейственная принадлежность трипса была поставлена под сомнение, однако уже в позднейшей публикации, автор однозначно относит *Cretothrips* к эолотрипидам. Продольные жилки *Cretothrips* искривленные, все поперечные немного наклонены. Род являлся, вероятно, реликтовой для своего времени формой.

Раннетретичные трипсы на семейственном уровне уже соответствуют современным. Балтийский, ровенский (Украина) и саксонский янтари содержат большое количество рецентных родов. Как уже говорилось, позднетретичные трипсы практически не изучены.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По предположению Стеннарда (1968), древнейшими пузыреногими являлись эолотрипиды, а самыми молодыми и продвинутыми – флеотрипиды. Эта точка зрения получила очень широкое хождение. Однако Признер (1968) считал самыми древними флеотрипид, а наиболее молодыми трипид; эолотрипиды при этом занимали среднее положение в его схеме эволюции. Шаров (1972) впервые опубликовал предположение о предковости для трипсов лофионебрид и построил соответствующую схему их эволюции.

Маунд, Хемминг и Палмер (1980), анализирувавшие морфологические признаки рецентных родов, построили две кладограммы, по одной из которых флеотрипиды вместе с трипидами оказывались самыми молодыми группами, а по другой корни флеотрипсов уходили к предкам всех прочих семейств. По данным их анализа, крайне aberrantное семейство *Uzelothripidae* является реликтовым и также могло быть старейшим среди рецентных групп. В том же году Жерихин опубликовал свои представления о близком родстве лофионебрид с настоящими трипсами. Гримальди, Шмаков и Фрейзер (2004) указывали на древность эолотрипид и молодой возраст флеотрипид и трипид, принимая лофионебрид самостоятельной группой (возможно, отрядом).

На основании изученных палеонтологических данных можно сделать вывод, что триассотрипиды были древнейшими представителями настоящих трипсов (рис. 1). Бахромчатокрылые, подобные им, могли существовать в течение всего оставшегося триаса и значительной части юры, однако были малочисленны и, вероятно, не очень разнообразны, и потому практически не найдены. Одним из таких пузыреногих был *Karataothrips*, слегка уклонившийся от общего предкового для меловых таксонов ствола. В конце юры, в связи со сменой растительности, с которой были связаны юрские трипсы, происходит их значительная диверсификация. В это время могли возникнуть не только все или почти все современные семейства теребрантий, но появляются уже и трубокхвостые трипсы. К началу мела уже достоверно возникают четыре из семи рецентных семейств, в том числе одна из двух доминирующих ныне групп – *Thripidae*. Представители второй доминантной группы, флеотрипид, в мелу до сих пор не найдены, однако вероятность находки их в меловых янтарях весьма высока. Эволюция отряда в течение верхнего мела остается практически неизвестной: можно лишь говорить о сосуществовании в это время более продвинутых форм, близких к кайнозойским пузыреногим, с реликтами самой поздней юры - раннего мела.

Несмотря на то, что семейство эолотрипид кажется наиболее плезиоморфным, а семейство трипид – апоморфными, приходится признать их практически единовременное по геологическим масштабам времени возникновение приблизительно на рубеже юры и мела; в этот же период времени возникают адигетеротрипиды и меротрипиды, а также и трубокхвостые трипсы. Точное время возникновения гетеротрипид, фауриеллид и юзелотрипид неизвестно, однако первое из этих семейств в

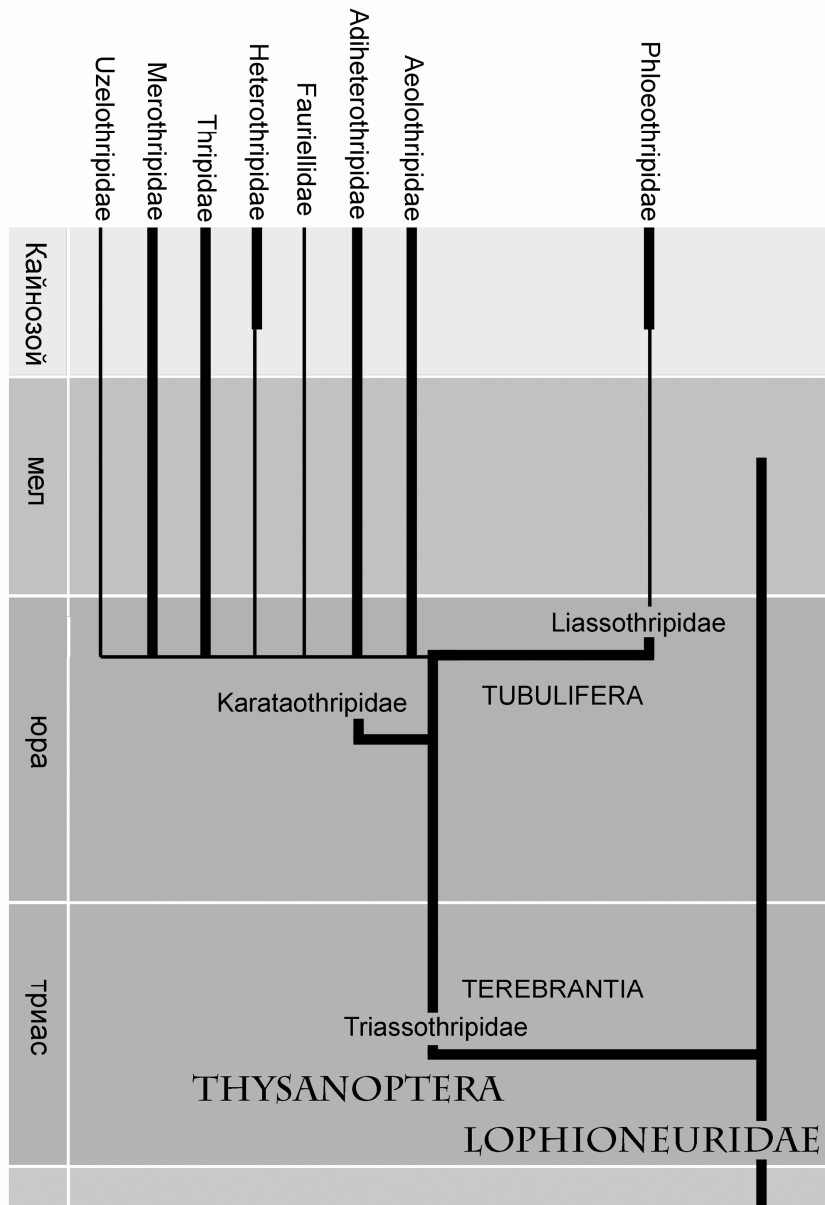


Рис. 1. Филогения отряда Thysanoptera: схема, полученная в ходе данной работы

позднем эоцене уже представлено современным родом. Фауриеллиды и юзелотрипиды также могли возникнуть достаточно давно; утверждению Маунда (1980) о древности последних никак не противоречит такая их апоморфия, как редукция антенномеров до семи, поскольку антенны с таким числом члеников встречались у трипсов уже к началу мела.

Итак, можно сделать следующие выводы:

- древнейшие трипсы возникли в позднем триасе;
- на протяжении триаса и юры отряд не претерпевает значительной радиации;
- подотряд Tubulifera появляется лишь в конце юры;
- к началу мела возникают, по-видимому, все или почти все рецентные семейства яйцекладных трипсов.

Список публикаций по теме диссертации

Статьи

1. *Grimaldi D., Shmakov A. S., Fraser N.* Mesozoic thrips and early evolution of the order Thysanoptera (Insecta) // *Journal of Paleontology*. 2004. Vol. 78, № 5, P. 941-952.

2. *Шмаков А. С.* Новые данные по эволюции отряда трипсы (Thysanoptera, Insecta) в меловое время // *Меловая система России и ближнего Зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: сб. научных трудов (под ред. Е.М. Первушова)*. Саратов: Издательство Саратовского университета. 2007. Т. 308, С. 280-281.

3. *Шмаков А. С.* Юрский трипс *Liassothrips crassipes* (Martynov, 1927) и его положение в системе отряда Thysanoptera (Insecta) // *Палеонтологический Журнал*. 2008. Т. 42, № 1, С. 48-54.

4. *Shmakov A. S.* Overview of the geological history of the thrips (Thysanoptera, Insecta) // *Alavesia* (в печати).

5. *Шмаков А. С.* Древнейшие представители Thripidae и Aeolothripidae (Thysanoptera, Insecta) из Байсы (Бурятия) // *Палеонтологический Журнал* (в печати).

6. *Shmakov A. S.* Order Thysanoptera // *The terrestrial fauna and flora of the Insect Bed, Isle of Wight: interpreting the climate near the Eocene/Oligocene boundary, UK*. London (в печати).

7. *Шмаков А. С., Е. Э. Перковский.* Трипсы (Thysanoptera, Insecta) из ровенского янтаря // *Палеонтологический Журнал* (в печати).

Тезисы докладов

8. *Шмаков А. С.* Новый трипс (Thysanoptera, Insecta) из верхнетриасовых отложений Восточного Казахстана // *Бюллетень Московского общества Испытателей природы (геология)*. 2003. Т. 78, № 1, С. 82.

9. *Шмаков А. С.* Раннемеловая фауна трипсов на примере местонахождения Байса (Бурятия) // *Тезисы докладов LII сессии Палеонтологического об-ва, Санкт-Петербург 2006*. С. 181.

10. *Шмаков А. С.* Эволюция отряда трипсы (Thysanoptera, Insecta) в меловое время // *Тезисы 3го Всероссийского совещания “Меловая система России и ближнего зарубежья”, дополнительный буклет, Саратов 2006*. С. 4.

11. *Шмаков А. С.* Фауна трипсов раннего мела и время возникновения подотряда трубкохвостых (Tubulifera) // *Тезисы докладов LIII сессии Палеонтологического об-ва, Санкт-Петербург 2007*. С. 176.

12. *Shmakov A. S.* History of order Thysanoptera // *Abstracts of IV International Congress of Palaeoentomology III Fossils X3 in Spain, Vitoria 2007*. С. 162.

13. *Шмаков А. С.* Фауна трипсов нижнего мела и время возникновения подотряда трубкохвостых (Tubulifera) // *Тезисы докладов XIII съезда Русского энтомологического об-ва, Краснодар 2007*. С. 409.

14. *Шмаков А. С.* Историческое развитие отряда трипсов (Thysanoptera, Insecta) // *Тезисы докладов V Всероссийской научной Школы молодых ученых - палеонтологов, Москва 2008*. С. 56-57.

15. *Шмаков А. С.* Комплекс фауны трипсов (Thysanoptera, Insecta) из эоценового Ровенского янтаря (Украина) // *Тезисы докладов LIV сессии Палеонтологического об-ва, Санкт-Петербург 2008*. С. 188.