

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
Лаборатория артропод

Московская Гимназия на Юго-Западе №1543

Юрско-меловой этап эволюции отряда трипсы
(Thysanoptera) на примере местонахождений Монголии и
востока России

Александр Неверов
Мария Чуркина

Научный руководитель: Алексей Сергеевич Шмаков, к.б.н., с.н.с. ПИН РАН

Москва 2019

Введение

Трипсы (Thysanoptera) – отряд мелких (0,5-12 мм) насекомых с неполным превращением, насчитывающий около 6 тыс. видов (Mound, 2007) и включающий два подотряда: яйцекладные (Terebrantia) и трубкохвостые (Tubulifera). Представители подотряда Terebrantia в основном являются специфичными палинофагами (высасывают пыльцевые зёрна) (Гринфельд, 1978) и имеют размер тела в пределах 1,5-2 мм, хищные представители подотряда могут быть несколько крупнее. Трубкохвостые трипсы, в свою очередь, часто оказываются неспецифичными мицетофагами, целиком заглатывающими грибные споры и участки гиф, и могут достигать размера в 12 мм (Kucharczyk, 2013). Морфологически эти два подотряда различаются в первую очередь наличием развитого наружного яйцеклада у Terebrantia, состоящего из двух пар створок, внешний край наружных створок часто несёт пильчатые выросты. Подобное строение яйцеклада необходимо для надрезания тканей растений и откладки яиц внутрь стебля или листа. Вторая пара створок меньше по размеру, вложена в наружную пару. В свою очередь представители отряда Tubulifera имеют вытянутый трубкообразно последний (X) сегмент брюшка, через который осуществляется откладка яиц непосредственно на поверхность субстрата. Также у Tubulifera наблюдаются большая степень редукции жилок на крыле, по сравнению с Terebrantia. Только одна неполная жилка на переднем крыле отмечена у ископаемых Tubulifera из мела Бирмы (Ulitzka, 2019), тогда как у всех кайнозойских трубкохвостых крылья не несут жилок. Крылья яйцекладных, помимо костальной, несут одну или две продольных, по-разному определяемых разными авторами. Монофилетичность этих групп остаётся под вопросом.

В составе Terebrantia выделяют 7 семейств, основными из которых являются Aelothripidae, Thripidae и Adiheterothripidae (=Stenurothripidae s.str.). В составе Tubulifera выделяется лишь одно крупное семейство Phlaeothripidae (Mound, 1980; Bhatti, 1989).

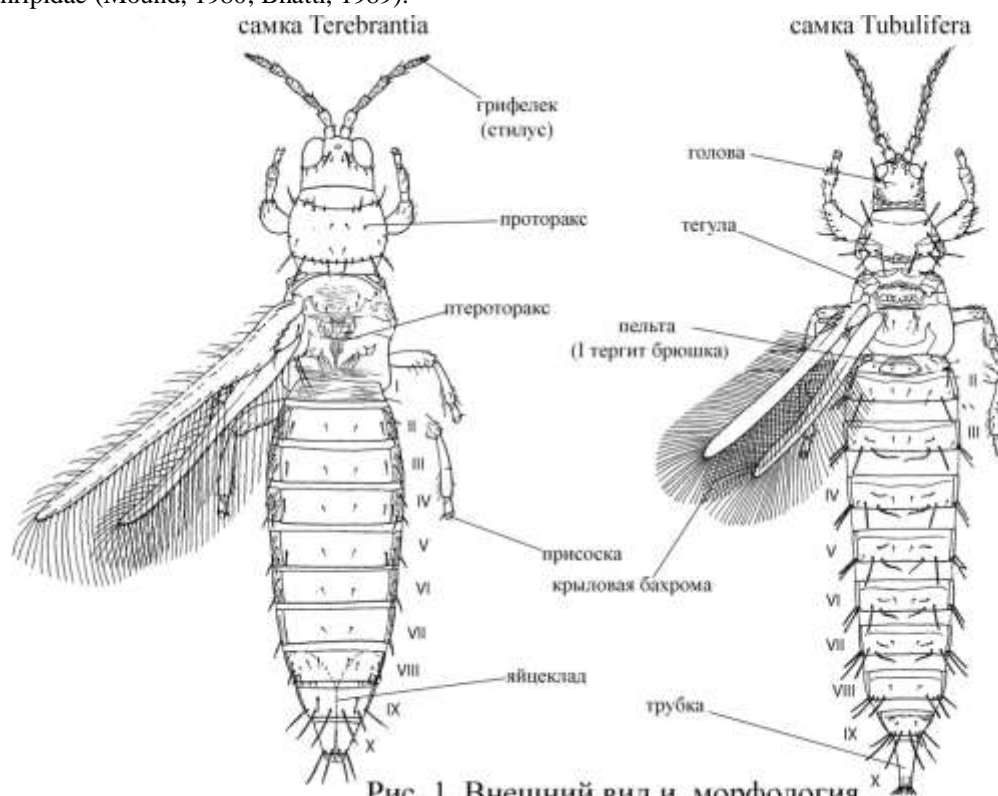


Рис. 1. Внешний вид и морфология современных представителей Thysanoptera (по Stannard, 1968)

Отличительной чертой трипсов является наличие у них асимметричного колюще-сосущего ротового аппарата – конуса, в котором отсутствует правая мандибула. Левая мандибула служит для прокалывания тканей растений, а максиллы образуют канал, по которому жидкость попадает в рот. Возможно, такое устройство ротового аппарата является приспособлением к питанию содержимым пыльцевых зёрен (Гринфельд, 1978). Конус располагается опистогнатически на округлой, сильно склеротизованной голове. Проторакс с редуцированным стернитом отделён от птероторакса подвижным сочленением, которое позволяет насекомому S-образно изгибаться при полёте. Птероторакс включает в себя мезо- и метоторакс. Сверху птероторакс несёт три щитка: один в составе мезонотума прикрывают мезоторакс и два в составе метанотума соответствуют метотораксу. Снизу птероторакс прикрыт двумя крупными прочно сочленёнными друг с другом щитками, разные авторы указывают различные пути их возможного формирования в эмбриогенезе.

К птеротораксу крепятся две пары крыльев, несущих по краю ряд длинных макротрихий – бахрому, за что группа получила своё название: бахромчатокрылые. Форма и набор жилок крыльев варьируют в рамках семейств. Так, у представителей семейства Aeolothripidae передние крылья относительно широкие, с закруглённой вершиной, несут две прямые параллельные жилки (не считая костальной). У представителей Thripidae крылья узкие, несут одну жилку. Представители Adiheterothripidae имеют узкие, часто изогнутые крылья, снабжённые парой жилок. В целом, высокая степень редукции жилок является апоморфией, присущей современным трипсам (Net et al., 2012). Задние крылья обычно имеют сходную с передними форму, но часто несут менее развитые жилки. Также семейству Adiheterothripidae свойственен ряд плезиоморфных признаков, таких как сильно развитый по сравнению с другими семействами хетом и число антенномеров, достигающее до 12.

Брюшко трипсов состоит из 10 видимых сегментов. Первый тергит брюшка у трубкохвостых сильно уменьшается и включается в состав птероторакса в виде небольшого склерита – пельты. Передние ноги трипсов часто утолщены по сравнению со средними и задними. Лапки двучлениковые, на конце несут редуцированные коготки, между которыми находится пузырёк для присасывания.

Личиночные стадии и имаго трипсов активны, в то время как предкуколка и куколки (в случае трубкохвостых бывает, что организм проходит две стадии куколки) малоподвижны и не питаются. На стадии куколки происходит частичный гистолиз и активный морфогенез, что является аналогами таковым процессам, происходящим в куколках насекомых с полным превращением (Жерихин, 1980). Из-за питания частями растений, трипсы часто являются вредителями сельского хозяйства. Некоторые яйцекладные трипсы могут переносить вирусы растений, приобретенные на личиночной стадии (Rotenberg et al., 2015; Leach et al., 2019). Трипсы могут самостоятельно являться эктопаразитами (Pinent et al., 2003). Среди трубкохвостых галловых трипсов встречаются эусоциальные виды (Morris et al., 1999). Благодаря своей способности к партеногенетическому размножению и практически полному отсутствию естественных врагов трипсы могут очень быстро распространяться в новые места обитания, становясь инвазивными видами (Kucharczyk, 2013). Некоторые виды перепончатокрылых из семейства Eulophidae паразитируют на личинках рода Thrips, некоторые представители семейства Aeolothripidae охотятся на других трипсов (Lewis, 1973).

В ряде работ выделяется отряд Thripida, включающий в себя два подотряда: Thripina, соответствующий традиционно выделяемому отряду Thysanoptera, и Lophioneurina, включающий единственное, ныне полностью вымершее семейство Lophioneuridae.

Lophioneuridae известны с ранней перми. Они обладают рядом плезиоморфных признаков, таких как неспециализированный хетом, широкие крылья, имеющие более полный набор жилок, тонкие бегательные неспециализированные ноги, гипогнатическую голову, симметричный ротовой аппарат с развитой правой мандибулой, размер более 2 мм (Zherikhin, 2002).

В ископаемом состоянии настоящие трипсы попадаются в отложениях янтаря и в тонкозернистых каменных, в основном озёрных отложениях. Сохранность насекомых в янтаре приближена к состоянию современных: различимы большинство признаков, используемых для систематики современных групп, такие, как расположение и форма конкретных щетинок, форма антенномеров. Благодаря этому, мезозойские трипсы из янтаря полнее описаны: Grimaldi et al., 2004 (верхний мел, туронский ярус; материал из Нью-Джерси, США), Larsson, 1978 (эоцен, балтийский янтарь), Nel et al., 2010 (нижний мел, неокомский ярус из Ливана; нижний мел, альбский ярус из Испании), Nel et al., 2012 (верхний мел, сеноманский ярус из Бирмы) Schliephake, 1993, 1997, 1999, 2000, 2001 (эоцен, балтийский и скандинавский янтари), Stannard, 1957 (эоцен, скандинавский янтарь), zur Strassen, 1973 (нижний мел, неокомский ярус из Ливана), Ulitzka, 2015 (эоцен, балтийский янтарь), Ulitzka, 2017 (эоцен, балтийский янтарь), Ulitzka, 2019 (верхний мел, сеноманский ярус из Бирмы) и др.

Ископаемые мезозойские трипсы достоверно известны с позднего триаса из каменных местонахождений США и Казахстана. Это наиболее древние описанные настоящие трипсы вообще, относятся они к подотряду яйцекладных. Из триаса описаны два вида: *Triassothrips virginicus* Grimaldi and Fraser, 2004 и *Kazachothrips triassicus* Shmakov, 2004 (Grimaldi et al., 2004). Из юры по каменному материалу также описаны только два вида трипсов из одного местонахождения – Каратау. *Liassothrips crassipes* (Martynov, 1927), обладающий многими чертами трубкохвостых, и потому на данный момент считающийся представителем Tubulifera (Шмаков, 2008) и яйцекладный *Karataothrips jurassicus* Sharov, 1972. Из нижнемелового местонахождения Байса, расположенного в Бурятии, по каменному материалу были описаны *Fusithrips crassipes* Shmakov, 2009 из семейства Aelothripidae и *Convexithrips robustus* Shmakov, 2009 из семейства Thripidae (Шмаков, 2009). Большое описание части материала из Байсы было дано в работе Дадыкина и Мельниковой (2017). Есть работы по отложениям, относящимся к “Purbeck beds”. В этот комплекс отложений входят слои титонского яруса самой верхней юры (“Lower Purbeck”) и берриаса нижнего мела (“Upper Purbeck”). “Middle Purbeck” приходится на рубеж двух периодов и не имеет однозначной стратиграфической привязки (Clifford et al., 1993). Таким образом, сопоставимые с янтарными по объёму сборов каменные коллекции к настоящему моменту крайне мало изучены ввиду их сохранности, которая не позволяет использовать современные признаки для систематики.

На границе юры и мела происходила ангиоспермизация растений – независимое появление у разных групп растений признаков, которые затем будут свойственны покрытосеменным растениям, таких, как

дополнительные оболочки, защищающие семязачатки, энтомофилия и неотения (Пономаренко, 1998). Поскольку трипсы являются группой насекомых, напрямую связанной с растениями, их с большой вероятностью коснулось изменение в облике флоры того времени (появляется пыльца покрытосеменных). Возможно, переход морфологии трипсов от примитивного варианта с множеством плезиоморфий, описанных выше, к современному варианту с узкими крыльями, одной-двумя (у Tubulifera отсутствуют) продольными жилками и специализированным хетомом являлся следствием ангиоспермизации. Подтверждением данной гипотезы могло бы служить хронологическое соответствие появления трипсов современного облика и распространение ангиоспермов либо проангиоспермов.

Таким образом, **целью** нашей работы стало получение новых данных по юрско-меловому переходу в эволюции трипсов на ранее не описанном ископаемом каменном материале.

Мы поставили перед собой следующие **задачи**:

1) отнять каменный материал из юрских и меловых местонахождений, находящийся в коллекции Лаборатории артропод ПИН РАН, на сканирующем электронном (СЭМ) и световом микроскопах;

- 2) провести измерения частей тела насекомых по полученным изображениям;
- 3) выделить на основе измерений в полученной выборке морфотипы;
- 4) сделать изображения в векторной графике представителей морфотипов;
- 5) составить морфологические описания морфотипов;
- 6) сравнить морфологию представителей юрских и меловых сообществ.

Материалы и методы

Исследованный нами материал происходит из 10 местонахождений, расположенных в Монголии и на юго-востоке России (рис. 1) и охватывающих отрезок от верхней юры до нижнего мела. Наибольшее число исследованных нами образцов (табл. 1) происходит из озёрных отложений местонахождения Хутел-Хара (Восточно-Гобийский аймак, Монголия), представленных светлыми аргиллитами и относящихся к цаганцабской свите нижнего мела. Таким образом, нами были изучены все каменные материалы по ископаемым трипсам из коллекций Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), кроме ранее описываемого материала из Байсы. В процессе изучения материал был переопределён, и объекты, не являющиеся настоящими трипсами, были перемещены в соответствии со своим таксономическим положением в иные отделы коллекций ПИН РАН.

Местонахождение	Относительный возраст	Число исследованных экземпляров
Хутел-Хара	Цаганцабская свита, нижний мел	54
Турга	Тургинская свита, нижний мел	7
Бон-Цаган	Бонцаганская свита, нижний мел	2
Хасуртуй	Сагинская свита, нижний мел	1
Байса	Зазинская свита, нижний мел	1
Гурван-Эрен	Гурванэренская свита, нижний мел	5
Кубеково	Итатская свита, средняя юра	2
Бахар	Бахарская свита, средняя юра	1
Обещающий	Ольская свита, верхний мел	1
Хоотын-Хотгор	Уланэрэгская свита, верхняя юра	1
Из всех местонахождений:		75

Табл. 1. Список местонахождений, откуда происходят исследованные образцы, а также относительный возраст и число исследованных экземпляров для каждого местонахождения.

В рамках работы мы производили съёмку образцов на световом бинокляре Leica M165C и сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) VEGA\\TESCAN в режиме RESOLUTION.

Использование и световых, и электронных микрофотографий позволяет наиболее полно выявить и описать сохраняющиеся на каменном материале признаки, которые впоследствии могут быть использованы для определения систематической принадлежности образца.



Рис. 2. Карта местонахождений (основа с ресурса GoogleMaps, привязки даны по (Rasnitsyn, Quicke, 2002)). 1 – Бон-Цаган, 2 – Гурван-Эрен, 3 – Кубеково, 4 – Обещающий, 5 – Турга, 6 – Хоотын-Хотгор, 7 – Хутел-Хара, 8 – Хасуртгий, 9 – Байса, 10 – Бахар.

На электронных микрофотографиях лучше видны скульптура, контуры частей тела, мелкие детали строения (макротрихии на теле и крыле, микротрихии крыловой пластинки и т.п.). Световые микрофотографии в первую очередь дают представление о структурах, скрытых под тонкими чешуйками породы, непрозрачной для СЭМ, и окраске покровов и крыльев.

На СЭМе съёмка проводилась в двух режимах: бестеновом и теневом. В бестеновом режиме электрод находится строго над изучаемым объектом; при этом пучок электронов падает почти строго перпендикулярно поверхности объекта, из-за чего получаемое изображение получается более контрастным. Бестеновой режим обычно лучше показывает контуры объектов. При теневом режиме электрод смещается относительно перпендикулярной к объекту оси. Пучок электронов падает под острым углом, из-за чего возникает «тени». Вращая предметный столик относительно электрода можно получать изображение с разным распределением «теней». Теневой режим лучше отражает рельеф и скульптуру и в большинстве случаев оказывается более информативным, чем бестеновой.

Также для получения большего объёма информации мы использовали два разных детектора и соответствующие им значения характеристик. Режим детектора BSE (напряжение 20 кВ, вакуум камеры $1,3e+001$ Па, вакуум колонны $1,2e-002$ Па) использовался нами в большинстве случаев. Именно в нём мы пользовались теневым и бестеновым режимами. Он удобен для съёмки хорошо сохранившихся объектов в мелкозернистых породах, которые позволяют хорошо различить контуры и мелкие структуры. В режиме SE (напряжение 10 кВ, вакуум камеры $9,6e-002$ Па, вакуум колонны $3,9e-002$ Па) очертания изучаемого объекта часто становятся более контрастными по отношению к вмещающей породе. В результате съёмки насекомых в этом режиме на изображениях часто становятся видны жилки на крыльях, контуры тела и придатков, но заметно теряются скульптура и тонкие детали строения. Этот режим мы использовали в случаях, когда в режиме BSE зачастую не были видны даже контуры изучаемого объекта. При съёмке на

СЭМе нами использовалось 250-2000-кратное увеличение. После съемки общего вида насекомого мы снимали отдельно интересующие нас части при большом увеличении: брюшко, птероторакс, проторакс, голову, антенны, крылья и ноги. Всего для каждого отпечатка мы делали в общей сложности до 25 дополнительных фотографий.

На бинокулярном световом микроскопе мы также снимали общий вид насекомого и детали строения в отражённом свете при помощи встроенной цифровой камеры. Для создания единой отражающей поверхности мы капали на образец спиртом (Grimaldi et al., 2004). К сожалению, породы из местонахождений Бахар, Гурван-Эрен и Хутел-Хара формировались в аридных районах и непригодны для такого метода исследования, т.к. после высыхания спирта на поверхности образца появляются кристаллы растворимых солей, находившихся в породе. Из-за этой особенности при работе с подобными породами мы меняли положение и яркость источников света для получения наилучшей картинки с минимальным числом бликов. В некоторых случаях для съёмки части бликов применялся поляризационный фильтр. При съёмке на световом микроскопе делалась серия фотографий со смещением точки фокуса при помощи вращения микровинта для каждой последующей фотографии. В среднем каждая такая серия содержала порядка 25 кадров. Полученные фотографии сводились в программе Helicon Focus 6.7.1 (аппаратный метод C) для получения одного полностью резкого результирующего изображения.

По полученным изображениям мы проводили измерения частей в программе Adobe Photoshop и отрисовку насекомых в программе Adobe Illustrator, обе пакетной версии CS2. Adobe Illustrator даёт возможность создавать векторные изображения, занимающие минимум места на жёстком диске и не нагружающие оперативную память, впоследствии легко масштабируемые и удобные для возможных доработок и уточнения интерпретации. Результаты измерений частей тела и морфологические параметры мы заносили в таблицу Microsoft Excel 2003 (прил. 2). При описании морфологии мы использовали следующие критерии: складчатый тип скульптуры – продольные складки тонкой скульптуры, без поперечных складок. Сетчатый тип: продольные складки тонкой скульптуры, сходятся, образуя ячейки, длина которых превышает ширину более чем в два раза. Ячеистый тип: грубая скульптура с поперечными складками, ячейки отчетливо видны, их длина никогда не превышает ширину более чем в два раза. Четковидные антенномеры: с явными сужениями на дистальном и апикальном концах. Широкое крыло: ширина крыла в наибольшем месте составляет более 1/4 ширины брюшка. Далее, просматривая фотографии, мы по общему виду распределяли трипсов на морфотипы, которые затем проверялись по промерам. Для каждого морфотипа мы составляли диагностическое описание, в которое также заносились и все полученные измерения.

Результаты

На первом этапе работы, при помощи сканирующего электронного микроскопа мы сняли 72 образцов из десяти местонахождений. При наличии у образца хорошо различимых морфологических деталей, являющихся важными диагностическими признаками, их фотографировали на большем увеличении для получения снимков с лучшим разрешением. Проведя их первичный анализ, выявили число особей и число особей отряда Thysanoptera (табл. 2). Ископаемых, относящихся к Lophioneurida, в этой работе мы не рассматривали. Мы обнаружили восемь образцов, помеченных разными номерами, однако попарно являющихся остатками четырех особей. Качество получаемых снимков сильно различалось в том числе между образцами из одного местонахождения. Образцы из местонахождений Турга, Бахар и Хоотын-Хатгор давали крайне низкое качество изображений на СЭМ, в дальнейшем эти снимки не обрабатывались.

Табл. 2. Число образцов, особей и представителей отряда Thysanoptera из исследуемых местонахождений, снятых на СЭМ (образцы, не относящиеся к исследуемому отряду, не снимались).

Местонахождение	Хутел-Хара	Бон-Цаган	Хоотын-Хатгор	Обещающий	Гурван-Эрен	Кубеково	Бахар	Обещающий	Турга	Хасуртый
Число образцов	59	3	1	1	1	4	1	1	1	2
Число особей	54	2	1	1	1	2	1	1	1	1
Число особей отряда Thysanoptera	52	2	1	1	1	2	1	1	1	1

Также мы отсняли 81 образец на световом бинокулярном микроскопе. Необходимые морфологические детали также снимались на большем увеличении. Наилучшее качество при съемке на световой микроскоп показали образцы из местонахождения Турга. Часть образцов мы отдавали на более тщательную препаровку, благодаря чему у многих образцов удалось измерить больше диагностических признаков. После препаровки образцы снимались на СЭМ и световом микроскопе повторно.

На данном этапе работы мы получили снимки на СЭМ и световой микроскоп общего вида и некоторых морфологических деталей 81 образца относящихся к 73 особям из десяти местонахождений.

Табл.3. Число образцов, особей и представителей отряда Thysanoptera из исследуемых местонахождений, снятых на световой бинокулярный микроскоп (образцы, не относящиеся к исследуемому отряду, не снимались).

Местонахождение	Хутел-Хара	Бон-Цаган	Хоотын-Хатгор	Обещающий	Гурван-Эрен	Турга	Кубеково	Каратау	Бахар	Хасуртый
Число образцов	59	3	1	1	5	8	4	1	1	86
Число особей	54	2	1	1	5	7	2	1	1	43
Число особей отряда Thysanoptera	52	2	1	1	5	7	2	1	1	1

Для разделения исследуемых особей на морфотипические группы, мы провели измерение ряда параметров (длины члеников антенн (за исключением скапуса и педицеллюса), яйцеклада, лапок; длины и ширину скапуса, педицеллюса, головной капсулы, грудных щитков, крыльев, бедер, голеней, тергитов или стернитов брюшка) 66 особей, сохранность которых и качество съемки позволяли произвести достаточно качественные измерения, по фотографии, сделанной при помощи СЭМ (для образцов из местонахождения Турга измерения проводились по снимкам, сделанным при помощи светового микроскопа) полученные значения мы занесли в таблицу в MS Excel (прил. 2).

Далее нами было изображено морфологическое строение пяти наиболее характерных и полно сохранившихся представителей выделенных нами морфотипов.

На последнем этапе мы составили описание 11 морфотипических групп, выделяя характерные особенности морфологического строения. Для каждого морфотипа мы определили его возможную принадлежность к существующему семейству отряда Thysanoptera. На данном этапе мы отнесли описанные морфотипы к четырем семействам.

Систематическая часть

Семейство Aeolothripidae

Морфотип э1 (Прил. 1, рис. 3)

Описание

Голова сильно вытянутая, удлинённая. Передний и боковые края образуют широкий полукруг. Задний край вогнутый. Область за глазами покрыта складчатой скульптурой. **Проторакс** практически квадратный, сравнительно небольшой. Боковые и передняя стороны выпуклые, округлые, задняя вогнутая. Скульптура складчатая. **Птероторакс** продольный. Все стороны выпуклые, закругленные. Максимальной ширины достигает посередине. Скульптура ячеистая. Голова и грудь равномерно окрашены. **Передние бедра** неширокие, удлинённые, темно окрашены. **Брюшко** имеет максимальную ширину в области VI тергита. резко сужается с VII тергита. Все тергиты, кроме XI и X, сильно поперечные, но относительно длинные. Первый тергит уменьшенный, короткий, треугольной формы. Последние два тергита уменьшены, вытянуты. Тергиты имеют складчатую скульптуру, равномерно окрашены.

Сравнение

От других представителей семейства отличается ячеистой скульптурой птероторакса; сравнительно небольшим протораксом с вогнутым задним краем и вытянутой головой.

Отношение длины к ширине частей тела: голова 0,8; проторакс 0,9; скошенность проторакса 92°; птероторакс 1; бедра: передние 3,6; брюшка 2,2.

Размеры в мкм: самки: **длина:** головы 142; проторакса 202; птероторакса 376; бедра: передние 225; брюшко 937; тело 1586; **ширина:** головы 185, проторакса 215, птероторакса 326, бедра: переднего 63; брюшко 429.

Материалы: 3149/510 (Гурван-Эрен).

Морфотип э2 (Прил. 1, рис. 4)

Описание

Скапус круглый, относительно крупный, окрашен светлее остальных членков антенн. **Педицеллюс** укорочен, покрыт складчатой скульптурой. Членики **антенны** четковидные, равномерно темно окрашенные. II-VI членики покрыты явной складчатой скульптурой. VIII-XI членики образуют грифель, составляющий около одной десятой части от длины антенны. **Голова** оквадратненная, немного вытянута, равномерно окрашена. Передняя и боковые стороны образуют вытянутый полукруг. Задняя сторона сильно вогнута. Постокулярная и постоцеллярная области покрыты явной складчатой скульптурой. **Глаза** практически не выходят за край головы. Внутренние края глаз практически прямые, с небольшой выемкой около заднего края. Задний край глаз практически прямой, образует острый угол с внутренним краем. Ряд постокулярных щетинок проходит волнообразно, изгибаясь к дистальной стороне головы в области между глаз и около боковых краев головы. Имеется одна пара интероцеллярных щетинок и одна пара постоцеллярных щетинок. **Проторакс** сравнительно небольшой, поперечный. Боковые края скошены, передний край прямой, задний край выгнутый. Проторакс покрыт складчатой скульптурой, равномерно окрашен. **Птероторакс** продольный, сравнительно узкий, бочонковидный. Мезанотум покрыт складчатой скульптурой. Метанотум прямоугольный, небольшой, покрыт сетчатой концентрической скульптурой, вокруг зоны около первого тергита брюшка имеет складчатую скульптуру. Задний край прямой, передний и боковые выгнутые, боковые округлые. **Передние бедра** широкие, укороченные, окрашены светлее проторакса. **Передние голени** укороченные. **Передние лапки** двучлениковые, короткие. **Крылья** широкие,

с двумя продольными неокрашенными жилками, немного изогнуты наружу, не окрашены. Конец крыла сужен, заострен. Крылья доходят до конца VII тергита брюшка. Крыловая бахрома частая, немного изогнута. Брюшко веретеновидное, неширокое. Покрыто неявной складчатой скульптурой. Последние три сегмента окрашены темнее прочих. X тергит удлиннен, имеет глубокую полукруглую выемку на конце и продольную складку, идущую по сагиттальной оси сегмента.

Сравнение

От других представителей семейства отличается четкой складчатой скульптурой II-VI члеников антенн; наличием грифелька; относительно широкими передними бедрами; наличием концевой выемки и сагиттальной складки на X тергите брюшка; трапецевидным IX тергитом брюшка; закругленными, но не сужающимися на концах крыльями.

Отношение длины к ширине частей тела: скапус 1; педицеллюс 1,2; голова 0,9; проторакс 0,7; скошенность проторакса 76°; птероторакс 1,15; бедра: передние 1,6; голени: передние 2,2; Отношение ширины крыла к ширине птероторакса 0,34; брюшка 2.

Размеры в мкм: самки: **длина:** скапус 34; педицеллюс 25; головы 189; проторакса 183; птероторакса 389; бедра: передние 217; голени: передние 154; брюшко 889; яйцеклад 381; тело 1613; **ширина:** скапус 34; педицеллюс 21; головы 207, проторакса 254, птероторакса 339, бедра: переднего 138, голени: передней 69, крыла 116; брюшко 438;

Материалы: 3965/144– самка (Хутел-Хара).

Морфотип э3 (Прил. 1, рис. 5)

Описание

Голова очень слабо продольная, равномерно окрашена. Передний и боковой край образуют высокий полукруг, задний край сильно вогнутый. Постокулярная и постоцеллярная области покрыты явной складчатой скульптурой. Глаза выпуклые, не сближены на дорсальной стороне головы. Ряд постокулярных щетинок волнообразно изогнут: дистально в области между глаз и проксимально в области за глазами. Имеется одна пара постоцеллярных щетинок. **Проторакс** слабо поперечный, равномерно темно окрашенный. У основания покрыт складчатой скульптурой. Все края выгнутые, округлые. Боковые края скошены. По заднему краю проходит частый ряд мощных щетинок. **Птероторакс** слабо поперечный, окрашен равномерно темно. Метанотум прямоугольный, покрыт сильной концентрической сетчатой скульптурой, мезонотум покрыт складчатой скульптурой. Боковые края выпуклые, округлые, передний край вогнутый. Задний край сильно вогнутый, образует две лопасти, доходящие до конца первого тергита брюшка с двух сторон. **Передние бедра** длинные, относительно неширокие. **Средние бедра** узкие. **Задние бедра** укорочены, относительно недлинные. **Передние голени** удлинненные, неширокие. **Задние голени** удлинненные. **Крылья** широкие, слабо изогнуты наружу, доходят до начала VII тергита брюшка. Окрашены только края краля и две продольные жилки, каждая из которых покрыта одним рядом мощных недлинных щетинок. Внутренняя сторона задних крыльев покрыта бахромой двух порядков: длинной изогнутой и короткой прямой, располагающихся под углом друг к другу. Конец крыла закругленный. **Брюшко** расширяется к VI-VII тергитам. Последние три тергита окрашены темнее прочих, образуют вытянутый треугольник. I тергит сильно уменьшенный, треугольной формы. II-VII тергиты сильно поперечные, короткие. VIII и IX тергиты трапецевидные. X тергит вытянутый, закруглен на конце. Тергиты покрыты несильной складчатой скульптурой.

Сравнение

От других представителей семейства отличается бахромой двух порядков на внутренней стороне заднего крыла; относительно неширокими передними бедрами; удлинненным последним тергитом брюшка без вырезки; концентрической сетчатой скульптурой на прямоугольном метанотуме; наличием частого ряда

мощных щетинок на заднем крае проторакса; закругленным не расширяющимися концами крыльев; выпуклыми глазами.

Отношение длины к ширине частей тела: голова 1; проторакс 0,8; скошенность проторакса 74-79°; птероторакс 0,9; бедра: передние 2,3; средние 3,08; задние 2,1; голени: передние 3,2; задние 2,9; крыльев 7,9; отношение ширины крыла к ширине птероторакса 0,3; брюшка 2,6-2,9.

Размеры в мкм: самки: **длина:** головы 194-200; проторакса 228-240; птероторакса 395-406; бедра: передние 225-238; средние 204; задние 197-201; голени: передние 211; задние 214-220; крыла 1000-1006; брюшко 1142-1208; тело 1567-1623; **ширина:** головы 184-187, проторакса 438-446, птероторакса 339, бедра: переднего 138; средние 66; задние 95-98; голени: передней 65-66, задние 74-77; крыла 126-127; брюшко 438;

Материалы: 3965/150; 3965/151; 3965/159; 3965/169; 3965/178; 3965/190 (Хутел-Хара).

Морфотип э4 (Прил. 1, рис. 6)

Описание

Голова слабо поперечная, передний и боковые края образуют полукруг (длина/ширина = 0,73). **Проторакс** поперечный (длина/ширина = 0,65), слабо скошенный к переднему краю. Боковые стороны проторакса выпуклые. **Птероторакс** крупный, округлый, слабо поперечный (длина/ширина = 0,84), имеет выпуклые боковые стороны. **Передние бедра** утолщены и укорочены (длина/ширина = 1,76). **Передние голени** узкие, вытянутые (длина/ширина = 3,22). **Бедра задних** ног тонкие, изогнутые (длина/ширина = 3,5). **Голени задних** ног узкие, длина голеней примерно равна длине бедер (длина/ширина = 4,36). **Брюшко** широкое, веретеновидное (длина/ширина = 2,45). Задние сегменты образуют склеротизованный треугольник. X сегмент имеет форму треугольника со спиленной вершиной. **Крылья** широкие, прямые, заканчиваются на уровне XVIII сегмента закруглением (длина/ширина = 9,97, ширина крыла/ширина птероторакса = 0,24). Бахрома несильно изогнутая, длинная, без второстепенных щетинок. Крыло имеет две параллельные, к концу изгибающиеся к внешнему краю, жилки. **Яйцеклад** у самок крупный, в длину равен последним трем сегментам тела. Покровы имеют тонкую сетчатую **скульптуру**, хорошо различимую в задней части головы.

Сравнение

От единственного описанного из верхнего мела представителя семейства Aelothripidae *Fusithrips crassipes*, Shmakov, 2009 из местонахождения Байса отличается длинным протораксом со скошенными боковыми сторонами, более широкими крыльями, удлинненными бедрами задних ног.

Диагноз

Тело окрашено равномерно темно, крылья светлые, окрашены равномерно.

Размеры частей тела в мкм (длина/ширина)

Голова: 157/216, проторакс: 177/271, птероторакс: 340/405, брюшко: 993/405, крыло 985/98, передние бедра 141/80, передние голени 142/44, задние бедра 198/56, задние голени 269/62, общая длина = 1667.

Материал: 5026/1486, самка; местонахождение Хасуртгый, нижний мел; 3064/8533, самка; местонахождение Байса, нижний мел, зазинская свита, сл. 6.

Морфотип э5 (Прил. 1, рис. 7)

Описание

Скапус овальный, приплюснутый. Антенны длинные, с узкими члениками, окрашены. **Голова** слегка поперечная, боковые и передняя стороны закруглены, задняя немного выгнута. Голова окрашена, края непосредственно за глазами окрашены темнее. **Глаза** сближены на дорсальной части головы. **Проторакс** поперечный, сравнительно небольшой. Окрашен светлее головы, но в областях перекрывания с бедрами темный. Боковые стороны скошены мало, проторакс практически прямоугольный. Все стороны выгнутые, закругленные. **Птероторакс** практически квадратный, расширен посередине. Первый щиток метанотума очень узкий и окрашен темнее остальных. Боковые и передняя стороны сильно выгнутые, задняя вогнутая. Боковые щитки окрашены темнее остальных щитков. **Крылья** овальные, широкие, приостренные на конце. С двумя продольными жилками. Бахрома длинная, прямая. Жилки и бахрома окрашены. Доходят до конца XII сегмента. **Передние голени** темные, широкие, короткие. **Средние** короткие, веретеновидные, не широкие. **Задние** удлинены, расширены на концах. Средние голени веретеновидные, немного расширены. Задние удлинены и расширены. Все ноги темно окрашены. **Брюшко** широкое, на конце резко сужается. Первый сегмент уменьшенный, сравнительно длинный, треугольный. Три последних сегмента окрашены темнее и образуют треугольник. Последний сегмент с неглубокой полукруглой вырезкой на конце. Брюшко и яйцеклад окрашены.

Сравнение

От других представителей семейства отличается овальными сужающимися широкими крыльями, вырезкой на последнем сегменте; некрупным овальным первым щитком метанотума;

Отношение длины к ширине частей тела: скапус 0,6; педицеллюс 1; голова 0,8; проторакс 0,5; скошенность проторакса 80°; птероторакс 1; бедра: передние 1,4; средние 2,2; задние 2,8; голени: средние 3; задние 3,3; крыльев 6,4; Отношение ширины крыла к ширине птероторакса 0,4; брюшка 3

Размеры в мкм: самки: **длина:** скапус 28; педицеллюс 57; головы 161-164; проторакса 163-166; птероторакса 392-394; бедра: передние 222; средние 184, задние 231-233, голени: средние 191-193, задние 199-201; крылья 948; брюшко 922-934; тело 1584-1593; **ширина:** скапус 48; педицеллюс 45; головы 195-196, проторакса 318-324, птероторакса 349-351, бедра: переднего 157, среднего 83-84, заднего 82-85, голени: средней 60-62, задней 60-61, крыла 149; брюшко 343-346.

Материалы: 1742/557; 1742/458; 1742/480; 1742/481; 1742/483; 1742/801 – самки (Турга).

Морфотип э6 (Прил. 1, рис. 8)

Описание

Голова относительно крупная, равномерно окрашена. Боковые края слабо скошены к дистальной части головы, вместе с передним краем образуют широкий полукруг, задний край немного вогнут. Глаза мало выступают за край головы, не сближены на дорсальной части головы, внутренние их края закруглены. Ряд постокурядных щетинок волнообразно изгибается дистально в области между глаз. Три относительно больших глазка снабжены двумя мощными постоцеллярными щетинками. Область за глазами покрыта складчатой скульптурой. **Проторакс** поперечный, относительно некрупный, покрыт складчатой скульптурой, окрашен равномерно. Передний край несильно выгнут, задний практически прямой. Боковые стороны слабо скошены с заднему краю, выгнуты, углы широко закруглены. **Птероторакс** несильно поперечный, равномерно темно окрашенный. Передний и боковые края выгнутые, округлые. Задний край глубоко вогнут, боковыми лопастями охватывает первый тергит. Метанотум покрыт концентрической сетчатой скульптурой, мезонотум и боковые щитки покрыты сетчатой скульптурой. **Передние бедра** субтреугольные, широкие, покрыты складчатой скульптурой и темно окрашены. **Средние бедра** немного расширены. **Задние бедра** удлинены и расширены, покрыты слабовыраженной складчатой скульптурой. **Крылья** относительно широкие, прямые, доходят до VII тергита, не окрашены. Крыловая бахрома

изогнутая. Две продольные жилки покрыты короткими щетинками. **Брюшко** веретеновидное, равномерно окрашено, покрыто слабовыраженной складчатой скульптурой. I тергит уменьшенный, треугольной формы с выгнутым задним краем. II тергит имеет вогнутый передний край. IX тергит вытянут, задний край сильно вогнут, обрамляет короткий и широкий X тергит, который так же имеет глубокую вырезку по заднему краю.

Сравнение

От других представителей семейства отличается сравнительно коротким телом; крупной головой; субтреугольными широкими передними бедрами, покрытыми складчатой скульптурой; массивными задними бедрами, так же покрытыми складчатой скульптурой; укороченным и расширенным последним сегментом брюшка.

Отношение длины к ширине частей тела: голова 0,9; проторакс 0,8; скошенность проторакса 82-83°; птероторакс 0,9; бедра: передние 1,3-1,4; средние 2,9; задние 2,6; голени: передние 2,9-3,2; средние 3,5-3,6; крыльев 6,4-6,6; отношение ширины крыла к ширине птероторакса 0,3; брюшка 2,7.

Размеры в мкм: самки: **длина:** головы 168; проторакса 195-199; птероторакса 295-308; бедра: передние 181-185; средние 158-168; задние 188; голени: передние 165-171; средние 184-189; лапка: средняя 96; крыла 569-644; брюшко 745-748; тело 1567-1623; **ширина:** головы 193, проторакса 237-252, птероторакса 331-334, бедра: переднего 128-138; средние 66; задние 72; голени: передней 54-57, средние 51-52; крыла 89-97; брюшко 275-280;

Материалы: 3965/157; 3965/160+- (Хутел-Хара).

Семейство Thripidae

Морфотип т1 (Прил. 1, рис. 11)

Описание

Голова сильно поперечная, равномерно темно окрашенная. Глаза крупные, не сближены на дорсальной части головы. Область за и между глазами покрыта выраженной складчатой скульптурой. Задний и внутренний края глаз практически прямые. **Проторакс** поперечный, покрыт мелкоячеистой скульптурой, равномерно окрашен. Передний и задний края практически прямые. **Птероторакс** практически квадратный, щитки равномерно темно окрашены. Покрыт концентрической мелкоячеистой скульптурой. Метанотум прямоугольный. По заднему краю второго щита метанотума проходит ряд частых щетенок. **Крылья** узкие, равномерно темно окрашенные, с одной продольной жилкой, доходят до начала VIII тергита брюшка. Крыловая бахрома длинная, прямая. Конец крыла заостренный. **Передние бедра** относительно широкие, покрыты концентрической сетчатой скульптурой. **Средние голени** так же имеют явную складчатую скульптуру. **Брюшко** широковеретеновидное, равномерно окрашены. Тергиты поперечные, очень короткие.

I-IX тергиты покрыты складчатой скульптурой. I тергит уменьшен, имеет форму треугольника с закругленной вершиной. X тергит имеет неглубокую полукруглую вырезку на конце. Яйцеклад с вентральной стороны брюшка покрыт сильно выраженной сетчатой скульптурой.

Сравнение

От других представителей данного семейства отличается мелкоячеистой скульптурой проторакса и птероторакса; наличием концентрической скульптуры на передних широких бедрах и складчатой скульптурой на средних голених; прямыми краями глаз; окрашенными крыльями с прямой длинной бахромой; широким брюшком.

Отношение длины к ширине частей тела: голова 0,6; проторакс 0,7; скошенность проторакса 78°; бедра: передние 2; крыла 8,7; брюшка 2.

Размеры в мкм: самки: **длина:** головы 129; проторакса 172; птероторакса 288; бедра: передние 169; крыла 658; брюшко 744; яйцеклад 330; тело 1295; **ширина:** головы 223, проторакса 244, бедра: переднего 84; крыла 75; брюшко 377;

Материалы: 3559_10152 – самка (Бон-Цаган).

Семейство Adiheterothripidae

Морфотип a1 (Прил. 1, рис. 9)

Описание

Скапус прямоугольный, продольный, небольшой. **Педицеллюс** трапециевидный, немного поперечный. **Голова** поперечная, широкая, окрашена равномерно темно. Задняя часть головы несёт частую складчатую скульптуру. Глаза слабовыпуклые, закругленные по внутреннему краю. Имеется три небольших простых глазка, первый слегка поперечный, остальные немного продольные. Имеется одна пара интероцеллярных щетинок, одна пара постоцеллярных и три пары постокулярных: две проксимальных пары щетинок короткие, дистальные щетинки достаточно длинные. Передний и боковые края головы образуют правильный полукруг, задний край несильно выгнутый. **Проторакс** явно поперечный, окрашен светлее головы, несёт частую складчатую скульптуру. Передний его край прямой, задний слабо выгнутый. Боковые стороны скошены несильно, практически прямые. По всему заднему краю проторакса располагается один ряд мощных длинных щетинок. **Птероторакс** продольный, бочонковидный. Центральная часть окрашена темнее, чем боковые стороны. Боковые края птероторакса отчётливо выпуклые и закругленные. Мезонотум и первый щиток метанотума несут концентрическую складчатую скульптуру, боковые щитки несут слабовыраженную сетчатую скульптуру. **Задние бедра** укорочены, доходят до середины второго сегмента, светло окрашены. **Крылья** узкие, прозрачные, доходят до середины VI сегмента, имеют заострённые концы. Крыловая бахрома по заднему краю крыльев прямая, длинная. По переднему краю расположены макрочеты двух порядков: длинные изогнутые и короткие прямые. Короткие хеты переднего края большей толщины и отходят под иным углом, чем длинные. По двум продольным жилкам проходит по одному ряду в разной степени полному ряду коротких щетинок. **Брюшко** веретеновидное, неширокое, покрыто разрозненными щетинками. Последние три тергита вытянуты и окрашены более темно, чем всё предыдущее брюшко. X тергит явно поперечный, имеет треугольную форму, несет на конце ряд длинных крепких щетинок. VII-XI тергиты несут по ряду мощных заднекраевых щетинок, так же VII и VIII тергиты несут поперечные ряды щетинок посередине.

Сравнение

От других представителей семейства отличается формой скапуса и педицеллюса, концентрической складчатой скульптурой на метанотуме, укороченными задними бедрами,

Диагноз

От морфотипа a2 отличается не удлинённым X тергитом.

Отношение длины к ширине частей тела: скапус 1,4; педицеллюс 1; голова 0,6; проторакс 0,7; скошенность проторакса 86°; птероторакс 0,85; бедра: передние 2; крыла 12,7; Отношение ширины крыла к ширине птероторакса 0,16; брюшка 2,9.

Размеры в мкм: самки: **длина:** скапус 21; педицеллюс 15; головы 118; проторакса 160; птероторакса 324; бедра: задние 141; крыла 790; брюшко 1025; яйцеклад 247; тело 1613; **ширина:** скапус 15; педицеллюс 14; головы 207, проторакса 229, птероторакса 381, бедра: задние 68, голени: передней 69, крыла 63; брюшко 351.

Материалы: 3965/156 – самка (Хутэл-Хара).

Морфотип а2 (Прил. 1, рис. 10)

Описание

Голова поперечная, расширяется к основанию. Имеется один ряд постокулярных щетинок. Передняя и боковые стороны образуют единый округлый край. Глаза некрупные, округлые, не сближены на дорсальной части головы. Имеется ряд постокулярных щетинок. Проксимальная часть головы за глазами имеет явную складчатую скульптуру. **Скапус** четковидный. **Проторакс** поперечный, слегка расширяется к основанию. Передний и задний края выгнутые. Боковые стенки практически прямые, скошенные. Покрывает складчатой скульптурой. По заднему краю покрыт рядом длинных щетинок. **Птероторакс** практически квадратный, округлый. Дорсальные щитки покрыты складчатой скульптурой, вентральные покрыты сетчатой. Покрывает редкими щетинками. Голова, проторакс и птероторакс равномерно темно окрашены. **Передние бедра** относительно широкие. **Средние бедра** укорочены, относительно неширокие. **Задние бедра** утолщены. **Передние голени** расширены. **Средние голени** узкие, укорочены. **Задние голени** утолщены, покрыты рядом мощных щетинок. **Крылья** узкие, изогнутые, с заостренными концами. Сужаются к концу примерно на одну треть от ширины у основания. Густо покрыты микротрихиями, все продольные жилки покрыты частым рядом мощных щетинок. Бахрома длинная и волнистая, немного удлиняется к концу крыла. Доходят до начала седьмого сегмента брюшка. Не окрашены. **Брюшко** веретеновидное, окрашено светло. Первый сегмент уменьшенный, треугольный. Последний сегмент сильно вытянут в 3-3,5 раз, нависает над яйцекладом. Последние три сегмента (VIII-X) несут на заднем крае по одному ряду длинных щетинок, III-VII сегменты несут более тонкие щетинки одним рядом посередине. Общая длина тела около 1600 нм

Сравнение

От других представителей семейства отличается удлинённым X сегментом, длинным яйцекладом, сильно сужающимися крыльями.

Диагноз

Последние три сегмента брюшка несут ряды мощных щетинок по заднему краю, при этом последний сегмент удлинён. III-VII сегменты брюшка несут посередине по ряду длинных щетинок. По заднему краю проторакса идет ряд длинных щетинок.

Отношение длины к ширине частей тела: педицеллюс 1,76; голова 0,81; проторакс 0,77-0,8; скошенность проторакса 80°; птероторакс 0,82; бедра: передние 2,26-2,3; средние 2,51; задние 3,34; голени: передние 2,38; средние 3,03; задние 1,62; крыльев 9,9-10,1; Отношение ширины крыла к ширине птероторакса 0,24; брюшка 2,87

Размеры в мкм: самки: **длина:** педицеллюс 12; головы 157,2; проторакса 204-214; птероторакса 307 -317; бедра: передние 138; средние 155, задние 252, голени: передние 154; средние 162, задние 81; крылья 90-91; брюшко 970-978; яйцеклад 351-353; тела 1241-1295; **ширина:** педицеллюс 6,85; головы 195, проторакса 265-270, птероторакса 376, бедра: переднего 60-61, среднего 62, заднего 50, голени: передней 64, средней 54, задней 50, крыла 90-91.

Материалы: 3965/133; 3965/184 – самки (Хутэл-Хара).

Семейство Karataothripidae

Морфотип к1 (Прил. 1, рис. 12)

Описание

Голова поперечная. Передний и боковые края образуют полукруг, задний край немного вогнут. Глаза не сближены на дорсальной поверхности головы. **Проторакс** поперечный. Передний край прямой, задний выгнут, боковые края слабо скошены, выгнуты и закруглены. **Птероторакс** поперечный, все стороны выгнутые и округлые. **Крылья** широкие, расширяющиеся к концам, широко закругленные. Две продольные жилки покрыты редкими короткими щетинками, третья продольная жилка (кубитальная) практически редуцирована, различима в основании крыла. Присутствуют пять поперечных жилок. Крыловая бахрома короткая. **Брюшко** веретеновидное. IX тергит брюшка продольный, боковые стороны скошены, передний край выгнут, задний край вогнутый. X тергит вытянутый, боковой и задний края закруглены, передний край прямой. **Яйцеклад** прямой.

Сравнение

От других представителей данного семейства отличается жилкованием: отсутствием кубитальной жилки и положением поперечных жилок.

Отношение длины к ширине частей тела: голова 0,8; проторакс 0,7; скошенность проторакса 82°; птероторакс 0,8; крыла 3,6; Отношение ширины крыла к ширине птероторакса 0,8; брюшка 3.

Размеры в мкм: самки: **длина:** головы 106; проторакса 187; птероторакса 421; крыла 1467; брюшко 1431; **яйцеклад** 507; тело 2062; **ширина:** головы 136, проторакса 256, птероторакса 515, крыла 403; брюшко 459;

Материалы: 1255_2321 – самка (Кубеково).

Морфотип к2 (Прил. 1, рис. 13)

Описание

Скапус поперечный, практически прямоугольной формы. II-VIII членики **антенн** продольные, четковидные, расширены в дистальной части. IX членик сужен. **Голова** поперечная, сравнительно крупная. Задний край слабо вогнутый, передний и боковые края образуют высокий полукруг. Глаза не сближены на дорсальной стороне головы. **Проторакс** поперечный, сравнительно крупный. Боковые края выгнуты и закруглены, практически не скошены. Передний край вогнутый, задний выгнутый. **Птероторакс** практически квадратный. Мезонотум крупный, по заднему краю покрыт редкими щетинками. Первый щиток метанотума шестиугольный, второй щиток метанотума короткий прямоугольный. **Передние бедра** расширены в проксимальной части. **Брюшко** веретеновидное, тергиты относительно короткие. Передний и боковой край I тергита образуют широкий полукруг. IX тергит слабо продольный, сильно удлинён. X тергит уменьшен. **Яйцеклад** имеет широкие створки.

Сравнение

От других представителей данного семейства отличается крупной головой; практически прямоугольным протораксом; крупным мезонотумом с щетинками по заднему краю.

Отношение длины к ширине частей тела: скапус 0,7; педицеллюс 1,6; голова 0,6; проторакс 0,6; скошенность проторакса 88°; птероторакс 1; бедра: передние 1,6; брюшка 2,6.

Размеры в мкм: самки: **длина:** скапус 28; педицеллюс 43; III членик 48; IV членик 44; V членик 44; VI членик 45; VII членик 37; VIII членик 41; IX членик 31; головы 145; проторакса 159; птероторакса 355; бедра: передние 192; брюшко 854; яйцеклад 381; тело 1613; **ширина:** скапус 38; педицеллюс 27; головы 233, проторакса 284, птероторакса 340, бедра: переднего 122; брюшко 335;

Материалы: 1255/2322– самка (Кубеково).

Обсуждение

Нами была взята уже использовавшаяся для каменного материала из Байсы методика, описанная в работе (Дадькин, Мельникова, 2017). Однако ввиду худшей сохранности нашего материала мы доработали некоторые аспекты съёмки. Из-за невозможности использования спирта, как это обсуждалось выше, при съёмке большинства экземпляров под световым микроскопом мы использовали световые фильтры для устранения части бликов. Из использованных нами фильтров, цветные не показали эффективность, а лишь затемняли изображение и снижали его чёткость. В некоторых случаях поляризационный фильтр улучшал качество изображения, уменьшая выраженность бликов. Таким образом, поляризационный фильтр в некоторых случаях может быть использован при съёмке мелких объектов в крупнозернистых породах. Наиболее же эффективным при съёмке оказалось перемещение источников света для достижения минимального количества бликов или намеренное создание их на наименее важных участках образца.

При съёмке на СЭМе экземпляров в породах с более крупной зернистостью наиболее выгодно себя показал бестеневого режим, т.к. на нём не возникали дополнительные тени от частиц породы. Во многих случаях электронные микрофотографии оказывались всё равно более информативными с точки зрения мелких деталей, а иногда и контуров, поэтому игнорировать этот метод исследования не является целесообразным. Для получения большего объёма информации мы изменяли параметры съёмки при работе с СЭМом. Так, для достижения большей детальности изображения мы использовали настройку толщины пучка: при уменьшении толщины пучка возрастает детализация изображения, снижается скорость накопления заряда на изучаемой поверхности, но возрастает количество наводок от отражения электронов мелкими неровностями породы. Для каждого конкретного образца можно подобрать оптимальное значение в зависимости от характеристик породы.

Часто в режиме детектора BSE практически неразличимы жилки на крыльях. В таких случаях их можно проследить по местам прикрепления макротрихий на крыловой пластинке. Для получения изображения жилок мы использовали режим детектора SE. В нём возрастает количество наводок, но явно проступают границы крыла, жилки и контуры объекта. В теневом режиме набор деталей, который будет виден, зависит от ориентации изучаемого объекта относительно источника электронов, т.к. от неё зависит, как будут лежать тени и набор структур, который будет выделен с их помощью. Вращая предметный столик и делая снимки в разных его положениях, можно добиться получения наибольшего количества информации из конкретного объекта. Далее эти файлы удобно помещать в единый документ Adobe Illustrator для последующего создания изображения в отдельном слое.

Эти дополнения к отработанной ранее методике могут облегчить в дальнейшем работу с материалом плохой сохранности и дать возможность не терять часть информации при съёмке образцов.

Сравнение измерений и внешнего облика юрских и меловых трипсов подтверждают, что уже в нижнем мелу существовал комплекс энтомофауны современного типа. Среди нижнемеловых трипсов мы не обнаружили таксонов с примитивными широкими крыльями с развитым жилкованием, которые по литературным данным характерны для юрских и триасовых представителей. В юрском материале наблюдается более высокое разнообразие признаков. Из Кубеково из двух исследованных нами трипсов морфотип k1 крупный (длина 2062 мкм), имеет обычный для этого возраста набор плезиоморфных признаков, как то: широкие крылья с развитым жилкованием (прил. 1, рис. 13г), примитивный яйцеклад со створками простой формы, который, видимо, не служил для откладки яиц внутрь тканей растений (у современных яйцекладных створки несут пильчатый край и имеют сложную форму для надрезания тканей растений). Однако в этом же местонахождении присутствует морфотип k2, который меньше (длина 1613 мкм), имеет весь набор склеритов, характерный для представителей современной фауны, но также он имеет примитивные антенны с члениками флагеллюма разной формы (у меловых скапус и педицеллюс отличаются по форме, а остальные членики не дифференцированы) и тонкие средние и задние ноги, что свойственно примитивным трипсам и лофионевридам.

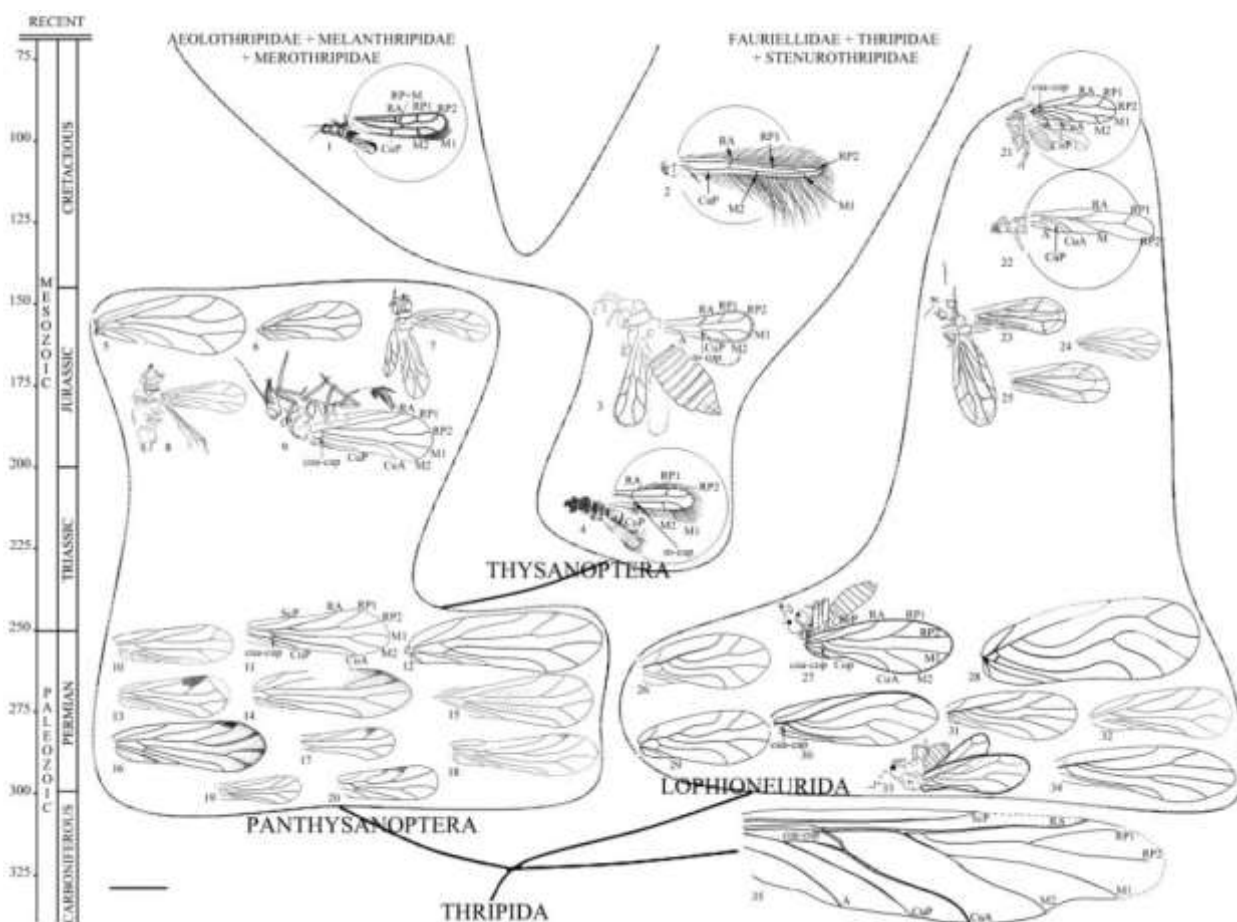


Рис. 3. Эволюция формы и жилкования крыла в группе Thripida от Lophioneurida до современных Thysanoptera (по Nel, 2012).

К сожалению, крылья у данного экземпляра либо не сохранились, либо не различимы при помощи наших методов исследования, из-за чего мы не можем оценить их форму и жилкование. Поскольку трипсы из Кубеково относятся к средней юре, мы предполагаем, что крылья у этого морфотипа были не современного типа.

Трипс из местонахождения Хоотын-Хотгор имеет уже почти полный комплекс апоморфий современных трипсов: узкие крылья, мелкие размеры, современный вариант склеротизации, но примитивные тонкие ноги. Хоотын-Хотгор относится к отложениям самой верхней юры, на границе с мелом. Учитывая то, что трипсы являются группой, непосредственно связанной с растениями, глобальные изменения в составе флоры должны сказаться и, в том числе, на облике насекомых. Александр Павлович Расницын указал в одной из своих работ (Расницын, 1988) на то, что начало систематических эволюционных преобразований насекомых опережает принятое в то время мнение о времени, когда происходило распространение покрытосеменных (среднемеловой биоценотический кризис по (Жерихин, 1978)). Сейчас принято считать, что ангиоспермизация приходится на ранний мел. Наши данные позволяют сделать предположение, что появление цветковых растений и их частичное распространение произошло уже в средней-поздней юре, что подтверждается молекулярными данными (время появления цветковых растений оценивается в 140-160 млн лет назад, в то время как наиболее древние вероятные остатки цветковых датированы 132 млн лет (Soltis et al., 2008)). Возможно, наличие в столь древних отложениях трипсов с современными признаками, свойственными представителям, питающимся пыльцой покрытосеменных, объясняется тем, что первыми очагами развития покрытосеменных растений являлись пресноводные водоёмы. А именно из озёрных отложений происходят породы, в которых обычно встречаются остатки насекомых.

Впервые в истории изучения группы с применением обсуждаемой методики нами была успешно проведена корреляция неантарных таксонов трипсов из разных местонаждений. Представитель Aelothripidae (э4) из местонахождения Хасуртуй по внешнему виду и на основании измерений объединяется в один морфотип с одним из трипсов из Байсы, который в работе по Байсе (Дадыкин, Мельникова, 2017) не был отнесён к описанным морфотипам, и, скорее всего, это представители одного вида. Это ценный практический результат, т.к. трипсы, способные к партеногенезу и будучи мелким аэропланктоном, часто имеют обширные ареалы и могут использоваться для корреляции сухопутных отложений. Корреляция

сухопутных отложений затруднительна из-за отсутствия надёжных, быстро распространяющихся и хорошо сохраняющихся биомаркеров (наиболее точного метода определения относительного возраста слоёв).

Для местонахождения Хутел-Хара нами описан комплекс фауны бахромчатокрылых с преобладанием представителей семейства *Aelothripidae*. Этот комплекс является первым описанным в литературе с преобладанием *Aelothripidae* как из янтарных, так и из каменных местонахождений.

Всего нами описаны 2 морфотипа семейства *Adiheterothripidae* (a1 и a2), которое в янтарях Бирмы представлены достаточно широко. Это семейство является достаточно примитивным, его представители часто несут очень развитый хетом, образующий целые ряды длинных макрохет по краю головы, проторакса (морфотип a1) или сегментов брюшка, большого числа антенномеров (до 12). Примитивной чертой считается наличие у представителей этого семейства прямой бахромы на крыльях (у *Thripidae* она изогнута, у *Phlaeothripidae* щетинки не выходят из ячейек, что даёт основание не относить их к макротрихиям, а следовательно ставит под вопрос гомологичность бахромы у яйцекладных и трубкохвостых трипсов). Имеют отличительную черту в виде загнутого вниз узкого яйцеклада. В настоящее время данное семейство считается реликтовым.

1 морфотип был отнесён нами к семейству *Thripidae*. Это семейство считается наиболее продвинутом среди яйцекладных трипсов. Представители этого семейства имеют очень узкие крылья, несущие только одну продольную жилку (передние), более широкое брюшко, меньшее число антенномеров (около 9). Среди большого числа апоморфий, выделяемых у представителей этого семейства, такие признаки, как сливающиеся щитки метанотума (у примитивных представителей метанотум образован двумя склеритами, которые у трипид могут сливаться в единый), сильно ассиметричный, явно опистогнатный ротовой конус, плохо развитый покров из микротрихий на переднем крыле.

6 морфотипов были включены нами в семейство *Aelothripidae* на основании относительно крупных размеров, наличия широких крыльев с двумя продольными жилками, бахромы двух порядков (морфотип э3). Мезонотум у морфотипа э2 несёт грубую сетчатую скульптуру, которая обычно свойственна семейству *Thripidae* (у трипид переходит в ячеистую скульптуру с глубоко вдавленными изодиаметрическими ячейками), и является продвинутом признаком. На морфотипе э3 также хорошо заметно, что метанотум состоит из двух склеритов, что является, как говорилось выше, примитивным признаком, по сравнению с семейством *Thripidae*. В целом, семейство *Aelothripidae* считается довольно продвинутым. Большинство современных представителей данного семейства отходят от питания пыльцой и становятся хищниками.

Все описанные нами особи являются самками. Это может говорить о распространённости партеногенетического размножения в популяциях трипсов того времени. Однако самцы известны в ископаемом состоянии, в том числе из нижнего мела (бирманские янтари).

Выводы

1. Съёмка на СЭМ и на световой микроскоп являются взаимодополняющими методами, которые могут быть в разной степени применимы для материала из различных местонахождений, т.к. от характеристик породы зависит применимость конкретных методов.
2. Мы выделили 11 морфотипов: 6 представителей *Aeolothripidae*, 2 представителя *Adiheterothripidae*, 2 представителя *Karataothripidae* и 1 представитель *Thripidae*, нами был впервые описан комплекс с преобладанием семейства *Aeolothripidae*.
3. Наша методика описания является применимой для корреляции фауны из различных местонахождений, т.к. нам удалось выявить представителей одного морфотипа (э4) в двух разных местонахождениях (Байса и Хасуртуй).
4. На нашем материале переход от примитивных форм к современным происходит у трипсов в период поздней юры, что совпадает с временем появления во флоре ангиоспермов, и что может являться следствием последнего.

Благодарности

Мы выражаем благодарность всем сотрудникам лаборатории артропод Палеонтологического института за помощь в обработке материала и предоставлении возможности съёмке на световом микроскопе. Отдельно хотелось бы поблагодарить Алексея Семёновича Башкуева за неоценимую помощь в препаровке таких мелких объектов, как трипсы. Также мы благодарим Романа Анатольевича Ракитова за предоставление возможности работы с электронным микроскопом и всестороннюю помощь при его освоении. Мы благодарим нашего научного руководителя, Алексея Сергеевича Шмакова, за помощь и консультации при выполнении работы. Также мы благодарим Копылова Дмитрия Сергеевича за рецензирование работы и весьма полезные рекомендации по ее дальнейшему улучшению. За снятие стресса в ходе выполнения работы мы также выражаем благодарность кошке нашего научного руководителя. Мы выражаем благодарность Сергею Менделевичу Глаголеву за организацию практики и предоставление возможности выполнения этой работы.

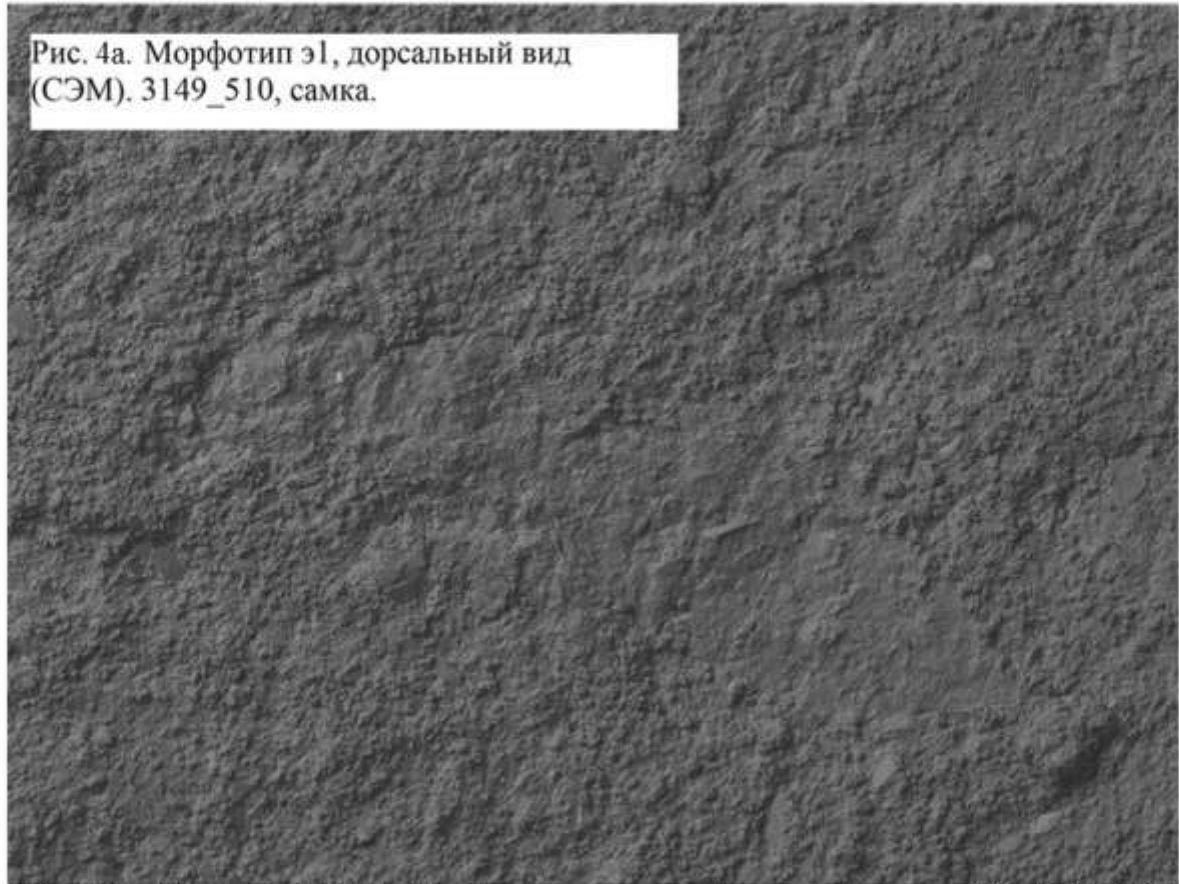
Список литературы

1. Bhatti J.S. (1989) The classification of Thysanoptera into families // *Zoology (Delhi)*, Vol. 2, P. 1—23.
2. Clifford E., Coram R., Jarzembowski E.A., Ross A.J. (1993) A supplement to the insect fauna from the Purbeck Group of Dorset // *Proceedings of the Dorset Natural History and Archaeological Society*, Vol. 115, P. 143-146.
3. Grimaldi D., Shmakov A., Fraser N. (2004) Mesozoic thrips and early evolution of the order Thysanoptera (Insecta) // *Journal of Paleontology*, Vol. 78, P. 941-952.
4. Kucharczyk H. & Kucharczyk M. (2013) Characteristic and diagnostic features of the most frequently occurring species of the Thripidae family (Insecta, Thysanoptera) in crown canopies of Central European forests // *Forest Research Papers*, Vol. 74(1), P. 5-11.
5. Larsson S.G. (1978) Baltic Amber – a Palaeobiological Study // *Entomograph*, Vol. 1, P. 1—192.
6. Leach A., Fuchs M., Harding R., Nault B.A. (2019) Iris Yellow Spot Virus Prolongs the Adult Lifespan of Its Primary Vector, Onion Thrips (*Thrips tabaci*) (Thysanoptera: Thripidae) // *Journal of Insect Science*, Vol. 19, P. 1-4.
7. Lewis T. (1973) Thrips: Their biology, ecology, and economic importance // *Academic Press, London*.
8. Martynov A.V. (1927) Some Odonata, Neuroptera, Thysanoptera // *Jurassic fossil Insects from Turkestan* // *Bulletin of the Academy of Science of the USSR*, Vol. 21, P. 757—768.
9. Morris D.C., Mound, L.A., Schwarz, M.P., Crespi B.J. (1999) Morphological phylogenetics of Australian gall-including thrips and their allies: the evolution of host-plant affiliations, domicile use and social behavior // *Systematic Entomology*, Vol. 24, P. 289—299.
10. Mound L.A. & Morris D.C. (2007) The insect Order Thysanoptera: Classification versus Systematics // *Zootaxa*, 1668, P. 395-411.
11. Mound L.A., Heming B.S., Palmer J.M. (1980) Phylogenetic relationships between the families of recent Thysanoptera (Insecta) // *Zoological Journal of the Linnean Society*, Vol. 69, P. 111—141.
12. Nel P., Nel A., Peñalver E., Azar D., Hodebert G. (2010) Modern thrips families Thripidae and Phlaeothripidae in Early Cretaceous amber (Insecta: Thysanoptera) // *International Journal of Entomology*, Vol. 46, P. 154—163.
13. Nel P., Nel A., Prokop J., Azar D., Hodebert G., Roques P. (2010) From Carboniferous to Recent: wing venation enlightens evolution of thysanopteran lineage // *Journal of Systematic Palaeontology*, Vol. 10, P. 385-399.
14. O'Neil K. (1957) Miocene arthropods from the Mojave Desert, California // *Geological Survey Professional Paper*, Vol. 294, P. 251 — 255.
15. Pinet S.M.J., Mound L.A., Izzo T.J. (2003) Ectoparasitism in thrips and its possible significance for tospovirus evolution // *Thrips and tospoviruses: proceedings of the 7th International Symposium of Thysanoptera*, P. 273—276.
16. Rotenberg D., Jacobson A.L., Schneweis D.J., Whitfield A.E. (2015) Thrips transmission of tospoviruses // *Current opinion in Virology*, P. 80-89.
17. Schliephake G. (1993) Beitrag zur Kenntnis fossiler Fransenflügler (Thysanoptera, Insecta) aus dem Bernstein des Tertiär. 2 // *Zoologische Jahrbücher Systematik*, P. 215—251.
18. Schliephake G. (1997) Beitrag zur Kenntnis fossiler Fransenflügler (Thysanoptera) aus dem Bernstein des Tertiär des Bitterfelder Raumes. 3 // *Entomologische Nachrichten und Berichte*, P. 66—67.
19. Schliephake G. (1999) Fossil Thrips (Thysanoptera) of the Baltic (North- and Baltic Sea) and Saxonian (Bitterfeldian) Tertiary Amber from the Collections of Hoffeins // *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin – Deutsche Entomologische Zeitschrift*, P. 83—100.
20. Schliephake G. (2000) Neue Fransenflügler aus dem Baltischen und Bitterfelder Bernstein (Insecta: Thysanoptera) // *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*, P. 219—229.

21. Schliephake G. (2001) Thysanoptera (Insecta) of the Tertiary amber of the Museum of the Earth, Warsaw, with keys to the species of the Baltic and Bitterfeld amber // *Prace Muzeum Ziemi*, Vol. 46, P. 16—39.
22. Soltis D.E., Bell C.D., Kim S., Soltis P.S. (2008) Origin and Early Evolution of Angiosperms // *Annals of the New York Academy of Sciences*, P. 3-25.
23. Stannard L.I. (1957) The phylogeny and classification of the North American genera of the Suborder Tubulifera // *The University of Illinois Press*, 187 p.
24. Stannard L.I. (1957) The phylogeny and classification of the North American genera of the Suborder Tubulifera // *The University of Illinois Press*, 187 p.
25. Stannard L.I. (1968) The Thrips or Thysanoptera of Illinois // *Bulletin of the Illinois Natural History Survey*, P. 341
26. Ulitzka M.R. (2015) Two new species of Aeolothripidae from Baltic Tertiary amber (Insecta: Thysanoptera) // *Palaeodiversity*, Vol. 8, P. 89-94.
27. Ulitzka M.R. (2017) Revision of the fossil Melanthripidae from Baltic Tertiary (Eocene) amber including a new genus (Insecta: Thysanoptera) // *Entomologische Zeitschrift*, Vol. 4, P. 205-212.
28. Ulitzka M.R. (2018) A first survey of Cretaceous thrips from Burmese amber including the establishment of a new family of Tubulifera (Insecta: Thysanoptera) // *Zootaxa*, 4486, Vol. 4, P. 548-558.
29. Ulitzka M.R. (2019) Five new species of *Rohrthrips* (Thysanoptera: Rorthripidae) from Burmese amber, and the evolution of Tubulifera wings // *Zootaxa*, 4585, P. 27-40.
30. Zherikin, V.V. (2002) Order Thripida Fallén, 1914 (=Thysanoptera Haliday, 1836). The thrips. In: Rasnitsyn, A.P. & Quicke, D.L.J. (eds.), *History of Insects*. // *Dordrecht, Kluwer Academic*, P. 133—143.
31. zur Strassen R. (1973) Fossile Fransenflügler aus mezozoischem Bernstein des Libanon // *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A (Biologie)*, P. 1—50.
32. Гринфельд Э.К. (1978) Питание пузыреногих, или трипсов, – Thysanoptera – пылью // В кн.: Происхождение и развитие антофии у насекомых // *Издательство ЛГУ*, С. 99—108.
33. Дадькин И.А., Мельникова А.А. (2017) Морфология ископаемых трипсов (Thysanoptera) местонахождения Байса (Бурятия) // *Электронный ресурс: <https://bioclass.ru/>*
34. Жерихин В.В. (1978) Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые) // *М.: Наука*, с. 198.
35. Жерихин В.В. (1980) Отряд Thripida // В кн.: Родендорф Б. Б., Расницын А. П. Историческое развитие класса насекомых // *Труды Палеонтологического Института*, Т. 175, С. 69—72.
36. Пономаренко А.Г. (1998) Палеобиология ангиоспермизации // *Палеонтологический журнал*, № 4, с. 3-10.
37. Расницын А.П. (1988) Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // В кн.: Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых // *М.: Наука*, с. 191-207.
38. Шаров А.Г. (1972) О филогенетических связях отряда трипсов (Thysanoptera) // *Энтомологическое Обозрение*, Т. 51, С. 854—858.
39. Шмаков А.С. (2008) Юрский трипс *Liassothrips crassipes* (Martynov, 1927) и его положение в системе отряда Thysanoptera (Insecta) // *Палеонтологический журнал*, № 1, с. 1-7.
40. Шмаков А.С. (2009) Древнейшие представители бахромчатокрылых семейств Aeolothripidae и Thripidae (Insecta: Thysanoptera) из нижнего мела Забайкалья // *Палеонтологический журнал*, № 4, с. 68-72.

Приложение 1. Иллюстрации

Рис. 4а. Морфотип э1, дорсальный вид (СЭМ). 3149_510, самка.



SEM MAG: 248 x

WD: 20.30 mm



VEGAM TESCAN

SM: RESOLUTION

Det: BSE Detector

500 μ m

Date(m/d/y): 05/09/19

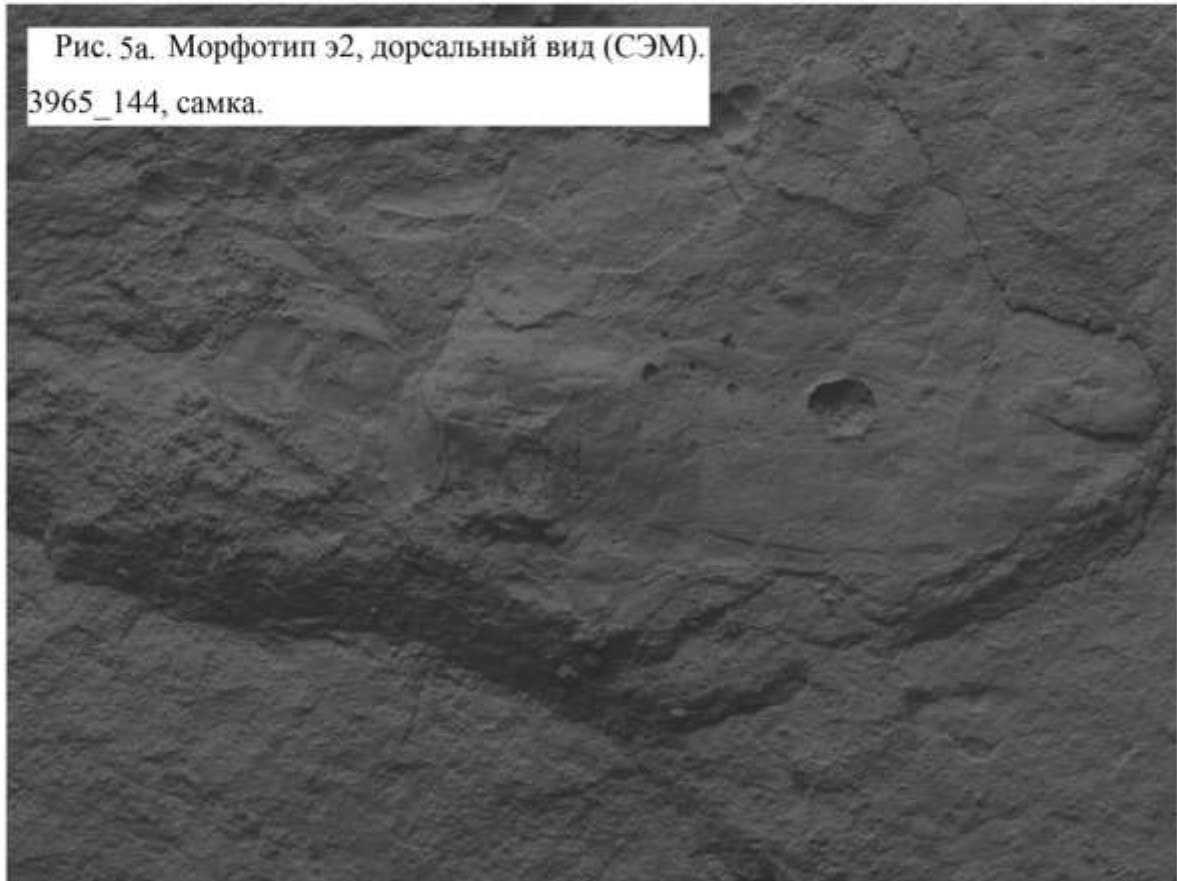
Name: 3149_510

Paleontology Institute RAS



Рис. 4б. Морфотип э1, дорсальный вид (БМ). 3149_510, самка.

Рис. 5а. Морфотип э2, дорсальный вид (СЭМ).
3965_144, самка.



SEM MAG: 253 x WD: 19.90 mm VEGA\\ TESCAN
SM: RESOLUTION Det: BSE Detector 500 µm
Date(m/d/y): 03/24/19 Name: 144 Paleontology Institute RAS

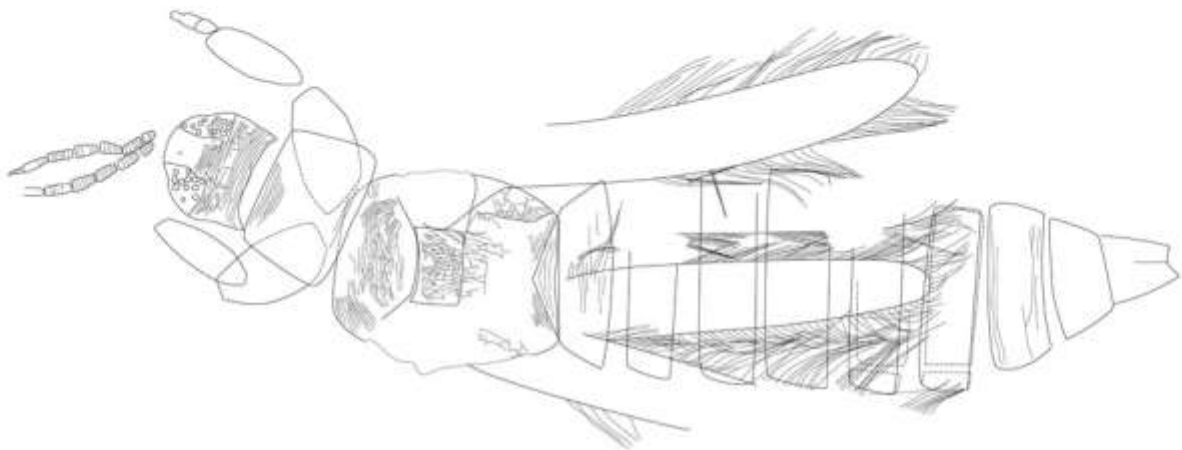
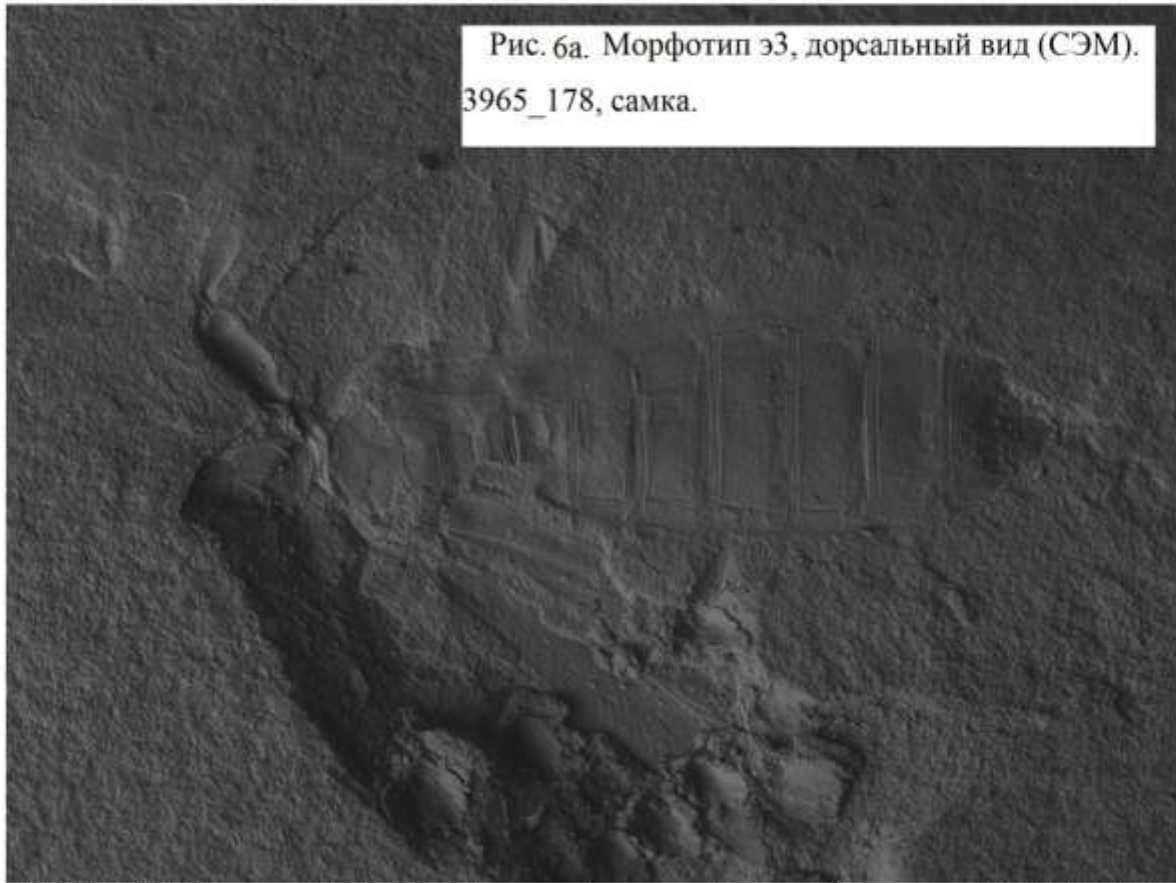


Рис. 5б. Морфотип э2, дорсальный вид.
3965_144, самка.

500 мкм



Рис. 6а. Морфотип эЗ, дорсальный вид (СЭМ).
3965_178, самка.



SEM MAG: 239 x
SM: RESOLUTION
Date(m/d/y): 01/10/19

WD: 16.31 mm
Det: BSE Detector
Name: 3965_178_02

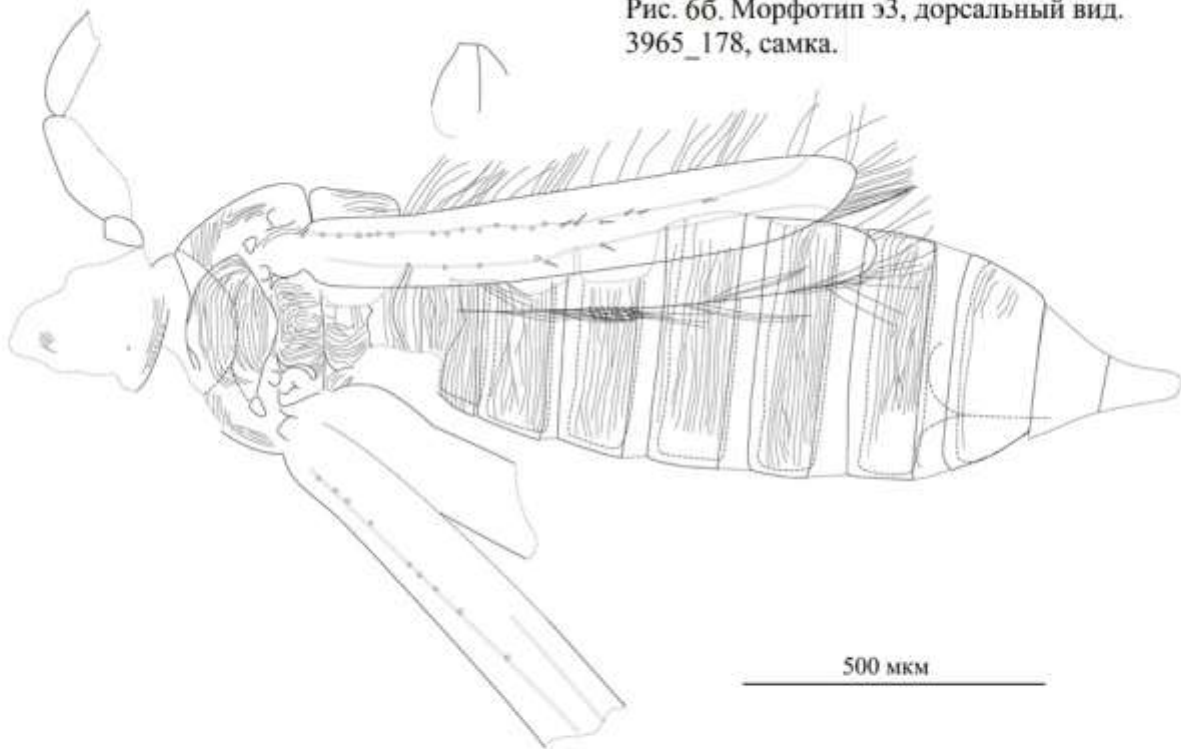
500 μ m

VEGA\\ TESCAN

Paleontology Institute RAS



Рис. 6б. Морфотип эЗ, дорсальный вид.
3965_178, самка.

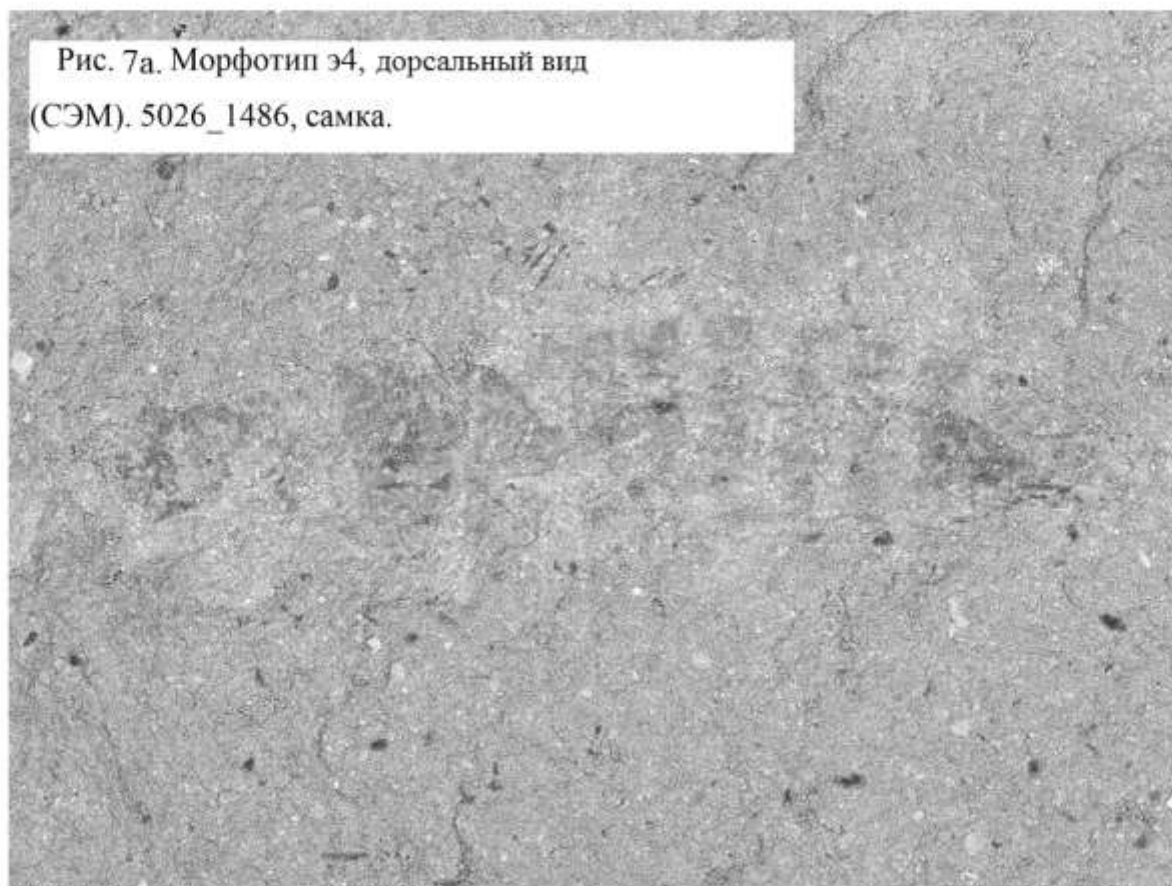


500 μ m

Рис. 6в. Морфотип э3, дорсальный вид (БМ).
3965_178, самка.



Рис. 7а. Морфотип э4, дорсальный вид
(СЭМ). 5026_1486, самка.



SEM MAG: 274 x WD: 18.85 mm VEGA\\ TESCAN
SM: RESOLUTION Det: BSE Detector 500 μ m
Date(m/d/y): 02/28/19 Name: Хасурты- Paleontology Institute RAS



Рис. 7б. Морфотип э4, дорсальный вид,
рисунок. 5026_1486, самка.

Рис. 7в. Морфотип э4, *Tobleronothrips deparis* (БМ).
5026_1486, самка.



Рис. 8а. Морфотип э5, дорсальный вид (БМ).
1742_483, самка.

Рис. 9а. Морфотип эб, вентральный вид (СЭМ).

3965_157, самка.



SEM MAG: 348 x

WD: 13.60 mm

500 μ m

VEGA II TESCAN

SM: RESOLUTION

Det: BSE Detector

Date(m/d/y): 04/01/19

Name: 157

Paleontology Institute RAS

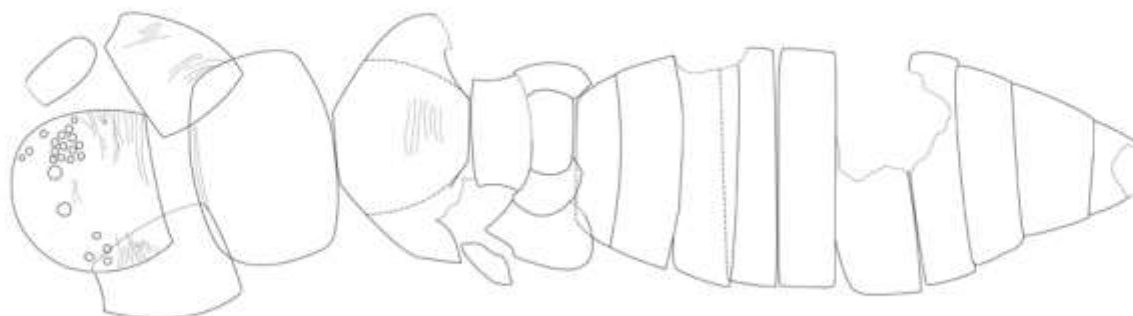


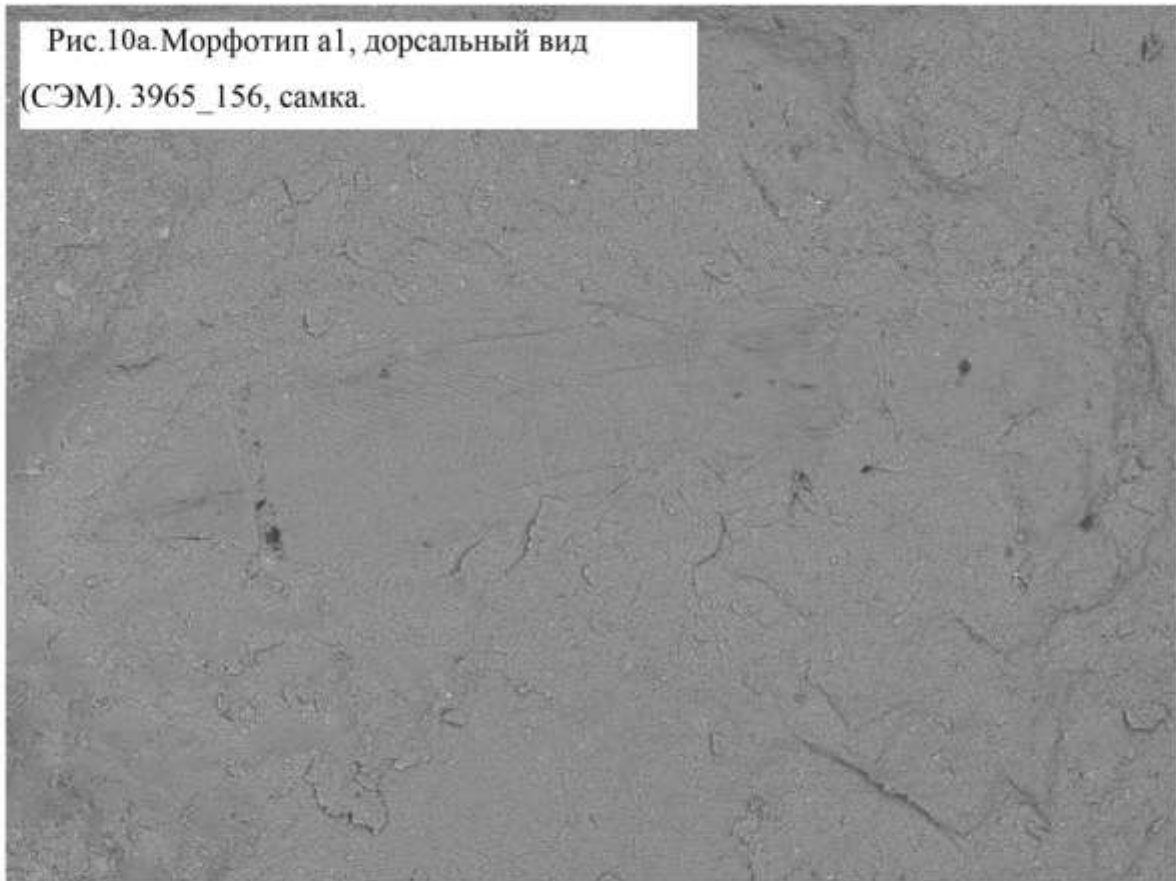
Рис. 9б. Морфотип эб, дорсальный вид.
3965_157, самка.

500 мкм

Рис. 9в. Морфотип э6, вентральный вид (БМ).
3965_157, самка.

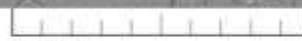


Рис.10а. Морфотип а1, дорсальный вид
(СЭМ). 3965_156, самка.



SEM MAG: 294 x

WD: 19.65 mm



VEGA\\ TESCAN

SM: RESOLUTION

Det: BSE Detector

500 μm

Date(m/d/y): 03/24/19

Name: 156_02

Paleontology Institute RAS



500 мкм

Рис. 10б. Морфотип а1, дорсальный вид.
3965_156, самка.

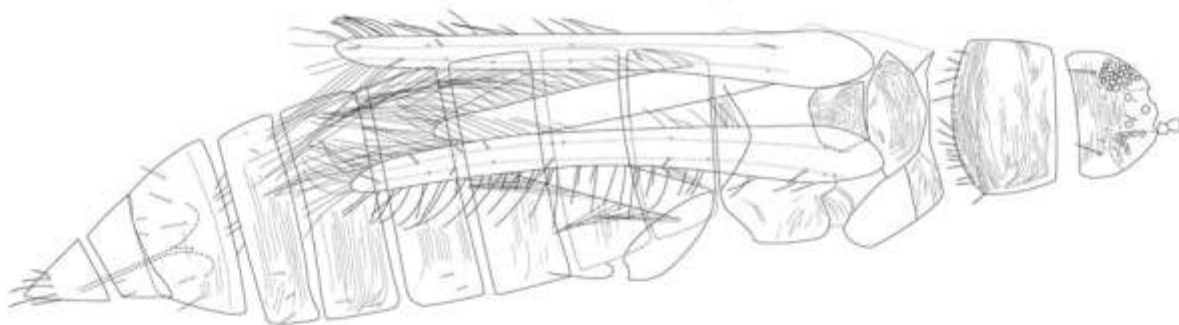
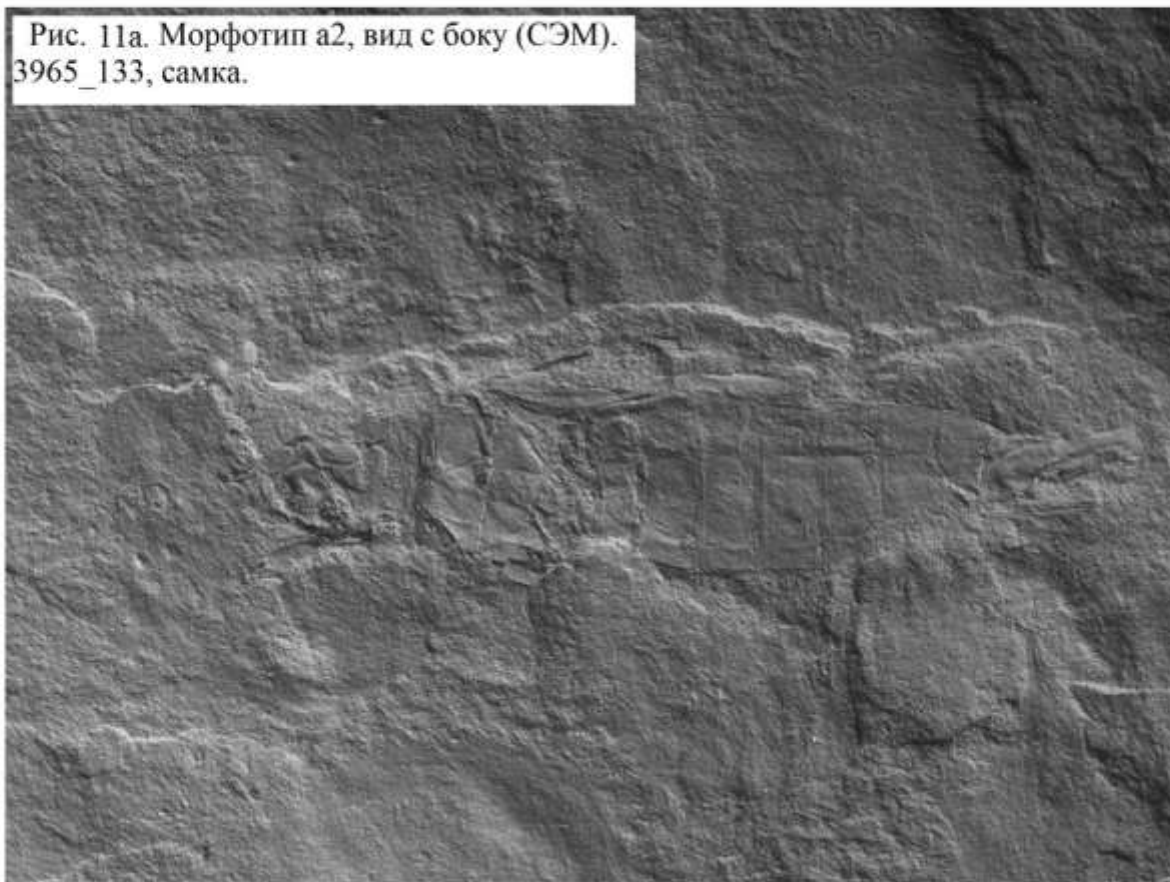


Рис. 10в. Морфотип а1, дорсальный вид (БМ).
3965_156, самка.



Рис. 11а. Морфотип а2, вид с боку (СЭМ).
3965_133, самка.



SEM MAG: 206 x

WD: 16.54 mm



VEGA\\ TESCAN

SM: RESOLUTION

Det: BSE Detector

500 μ m

Date(m/d/y): 03/14/19

Name: 3965_133_01

Paleontology Institute RAS



Рис. 11б. Морфотип а2, вид с боку (БМ).
3965_133, самка.

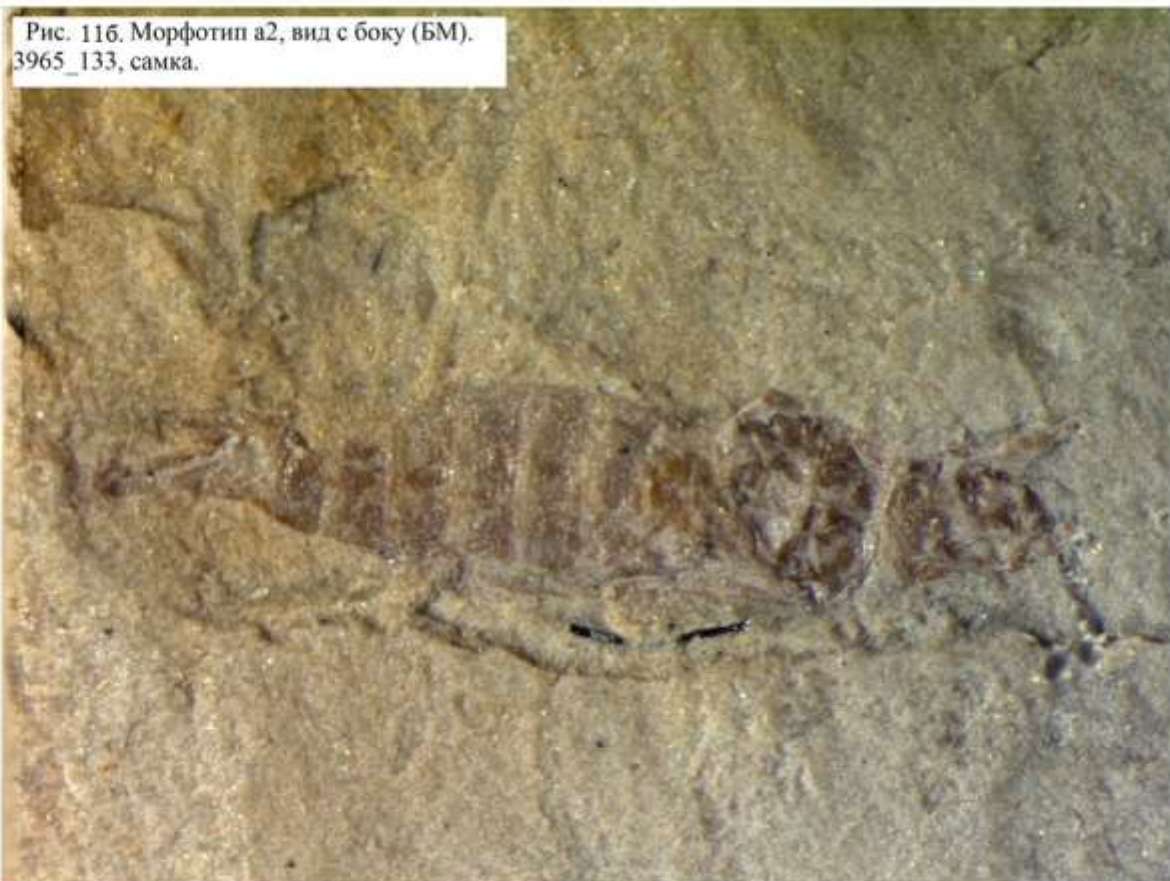
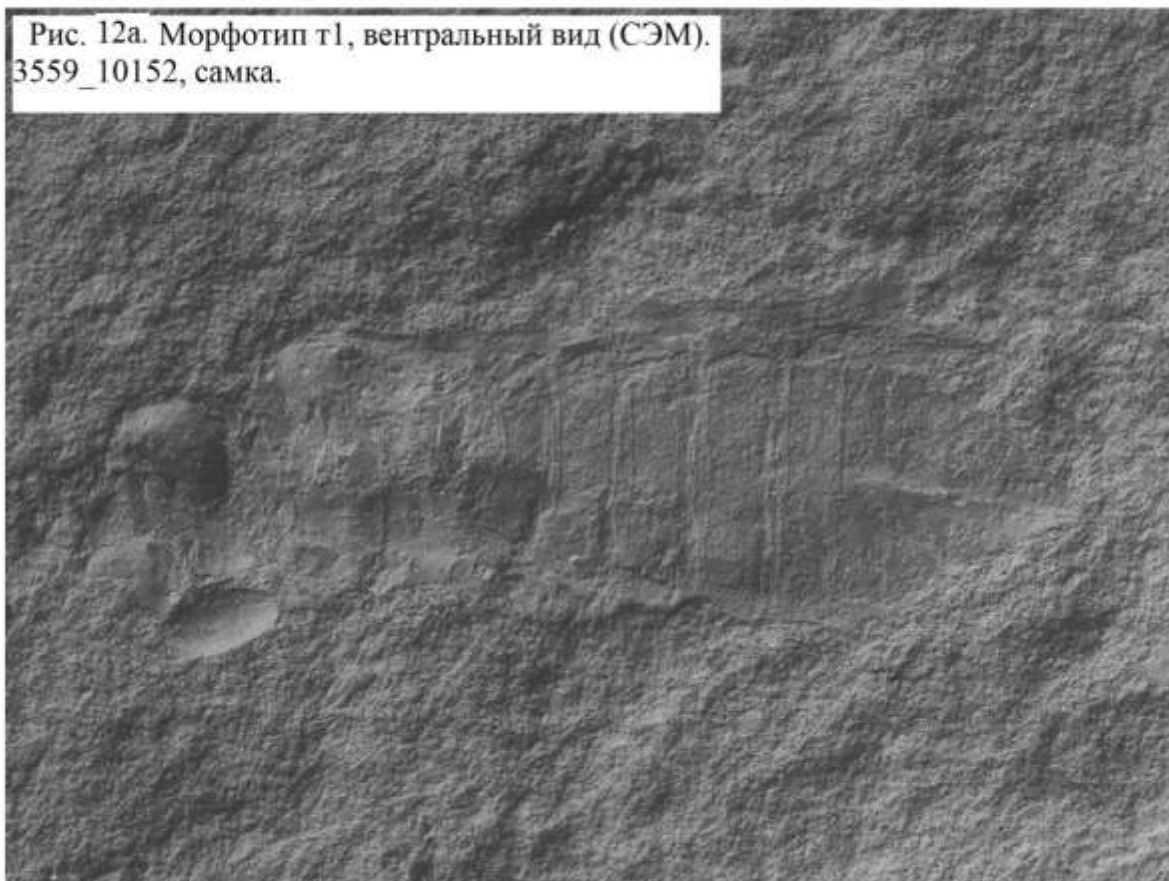


Рис. 12а. Морфотип т1, вентральный вид (СЭМ).
3559_10152, самка.



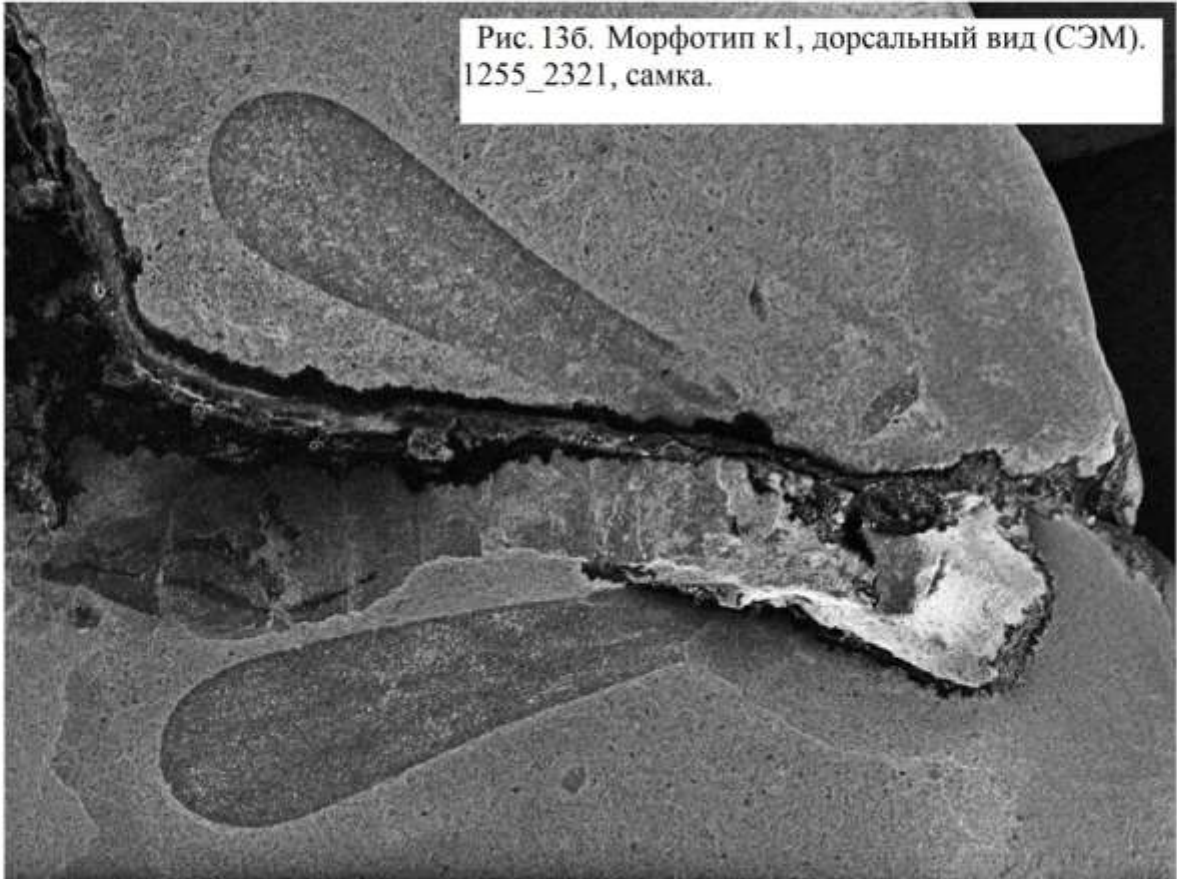
SEM MAG: 354 x WD: 17.04 mm VEGA\\ TESCAN
SM: RESOLUTION Det: BSE Detector 500 µm
Date(m/d/y): 05/09/19 Name: 3559_10152-_01 Paleontology Institute RAS

Рис. 12б. Морфотип т1, вентральный вид (БМ).
3559_10152, самка.



500 µm

Рис. 136. Морфотип к1, дорсальный вид (СЭМ).
1255_2321, самка.



SEM MAG: 204 x

WD: 91.45 mm

SM: RESOLUTION

Det: SE Detector

500 μ m

VEGA\\ TESCAN

Date(m/d/y): 03/01/18

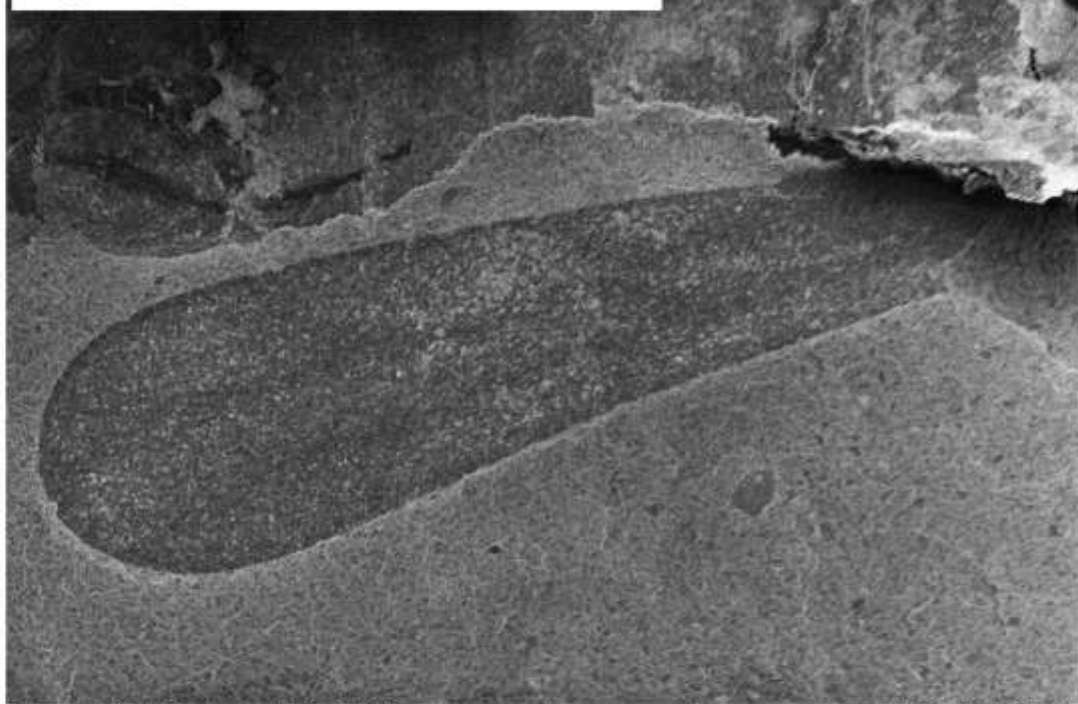
Name: кубеково+_22

Paleontology Institute RAS



Рис. 136. Морфотип к1, дорсальный вид (БМ).
1255_2321+, самка.

Рис. 13в. Морфотип к1, дорсальный вид (СЭМ).
1255_2321 крыло.



SEM MAG: 386 x WD: 91.45 mm VEGA\\ TESCAN
SM: RESOLUTION Det: SE Detector 200 μm
Date(m/d/y): 03/01/18 Name: кубеково+_23 Paleontology Institute RAS

Рис. 13г. Морфотип к1. 1255_2321 крыло.
Жилкование по Grimaldi et al., 2004.

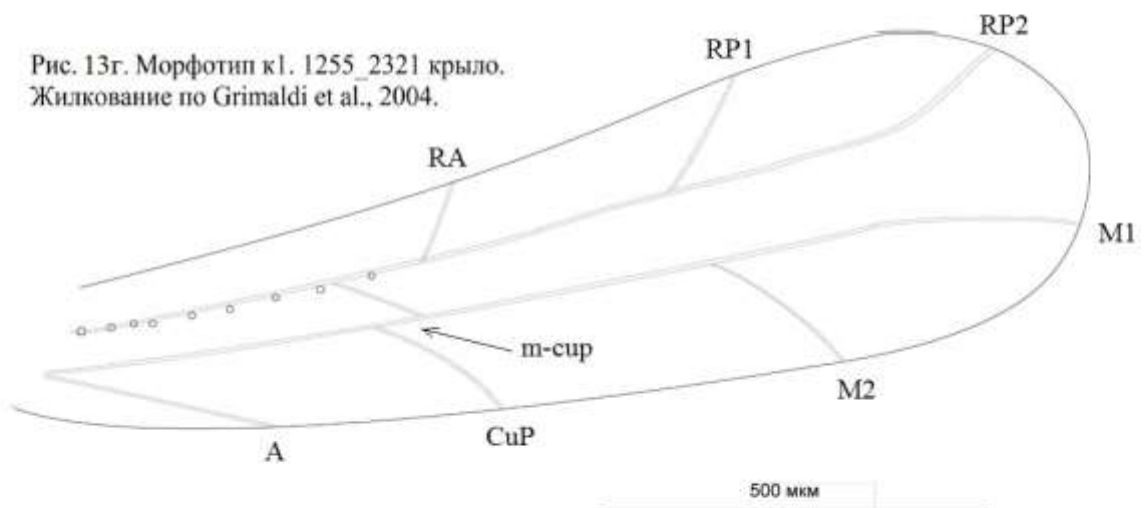
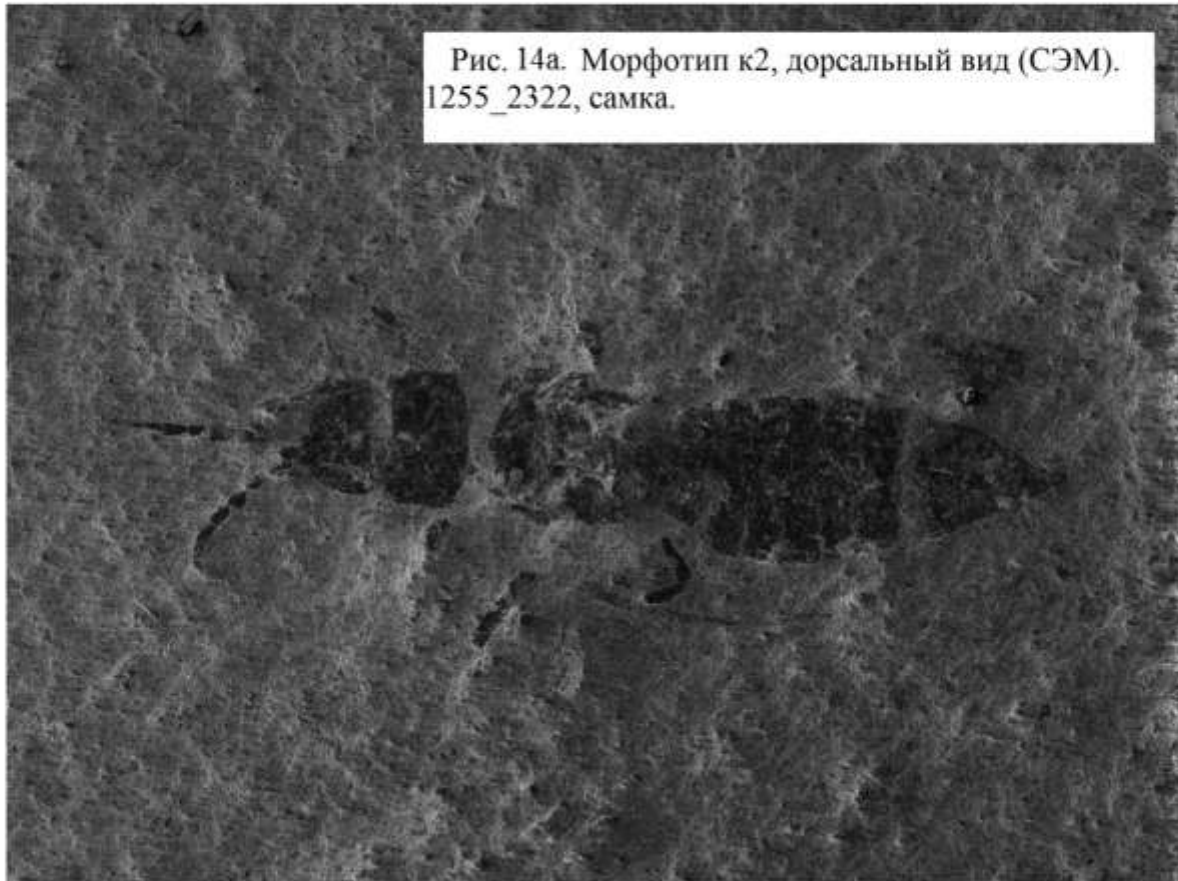


Рис. 14а. Морфотип к2, дорсальный вид (СЭМ).
1255_2322, самка.



SEM MAG: 242 x WD: 33.63 mm VEGA|| TESCAN
SM: RESOLUTION Det: SE Detector 500 µm
Date(m/d/y): 06/14/18 Name: 1255_2322-_01 Paleontology Institute RAS

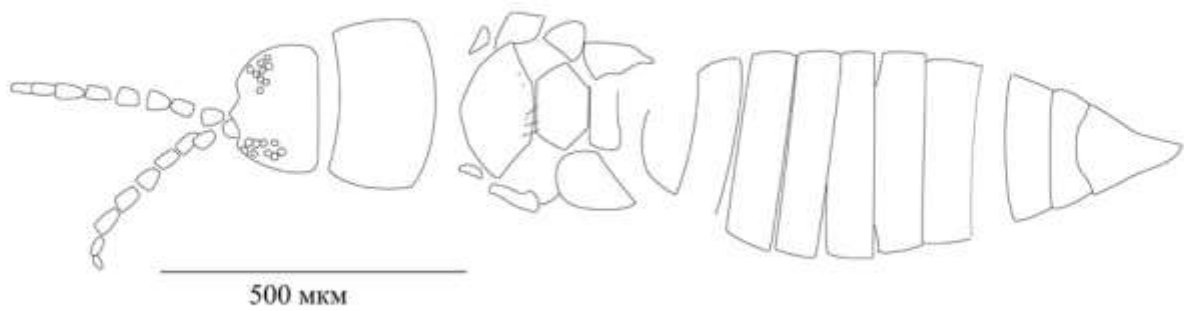


Рис. 14б. Морфотип к2, дорсальный вид.
1255_2322, самка.

