

# Paléoentomologie des insectes associés aux plantes

*Philippe Le Gall et André Nel*

Les relations complexes entre les plantes et les insectes sont le résultat d'une longue évolution commune. L'apparition de plantes terrestres puis leur évolution ont fortement influencé l'évolution des insectes ; de même, les pressions exercées par les insectes sur les plantes ont pris une forte part dans la diversification des différentes lignées de plantes. Nous allons voir dans quelle mesure ces événements évolutifs ont été enregistrés dans les archives fossiles, qui contiennent différents types de « signaux » utilisables pour reconstituer l'histoire des relations entre les plantes et les insectes.

### **LES SIGNAUX DE L'HISTOIRE ÉVOLUTIVE DES RELATIONS PLANTES-INSECTES**

Les premiers sont constitués de fossiles d'insectes qui représentent soit l'insecte entier, soit des parties de celui-ci : appendices, pièces buccales, ovipositeur... On infère généralement le mode de vie et, en particulier, le mode d'alimentation du fossile de ce que l'on connaît des représentants actuels du groupe auquel il appartient. Ainsi, un Hémiptère Reduviidé sera considéré généralement comme prédateur, tandis qu'un Pentatomidé sera rangé parmi les phytophages.

Cette approche actualiste sommaire peut être améliorée (Nel, 1997). L'analyse morphologique des pièces buccales sera plus pertinente, en ce sens qu'elle est directement reliée au comportement trophique de l'insecte. On pourra non seulement

définir un type général de régime, prédateur ou phytophage par exemple, mais aussi en améliorer l'analyse. Ainsi, les mandibules d'insectes prédateurs sont très différentes de celles des insectes phytophages, et on peut aller plus loin, car, par exemple, les mandibules d'un consommateur de graminées et donc de monocotylédones sont bien différentes de celles des consommateurs de dicotylédones.

Il arrive aussi, mais rarement, que le contenu du tube digestif de l'insecte soit conservé, livrant ainsi des fossiles de pollen ou de spores.

Un quatrième type de signal, le plus délicat de tous à interpréter, est représenté par les traces de consommation imprimées dans le végétal par l'acte trophique de l'insecte. Ce sont les parties manquantes des feuilles, les traces de piqûres, les galles qui signent de façon plus ou moins précise le passage d'un insecte (ou d'un autre arthropode) phytophage sur un végétal fossilisé par la suite (Labandeira *et al.*, 2007). L'abondance de végétaux fossiles dans les registres paléontologiques d'eau douce permet de rechercher des preuves indirectes de la présence de phytophages dans l'environnement et leur impact sur les plantes. L'analyse des traces de consommation par les insectes phytophages sur les feuilles d'Angiospermes fossiles au cours de la transition Paléocène-Éocène, il y a près de 55 millions d'années, montre une corrélation positive entre les dommages occasionnés aux plantes par les

insectes phytophages et l'accroissement de la température moyenne (Curran *et al.*, 2008). Une incertitude persiste toutefois sur le groupe responsable des dégâts observés. Les galles peuvent être le fait d'insectes ou d'acariens, et les responsables des traces de morsures sur des feuilles peuvent être aussi bien des insectes que des acariens ou encore des mollusques terrestres. Ainsi, actuellement, dans les milieux chauds, intertropicaux, il est difficile de faire la part entre les traces de morsures infligées par des insectes (chenilles, Orthoptères ou Coléoptères en général) et celles qui proviennent des très nombreuses espèces de mollusques qui peuplent les mêmes habitats.

Les dégradations ou traces d'activités peuvent être aussi faites sur des feuilles mortes tombées dans l'eau, par des organismes aquatiques, acariens par exemple. Les traces d'attaques des feuilles par des champignons peuvent également ressembler à des dégâts faits par des insectes.

Les données acquises grâce aux fossiles sont confortées et complétées par l'analyse de l'évolution moléculaire de certains gènes. La phylogénie moléculaire et le concept d'horloge moléculaire permettent de dégager des hypothèses robustes sur l'âge des lignées d'insectes (fig. 1-1), voire sur la datation des relations entre les insectes et leurs plantes hôtes (voir fig. 1-2 pour la pollinisation, fig. 1-3 pour l'herbivorie), lorsque ces données

sont testées et confrontées aux données paléontologiques. L'apparition du mutualisme entre les Ficus et leurs pollinisateurs, les Hyménoptères Agaonidés, est ainsi datée entre -80 et -100 Ma (Machado *et al.*, 2001).

## LES GRANDES ÉTAPES DE L'HISTOIRE ÉVOLUTIVE DES INTERACTIONS PLANTES-INSECTES

Les premières phases de l'évolution des Hexapodes, puis des insectes, sont très peu documentées par des fossiles. Les études moléculaires permettent de situer l'origine des Hexapodes au Silurien, il y a un peu plus de 430 millions d'années (Deuve, 2001 ; fig. 1-1), ce qui correspond bien aux premières traces siluriennes d'activité d'arthropodes sur et dans des végétaux. Les premiers Hexapodes fossiles connus (*Rhyniognatha hirsti*, *Rhyniella praecursor*) datent du Dévonien ( $\approx$  400 millions d'années), tandis que les premiers Ptérygotes et Holométaboles connus se situent au Carbonifère supérieur, il y a environ 350 millions d'années. Ceux-ci sont probablement bien plus anciens au vu de la diversité de ces premières entomofaunes du Carbonifère supérieur. La figure 1-1 présente une vue synthétique de l'histoire évolutive des Hexapodes et des insectes en particulier. Les plus anciens fossiles connus pour chaque ordre ont été positionnés

**Figure 1-1** – Liens de parenté entre les différents ordres d'Hexapodes (Hexapoda) contemporains.

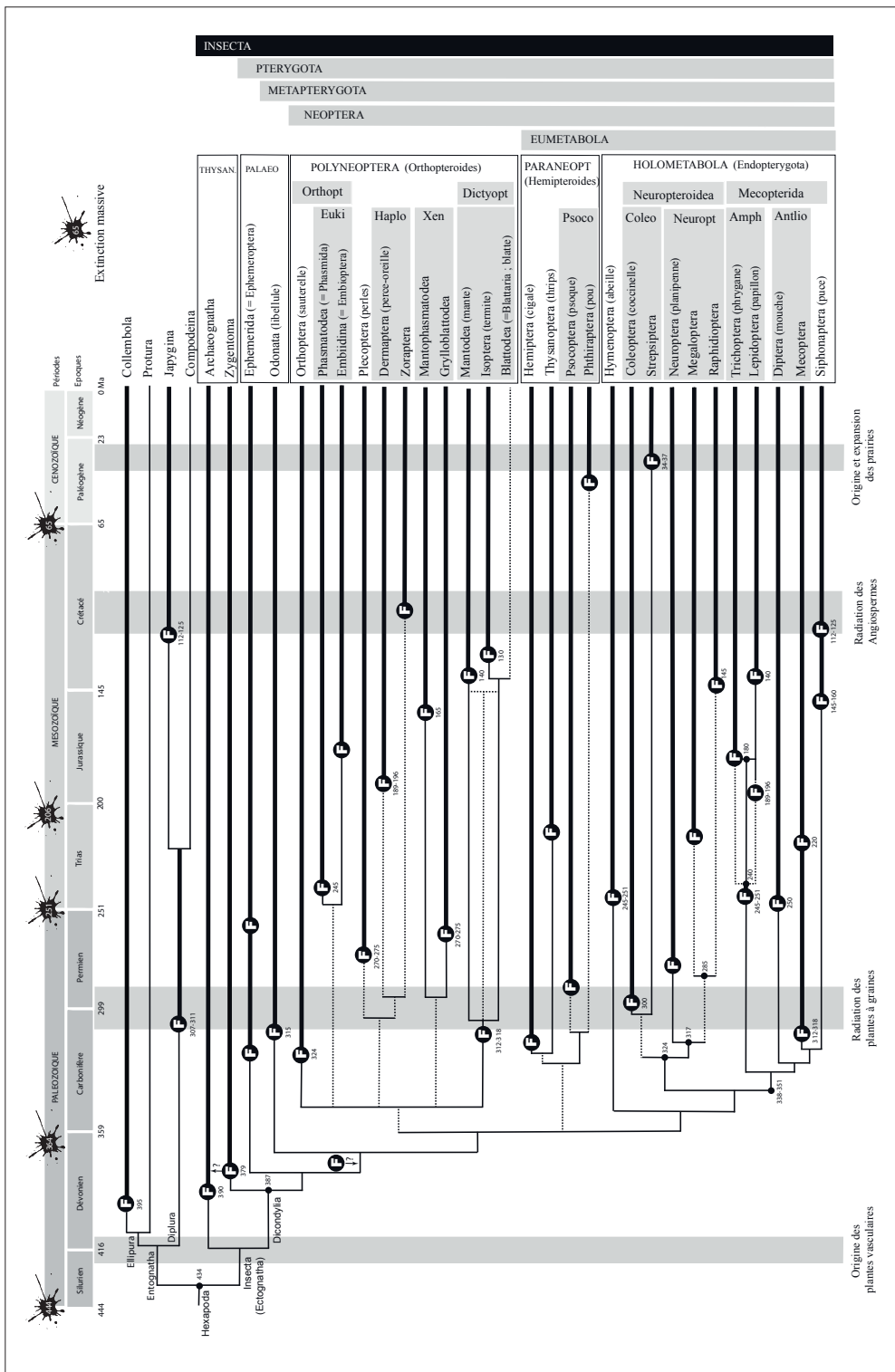
Cet arbre représente un consensus basé sur de récentes études phylogénétiques, et notamment Wheeler *et al.* (2001) [Hexapoda], Trautwein *et al.* (2012), Yeates *et al.* (2012) [Insecta], Terry et Whiting (2005) [Mantophasmatodea et Polyneoptera], Whiting (1998) [Strepsiptera], Whiting (2002), Wiegmann *et al.* (2009) [Holometabola], Winterton *et al.* (2010) [Neuropterida].

Les lignes en pointillés traduisent le manque de consensus subsistant pour certains regroupements ou une monophylie ambiguë (cas des branches terminales).

Les dates de divergence et, pour chaque ordre, la datation du fossile le plus ancien connu (lettre F dans rond noir) sont issues notamment des revues de Regier *et al.* (2004) [Hexapoda, -480 Ma], Gaunt et Miles (2002) [Insecta : -434 Ma; Pterygota : -387 Ma], Grimaldi et Engel (2005); Mayhew (2012) [Insecta], Grimaldi (2001); Wiegmann *et al.* (2009) [Holometabola], Winterton *et al.* (2010) [Neuropterida], Whalley (1986) [Lepidoptera-Trichoptera], Wiegmann *et al.* (2000) [Lepidoptera]; Savard *et al.* (2006); Ronquist *et al.* (2012) [Hymenoptera], Schlüter, 1986 [Neuropterida] et Shcherbakov (2000) [Hemiptera].

L'échelle des temps géologiques est issue de l'International Chronostratigraphic Chart (version de juillet 2012; <http://www.stratigraphy.org>).

Abréviations : Amph = Amphimesenoptera; Antlio = Antliophora; Coleo = Coleopterida; Dictyopt = Dictyoptera; Euki = Eukinolabia; Haplo = Haplocercata; Neuropt = Neuropterida; Orthopt = Orthopteroidea; Paleo = Paleoptera; Psoco = Psocodea; Thysan = Thysanura; Paraneopt = Paraneoptera; Xen = Xenonomia.



sur cet arbre phylogénétique. Celui-ci constitue un consensus basé sur de très récentes études phylogénétiques (voir la légende de la figure pour plus de détails) mais les liens de parentés au sein de certains groupes font encore l'objet de controverses (ex : Polyneoptera).

Le passage du régime détritovore au régime phytophage, événement crucial de l'évolution

des Hexapodes, n'est pas connu par les archives fossiles directes. Les éléments permettant d'appréhender cette transition font appel à l'analyse morphologique des pièces buccales des fossiles et à l'interprétation des dégâts observés sur les organes végétaux fossiles. Dès 1971, Carpenter proposait une analyse écologique des données recueillies sur les parties d'insectes

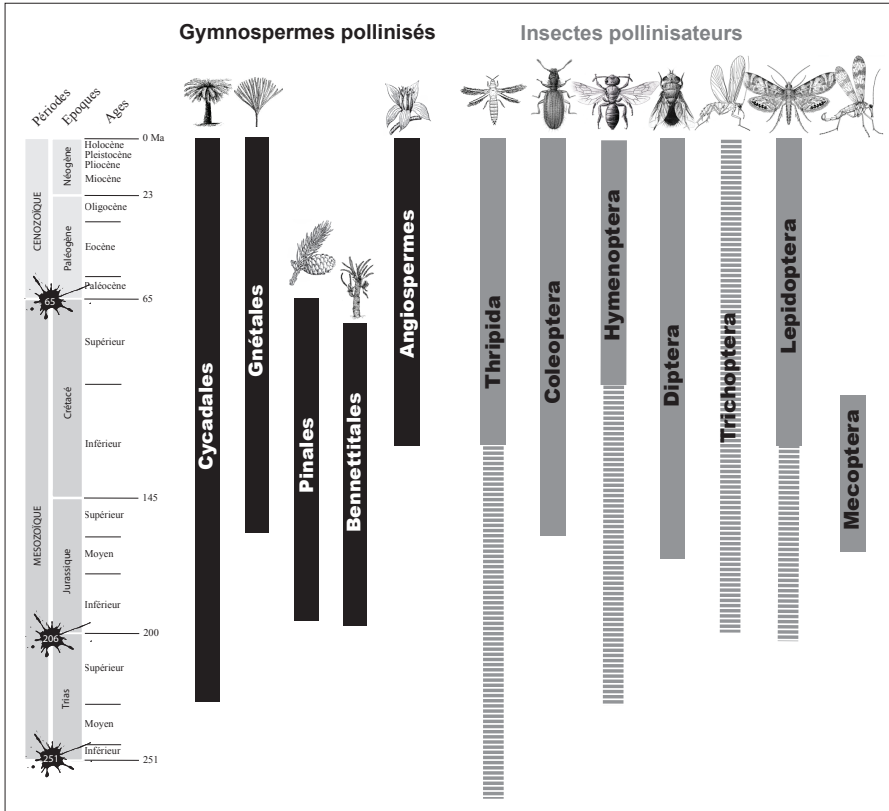
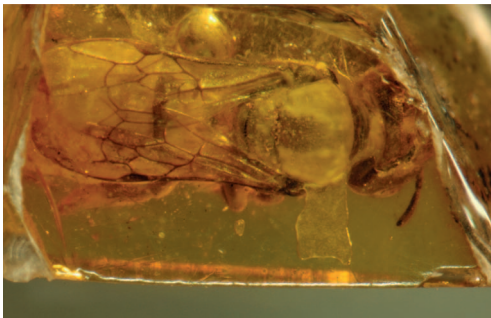


Figure 1-2 – Association Gymnospermes-insectes pollinisateurs depuis le Mésozoïque [-251 Ma].

La pollinisation est apparue avec les Spermatophytes, il y a environ 350 millions d'années. Les gamétophytes mâles (pollens) étaient alors transportés par voie aérienne et interceptés par les cônes femelles (pollinisation anémophile). Cette forme de pollinisation est caractéristique des 150 derniers millions d'années du Paléozoïque [-444 Ma à -251 Ma]. Les insectes ont ensuite joué un rôle majeur dans la pollinisation. La pollinisation entomophile a ainsi connu au moins trois apparitions indépendantes durant le Mésozoïque chez des Gymnospermes Cycadales (-220 Ma) et Gnétales (-160 Ma), et chez les Angiospermes, il y a 120 millions d'années. Elle a joué un rôle important chez les Bennettiales aujourd'hui disparues et chez les Pinales jusqu'à l'extinction massive à la fin du Crétacé (-65 Ma). Les Coleoptera et les Diptera ont joué un rôle précoce dans la pollinisation (dès -160 Ma, Jurassique Moyen; traits pleins en grisé). Durant un intervalle de 62 millions d'années, des familles de Mecoptera aujourd'hui éteintes auraient aussi été associées à la pollinisation de Gymnospermes anciens avant la radiation des Angiospermes. Les Thripida (*sensu* Nel *et al.*, 2012; super ordre comprenant notamment les Thysanoptera), les Hymenoptera, les Trichoptera et les Lepidoptera ont certainement contribué encore plus tôt à la pollinisation (Jurassique Inférieur-Trias Supérieur, voire dès le Permien pour les Thripida) par leur comportement alimentaire (nectarivorie, pollenivorie; traits en pointillés). Voir Labandeira *et al.* (2007), Ren *et al.* (2009) et Nel *et al.* (2012) pour plus de détails. Les liens de parentés entre les différents ordres d'insectes sont illustrés dans la figure 1-1.

(pièces buccales, ovipositeurs, ailes, pattes). Sa conclusion était que les Hexapodes du Paléozoïque étaient déjà fortement intégrés au milieu terrestre d'une façon similaire à celle des Hexapodes actuels. Selon Labandeira (2007), l'acquisition du régime phytophage daterait de la fin du Silurien/début du Dévonien. L'apparition d'Orthoptéroïdes et de Blattoïdes phytophages à la fin du Mississippien et au milieu du Pennsylvanien correspond aux premiers développements de l'herbivorie (fig. 1-3).

Les ordres d'insectes actuels ayant des représentants phytophages sont profondément enracinés dans les temps géologiques. Les premiers fossiles de Coléoptères apparaissent au Permien, les Hétéroptères au Trias et les Lépidoptères au début du Jurassique. Les insectes sont donc présents et certainement déjà très diversifiés quand les éléments modernes de notre flore apparaissent. Certains ordres ont également contribué très précocement (à l'échelle évolutive) à la diversification des plantes à graine grâce à la pollinisation, la nectarivorie ou la pollenivorie (fig. 1-2, voir aussi chap. 21).



*Paleomacropis eocenicus* (Hymenoptera : Apoidea : Melittidae : Macropininae), abeille collectrice d'huile dans des fleurs (ambre de l'Éocène basal de France, -53 Ma) (© A. Nel/CNRS).

Labandeira (2006) scinde l'évolution des rapports entre les arthropodes et les plantes en quatre phases bien distinctes (fig. 1-3) :

- une première phase, allant du Silurien au début du Dévonien, s'étend sur 60 millions d'années et serait marquée par l'utilisation des plantes vasculaires et de champignons primitifs par les myriapodes et des hexapodes aptères ;

- une deuxième phase, allant du Mississippien tardif à la fin du Permien, voit des acariens, des aptérygotes ainsi que les premiers ptérygotes s'adapter aux ptéridophytes et aux Gymnospermes basaux ;

- au cours d'une troisième phase couvrant la période du Trias moyen à l'actuel, les acariens, les Orthoptéroïdes, les Hemiptéroïdes et les clades basaux des Holométaboles ont colonisé les ptéridophytes et les Gymnospermes ;

- une quatrième phase, qui se déroule du début du Crétacé à aujourd'hui, voit l'expansion des faunes modernes sur les Angiospermes.

Ces scénarii décrivant les grandes lignes des relations entre les arthropodes et leurs plantes hôtes croisent à plusieurs moments de l'histoire de la Terre des périodes critiques d'extinction de masse des êtres vivants, aussi bien plantes qu'animaux (fig. 1-1). Les insectes ont subi ces crises de façon variée. La limite entre le Permien et le Trias est la première de ces périodes qui voient la disparition de certains groupes et un renouvellement plus ou moins important des faunes et des flores. C'est vers la fin du Permien que les Paléodictyoptères disparaissent des archives fossiles. Le Trias est une période particulièrement féconde pour les insectes, puisqu'il marque l'apparition des Diptères, des Hyménoptères, des Hétéroptères, des Thysanoptères, des Psocoptères, des Trichoptères et des Lépidoptères. Les ordres d'insectes actuels existent donc depuis plus de 150 millions d'années et, pour nombre d'entre eux, depuis plus de 200 millions d'années. Pendant le Mésozoïque, on observe une certaine stabilité des groupes accompagnée des plus anciens représentants connus de plusieurs ordres (Isoptères, Mantodea, Zoraptères, Embioptères) et des insectes sociaux actuels (Apoïdés, Vespoidés, Formicidés). Alors que la transition Crétacé/Cénozoïque est marquée par une crise d'extinction majeure (disparition des dinosaures et de nombreuses autres lignées terrestres et marines), cette période ne semble pas affecter fortement les insectes, du moins au niveau des familles (Labandeira et Sepkoski, 1993). Au contraire, c'est au Crétacé que l'on observe de profonds bouleversements dans les faunes d'insectes (Grimaldi et Engel, 2005 ; Nel *et al.*, 2005).

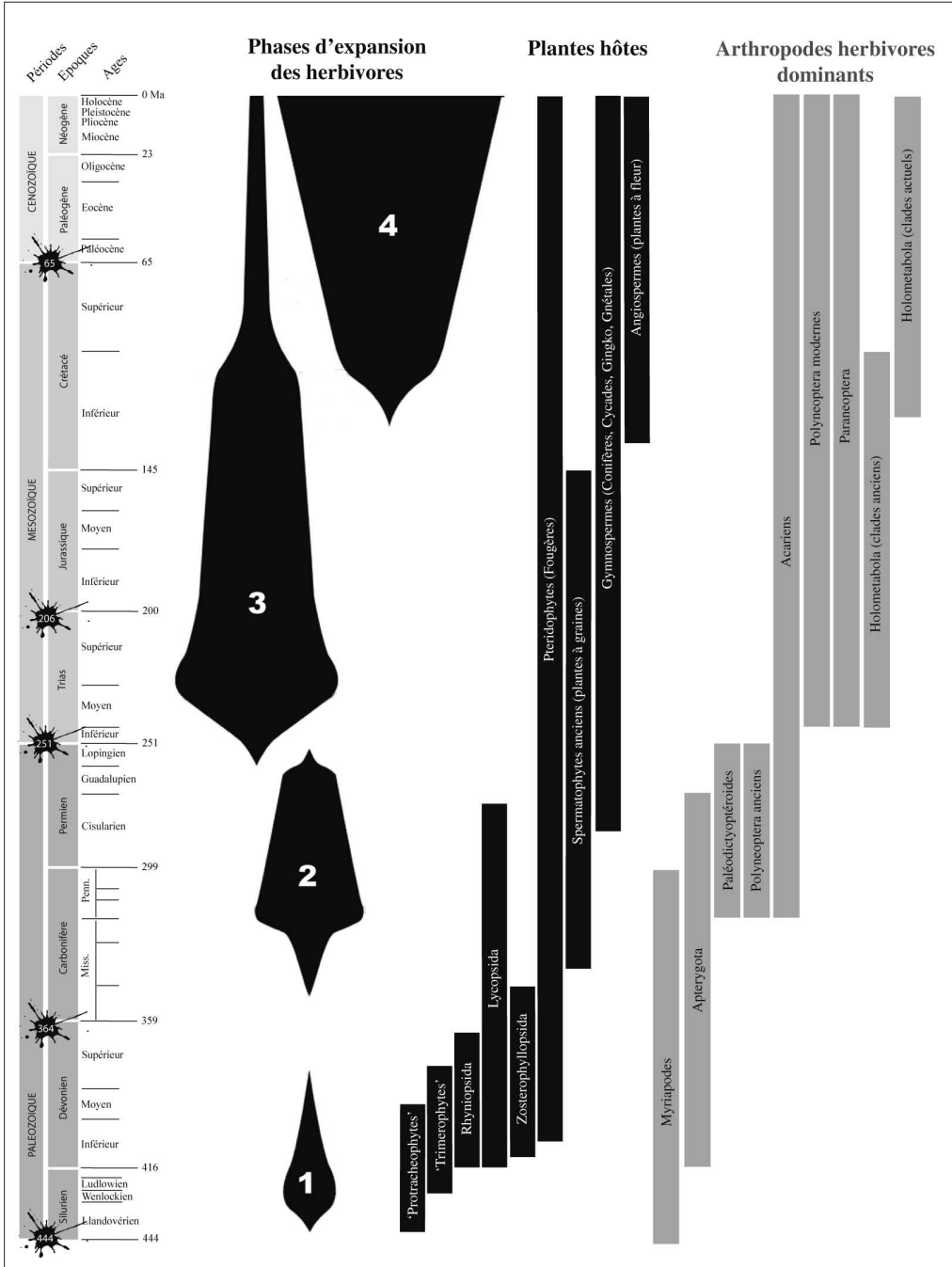


Figure 1-3 - Associations plantes-insectes depuis le Silurien [-444 Ma] (d'après Labandeira, 2006).

Les plantes vasculaires et les arthropodes herbivores ont connu quatre phases d'expansions majeures au cours des derniers 420 millions d'années.

En effet, de nombreuses lignées jurassiques ne se retrouvent plus au Crétacé. Le premier fossile d'Angiosperme certain est âgé de 135 millions d'années et les Angiospermes se diversifient dès le Crétacé inférieur (Crane *et al.*, 1995; Crepet, 1995, 2000; Friis et Crepet, 1987; Judd *et al.*, 2002). En fait, la transition vers le milieu du Crétacé des flores à Gymnospermes vers les flores à Angiospermes s'accompagne de la mise en place des familles actuelles d'insectes (Grimaldi et Engel, 2005). L'impact de la mise en place des flores d'Angiospermes est très général et retentit non seulement sur les insectes purement phytophages, mais aussi sur tous les autres groupes, y compris sur des prédateurs aquatiques comme les Odonates. La phylogénie des fourmis en est un très bon exemple (Moreau *et al.*, 2006). Le Crétacé est aussi l'époque où la configuration actuelle des continents commence à se dessiner avec la fragmentation du Gondwana (Serenio *et al.*, 2004).

En Afrique, le passage Maastrichtien-Paléocène (-65 Ma) correspond à la disparition quasi complète des Gymnospermes (Maley, 1996). Seules quelques espèces ont survécu jusqu'à aujourd'hui, parmi lesquelles des plantes très particulières comme *Welwitschia mirabilis* (Welwitschiaceae) ou les *Podocarpus* (Pseudocarpaceae) africains. La flore actuelle et son cortège de phytophages se mettent en place graduellement au cours du Tertiaire [-65 Ma à -2,6 Ma] (Boltenhagen *et al.*, 1985). Dès le début de l'Éocène (-56 Ma), les faunes d'insectes fossiles sont très similaires aux faunes actuelles, comme l'indique l'étude des gisements d'ambre fossile, particulièrement abondants et diversifiés en Europe de l'Ouest (Nel *et al.*, 2004) et du Nord. Seule la répartition biogéographique de ces faunes diffère fortement d'avec l'actuelle, l'Europe et l'Amérique du Nord présentant des flores et faunes de type chaud, intertropical.

Comparativement à leur diversité et à leur importance dans les milieux terrestres actuels, les insectes ont apparemment laissé peu de traces fossiles. Néanmoins, grâce à l'analyse d'un nombre grandissant de sites fossilifères d'origine continentale et à l'évolution des méthodes d'in-



*Pompilus coquandi* (Hymenoptera, Pompiliidae) de l'Oligocène (entre 34 et 23 Ma), Aix-en-Provence (© A. Nel/CNRS).

vestigation des restes fossiles, on dispose de plus en plus de témoins de l'ancienneté de nombreux taxons. Et grâce aux progrès fulgurants de la phylogénie moléculaire, on peut proposer des scénarii évolutifs consistants pour la plupart des taxons (Trautwein *et al.*, 2012).

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Boltenhagen E., Dejax J. et Salard-Cheboldaeff M. - 1985, Evolution de la végétation tropicale africaine du Crétacé à l'Actuel d'après les données de la palynologie. *Comité des Travaux Scientifiques et Historiques, Section Science, Paris*, 8, 165-194.
- Carpenter F.M. - 1971, Adaptations among Paleozoic insects. *Proceedings of the First North American Paleontological Convention*, 2, 1236 -1251.
- Crane P.R., Friis E.M. et Pedersen K.R. - 1995, The origin and early diversification of the angiosperms. *Nature*, 374, 27-33.
- Crepet W.L. - 1995, Timing in the evolution of derived floral characters upper Cretaceous (Turonian) taxa with tricolpate and tricolpate-derived pollen. *Review of Paleobotany and Palynology*, 90, 339-359.
- Crepet W.L. - 2000, Progress in understanding angiosperm history, success and relationships, Darwin's abominably 'perplexing phenomenon'. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97, 12939-12941.
- Currano E.D., Wilf P., Wing S.L., Landeira C.C., Lovelock E.C. et Royer D.L. - 2008, Sharply increased insect herbivory during the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 1960-1964.
- Deuve T. - 2001, Origin of the Hexapoda. *Annales de la Société Entomologique de France*, 37, 304 p.

- Friis E.M. et Crepet W.L. - 1987, 'Time of appearance of floral features' dans Friis, E.M., Chaloner, W.G. et Crane, P.R., *The origins of angiosperms and their biological consequences*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Gaunt M.W. et Miles M.A. - 2002, An insect molecular clock dates the origin of the insects and accords with palaeontological and biogeographic landmarks. *Molecular Biology and Evolution*, 19, 748-761.
- Grimaldi D. - 2001, Insect evolutionary history from Handlirsch to Hennig, and beyond. *Journal of Paleontology*, 75, 1152-1160.
- Grimaldi D. et Engel M.S. - 2005, *Evolution of the insects*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, Melbourne.
- Judd W.S., Campbell C.S., Kellogg E.A., Stevens P.F. et Donoghue M.J. - 2002, *Plant systematics, a phylogenetic approach*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Labandeira C.C. - 2006, The four phases of plant-arthropod associations in deep time. *Geologica Acta*, 4, 409-438.
- Labandeira C.C. - 2007, The origin of herbivory on land, Initial patterns of plant tissue consumption by arthropods. *Insect Science*, 14, 259-275.
- Labandeira C.C. et Sepkoski J.J.J. - 1993, Insect diversity in the fossil record. *Science*, 261, 310-315.
- Labandeira C.C., Wilf P., Johnson K.R. et Marsh F. - 2007, *Guide to Insect (and other) damage types on compressed plant fossils. Version 3.0*. Smithsonian Institution, Washington.
- Labandeira C.C., Kvacek J. et Mostovski M.B. - 2007, Pollination drops, pollen, and insect pollination of Mesozoic gymnosperms. *Taxon*, 56(3), 663-695.
- Machado C.A., Jouselin E., Kjellberg F., Compton S.G. et Herre E.A. - 2001, Phylogenetic relationships, historical biogeography and character evolution of fig pollinating wasps. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 268, 685-694.
- Maley J. - 1996, 'The African rainforest. Main characteristics of changes in vegetation and climate from the Upper Cretaceous to the Quaternary' dans Alexander, I.J., Swaine, M.D. et Watling, R., *Essays on the Ecology of the Guinea-Congo Rain Forest*, Proceedings of the Royal Society, 104B, Edinburgh.
- Mayhew P.J. - 2012, Shifts in hexapod diversification and what Haldane could have said. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269, 969-974.
- Moreau C.S., Bell C.D., Vila R., Archibald S. et Pierce N.E. - 2006, Phylogeny of the ants: Diversification in the age of angiosperms. *Science*, 312, 101-104.
- Nel A. - 1997, 'The probabilistic inference of unknown data in phylogenetic analysis' dans Grancolas, P., *The origin of biodiversity in insects: phylogenetic tests of evolutionary scenarios*, Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Nel A., De Ploëg G., Millet J., Menier J.-J. et Waller A. - 2004, The French ambers, a general conspectus and the Lowermost Eocene amber deposit of Le Quesnoy in the Paris Basin. *Geologica Acta*, 2, 3-8.
- Nel A., Petrulevičius J.F. et Béthoux O. - 2005, Les insectes, témoins privilégiés du Crétacé. *Pour la Science Dossier*, 48, 108-114.
- Nel P., Azar D., Prokop J., Roques P., Hodebert G. and Nel A. - 2012, From Carboniferous to Recent: wing venation enlightens evolution of thysanopteran lineage. *Journal of Systematic Palaeontology*, 10:2, 385-399.
- Regier J.C., Shultz J.W. et Kambic R.E. - 2004, Phylogeny of basal hexapod lineages and estimates of divergence times. *Annals of the Entomological Society of America*, 97, 411-419.
- Ren D., Labandeira C.C., Santiago-Blay, J.A., Rasnitsyn A., Shih C., Bashhkuev A., Logan M.A.V., Hotton C.L. et Dilcher D. - 2009, A probable pollination mode before Angiosperms: eurasian, long-proboscid scorpionflies. *Science*, 326, 840-847.
- Ronquist F., Klopfstein S., Vihelmsen L., Schulmeister S., Murray D.L. et Rasnitsyn A.P. - 2012, A total-evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera. *Systematic Entomology*, 0 : 1-27.
- Savard J., Tautz D., Richards S., Weinstock G.M., Gibbs R.A., Werren J.H., Tettelin H. et Lercher M.J. - 2006, Phylogenomic analysis reveals bees and wasps (Hymenoptera) at the base of the radiation of Holometabolous insects. *Genome Research*, 16, 1334-1338.
- Schlüter T. - 1986, The fossil Planipennia - a review. *Recent Research in Neuropterology*, ed. Gepp J., H. Aspöck & H. Hölzel, Graz.
- Sereno P.C., Wilson J.A. et Conrad J.L. - 2004, New dinosaurs link southern landmasses in the Mid-Cretaceous. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 271, 1325-1330.
- Shcherbakov D.E. - 2000, Permian faunas of homoptera (Hemiptera) in relation to phytogeography and the Permo-Triassic crisis. *Paleontological Journal*, 34, S251-S267.
- Terry M.D. et Whiting M. - 2005, Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. *Cladistics*, 21, 240-257.
- Trautwein M.D., Wiegmann B.M., Beutel R., Kjer K.M. et Yeates D.K. - 2012, Advances in insect phylogeny at the dawn of the postgenomic era. *Annual Review of Entomology*, 57, 449-468.
- Whalley P. - 1986, A review of the current fossil evidence of Lepidoptera in the Mesozoic. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28, 253-271.
- Wheeler W.C., Whiting M., Wheeler Q.D. et Carpenter J.M. - 2001, The Phylogeny of the Extant Hexapod Orders. *Cladistics*, 17, 113-169.



- Whiting M.F. – 1998, Phylogenetic position of the Strepsiptera: review of molecular and morphological evidence. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 27, 53-60.
- Whiting M.F. – 2002, Phylogeny of the holometabolous insect orders: molecular evidence. *Zoologica Scripta*, 31, 3-15.
- Wiegmann B.M., Mitter C., Regier J.C., Friedlander T.P., Wagner D.M. et Nielsen E.S. – 2000, Nuclear genes resolve mesozoic-aged divergences in the Insect order Lepidoptera. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 15, 242-259.
- Wiegmann B.M., Trautwein M., Kim J-W., Cassel B.K., Bertone M.A., Winterton S.L. et Yeates D.K. – 2009, Single-copy nuclear genes resolve the phylogeny of the holometabolous insects. *BMC Biology*, 7, 34-50.
- Winterton S.L., Hardy N.B. et Wiegmann B.M. – 2010, On wings of lace: phylogeny and Bayesian divergence time estimates of Neuropterida (Insecta) based on morphological and molecular data. *Systematic Entomology*, 35: 349-378.
- Yeates D.K., Cameron S.L. et Trautwein M. – 2012, A view from the edge of the forest: recent progress in understanding the relationships of the insect orders. *Australian Journal of Entomology*, 51, 79-87.