

TRAVAUX
DE L'INSTITUT PALÉONTOLOGIQUE

TOME VII

LIVRAISON 4

A. MARTYNOV

ETUDES SUR L'HISTOIRE GÉOLOGIQUE ET DE
PHYLOGÉNIE DES ORDRES DES INSECTES (PTERYGOTA)

1-e PARTIE

PALAEOPTERA et NEOPTERA - POLYNEOPTERA

(Avec 70 figures et 1 planche)

Т Р У Д Ы
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

ТОМ VII

ВЫПУСК 4

А. В. МАРТЫНОВ

ОЧЕРКИ ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ И ФИЛОГЕНИИ
ОТРЯДОВ НАСЕКОМЫХ (PTERYGOTA)

ЧАСТЬ I

PALAEOPTERA и NEOPTERA-POLYNEOPTERA

(С 70 рисунками и 1 таблицей)

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР
директор Палеонтологического ин-та акад. *А. А. Борисляк*

Редактор *В. В. Родендорф*

Технический редактор *И. П. Пошешулки*.

Корректор *М. С. Пруссаки*.

Сдано в набор 23/III 1938 г. Подписано к печати 7/VII 1938 г. Формат 72×110¹/₁₆. Объем 9¹/₄ п. л., и 1 вкл.
В 1 п. л. 58368 печ. зн.¹ 12,8 уч.-авт. л. Тираж 850 экз. Уполн. Главл. № В-42793 АНИ 1015. РИСО 637. Зак. 1382.

1-я Образцовая типография Огиза РСФСР треста „Полиграфкнига“. Москва, Валовая, 28.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Введение	7
Общие данные о <i>Palaeoptera</i> , их морфологии и отношении к <i>Neoptera</i>	11
Обзор отдельных надотрядов и отрядов <i>Paleoptera</i>	16
Отряд <i>Palaeodictyoptera</i>	16
Условия обитания	17
Вопросы классификации <i>Palaeodictyoptera</i>	18
Отряд <i>Pseudohemiptera</i>	22
Отряд <i>Megaseoptera</i>	24
Отряд <i>Protohymenoptera</i>	26
Замечания об отношениях <i>Protohymenoptera</i>	28
Судьбы <i>Megaseoptera</i> и <i>Protohymenoptera</i> и причины их вымирания.	31
Надотряд <i>Ephemeroptera</i>	32
Отряд <i>Archodonata</i>	37
Отряд <i>Protodonata</i>	39
Надотряд <i>Odonatoptera</i>	41
Главные теории эволюции стрекоз	45
Обоснование собственных взглядов автора на жилкование крыльев стрекоз.	47
Об отношениях пермских стрекоз к третичным и мезозойским	56
Тип <i>Protozygoptera</i> — <i>Zygoptera</i>	58
Тип <i>Anisozygoptera</i>	60
Тип <i>Anisoptera</i>	60
Отряд <i>Meganisoptera</i>	62
Отряд <i>Sypharopteroidea</i>	64
Отдел новокрылых <i>Neoptera</i>	66
Подотдел <i>Polynoptera</i>	70
Надотряд <i>Blattopteroidea</i>	72
Отряд <i>Blattodea</i>	73
Богомолы <i>Mantodea</i>	74
<i>Protoblattoidea</i>	79
Отряд <i>Isoptera</i> — термиты	81
Надотряд <i>Dermatopteroidea</i>	83
<i>Orthopteroidea</i> и близкие к ним группы; введение.	94
Отряд <i>Paraplecoptera</i>	98
Группа <i>Spanioderidae</i>	98
Группа (отряд) <i>Idelodea</i>	98
Группа <i>Geraridae</i>	99
Группа <i>Apithanidae</i>	100
<i>Cacurgoidea</i> и <i>Strephocladodea</i>	100
Группа <i>Cnemidolestoidea</i>	101
О значении приобретения способности к прыганию	102
О внезапности вымирания <i>Paraplecoptera</i> и его причинах	104
Краткая история ствола <i>Saltatoria</i> и группы <i>Haglodea</i>	105
Группа (подотряд) <i>Gryllacridodea</i>	110

Группа (подотряд) сверчковые — <i>Grylloidea</i>	115
Группа (подотряд) саранчовые — <i>Acridiidea</i>	119
Группа (подотряд) кузнечиковые — <i>Tettigoniidea</i>	120
Сем. <i>Elcanidae</i>	123
Примыкающие к <i>Saltatoria</i> , но не прыгающие группы	123
Отряд <i>Glosselytrodea</i>	123
Отряд <i>Caloneurodea</i>	125
Палочники. <i>Phasmatodea</i>	127
О положении сем. <i>Grylloblattidae</i>	130
<i>Protoperlaria</i>	130
Веснянки — <i>Plecoptera</i>	133
Эмбии — <i>Embiodea</i>	136
<i>Miomoptera</i>	138
Литература	141
Résumé.	146

ВВЕДЕНИЕ

Выяснение генетических (родственных) отношений разных групп животного царства, их происхождения, их эволюции, равно как и уяснение общих закономерностей эволюционного процесса являются важнейшими задачами систематической зоологии и палеонтологии.

Эти задачи весьма сложны и обширны.

Если раньше полагали, что эволюцию данной группы мы можем удовлетворительно выяснить, раз нам достаточно удовлетворительно известна морфология и систематика как современных, так и ряда ископаемых форм, то теперь мы уже согласиться с этим не можем; теперь для нас становится все более и более ясно, что познания одной морфологии и систематики, даже при условии, что палеонтология открыла нам целый последовательный ряд форм, еще совершенно недостаточно для построения действительной эволюции данной группы.

Мы можем таким образом дать удовлетворительную характеристику ряда форм в геологическом масштабе, — ряда обычно очень неполного и отрывочного, — дать картину смены известных форм и связать их своими гипотезами, но эта картина все же будет далека от того, что мы должны понимать под термином эволюции. При обычной отрывочности и скудости палеонтологических данных наши выводы филогенетического характера, — при ограничении нашего изучения только формами и их сравнениями, — неизбежно останутся гипотетическими, произвольными, противоречивыми, ибо из данной структуры, из данной формы, при таком, так сказать, статическо-морфологическом изучении, всегда можно вывести не один, а несколько путей дальнейших изменений ее, и из них выбирается обычно тот, который более соответствует привычному образу мышления того или иного автора.

Очевидно, одной морфологии для палеонтолога-эволюциониста совершенно недостаточно.

Никогда не следует забывать, что вымершие животные были такими же живыми существами, что все их органы работали и изменялись в течение как индивидуальной, так и филетической жизни, что жизнь их и работа их органов происходили в определенной, но также меняющейся обстановке, под контролем меняющихся внешних условий — физикогеографических, климатических и биоценологических. Самая работа данного органа, рассматриваемая исторически, неизбежно меняет строение его, способствуя обычно усложнению в одних и редуции в других случаях. Изменение обстановки неизбежно сказывается на образе жизни и работе тех или иных органов, а с изменением характера работы так или иначе изменяется и структура органа, ибо, хотя мы еще далеко не проникли в сущность связи функции и формы в геологическом масштабе, тем не менее, по крайней мере для органов движения, — органов механического значения, — формирующая роль функции в геологической истории несомненна. Среда и ее изменения обуславливают, кроме того, и характер географического распространения группы; изменения ее в одних случаях

вызовут процветание группы и расширение ее ареалов, в других — ее депрессию и сужение ареала и, наконец, полное вымирание.

Расширение ареала может поставить данную форму или комплекс в иные условия, и это опять повлечет за собой изменения в работе тех или иных органов и в их строении.

Для палеонтолога, стоящего перед недостатком палеонтологических данных, перед отрывочностью «цели форм», связь и взаимодействие формы и функции имеет огромное значение, особенно в случаях, когда он имеет дело с органами движения; здесь эта связь особенно ясна, и он должен немедленно и самым внимательным образом приняться за изучение этой связи и этого взаимодействия. Пусть зоологи еще мало обращали внимание на это взаимодействие и мало способствовали его выяснению; палеонтолог не может удовлетвориться этим, он должен самостоятельно заняться этими вопросами, обращаясь, когда нужно, хотя бы к эксперименту. Так в свое время поступил Вл. О. Ковалевский и проложенный им путь оказался чрезвычайно плодотворным. Вопросы эволюции и направления эволюционного процесса стоят перед палеонтологом на каждом шагу, и при скудости и односторонности его материала он должен использовать всякие возможности и прежде всего уяснить работу, функцию того или иного органа и его частей и ее формирующее значение для данного органа. Иначе мы во многих, а в особенности в более широких обобщениях, легко можем принять начало за конец и наоборот, т. е. сделать ошибочные выводы в определении направления эволюционного процесса. Поскольку изменения структуры органов происходили под контролем среды, палеонтолог должен учитывать, насколько возможно, и историю среды, а также, конечно, и миграции организмов. Такое изучение неизбежно приведет его к проверке как закона необратимости процессов эволюции (законов Л. Долло), так и других общих закономерностей эволюции, намеченных или установленных рядом палеонтологов и эволюционистов-морфологов.

Палеонтологам-позвоночникам может показаться, что высказываемыми здесь соображениями мы ломимся в открытую дверь, ибо после блестящих работ и обобщений Ковалевского, Долло, Копя, Де пере, Абеля, Осборна и некоторых других исследователей, необходимость учета роли функции и среды широко осознана. Но не так дело обстоит в нашей дисциплине, в энтомологии, имеющей дело с самым обширным и самым разнообразным классом на земле (он соответствует, конечно, не классам позвоночных, а всем Tetrapoda). Рисуя историю разных групп, энтомологи и палеоэнтомологи до сего времени довольствуются элементарными сравнениями, например крыльев, и из наличия какого-либо внешнего сходства, нередко чисто конвергентного характера, немедленно делают широкие филогенетические выводы, произвольность и недоказательность которых бросается в глаза.

Выяснение генетических отношений и филогении отрядов насекомых уже давно интересовали зоологов и энтомологов, после Геккеля давних ряд эволюционных схем (деревьев), — конечно, скорее умозрительного характера, поскольку они основывались на данных морфологии насекомых, в то время еще крайне скудных. Огромный труд А. Гандлирша, ревизия палеозойских и мезозойских насекомых, в котором он дал свои филогенетические выводы и схемы, учитывающие — плохо ли, хорошо ли — богатейший палеонтологический материал, приостановил появление такого рода умозрительных филогенетических деревьев, основывающихся на данных морфологии только современных групп. И это, между прочим, нужно вменить в крупную заслугу Гандлиршу. Однако правильно ли трактовался обширный палеонтологический материал самим Гандлиршем и законны ли все те широкие филогенетические выводы, к которым он пришел — большой вопрос. Когда вышел в свет капитальный труд Гандлирша Die Fossilien Insekten etc. (1908) с широкими филогенетическими выводами и стройной разработанной эволюционной схемой, он про-

извел огромное впечатление на широкие круги зоологов, и основные выводы его стали приводиться в ряде учебников и цитироваться обычно без какой-либо критики. По стопам Гандлирша пошли и многие другие авторы, в том числе и такой выдающийся энтомолог-палеонтолог как Р. Тилльярд. Об этом нельзя не пожалеть. Гандлирш подходил к оценке разных групп с чисто морфологической, можно сказать, статически-морфологической точки зрения и был чужд мысли о необходимости функциональной оценки изучаемых органов, т. е. главным образом, крыльев и их жилкования.

Такой не функциональный, чисто морфологический подход к изучению крыльев и, можно сказать, формальный учет сходства и различий жилкования крыльев без определенных попыток обосновать историю его изменений, привел его к ряду широких, но зачастую мало обоснованных и ошибочных выводов, которые лишь частично были им позже исправлены. Свои основные положения Гандлирш, однако, не менял. Таково, например, его положение об исключительной примитивности жилкования крыльев *Palaeodictyoptera*, из которого он старался вывести жилкование у всех других насекомых. Таковы его построения целого ряда переходных прото-отрядов, якобы ведущих от *Palaeodictyoptera* к разным другим отрядам; таков его вывод о *Megasecoptera* как о предочной группе по отношению к комплексу *Panorpatae* и т. д. С моей точки зрения подобные выводы по большей части перевертывают действительный исторический ход «вверх ногами». В нескольких случаях подобный же подход к оценке палеонтологического материала обнаружил и Тилльярд, создавший на основании чисто внешних сходств такие странные теории, как происхождение перепончатокрылых от *Protohymenoptera*, которые представляют собою одну из самых специализованных групп *Palaeoptera*, как теорию эволюции стрекоз через посредство его *Protozygoptera* и т. п. Эти построения обнаруживают большие познания и большое, в лучшем смысле слова, остроумие автора в оценке отдельных жилок; но тем не менее, недостаточный, односторонний, формально-морфологический подход неизбежно привел его к совершенно ошибочным заключениям.

Автор настоящей работы уже давно (с 1923 г.) начал подходить к трактовке крыльев и их жилкования с исторически-функциональной точки зрения и думает, что этот метод позволил ему правильно разрешить некоторые проблемы истории крыльев. Расширение области применения этого подхода, а также учет, где возможно, экологии и судеб разных групп в зависимости от меняющейся среды привел его в ряде случаев, особенно же в основных положениях, к выводам весьма отличным, а нередко и прямо противоположным выводам Гандлирша и некоторых других ученых. Однако повторная проверка таких выводов лишь укрепила автора в уверенности, что он, в общем, стоит на правильном пути и необходимо лишь еще лучшее уяснение функции отдельных частей жилкования крыльев, лучший учет экологии, обстановки и миграции.

На основе такого подхода автор настоящей книги попытался самостоятельно уяснить генетические отношения и историю разных групп и свои выводы выразить даже графически, в виде прилагаемой схемы. Автор вполне признает, что далеко не все крупные группы изучены или продуманы им одинаково внимательно; он признает, что и морфология, и история некоторых групп для него остаются еще очень неясными, что в его схеме есть, следовательно, не мало субъективного, произвольного, и тем не менее он считает даваемую им общую схему небесполезной, ибо ряд вопросов в ней ставится на новые рельсы. Даваемая им схема, во всяком случае, должна принести известную пользу в качестве рабочей гипотезы, стимулирующей мысль и дальнейшую работу.

Автор понимает, что очень трудно, даже иногда невозможно, дать сложную картину отношений и эволюции разных групп на плоскостной схеме, тем не менее он считает, что и такие плоскостные схемы полезны для

общего обзора, при условии, конечно, учета текста. Соотношения корней стволов отрядов, время их формирования и т. п., конечно, в значительной мере гипотетичны, но такие гипотезы созданы все же на базе определенного подхода к разрешению проблемы, а не чисто субъективно. Автор полагает, что его схемы не являются лишь модернизациями схем Гандлирша; нет, они очень отличны и создались в результате иного подхода в изучении как ископаемого, так и современного материала. Резкие расхождения в результатах и явились следствием применения иного метода.

Автор не сомневается, что его выводы подвергнутся критике и, может быть, резкой критике, что ему будут указаны серьезные промахи в его работе. Автор ничего не имеет против критики и указаний на недостатки, но он надеется, что его подход к разрешению как важнейших проблем морфологии крыльев, так и истории групп будет правильно понят и принят во внимание палеонтологами и энтомологами, занятыми проблемами эволюции. Как бы то ни было, нам пора оставить точку зрения формальной «статической» морфологии, пора учитывать формирующую роль функции, пора стараться проникнуть в динамику эволюционного процесса.

Настоящая работа представляет лишь первую часть труда; рассмотрение *Homoptera* и насекомых с полным превращением я надеюсь дать несколько позже; тогда же будут даны и необходимые поправки и дополнения к первой части.

Обзор отрядов ведется автором очень неравномерно; одним из них посвящается страница-две, другим, где автор проводит новые интерпретации, новые мысли, посвящается больше места; в некоторых случаях, например, в главе о стрекозах, автору пришлось остановиться на жилковании крыльев особенно подробно. По причине такой неравномерности изложения дается и заглавие работы «Очерки». Читателей может удивить, почему я имею здесь дело почти исключительно с крыльями, — но таков почти весь наш палеонтологический материал.

В заключение я должен с признательностью отметить интерес к моей работе акад. А. А. Б о р с я к а, стимулировавшего меня к скорейшему ее окончанию.

Моя работа была уже готова к печати и сдавалась в редакцию, когда я ознакомился с вышедшей летом 1937 г. большой работой (посмертной) Г а н д л и р ш а, озаглавленной: «Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten mit Ergänzungen und Nachträgen, sowie Ausblicken auf phylogenetische, palaeogeographische und allgemein biologische Probleme», I. Teil, Verlag des Museums in Wien, Wien 1937, SS. 1—140.

Эта работа имеет близкое отношение к моей и должна была бы найти в ней отражение. Однако, если бы я стал здесь входить в ее рассмотрение, то мне пришлось бы сделать столько дополнений и возражений, что такая переделка моей работы отняла бы у меня очень много времени, которого в моем распоряжении не было, и повела бы к большим изменениям в моей уже законченной работе. Я решил поэтому оставить работу Гандлирша совершенно без рассмотрения и учета и вернуться к ней в следующей, второй части.

Предварительный просмотр работы Г а н д л и р ш а показал мне, что все основное установки и филогенетические выводы автора остались прежними и дело идет, главным образом, об установке систематического положения ряда отдельных родов, видов и части групп.

Работа Гандлирша, как видно из предисловия, сдана в печать в 1932 г. и, следовательно, вышла из печати уже во многом устаревшей.

А. Мартынов

Октябрь, 1937.

ОТДЕЛ ПАЛАЕОПТЕРА

ОБЩИЕ ДАННЫЕ О *PALAEOPTERA*, ИХ МОРФОЛОГИИ И ОТНОШЕНИИ К *NEOPTERA*

Разделение всех крылатых насекомых, или *Pterygota*, на два огромных отдела *Palaeoptera* и *Neoptera* было обосновано мною в 1923 г., а затем более подробно в 1925 г. Эта же общая классификация была проведена мною в некоторых руководствах энтомологии (1928, 1929), к ней же я возвращался в ряде других работ (1924, 1932, 1937).

Palaeoptera — «древнекрылы» — представляют собой насекомых, крылья которых в большинстве случаев всегда распростерты в стороны как в полете, так и в покое, и только у некоторых, — именно это нам хорошо известно для поденок (*Plectoptera*) и части стрекоз (подотряды *Zygoptera* и, вероятно, *Protozygoptera*) — они в покое поднимаются кверху до соприкосновения друг с другом, но никогда не складываются кровлеобразно¹ по бокам тела, как у *Neoptera*.

К *Palaeoptera*² из современных групп относятся только стрекозы и поденки, но в давно прошедшие времена, особенно во времена верхнего палеозоя, они были представлены гораздо богаче, и в каменноугольное время до половины общего состава энтомофауны принадлежало им. В палеозое главную массу *Palaeoptera* составлял отряд, или, правильное сказать, сверхотряд *Palaedictyoptera*, затем шли близкие к *Palaedictyoptera* *Megasecoptera*, *Protohemiptera*, *Protodonata*, предшественники стрекоз — *Meganisoptera* и особые пермские подотряды стрекоз, каменноугольные *Protoephemeroidea*, поденки (*Plectoptera*, с перми), так называемые *Protohymenoptera* (пермь), *Archodonata* (пермь), *Sypharopteroidea* (карбон). К *Neoptera* относятся остальные насекомые.

¹ Тилльярд высказал недавно мысль, что некоторые *Protohymenoptera* складывали крылья по бокам брюшка, как *Neoptera* (1936) и ссылается при этом на рис. 7 (фото) Карпентера (1931), на котором два левых крыла *Asthenohymen dunbari* T ill. (= *Doter minor* S elt.) расположены прямо сбоку от брюшка. Надо сказать, что если на всех известных и лучше сохранившихся находках *Palaeoptera* крылья неизменно оказывались распростертыми в стороны как у стрекоз, то нахождение одного отпечатка, на котором пара крыльев расположена сбоку, ничего не доказывает, ибо при захоронении объекта крылья и придатки могут по разным причинам принять очень различные вид и положение. Крылья могли подниматься кверху (как у поденок), а затем при захоронении, крылья той или другой стороны, или обе пары, могли сдвинуться назад и совершенно симулировать положение их у *Neoptera*. С другой стороны, иногда встречаются отпечатки *Neoptera*, у которых крылья распростерты в стороны; мы в таких экземплярах никак не можем усмотреть указаний на то, как они держали крылья в покое.

Если даже у *Asthenohymenidae* и выработалось какое-то отодвигание крыльев назад, то вряд ли оно происходило так, как у *Neoptera*. Заключать, что они сделались *Neoptera* мы не имеем права так же, как не можем причислить к *Palaeoptera* дневных бабочек (*Rhopalocera*) на том основании, что у них крылья в покое поднимаются кверху, как у поденок; это, конечно, вторичное приобретение.

² Лямьер сначала (Aug. Lamèere, Recueil de l'Institut zoolog. Torley-Rousseau, T. I, fasc. I, 1927, p. p. 227—231) принял мои термины для обоих отделов *Pterygota*, но в 1935 г. (ibid., T. V, fasc. 2, p. 174) изменил их в *Palaeoptilota* и *Neoptilota*. Я не вижу необходимости этих изменений и сохраняю здесь свои названия.

Различия между *Palaeoptera* и *Neoptera* вовсе не ограничиваются разницей, так сказать, в поведении крыльев, а весьма многообразны; очень различна и судьба их.

В виду отсутствия у *Palaeoptera* явления отгибания крыльев назад (для складывания), у них не создано предпосылки для образования того небольшого югального отдела при основании крыла, который так характерен для *Neoptera* и который у многих из них образовал обширный перепончатый отдел *peala*, входящий в состав «анального веера» (об этом подробнее см. *Neoptera*). В связи с тем, что у *Palaeoptera* крылья выполняют лишь функцию полета, совершая главным образом движения вверх и вниз, а у *Neoptera* также и функцию складывания их на спине или по бокам, сочлененная область крыльев оказывается у первых несколько иначе устроенной — именно проще, чем у вторых.

Основной план строения сочлененной области у *Neoptera* хорошо известен: мы находим в ней, как правило, три аксиллярных склерита, не считая промежуточных, находящихся в определенных отношениях друг к другу и к соседним частям.

Дать подобный же общий план для *Palaeoptera* мы не в состоянии, так как огромное большинство их вымерло, а сочлененные области крыльев их не сохранились. До наших дней дожили только стрекозы и поденки, — две высоко специализованные и в то же время очень различных группы, по которым трудно составить себе ясное представление о более раннем или общем плане строения сочлененной области.

У стрекоз мы находим здесь две пластинки — плечевую и аксиллярную. Первая представляет собой чрезвычайно развитый плечевой склерит *Neoptera*, а вторая — цельную хитиновую бляшку, с которой по *С н о д г р а с с у* непосредственно связаны основания *SC*, *R*, *M*, *Cu*. Разделения на отдельные аксиллярные склериты нет. Крыловой отросток плевральной области одной ветвью сочленяется с аксиллярной пластинкой, а другой — с плечевой (*Снодграсс*), что также необычно для *Neoptera*.

У поденок мы находим те же две пластинки, но плечевая очень мала, а аксиллярная обнаруживает по *С н о д г р а с с у* (1930) признаки разделения на отдельные склериты, однако следов *Ax₃* мы не видим; основания жилок *SC* и *R* также непосредственно связываются с пластинкой, не образуя особых промежуточных пластинок. Со всем этим связаны некоторые различия в мускулатуре.

Ротовые части первоначально у всех были грызущие, как у *Neoptera*, но у современных поденок они подверглись сильнейшей редукции и не функционируют. У некоторых палеозойских *Palaeoptera* ротовые части вытягиваются, а в одном семействе (*Eugereonidae*) они приобретают строение, напоминающее строение хоботка.

По крайней мере у *Palaeodictyoptera* *prothorax* нес пару маленьких переднегрудных крылышек, на которых видны остатки радиального жилкования.

Обе пары крыльев всех *Palaeoptera*, кроме поденок, более или менее сходны, гомономны и несут те же жилки, что и у *Neoptera*, но у всех них, даже наиболее древних, это уже всегда настоящие крылья, а не надкрылья, т. е. они представляют собою органы, приспособленные к полету, в связи с чем перепонка их отличается нежностью, тонка, а основное жилкование явно механизировано: жилки расположены и изогнуты уже согласно требованиям механики полета.

Черты такой механизации обнаруживают, как я выяснил это в работах 1925, 1930 и, особенно, в работе 1937 г., и палеозойские *Palaeodictyoptera*, из которых *Гандлирш*, а за ним и некоторые другие энтомологи напрасно старались вывести все прочие группы насекомых. Что касается крыльев, то эти образования никоим образом не могли возникнуть сразу как органы полета, а должны были пройти ряд промежуточных ста-

дий, начиная от состояния простых паранотальных боковых выступов, вроде тех, какие мы находим у *Lepismatidae*. Первичные крыловые или предкрыловые образования представляли собой лишь удлиненные паранотальные выросты; верхняя хитиновая перепонка их была, естественно (как продолжение спинок груди), прочнее и толще нижней и обе они подстилались живой гиподермой, а когда обе гиподермальные пластинки стали спаиваться, то в отдельных местах все же сохранились узкие щели-синусы, в которых циркулировала кровь. Из этих синусов и развились жилки.

Наличие таких образований помогало предкам *Pterygota* легче соскальзывать и планировать с ветвей древесного ствола или со скалы на землю, удлинять прыжок и т. д. Как только сказалось полезное значение таких выростов, их дальнейший рост и изменения, в связи с совершенствованием полета, первоначально чисто планирующего, были обеспечены. Однако прежде чем могли появиться настоящие функционирующие крылья, тонкие, перепончатые, с прочными жилками, расположенными согласно требованиям механики полета, они должны были подвергнуться весьма длительному эволюционному процессу.

Разрастаясь и усложняясь, первичные крылья или *architegmina* (Мартынов, 1937) первоначально должны были гораздо более походить на надкрылья, — например, на тип надкрылий тараканов, у которых жилкование еще почти не испытало приспособительных изменений к полету, — чем на настоящие крылья. Первоначально *architegmina* росли или прямо в стороны, как это известно для нимф некоторых *Palaeodictyoptera* (*Palaeodictyopteron anglicanum* H a n d l., *mazonum* H a n d l., *latipenne* H a n d l., *virginianum* H a n d l., 1908), или в стороны и назад. В связи с увеличением размеров первичных надкрылий и началом усвоения планирующего полета образовалась некоторая сгибаемость в самой основной части их и затем настоящие сочленовные склериты и сочленения. У одних групп начали устанавливаться только движения поднятия и опускания крыльев, у других — также и загиба назад, т. е. складывания. Последнее стало проявляться, очевидно, очень рано, когда первичные крыловые органы носили еще характер надкрылий или *architegmina*. В пользу последнего вывода говорит то, что мезоторакальные придатки у ряда групп *Neoptera* и до сего времени носят характер надкрылий, конечно, очень измененных в связи с усвоением защитной функции, но все же в основе несущих черты примитивности первичных надкрылий. Не то у предков *Palaeoptera* или *Archipalaeoptera* (Мартынов, 1937). По причине распростертого состояния и гомонии их крыловых органов у них обе пары в одинаковой мере испытывали процесс мембранизации первичных надкрылий и механизации их жилкования, почему мы у них и не находим нигде чего-либо похожего на надкрылья *Neoptera*. Процесс превращения первичных надкрылий или *architegmina* в крылья происходил у предков *Palaeoptera* относительно очень быстро и довольно единообразно и даже вестфальские *Palaeodictyoptera*, именно сем. *Dictyoneuridae* H a n d l. все обладали уже настоящими, обычно крупными, крыльями и механизованным жилкованием. Лишь сохранение первичной сетки (*archedictyon*) и отсутствие слияний между продольными жилками являли у них черты значительной примитивности. У стефанских групп (*Fouqueidae*, *Spilapteridae*, *Homoiopteridae*, *Lithomantidae* и др.) сетка по большей части исчезает, заменяясь рядами поперечных жилок.

Из сказанного следует, что как только та или иная группа древних *Pterygota*, живших, вероятно, еще в девоне, вступала на путь развития настоящих *Palaeoptera*, всякая возможность превращения ее в ту или иную группу *Neoptera* отпадала, ибо *Neoptera* формировались из таких архапических «*Archipterygota*», у которых «крыловые» органы находились еще на стадии первичных надкрылий или *architegmina*. Само собой разумеется, что и *Neoptera* не могли дать начало *Palaeoptera*.

Эти выводы мною были даны кратко еще в 1925 г., но, очевидно, не были поняты ни Гандлиршем, ни некоторыми другими исследователями, продолжавшими говорить о *Palaeodictyoptera* как об «Urgruppe» или «Stammgruppe» для всех прочих насекомых.

Разделение на *Palaeoptera* и *Neoptera* произошло очень давно, видимо еще в девоне (верхнем), и с тех пор ни о каких «превращениях» *Palaeoptera* в *Neoptera* или обратно не могло быть и речи.

Брюшко *Palaeoptera* отличается полнотою сегментации, а именно: у всех оно состояло и состоит из 10 сегментов, плюс небольшой одиннадцатый, несущий церки. У палеозойских *Palaeoptera*, а частью и у современных, членики брюшка несут еще явственные паранотальные выросты, которые у многих *Palaeodictyoptera* действительно очень напоминают по своей форме плевры трилобитов. Большое значение придавал им Г а н д л и р ш, автор известной «трилобитной» теории происхождения насекомых. Однако ясные остатки паранотальных выростов мы находим и среди *Neoptera*.

Церки почти у всех *Palaeoptera* очень длинные, многочленистые, и только у стрекоз они редуцировались до двух маленьких нечленистых придатков на конце тела; в полете длинные церки играют у поденок роль руля.

ОБРАЗ ЖИЗНИ НИМФ PALAEOPTERA

• Нимфы поденок и стрекоз все ведут водный образ жизни и уже одно это обстоятельство позволяет предполагать, что и их палеозойские родственники в молодых фазах также вели водный образ жизни. В пользу этого вывода говорят и данные этологической оценки некоторых структур их.

За это говорят, во-первых, присутствие у известных палеозойских *Palaeoptera* длинных членистых церков, вполне подобных таким же церкам поденок, имеющих и имевших и в перми водных нимф. Все те группы, в которых мы встречаемся у imagines с удлинненными членистыми церками, имеют водных нимф, органами движения которых и являются церки. Таковы, из *Neoptera* веснянки, *Protoperlaria*, далее — если не все, то большинство *Paraplecoptera* (см. ниже). Нимфы каменноугольных тараканов и *Protoblattoidea* также имели еще довольно длинные членистые церки типа веснянок и это, в связи с «обтекаемой» формой подобных нимф, напоминающих нимф многих веснянок, заставляет с уверенностью предполагать, что если не у верхнекаменноугольных, то у нижнекаменноугольных таракановых нимфы вели еще водный образ жизни или не совсем еще его оставили. У взрослых форм огромного большинства *Neoptera* и у стрекоз удлиненные членистые церки подвергались редукции и исчезали как ненужное образование. Следует, однако, отметить, что сохраняются они как раз у групп, особенно мало изменившихся и, следовательно, особенно примитивных, как веснянки (*Plecoptera*), палеозойские таракановые. У большинства *Palaeoptera* церки оказались полезными и необходимыми для полета, но у imagines их, в связи с иными физическими коэффициентами воздушной среды, они сильно удлинились и стали играть роль руля, которую они выполняли отчасти и у нимф. В полете imagines, поденок например, они играют до известной степени ту же роль стабилизатора, как и хвост бу-мажного змея.

Наличие длинных церков у взрослых во всяком случае говорит о наличии удлиненных церков и в молодых фазах тех же групп, а у нимф они, как правило, играют роль органов плавания и руля в водной среде. Все это определенно свидетельствует о том, что известные нам вымершие *Palaeoptera* имели водных нимф. На то же указывает и судьба вымерших *Palaeoptera*, противоположная судьбе наземных групп *Neoptera*, о чем подробно будет сказано ниже.

ПОЛОВЫЕ ПРИДАТКИ (ГОНАНОФИЗЫ)

Концевые части брюшка палеозойских *Palaeoptera* сохранились, главным образом частично, у очень немногих форм, а потому наши сведения

о строении гонапофиз и анальных придатков еще очень недостаточны и отрывочны. Повидимому, длинный членистый придаток 11-го тергита (парацерк или срединная хвостовая нить) существует и существовал только в надотряде *Ephemeroptera* (*Plecoptera* и карбоновые *Protephemeroidea*), в других же группах его нет. Т и л л ь я р д рисует для описанного им пермского представителя *Palaeodictyoptera* (*Dunbaria fasciipennis* Till., 1925) маленький дорзальный «urper cercus», однако это придаток, если он на деле существует, очень короток и не членист. Он представлен, собственно, лишь промежутком, «пустотой» над началом церков, и существование его автор считает лишь «очень вероятным». Подобное образование, но более короткое, существует у *Anisoptera* (*Odonata*), и Л я м е е р считает его видоизменением парацерка 11-го тергита (1936) (рис. 2).

Гонапофизы самки, или элементы яйцеклада, отмечены для очень многих форм *Palaeodictyoptera*, для р. *Lycocercus* H a n d l., *Dunbaria* T i l l. и некоторых других. И у того и у другого рода они были еще малы.

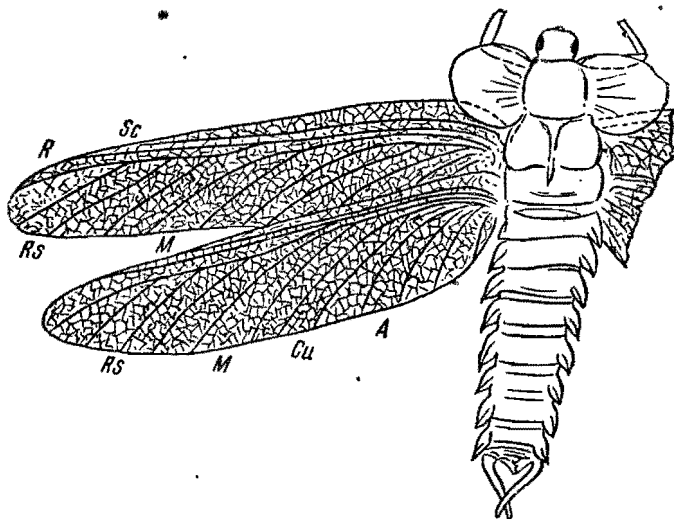


Рис. 1. *Stenodictya lobata* Brongn. По Броньяру из Гандлирша

Присутствие яйцеклада у многих стрекоз (*Zygoptera*, немногих *Anisoptera*) заставляет считать весьма вероятным существование элементов его (не длинных) и у палеозойских предков их. Отсутствие их у *Plecoptera* по всей вероятности вторично.

Гонапофизы самца, или «нижние придатки», как известно, хорошо выражены у *Plecoptera* и состоят обычно из нескольких члеников. Лямеер полагает, что короткие придатки *Stenodictya lobata* Brongn. (*Palaeodictyoptera*) представляют собой не основные части церков, как думал Гандлирш, а членистые нижние придатки самца (рис. 1). Я не видал этого отпечатка (Комментри), но, судя по широко расставленным основаниям их, это, действительно, были не церки, а скорее гонапофизы самца.

Эти отрывочные данные с определенностью указывают, что первоначально *Palaeoptera* обладали гонапофизами, как прямокрылые и многие другие *Neoptera*; однако у самок настоящего, т. е. удлиненного яйцеклада, вероятно, не было; яйцеклад последнего типа является приобретением чисто наземных групп.

РАЗМЕРЫ PALAEOPTERA И ОБРАЗ ЖИЗНИ

В каменноугольное время эволюция *Palaeoptera* шла, очевидно, весьма быстро, и в верхнем карбоне мы встречаемся с богатой фауной их, включающей *Palaeodictyoptera*, *Megaseoptera*, *Meganisoptera*, *Protodonata*, причем

представители их достигали в большинстве случаев довольно крупных размеров, а некоторые (*Hypermegethes* H a n d l., *Meganeura* B r o n g n.) даже гигантских размеров.

Палеозойские *Palaeoptera* были свободно живущими, большей частью хищными и воздушными насекомыми. Они не могли прятаться в щелях или густой листве и при преследовании добычи, а также спасаясь от врагов, прибегали к полету. Каких-либо специальных обстоятельств, препятствовавших их росту, видимо, не было, отсюда и их крупные размеры. Стрекозы и, особенно, поденки таких размеров уже не достигали.

ОБЗОР ОТДЕЛЬНЫХ НАДОТРЯДОВ И ОТРЯДОВ *PALAEOPTERA*

ОТРЯД *PALAEODICTYOPTERA*

Центральной и самой разнообразной группой *Palaeoptera* является вымерший отряд или надотряд *Palaeodictyoptera* Goldenb., к которому с разных сторон примыкают другие *Palaeoptera*. Знанием его мы обязаны, главным образом, таким исследователям как Гольденберг, Броньяр, Шлехтендаль, Скеддер, Менье, Гандлирш, Лямеер, Больтон, Прюво, а в новейшие времена Гутерль. Большое количество форм из формации Комментри (Франция) было описано и изображено Броньяром, но этот автор относил разные принимавшиеся им семейства еще к отряду *Neuroptera* (1893). Представлением о *Palaeodictyoptera*, как об особом отряде, мы обязаны собственно Гандлиршу, переработавшему классификации прежних отрядов и давшему общую сводку материала в своем громадном труде «Die fossilen Insekten etc.» (1908).

Новую ревизию палеозойских насекомых, а в том числе и *Palaeodictyoptera*, он дал в 1919 г., а затем в 1925 г. Отряд этот в объеме, принятом Гандлиршем, был признан, в сущности, всеми авторами, и только Лямеер отказался признать его естественность. В своей ревизии ископаемых насекомых Комментри он следовал (1917) скорее классификации Броньяра, а в 1935 г. распределил *Palaeodictyoptera* между *Subulicornia* (*Ephemeroptera* + *Odonatoptera*) и *Pseudohemiptera*.

Последующие авторы (Больтон, Прюво, Гутерль, Тилльярд) не примкнули, однако, к идеям Лямеера и по-прежнему принимали и принимают группу *Palaeodictyoptera* в смысле Гандлирша, как особый большой отряд, живший во времена палеозоя и в перми окончательно вымерший. Того же мнения придерживаюсь и я.

Главные признаки и состав группы *Palaeodictyoptera*

Голова закругленных очертаний и умеренной величины; пара хорошо развитых фасеточных глаз и три глазка; прямые членистые усики умеренной длины; ротовые части грызущего типа, с сильными жвалами. Сегменты груди ясно отграничены; средне- и заднегрудь вполне сходны между собою и, повидимому, были снабжены сзади узкой псевдонотальной пластинкой каждая; переднегрудь сходна, но несколько меньше. Ноги более или менее гомономные, умеренной длины; лапки из трех члеников по Гандлиршу, из пяти по Лямееру. Крылья гомономные, распростертые в стороны, прикрепляются к сегментам груди широким основанием и могут двигаться обычно только вверх и вниз, независимо друг от друга. Жилкование простое, но полное и уже механизированное, т. е. отвечающее задачам полета; продольные жилки и их ветви загибаются постепенно назад и не сливаются друг с другом; RS нес сзади несколько (4—6) ветвей (гребенчатый тип); M и Cu состояли каждая из двух главных ветвей, которые могли в свою очередь давать ветви. Анальная область не отграничена от кубитальной, анальные жилки дугообразные и иногда объединялись в основании.

Продольные жилки связывались то неправильной сеткой (archedictyon) жилочек, в которых, возможно, ещё циркулировала (замедленно) кровь («сосудожилки»), то прямыми поперечными жилками. Консистенция крыльев иногда полуперепончатая, но обычно чисто перепончатая; часто отмечалось присутствие поперечных темных полос или пятен (рис. 2).

Переднегрудь у большинства несла маленькие переднегрудные пластинчатые придатки или крылышки, нередко с ясными следами радиального жилкования.

Брюшко широко прикреплено к груди, удлинненное и несколько уплощенное, слегка суживается к концу. Сегментация гомономная; по бокам сегменты несли обычно по паре небольших пластинчатых выступов, направленных назад (рис. 1); выступы эти гомологичны крыльям, а с другой стороны и плеврам трилобитов.

С небольшим 11-м сегментом связана пара очень длинных членистых церков, а 8-й и 9-й сегменты несли гонапофизы; срединной членистой нити (парацерк), насколько известно, нет. Размеры, обычно, крупные. Моло-

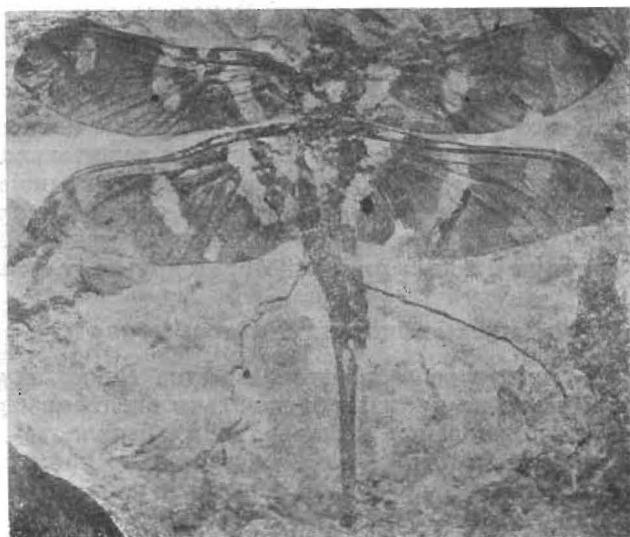


Рис. 2. *Dunbaria fasciipennis* Till. Фотография отпечатка по Тилльярду.

дые фазы (нимфы) жили, как сказано выше, в воде. У немногих известных нимф зачатки крыльев росли в стороны; фасеточные глаза у них хорошо развиты. Взрослые формы вели, как правило, свободный хищнический образ жизни, но некоторые, несомненно, имели более вытянутые ротовые части и приспособлялись к сосанию растений. Полет был, вероятно, еще далеко не совершенный, и церки играли роль руля и стабилизатора, как у современных поденок.

Нимфы испытывали, вероятно, значительное число линек; вероятно, существовала и субимагинальная фаза.

Palaeodictyoptera представляют собою громадную разнообразную группу характера надотряда. Гандлирш различает (1925) в ней до 24 семейств, а позже было описано еще 3-4 семейства; количество описанных видов около 200.

Palaeodictyoptera почти не выходят из карбона, и из перми известно всего только три вида.

Условия обитания

Кроме трех пермских видов, все *Palaeodictyoptera* нам известны из отложений верхнего карбона (вестфальский и стефанский ярусы) цент-

ральной западной Европы и США, следовательно, из влажной тропической и субтропической зоны того времени, в которой произрастали роскошные (особенно в вестфальское время) леса.

Весьма многие из калампитов, плаунов и других растений росли тогда, как думают, в озерах или обширных болотистых районах. В таких же водоемах, но также, вероятно, и в текучих водах жили и молодые фазы *Palaeodictyoptera*. Уже в верхнем карбоне эта влаго- и теплолюбивая флора стала понемногу беднеть, что было отражением изменений физических и климатических условий указанной зоны. В верхах карбона климат стал менее влажным, а затем, особенно в нижней перми, сменился засушливым, а частью даже и пустынным. Эти климатические изменения повлекли за собой исчезновение прежних разнообразных водоемов, засоление их и т. п., а в связи с этим — быстрое и решительное вымирание прежней растительности и *Palaeodictyoptera*, которые исчезли из названных областей совершенно. В пермское время мы еще находим очень немногие (3) формы, — все они принадлежат к семейству *Spilapteridae* или очень близки к нему; но они жили уже не в тропической, а в умеренной зоне (нижняя пермь Канзаса, кунгурские отложения у дер. Чекарды),¹ и, видимо, окончательно вымерли до наступления казанского времени. В средне- или нижнекаменноугольное время некоторые (немногие) *Palaeodictyoptera* очевидно как-то сумели распространиться в более северные страны и там, благодаря более умеренному климату, немногие потомки их смогли еще дожить почти до верхней перми. Быстрое и решительное вымирание *Palaeodictyoptera* тропической зоны в конце карбона, а также остатков их в середине перми в умеренной зоне является одним из лучших свидетельств в пользу водного образа жизни молодых фаз их. Аналогичную судьбу, как мы увидим, испытали и некоторые другие группы.

Вопросы классификации *Palaeodictyoptera*

Как сказано выше, уже вестфальская фауна *Palaeodictyoptera* состояла по большей части из крупных и довольно специализованных форм, по крайней мере в жилковании крыльев, хотя специализации развились еще на достаточно примитивной базе. Действительно примитивных форм, с еще не механизованным, не приспособленным к полету жилкованием, мы в это время уже не застаем; соответствующие стадии (*Archipalaeoptera* Мартынова, 1937) пройдены, очевидно раньше, в нижнем карбоне или даже в верхнем девоне. В настоящее время мы знаем свыше 25 семейств *Palaeodictyoptera*, но не все они нам хорошо известны, и генетические отношения большинства их еще далеко не ясны; отсюда и классификация отряда никак не может считаться вполне удовлетворительной. Несомненно, во всем этом комплексе можно наметить несколько более крупных групп, но по большей части они не так уже резко обособлены друг от друга и между ними имеются и переходы. Это обстоятельство, несомненно, и побудило Гандлирша рассматривать весь комплекс как один цельный, хотя и разнообразный отряд. Ляммер, как указано, считает этот отряд не естественным и главную массу семейств и родов его распределяет, вместе с современными отрядами стрекоз и поденок, в две большие группы характера надотрядов — *Ephemeroptera* и *Odonoptera*.

Первая делится им затем (1936) на две подгруппы — *Spilapteroides*, куда он относит *Eubleptiens* (= *Eubleptidae*), *Platypteriens* (= *Spilapteridae*, *Lamproptilidae* и близкие к ним), а также *Megasecopteriens* (= *Megasecoptera* † *Protohymenoptera*), *Ephemeroides* с *Protophemeroidea* и *Plectoptera*.

¹ Новый род из окрестностей селения Чекарда будет описан в другом месте. Отнесенные мною ранее (1928) к *Palaeodictyoptera* три фрагмента крыльев из Тихих Гор роды *Kamia*, *Thnetodes*, *Spongoneura* сюда не относятся; это обрывки крыльев каких-нибудь ортоптероидов.

Сверхотряд *Odonatoptères* состоит, по его мнению, из группы *Stenodictyoides*, куда он, очевидно, относит семейство *Dictyoneuridae* H a n d l. с близкими, и *Odonatoides c Protodonata* (видимо — *Meganisoptera*) и *Odonata*.

Мысль о необходимости дальнейшей дифференцировки отряда *Palaeodictyoptera* следует, конечно, приветствовать, но опыт Лямеера нам представляется мало удачным, тем более, что часть семейств *Palaeodictyoptera* объединяется им в одну группу (надотряд) с поденками, а часть — со стрекозами.

Кроме того, в секцию *Spilapteroides* включаются им, на ряду с семейством *Spilapteridae*, также и отряды *Megasecoptera* и *Protohymenoptera*, которые, хотя и похожи внешне на первых, все же в *Palaeodictyoptera* другими авторами справедливо не включаются. Сближение *Spilapteridae* и близких с *Plectoptera* и отнесение группы *Dictyoneuridae* в совершенно другой надотряд *Odonatoptera* никак не может быть оправдано. Наличие длинных церков у поденок еще недостаточно для сближения их со *Spilapteridae*; помимо других особенностей *Ephemeroptera* обладают, в отличие от других *Palaeodictyoptera*, членистым парацерком, в чем они походят на *Thysanura*. Группа *Spilapteridae* далее через посредство семейства *Fouqueidae* так или иначе связывается с *Dictyoneuridae*, что признает и Л я м е е р, а потому резкое отделение последних в другой надотряд *Odonatoptera* не может быть поддержано.

При современном состоянии наших знаний нет достаточных оснований уничтожать отряд или надотряд *Palaeodictyoptera* несмотря на то, что общими признаками его являются, главным образом, признаки примитивности; в этом он подобен таким отрядам млекопитающих, как, например, отряд *Condylarthra*. Дальнейшая дифференцировка *Palaeodictyoptera* необходима, но очень трудна; предварительно необходима ревизия ряда форм. Я наметил бы предварительно следующие группы, причем оговариваюсь, что отнюдь не придаю им значения определенных систематических категорий; это чисто предварительный опыт.

1. Группа *Dictyoneuridae*. Это, несомненно, наиболее примитивная группа, хотя представители ее и достигают часто значительных размеров. Центральным и в то же время более примитивным семейством является богатое семейство *Dictyoneuridae* H a n d l., доминировавшее в вестфальском ярусе над другими *Palaeodictyoptera*, особенно, например, в Саарской области, но хорошо представленное также в формации Комментри (стефанский ярус); несколько форм известно из Северной Америки (Mazon Creek), а также из Бельгии, Англии и Северной Франции (вестфальский ярус). В крыльях родов этого семейства продольные жилки были связаны однообразной первичной сеткой (*archedictyon*) без образования поперечных жилок; RS, M и Cu дают еще немного ветвей, MA и CuA обычно простые.

Проторакальные крылышки присутствуют, равно как и паранотальные выросты по бокам брюшка.

К этому семейству близко примыкают *Saarlandiidae* G u t h. (Саар), *Rüchlingiidae* G u t h. (Саар) (жилкование более обильное), затем также *Peromapteridae* H a n d l. (Комментри), *Megaptilidae* H a n d l. (Комментри), *Hypermegethidae* H a n d l. (Mazon Creek) и, возможно, *Polycrægidae* H a n d l., *Mecynopteridae* H a n d l. (Бельгия) и *Syntonopteridae* (Mazon Creek). У этих последних четырех семейств продольное жилкование сложнее, но сетка становится реже, и начинают как бы формироваться новые продольные жилки, хотя и неправильные. У *Megaptilidae* образуются весьма сжатые поперечные ряды элементов сетки, а самое крыло к основанию расширяется, в чем уже видно сходство с *Breyeridae* и близкими группами. Род *Dictyoptilus* B r o n g n. из *Dictyoneuridae* (по Л я м е е р у, 1917, род *Cockereliella* M e u n. есть его синоним) объединением ветвей анальных жилок и сближением CuA с M уже

походит несколько на *Protodonata* (s. str.), особенно на *Calvertiella* Till. (пермь).

2. Плохо отграничиваемая группа, в которую мы отнесли бы провизорно семейства *Breyeridae* (Комментри и Бельгия), *Cryptoveneidae* (Англия), *Fouqueidae* (Комментри) и, может быть, *Anaxionidae* (Комментри) оригинальна расширением крыльев к основанию (кроме *Anaxionidae*). В то же время тенденция элементов сети образовывать поперечные жилки составляет некоторый переход к следующей группе.

3. Группа *Spilapteridae*—*Lamproptilidae*. Ветвление продольных жилок довольно богатое и жилки эти связываются рядами поперечных, иногда еще не совсем правильных. Сюда же мы склонны отнести *Graphiptilidae*

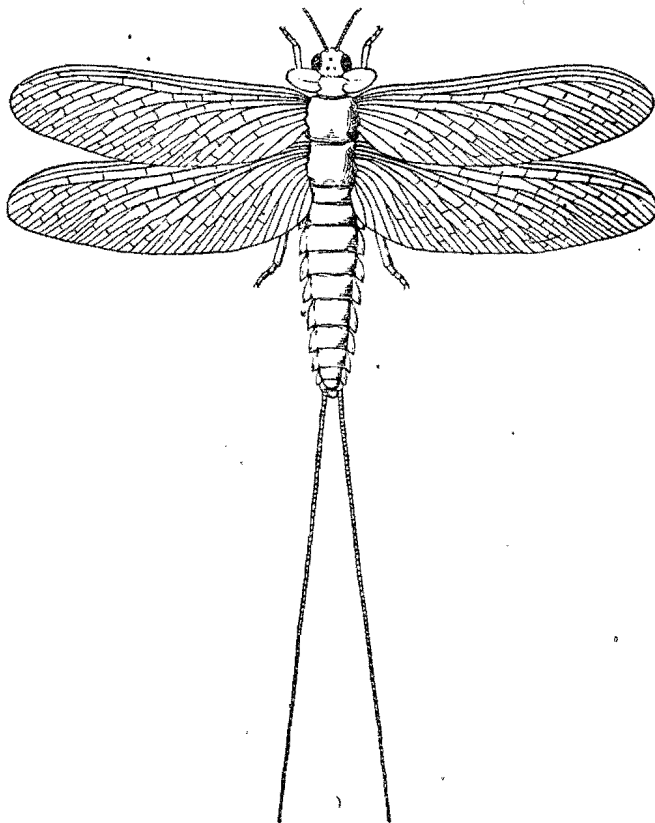


Рис. 3. *Homaloneurina bonnieri* Brongn. Реконструкция Гандлиша.

и *Homotethidae* Scud. Главные семейства группы *Spilapteridae* и *Graphiptilidae* известны из Комментри, более примитивное семейство *Lamproptilidae* из Южного Уэльса и *Homotethidae* из Нью-Брунсвика (New Brunswick). Переднегрудные крылышки, повидимому, имеются всюду. Присутствие на крыльях рядов поперечных жилок, развившихся из элементов сети, указывает на более высокую стадию развития этой группы. Главное семейство *Spilapteridae* (рис. 3) мы находим лишь в Комментри (стефанский ярус), а кроме того три монотипических рода известны из умеренной зоны нижней перми.

4. Группа *Homiopteridae* Handl. В этом семействе (Комментри и Бельгия) ветвление продольных жилок скорее бедное, но они связаны правильными рядами поперечных, очерчивающих как бы квадраты, в которых замечаются по 1-2 бугорка; продольные жилки обычно изогнуты. Эволюция этого семейства с давних пор несомненно пошла совершенно независимо от предыдущей группы.

5. Группа семейства *Eubleptidae* H a n d l. К этому семейству относится одна форма, *Eupleptus danielsi* H a n d l. из Mazon Creek, США, но она настолько своеобразна (это отмечалось и Гандлиршем и Лямее-ром), что несомненно должна быть выделена в особую группу, характера даже отряда. Крылья почти одинаковые, на конце закругленные, ветвление продольных жилок бедное, причем они связаны не очень часто поперечными жилками; RS делится на две, а затем на четыре коротких ветви. Голова с крупными глазами; переднегрудь подобна среднегрудь и лишена крылышек; брюшко также не имеет паранотальных выростов; размеры небольшие. Вероятно, это совсем особая, далекая от прочих ветвь *Palaeodictyoptera*; нахождения родственных родов можно ожидать в Америке.

6. Группа *Lithomantidae* — *Lycocercidae*. Оба эти семейства еще довольно близки к *Dictyonuridae*, но отличаются от последних тем, что ротовые части у них несколько вытянуты, образуя своего рода небольшой, видимо колюще-сосущий хоботок.

Семейство *Lithomantidae* включает в себе до 8 родов из среднего и верхнего отделов верхнего карбона Европы и Северной Америки. Переднегрудь и сегменты брюшка несли те же придатки, как у *Dictyonuridae*. Ветвление продольных жилок не было очень обильным, и MA и CuA оставались простыми, как в этом семействе,

но продольные жилки связывались не сеткой, а рядами неправильных поперечных. У рода *Lycocercus* H a n d l. (семейство *Lycocercidae*) ветвления RS, MP, CuP и анальных были более обильным, но поперечные были гуще, неправильны и часто переходили в сетку. Переднегрудные крылышки обнаруживали ясное радиальное жилкование (особенно у *L. pictus* H a n d l.). У одной формы (*L. goldenbergi* В г о н г н.) хорошо сохранилась пара небольших, но широких гонаофиз (♀), отходивших, видимо, от 8-го сегмента (рис. 4).

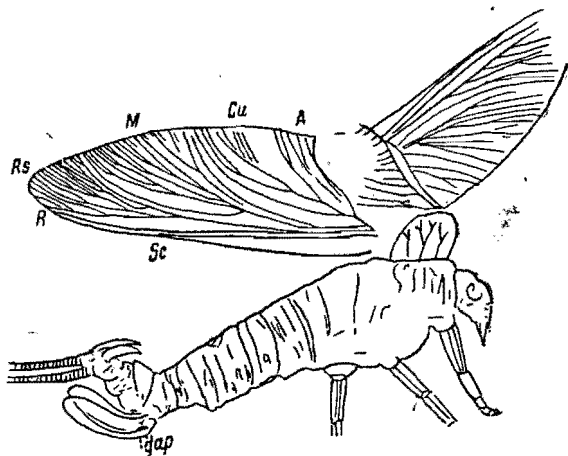


Рис. 4. *Lycocercus goldenbergi* В г о н г н. По Броньяру из Лямеера.

Основываясь на наличии некоторого удлинения ротовых частей у первых двух семейств, Л я м е е р всю эту группу включает (1936) уже в следующий отряд *Pseudohemiptera*; мы, однако, не можем поддержать эту мысль, так как все строение тела и все жилкование крыльев в обоих семействах ничем не отличаются от таковых у типичных *Palaeodictyoptera* (*Dictyonuridae*), и мы считаем их поэтому лишь особой группой последних.

Некоторые другие роды, в большинстве случаев недостаточно известные, частью войдут в указанные группы, частью составят, вероятно, некоторые новые группы, но мы не можем входить здесь в их рассмотрение; вышеприведенные шесть групп охватывают главную массу отряда.

Как видно из предыдущего, разные группы, разные семейства *Palaeodictyoptera* с разных сторон примыкают и связываются с семейством *Dictyonuridae*, более примитивным морфологически и, кроме того, преобладавшим над другими в вестфальском ярусе. Большая примитивность их проявляется в разных чертах строения тела, в частности — в хорошо развитых «плевах» брюшка, хорошо развитых переднегрудных крылышках, в присутствии однообразной первичной сетки между продольными жилками,

ветвление которых было еще бедно. Эти черты привели Г а н д л и р ш а, как известно, к такому заключению, что *Palaeodictyoptera* представляет собой тех «Urinsekten», из которых образовались все прочие отряды *Pterygota* и даже *Apterygota*. Применяв метод функциональной оценки формы и жилкования крыльев, я в свое время (1925) решительно возражал против такого рода филогенетических выводов Гандлирша. Последний не согласился с моими заключениями, но не представил никаких возражений по существу. Элементарным методом простого, если можно так сказать, статического сравнения структур можно еще выяснять относительный размер сходств и различий, но и эта оценка чрезвычайно субъективна; основываться же на нем для выводов филогенетического характера совершенно невозможно, ибо при этом упускается вся динамика процесса, приведенная к тем или иным чертам структуры данного органа. В случаях уяснения филогении органов, имеющих чисто или по преимуществу механическое значение органов движения, абсолютно невозможно игнорировать работу и всего крыла и отдельных частей его до отдельных жилок включительно. Необходимо в каждом неясном случае учитывать формирующую роль функции, взаимодействие формы и функции, и не только для данного момента, но и на длительные периоды времени.

Только такой метод (исторически-функциональный), при полном учете всех подающих в распоряжение палеонтолога ископаемых форм, сможет разъяснить нам образование тех или иных форм, их сходств и различий как результат длительного динамического процесса, как результат длительной борьбы сил. Однако ознакомления с рядом этапов в развитии того или иного органа или ряда организмов еще недостаточно для понимания их эволюции; для этого понимания необходимо проникнуть в самую динамику процесса развития, а для этого нужно, во-первых, уяснение функций отдельных частей и всего органа, а во-вторых, учет биологии и изменяющейся среды, в которой живет данная группа.

Такие идеи, успешно проводившиеся разными авторами в изучении филогенеза позвоночных, к сожалению, до сего времени очень туго проникают в среду энтомологов, а отсюда и недостаток их морфологических, а тем более эволюционных выводов. В случае с крыльями как органами механического значения это особенно ясно, а между тем наши задачи здесь относительно не так трудны, так как крылья легко доступны для изучения и в ископаемом состоянии обычно хорошо сохраняются.

Применение упомянутого функционально-исторического подхода и привело нас к тому определенному выводу, что крылья известных *Palaeodictyoptera* даже из числа наиболее примитивных, оказываются органами, уже хорошо приспособленными для полета, а жилкование их уже в высокой степени «механизированным», т. е. построенным и расположенным по требованиям механики полета.

Выводить из таких крыльев крылья других отрядов, тем более из числа *Neoptera*, абсолютно невозможно, а вместе с этим невозможно делать такие выводы и по отношению к самим обладателям их. Все наши филогенетические построения должны быть пересмотрены в свете изучения функции и взаимодействия функции и формы в длинном геологическом ряду форм данного ряда, а также и их жизни (биологии) в условиях постоянно меняющейся физической и биологической среды.

ОТРЯД *PSEUDOHEMIPTERA* (LAMEÈRE, 1936)

Protohemiptera H a n d l i r s c h 1908 et auctorum

Этот отряд создан для семейства *Eugereonidae* H a n d l., содержащего пока только одну форму из нижней перми Германии, — *Eugereon böckingi* D o h r n (1866), неоднократно описывавшуюся и изображавшуюся затем Б р о н ь я р о м (1893), Г а н д л и р ш е м (1908, 1925), Г у т е р л е м (1934), Л я м е е р о м (1936) (рис. 5). Т и л л ь я р д

отнес к этому отряду и описанный им по фрагменту крыла род *Mesotitan* (*M. scullyi* Till.) из триаса Нового Южного Уэльса Австралии, но принадлежность его к этому отряду пока не может считаться достоверной.

Положение и генетические отношения рода *Eugereon* обсуждались разными авторами.

Характеризуя созданный им отряд *Protohemiptera*, Гандлирш каждый раз (1908, 1925) отмечал его переходный от *Palaeodictyoptera* к *Hemiptera* характер, видя в этом одну из иллюстраций своего положения об анцестральном характере первых. Мартынов, наоборот, определенно указал, что по крыльям — это дериват *Palaeodictyoptera*, если не член его; следовательно, *Eugereon* есть член отдела *Palaeoptera* и никакого отношения к *Hemiptera* не имеет. К тому же заключению в общем пришел и проф. Крэмpton (1919). К *Palaeoptera* причислил *Eugereonidae* и Лямеер (1936; здесь он именует *Palaeoptera* как «*Palaeoptilota*»), который предлагает в виду таких отношений этой группы



Рис. 5. *Eugereon böckingi* Dohrn. По Дорну из Гандлирша.

переименовать ее в *Pseudohemiptera*. Я поддерживаю это предложение, хотя оно и идет против «правил приоритета». Жилкование крыльев у *Eugereon* определенно «палеоптерное» и напоминает отчасти таковое у *Lithomantidae*, но жилки связываются по большей части сеткой, как у *Dictyoneuridae*, и только в передней области (до RS) и отчасти в анальной мы видим густые ряды поперечных. Переднегрудь несла пару небольших выступов, гомологичных крылышкам первых, но неотчлененных. Ноги, именно голени, довольно длинные, лапки трехчлениковые. Голова очень небольшая, глаза небольшие, но выступающие, усики почти не сохранились. Хоботок состоит из вытянутой верхней губы, двух пар стилетов, принадлежащих мандибулам и максиллам 1-й пары, и двух пятичлениковых, также длинных образований, которые рассматриваются как необъединившиеся еще щупики нижней губы.

Eugereon — крупное насекомое, в размахе достигающее 60 мм.

Это было, несомненно, сосущее насекомое, но распростертое положение крыльев и их жилкование определенно говорят о его принадлежности к *Palaeoptera*.

Лямеер в работе 1917 г. довольно подробно выясняет, что род *Mesocynostoma* Brongn. (*M. dohrni* Brongn.) из Комментри, который, как

и некоторые близкие к нему, Гандлирш помещает (1919) среди *Palaeodictyoptera incertae sedis*, на деле довольно близок к *Eugereon* и должен быть отнесен к тому же отряду. Он указывает, что хоботок его очень похож на хоботок *Eugereon*; мы находим здесь сходную верхнюю губу, по бокам пару стилетов, а также нижнегубные щупики, причем на левой стороне он видел и следы членистости. Сходны переднегрудь и передние ноги; тело было довольно широкое, жилкование устроено по типу *Palaeodictyoptera*.

Основываясь на этих указаниях Лямеера, мы не станем возражать против отнесения рода *Mecynostoma*, а также, вероятно, и некоторых близких к нему *Mecynostomites*, *Paramecynostoma* Handl., также из Комментри (они могут быть объединены в особое семейство *Mecynostomatidae*), к отряду *Pseudohemiptera*. Лямеер склонен отнести сюда же еще не только семейство *Lithomantidae* и *Lycocercidae*, но также и *Breyeridae* и некоторые другие, но для этого, в сущности, нет достаточных оснований.

ОТРЯД MEGASECOPTERA (BRONGN., HANDL.)

Этот отряд, понимаемый в смысле Гандлирша, близок к *Palaeodictyoptera*, но представляет собой группу в разных отношениях более специализованную. Общим строением тела и присутствием длинных церков

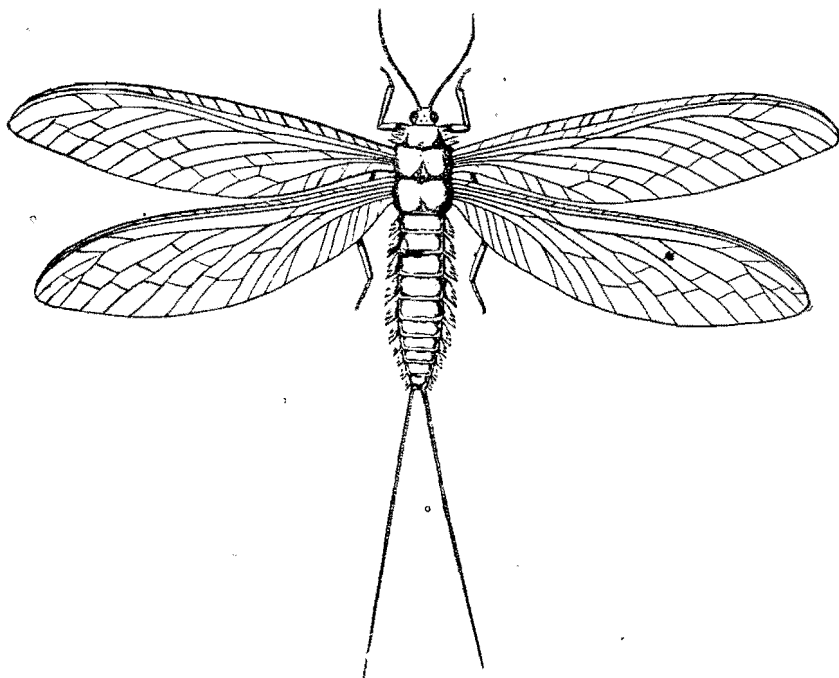


Рис. 6. *Corydaloides scudleri* Brongn. Реконструкция Гандлирша.

представители *Magaseoptera* очень напоминают *Palaeodictyoptera*, особенно, например, членов семейства *Spilapteridae*, но отличаются рядом признаков. Тело *Magaseoptera* обычно тоньше, переднегрудь меньше; крылья большие, часто расширенные в дистальной половине и посредине, но, по большей части, значительно суженные в основной части за счет сжатия и редукции анальной области. Жилкование у большинства значительно беднее, чем у *Palaeodictyoptera*; MA и MP чаще всего простые, причем MA на коротком протяжении сливается с началом RS, а затем отходит; реже, у более примитивных форм, она лишь сближается, но не сливается с RS.

Сю тоже по большей части состоит из двух простых ветвей, причем SuA в основной части сближается, а нередко и сливается на коротком протяжении с M . Анальные жилки слились в одну вытянутую жилку с несколькими ветвями сзади. RS дает сзади немного, обычно 2-3 ветви и лишь у немногих форм (семейство *Diaphanopteridae*) число ветвей доходит до 5. Сетки (archedictyon) нет нигде, а вместо нее находим поперечные жилки, обычно немногочисленные, редкие и правильно расположенные. Крылья обычно украшены поперечными бурыми полосами или пятнами.

Ноги, в общем, не длинные, лапки пятичлениковые (по Лямееру) и несут два ноготка. Передние ноги, как это выяснил Лямеер (1917), для нескольких родов, «были хищные, походили на те же придатки у *Nepa* и должны были служить насекомому для схватывания своей добычи налету» (1917, стр. 143—144), чтобы затем подносить ее ко рту. Эти ноги были коротки, но сильны, направлены вперед и перекрещивались перед ртом (ср. *Mischoptera nigra* В р о н г н.). Бедра были толсты и коротки, а голени более длинны и тонки, с шипами. Голова у *Megasecoptera* небольшая, с хорошо развитыми глазами и небольшими усиками. Бока члеников брюшка у многих форм несли еще небольшие боковые выступы с зубчатыми или шиповидными отростками. Подобного же рода зубцы по бокам несли обычно и переднегрудь, и в этих зубцах можно видеть гомологов переднегрудных крылышек *Palaeodictyoptera*; эти крылышки здесь, следовательно, подверглись реакции и сильно изменены. На конце брюшко несло пару очень длинных церков. *Megasecoptera* были хищными воздушными насекомыми, ловившими свою добычу налету. Нимфы их нам еще очень мало известны; несомненно они были водными, подобно нимфам *Palaeodictyoptera*. Гандлирш насчитывает в этом отряде семь или восемь семейств; большая часть их происходит из Комментри и лишь род *Brodia* происходит из верхнего карбона Англии, два рода — из Северной Америки, один или два рода описаны М. Д. Залесским из Кузбасса, а один род (*Elmoa*) описан Тилльярдом из нижней перми Канзаса (1936). Примерами могут служить *Corydaloides scudleri* В р о н г н. (рис. 6), *Mischoptera woodwardi* В р о н г н. (рис. 7).

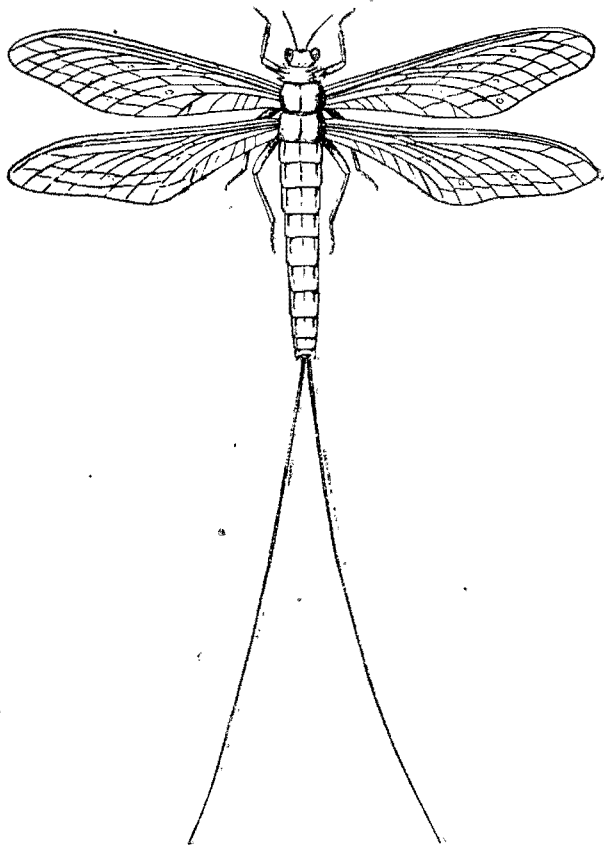


Рис. 7. *Mischoptera woodwardi* В р о н г н. Реконструкция Гандлирша.

Семейство *Diaphopteridae*, отличающееся обильным ветвлением MP , SuP и RS , было в 1919 г. выделено Гандлиршем в особый отряд *Diaphanopteroidea*, но позже (1925) опять слито с *Megasecoptera*. Я думаю, что на него можно смотреть как на особый подотряд. Весьма своеобразно

также семейство *Raphidiopsidae* H a n d. с острова Роде; оно относится, конечно, к *Megaseoptera*, а не к *Protohymenoptera*.

Как видим, большинство *Megaseoptera* оказывается в разных отношениях гораздо более специализированной группой, чем *Palaeodictyoptera*, а на семейство *Mischopteridae* и *Brodiidae* можно действительно смотреть как на вершины развития типа *Palaeoptera*. Как известно, Г а н д л и р ш, отчасти Л я м е е р и некоторые другие авторы склонны были производить из *Megaseoptera* насекомых панорпоидного комплекса и даже всех *Holometabola*. Это, конечно, совершенно невозможно. *Megaseoptera* представляют собой очень высоко развитых *Palaeoptera*, а крылья их, по крайней мере таких семейств, как *Mischopteridae* и *Brodiidae*, были, можно сказать, предельно механизованы, почему производить от них каких-либо *Neoptera*, особенно мелких и более примитивных *Mecoptera* или *Neuroptera*, совершенно невозможно.

Г а н д л и р ш считал, что *Megaseoptera* произошли прямо от *Palaeodictyoptera*. Мы согласны, что они близки к последним и развились, наверное, из одного источника, но производить их от *Palaeodictyoptera* известного нам типа мы не считаем возможным. В формировании крыльев *Megaseoptera* явления редукции играли большую роль; так, уже у предков их исчезла сетка, давшая поперечные жилки; CuP первоначально всюду давал, вероятно, развилки, M также, вероятно, теряла развилки то на передней, то на задней ветви, но у нас все же нет оснований предполагать, что у всех них жилкование первоначально было сложным, как у *Diaphanopteroidea*. Поэтому *Megaseoptera* могли развиваться лишь из весьма примитивных *Palaeodictyoptera* типа *Dictyoneuridae*, но более древних и обладавших менее сложным жилкованием. Высокая специализация *Megaseoptera*, живших одновременно с *Palaeodictyoptera*, также указывает на то, что они могли отделиться лишь от более древних нижнекаменноугольных групп их.

Каменноугольные *Megaseoptera* жили в тропической влажной зоне вместе с *Palaeodictyoptera*. Они также обладали водными нимфами и в конце карбона подверглись решительному вымиранию. У нас в СССР М. Д. З а л е с к и м были описаны 2 формы из балахонской свиты Кузбасса, и одна форма была недавно описана Т и л л ь я р д о м из нижней перми Канзаса, следовательно, из умеренной зоны, — и это все. На место вымирающих остатков *Megaseoptera* в пермское время в северной умеренной зоне расцветает новая близкая к ним группа *Protohymenoptera*.

ОТРЯД ПРОТОХУМЕНОПТЕРА (TILL.)

Обзор семейств и родов

Представители этого отряда были впервые описаны Т и л л ь я р д о м (1924) из нижней перми Канзаса и выделены в особый отряд, названный им *Protohymenoptera* в связи с родившимся у автора ошибочным представлением о генетической связи перепончатокрылых именно с этим пермским отрядом.

В работах 1924 и 1926 гг. Т и л л ь я р д о м были описаны два семейства — *Protohymenidae* с родами *Protohymen* Till. и *Permohymen* Till., и *Astenohymenidae* Till. с родом *Astenohymen* Till.

Изучение насекомых и, в частности, *Protohymenoptera* Канзаса было продолжено Карпентером (1930, 1931, 1933), описавшим ряд новых видов из тех же родов. К тому же отряду Карпентер отнес и род *Raphidiopsis* S c u d d e r (*R. diversipennis* S c u d d e r) из верхнего карбона острова Роде (Rhode), относившийся Г а н д л и р ш е м к *Megaseoptera*. Надо сказать, что крыло этой формы сохранилось не полностью, нет основной части, но все же, судя по нормальному протеканию R, как у *Megaseoptera*, а отчасти и по другим чертам, крыло это вряд ли может

относиться к *Protohymenoptera*; скорее всего оно принадлежит все-таки к *Megascoptera*.

Таким образом, из Америки, именно из пермских отложений Канзаса, мы знаем в настоящее время два родственных семейства с тремя родами.

В пермских отложениях СССР *Protohymenoptera* представлены более разнообразно. Семейство *Protohymenidae* обнаружено у нас в отложениях

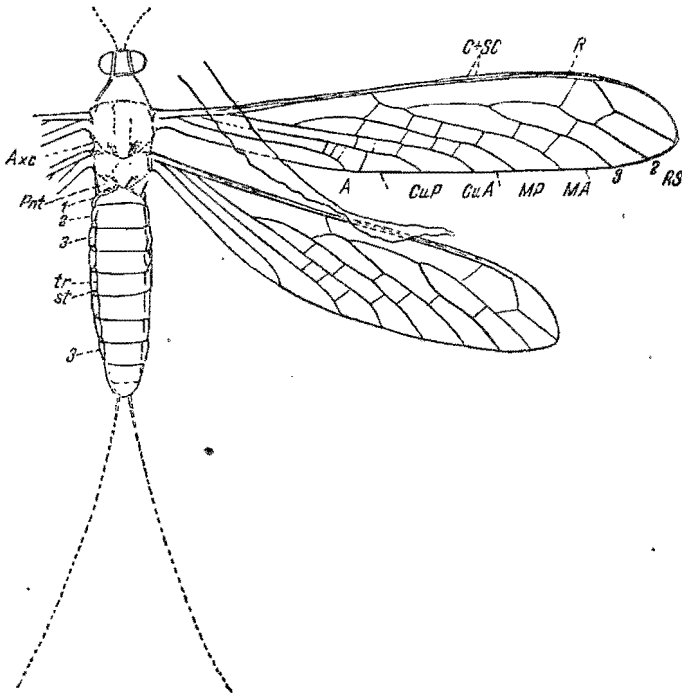


Рис. 8. *Pseudohymen angustipennis* Mart. Общий вид насекомого по Мартынову.

по реке Сояне Северного края (род *Icahymen* Mart. и некоторые еще не описанные формы), затем в слоях кунгурского яруса близ Кишертского посада Пермского края (род *Pseudohymen* Mart., рис. 8) и у деревни Чежарды на Сылве (другой вид рода *Pseudohymen*). Сем. *Asthenohymenidae* у нас не найдено и вероятно вовсе отсутствует, но зато обнаружено несколько форм из других, новых семейств. Из кунгурских отложений Са-

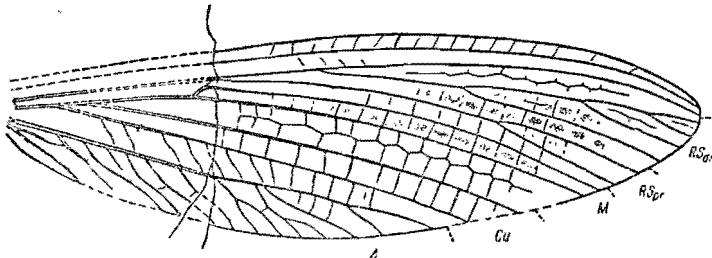


Рис. 9. *Eohymen maculipennis* Mart. Жилкование крыла по Мартынову (1937); RS — дистальная (большая) часть RS; RS_{пр} — проксимальная ветвь RS; медиана (M) и кубитус (Cu) состоят, каждая, из двух ветвей; A — анальная жилка.

виновского лога (60 км от г. Красноуфимска) мною только что (1937) описано семейство *Scythohymenidae* (род *Scythohymen* Mart.) с чрезвычайно специализированным жилкованием крыльев, а из Каргалы — семейство *Eohymenidae* Mart. (род *Eohymen* Mart., рис. 9) с весьма

архаическим жилкованием. Из отложений Тихих Гор, на Каме, мною еще раньше описано (1930) своеобразное семейство *Aspidohymenidae* (р. *Aspidohymen* Mart.) с крайне упрощенным жилкованием крыльев. В самое последнее время (1937) Ю. М. Залесский описал еще два новых семейства — *Biarmohymenidae* G. Zal. (род *Biarmohymen* G. Zal.) с реки Барды, в окрестностях дер. Матвеево (кунгурский ярус), близкое к *Protohymenidae*, и семейство *Bardohymenidae* (род *Bardohymen* G. Zal.) с реки Барды в местечке Красная Глинка, с более сложным жилкованием, напоминающим до известной степени жилкование у *Aspidohymenidae*. Одну форму, сходную с последней, я видел из Чекарды. Таким образом, в отложениях нижней половины казанского яруса и в кунгурском ярусе Европейской части СССР обнаружены представители семи семейств, из которых лишь одно общее и для Канзаса, прочие же пока найдены только у нас. В этом перевесе в числе родов и семейств *Protohymenoptera* на стороне Восточной Европы видна аналогия с таким же распространением в отряде *Homoptera*: в Северной Америке мы находим одно семейство *Archescythinidae*, в пермских же местонахождениях Европейской части СССР — шесть или семь семейств, и только некоторые из них встречаются еще в верхней перми Австралии.

К вышесказанному следует прибавить, что семейства *Eohymenidae*, *Scythohymenidae*, *Bardohymenidae* и *Biarmohymenidae* известны каждое по одному роду и виду, семейства *Kulojidae* и *Aspidohymenidae* — по одному роду с двумя видами; к *Asthenohymenidae* (Северная Америка) относится также один род с несколькими видами, и только семейство *Protohymenidae* состоит из 4 родов, причем в каждом из них, кроме рода *Ivahymen*, по 2-3 вида.

Таким образом, относительно «процветающим» в перми семейством оказывается только семейство *Protohymenidae* и отчасти семейство *Asthenohymenidae*, прочие же семейства состоят из одного рода с 1-2 видами и, следовательно, носят скорее реликтовый характер. Эти монотипические семейства оказываются как раз очень своеобразными и обособленными.

ЗАМЕЧАНИЯ ОБ ОТНОШЕНИЯХ И ВЕРОЯТНОЙ ЭВОЛЮЦИИ РАЗНЫХ СЕМЕЙСТВ *PROTOHYMENOPTERA*

Вопроса морфологии крыльев *Protohymenoptera* и отношений семейств этого отряда мы довольно подробно коснулись в последнее время в работе о насекомых Каргалы (1937) и поэтому здесь можем быть более краткими.

Тилльярд, переоценив значение чисто внешних сходств крыльев некоторых *Protohymenoptera* с перепончатокрылыми, вывел заключение, что *Protohymenoptera* являются предками последних. В 1930 г. я показал, что этот новый отряд несомненно относится к *Palaeoptera* и, следовательно, не имеет никакого отношения к перепончатокрылым, которые представляют собой типичных *Neoptera* — *Holometabola* (или *Oligoneoptera*), родственных отчасти рафидиям (*Raphidioptera*) и салидам, отчасти жукам. Ближе всего *Protohymenoptera* стоят к *Megasecoptera* и, может быть, представляют собой даже лишь подотряд последних. С *Megasecoptera* сблизил их и Гандлирш (1930). Карпентер, на основе своей интерпретации крыльев *Protohymenoptera*, определенно включил их в отряд *Megasecoptera*, считая их не более, как подотрядом последних.

К каким же выводам приводит в настоящее время изучение всех новых представителей *Protohymenoptera*?

Уже одно то обстоятельство, что большая часть семейств их заключает в себе только по одному обособленному роду с 1-2 видами, заставляет нас предполагать, что начало формирования и расхождения семейств следует относить к временам, значительно более ранним, чем пермь, и даже к более ранним, чем верхний карбон, т. е., что отряд *Protohymenoptera* существовал в карбоне одновременно с родственным отрядом *Megasecoptera*.

К тому же выводу приводит нас и выяснение морфологии этой группы, главным образом, морфологии крыльев. Тилльярд в жилковании крыльев *Protohymenoptera* усмотрел (1924), как сказано выше, черты сходства с *Hymenoptera* и дал соответствующую интерпретацию жилкования. RS оказался у него очень коротким, M состояла из трех, Cu — из двух ветвей, анальных — две.

Мартынов (1929), а затем Карпентер (1930) сделали серьезные возражения интерпретации Тилльярда. Описав новое семейство *Aspidohymenidae*, Мартынов дал иное толкование жилкованию известных тогда (1929) *Protohymenoptera* и сблизил последних с *Megasecoptera*.

Карпентер имел возможность изучить некоторые новые формы *Protohymenidae* и *Asthenohymenidae* и не только признал их близость к *Megasecoptera*, но и включил их в этот отряд в качестве особого подотряда.

Одновременно он дал и новую интерпретацию жилкования, отличную от интерпретации как Тилльярда, так и Мартынова. В следующей работе (1932) Мартынов принял, с небольшими изменениями, толкование Карпентера, но все же не считал жилкование крыльев этой группы выясненным.

В работе о насекомых Каргалы, вышедшей в 1937 г., Мартынов описал весьма архаическое жилкование у нового рода *Eohymen*, выделенного им в особое семейство, и, подвергнув ревизии, в связи с изучением этой формы, жилкование у всех остальных родов, пришел в результате к новой трактовке его.

Самой главной особенностью *Protohymenoptera* оказалось то, что у них RS, дав проксимальную ветвь (RS_{pr}), сливается затем на некотором протяжении с R, а потом вновь отделяется. Этим *Protohymenoptera* резко отличаются от *Megasecoptera* и потому могут рассматриваться как особый отряд, хотя и родственный отряду *Megasecoptera*.

У наиболее примитивной формы, *Eohymen maculipennis* Mart., SC и R протекают еще отдельно, RS сливается с R на небольшом протяжении, и свободная дистальная часть или RS_{ds} дает несколько ветвей, отсутствующих у других форм. MA у *Aspidohymen*, *Eohymen* и *Kuloja* не сливается с RS, что уже произошло у *Megasecoptera*. Анальная жилка у *Eohymen* несет еще целый ряд неправильных ветвей, в чем этот ряд также оказывается стоящим на более примитивной стадии, чем большинство *Megasecoptera*. У *Bardohymen* Zal. и одной неописанной формы из Чекарды, с другой стороны, RS_{pr} состоит не из двух ветвей, как у прочих родов, а из четырех.

Все это показывает, что крылья *Protohymenoptera* не являются только высшим этапом эволюции крыльев *Megasecoptera*, а, наоборот, в некоторых чертах оказываются примитивнее крыльев последних. Следовательно, *Protohymenoptera*, внешнее строение тела и придатков которых все же очень походит на таковое *Megasecoptera*, могли отделиться только от весьма примитивных представителей их, или, вернее, от корней их, еще во многом напоминавших *Palaeodictyoptera*. Поскольку в перми мы застаем целый ряд специализированных родов и семейств, пошедших по разным путям эволюции, по большей части монотипических и, вероятно, реликтовых, известные нам из верхнего карбона *Megasecoptera* никак не могут считаться предками их, и мы неизбежно должны предполагать, что *Protohymenoptera* обособились от корней *Megasecoptera* очень давно, вероятно, в нижнем карбоне. Мы думаем, что уже весьма рано наметилось несколько основных направлений эволюции, несколько главных групп, развивавшихся затем во многом параллельно. Наши представления о соотношении главных стволов и их дальнейшей истории мы попытались выразить на прилагаемой схеме (рис. 10), конечно, во многом гипотетической, но построенной все-таки на указаниях, даваемых морфологией известных родов. Как мы видим, наиболее продуктивным стволом был ствол, давший семейство *Protohymenidae*; с этим стволом тесно связаны

с одной стороны ствол *Scythohymenidae*, с другой — стволы семейств *Asthenohymenidae* и *Viarmohymenidae*, обособившиеся раньше. Корни *Kulohymenidae*, вероятно, были связаны с корнями основного ствола, но все же надлежит думать, что ствол этого семейства наметился еще раньше, так как МА здесь вовсе не испытала слияния с RS, что произошло во всех ветвях *Pro-*

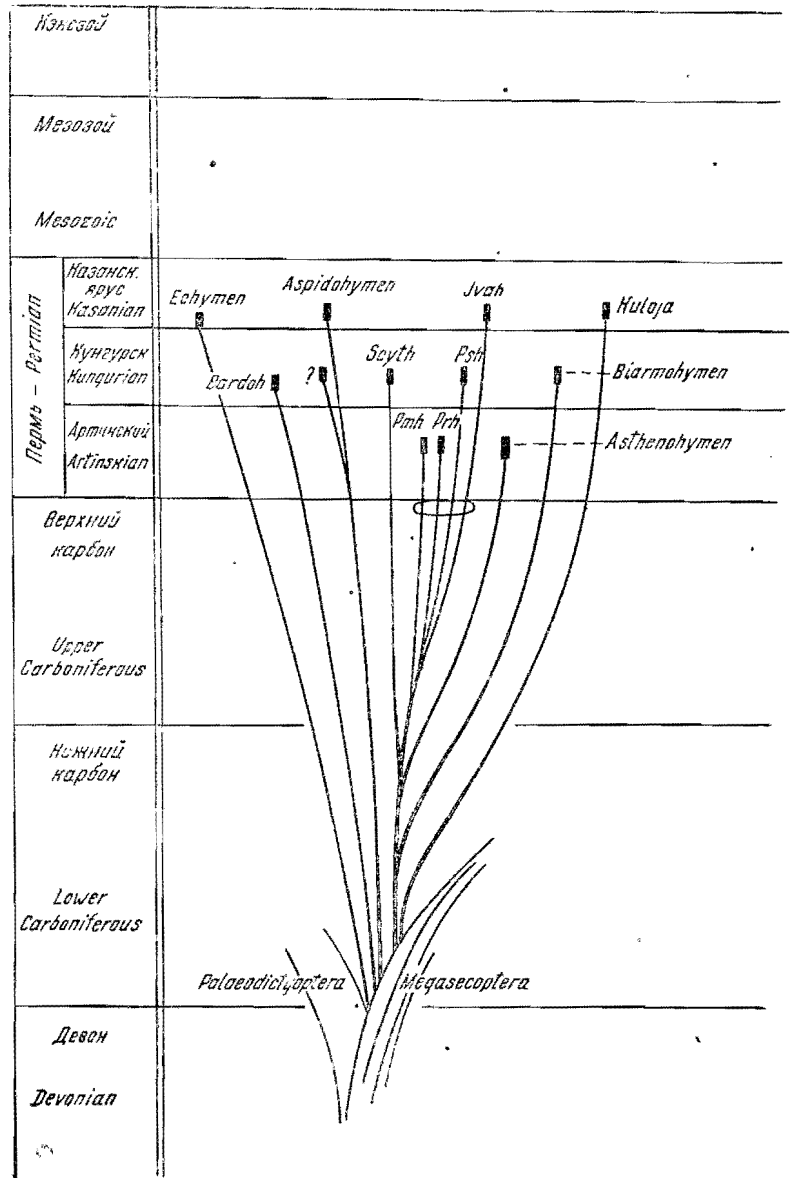


Рис. 10. Схема генетических отношений и геологической истории родов *Protohymenoptera*. Сокращенные названия: *Bardoh.*, *Scyth.*, *Pmk.*, *Prh.*, *Psh.*, *Ivah.* обозначают: *Bardohymen*, *Scythohymen*, *Permohymen*, *Protohymen*, *Pseudohymen*, *Ivahymen*; стволы родов семейства *Protohymenidae* заключены в кольцо.

tohymenidae + *Asthenohymenidae* + *Viarmohymenidae*. Еще более обособлены и независимы стволы семейств *Aspidohymenidae*, *Bardohymenidae*¹ и

¹ Трактовка жилкования, данная Ю. М. Залесским (1937) для его двух новых семейств, а частью и для прочих *Protohymenoptera*, в сущности ничем не отличается от интерпретации моей (1932) и Карпентера (1930), если отвлечься от прини-

Eohymenidae. *Protohymenoptera*, несомненно, родственны *Megasecoptera*, что доказывается сходством в форме тела, присутствием двух (а не трех) длинных хвостовых нитей, формой крыльев и сходством их жилкования, кроме отмеченных выше различий. Это сходство заставляет нас сближать стволы тех и других в нижнем карбоне и предполагать их происхождение от общих корней, которые были уже очень сходны и близки к примитивным *Palaeodictyoptera* или предкам их.

В отличие от более консервативных *Palaeodictyoptera* крылья *Megasecoptera* и *Protohymenoptera* рано испытали быструю механизацию и быстрое совершенствование в качестве органов полета, проявлением чего является почти полная редукция первичной сетки, от которой сохранились лишь ряды редких поперечных жилок, в свою очередь в дальнейшем также подвергшиеся редукции (примеры *Kulojidae*, *Scythohymenidae*). Последними остатками первичной сетки у *Protohymenoptera* являются указанные выше неправильные веточки анальной жилки у рода *Eohymen*.

Образ жизни.

Большие сходства в общем строении тела *Protohymenoptera* как с *Megasecoptera* и *Palaeodictyoptera*, так и с современными *Ephemeroptera*, в особенности же присутствие двух длинных хвостовых нитей (церки), заставляет считать, что нимфы их также были, в общем, сходны с нимфами названных групп и несли церки, которые у нимф поденок, веснянок и, конечно, также у ископаемых названных групп, служили органом движения (плавания) в воде. Следовательно, это была водная группа, подобно поденкам.

СУДЬБЫ MEGASECOPTERA И PROTOHYMENOPTERA И ПРИЧИНЫ ИХ ВЫМИРАНИЯ

Весь комплекс *Megasecoptera* + *Protohymenoptera* дал в истории земли две больших радиации — карбоновую, представленную *Megasecoptera*, и пермскую, представленную *Protohymenoptera*. В верхнем карбоне *Megasecoptera*, как мы видели, были уже весьма разнообразны и многие представители таких семейств, как *Mischopteridae*, *Brodiidae* и *Corydaloididae*, достигали крупных размеров и обладали, видимо, весьма совершенными крыльями, если судить по их механизованному жилкованию. По мнению Лямеера (1935), насекомые эти ловили свою добычу (других насекомых) налету. Несмотря, однако, на свое высокое развитие, в верхах карбона *Megasecoptera* всюду подверглись решительному вымиранию. В балахонской свите Кузбасса, т. е. в самых верхах карбона, мы еще встречаемся с 1-2 aberrантными реликтовыми формами, но из перми мы уже не знаем ни одного вида, если не считать описанного Тилльердом рода *Elmoa* Till., очень недостаточно сохранившегося. Судьба их была, следовательно, совершенно та же, что *Palaeodictyoptera* и вымирание их мы должны объяснить теми же общими причинами. Подобно *Palaeodictyoptera*, *Megasecoptera* жили во влажной тропической зоне, которая во времена карбона проходила через Западную и Среднюю-Европу, а отсюда протягивалась с одной стороны в область Юго-Восточной Азии, а с другой стороны в Северную Америку. С наступлением в перми, а частью уже в самых верхах карбона более засушливых условий, или, другими словами, с начала продвижения на тропическую

маемой автором «своеобразной» терминологии. Нам непонятно, почему автор старается применять эту необычайную терминологию, затрудняющую сравнение с другими формами и в то же время ничего не разъясняющую, а потому излишнюю. Терминология, проводившаяся главным образом Комстоком и Нидгемом, широко распространилась, всеми принята и в общем удовлетворяет морфологов. Нужны дальнейшие детализации, дальнейшие сравнения, но введение новых терминологий вносит только лишнюю путаницу в наши гомологизации.

и субтропическую зону зоны пустынь, водные нимфы таких специализованных групп, как *Megasoptera* и *Palaeodictyoptera*, уже не находили для себя подходящих биотопов, и вся группа должна была испытать быстрое и полное вымирание.

Сходную судьбу, как мы увидим ниже, испытал также богатый и разнообразный отряд *Paraplecoptera*.

В иных условиях обитали *Protohymenoptera*, а потому и судьбы этой группы были несколько иные.

Мы вовсе не находим их в тропической (и субтропической!) зоне карбона, хотя в эти времена они несомненно существовали, о чем мы уже говорили выше, только жили, очевидно, в иных областях и в иных условиях. В перми, и преимущественно в нижней перми (в артинском и кунгурском ярусах), мы уже сразу встречаемся с изобилием разных родов и семейств *Protohymenoptera*, но все местонахождения их находятся в областях умеренной зоны, в северной половине Европейской части СССР и в Северной Америке (Канзас). Эти области лежали к северу от жаркой зоны пустынь, и районы некоторых из наших местонахождений, например, район Чекарды по реке Сылве, а частью и некоторые другие местонахождения полосы красноцветных пород, располагались в областях, где было достаточно озер и текучих водоемов. На это указывает характер фауны и, особенно, нахождение различных водных личинок, в том числе мелких и нежных, которые, очевидно, сохранились на месте своего обитания. Разнообразие и обособленность ряда родов и семейств *Protohymenoptera*, с которыми мы встречаемся преимущественно в кунгурских и самых нижнеказанских местонахождениях нашей страны, определенно указывают на то, что эта группа уже проделала свой длинный путь эволюции и жила и во времена карбона, но несомненно также и в умеренной зоне. К сожалению, о населении умеренной зоны карбона мы ничего не знаем и не знаем доподлинно, где и как она проходила.

В кунгурское время *Protohymenoptera* были у нас очень разнообразны, но в казанский век они явно пошли на убыль, и из триаса мы уже не знаем ни одного представителя их. Сходную судьбу испытали, как мы увидим ниже, пермские группы стрекоз, примыкающие к *Paraplecoptera*, отряд или подотряд *Idelodea*, *Protoperlaria* и некоторые другие водные группы. К казанскому времени окончательно вымирают и немногие роды *Palaeodictyoptera* (из сем. *Spilapteridae*), предки которых попали в умеренную зону и благодаря этому пережили своих тропических родственников.

Общность явления вымирания в верхней перми если не всех, то огромного большинства водных групп умеренной зоны определенно свидетельствует о наступлении крупных климатических перемен, именно: о наступлении более засушливого и теплого климата. Это как раз и имело место с переходом к временам триаса. Перемены эти, очевидно, были глубокие, так как к триасу и, частью, в начале триаса подверглись решительному вымиранию все водные группы умеренной зоны перми Европейской части СССР и, по видимому, Кузбасса и Северной Америки. Это говорит о новом смещении климатических зон.

НАДОТРИД ЕРНЕМЕРОПТЕРА

Под этим термином подразумевают, собственно, не один, а два отряда — каменноугольных *Protephemeroidea* H a n d l. и собственно *Ephemeroptera*, или *Plectoptera*, живущих в настоящее время, но известных и в ископаемом состоянии, начиная с перми.

Отряд *Protephemeroidea* был создан Г а н д л и р ш е м (1908) для семейства *Triplosobidae* H a n d l., заключающего только одну форму *Triplosoda* (*Blanchardia*) *pulchella* B r o n g n. из стефанских отложений Комментри.

Это, действительно, совершенно особая группа, своею внешностью очень напоминающая поденок, тем не менее вряд ли могущая быть включенной в отряд *Plectoptera*.

Голова довольно широкая и несет пару небольших фасеточных глаз; крылья распростерты в стороны и гомономные; брюшко несет на конце три хвостовых нити, не очень длинные церки и почти равную им среднюю членистую нить, т. е. парацерк. Жилкование крыльев очень похоже на жилкование у современных поденок, со «вставочными» жилками и рядами поперечных, но 3-я ветвь (средняя) RS, MA и CuA у *Triplosoba* простые, в то время как у *Plectoptera* они всегда (кроме случаев явной редукции) кончаются «триадами». Размеры довольно крупные (длина крыла 21 мм).

Гандл и рш считал *Triplosobidae* промежуточной группой между *Palaeodictyoptera* и собственно *Ephemeroptera*, но, по-моему, у них нет никаких специальных сходств с первой группой, кроме распростертого состояния крыльев, которое мы находим у всех *Palaeoptera*. Ни проторакальных крылышек, ни брюшных плевр мы здесь уже не находим, а с другой стороны, присутствие длинного парацерка отличает эту группу от *Palaeodictyoptera* так же резко, как и настоящих поденок и заставляет отодвигать происхождение всего надотряда далеко вглубь каменноугольной эпохи.

Положение крыльев в покое, на ряду с сильной специализацией жилкования (отсутствие ветвей на CuA, MA и RS и пр.), не позволяет также считать эту группу анцестральной по отношению к *Plectoptera*. Это, очевидно, ранняя боковая ветвь ствола поденок, уже в карбоне достигшая высокой степени специализации. Так как все поденки имеют чисто водных нимф,* то такой же образ жизни мы неизбежно должны приписать и *Protephemeroidea*. При таком положении дела нам понятно, что эта группа рано вымерла, — вероятно уже в конце карбона, а пермских поденок (*Permoplectoptera*) мы находим уже не в тропической, а в умеренной зоне. Эволюционные отношения и судьбы этих двух групп, таким образом, близко повторяют те же отношения между *Megaseoptera* и *Protohymenoptera*.

PLECTOPTERA (EPHEMEROPTERA) s. str.

Современные поденки являются одной из важнейших водных групп насекомых. Нимфы их обитают во всякого рода водоемах, от горных, быстротекущих до стоячих; большинство их в достаточной мере стенотопны, и одни из них живут в стоячих, другие в различных текучих водоемах.

Мы не будем останавливаться на характеристике отряда, так как она общеизвестна, а ограничимся лишь немногими замечаниями. Современные поденки замечательны сочетанием черт крайней, предельной специализации и черт архаических. Архаические черты хорошо выражены в брюшке. Оно состоит из 10 хорошо развитых и сходных сегментов, нередко несущих по бокам маленькие паранотальные выступы; церки длинные, многочлениковые (как у *Megaseoptera*), 11-й тергит продолжается в обычно длинный парацерк сходного строения, а позади 11-го сегмента имеются еще три пластинки, относимые уже к 12-му сегменту. Задние крылья сильно уменьшены; в покое обе пары поднимаются кверху до соприкосновения. Гоноподы самца длинные и состоят обыкновенно из 3-4 члеников. Семяводы открываются на границе 9-го и 10-го стернитов отдельно, на конце двух копулятивных выступов, которые называют репес. Яйцеводы, открывающиеся между 7-м и 8-м стернитами также отдельно, прикрыты лишь субгенитальной пластинкой 7-го стернита.

Черты глубокой архаичности мы находим и во внутреннем строении (длинное сердце с 10 парами отверстий, отчасти также строение яичников и семенников).

К глубоко архаическим чертам следует отнести большое число линек и существование особой летающей субимагинальной фазы. Такая фаза

отсутствует теперь у других насекомых, но, вероятно, нечто подобное существовало у древних палеозойских предков их.

Черты крайней специализации ясно видны в строении головы (очень сильное и своеобразное развитие глаз, а нередко и глазков, редукция ротовых частей), в форме и относительных размерах крыльев (редукция задних, усвоение треугольной формы передними) и в связанном с этим строении груди, в строении и жилковании крыльев (нежность стекло-прозрачной мембраны и связанное с этим «свободное» окончание «вставочных» жилок на поперечных), полной утере питания и превращении кишечного канала в аэростатический аппарат, в строении передних ног у самцов и т. д.

Сказанное относится к современным и третичным поденкам. Уже мезозойские представители кое в чем значительно отличаются от них, пермские же поденки гораздо более архаичны и не имеют многих, может быть, большинства, приведенных специализаций, которые были плавно и постепенно приобретены поденками преимущественно в постпалеозойское время.

Взрослые пермские поденки особенно хорошо сохранились в нижнепермских отложениях Канзаса, откуда Селл ярдс, а затем главным образом Тилльярд (1932) и Карпентер (1933) описали подробно два семейства *Protereismatidae* и *Misthodotidae*, а в самое последнее время (1936) Тилльярд прибавил еще сем. *Doteridae*. Было выяснено, что задние крылья их еще не были редуцированы и были почти вполне сходными с передними, только немного шире в основной части (рис. 11). В по-

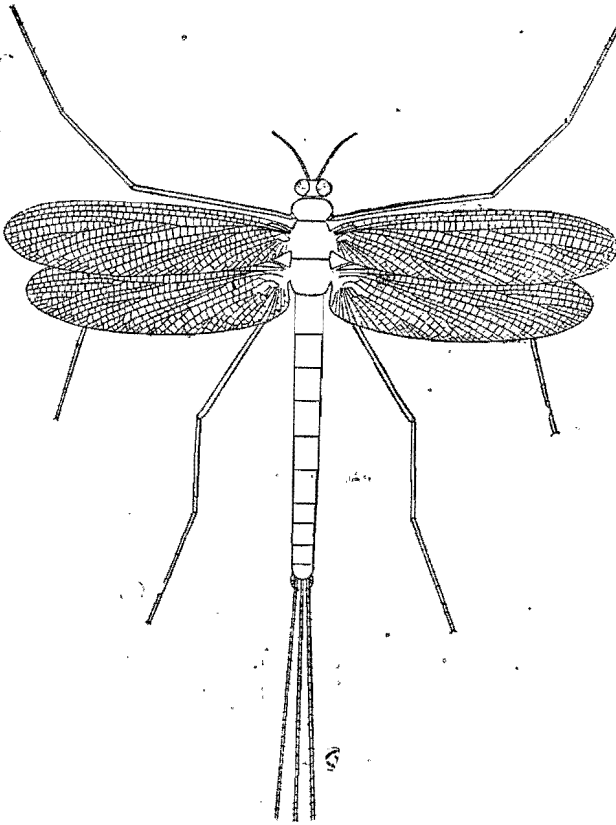


Рис. 11. Пермская поденка *Protereisma permianum* Sell. Реконструкция Карпентера.

кое крылья, по Тилльярду, поднимались вверх, как у современных форм. Жилкование было, в основном, вполне сходным с жилкованием современных семейств, например семейством *Siphonuridae*, только в связи с иной формой крыльев жилкование анальной и кубитальной области было иным, более примитивным. Вставочные жилки у большинства кончались на основных, а не «свободно», а это, по моему, свидетельствует о том, что мембрана крыльев у них не была еще так тонка и нежна, как у современных форм.¹ В основной части спереди была еще

¹ Как я это подробно выяснил еще в работе 1924 г. о жилковании крыльев стрекоз и поденок, потеря связи «вставочных» жилок с основными произошла вследствие крайнего истончения мембраны крыльев. Что касается происхождения «вставочных» жилок, то они возникли не в крыльях поденок, как таковых, а в крыловых органах пред-

хорошо развита короткая коста, поперечных было много, ветвление кубитуса CuA и анальных было менее изменено. Ноги были тонкие, длинные, почти гомономные, с длинными пятичлениковыми лапками. Переднеспинка, по данным Карпентера, была более широкой, чем у современных форм, с округлыми выступами по бокам; усики были явно длиннее и состояли из 11 члеников.

Тилльярд выделил оба названных семейства в особый подотряд *Permoplectoptera*, а поденок последующих времен — в подотряд *Euplectoptera*, и высказал мысль, что *Euplectoptera* являются прямыми потомками *Permoplectoptera*.

Прежде чем высказать свою точку зрения об отношениях *Euplectoptera* к *Permoplectoptera*, я должен привести некоторые данные о пермских поденках СССР, частью сильно отличных от американских и неучтенных ни Тилльярдом, ни Карпентером. Из СССР известно несколько нимф, а также крылья двух взрослых форм, одной из Тихих Гор (*Loxophlebia apicalis* Mart.) и одной из Ивы-Горы (*Palingeniopsis praecox* Mart.). Первая известна только по фрагменту крыла, от второй же прекрасно сохранилось все заднее крыло. Это крыло (1932) имеет удлинненную форму и хорошо развитую анальную область, как у *Prottereismatidae*, что говорит в пользу более или менее гомономного состояния крыльев, состояния

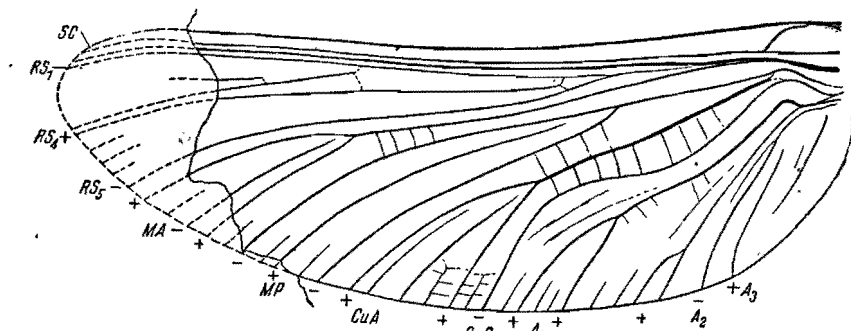


Рис. 12. *Palingeniopsis praecox* Mart.; заднее крыло; SC — субкоста, RS₁—RS₅ — ветви сектора радуса; MA, MP — передняя и задняя медиана; CuA, CuP — передний и задний кубитус; A₁—A₂ — анальные жилки.

Permoplectoptera, но по степени специализации жилкования оно стоит гораздо выше американских семейств (рис. 12). Короткая коста уже совсем сблизилась с передним краем, а задняя поперечная жилка, связывающая ее с субкостой, удлинилась и образовала такую же плечевую жилку, как у современных форм. Вставочные жилки все оканчиваются «свободно», т. е. на поперечных, как у большинства современных форм, а некоторые продольные, именно RS₂ и RS₅, так сблизились со следующими жилками, RS₄ и MA, что получилось состояние, очень напоминающее таковое в семействе *Palingeniidae* (современное). Размеры крупные. При описании рода *Palingeniopsis* я включил его в свое время (1932) в семейство *Prottereismatidae*, но только что указанные особенности заставляют меня выделить теперь этот род в особое семейство *Palingeniopsidae* n. fam.

Как мы видим, подотряд *Permoplectoptera* заключал в себе очень разнообразные формы, напоминавшие различные современные (и третичные) семейства.

Как смотреть на эти группы, каковы их отношения к третичным и современным семействам? Расположение продольных жилок *Palingeniopsidae*, очень напоминающее таковое у *Palingeniidae*, с первого взгляда

ков *Ephemeroptera*, носивших отчасти характер надкрылий (architegmina). Они формировались из элементов первичной сетки и носили первоначально характер продольных синусов и лишь позже превратились в настоящие жилки.

может привести к заключению, что последние развились из первых, но эту мысль мы должны отбросить, так как по характеру вставочных жилок *Palingeniopsidae* стоят выше современных *Palingeniidae*, у которых главные вставочные кончаются на основных ветвях.

На основании этих сходств мы можем лишь сказать, что *Palingeniopsidae* уже превосхитили тип жилкования *Palingeniidae*, что они, вероятно, родственны предкам последних, но эти предки произошли

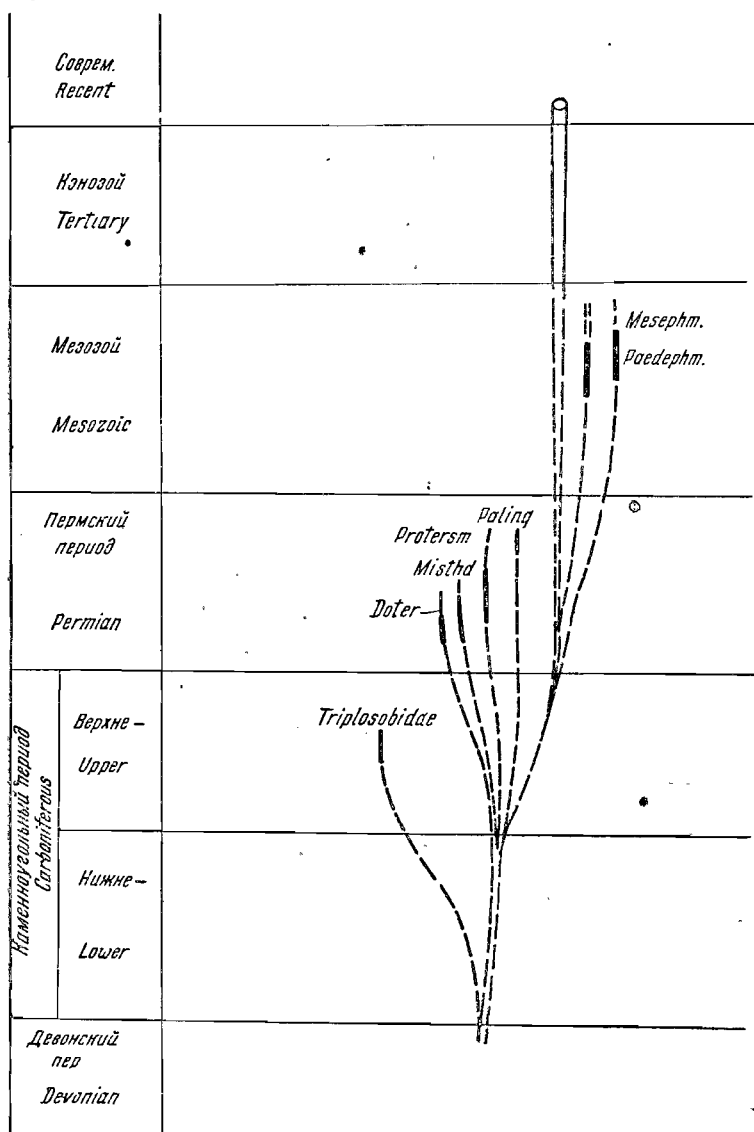


Рис. 13. Схема генетических отношений и геологической истории *Ephemeroptera*.

не прямо от *Palingeniopsidae*, а от известных, близких к ним, но более примитивных форм.

Такие отношения между двумя названными семействами побуждают нас осторожнее отнестись и к мысли о происхождении других поденок от *Protereismatidae* и *Misthodotidae*. Мне думается, что и эти два семейства, хотя они и очень напоминают своим жилкованием *Siphonuridae*, представляют собою уже сильно специализованные группы, заканчиваю-

шие свою эволюцию. Это тоже были частью средние, но частью уже довольно крупные формы. В задних крыльях анальные области их всюду испытали расширение к самому основанию, к телу, но не назад. Аналогичную конфигурацию усвоили передние крылья *Caenidae*, но у последних такая форма развилась, конечно, вторично. Словом, мы не видим в крыльях обоих канзасских семейств явных тенденций к превращению в определенные семейства *Euplectoptera*. Мы поэтому затрудняемся видеть в них (*Protereismatidae*) предков, даже *Siphonuridae*; нам думается, что *Siphonuridae* и некоторые другие семейства поденок родственны им, но их ствол прошел мимо этих двух пермских семейств, которые, следовательно, затем вымерли. Поденки следующих времен, конечно, прошли когда-то стадию гомонимных крыльев, но известные нам *Permoplectoptera* представляют собою особую пермскую радиацию, предшественники которой в значительной степени предвосхитили черты строения новых групп, но специализовались в конце перми и в триасе в своих направлениях и вымерли (рис. 13). С довольно сходными отношениями мы встретимся и у стрекоз.

О мезозойских поденках мы очень мало знаем. У известных нам членов семейств *MesepheMERIDAE* и *PaedepheMERIDAE* задние крылья были, в общем, далеко не так уменьшены, как у современных (и третичных) групп. Крылья *MesepheMERIDAE* очень походят на крылья *Ephemeridae*, жилкование *PaedepheMERIDAE* было более своеобразно и специализовано.

Нимфы пермских поденок очень походили на современных. Хорошо сохранившаяся нимфа рода *Phthartus* Handl. замечательна своими стилиевидными жабрами, отходившими от сегментов брюшка. На некоторых хорошо сохранился на теле рисунок, похожий на такой же рисунок у современных форм.

Итак, семейство *Triplosobidae* представляет собою члена карбоновой группы (отряда), жившей в тропической зоне (европейской) и вымершей к перми, подобно другим водным группам тропических *Palaeoptera*. В перми мы застаем родственных им поденок, которые выжили дольше, очевидно потому, что их далекие (нижнекаменноугольные) предки попали в умеренную северную зону. Однако известные нам пермские семейства *Permoplectoptera*, видимо, также вымерли в конце перми или в триасе. В юре мы застаем поденок, значительно отличавшихся жилкованием от пермских и более сходных с современными. Можно быть почти уверенным в том, что европейские *Mes-* и *PaedepheMERIDAE* не были прямыми потомками известных *Permoplectoptera*, а развились из других предков и, может быть, иммигрировали в область Европы.

ОТРЯД *ARCHODONATA* И БЛИЗКИЕ К НЕМУ ФОРМЫ

Этот отряд был обоснован в 1931 г. (работа вышла в 1932 г.) Мартыновым, который включил в него семейство *Permothemidae* Mart., с одним родом и видом *Permothemis libelluloides* Mart. из Ивы-Горы.

От этой формы нам известно только одно заднее крыло в прекрасной сохранности (рис. 14); жилкование его оказалось чрезвычайно своеобразным. Формой оно напоминает крылья *Palaeodictyoptera* или ширококрылых *Protohymenoptera* (*Asthenohymenidae*), но жилкование соединяет некоторые черты *Palaeodictyoptera*, *Odonata*+*Protodonata* и даже *Megascopetera*+*Protohymenoptera*. RS, как мы видим, отходит перед серединой крыла, и начало его связывается слабой поперечной жилкой с субкостой и далее — с костальным краем, который в этом месте слегка изогнут¹ («pseudonodus»). Ветви RS направляются прямо наружу. М делится немного раньше, и MA связывается поперечной жилкой с началом RS. Cu рано делится на две ветви, причем с более слабой CuP объединяется в основной части смежная

¹ Изогнутость эта заметна не со всех сторон, иногда кажется, что здесь имел место надлом, но при небольшом повороте объекта опять видим, что базальный отрезок здесь все же продолжается в дистальный, что говорит против надлома.

A_1 , напоминая сходное положение дела у *Libellulidae*; A_2 , A_3 и A_4 сближаются в основании, а A_3 дает ряд ветвей как у *Libellulidae*.

Продольные жилки кончаются мелкими развилками, как у многих *Palaeodictyoptera*, но наличие птеростигмы напоминает более о стрекозах. Поперечных жилок нет или от них лишь кое-где остаются неясные следы; выпуклости и вогнутости выражены хорошо, как вообще у *Palaeoptera*.

Обсуждая отношения этой формы (1932), я пришел к заключению, что это весьма своеобразная, aberrантная группа, напоминающая частью

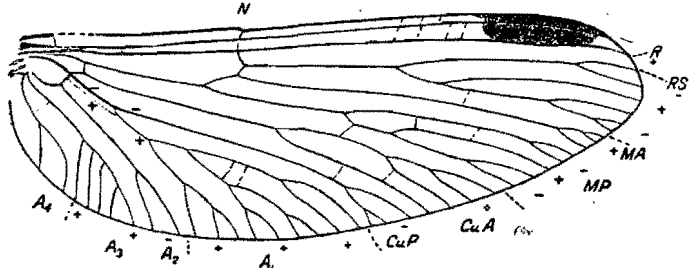


Рис. 14. *Permothemis libelluloides* Mat t., заднее крыло; обозначения как на рис. 12; N — ложный подузелок. По Мартынову.

семейство *Spilapteridae* (*Palaeodictyoptera*), но параллельно развившая в своих крыльях некоторые черты *Odonata* и *Protodonata*, совершенно независимо от них.

Найдена *P. libelluloides* на Ива-Горе, следовательно, в отложениях спириферового горизонта. Ю. М. З а л е с с к и й любезно сообщил мне, что сходный род он описал из Тихих Гор; изгиба костального края против начала RS у него нет.

В начале 1937 г. Т и л л ь я р д опубликовал статью, в которой описывается, между прочим, новая форма из Канзаса — *Kansasia pulcher* Till. Форма эта описана по дистальной половине крыла и отнесена к *Palaeodictyoptera* семейства *Spilapteridae*, но внимательное рассмотре-

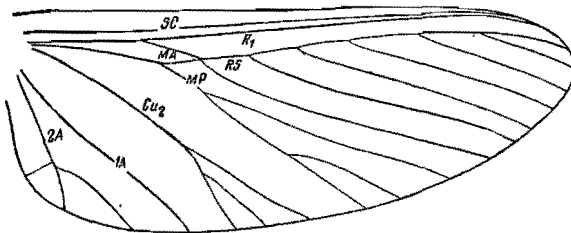


Рис. 15. *Permonera lameeri* Саг р., заднее крыло; Cu_2 означает $CuP + A_1$; 1A и 2A — первая и вторая анальные жилки. По Карпентеру.

ние рисунка Тилльярда показывает, что это крыло так сходно с крылом *Permothemis*; что мы должны считать род *Kansasia* очень близким этому роду. Вывод из этого может быть лишь тот, что род *Kansasia* должен быть перенесен в семейство *Permothemidae* отряда *Archodonata*. Таким образом, *Permothemidae* существовали в пермское время и в северных областях Европейской части СССР, и в районе Канзаса.

Теперь мы обратимся к другому роду *Palaeoptera* из Канзаса, роду *Permonera* Саг р. (*P. lameeri* Саг р., рис. 15), описанному Карпентером (1931). Карпентер выделил этот род (*Amer. Journ. Sci.*, XXII, 1931, стр. 124—126, фиг. 6) в особое семейство *Permoneuridae* Саг р. и отнес его к *Palaeodictyoptera*. Сравнение этого крыла с крылом *Permothemis* также обнаруживает большое сходство в строении их жилкования. RS дает у *Permonera* больше ветвей, и направление их иное, но M ветвится почти вполне как у *Permothemis*; MA тотчас после начала подходит к основной части RS и соединяется с ней в одной точке; она простая, в то время как MP образует три ветви. Обе ветви M по строению и от-

ношению к соседним жилкам здесь чрезвычайно похожи на те же жилки у *Permothemis*. CuA у *Permoneura* исчез, но далее следует сильный, хотя и вогнутый CuP , который имеет сзади ветвь, вскоре дающую развилок. Мы думаем, что эта задняя ветвь есть остаток A_1 ; проксимальная часть которой или слилась с CuP или вовсе исчезла. Следующие две анальные жилки будут простая A_2 и ветвящаяся A_3 ; у *Permothemis* то, что мы назвали A_2 , — также простая жилка, лишь с концевым развилком, а A_3 — сложная; отдельной A_4 нет.

Поперечных жилок у *Permoneura* нет; как у *Permothemis*; предполагать, как это делает Карпентер, существование здесь сетки нет никаких оснований.

Все отмеченное приводит нас к определенному заключению, что и род *Permoneura* относится к отряду *Archodonata*, но составляет особое семейство его, семейство *Permoneuridae* С а г р.

Оно, между прочим, резко отличается от *Permothemidae* отсутствием птеростигмы.

Наконец, я хотел бы обратить внимание американских исследователей на описанное Тилльярдом (1932) семейство *Martynoviidae* Till., с двумя родами, которое он отнес к *Sialoidea*, т. е. к вислокрылым (из комплекса *Holometabola*). Формой и жилкованием эти крылья, в сущности, мало походят на взятые им для сравнения крылья *Archichauliodes* и *Stenosialis*, а также и на переднее крыло *Permoraphidia* Till. В форме RS , строении MA и MP и отношении MA к RS здесь, несомненно, больше сходства с *Permoneura*. Следующие две длинных жилки Тилльярд считает за две ветви CuA , но мне представляется возможным, что CuA_2 есть на самом деле CuP , а A_1 здесь сливалась с ним прежде, но выпала. Затем следовали бы A_2 , A_3 , и A_4 . Здесь, правда, мы находим поперечные жилки между продольными, а также между передним краем и SC , но это обстоятельство не может еще говорить против возможности сближения этого семейства с *Archodonata*.

Я не видал объектов и могу судить только по рисункам и описаниям Тилльярда, но его рис. 5-й и 6-й (*Amer. Journ. Sci.*, XXIII, 1932, pp. 13—18), а также 9-й и 10-й не убеждают меня в принадлежности этих крыльев к *Sialoidea* (*Megaloptera*). Только новая тщательная ревизия обеих форм Тилльярда, а также и других экземпляров этого семейства (вероятно они найдутся в богатейших коллекциях ископаемых насекомых из Канзаса), позволит выяснить намеченный вопрос окончательно.

Оставляя даже совсем в стороне семейство *Martynoviidae*, мы все же видим, что отряд *Archodonata* состоит уже из двух особых семейств, живших в пермское время в северной умеренной зоне. Это какая-то аберрантная ветвь *Palaeoptera*, близких к *Palaeodictyoptera*, которая приобрела некоторые черты *Odonata* независимо от последних, почему и не может считаться группой; явно родственной последним.

Никаких близких или напоминающих их форм из карбона Европы и Америки мы пока не знаем. На таблице мы придали этой группе особое положение (см. таблицу I).

ОТРЯД *PROTODONATA* (HANDL.) MART.

В этот отряд Гандлирш включил (1908), кроме *Protagriidae* Handl., также и семейство *Meganeuridae* Handl. Тилльярд прибавил сюда еще пермский род *Calvertiella* Till., а мною в 1929 г. описан еще род *Tillyardiella* Mart. (Тихие Горы) неясного систематического положения (сохранился только основной участок крыла).

Подобно Гандлиршу, Карпентер включает в *Protodonata* и семейство *Meganeuridae*, но я счел необходимым (1932) отделить его от *Protodonata* в особый отряд *Meganisoptera*, во многом приближающийся к *Odonata*, особенно к подотрядам *Protanisoptera* и *Anisoptera*.

В отряде *Protodonata* оставались, таким образом, семейства *Protagriidae* H a n d l., *Calvertiellidae* M a r t. (я выделил род *Calvertiella* в особое семейство) и недостаточно выясненный род *Tillyardiella* M a r t. Основываясь на указаниях Лямеера относительно рода *Dictyoptilus* B r o n g n. (= *Cockerelliella* M e u n.), я отнес было (1932) к *Protodonata* и этот род, а также, совершенно предположительно, семейство *Spilapteridae*.¹

Как уже было упомянуто в вводной части, Лямеер причислил (*Précis de Zoologie*, 1935, pp. 212—215) к своей группе Odonatoptères характера сверхотряда не только стрекоз и *Protodonata*, но также и семейство *Dictyoneuridae* с близкими. Всех Odonatoptères он делит, таким образом, на *Stenodictyoides*, куда включаются только что указанные *Palaeodictyoptera* (перечисления включаемых сюда групп Лямеер не дает), и *Odonatoides*, куда им включаются *Protodonata* и *Odonata*. В *Protodonata* им включается одно только семейство *Meganeuridae*, а собственно *Protodonata*, т. е. семейство *Protagriidae* и *Calvertiellidae* считаются им некоей переходной группой от *Stenodictyoides* к *Odonatoides*.

Выше мы уже говорили о необоснованности разделения *Palaeodictyoptera* на две части и об объединении одной части их с *Ephemeroptera*, а другой — с *Odonatoptera*; мы не будем здесь возвращаться к этому вопросу.

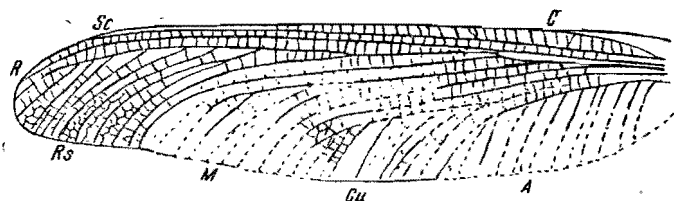


Рис. 16. *Protagrion audouini* B r o n g n. Жилкование крыла. Из Гандлирша по Броньяру.

По термину *Protodonata* мы будем понимать, главным образом, комплекс из двух семейств — *Protagriidae* и *Calvertiellidae*, а также, возможно и рода *Tillyardiella*.

Protagrion audouini B r o n g n. и *Calvertiella permiana* T i l l. представляют собою две формы, очень различные по деталям жилкования крыльев, почему я и отделил вторую в особое семейство *Calvertiellidae*.

Жилкованием крыла *Protagrion* (фиг. 16), еще очень походит на некоторых *Palaeodictyoptera* и, еще более, на некоторых *Megasecoptera*, например на *Diaphanopterites* H a n d l., *Diaphanoptera* B r o n g n., *Caryaloides* B r o n g n. RS длинный и в дистальной половине дает сзади ряд обычных ветвей (7), как, например, у *Diaphanoptera*. М так же, как у *Diaphanopteridae* и ряда других *Megasecoptera*, делится до начала RS на простую МА и дающую ветви сзади МР, причем МА связывается ясной (по Тилльярду) короткой поперечной жилкой с началом RS. Cu делится очень рано на простой CuA, который по Лямееру на некотором протяжении «прищипает» к медиане, и CuP, дающий к концу несколько веточек.² Затем следует, как у *Megasecoptera*, одна сложная анальная жилка с рядом гомономных ветвей сзади. Продольные жилки связаны густыми рядами поперечных, а в области ветвей RS, М и Cu имеются элементы сети и следы образования из нее промежуточных вторичных ветвей.

Как мы видим, жилкование крыльев *Protagrion* построено, в общем, вполне по плану таких *Megasecoptera*, которые обладают более полным

¹ Сем. *Spilapteridae* было отнесено сюда ошибочно; можно было говорить о сем. *Dictyoneuridae*, к которому близок и род *Dictyoptilus*.

² Ветвление CuP показано у Броньяра (1893, Pl. XI, fig. 2) не совсем ясно, и это повело к тому, что CuP изображался различно (Гандлишем и Тилльярдом). По свидетельству Лямеера (1917), видевшего этот отпечаток, Cu состоит из двух ветвей и CuP несет в концевой части несколько ветвей. Повидимому, рис. 59 в сводке 1919 г. Гандлирша более всего отвечает этому замечанию Лямеера.

жилкованием. Крылья прикрепляются к груди широким основанием, но то же мы находим и у *Diaphanopterae*. У *Protagrion* имеется спереди небольшая прекостальная перепонка, но такая же перепонка имеется еще не только у *Meganisoptera*, но, как указал П я м е е р, и у *Dictyoptilus* (*Dictyoneuridae*).

Сходства по существу с *Meganisoptera* и с *Odonata* гораздо меньше, а потому я не только отказываюсь видеть в *Protagrion* «переход» от *Palaeodictyoptera* к *Odonata*, но и не усматриваю в крыльях его признаков родства со стрекозами. Особенно отличает его от стрекоз и близких к ним характер анальной бласти, в которой проходит только одна сложная жилка, как у *Megaseoptera*, в то время как у *Odonoptera* имеется ствол A_{2+3+4} , а спереди от него ствол $Cu+A_1$. Нечто сходное мы видели и у *Archodonata*. *Protagrion* описан из Комментри и, следовательно, он жил вместе с *Megaseoptera* в условиях теплых и влажных (субтропических или тропических). Нимфы его, наверно, были водными, а потому он разделил общую судьбу таких *Palaeoptera*, т. е. вымер к перми.

Род *Calvertiella* (фиг. 17), найденный в нижней перми Канзаса, лишь формально сходен в строении жилкования крыльев с *Protagrion*. М и Cu состоят каждая из двух ветвей, причем CuA соединяется коротко с М, а начало МА сближается с началом RS; в анальной области проходит одна анальная жилка с 6 дугообразными ветвями. В других отношениях жилко-

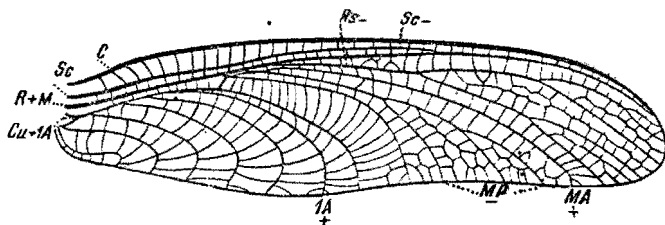


Рис. 17. *Calvertiella permiana* Till. Переднее крыло по Тилльярду.

вание *Calvertiella* очень отлично от жилкования *Protagrion*, почему трудно считать обе формы родственными. Ствол *Calvertiellidae* шел вглубь карбона, очевидно, совершенно независимо от *Protagrion*.

Род *Calvertiella* жил в северной умеренной зоне перми; нимфы его, вероятно, были водными.

Род *Tillyardiella* найден в Тихих Горах, но эта форма сохранилась недостаточно.

Ни *Protagriidae*, ни *Calvertiellidae* не ведут к стрекозам (s. l.); это какие-то aberrантные ветви, отделившиеся от форм, подобных нижним *Megaseoptera* и *Palaeodictyoptera*, и вымершие без потомства.

НАДОТРЯД ОДОНАТОРТЕВА—СТРЕКОЗЫ

Под *Odonoptera* мы подразумеваем два отряда, — *Odonata*, или собственно стрекоз, и *Meganisoptera* — вымерших стрекоз палеозоя.

ИСТОРИЧЕСКАЯ СПРАВКА ПО ЖИЛКОВАНИЮ КРЫЛЬЕВ СТРЕКОЗ

По вопросу об эволюции и происхождении стрекоз и об их отношениях к так называемым *Protodonata* (в смысле Гандлирша) писалось немало, но согласия между авторами мало. Г а н д л и р ш, видевший в ряде созданных им карбоновых протодотрядов переходы от *Palaeodictyoptera* к другим новым мезозойско-третичным группам, ту же идею отстаивал и в отношении стрекоз, доказывая, что каменноугольные *Protodonata*, куда он включал два сильно различающихся семейства *Protagrionidae* и *Meganeuridae*, как

раз представляют собой отряд, переходный от архаических *Palaeodictyoptera* к более специализованным *Odonata* (1908, 1926, 1930).

Наиболее примитивной группой стрекоз он считает *Anisozygoptera*; они дали, по его мнению, начало, как *Zygoptera*, так и *Anisoptera*. Он доказывал, кроме того, что семейство *Protagrionidae* весьма примитивно, а *Meganeuridae* по форме крыльев и характеру жилкования уже напоминали стрекоз *Anisoptera*.

В более конкретное обоснование своей гипотезы Гандлирш однако не входил, да это было бы для него делом очень трудным, поскольку он до конца (1930) придерживался той интерпретации жилкования крыльев стрекоз, которая была предложена американцами Комстоком и Нидгэмом (1898—1899), а затем Комстоком в 1918 г. В свете этой интерпретации (пересечение сектором радиуса медианы и внедрение его в область ветвей медианы, отчасти толкование кубитуса и анальной части), стрекозы оказывались как раз группой, особо изолированной по своему жилкованию и не похожей как на *Protodonata* и *Palaeodictyoptera*, так и на других насекомых.

Прежде чем выводить заключение о происхождении стрекоз от *Protodonata* (каких?), следовало, конечно, разъяснить значение столь резких различий в жилковании стрекоз и названных каменноугольных групп.

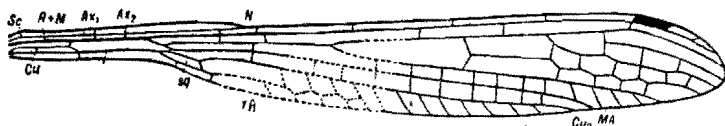


Рис. 18. *Kennedyya mirabilis* Till. Жилкование крыла по Тилльярду.

На эти противоречия обратил внимание Мартынов (1924), который обсудил жилкование и трахеацию крыльев стрекоз (с функциональной точки зрения), и пришел к заключению, что эволюция трахеации пошла у них по иному пути, чем эволюция жилкования, и что поэтому интерпретировать жилкование на основе трахеации нимфальных крыльев неправильно. В данной мною интерпретации (1923 и 1930), касающейся, главным образом, структуры RS и M, а также и других общих вопросов строения крыла в связи с его работой в филогенезе, я показал, что RS у стрекоз такой же сложный, как у *Palaeodictyoptera* или *Protodonata*, и что, следовательно, стрекозы в силу этого ставятся в ряд с этими группами. На основе сравнения с ископаемыми формами к тому же заключению пришел немного раньше и известный бельгийский ученый проф. Лямеер (1922); однако когда я закончил свою работу, его труд мне был неизвестен.¹

Стрекозы *Anisoptera* сохранили, по моему, некоторые весьма примитивные черты в жилковании и в форме крыльев, а *Meganeisoptera*, наоборот, в некоторых отношениях очень сильно специализовались, и это привело их и *Megaseoptera* в «тушик развития».

Тилльярд, впервые описавший стрекоз из перми Северной Америки (1925, *Kennedyya mirabilis* Till., рис. 18) обосновал иное, весьма своеобразное представление об эволюции стрекоз, которое им было дано, главным образом, в статьях 1928 и 1929 гг. Эта теория считает наиболее примитивными пермских стрекоз *Kennedyidae* Till., отличавшихся узкими стебельчатыми крыльями и упрощенным жилкованием типа *Zygoptera*, но с некоторыми особенностями (подотряд *Protozygoptera* Till.). Эти *Protozygoptera* дали начало *Zygoptera*, а из примитивных *Zygoptera*, предположительно, развились и другие группы стрекоз путем усложнения

¹ Номер журнала Psyche, 1923, № 3—4 со статьей Лямеера был получен в Ленинграде лишь летом 1923 г., когда моя статья была уже набрана; с оригинальной работой Лямеера (1922) я вовсе не имел возможности ознакомиться.

жилкования и изменения формы крыльев. Таким образом, Тилльярд принял за наиболее примитивных — стрекоз с малым числом жилок и со стебельчатым основанием. Это заставило его искать их предков не среди *Palaeodictyoptera*, а среди *Megasecoptera* и, именно, в формах типа рода *Brodia*. Из крыльев *Brodia* он выводит путем некоторых усложнений гипотетический тип крыла *Protokennedyia*, который затем дал начало типу крыльев *Kennedyidae*. *Protagriidae* и *Meganeuridae* выводятся Тилльярдом из других групп *Megasecoptera* (типа *Campyloptera* В г о н г н.) Своеобразная концепция Тилльярда вскоре и почти одновременно вызвала возражения с двух сторон, — со стороны Карпентера (1931) и Мартынова (1932). Карпентер развил свои взгляды при описании хорошо сохранившегося крыла рода *Ditaxineura* Till. (рис. 19). Анализ жилкования этого крыла и сравнение его с другими группами *Odonata* привели этого автора к установлению нового подотряда *Protanisoptera*, по его мнению, прямо ведущего к *Anisozygoptera*, а через них — и к *Anisoptera*.

Мысль Гандлирша о происхождении *Zygoptera* и *Anisoptera* от *Anisozygoptera* он отвергает на том основании, что предки и непосредственные предшественники *Zygoptera*,¹ именно *Protozygoptera*, уже существовали в нижней перми (Северная Америка), откуда *Anisozygoptera* неизвестны. Что касается общих взглядов Тилльярда, то Карпентер оспаривает положение последнего, что первые стрекозы обладали уже стебельчатыми крыльями. Карпентер полагает, что основанием для такого вывода Тилльярду служило то, что к тому времени из перми были известны только стебельчатокрылые стрекозы (*Kennedyidae*).

У *Protanisoptera* перми (*Ditaxineuridae*) кры-

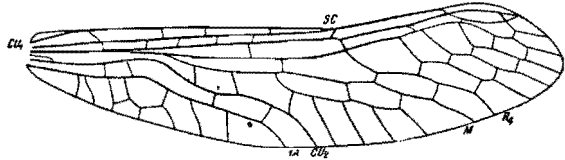


Рис. 19. *Ditaxineura anomalostigma* Till. Жилкование крыла по Карпентеру (обозначение изменено.)

лья оказались как раз не стебельчатыми; кроме того, Карпентер считает *Protanisoptera* примитивнее *Protozygoptera* и потому, что A_1 у них протекает свободно и не сливается с CuP (CuA_2), как у *Kennedyia* Till. и *Progoneura* Сагр. (см. ниже). Таким образом, уже в перми, по этому автору, существовали две различных линии — стебельчатокрылые *Protozygoptera*, у которых CuP и A_1 в основании слились, и *Protanisoptera*, у которых крылья имели более «нормальную» форму, A_1 была независима, а дискоидальная ячейка и *arculus* еще не вполне сформировались. Если первые дали начало *Zygoptera*, то вторые — *Anisozygoptera*. Автор старается обосновать это также и детальным сравнением жилкования, которое мы не имеем возможности изложить, так как это завело бы нас слишком далеко.

Крылья *Anisoptera*, по Карпентеру, развились из крыльев *Anisozygoptera* «посредством очень небольших изменений»: 1) дискоидальная ячейка передних крыльев разделилась на два треугольника, как в задних крыльях *Anisozygoptera*; 2) поперечная жилка, связывающая *arculus* с Cu_2 (CuP), делается перпендикулярной к Cu_2 , а участок MA между RS и dv (дискоидальная поперечная жилка) удлинился и сделался почти продольным (1931, стр. 134). Так, по автору, из крыльев *Anisozygoptera* развились крылья *Anisoptera*. В пояснение автор дает три схемы эволюции стрекоз: А) по Гандлиршу, В) по Тилльярду и С) свою (рис. 20).

По вопросу о происхождении отряда этот автор отвергает представление Гандлирша о развитии их из его *Protodonata* (т. е. *Meganisoptera*),

¹ Карпентер указал также на присутствие в перми настоящих *Zygoptera*. Он имел в виду, надо думать, *Permagrion* Till., но этот род, по нашему мнению, никак нельзя относить к настоящим *Zygoptera* (1932). Это также *Protozygoptera*, только утерявшие в основании слабую жилку Cu_1 , находящуюся на пути к полной редукции и у *Protozygoptera*.

которые были уже значительно специализованы, но не может, конечно, согласиться и с Тилльярдом о дифференцировке их из *Megasecoptera*. Он перечисляет те признаки жилкования, которыми должны были обладать первичные стрекозы, и не находит среди известных групп таких, которые могут быть их предками. *Protodonata* (он имеет в виду, очевидно, *Meganeuridae*) были родственны стрекозам (он указывает, между прочим, на изгибы Cu_2 и $1A$), но не могли быть их предками.

Мартынов описал в 1931 г. новый род стрекоз — *Permaeschna* Mart. (рис. 21), который он выделил в особый подотряд, первоначально названный им также *Protanisoptera*, но затем переименованный им в *Permanisoptera* в виду того, что описание Карпентера было опубликовано месяцем раньше. Напоминающая формой и общим *habitus*'ом жилкования *Anisoptera*, крыло *Permaeschna* отличается тем, что пространство между MA и CuA здесь гораздо шире, чем у *Anisoptera*, и в нем находится как бы

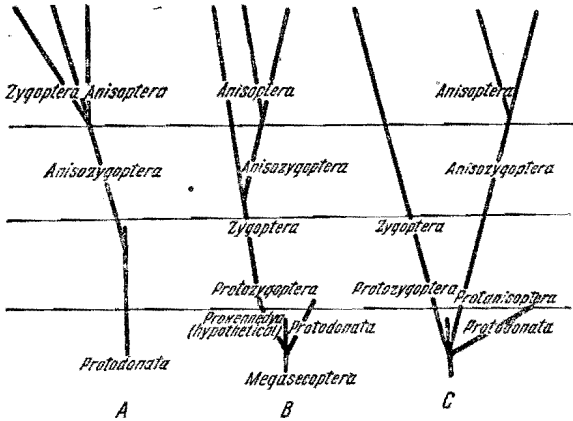


Рис. 20. Схемы эволюции стрекоз по Гандлиршу (А), по Тилльярду (В) и по Карпентеру (С).

две группы ветвей, из которых задняя была связана базально короткой поперечной жилкой с медианой. В них можно было видеть измененные MP и CuA . Основная часть крыла не сохранилась. У *Anisoptera* довольно широкая область между MA и CuP заполнена так называемыми *median supplement* (*mspl.*) и *trigonal supplement* (*trig. spl.*), положение которых сходно с положением ветвей MP и CuA у *Permaeschna*; на этом основании я заключил, что эти «добавочные» отвечают MP и CuA *Permaeschna*. В 1932 г. я описал род *Permothemis* из нового отряда *Archodonata*

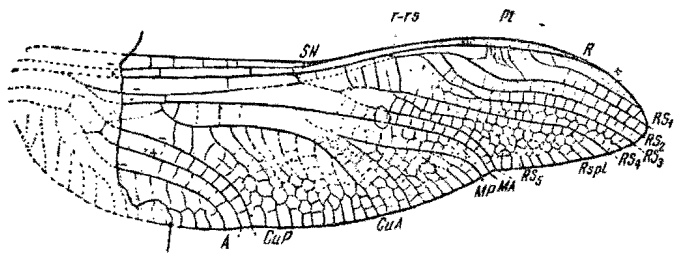


Рис. 21. *Permaeschna dolloi* Mart. Жилкование крыла по Мартынову; обозначения обычные; MP и CuA — измененные дериваты задней медианы и переднего кубитуса.

Март., в некоторых чертах строения крыльев напоминающего стрекоз а также новое семейство *Permolestidae* из *Protozygoptera*. На базе сравнений с *Archodonata*, *Permanisoptera*, частью *Protodonata* и *Meganisoptera* и сравнений их с разными группами стрекоз, я дал (1932) в более подробной форме интерпретацию жилкования у стрекоз, намеченную еще в статье 1931 г. Согласно этому толкованию, в задних крыльях *Anisoptera* мы находим 4 анальных жилки, очень похожих на те же жилки у *Permothemis*. Поддискоидальная ячея многих *Anisozygoptera* и *Zygoptera*, представленная у *Archithemidae* «овальной» ячеей, отвечает основной ячеей *Permothemis*.

только имеет вытянутое продолжение к основанию. В передних крыльях *Anisoptera* анальные жилки, благодаря сжатию этой части крыльев уже теряют свой первоначальный нормальный характер, редуцируются. У *Anisozygoptera* они совсем теряют свою индивидуальность, смешиваясь в сеть и подвергаясь известной редукции. У *Zygoptera* эта редукция идет еще дальше. Таким образом, полноту жилкования как в анальной, так и в кубитальной и медпальной областях, обнаруживает лишь *Anisoptera*, а у *Anisozygoptera* и *Zygoptera* мы встречаемся с разными стадиями его редуции. Строение жилкования *Anisoptera*, таким образом, оказывается наиболее примитивным; оно сходится в основном со строением его у многих *Palaeodictyoptera* и даже *Megaseoptera*.

В более новой работе 1933 г. Карпентер отмечает интерпретацию Мартынова крыльев *Permaeschnidae*, *Anisoptera* и других групп, но не соглашается с ней, хотя в разбор ее, в сущности, не входит. Интерпретация Мартынова, — говорит он, — основана преимущественно на концепции жилкования у *Permaeschna*, почему он и ограничивает свое рассмотрение этой формой. Касаясь ветвей МР и CuA, он говорит, что, по Мартынову, CuA потерял здесь свое основное соединение со стволом Cu и отходит от М близ середины крыла, но так как, — говорит он, — основная часть крыла не сохранилась, то нет никаких оснований поддерживать мысль, что CuA присоединился или слился с М. Что касается МР *Permaeschna*, то эта жилка, по его мнению, — такая же вторичная жилка, как и подобная ей, например, radial supplement. В результате, он считает интерпретацию жилкования у *Permaeschna* необоснованной в виду того, что важнейшая часть крыла ее не сохранилась.

Чтобы не возвращаться вновь к указанному выше возражению, мы сразу же отметим здесь одно недоразумение. Что касается отношений CuA, то я вовсе не высказывал мысли, что CuA будто бы оторвался от Cu и слился с М. Я говорил, что «задняя груша» (т. е. CuA) соединена короткой поперечной жилкой со стволом М и слабой косою жилкой с CuP (стр. 142). И далее: «слабая жилка, которая идет косо от поперечной жилки m-cu к CuP, отвечает по своему положению наружной стороне треугольника у *Aeschnidae*, ее можно рассматривать как базальную часть CuA. Короткая поперечная жилка m-cu сохраняет у *Permaeschna* еще свое первоначальное положение и не образует продолжения наружной стороны треугольника» (стр. 143, 1931, перевод с английского). Из приведенного совершенно ясно, что ни о каком слиянии CuA с М я не говорил, а высказал другую мысль.

Относительно МА я согласен, что она подобна rsl., но никем не доказано, что эта «дополнительная» RS есть какое-то новообразование.

Сохранность крыла *Permaeschna* нельзя назвать плохой, не сохранилась основная часть с arculus и стерся участок в средней части; жилка, которую я принимал за CuA, сохранилась не плохо.

О толковании мною анальной области у *Anisoptera* Карпентер не упоминает. Наконец, я вовсе не принимал *Permanisoptera* за предков *Anisoptera*. Я сказал (1932, стр. 24) буквально следующее: «в то время как подотряд *Permanisoptera* Mart. представляется предшественником (не предком) настоящих *Anisoptera*, подотряд *Protanisoptera* Сагг.¹ есть уклоняющаяся редуцированная (в жилковании) группа, похожая более на *Anisoptera*».

ГЛАВНЫЕ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ СТРЕКОЗ

Вот в самых кратких чертах история вопроса об эволюции стрекоз. Мы имеем, следовательно, четыре различных теории по этому вопросу — Гандлирша, Тилльярда, Мартынова и Карпентера. Мы не будем останавливаться на первой теории, по которой стре-

¹ Здесь подразумевалось только сем. *Ditaxineuridae*, так как описание сем. *Pholidoptilidae* Z a I. тогда еще не было опубликовано.

козы произошли из *Protodonata*, отряда переходного от *Palaeodictyoptera* к *Odonata* (по Гандлиршу). Эту гипотезу нельзя принять потому, что его *Protodonata*, т. е., как *Protagriidae*, так и *Meganeuridae*, пошли по другим путям эволюции, чем стрекозы. *Meganeuridae* (*Meganisoptera*) близко напоминают стрекоз, тем не менее в эволюции своего жилкования они значительно отклонились от последних и сильно специализовались. Переходными между *Palaeodictyoptera* и стрекозами их назвать никак нельзя. Они очень рано развились, и в карбоне многие представители их достигли гигантских размеров, что уже само по себе является признаком особой специализации и филетической старости. В перми существовала одна ветвь их, подсемейство *Tyrinae*, но и эта ветвь к мезозою почти вымерла, и только из нижнего лпаса Туркестана мы ознакомились недавно с одной ветвью их — родом *Liadotypus* Mart. Однако сходство *Meganeuridae* со стрекозами, особенно с *Anisoptera*, не только в крыльях, но и в строении ног, головы и частей груди и брюшка, заставляют нас признать, что они развились из общего корня со стрекозами. Дифференцировка их из основного ствола стрекоз происходила, очевидно, в более давнее время, во времена нижнего карбона. Представление Гандлирша о том, что обоим главным подотрядам стрекоз непосредственное начало дали *Anisozygoptera*, ныне устарело, так как теперь нам стали известны из перми *Protozygoptera*, *Protanisoptera* и *Permanisoptera*, но не *Anisozygoptera*.

Л я м е е р в своем интересном обзоре успехов зоологии (*Recueil de l'Inst. Zool. Torley-Rousseau*, t. I, fasc. I, 1927) примкнул к воззрениям Тилльярда и даже, видимо, еще расширил их. На стр. 213, ссылаясь на открытия и соображения Тилльярда, он говорит следующее: «Палеонтология, таким образом, подтверждает то, что изучение личиночных и современных взрослых форм уже позволяло предчувствовать (*pressentir*), что *Odonata*, прежде чем превратиться в *Anisoptera*, стали сперва *Zygoptera*: положение крыльев в покое у *Anisoptera*, перпендикулярное к телу, есть явление вторичное, а не первичное, как у *Protodonata*...» И далее: «от *Protagriidae* мы переходим к *Meganeuridae*, а отсюда к *Protozygoptera*, которые сохранили только одну анальную. Вторая анальная жилка *Anisoptera* есть, как показал Тилльярд, новообразование». Довольно сходные мысли Л я м е е р повторяет и в своем руководстве 1935 г.

Следующая весьма оригинальная теория принадлежит Т и л л ь я р д у (1928), и выше мы отметили ее исходную мысль: за наиболее примитивные он принимает маложилковые формы со стебельчатым основанием типа *Kennedyidae*. Т и л л ь я р д считает, кроме того, что вторая и четвертая ветви RS у них, как и у других стрекоз и поденок, суть вторичные вставочные ветви, которые он называет IR_2 и IR_3 и которых у предков *Kennedyidae* не было. Эти черты предков побуждают его искать предков *Kennedyidae* среди более примитивных *Megasecoptera* типа *Brodia*, только еще без вставочных ветвей RS. Путем усложнения жилкования типа *Kennedyidae* сформировались крылья других стрекоз.

Точка зрения М а р т ы н о в а до известной степени противоположна предыдущим, так как он считал, что *Anisoptera* сохранили более примитивные черты и в общем расположении жилок напоминают отчасти *Palaeodictyoptera*, а типы крыльев *Anisozygoptera*, и особенно *Zygoptera*, образовались путем ряда глубоких изменений и редукций первоначального типа.

К а р п е н т е р много возражает Тилльярду, однако, держится такого же мнения, а именно, что IR_2 и IR_3 (=нашим RS_2 и RS_6) являются вторичными жилками. Вторичны, по его мнению, также задняя ветвь MA у *Ditaxineura* и, конечно, «добавочные» RS и M у других стрекоз. Он различает в эволюции стрекоз два ствола, тем не менее из его трактовки вытекает, что и в том, и в другом случае предки должны были иметь очень мало жилок, в частности, IR_2 и IR_3 первоначально не было. Таким образом, не принимая вывода о первичности стебельчатого типа, К а р п е н-

теперь в других отношениях проводит, в сущности, прежние взгляды, а в конце концов также и взгляды, развиваемые много ранее Комстоком и Нидгэмом (1898—1899).

Имеется, очевидно, большое расхождение между точками зрения моей и других упомянутых авторов, и это различие логически ведет к очень несходным выводам.

ОБОСНОВАНИЕ СОБСТВЕННЫХ ВЗГЛЯДОВ АВТОРА НА ЖИЛКОВАНИЕ СТРЕКОЗ И ЕГО ЭВОЛЮЦИЮ

Обратимся теперь к обоснованию нашей точки зрения. Мы уже не выясняли, что крылья с небольшим числом жилок и без сетки нельзя обязательно рассматривать как первичный тип этих органов. Стадия крыльев как органов полета предшествовала стадия органов, несовершенных с точки зрения функции полета. Как показывает строение надкрылий у тараканов и прямокрылых, в таких органах продольные жилки и их ветви были связаны более или менее однообразной первичной сеткой «сосудожилки» (Мартынов). Подобную же сеть мы находим и у *Palaeodictyoptera*, особенно, у более архаического семейства *Dictyonauridae*. При дальнейшей эволюции таких крыльев, все лучшим приспособлении их к работе полета, одно из главных изменений заключалось в изменении сетки, именно, в разрежении ее или в редукции до серии поперечных, которые, в свою очередь, тоже испытывают ту или иную редукцию. За счет сетки, кроме того, образуются иногда и некоторые продольные жилки, как например, промежуточные ветви (первичные и вторичные) RS у прямокрылых, сетчатокрылых и др., и некоторые мелкие веточки. Механическое совершенствование крыльев как органов полета, неизбежно вело к редукции, к выпадению первичной сетки, а за ней и некоторых жилок, а не наоборот. В крыльях, раз утративших сетку или другие жилки и сделавшихся мембранозными, эти элементы в дальнейшем вновь возникнуть уже не могли, ибо вся основа была сильно изменена. Раз исчезнувшие жилки, подобно исчезнувшим органам, не возникают вновь, как и превратившееся в тончайшую перепонку крыло не может вернуться опять в свое исходное «доперепончатое» состояние. В этом нельзя не видеть демонстрации и подтверждения принципа необратимости эволюции Долло. Если мы находим, что у позднейших представителей прямокрылых или сетчатокрылых ветвей RS оказывается значительно больше, чем у более ранних представителей их, то это следует объяснять не появлением их в мембране заново, а образованием их из исчезавших элементов сетки. Из них же формировались и поперечные жилки, связывающие их с соседними продольными жилками. Из этого явствует, что маложилковые перепончатые крылья типа *Zygoptera*, конечно, вторичны, сильно специализованы и испытали в филогении глубокие изменения редукционного характера, а также и некоторые смещения.

Поскольку крыловые органы первоначально отходили широкими основаниями от спинок груди, — такими были и крылья *Palaeodictyoptera*, — мы, естественно, должны принимать, что и в этом отношении крылья типа *Protozygoptera* и *Zygoptera* вторичны и сильно изменены, крылья же *Palaeodictyoptera* и *Anisoptera* сохранили состояние, ближе стоящее к первоначальному. У *Anisoptera*, далее, сохранилась в крыльях сеть, хотя и измененная, а в общем расположении систем продольных жилок у них замечается больше сходных черт с *Palaeodictyoptera*, чем у других стрекоз. Все это заставляет нас с полной определенностью видеть в крыльях *Protozygoptera* и *Zygoptera* наиболее измененный, а в крыльях *Anisoptera* менее измененный, т. е. более примитивный общий тип, хотя на жизненную арену *Anisoptera* выступили значительно позже, именно — в мезозое.

Эту точку зрения мы высказали еще в 1924 г.

Нахождение в нижней перми Канзаса семейства *Kennedyidae* вовсе не противоречит нашему взгляду. Оно говорит только о том, что выработка редуцированных типов у стрекоз началась очень рано, еще в карбоне. Такой же производный тип обнаруживают и многие карбоновые *Megaseoptera*.

В филогенезе стрекоз несомненно произошла редукция MP и CuA, но их остатки естественнее искать не у *Zygoptera* или *Protozygoptera*, а у *Anisoptera* и *Anisozygoptera* с их богатым жилкованием. Мне и ранее представлялось вероятным, что в «добавочных» медианы скрываются остатки MP и CuA, но ранее это еще не было достаточно ясно. Это стало более ясным после нахождения в формации Ивы-Горы рода *Permaeschna*, у которого поле между MA и CuP как раз оказалась особенно широким и заполненным двойной системой жилок. Сравнение с такими *Protodonata*, как род *Calvertiella* Till. из нижней перми Канзаса, а также и с *Palaeodictyoptera*, особенно с представителями семейства *Spilapteridae*, затем также рода *Dictyoptilus* и некоторыми другими, показывает, что эти две группы жилок у *Permaeschna* очень похожи на MP и CuA у выше названных групп и в них трудно видеть что-либо иное, чем измененные MP и CuA, несколько сдвинувшиеся в дистальном направлении. У *Anisoptera* mspl. и trig. spl. имеют очень сходное расположение, и из этого вполне законно

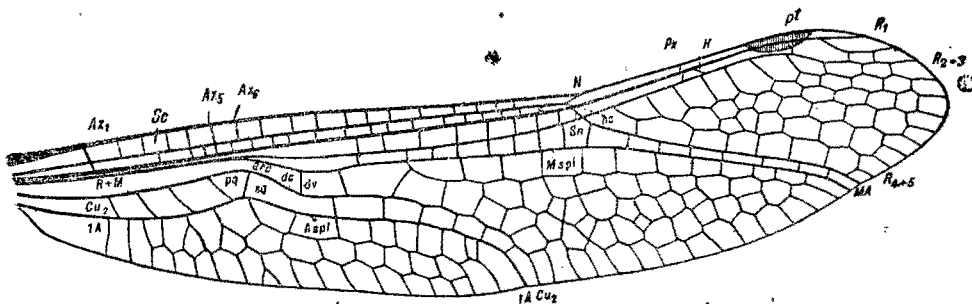


Рис. 22. *Polytaenineura stanleyi* Till. Из верхней перми (Warner's Bay) Австралии; жилкование крыла по Тилльерду; жилка, обозначенная IA, в основной части представляет собой A_{2+3} .

вывести заключение, что в них мы также имеем измененные MP и CuA, причем у многих они даже менее сдвинуты дистально, чем у *Permaeschna*.¹ У *Protanisoptera* (*Ditaxineuridae* и *Pholidoptilidae*, рис. 22) пространство между MA и CuP было несколько уже, но все же очень широко, и здесь мы также находим сложную систему жилок, связанную двумя короткими поперечными жилками с медианой, только более дистально. Это, очевидно, дериваты MP и CuA. У *Anisozygoptera* существуют, как такие формы, у которых еще хорошо сохраняются дериваты этих жилок или, по крайней мере, CuA (*Heterophlebiidae* Handl., *Stenophlebiidae* Handl., *Anisophlebia* Handl., *Selenothemis* Handl.), так и такие, у которых эти жилки вытесняются вследствие сближения MA и CuP и сохраняются только в дистальной части (*Tarsophlebiidae*, *Epiophlebiidae*), или же вытесняются совершенно (*Diastatommites* Handl., *Archithemis* Handl., *Karatawia* Mart.). У *Zygoptera* и *Protozygoptera* остатки этих жилок уже вполне редуцированы всюду, кроме, вероятно, семейства *Agriidae* (*Calopterygidae*, где некоторые «вставочные» жилки между MA и CuP являются

¹ В сущности, в трактовке mspl. и trig. spl. стрекоз, как MP и CuA, мы вовсе не должны исходить непременно из сравнения с положением дела у *Permaeschna* кроме того лишь, что у *Permaeschna* область жилок между MP и CuA была еще шире, чем у *Anisoptera*. У бывшего у меня перед глазами другого экземпляра *Permaeschna* мы не находим ясного разделения жилок между MP и CuA на две группы, но это особенного значения не имеет.

вероятно, последними измененными остатками их. Карпентер считает ветви позади МА за вторичные ветви этой жилки, а не за МР или CuA , но какие основания должны заставить нас считать все эти ветви какими-то «вторичными», новыми, — непонятно. Они, конечно, вторичны в том смысле, что они очень изменены и не имеют уже характера настоящих МР и CuA , но основу им все же дали когда-то эти жилки, которые здесь несомненно некогда существовали, как у других *Palaeoptera*.

У *Meganisoptera* они вытеснены из проксимальной половины, но от дистальной части МА отходит целый ряд ветвей, и в них, конечно, также следует видеть крайне измененные и усложненные дериваты МР и CuA . Итак, CuA , по нашему предположению, представлен у *Anisoptera* так называемой добавочной треугольника (*trig. spl.*), а основная его часть образует, может быть, наружную сторону треугольника. Такое представление о CuA не согласуется с общепринятой теперь трактовкой основной части кубитуса у *Protozygotera* и *Protanisoptera*.

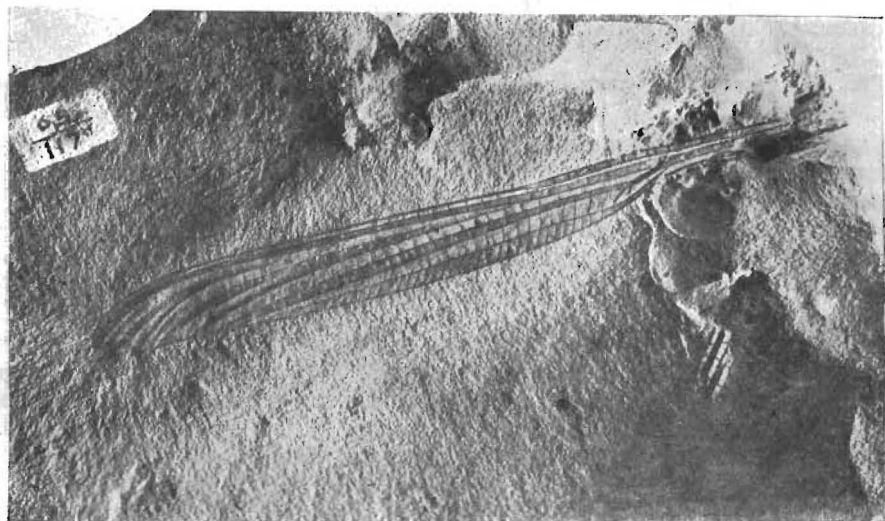


Рис. 23. *Permeopallage angustissima* Mart., n. gen. n. sp. Фотография переднего крыла.

В этих группах, а, вероятно, и у *Permanisoptera*, в основании крыла находится одна лишняя жилка против того, что есть у современных трех подотрядов. Она расположена обычно позади $M+R$ и впадает на конце в следующую жилку, продолжающуюся в CuP . Она занимает выпуклое положение и на этом основании Тилльярд и Карпентер считают ее за CuA ($=Cu_1$), а заднюю жилку, продолжающуюся далее в вогнутую $CuP+A_1$, за $CuP+A_1$. По этому толкованию выходит, что CuA и CuP идут в базальной части крыла отдельно до самого основания и что общего ствола Cu_1 в сущности, нет. Я должен сказать, что столь раннего деления Cu на два ствола мы не знаем ни у кого из *Palaeodictyoptera* и *Megaseoptera*. Очень раннее деление Cu мы находим у *Ephemeroptera*, но и то преимущественно в задних крыльях. Последнее вполне понятно, так как в уменьшенных округлых задних крыльях продольные жилки вообще имеют тенденцию расположиться радиально для поддержки по преимуществу планирующей основной части крыльев (считая оба крыла одной стороны за одно), и места делений продольных жилок естественно в таких случаях отступают к самому основанию. Это объяснение не применимо к стрекозам, тем более к *Protozygotera*: у них крылья в основной части сужены, а жилки их идут обычно вдоль длинной оси крыла. С механической точки зрения такое отступление деления ствола Cu в самое основание крыльев у стрекоз было бы

совершенно непонятно. У *Palaeodictyoptera* и у *Megaseoptera* деление Cu на две главных ветви всегда происходит значительно позже. Мы поэтому не сочли возможным принять указанное толкование и предложили несколько иное, а именно: передняя основная жилка есть общий ствол кубитуса, а задняя — начало первой анальной жилки. В дальнейшем обе эти жилки сближаются и сливаются, и окончательный результат получается один и тот же.

У нового рода *Permevallage* n. gen. с реки Сояны¹ лишняя жилка в стелбелке также присутствует, но расположение жилок здесь иное: CuP+A в основании непосредственно продолжается в переднюю жилку, а позади



Рис. 24. *Permevallage angustissima* Mart. g. n., sp. n. Основная часть крыла.

нее проходит вогнутая жилка, на конце связанная Y-видно как с передней жилкой, так и с задним краем. Я думаю, что эти две основных жилки *Permevallage* все же гомологичны таким же жилкам других *Protozoptera*, и в передней из них мы должны поэтому видеть ствол Cu, а в задней — основную часть A₁, только последняя здесь как бы оторвалась от CuP+A₁.

Весьма трудной представляется интерпретация отношений и хода анальных жилок.

Повидимому, все авторы согласны в том, что у *Zygoptera* и *Protozoptera* A₁ в конце стебля сливается с CuP. У *Protozoptera* это слияние представляется очевидным, и отсюда Тилльярд выводит расположение соответственных жилок и у *Zygoptera*, у которых по этому автору A₁ подходит к CuP через так называемый анальный перекрест (anal

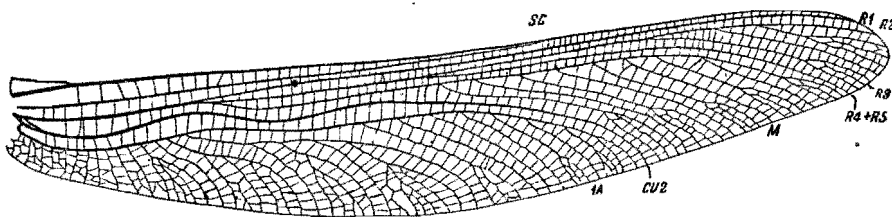


Рис. 25. *Typus permianus* Sell.; жилкование крыла. По Карпентеру.

crossing, ac.). Тилльярд и другие авторы полагают, что и у других стрекоз A₁ сливается с CuP, и это слияние происходит также через посредство анального перекреста. Карпентер держится другого мнения: он полагает, что так дело обстоит только у *Zygoptera*, а у *Protanisoptera*, *Anisozoptera* и *Anisoptera* A₁ проходит отдельно от CuP до самого основания, а анальный перекрест есть одна из поперечных жилок между CuP и A₁.

Я считаю, что и в интерпретации анальной области мы должны исходить не из крайне специализированных крыльев *Zygoptera* и *Protozoptera*

¹ Род *Permevallage* n. gen. будет описан в другой работе. Жилкованием крыльев он больше похож на *Agriidae* (*Calopterygidae* s. l.), чем на других *Zygoptera*, но в то же время отличается тем, что крылья его очень узки. Размеры крупные. Мы выделяем его в особое семейство *Permevallagidae* n. fam.

и не из *Anisozygoptera* + *Protanisoptera*, а более всего из *Anisoptera* и напоминающих их в этом отношении *Meganisoptera*.

Мы желали бы, во-первых, отметить факт значительного сходства в строении анальной области *Anisoptera* и *Meganisoptera*. Этот факт стано-

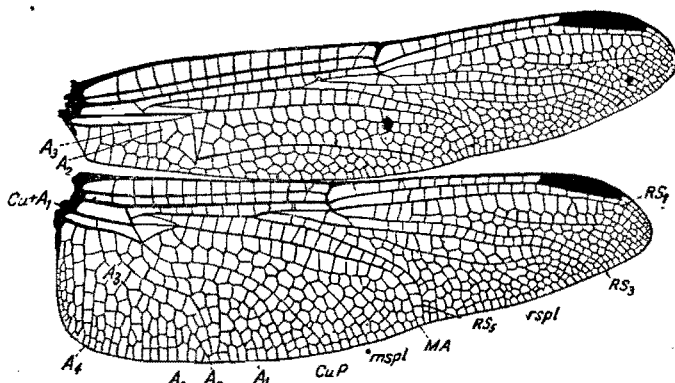


Рис. 26. Крылья *Orthemis ferruginea* Fabr. По Комстоку из Мартынова. Обозначения обычные; rspl — добавочная сектора радиуса; mspl — добавочная медианы; базально от нее расположена добавочная треугольника (trigonal supplement).

вится особенно ясным при сравнении крыльев *Anisoptera* с крыльями таких родов, как *Arctotypus* Mart., *Oligotypus* Carr., *Typus* Sell. (рис. 25), *Megatypus* Till. Если мы возьмем такие формы, как *Neocordulia*, *Perithemis*, *Macrothemis*, частью *Orthemis* (рис. 26) и т. п., то мы на этих примерах действительно можем убедиться в сходстве строения их «анальной» жилки с такой же жилкой у *Meganisoptera*. У последних мы находим также жилки, входящие в состав общей анальной жилки: 1) выпуклую дистальную жилку с ветвями, 2) вогнутую жилку с меньшим числом ветвей, 3) выпуклую (третью) жилку со многими ветвями и, наконец, 4) ряд мелких ветвей, отходящих прямо от ствола анальной. Эти жилки явно отвечают у *Libellulidae* (s.l.) выпуклой A_1 , с ветвями, более слабой A_2 у *Aeschnidae* (s.l.), заключенной в «петлю», и сложной A_3 , а за ней следуют, как у *Meganisoptera*, различное (2-4) число веточек, отходящих прямо от общего ствола анальной жилки.

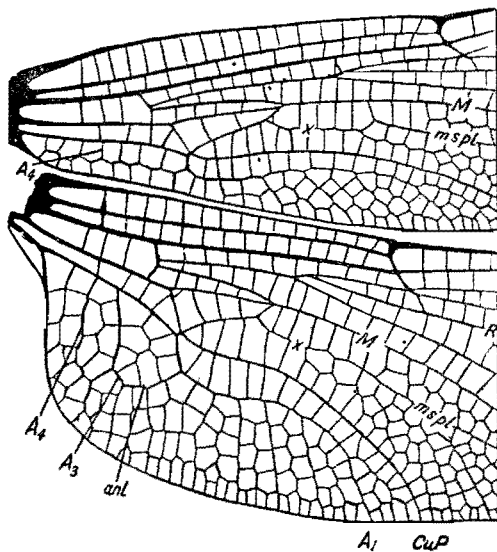


Рис. 27. *Boyeria irene*. Основная часть крыльев; x — trigonal suppl.; mspl — medial supplement; anl — анальная петля. По Комстоку; изменено по Мартынову (1932).

У *Aeschnidae* (s.l.) A_2 , как известно, берется в короткую петлю между A_1 и A_3 и сильно видоизменяется, но A_1 и A_3 сохраняют нормальный характер (рис. 27). Весьма сходное строение имеют те же жилки у *Permotthemis* (*Archodonata*), которые, в свою очередь, похожи на соответствующие жилки у *Spilapteridae*.

Большое сходство в строении анальных жилок у *Anisoptera* и *Meganisoptera* не может быть случайным, чисто конвергентным; оно говорит, ко-

нечно, о родстве, о сходстве в основной конституции, о каком-то родстве с *Archodonata* и, наконец, с некоторыми из типичных *Palaeodictyoptera*; оно свидетельствует о том, что основные черты строения анальной области и жилкования ее в задних крыльях у *Anisoptera* и *Meganisoptera* унаследованы в своих главных чертах от древних предков их, еще очень близко напоминавших *Palaeodictyoptera*.

В передних крыльях анальная область подвергается известному сжатию и изменению уже у *Meganisoptera*. У *Anisoptera* это сжатие пошло дальше, в связи с чем и изменения здесь крупнее: A_1 вытягивается в длину, но сохраняет еще свой первоначальный характер как у *Libellulidae*, так и у *Gomphidae-Aeschnidae*; основные черты строения сложной A_3 и A_2 еще ясны у многих *Libellulidae*, но у *Aeschnidae* и *Gomphidae* уже утрачиваются, и от ствола A_2 нередко отходит лишь ряд коротких жилок, образующих один или два ряда ячеек сзади.

Прямая жилка, идущая от начала свободной (идущей назад) части A_2 к началу A_1 , есть, конечно, вторичная жилка, образовавшаяся уже у ранних *Anisoptera*; в нее могли войти дериваты: поперечной $Cu_1 + A_1 + A_2$. Итак, вряд ли можно сомневаться в том, что общий анальный ствол образовался в результате слияния основных частей A_2 , A_3 , A_4 и т. д. То же произошло и у *Meganisoptera*. Более примитивно будет то положение, когда A_2 , A_3 и A_4 в основании сближены, как у *Permothemis*.

Трахейзация этого ствола весьма оригинальна, так как соответствующая трахейная ветвь входит не в основание, а в конец ствола; A_2 трахеизуется не всюду одинаково. Так, для *Gomphus descriptus* соответствующая трахея A_2 в передних крыльях отходит от $Cu + A_1$ (обозначение наше), а в задних от конца трахейного ствола A_{2+3} . Проникновение этих трахей в жилки A_2 , A_3 и A_4 и т. д. происходит у взрослых через жилку, названную Тилльярдом анальным перекрестом (anal crossing). Эта жилка резко выделяется из прочих поперечных и у большинства *Meganeuridae*. Однако первоначально, как это показали Комсток и Нидгэм (1898 и 1899, также Нидгэм, 1903 и Комсток, 1918), трахея анального ствола входила в крыло совершенно независимо и отдельно от Cu и лишь позже сблизилась с кубитальной трахеей так, что обе они оказываются уже идущими в одной жилке. Почему и как случилось то, что анальная трахея пошла в кубитальную жилку и стала проникать в анальную жилку с конца, мы не знаем, однако, это странное окончательное расположение трахей не должно заставлять нас видеть в заднем анальном стволе лишь вторичную жилку. Трахеи испытали в истории стрекоз разнообразные смещения и новые разрастания, и основывать на них наши гомологизации жилок невозможно. Впрочем, на молодых стадиях развития крыльев анальная трахея, как мы отметили выше, входит в крыло совершенно отдельно от кубитальной, и сближение ее с последней происходит позже.

У *Anisozygoptera* мы встречаемся уже с более или менее значительной редукцией анальных жилок, причем характер редукции очень разнообразен, и у некоторых, в том числе у *Epiophlebia*, уже имеется большое приближение к *Zygoptera*.

У мезозойских *Archithemidae* мы уже не находим характерной для *Anisoptera* прямой жилки, продолжающей ствол A_{2+3+4} ; здесь этот ствол на конце загибается вниз, а затем соединяется с A_1 , очерчивая некоторую овальную ячею (это ясно у *Selenothemis* Нидгэм и др.); A_2 , однако, небольшая, A_3 еще меньше; A_1 длинная и подобна A_1 у *Aeschnoidea* (рис. 28).

У *Heterophlebiidae* (лиас) следы овальной ячейки еще имеются, но ветви A_2 и A_3 трудно различимы, так как дают общую сетку.

У *Isophlebiidae* (юра) A_2 совсем не объединяется с A_1 , идя назад самостоятельно; ветви A_2 , A_3 и т. д. смешались в общий ствол.

У других (*Tarsophlebia*, *Stenophlebia* [юра]) A_{2+3} уже как бы переходят в A_1 , но это произошло вторично. То же мы видим у *Epiophlebia* (рис. 29),

но разграничение A_2 и A_1 еще довольно ясно. Здесь имеется уже явный переход к *Zygoptera*. Остатки овальной ячейки и отграничения A_2 мы находим среди *Anisoptera* у лиасовой формы *Gomphoides brodiei* В u c k m a n n; прекрасно выражена она также у родов подотряда *Protanisoptera*.

Среди *Zygoptera* больше сходства с *Anisozygoptera* обнаруживают *Agrionidae*. Так, у *Vestalis amoena* Selys (по Нидгэму, 1903) A_1 сохраняет тот же вид, как у многих *Anisozygoptera*. У места соединения A_1 с CuP находятся две округлых ячейки, в которых возможно видеть гомомоны овальной ячейки *Anisozygoptera*. A_2 , A_3 и т. д. слились в общий ствол, но ствол этот уже продолжается до места соединения A_1 и CuP, как у *Anisoptera*. Образование этого соединения, очевидно, диктовалось механическими потребностями, как у *Anisoptera*. Позади A_{2+3+4} ... находим целый ряд ячеек, и отдельные аналия уже не разграничены, подобно тому, как мы видим это у *Anisozygoptera*.

У форм со стебельчатыми крыльями анальная область позади A_{2+3} ... редуцируется и остается только концевая часть анального ствола.

A_2 объединяется с задним краем до области *argulus*. Остаток продольной жилки (продолжения A_{2+3}) первоначально естественно упирался прямо в задний край, против начала *argulus*, как в менее редуцированных крыльях *Cora*, *Thore*, *Pseudophnea* и других *Amphipterygidae*.

У *Coenagrionidae* остаток ствола A_{2+3} ... + продолжение его a_2 — a_1 редуцируются дальше. У *Lestidae* A_1 сильна, длинна, а названный ствол короткий; у *Agrion* и близких он еще более редуцируется.

Маленькая веточка внутри от AC, рисуемая Т и л л ь я р д о м (1928) на рис. 10С-8 есть остаток ствола A_{2+3} , а не новообразующаяся жилка.

У *Protanisoptera* ствол A_{2+3-1} хорошо выражен и перед овальной ячейкой загибается назад.

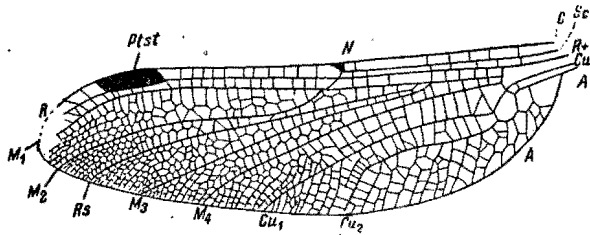


Рис. 28. *Selonothemis liadis* Н a n d l. Заднее крыло. По Гандлиршу (верхний лиас Мекленбурга); обозначения оригинала.

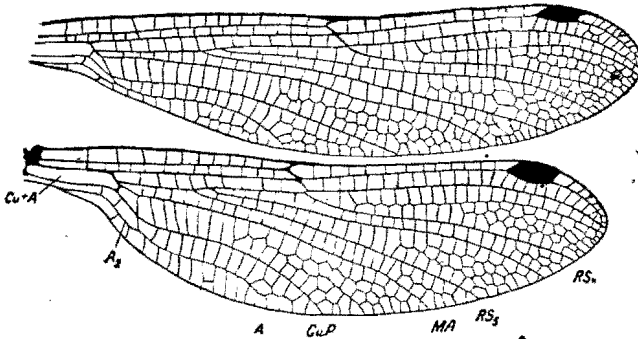


Рис. 29. *Epiophlebia superstes* S e l y s. Крылья. По Мунцу из Мартынова.

У *Protozygoptera* нет и следа этого ствола. Он, конечно, слился с задним краем и редуцировался.

Трудно нарисовать картину эволюционных изменений анальных жилок в деталях, но вряд ли можно сомневаться в том, что процесс шел от состояния, когда существовало несколько анальных жилок, объединившихся в основании, к состоянию у *Zygoptera* и *Protozygoptera*, в котором мы встречаемся с последними стадиями их редуции. Интересен факт пол-

ного отсутствия остатков заднего ствола у *Protozygoptera*; они, следовательно, пошли в этом отношении дальше, чем *Zygoptera*, и по этой, как и по некоторым другим причинам (о чем ниже), не могли быть предками последующих *Zygoptera*.

Теперь нам надо остановить наше внимание на жилке A_1 . Слилась ли она в основании с CuP и Cu или же она, быть может, соединяется в тот же ствол $A_{2+3...}$?

Слияние основной части A_1 с кубитусом принималось, в сущности, всеми авторами, в том числе Кюмстоком и Нидгемом; последние лишь считали A_1 за Cu_2 , а CuP за Cu_1 . В последнее время, однако, Карпентер выдвинул положение (1931), в силу которого A_1 слилась с кубитусом только у *Zygoptera* и *Protozygoptera*, а у *Anisozygoptera*, *Anisoptera* и в подотряде *Protanisoptera* A_2 не сливается с Cu , а идет независимо от последнего до самого основания крыла. Выходит, следовательно, что и ствол $A_{2+3...}$ у этих групп есть лишь базальное продолжение A_1 . По этому взгляду *Zygoptera* и *Protozygoptera* оказываются резко отличными от остальных *Odonata*. С этим вряд ли можно вполне согласиться, так как если между *Anisoptera* и *Zygoptera* различия действительно велики, то разнообразные вымершие *Anisozygoptera* в разных отношениях в значительной мере заполняют пропасть между этими двумя подотрядами; очень трудно, например, согласиться с тем, что в то время как у *Anisozygoptera* A_1 самостоятельна, у *Agridae* она сливается в основной части с Cu , когда позади этой жилки протекает такая же жилка, как у первых. Карпентер основывается в своем предположении на положении дела у *Ditaxineura* Till., но, по моему, для разъяснения вопроса об анальной жилке эта форма не дает ничего нового; мы находим здесь, как и у *Pholidoptilon* Zall., по существу то же положение, что и у многих *Anisozygoptera*, например у *Archithemidae*, в то время как другие *Anisozygoptera* более походят на *Zygoptera*. Я не думаю поэтому, чтобы *Zygoptera* претерпел в этом отношении отличную от прочих подотрядов судьбу. Если правильно то, что у *Anisozygoptera* A_1 на всем протяжении протекает отдельно от Cu , то то же должно быть и у *Zygoptera*. Это заставляет нас еще раз поднять вопрос о том, правильно ли мнение, что A_1 у *Odonata* в основной части слились с Cu ?

В пользу того мнения, что A_1 не сливается с Cu , говорит не только кажущаяся их независимость у *Ditaxineura*, но также и расположение у *Meganeuridae*. Однако доводы в пользу слияния более вески. За это слияние говорит следующее: 1) отношение A_1 к Cu у *Protozygoptera*; 2) расположение анальных у *Isophlebiidae* (A_1 впадает в Cu , а A_2 идет назад, отдельно от A_1), а в связи с этим — и у *Archithemidae*; 3) то обстоятельство, что у всех *Odonata*, насколько известно, трахея A_1 является ветвью Cu ; 4) положение дела у *Archodonata*. Первое утверждение не оспаривается никем, но следующие три мне представляются важнее. В самом деле, впадение A_1 в Cu и отдельное от нее протекание заднего анального ствола, т. е. A_{2+3+4} , по нашему толкованию совершенно ясны, а в свете этого нам становится понятным расположение этих жилок и наличие «овальной» ячей у *Archithemidae*; A_1 здесь также впадает в Cu , а A_2 направляется назад, связываясь лишь поперечной с A_1 . Такое же значение, очевидно, имеет овальная ячей и у *Protanisoptera*, разделяя области A_2 и A_1 . Правда, здесь остается не совсем ясным, как, через какую жилку подходит A_1 к Cu , но у *Ditaxineura* несомненно имела место редукция жилок между Cu и A_1 (как и в других областях), и не исключена возможность, что истинное продолжение A_1 здесь утратилось.

Если у *Pholidoptilon* такой связью служила одна из двух жилочек, подходящих спереди к овальной ячее, то вероятно, что у *Ditaxineura* такой жилкой также являлась одна из «поперечных» между Cu и «овальной» ячей.

То, что у всех *Odonata* трахея A_1 отходит от трахеи Cu , при наличии других доводов, также говорит в пользу слияния A_1 с Cu , притом древнего. Задний анальный ствол трахеизуется отдельной анальной трахеей, от-

деляющейся независимо от общего трахейного ствола крыльев. Наконец, следует принять во внимание отношения анальных жилок и заднего кубитуса у *Permothemidae*, которые обнаруживают некоторые одонатоидные черты, несмотря на несходство в жилковании косто-кубительной части со стрекозами. У *Permothemis* слияние A_1 с CuP и далее с Cu совершенно очевидно. Исходя из всего этого, я считаю, что принимаемое большинством авторов мнение о слиянии A_1 с Cu достаточно обосновано.

В виду близости *Meganisoptera* к *Odonata* и больших сходств в жилковании крыльев первых с *Anisoptera*, мы думаем, что для *Meganeuridae* следует также принять слияние основной части A_1 и Cu , только следы этой связи в дальнейшем утратились.

У *ProtozYGoptera* и *Protanisoptera* слитые Cu и A_1 в самой основной части крыльев вновь разделяются. Это и понятно, так как первоначально A_1 несомненно шла отдельно от Cu . Принимать положение, что здесь мы имеем CuA и $CuP + A_1$, невозможно, так как CuP и CuA — ветви одной жилки, а не две жилки, и начинаться в крыле независимо они не могут. Так как CuA впадал в Cu до горизонтальной части Cu , то в последней мы имеем, следовательно, не $CuP + A_1$, а $Cu + A_1$, которые дальше к основанию разделяются. Остатки ствола A_{2+3} ... у *ProtozYGoptera* подверглись редукции в большей степени, чем у *ZYGoptera*.

Ради а л ь н ы й с е к т о р. Ветви RS обозначаются иностранными авторами R_2 , R_3 и R_{4+5} или R_4 , т. е. применительно к общему обозначению их, данному Комстоком и Нидгэмом. Расположенные между ними промежуточные, или вставочные ветви обозначаются IR_2 и IR_3 (Т и л ь я р д). Я принял другое обозначение их, именно $RS_1—RS_3$. Т и л ь я р д и другие считают IR_1 и IR_2 «вставочными», т. е. позднейшими ветвями, первоначально же было, по их мнению, три ветви, из которых задняя считается продуктом слияния третьей и четвертой ветви RS .

Я принял другое, менее гипотетическое, обозначение $RS_1—RS$ потому, что ведь никем не доказано, что ветвление RS у стрекоз и других *Palaeoptera* первоначально отвечало схеме четырехветвистого RS Комстока и Нидгэма, — схеме, отражающей, в сущности, положение дел у *Trichoptera* и *Lepidoptera*. Число ветвей RS , обнаруживаемое нами у всех современных и ископаемых стрекоз, — пять. То же число ветвей RS мы находим у *Meganisoptera*, *Ephemeroptera* и у многих *Palaeodictyoptera*.

Пять ветвей RS , таким образом, характерны для *Odonatoptera*, для *Ephemeroptera* и многих *Palaeodictyoptera*, и эту черту названных надотрядов мы и характеризуем, обозначая ветви RS как $RS_1—RS_5$. Можно ли считать жилки RS_2 и RS_4 ($= IR_3$ и $R_3 = aut.$) в этих группах «вставочными», позднейшими и считать на этом основании их RS трехветвистым? Я не стану утверждать, что пять ветвей RS были характерны для всех предков *Palaeoptera*. Есть основания предполагать, что у древнейших ортоптероидов и многих других *Neoptera* RS имел первоначально лишь 2-3 ветви. Возможно, что нечто подобное было и у предков *Palaeoptera*, но, выясняя первичное строение RS , мы должны ставить вопрос шире и иметь в виду разных *Pterygota*, а не ограничиваться одними стрекозами. Представление о трехветвистости RS у стрекоз и поденок возникло в результате того, что RS_2 и RS_4 у них занимают иное, выпуклое положение и обычно начинаются V-видно, т. е. как бы не имеют естественного начала. Представление о вторичности таких жилок отставивалось в более общей форме В у д в о р т о м и другими. Мы в свое время (1924) выяснили, что особый характер таких жилок, как RS_2 и RS_4 и им подобных, был обусловлен образованием гофрированности крыльев и чрезвычайным утончением мембраны у поденок и стрекоз. Естественным результатом этого была «утеря» начал многих таких жилок у поденок и стрекоз. Несомненно, ранее этого не было, и ветви RS_2 , RS_4 (и подобные им) отходили от ствола RS нормально, как у *Palaeodictyoptera*. Считать, что они впервые возникли (как «вставочные») в пределах стволов *Odonata* и *Ephemeroptera* нет оснований. То же число

жить характерно и для многих более примитивных *Palaeodictyoptera*, *Meganisoptera* и *Ephemeroptera*, и из этого мы и должны исходить, а вопрос о том, был ли ранее RS двух- или трехветвистым, нужно ставить в более общей форме по отношению ко всем *Pterygota*.

Ветви RS у стрекоз и поденок правильнее поэтому обозначать пока как RS_1 — RS_5 . RS spl. несомненно представляет собою видоизменение существовавшей у предков *Odonata* ветви жилки RS_4 или RS_5 .

ОБ ОТНОШЕНИЯХ ПЕРМСКИХ СТРЕКОЗ К ТРЕТИЧНЫМ И МЕЗОЗОЙСКИМ

Protozygoptera Тилльярдом и Карпентером считаются предками *Zygoptera*; *Protanisoptera* принимаются Карпентером за предков *Anisozygoptera*.

Мы высказали несколько иной взгляд (1932). Хотя *Protozygoptera* и *Protanisoptera* во многом похожи на *Zygoptera* и *Anisozygoptera*, тем не менее они, по моему, не могут считаться предками последних, а лишь сходными боковыми группами их, в дальнейшем вымершими. Так же я смотрел и на отношения *Permaeschnidae* к *Anisoptera*.

Уточним нашу точку зрения*. Что касается *Protozygoptera*, то их отношения к современным группам очень интересны, так как они представляют собой как бы «пермское издание» главных современных групп *Zygoptera*. Так, *Permolestidae* весьма превосхищают тип жилкования *Lestidae*, *Kennedyidae* таким же образом походят на *Coenargiidae* и *Hemiphlebiidae*, а *Permerpallagidae* таким же образом напоминают *Agriolea* (семейство *Amphipterygidae*).

Отличия пермских форм от современных и третичных заключаются вовсе не в одной только сохранности лишней жилки в стебельке. Основным отличием их является, во-первых, то, что RS делится у них за областью узелка, в то время как почти у всех *Zygoptera* он делится до узелка. Другим не менее важным отличием *Protozygoptera* оказывается отсутствие или почти полное отсутствие у них ствола A_{2+3} . У *Agriolea* (современные) продолжение subnodus упирается в начало RS_3 ; у *Lestidae* и *Synlestidae* — в начало или в проксимальную часть RS_4 , у прочих — также в начало RS, уже близ начала RS_5 , и только у немногих, например, у части видов *Chlorocnemis*, *Isocnemis*, *Prionocnemis*, *Oristicta*, *Isosticta* и некоторых других RS начинает делиться на уровне субнодальной жилки. Однако есть основание думать, что такая особенность появилась у них вторично вследствие отступления узелка и подузелковых жилок к основанию, которое произошло уже в стволах этих родов.

У *Protanisoptera* и *Permanisoptera* RS делится также за субнодальными жилками, в то время как у *Anisozygoptera* и *Anisoptera* они всегда упираются в начало RS_3 . Позже конца SC делится RS еще у *Archizygoptera* H a n d l., но есть ли это первоначальное или вторичное состояние у них, сказать пока трудно.

Таким образом, у всех пермских *Odonata* SC сливалась с C ранее начала деления RS, и это составляет весьма существенное отличие их от мезозойских и третичных групп (кроме, может быть, *Archizygoptera*). Оно весьма резко выражено при сравнении с *Anisozygoptera*, *Anisoptera* и *Zygoptera-Aagriolea*; у *Zygoptera-Coenagriolea* это различие менее резко, так как субнодальные жилки упираются здесь в начало RS_4 и, наконец, отступают к началу RS_5 . Однако у *Zygoptera* к этим отличиям присоединяется еще сохранность больших или меньших остатков ствола A_{2+3} .

Эти отличия заставляют сомневаться в предположении авторов о происхождении мезозойских и кайнозойских стрекоз от известных пермских. Если бы мы стали на эту точку зрения, то нам пришлось бы допустить миграцию начала деления RS к основанию, а для этого у нас нет никаких данных. Против того, что известные нам пермские группы были предками кайнозойских (и частью мезозойских), говорит, кроме того, высокая механическая специализация крыльев известных пермских родов и, на-

конец, очень крупные размеры представителей многих пермских родов и даже целых семейств, как то: *Permepallagidae*, *Pholidoptilidae* (*Pholidoptilon* G. Z al., *Polytaxineura* Till.), *Permaeschnidae*.

Совершенно ясно, что крылья *Kennedyidae* и *Permolestidae* были уже весьма совершенными и, так сказать, законченными в своей эволюции, почему и сами обладатели их не могли быть предками известных нам кайнозойских и мезозойских стрекоз. Формирование этих последних могло начаться лишь от группы с более примитивным, еще не столь законченным и механизированным жилкованием.

Мне думается, что те и другие развились от некоторых общих предков, живших еще в карбоне. RS у последних, вероятно, испытывал первое деление на разных уровнях, у одних раньше, у других позже. SC уже начала сливаться с C в дистальной части крыла, но процесс этот не заходил еще далеко.

Предки *Protozygoptera* и *Zygoptera* были, вероятно, мелкими формами, и такие жилки, как MP и CuA и дополнительные RS, у них редуцировались очень быстро и рано. У *Protozygoptera* RS делился несколько позже, чем у *Zygoptera*, а слияние SC с C распространилось к основанию быстро и до известной степени независимо от начала первого деления RS. Ствол A_{2+3} ... редуцировался также весьма быстро и рано. У предков *Zygoptera*, наоборот, узелок и подузелковые жилки стали формироваться и вступать в связь с началом RS₃ или RS₄ относительно раньше, чем у *Protozygoptera*. Эта связь как полезная с механической точки зрения рано укрепилась (фиксировалась), что препятствовало дальнейшему отступанию узелка к основанию, независимо от начала деления RS. Впрочем, у ряда родов такое отступление имело место, но оно повлекло за собой и отступление, — уже вторичное, — и начало деления RS, вследствие чего связь субнодальной жилки с началом RS₄ не утрачивалась; лишь у немногих родов смещение узелка к основанию пошло дальше, в результате чего он стал вторично (как я думаю) соединяться уже с началом деления RS.

У *Agrioleidea* субнодальная жилка связалась по большей части с началом RS₃, подобно тому, как это произошло у *Anisoptera* и *Anisozygoptera*, а узелок не отступил столь значительно к основанию.

У *Anisoptera* и *Anisozygoptera* субнодальная жилка уже всюду сделалась как бы продолжением спереди RS₃, и приобретение этой связи, видимо, уже препятствовало отступанию узелка к основанию. Кроме того, RS здесь, видимо, с самого начала делился раньше, чем у *Protanisoptera*.

У предков как *Protanisoptera* и *Permanisoptera*, так и у *Anisozygoptera*, CuA и MP рано стали утрачивать свой первоначальный способ отхождения, а сжатие области между MA и CuP вызвало дальнейшее отступление и даже полную редукцию MP и CuA. У *Anisoptera*, наоборот, мы почти всюду видим, что остатки CuA (нормально выпуклый) соединяются с наружной стороной треугольника, которая, естественно, всегда выпукла. У многих современных *Anisoptera* морфологическое значение наружной стороны треугольника с первого взгляда не ясно, так как она приняла вид одной косой линии; однако у некоторых ископаемых форм, например у *Lithaeschna needhami* C o s k., да и у ряда современных, как-то: у видов родов *Hagenius*, *Boyeria*, *Gomphaeschna*, *Basiaeschna*, *Aeschnophlebia*, *Gynacantha*, *Staurophlebia*, *Aeschna californica* C a l v. и многих других, верхняя часть наружной стороны треугольника, т. е. морфологически, поперечная жилка между M и CuA, расположена почти перпендикулярно к M и, следовательно, под углом к остальной части CuA, идущей на соединение с CuP. Уступ Cu, который мы находим всюду и который, вероятно, имеет весьма древнее происхождение, в дальнейшем был усилен образованием вторичной короткой продольной жилки, образовавшей верхнюю сторону треугольника. Эта жилка начала формироваться, очевидно, и у некоторых *Anisozygoptera* (ср. семейство *Heterophlebiidae*), но формирование треугольника у них, во

всяком случае, не получило дальнейшего развития, вероятно, в связи с некоторым сужением крыльев в основной части и редукцией и отступанием наружу основной части CuA , особенно в передних крыльях. В большинстве случаев здесь имело место формирование четырехугольника, как у *Zygoptera*.

Как бы то ни было, треугольник формировался у предков *Anisoptera* на базе сохранения архаического состояния, — сохранения основной части CuA , соединяющейся с CuP для образования общего ствола Cu . Расположение жилок в этой части у *Zygoptera* и у *Anisozygoptera* носит более измененный, более вторичный характер.

Весьма примитивные черты мы находим в мезозойском семействе *Archithemidae*, однако и здесь A_2 , A_3 и т. д. подверглись значительной редукции, как у других *Anisozygoptera*.

Первоначальный основной план строения крыльев *Anisozygoptera* был довольно близок к такому же плану строения у *Anisoptera*, но затем жилкование у первых пошло по пути изменений в сторону *Zygoptera*, иногда до почти полного уподобления последним (*Epiophlebiidae*).

Protozygoptera и *Zygoptera* вступили на путь редукционных изменений и приобретения стебельчатости гораздо раньше, и восстановить первоначальный тип их жилкования гораздо труднее. Однако MP , CuA , A_2 и A_3 , несомненно, должны были существовать прежде.

Присутствие в перми уже готовых специализованных типов *Protozygoptera*, *Protanisoptera*, и близких к последним *Permanisoptera* заставляет нас отодвинуть их начальную эволюцию далеко вглубь карбона и даже в нижний карбон. О том, каковы должны были быть предки их, мы будем говорить ниже, а сейчас вернемся кратко к тому, что нам известно конкретно об истории главных стволов.

Тип *Protozygoptera-Zygoptera*

Этот тип, как оказывается, был уже хорошо представлен в перми рядом высоко специализованных родов, которые были объединены Гилльердом в один подотряд *Protozygoptera*. Мы считаем это название не совсем удачным, так как ни один род и ни одно семейство этого подотряда не

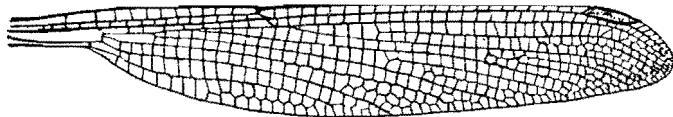


Рис. 30. Заднее крыло *Philoganga montana* Selys (?).
По Мунцу.

носит характера предков тех или иных *Zygoptera*; более подошло бы к ним, например, название «*Parazygoptera*». Это, действительно, есть боковая группа ствола настоящих *Zygoptera*, известных нам пока не раньше мезозоя, а главным образом из кайнозоя. Чрезвычайно любопытно, однако, что в этой пермской радиации мы встречаемся с теми же типами, — по крайней мере в том, что касается крыльев, — с какими мы встречаемся много позже, в кайнозое, среди настоящих *Zygoptera*. Так, общий характер крыльев форм семейства *Lestidae* предвосхищен, как уже выше отмечено, семейством *Permolestidae*, роды семейства *Coenagriidae* с упрощенным жилкованием предвосхищены семейством *Kennedyidae*, а в пермском семействе *Permepallagidae* мы видим провозвестников таких *Agriidae* (прежних *Calopterygidae*), как род *Philoganga* (рис. 30) и некоторые другие.

Kennedyidae известны нам по трем родам (*Opter*, *Kennedyia* и *Progoneura*) из нижней перми Канзаса, и один подобный род я видел из верхней перми реки Сояны. Все это высоко специализованные роды, очень

похожие по своим крыльям на некоторые современные роды, но обладающие особенностями, которые не позволяют не только включать их в группу *Zygoptera*, но и видеть в них предков их. История настоящих *Zygoptera* остается ещё очень неясной. Из третичных отложений мы знаем целый ряд разнообразных *Coenagriidae*, меньше *Lestidae* и *Aagriidae*, но из мезозоя (юры и триаса) *Zygoptera* известны еще очень слабо; они относятся Г а н д л и р'ш е м к двум вымершим семействам — *Eosagriidae* Н а н д л., *Steleopteridae* Н а н д л. и семейству *Epallagidae* Н а н д л.

К этому надо присоединить еще *Triassolestinae* Т и л л. (триас Австралии), которых, в сущности, можно считать особым семейством. В отношении RS к узелку они так же сильно отличаются от *Protozygoptera*, как и современные формы. Пренодальных жилок у них было несколько, в том время как у пермских *Permolestidae*, *Kennedyidae* и у современных *Coenagrioides* число их редуцировалось до двух.

Последнее обстоятельство также подтверждает высказанные мною соображения о том, что жилкование крыльев *Zygoptera* сформировалось не из жилкования пермских *Protozygoptera*, а независимо от них, от каких-то неизвестных общих предков, у которых SC сближалась и сливалась с C на разных уровнях RS. У одних место соединения их весьма рано отступило к основанию, так что RS делился позже области узелка, у других узелок сформировался не перед, а после начала деления RS. Жилкование *Protozygoptera*, как мы знаем теперь, несколько не более примитивно, чем у *Zygoptera*, если не считать сохранения у них одной лишней жилки в основании крыла (об этом см. выше), а также того, что нодальная и субнодальная жилки у *Kennedyidae* и *Permoepallagidae* еще не были расположены на одной прямой; кроме того, у некоторых *Permolestidae* SC не была еще вполне слита с C даже в постнодальной области (in litt.).

Особое положение занимает известная из триаса и юры небольшая aberrantная группа *Archizygoptera* Н а н д л., состоящая из трех родов: *Triassagrion* Т и л л. (триас Австралии), *Protomyrmeleon* Н а н д л. (верхний ярус Мекленбурга и доггер с. Галкина, Каратау) и *Tillyagrion* М а р т. (нижний ярус Англии). Здесь SC очень сильно укорочена и кончается на C раньше начала первого деления RS, который к тому же делится несколько иначе, чем у *Zygoptera*; признаков образования узелка нет, равно как нет и arculus. Эту группу нельзя включить сейчас ни в *Zygoptera*, ни в *Protozygoptera* и приходится считать ее вместе с Гандлиршем особым подотрядом. Если деление RS за концом SC здесь первично, то эта группа стоит ближе, пожалуй, к *Protozygoptera*.

Все известные нам находки *Protozygoptera*, — а их теперь уже не мало, происходят из районов, которые были расположены в северной умеренной зоне пермского времени, — из северо-восточной части Европейской части СССР и из Канзаса; только одна форма, *Permagrion falcandicum* Т и л л., найдена в верхней перми Фальклендских островов, т. е. в области с прохладно-умеренным климатом.

В конце перми или в начале триаса все или большинство *Protozygoptera* быстро вымирают, разделяя в этом отношении судьбу ряда водных групп. Вероятно, это следует поставить в связь со значительным изменением климатических условий в области Европы при наступлении триаса.

В мезозое Европы появляются уже *Zygoptera*, но эти формы совсем не были похожи на *Protozygoptera* и, как уже указано, никак не могли произойти от последних. Вероятно, вместе с наступлением в триасе иного, более жаркого климата, в область Европы иммигрировали формы, свойственные именно такому климату. Где перед этим обитали эти *Zygoptera* или их предки, мы не знаем, но, несомненно, они должны были претерпеть где-то очень длительную эволюцию, раз они развились не из *Protozygoptera*, а из каких-то общих предков с ними. Более раннюю дифференцировку тех и других нужно отодвигать уже ко временам карбона.

Тип *Anisozygoptera*

Anisozygoptera были представлены в мезозое рядом очень различных семейств. Это доказывает, что дифференцировка их и всего подотряда происходила гораздо раньше — в перми и даже в верхнем карбоне. Из перми мы теперь знаем несколько родов, — они составляют особый подотряд *Protanisoptera*, — которые находились в таких же отношениях к *Anisozygoptera*, как *Protozygoptera* к *Zygoptera*. В крыльях всех этих родов, — *Ditaxineura* Till., *Camptotaxineura* Till., *Pholidoptilon* G. Z a l., *Polytaxineura* Till., — RS начинает делиться позже, иногда значительно позже узелка, в то время как у *Anisozygoptera* подузелковая жилка упирается в RS или в промежуток между RS₃, RS₄. В основании крыльев *Protanisoptera* существует иногда короткая абортивная жилка (Cu). Роды *Pholidoptilon* (Тихие горы, река Сояна) и *Polytaxineura* (пермь Австралии) имели более полное, род *Ditaxineura* (Канзас) — более упрощенное жилкование (рис. 19, 21, 22 и 29).

Пространство между MA и CuP у всех этих родов было широко, и в нем мы находим измененные дериваты MP и CuA. У лучше известных *Ditaxineura* и *Pholidoptilon* существовала и овальная (анальная) ячея, как в крыльях *Archithemidae*. *Protanisoptera*, вообще, в такой же мере предвосхищали тип крыльев *Anisozygoptera*, как *Protozygoptera* — тип *Zygoptera*. Учитывая факт гораздо более позднего деления RS у *Protanisoptera*, мы считаем невозможным, чтобы *Anisozygoptera* могли произойти непосредственно от них; они могли выдифференцироваться только от иных, более примитивных форм, у которых RS делился на разных уровнях, а SC соединялось с C позже начала деления RS. Такие формы существовали, конечно, гораздо раньше — в перми и даже раньше.

К мезозою *Protanisoptera* вымирают подобно *Protozygoptera*, а их место занимают *Anisozygoptera*, которые, в свою очередь, испытывают быстрое вымирание в конце мезозоя и начале кайнозоя.

Тип *Anisoptera*

Мы уже достаточно останавливались на том положении, что тип жилкования крыльев *Anisoptera* обнаруживает сохранность многих примитивных черт в строении анальной области, в нередко довольно хорошей сохранности остатков CuA и MP, в общем богатстве сети и в характере RS.

С *Anisoptera* мы встречаемся; однако, только с мезозоя, впервые в верхнем-триасе Австралии (род *Aeschnidiopsis*), а затем в лиасе и юре Западной Европы. Гандлирш относит мезозойских *Anisoptera* к семейству *Gomphidae* и семейству *Aeschnidiidae*. У мезозойских *Gomphidae* глаза были еще широко разделены на темени, треугольники крыльев были сходны и вытянуты. У *Aeschnidiidae* треугольник был узкий и вытянутый спереди назад, сетка богатая. *Libelluloidea* из мезозоя пока неизвестны.

В третичных отложениях мы встречаемся уже с целым рядом *Aeschnoidea*. Некоторые лиасовые *Anisoptera* очень походили на *Anisozygoptera* (ср. семейство *Heterophlebiidae*), и граница между этими подотрядами была иногда, повидимому, не очень резка. Ствол *Anisoptera*, несомненно, продолжался и в перми и был, очевидно, близок к стволу *Anisozygoptera*. Пермских представителей его мы не знаем, но семейство *Permaeschnidae* с реки Сояны в жилковании своих крыльев отчасти уже предвосхищало тип *Anisoptera*. К сожалению, основная часть крыльев *Permaeschna* не сохранилась, и мы не знаем, было ли и здесь действительное сходство с *Anisoptera*. Очень возможно, что здесь было больше сходства с *Protanisoptera*. Во всяком случае, производить каких-либо *Anisoptera* из *Permaeschna* никак не возможно. Отметим еще раз, что в отношении узелковой и подузелковой жилок к RS *Protanisoptera* и *Permanisoptera* больше отличаются от *Anisozygoptera* и *Anisoptera*, чем *Protozygoptera* от *Zygoptera*.

Итак, все известные *Odonata* перми по существу значительно отличаются от мезо- и кайнозойских стрекоз (не считая *Archizygoptera*, положение которых нам еще недостаточно ясно) и характеризуются, главным образом, тем, что RS делится у них после узелка и узелковых жилок, а также и присутствием в основании крыльев одной лишней короткой жилки¹ (вероятно, начала Cu). Получается таким образом, что все известные пермские группы стрекоз, на основании указанных общих черт в жилковании крыльев, могут быть объединены в один комплекс родственных (как я думаю) подотрядов, которому можно было бы дать название «*Permodonata*» (в моем смысле, а не в смысле Ю. М. Залесского), а мезо- и кайнозойские группы (не считая *Archizygoptera*) составят другой комплекс «*Neodonata*». То обстоятельство, что основные адаптационные направления или подотряды *Neodonata* оказались, — главным образом, в третичное время, — повторяющимися те же основные направления *Permodonata*, представляется мне замечательным и весьма поучительным. С первого взгляда, конечно, бросаются в глаза не общие черты обоих комплексов, а более яркие и заметные сходства *Zygoptera* с *Protozygoptera* и *Anisozygoptera* из *Protanisoptera*, и неудивительно, что авторы стали производить *Zygoptera* из *Protozygoptera* и *Anisozygoptera* из *Protanisoptera*, но такая филогения, как мы выяснили выше, была бы совершенно неправильной. Аналогичные отношения хорошо известны из мира млекопитающих. Главные адаптивные направления в подклассе плацентарных млекопитающих уже предвосхищены подобными же направлениями среди *Marsupialia*, однако, связывать генетически сходные типы тех и других теперь никто не станет. Далее: основные биологические типы млекопитающих были уже частью предвосхищены некоторыми группами среди пермских и триасовых *Theromorpha*, однако, первые не произошли от последних; это были совершенно независимые радиации. Те же явления существуют, несомненно, и в отношениях ряда групп громадного «класса» насекомых,² только менее заметны.

Я прихожу, следовательно, к таким заключениям. *Permodonata* и *Neodonata* представляют собою два различных генетически комплекса, произошедших, наверное, из общих корней, из общей предочной группы, жившей еще в карбоне, но рано разошедшихся и испытавших различную судьбу. Группа, в которой наметились черты *Permodonata*, пережила свой расцвет уже в пермское время и именно в умеренной зоне. Эта группа развивалась, очевидно, очень быстро, так как уже в нижней перми существовали такие специализованные типы с редуцированным жилкованием как *Kennedyidae*. Основные адаптационные направления наметились, очевидно, не в перми, а ранее, в карбоне. Наибольшие изменения испытал отдел, давший *Protozygoptera*; стволы *Protanisoptera* и *Permanisoptera* отклонились в крыльях от предочных групп меньше, но все же в перми они дали уже высоко развитые, как бы законченные типы. В конце перми или в начале триаса, в связи, надо думать, с значительными изменениями климатических и физико-географических условий, все *Permodonata* вымерли, а в мезозое на смену им в областях Европы и Америки появились новые стрекозы из комплекса *Neodonata*. Где они жили и развивались до этого времени, мы не знаем. В мезозое главное место заняли *Anisozygoptera*, другие же группы были представлены частью еще довольно архаическими типами, например из *Zygoptera*, значительно уступавшими в высоте специализации крыльев пермским *Protozygoptera*. Основные типы специализации *Neodonata* ярко наметились, главным образом, в третичное время и эти

¹ Ее нет, по Тилльярду, у рода *Pernagrion* с Фальклендских островов, однако, по другим признакам жилкования он очень близок к *Permolestidae* и должен быть включен в группу *Protozygoptera*.

² Нельзя приравнивать класс насекомых к классам позвоночных *Tetrapoda*. По разнообразию, количеству групп и древности он отвечает, конечно, всем *Tetrapoda*, а классы последних — главным образом отрядам насекомых.

типы оказались замечательным образом повторяющимися адаптационные типы *Permodonata*. Очевидно, выработка таких сходных типов была делом неизбежным; ее требовала, вероятно, вся обстановка и условия жизни.

И среди *Neodonata* наиболее сильные специализации и отклонения от типа предков испытала линия *Zygoptera*, *Anisoptera* же оказались более консервативными, лучше сохранившими основные черты предков. Возможно, что эта черта их и позволила им пережить близких *Anisozygoptera* и испытать пышный расцвет в третичное время.

Тот факт, что уже в нижней перми *Permodonata* достигли очень высоких ступеней специализации, заставляет считать, что выработка разных групп их, а также и ствола *Neodonata* происходила гораздо раньше. Общие предки тех и других жили, надо думать, в нижнекаменноугольное время. Во всяком случае в верхнем карбоне мы застаем в Европе и Северной Америке близко родственную *Odonata* группу — отряд *Meganisoptera*, который достиг большой эволюционной высоты и крайней специализации уже в верхнем карбоне. Его отношения к *Odonata* представляют очень большой интерес.

ОТРЯД MEGANISOPTERA

Сюда относятся семейство *Meganeuridae* с подсемействами *Meganeurinae*, *Tyrinae* и *Liadotyrinae*, и семейство *Paralogidae*, некоторыми (Тилльярд) считаемое также лишь подсемейством первого семейства.

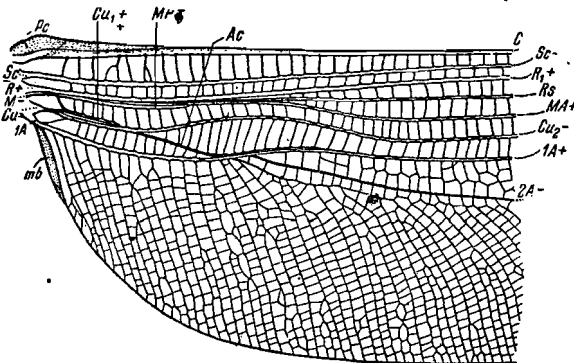


Рис. 31. *Megatypus schucherti* Till., основная часть заднего крыла. По Тилльярду (1925); обозначения изменены.

Meganeurinae известны из верхнего карбона Западной и Центральной Европы. *Tyrinae* — из перми Северной Америки и Европейской части СССР, и *Liadotyrinae* — из нижнего лиаса Туркестана. *Paralogidae* известны из верхнего карбона Северной Америки.

Meganeuridae очень напоминают *Anisoptera* и *Anisozygoptera*, особенно первых как своими крыльями, так и в не меньшей степени строением груди,

ног, головы, отчасти брюшка. Крылья у них большие, в покое распрямленные в стороны, задние немного расширяются в основной части. Есть прекоставальная перепонка, обычно короткая; SC длинная и доходит до конца крыла; образования узелка и птеростигмы нет, если не считать рода *Liadotyrus*; RS впадает в M, которая в основной части крыла загибается вперед или почти сливается с R, как у стрекоз. Самостоятельных MR и CuA нет: остатки их вошпи, вероятно, в систему ветвей, отходящих сзади от дистальной части MA. CuP простой, волнистый. A₁ несет ряд ветвей; подойдя к A₂, она на коротком протяжении соединяется с ней (рис. 31), а затем направляется вперед, вероятно, через сильную косую жилку, анальный перекрест, и сливается с Cu. Однако часто обе эти жилки, Cu и A₁, вскоре опять разъединяются и идут до основания рядом, но отдельно (рис. 31), как у *Protanisoptera*. Следующий анальный ствол, обозначаемый Тилльярдом (в основании) как IA, несомненно, продукт слияния основных частей A₂, A₃, A₄ ..., как у *Anisoptera* и *Anisozygoptera*, о чем уже было сказано выше. Треугольника и смежных структур нет.

RS делился, как правило, поздно, особенно у *Tyrinae* и *Paralogidae*, в чем эти группы (особенно род *Oligotyrus* C a r p.) определенно походят на *Protanisoptera*.

Общим habitus'ом богатого жилкования *Meganisoptera* очень походят на *Anisoptera*, хотя позднее деление RS отчасти сближает их с *Protanisoptera*. Согласно приведенной интерпретации жилкования, *Meganisoptera* стоят близко к *Odonata* и могут быть даже включены в них в качестве особого подотряда, хотя я все же считаю более правильным видеть в них особый отряд. *Meganisoptera* представляют собой, таким образом,

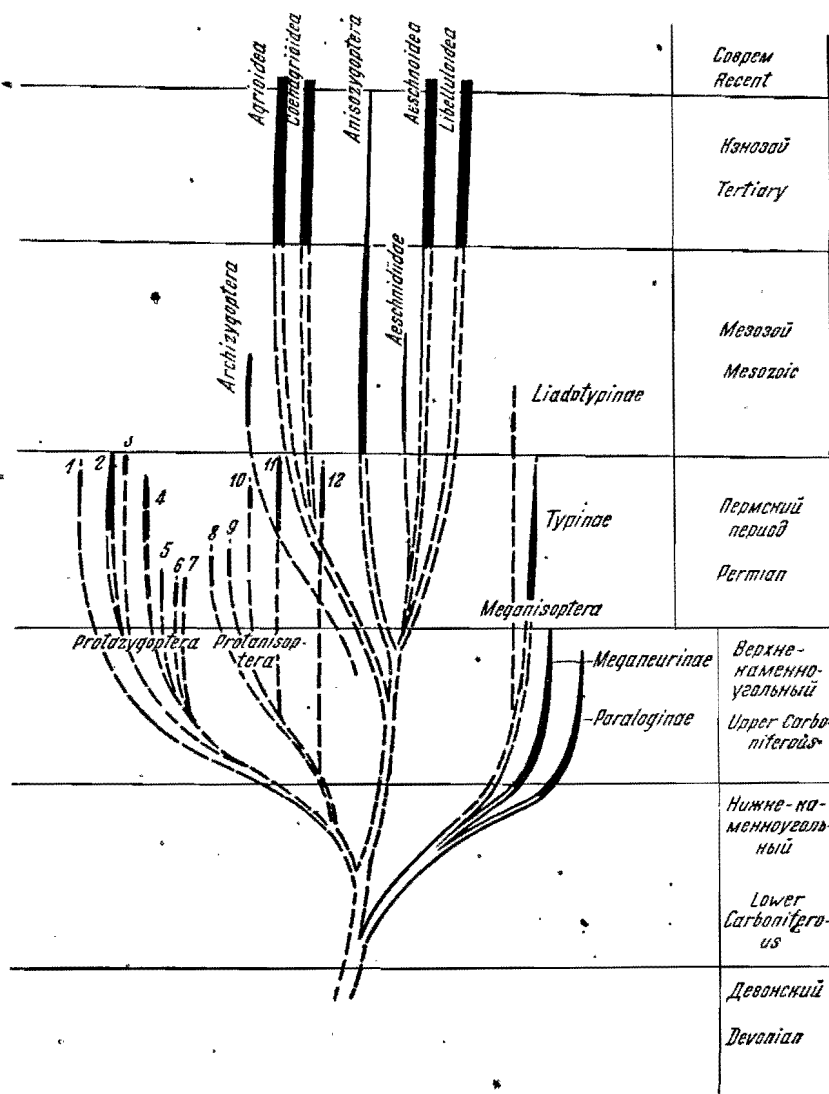


Рис. 32. Опыт схемы эволюции стрекоз.

1—7 семейство и роды *ProtozYGoptera*: 1 — род *Permeallage* n. gen. (in litt.); 2 — сем. *Permolestidae* с несколькими видами из Европ. части СССР; 3 — близкий к нему род (и семейство) *Permagrion* Till.; 4 — неописанный род сем. *Kennedyidae* Till. (4—6) — с реки Союны; 5 — род *Kennedyia* Till.; 6 — род *Progoneura* Carr.; 7 — род *Opter* Sell.; 8—11 — семейство и роды *Protanisoptera*; 8 — род *Camplotaxineura* Till.; 9 — род *Ditaxineura* Till.; 10 — род *Ditaxineurella* n. gen. (с реки Сылвы, in litt.); 11 — сем. *Pholidoptilidae* G. Z al. (Европ. часть СССР и Австралия); 12 — сем. *Permaeschnidae* (подотряд *Permanisoptera*). В центре начинается ствол *Neodonata*, а справа расположены ветви *Meganisoptera*; названия на схеме.

самую раннюю, именно — карбоновую радиацию ствола стрекоз, достигшую высокой степени специализации и огромных размеров уже в верхнем карбоне (*Meganeurinae*, *Paralogidae*). Карбоновые группы жили в тро-

пической зоне и к концу карбона быстро вымерли, подобно другим водным *Palaeoptera* этой зоны (в Европе и Северной Америке). Некая группа *Meganeuridae* очевидно еще раньше попала в более северные области и из нее сформировались пермские *Tyrinae* умеренной зоны, но к триасу и они вымерли, и только одна aberrантная ветвь *Liadotypinae* как-то дожила в области Средней Азии до нижнего мiasа.

Тот факт, что самая древняя радиация стрекоз оказалась по своему богатому жилкованию более сходной с *Anisoptera* — *Anisozygoptera*, чем с *Zygoptera* и *Protozygoptera*, имеет, по моему, немаловажное значение в смысле указания на общий характер нижнекарбоновых предков. Эти предки никак не могли быть маложилковыми формами вроде *Kennedyidae*, или *Protokennedyia*, а обладали, несомненно, довольно полным жилкованием, которое должно было напоминать жилкование низших, т. е. нижнекарбоновых *Palaeodictyoptera*. Сетка, конечно, была; существовали и обычные жилки MP и CuA, только в ряду стрекоз они стали отесняться наружу, редуцироваться и т. д. Если бы предки стрекоз походили на *Protozygoptera*, или на *Protokennedyia*, было бы непонятно, как могла уже в карбоне развиваться такая богатая крыловыми жилками радиация, как *Meganisoptera*, несомненно, близко родственная стрекозам. Типы с редуцированным жилкованием каждый раз формировались из групп, сохранявших известную полноту жилкования, но затем в значительной мере вымирали. Более консервативный в основных признаках тип дожил до настоящего времени в лице *Anisoptera*, и сохранение им некоторых общих черт предков не только не является исключением, а скорее даже правилом, ибо высоко специализованные, хорошо приспособленные к данным условиям группы, как правило, всегда вымирают при перемене этих условий, и взамен их выступают группы более генерализованные или не столь односторонне специализованные. Эта закономерность была уже давно отмечена американским палеонтологом К о п о м.

Наши представления об отношениях и истории каменноугольных, пермских и мезо-кайнозойских стрекоз мы пытались выразить графически на фиг. 32. Наиболее ранняя, каменноугольная радиация *Meganisoptera* расположена с правой стороны; предполагается, что ствол ее отходит глубоко в нижнем карбоне. На левой стороне расположен пермский комплекс *Protozygoptera*, рано подвергшийся изменениям редуциционного характера. Правее его расположен комплекс *Protanisoptera*; как не испытывший такого рода редуций он поставлен ближе к стволу *Anisozygoptera* + *Anisoptera*.

Согласно нашему заключению, корни *Protozygoptera* и *Protanisoptera* + *Permanisoptera* объединяются в нижнем карбоне. Радиацию *Neodonata* — *Zygoptera*, как повторяющую *Protozygoptera*, следовало бы расположить над последней, но это неудобно было сделать на нашей плоскостной схеме. По той же причине *Anisozygoptera* + *Anisoptera* расположены не над комплексом *Protanisoptera*, а правее его. Согласно вышеприведенному, корни *Zygoptera*, *Anisozygoptera* и *Anisoptera*, как родственных групп, объединяются в карбоне в общий ствол *Neodonata*.

ОТРЯД *SYPHAROPTEROIDEA* H A N D L.

Здесь относится семейство *Sypharopteridae* H a n d l., с единственной формой *Sypharoptera pneuma* Handl. из Mazon Creek, Ill. (рис. 33).

Судя по рисунку Гандлирша (рис. 55), крылья здесь гомономны и направлены в стороны, хотя отчасти и назад, что вероятно связано с условиями захоронения. Я думаю, что в этой форме мы имеем перед собой представителя какой-то особой группы *Paleoptera*, т. е. особого отряда, который и выделен Г а н д л и р ш е м (1911).

В пользу того, что мы имеем здесь дело с представителем *Palaeoptera*, говорит, между прочим, симметрия в расположении крыльев; крылья

хотя и отогнуты несколько назад, но под одним и тем же углом на обеих сторонах. Это производит определенное впечатление того, что на дно упало насекомое с распростертыми крыльями, но при этом немного сдвинулось вперед, в результате чего прилипшие к илу крылья на обеих сторонах сходным образом отодвинулись назад. Прямокрылые погибают со сложенными крыльями, а если крылья и раскрываются, то симметрии при этом ждать трудно. В стороны и назад крылья направлены у мух (*Muscidae*), но предполагать здесь какое-либо сходство с мухами едва ли приходится.

Итак, это какой-то aberrantный palaeopteron. Гандлирш говорит (1911) о некотором сходстве крыльев его с крыльями *Megaseoptera*, но тут же отмечает отсутствие у *Sypharoptera* какой-либо связи M с R и Cu с M. На мой взгляд *Sypharoptera* в некоторых отношениях гораздо более походит не на *Megaseoptera*, а на семейство *Spilapteridae* из *Palaeodictyoptera*. R длинный и таким же образом загибается

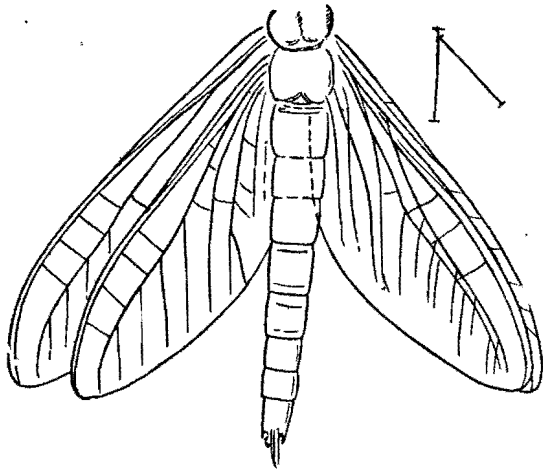


Рис. 33. *Sypharoptera pneuma* Handl. По Гандлиршу.

в апикальной части назад, как у *Spilapteridae*; сходный вид имеет RS и, особенно, поле между R и RS. Это поле сильно расширено у *Sypharoptera*, и в нем проходит несколько (Гандлирш рисует 4 и 5) поперечных жилок. С подобным, хотя обычно и не столь сильным расширением этого поля мы встречаемся и у *Spilapteridae*, например, у родов *Homaloneura* и *Homaloneurites*, и находящийся в нем ряд поперечных жилок иногда (например, в задних крыльях *Homaloneurina ornata* Vogt) очень напоминает те же жилки *Sypharoptera*. Очень сильно расширено радиальное поле и у рода *Neuburgia* Mart. из *Spilapteridae* и некоторых других. Строение и расположение R и RS у *Sypharoptera* указывают, по моему, на то, что этот род представляет собой какую-то aberrantную ветвь *Spilapteridae* или корней этого семейства. M и Cu у нее сильно упростились и уже не позволяют включать ее в *Palaeodictyoptera*, хотя она и является, по моему, отпрыском этого отряда.

На конце брюшка виден короткий яйцеклад.

ОТДЕЛ НОВОКРЫЛЫХ — НЕОПТЕРА

Этот отдел состоит из насекомых, с самого начала своей истории приобретших способность в покое складывать свои крыловые органы крышеобразно или плоско на спине. В связи с этим у них обособилась в основании особая маленькая югальная область, которая в дальнейшей эволюции группы приобрела огромное значение в увеличении поверхности заднего крыла; она дает обычно особую перепончатую область их, названную мною «*neala*» (1923). Отсюда и весь отдел этих насекомых я обозначил *Neoptera*.¹

Этот отдел, в верхнекаменноугольное время почти равноценный по объему отделу *Palaeoptera*, в нижней перми отодвигает последних на второй план и с верхней перми начинает занимать главенствующее положение. В мезозое *Palaeoptera* сократились до двух отрядов, дошедших до настоящего времени, *Neoptera* же продолжали дифференцироваться и в настоящее время составляют практически всю массу *Pterygota* земной поверхности, приспособленных к жизни в самых разнообразных условиях.

У обоих сохранившихся по ныне отрядов *Palaeoptera*, — стрекоз и поденок, — нимфы обитают в пресноводных водоемах, в которых они и проводят большую часть жизни, в то время как взрослая фаза, особенно у поденок, живет очень недолго.

Neoptera в большинстве перешли к чисто наземному образу жизни, но и среди них имеется несколько групп, нимфы и личинки которых ведут чисто водный образ жизни, и нелишне отметить, что такие группы среди близких к ним отличаются сохранением ряда примитивных черт; таковы *Plecoptera*, *Megaloptera*, *Trichoptera*, многие *Diptera* и *Coleoptera*. Своим сохранением веснянки (*Plecoptera*) обязаны более всего экологии своих нимф, живущих в прохладных текучих водах. В минувшие времена, особенно во времена палеозоя, относительное количество водных группы было гораздо выше.

Отдел современных *Neoptera* ясно распадается на три огромных группы, которые мы назвали (1923, 1925) подотделами, а именно: подотдел *Polyneoptera*, подотдел *Paraneoptera* и подотдел *Oligoneoptera*.

Эти подотделы легко различаются в разных чертах строения, образа жизни, превращений, но в связи с тем, что общая классификация насекомых вообще в значительной мере проводится по крыльям, а также в связи с тем, что ископаемые формы нам известны более всего по этим же органам, мы и для общей дифференциальной характеристики подотделов взяли за основу крыловые органы и дали соответствующие названия. Подотдел *Polyneoptera* соответствует всем прямокрылым в старом, широком смысле слова, плюс веснянкам и эмбиям. Последних сближали иногда с псоцидами (*Copeognatha*) и даже со стрекозами и поденками (*Pseudoneuroptera*), но в настоящее время принадлежность к *Polyneoptera* не только веснянок, но и эмбий, вместе с их ископаемыми родственниками, не может вызывать сомнений.

¹ Это название было принято Л я м е е р о м в 1927 г., но позже он изменил его, как отмечено выше, в *Neoptilota*. Я не вижу достаточных оснований для принятия этого изменения и сохраняю свои прежние названия.

Что касается прямокрылых в старом смысле слова, то они уже Г а н д л и р ш е м были подразделены (1908, 1925) на два надотряда — *Orthopteroidea* и *Blattaeformia*. К *Blattaeformia* им причислялись не только таракановые, т. е. *Blattoidea*, *Mantodea* и *Isoptera*, но также и сеноеды (*Copeognatha* или *Psocoptera*), *Mallophaga*, *Siphunculata* и *Zoraptera*. С отнесением в один надотряд с таракановыми также и четырех последних отрядов согласиться ни в коем случае нельзя, и мы еще в 1925 г. (отчасти и в 1923 г.) сблизили их с надотрядом полужесткокрылых, т. е. *Hemipteroidea* (*Rhynchota*), образовав особый подотдел *Paraneoptera*. Крэмpton уже давно указывал на некоторые сходства в жилковании крыльев между псоцидами и полужесткокрылыми. В последнее время на родство этих групп обратили внимание Т и л л ь я р д и К а р п е н т е р и, наконец, к тому же теперь склонился и Л я м е е р. В своем интереснейшем обзоре зоологии 1936 г.¹ он делит своих *Neoptilota* = *Paurometabola* на две части: *Orthoptera* и *Hemiptera*, причем в число первых он включает две группы — *Polynephridia*, по объему отвечающих (в современных группах) нашим *Polyneoptera*, и *Oligonephridia*, отвечающих нашим *Corrodentia*, с тем отличием, что он включает в последнюю группу и *Thysanoptera*, которых мы, при настоящем состоянии наших знаний об этой группе, включать в *Paraneoptera* с уверенностью не решаемся.

Во вступительных замечаниях к обзору *Hemiptera*, однако, он определенно говорит (стр. 383), что «их (т. е. *Hemiptera*) можно объединить с *Oligonephridia*; они имеют только 4 мальпигиевых трубочки, 3 членика в лапках и потеряли церки; они сосут, хотя не по способу *Siphunculata* и *Thysanoptera*, но иначе».

Сходство между сеноедами и полужесткокрылыми в крыльях, в строении головы (наличие крупного щитка [clypeus] у сеноедов и полужесткокрылых) и челюстей, а также в трехчлениковости лапок, не говоря уже о малом числе мальпигиевых трубочек, — все это определенно говорит о большей близости сеноедов, вместе с примыкающими к ним паразитическими отрядами, а вероятно и *Zoraptera*, к полужесткокрылым, чем к *Polyneoptera*. В строении и жилковании пеала, где оно развито, *Paraneoptera* весьма значительно, даже резко отличаются от *Polyneoptera*, а потому объединять их с последними невозможно. Если не объединять *Copeognatha* с *Hemipteroidea*, то для них следовало бы создать особый подотдел, в пользу чего свидетельствует, конечно, многое, но в виду существования ряда черт, сближающих их с *Hemiptera*, мы пока не усматриваем в этом необходимости. Нашим подотделам мы придаем значение крупнейших единиц, на которые только можно разделить *Neoptera*. Всех *Polyneoptera*, несмотря на их крайнее разнообразие, мы принимаем за один подотдел, как за один подотдел мы считаем и всех насекомых с полным превращением (*Oligoneoptera* или *Holometabola*). При таком положении дела родственные друг другу большие сверхотряды *Hemipteroidea* и *Psocopteroidea* (раньше мы называли их *Corrodentia*, но под этим названием имеют в виду обычно только одних сеноедов и не включают сюда *Mallophaga*, *Anoplura* и *Zoraptera*), мы попрежнему предпочитаем объединять в один большой подотдел *Paraneoptera*.

Как мы видим, та общая классификация, главным образом современных насекомых, которую мы предложили в 1925 г. на основании строения крыльев и основанная в большей мере на строении югальной области задних крыльев, все более оправдывается при сравнительном рассмотрении других органов.

У *Polyneoptera* задняя югальная область или, когда она достаточно хорошо развита, включает в себя несколько, иногда целый ряд, продольных жилок (*venae jugoradialia*), или же югальная жилка почти сразу же

¹ Aug. Lamèrè. Précis de Zoologie. Les Insectes. Recueil de l'Institut Zoolog. Torley-Rousseau, T. VI, Fasc. 4, 1936.

после своего начала ветвится (*Plecoptera*). У *Oligoneoptera* югальная область задних крыльев, как бы хорошо она ни была развита, содержит в себе не более одной настоящей продольной жилки (*vena anguata*), притом всегда простой, без ветвей.

У *Paraneoptera* neala, где это образование развито, также содержит в себе только одну жилку, но эта жилка может иногда ветвиться в дистальной части. В этом отношении *Hemipteroidea*, как мы видим, меньше отличаются от *Oligo-*, чем от *Polyneoptera*, однако, в других отношениях, как по строению крыльев, так, тем более, и в других чертах организации, они резко отличаются как от *Oligo-*, так и от *Polyneoptera*. *Psocoptera* примыкают к ним, но поскольку они в разных отношениях задержались, так сказать, на весьма первобытной стадии, они не столь резко отличаются от других подотделов; однако, их положение легко выясняется из сравнения других структур и других органов.

Нас могут спросить, можно ли не только характеризовать, но и называть наши комплексы терминами *Polyneoptera*, *Oligoneoptera* и *Paraneoptera*, раз под эти термины подходят не все относимые сюда группы, а есть и исключения? Мы думаем, что можно, так как подобные «исключения» всегда находятся, да и задача классификации животных как эволюирующих групп заключается не в установлении искусственных, хотя бы и точных рубрик, как в книжном каталоге, а в выделении, характеристике и соответственном обозначении родственных комплексов, обособившихся от других с древнейших времен. Родственность их, наличие общих и сходных наследственных зачатков в дальнейшей эволюции и в сходных условиях неизбежно, как правило, ведет к параллельному образованию сходных структур, а по ним мы обычно и судим об их близости. У отдельных компонентов данного развивающегося ствола те или иные структуры могут по тем или иным причинам — обычно внешним, — не развиться или не доразвиться, но из этого не следует, что их надо резко отделять, раз в основных чертах они построены по тому же плану; в этих случаях необходимо выяснять происхождение этих отклонений.

Терминами *Polyneoptera*, *Oligoneoptera* и т. п. мы хотели отметить весьма характерные и легко обнаруживаемые при эволюции разных групп черты, появляющиеся в крыльях параллельно в массовом масштабе.

Первоначально у предков всех трех подотделов задние крыловые органы были вполне подобны передним (первичная гомомерия) и носили в той или иной мере характер надкрылий. Различать среди них три будущих подотдела по жилкованию крыльев было бы, очевидно, очень трудно, — так же, как трудно различать будущие органы по ранним закладкам их. Когда, однако, у наших *Neoptera* явно наметилась потребность в увеличении поверхности первично гомомерных крыловых органов, при спрыгивании на землю с растения или со скалы, тогда всюду параллельно началось расширение задних крыльев, начиная с задней части. Это расширение задних крыльев началось во всех подотделах *Neoptera*, у самых разнообразных групп, и всюду мембранизация и расширение началось с югальной и анальной областей. Эта общность процесса говорит об общих причинах, которые и заключались в развитии планирования и полета.

Однако, как это вполне понятно, различные большие группы, обособившиеся еще в более ранние времена, реагировали на потребность расширения крыльев различным образом, и эти различия, в частности, сказались и на югальной области. Конечно, такие различия проявились яснее и резче на более поздних и крупных представителях, чем на ранних. Эти различия реакций обязаны, несомненно, различию в наследственных зачатках крупных групп. Они и обусловили то, что у разных отрядов *Polyneoptera* параллельно стали дифференцироваться в растущей югальной области по несколько продольных жилок, а у *Oligoneoptera* и *Paraneoptera* по одной, только эта единственная продольная югальная жилка у многих *Hemip-*

tera стала на конце ветвиться. Хотя этот процесс формирования югальных жилок шел независимо в разных группах, но по сходствам их мы теперь до известной степени можем судить и о родственности тех или иных групп.

Процесс расширения задних крыльев и образование югальных жилок шел в массовом масштабе, но во всех трех отделах мы находим отдельные небольшие, а иногда и крупные группы, где этого расширения или вообще не было, или оно намечалось очень слабо. Это ничуть не говорит о том, что это совсем особые группы. Эволюционный процесс расширения не мог идти одинаково во всех группах данного большого комплекса, ибо он находился под контролем разных факторов, преимущественно механического характера, которые в разных случаях не могли быть одинаковыми. Можем ли мы свести к таким общим факторам задержку в появлении расширения «jugum'a» или его слабое развитие. Это задача трудная, но, мне думается, не неразрешимая.

Для этого мы должны выяснить, чем отличаются все такие группы в разных подотделах. В подотделе *Polynoptera* это будут эмбии, большая часть термитов и, может быть, некоторые веснянки, у которых расширение анальной области очень незаметно (частью здесь произошла вторичная редукция). Все эти группы отличаются особо мелкими размерами. Из ископаемых сюда же следует отнести *Miomoptera*, которые также очень мелкие, и некоторых мелких ортоптероидов.

В отделе или подотделе *Oligoneoptera* более обычны группы, в которых задние крылья очень слабо или вообще не расширялись в ано-югальной области; сюда, например, относятся отряды сетчатокрылых и скорпионовых мух с их дериватами — двукрылыми. В других отрядах *Oligoneoptera* ано-югальная область вообще не разрасталась только у групп с мелкими размерами тела. Среди чешуекрылых сюда относятся *Micropterygidae*, *Protoneuridae* и родственные им семейства, а затем *Nepticueidae* и некоторые другие семейства из так называемых *Tineodea*, у прочих же *Frenata* югальная область испытала то или иное расширение.

Среди *Trichoptera*, на ряду с семействами, обладающими расширенной ано-югальной областью, мы находим соседние семейства с более или менее гомономными крыльями, и несомненно, что такую гомономию обнаруживают по преимуществу также семейства, представители которых отличаются мелкими размерами [*Hydroptilidae*, большая часть *Rhyacophilidae*, *Philopotamidae*, *Beraeidae*, *Sericostomatidae*, мелкие *Leptoceridae* (род *Setodes*) и др.]

Среди *Hymenoptera* ано-югальная область совершенно не увеличилась в задних крыльях (югальная даже вообще редуцировалась) у всех паразитических и близких к ним групп, которые первоначально были очень мелкие, а также у некоторых *Aculeata*, главным образом у муравьев. У жуков, в связи с тем, что их передние крылья носят характер элитр, задние крылья, как правило, более или менее расширены в анальной и югальной областях, однако это расширение крайне слабо у многих *Staphylinoidea*, которые, в общем, отличаются мелкими размерами.

В подотделе *Paraneoptera* югальная область не только не расширилась, но даже подверглась обратному развитию, во-первых, у всех *Psocopteroidea*, т. е. у *Copeognatha* (сеноеды), *Zoraptera* и, надо думать, у крылатых предков *Mallophaga* и *Anoplura*, с переходом к паразитизму потерявших крылья. У *Hemiptera*, как правило, в задних крыльях произошло значительное разрастание анальной и югальной областей; не испытали этого процесса только *Homoptera-Sternorrhyncha*, т. е. как раз группы (кокциды, алеуродиды, псиллиды, тли), представители которых отличаются мелкими, а зачастую и очень мелкими размерами.

Надотряд *Thysanopteroidea*, одними сближаемый (Лямеер) с *Psocopteroidea*, другими — с прямокрылыми, обладает крайне узкими крыльями, и предполагать, что даже у предков их задние крылья в аналь-

ной области были расширенными, ни в коем случае нельзя. Этот отряд состоит сплошь из мелких форм, а многие из них даже крайне мелкие.

Из этого краткого обзора общая картина становится вполне ясной. В процессе выработки сначала планирующего «соскальзывания» с растений или скал, а затем и полета, несомненно явилась неизбежная потребность в расширении задних крыловых органов, но она сказывалась и была эффективной лишь на более крупных, средних и не очень мелких формах. В таких группах всюду и начался этот процесс расширения анальной и югальной областей, протекавший параллельно их мембранизации. Механические условия для передвижения в воздухе, в частности — для полета, сильно отличны для очень мелких форм; поэтому неудивительно, что у них полет стал развиваться иначе, а это сказывалось на строении крыльев. У групп, состоявших из малых форм, процесс указанного расширения задних крыльев или намечался в слабой степени, или вовсе не намечался, соответствующие же группы, приспосабливаясь к специальным механическим условиям своих перелетов, меняли строение крыловых органов иным образом. У многих необходимость увеличения летательной поверхности вела не к расширению пластинки задних крыльев, а к удлинению рядов краевых волосков, т. е. к образованию так называемой бахромки. По такому пути пошли *Thysanoptera*, *Microtrichoptera*, *Microlepidoptera*. У других почти вся работа при полете легла на передние крылья, а задние уменьшались или вовсе редуцировались. У третьих крыловые органы средне- и заднегруди стали работать независимо и т. д.

Итак, процесс расширения задних крыловых органов в анальной части происходил первоначально, т. е. в верхах девона и в карбоне для одних, несколько позже — для других (*Oligoneoptera*), в массовом масштабе; его не испытали, или испытали в измененном виде, лишь группы с более мелкими представителями, по причинам механического порядка. В различных крупных группах это расширение пошло, однако, несколько differently, и в частности, в разраставшихся югальных областях жилкование формировалось различно, несмотря на общность факторов механического порядка.

Эти различия приходится рассматривать уже как выявление в позднейших стадиях различий в наследственных зачатках, полученных в отдаленные времена. Эти различия тем лучше бывают выражены (обычно), чем дальше пошла эволюция данного органа.

Конечно, разные группы отличаются строением самых различных органов разной древности, но мы считаем, что дать названия и самые краткие диагностические признаки вполне уместно на основе строения неала развитых форм, ибо неала есть «новая» часть крыла, практически — некоторое новообразование, которое появилось в основании анальной области; далее оно развивалось уже независимо в пределах отдельных отрядов и отдельных семейств, давая, однако, сходные формы в пределах отдельных крупных группировок. Название *Polyneoptera* обозначает комплекс групп, у которых в задних крыльях, в случаях их более или менее значительного расширения, югальные области формируют в себе несколько радиально расходящихся жилок. К этому же комплексу должны быть отнесены и те родственные группы более мелких форм, у которых указанный процесс пошел более медленно или вовсе не намечался в связи с их мелкими размерами.

ПОДОТДЕЛ *POLYNEOPTERA*

Итак, к этому подотделу относятся все прямокрылые в старом широком смысле слова, а кроме того веснянки и эмбии, которых то соединяли с «ложносетчатокрылыми», то выделяли в совершенно особые группы (подклассы Г а н д л и р ш а в 1908 г.)

Прежние прямокрылые уже Гандлиршем были разделены на два надотряда (в 1908 г. он называл их подклассами) — *Orthopteroidea*, с отрядами *Orthoptera*, *Phasmoidea*, *Dermaptera* и *Thysanoptera*, и *Blattaeformia*, к которым он причислил также и *Psocopteroidea*.

Я счел необходимым (1923, 1925) исключить из *Blattaeformia* весь сверхотряд *Psocopteroidea*, который был объединен мною с *Hemipteroidea* в подотдел *Paraneoptera*, а комплексу из оставшихся отрядов дал название *Blattopteroidea*. То же разделение провел под другими названиями и К р э м п т о н (1924).

К *Orthopteroidea* я присоединил первоначально (1925) также *Plecoptera*, *Embiodea* и *Dermaptera*, но затем выделил их в особые надотряды, сначала *Dermaptera* и *Thysanoptera* (1928), а затем и *Plecoptera* (1934).

В конце концов, имея в виду главным образом современных насекомых, я принял такой состав *Polyneoptera*:

1. Надотряд *Orthopteroidea*: отряды *Orthoptera-Saltatoria* и *Phasmatodea*.
2. Надотряд *Plecopteroidea*: отряды *Plecoptera* и *Embiodea*.
3. Надотряд *Dermapteroidea*; отряды *Dermaptera* и *Hemimeroidea*.
4. Надотряд *Blattopteroidea*: отряды *Blattodea*, *Mantodea*, *Isoptera*.

Thysanoptera я также склонен теперь считать надотрядом, но ставлю его ближе к *Paraneoptera*.

Эти крупные надотряды морфологически ясно отличаются друг от друга, и их можно рассматривать как естественные группы в системе современных насекомых; однако генетические отношения их, смысл и значение их сходств и различий и, конечно, история их остаются нам совершенно неясными. Понять эти отношения и сколько-нибудь разобраться в их истории можно только в том случае, если учесть все добытые раньше и за последнее время данные палеонтологии, а данные эти очень велики и разнообразны. За последние 20—30 лет палеонтология, действительно, ознакомила нас с огромным количеством не только новых форм, но также и семейств и особых отрядов «прямокрылых», живших в верхнепалеозойское время. Из этого нам становится ясно, что свой высший расцвет подотдел *Polyneoptera* испытал в верхнепалеозойское время, а к мезозою богатство и разнообразие его сильно сократились, и фауна *Polyneoptera* приняла более современный облик. С периодами особо заметных массовых вымираний мы встречаемся, главным образом, в конце карбона, в конце пермского периода и в конце мезозоя.

В результате этих грандиозных процессов вымирания и получилось то, что некоторые современные отряды, как то: веснянки, эмбии, ухוברки и «сверчки-тараканы» (*Grylloblattidae*), оказались весьма изолированными группами, положение и генетические отношения которых невозможно понять без данных палеонтологии.

Вышеприведенная классификация проста, ясна и вполне удовлетворительна для современных групп, но оказывается уже недостаточной и тесной для всех ископаемых палеозойских отрядов. Мы, однако, вовсе не претендуем на то, чтобы давать здесь общую классификацию, которая охватывала бы и все ископаемые, и современные группы. Эту задачу я считаю сейчас тем более несвоевременной, что в настоящее время почти каждый год приносит нам описания новых отрядов или изменяет понимание прежних. Совершенно ясно, что мы далеки еще от удовлетворительного представления о составе разных сверхотрядов и отрядов верхнепалеозойского времени, а отчасти даже и мезозойского. Многие должны дать изучение богатых коллекций прямокрылых и родственных групп из отложений по реке Соане Северного края, а также замечательных по сохранности объектов коллекций из Канзаса.

В настоящее время мне представляется более целесообразным дать просто краткий обзор вымерших групп и попытаться осветить с нашей точки зрения их генетические отношения к соседним как вымершим, так и современным группам. В этих целях мы будем пользоваться как срав-

нениями, главным образом, крыльев, так и, где нужно, прибегать к методу функциональной оценки тех или иных структур (главным образом жилкования крыльев), а также учитывать и биологию групп.

Как результат этого рассмотрения я позволю себе предложить вниманию читателей свою схему эволюции насекомых, в частности *Polyneoptera* (см. таблицу 1). Схема эта, конечно, включает в себе еще много гипотетического и, несомненно, вызовет возражения; однако я не считаю ее бесполезной и надеюсь, что она сослужит определенную службу для дальнейшего углубления изучения истории *Polyneoptera*.

Переходим к обзору *Polyneoptera*.

НАДОТРИД *BLATTOPTEROIDEA*

В этот надотряд нами включаются *Blattodea*, *Mantodea*, *Protoblattoidea* и *Isoptera*. В таком же составе принимает свою группу *Blattiformes* и Лямбер (1936, стр. 287), с тем отличием, что 1) *Isoptera* им приравняются или противопоставляются всему комплексу остальных отрядов (*Dictyoptera*), и 2) семейство *Grylloblattidae* им связывается с *Protoblattoidea*, хотя из его же описания этой группы явствует, что сходство с прямокрылыми и его *Haploneura* пожалуй больше, чем с таракановым. Мы связываем *Grylloblattidae* с *Paraplecoptera* (см. ниже).

Предварительно я хотел бы отметить следующее: прежние систематики под прямокрылыми (*Orthoptera*) подразумевали, как прыгающих прямокрылых, так и тараканов с богомолами, а веснянок, эмбий и даже термитов ставили совершенно в стороне.

Я думаю, что в пользу отделения последних трех групп от первых двух на авторов влияла, главным образом, консистенция передних крыльев, более или менее кожистых, жестких у тараканов и прямокрылых и перепончатых в других отрядах, главным образом, у веснянок и эмбий. Лишь Гандел и Раш разделил (1908) прежних прямокрылых на два надотряда *Orthopteroidea* и *Blattaeformia*, но, как мы видим, так осложнил эти надотряды, особенно последний, что принять их в том же составе совершенно невозможно. Группировка, представляющаяся мне более отвечающей действительности, дана выше, и сейчас мы перейдем к уяснению и критике ее на базе имеющихся у нас палеонтологических данных, но предварительно необходимо отметить недостаточность одной ориентировки на консистенцию крыльев в обосновании таких крупнейших единиц, как надотряды.

Новый пересмотр вопроса о соотношениях югальной и анальной областей таракановых, произведенный мною в 1935 г., показал (1937),¹ что «анальный веер» задних крыльев у всех групп *Blattopteroidea* существенно отличается от того же «веера» у *Orthopteroidea* и *Plecopteroidea* тем, что собственно анальная часть в нем у первых подверглась сильной редукции, вплоть до полного ее вытеснения, а вся расширенная часть заднего крыла состоит из разросшейся югальной области. Так дело обстоит у *Blattodea*, у *Mantodea*, у *Protoblattoidea* и у термитов, где веер имеется (семейство *Mastotermitidae*).

У прямокрылых и веснянок в образовании расширяющегося анального веера приняли участие и анальная и югальная части, причем у групп с не сильно расширенным веером (большая часть веснянок, многие кузнечиковые) большая часть веера образовалась даже анальной областью. Сложный состав имеет анальный веер, по нашему мнению, и у *Phasmatodea*.

То же строение анального веера мы находим и у палеозойских семейств. Мы, правда, знаем очень немного задних крыльев в хорошей сохранности, тем не менее о задних крыльях карбоновых и пермских тараканов мы

¹ См. мою статью о крыльях термитов и т. д. в Сборнике в честь акад. Н. В. Наконова (Труды ИЭМ, 1937).

должны сказать то же самое, только анальная область у них иногда была не столь сильно редуцирована, как у большинства современных семейств.

Это весьма существенное различие между надотрядами таракановых и прямокрылых, говорящее о том, что когда, в связи с выработкой планирующего полета, началось расширение основной части задних крыловых органов (при одновременной их мембранизации), анальная область у таракановых не могла легко расширяться, и разрастанию подвергся их югальный отдел, анальная же область испытывала лишь удлинение, а одновременно также и сужение, жилкование же ее подверглось редукции. Эта особенность тараканов очень существенна и, как сказано, довольно резко отличает весь этот надотряд от других надотрядов *Polyneoptera*.

О надкрыльях и крыльях тараканов, *Protoblalloidea* и термитов, а также о соотношениях и вероятном ходе эволюции этих отрядов мы довольно подробно говорили в недавно вышедшей (1937) нашей работе (1935), а потому здесь мы можем быть кратки и ограничиться лишь повторением главных выводов.

ОТРЯД *BLATTODEA*

По разнообразию и количеству видов и родов тараканы (*Blattodea*) являются главной, основной группой палеозоя. Тараканы каменноугольного периода, — нам они становятся известными, подобно прямокрылым и *Palaeodictyoptera*, лишь из вестфальского яруса, — уже были похожи на современных, и характерные черты отряда были у них так же хорошо выражены, как в настоящее время. Переднеспинка была сильно расширена и закрывала голову, направленную вниз и назад. Передние крыловые органы имели вид подобных же надкрылий, обладавших обычно богатым жилкованием, слабо или вовсе не приспособленным к производству полета (рис. 34). Задние крылья были уже расширены в задней части и перепончаты, кроме, отчасти, косто-кубитальной части. Тело было уплощено, ляжки большие, ноги бегательные, с шипами. Части яйцекада были коротки, яйца также откладывались в яйцевых «коконах» или пакетах; церки были уже короткие, хотя и членистые, и состояли из ряда очень коротких члеников. Строение тела и придатков позволяло тараканам пролезать через щели и скрываться под листвой, древесной корой и т. д. Они жили в лесах, под густой листвой папоротников и других растений, и были, вероятно, всеядны, подобно современным. Следует отметить большее сходство жилкования надкрылий палеозойских тараканов с жилкованием отдельных листочков папоротников каменноугольного времени. Возможно, что это сходство имело для них какое-то биологическое значение.

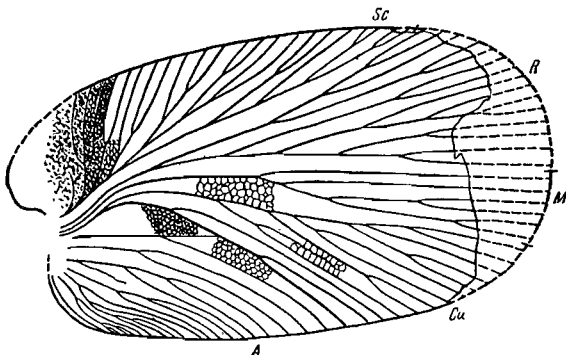


Рис. 34. *Platyblatta steinbachensis* Kliver. Надкрылье с участками сетки. Из Гутерля.

Задние крылья были уже расширены в задней части и перепончаты, кроме, отчасти, косто-кубитальной части. Тело было уплощено, ляжки большие, ноги бегательные, с шипами. Части яйцекада были коротки, яйца также откладывались в яйцевых «коконах» или пакетах; церки были уже короткие, хотя и членистые, и состояли из ряда очень коротких члеников. Строение тела и придатков позволяло тараканам пролезать через щели и скрываться под листвой, древесной корой и т. д. Они жили в лесах, под густой листвой папоротников и других растений, и были, вероятно, всеядны, подобно современным. Следует отметить большее сходство жилкования надкрылий палеозойских тараканов с жилкованием отдельных листочков папоротников каменноугольного времени. Возможно, что это сходство имело для них какое-то биологическое значение.

Нимфы палеозойских тараканов семейств *Archimylacridae* и *Mylacridae* (рис. 35) внешне довольно значительно отличались от нимф современных. Крыловые зачатки у них были гораздо крупнее и направлялись назад и несколько в стороны, а брюшко у многих несло на конце пару удлиненных членистых церков, подобно нимфам веснянок, только членики были короче. Эти черты придавали таким нимфам значительное сход-

ство с водными нимфами веснянок или *Protoperlaria*, и поэтому, естественно, рождается предположение, что нимфы палеозойских тараканов, по крайней мере в нижнем карбоне или раньше, вели водный образ жизни или еще не совсем его оставили.

Верхнепалеозойская фауна тараканов была чрезвычайно богата и относилась не менее, чем к 13 семействам. Мезозойская фауна была также еще довольно богата, но насчитывала в себе только 4—5 семейств. Третичная фауна по своему общему составу уже очень походила на современную.

Удивительное разнообразие тараканов верхнего карбона заставляет нас с уверенностью думать, что они жили и развивались и в нижнем карбоне.

Мы не думаем, что в большом богатстве жилкования тараканов и обилии ветвей следует видеть вполне архаические черты. Это изобилие развилось, конечно, уже вторично, хотя и рано, за счет элементов сети, расположенной между ветвями; однако в основном расположении жилок в надкрыльях тараканов сохранились весьма архаические черты, которые имеют для нас большое значение для понимания истории жилкования и у других отрядов насекомых. Надкрылья несли и несут по преимуществу покровную и защитную, а не летательную функцию, в связи с чем и жилкование их вовсе не отвечает и не должно отвечать задачам полета, которые ложатся уже на задние крылья. Расположение жилок надкрылий еще очень, если можно так выразиться, «индифферентно» и раньше преследовало скорее задачу более равномерного снабжения кровью этих органов. Поэтому R у более примитивных тараканов дает ветви вперед, а не назад, и дифференцировки на R и RS еще нет. Субкоста первоначально была довольно коротка и



Рис. 35, а—b. Нимфы палеозойских тараканов; а — нимфа из Mazon Creek; вероятно относится к сем. *Archimylacridae*; обратить внимание на довольно длинные перки и общую форму; b — нимфа из Mazon Creek, III.; вероятно относится к сем. *Mylacridae*. Из Гандлирша.

несла спереди несколько ветвей. Кубитус, наоборот, несет ветви сзади, медиана же очень разнообразна и изменчива, но обычно уже в основной части делится на две главных ветви (MA и MP). Анальных жилок, что очень характерно для тараканов — целый ряд; иногда их можно сосчитать до 11-12. Анальная область обособлена дугообразным «швом», т. е. полоской более тонкого хитина вдоль CuP. Задние крылья, как планирующие плоскости, более перепончатые, их сетка сильно разрежена и редуцирована, но жилкование в косто-кубитальной области еще сравнительно мало изменено; лишь области CuA и M сжимаются. Анальная область сильно вытянута, но в то же время у всех тараканов так сильно сжата, что по большей части представлена как бы одной жилкой, и только у палеозойских тараканов и некоторых современных (*Heterogamiidae*) A_2 несет еще коротенькие веточки сзади. Эти веточки соответствуют в передних крыльях ряду анальных жилок позади A_2 . У большинства редуцируются и эти ветви, и анальная область оказывается несущей или две (A_1 и A_2), или только одну жилку. Вся так называемая анальная область, или анальный веер тараканов представляет собою сильно разросшуюся югальную перепонку, а все ее радиальные жилки выдифференцировались из первичной сетки югальной области.¹

¹ Подробнее об этом см. указанную выше работу о крыльях термитов и происхождении этой и соседних групп (1937).

В надкрыльях продольные жилки и их ветви связываются мелкой сеткой сосудожилок, причем в промежутках между двумя соседними продольными жилками элементы сетки обычно образуют продольные жилкоподобные синусы, занимающие на крыле выпуклое положение. Не подлежит сомнению, что изобилие ветвей на R, SC, M и CuA представляет собою вторичное явление, т. е. что значительная часть их развилась вновь в промежутках между предыдущими, подобно указанным выше продольным синусам. Но к этому вопросу мы вернемся ниже.

Надкрылья хитинизованы довольно равномерно, но сильнее в основной половине, включая анальную часть. Строение и жилкование надкрылий и крыльев палеозойских тараканов было, в сущности, то же, что у современных, и сколько-нибудь значительного и явного общего прогресса у тараканов в строении крыльев, ног и тела мы с тех пор не обнаруживаем. Тип строения тараканов, хорошо приспособленный к их образу жизни, равно как и тип строения крыльев их, формировался, очевидно, очень рано, в нижнекаменноугольное время и даже еще ранее.

ОТРЯД БОГОМОЛЫ (*MANTODEA*)

Несмотря на чрезвычайно отличный внешний вид и очень отличную биологию, богомолы, несомненно, близки к тараканам; это признается всеми систематиками, и многие из них считают богомолы и тараканов лишь подотрядами одного отряда (*Oothecaria*). Голова у богомолы устроена как у тараканов и направлена вниз или вниз и назад. Переднегрудь у них сильно вытянута и уже не покрывает сверху головы, однако бока переднеспинки нередко образуют боковые расширения. Средне- и заднегрудь, несмотря на свою более узкую форму, обнаруживают большое сходство в строении с тараканами. Передние ноги у всех богомолы сильно отличаются от прочих и превращены в «хищные» ноги, захватывающие и удерживающие добычу, состоящую по большей части из насекомых. Ляжка у них сильно удлинена, бедро широкое и несет снизу ряды шипов; голень значительно короче и несет шипы сверху; она может тесно прикладываться к бедру с шипами, и добыча крепко удерживается теми и другими шипами, щетинками и т. п. Такие ноги, конечно, весьма своеобразны, но, вместе с тем, происхождение таких структур вполне объяснимо на примерах ног тараканов, у которых голени и бедра всегда несут шипы. Прочие ноги богомолы тонкие, длинные. Брюшко также несколько уплощено и на конце несет хорошо развитые членистые церки, иногда несколько удлинненные. Строение последних сегментов и гонаофизы самцов и самок очень похожи на те же образования у тараканов. Богомолы откладывают яйца в яйцевых коконах, подобно тараканам.

Богомолы — хищники и нередко прибегают к полету. Крылья у них большие, особенно передние, то буроватые и бурые, то зеленые. Задние крылья по строению своего жилкования очень походят на крылья тараканов, но более перепончатые, главные жилки беднее ветвями. У многих жилкование вообще разрежено, обеднено и сходство с тараканами очевиднее, — конечно, у сравнительно многожилковых форм, например, у родов *Hierodula*, *Metallatica* и некоторых других *Mantidae*. В отличие от тараканов SC всегда сильно вытянутая, длинная; ее удлинение вытеснило передние ветви R, кроме самой основной, которая так же длинна и проходит параллельно SC и R. Эта ветвь, которую мы назвали прерадиусом, имеется и у тараканов, но у них она лучше развита и несет обычно еще ряд ветвей спереди, как и радиус (R таракановых отвечает RS других насекомых). Медиана почти без ветвей; CuA несет сзади ветвь и хорошо сохраняет черты строения его в переднем крыле. Анальная область так же сильно сжата, как у тараканов, и несет, как правило, только две продольных слабых жилки, а за ними следует анальный веер, устроенный по тому же типу, как у тараканов; это, следовательно, не анальный, а югальный веер.

Отсюда ясно, что анальная область подверглась такой же редукции, как у тараканов и вообще таракановых.

Передние крылья богомолов служат не только целям защиты, а также, по преимуществу, полету. В связи с этим, по сравнению с тараканами, крылья их в значительной мере дехитинизованы, а жилкование их более или менее механизовано (рис. 36), хотя у многих еще сохраняются даже элементы первичной сетки. Костальное поле у одних еще довольно широко, у других оно узкое; SC длинная, простая. R дает веточки лишь в самом конце; он, очевидно, соответствует R тараканов, только лишившемуся своего обычного переднего ряда ветвей благодаря удлинению SC. Задняя веточка у некоторых приобретает косо направление, но она всегда коротка и первоначально шла, очевидно, прямо в конец крыла, например как у *Metalleutica splendida* (рис. 37). Эта ветвь, несомненно, соответствует какой-нибудь концевой веточке радиуса тараканов; R здесь единственный, как у тараканов, и разделения его на две основные ветви, т. е.

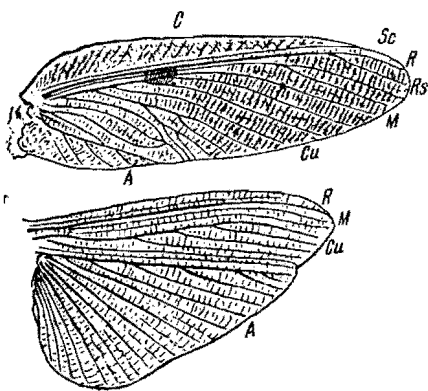


Рис. 36. *Hierodula* sp. Крылья. По Гандлиршу; обозначения его же.

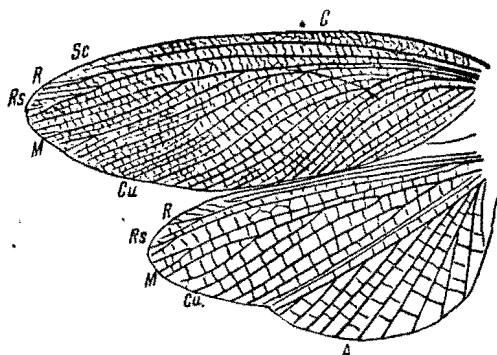


Рис. 37. *Metalleutica splendida* Westw. Крылья. По Гандлиршу.

PR (=R), R (=RS), какие есть в задних крыльях, здесь нет. Медиана разнообразна, дает немного ветвей и они именно и направляются косо назад и наружу для поддержки дистальной части крыла в полете. CuA похож на ту же жилку у тараканов, но ветви его по большей части исчезли. Анальных жилок или ветвей иногда много, но обычно их значительно меньше, чем у тараканов; югальная перепонка развита сильно и иногда как бы надвигается сзади на анальную область, а жилки ее «приспособляются» к направлению анальных. Довольно полное и густое у одних родов богомолов жилкование крыльев, у большинства явно вторично разрежено, частично редуцировано: вместо сетки находим лишь поперечные жилки.

Отмеченные черты строения и жилкования крыльев, а также строения тела и придатков делают ясной близость богомолов к тараканам, но столь значительны сходства и с представителями вымерших палеозойских *Protoblattoidea*, и Г а н д л и р ш, например, прямо утверждает (1930, стр. 809), что «вряд ли можно больше сомневаться в том, что *Mantodea* принадлежат к дериватам (Abkömmlinge) палеозойских *Protoblattoidea*». Мы с этим взглядом не согласны и вскоре вернемся к этому, а сейчас обратимся к геологической истории богомолов.

Геологическая история богомолов почти неизвестна. Несколько форм (4-5) известно из миоцена Европы и Северной Америки, один вид из балтийского янтаря и три вида из четвертичных отложений (копал). Из мезозоя Г а н д л и р ш е м отнесены были к *Mantodea* два описанных им семейства — *Haglidae* и *Geintziidae*, но *Haglidae*, как это предполагал я и как показал Ц е й н е р (1935), изучивший тип *Hagloides similis* G i e b e l, принадлежат к настоящим прямокрылым типам *Aboilidae*, а семей-

ство *Geinitziidae*, как это выяснено мною также в работе о насекомых Шураба (1937), относится к отряду *Protoperlaria*.

Гандлирш относил к *Mantodea* также и семейство *Palaeomantidae* Handl. (род *Palaeomantis* Handl.), но это семейство относится к особому отряду *Miomoptera* Magl., включающему в себя очень мелкие формы с редуцированным жилкованием.

Прюво (1919) выделил в отряде *Protoblattoidea* особый (3-й) подотряд, названный им «*Archimantidae*», в составе семейства *Aetophlebiidae*, *Cymenophlebiidae*, *Oryctoblattinidae* и, под вопросом, *Stenoneuridae*. По мнению Прюво, этот подотряд связывает богомолы с *Palaeodictyoptera*. Этот подотряд совершенно не естественный; *Oryctoblattinidae* и *Aetophlebiidae* представляют собою типичных *Protoblattoidea*, а *Cymenophlebiidae* относятся к *Paraplecoptera*. Ни о каких переходах от *Palaeodictyoptera* к богомолам не может быть и речи.

Наконец, Лямеер отнес к *Mantodea* (1917) три принимаемых им каменноугольных семейства — *Stenoneuritidae*, *Stenoneuridae* и *Ischnoneuridae*, хотя Гандлирш вполне правильно причислял семейство *Stenoneuridae*¹ к *Protoblattoidea*, а *Ischnoneuridae* к *Protorthoptera*. Мы не видим никаких оснований присоединяться к выводам Лямеера, и семейства *Stenoneuridae* и *Stenoneurellidae* относим, как это делал и Гандлирш, к *Protoblattoidea*, а *Ischnoneuridae* (род *Ischnoneura* с близкими) — к отряду *Paraplecoptera*, выделенному нами из *Protorthoptera*.

Таким образом, достоверных *Mantodea* мы не знаем пока ни из мезозоя, ни из палеозоя. Однако отличия богомолы от тараканов и *Protoblattoidea* все же настолько значительны, что ствол их, несомненно, должен был существовать и в мезозое, а дифференцировка всего отряда происходила, несомненно, и еще ранее.

При отсутствии палеонтологических данных о до-третичных *Mantodea*, выяснение вопроса о происхождении и формировании этого оригинального отряда неизбежно должно носить во многом гипотетический характер; тем не менее, критический анализ имеющихся данных все же дает нам на этот счет некоторые определенные выводы. Необходимо, однако, рассеять некоторые недоразумения и заблуждения, связанные с выводами Гандлирша, высказанными им еще в 1908 г. Гандлирш утверждал, что по характеру церков и крыльев, равно как и по незакрытой переднеспинкой голове, богомолы примитивнее тараканов, и, наоборот, более сходные с *Protoblattoidea*, особенно, по его мнению, с *Oryctoblattinidae*. Вывод из этого тот, что богомолы произошли из этого отряда, который, по его мнению, является переходным от *Palaeodictyoptera* к тараканам.

Мы уже не раз останавливались на том, что *Protoblattoidea* имеют так же мало отношения к *Palaeodictyoptera*, как и тараканы. Они, в сущности, те же тараканы, только хищные, с направленной вперед головой (прогнатический тип), летающие, с жилкованием передних крыльев, в той или иной степени отражающим приспособление к полету, следовательно, — производным. Верно то, что церки богомолы несколько более архаичны, чем у современных тараканов, но крылья, особенно передние, не только не примитивнее, чем у тараканов, а явно претерпели в своей эволюции сильные изменения, большей частью редуциционного характера.

Выводы Гандлирша представляют собою лишь логические выводы из прочно усвоенного им положения, что *Palaeodictyoptera* с их архаическим жилкованием крыльев представляют собою самых примитивных *Pterygota*, из которых можно вывести крылья всех других отрядов, как и самые группы. Это, в сущности, априорное положение, так как функционального анализа жилкования их он не производил, а такой анализ

¹ В 1919 г. Гандлирш выделил еще близкое семейство *Stenoneurellidae* (для *Stenoneura Fayoli* Meun.); что же касается рода *Stenoneurites* Handl., то в 1919 г. Гандлирш не без основания сблизил его с *Oedischiidae*, т. е. с прыгающими *Protorthoptera*.

сразу показывает, что это были уже настоящие крылья с механизированным жилкованием. С этой точки зрения надкрылья тараканов гораздо архаичнее. Длинная субкоста богомолов, по Гандлиршу выражающая более примитивное состояние, и напоминающая *Palaeodictyoptera*, на деле представляет собою сходный результат независимого, конвергентного приспособления передних «крыльев» к летанию, и это удлинение ее явно вторично. У тараканов она короче, хотя и изменчива, у *Protoblattoidea* удлинена. Исходить в наших выводах мы должны не из внешних сходств и различий, а из оценки функционального значения жилок и их изменений в связи с образом жизни.

Что крылья богомолов должны значительно походить на крылья *Protoblattoidea* — это ясно, ибо не только задние, но и передние крылья у тех и других в значительной мере превращены в крылья функционирующие. Однако делать из этого вывод, что богомолы произошли из вторых, рискованно и невозможно.

«Хищным» образом жизни, более «легким» строением тела и, главное, тенденцией к превращению надкрылий в крылья, богомолы, конечно, больше напоминают *Protoblattoidea*; однако есть обстоятельства, которые говорят против их тесного сближения (в качестве потомков) с последними. Это, во-первых, положение головы не как у *Protoblattoidea*, а как у тараканов. Второе, — некоторые особенности жилкования крыльев. У *Protoblattoidea*, у *Oryctoblattinidae*, *Stenoneuridae* с близкими, у *Eoblattidae*, *Asynneritidae*, *Epideigmatidae*, *Cheliphlebiidae*, *Eucaenidae*, *Adiphlebiidae*, *Anthracothezomidae*, т. е. во всех типичных семействах отряда радиус оказывается состоящим уже из двух основных ветвей, а задняя обычно дает даже ряд новых ветвей, идущих наружу и частью назад. Это будет уже типичный функционирующий RS, напоминающий RS многих прямокрылых и т. п. Ничего подобного нет у богомолов, у которых особого, отходящего более или менее рано, RS нет ни в передних, ни в задних крыльях, дистальную же часть «мембраны» поддерживают косые ветви медианы.

Из этого можно заключить, что когда надкрылья богомолов стали изменяться в крылья, то R имел типичное строение R тараканов, только был, наверно, беднее, и удлинение SC вызвало лишь потерю его передних ветвей, сзади же к тому времени никакого RS с ветвями не было. Следовательно, исходное состояние жилкования надкрылий богомолов было более сходным с жилкованием надкрылий тараканов, чем *Protoblattoidea*. Поскольку дифференцировка RS, в особенности гребенчатого типа RS, как у *Oryctoblattinidae*, произошла уже вторично, а первоначально у общих предков *Blattopteroidea* R был единой жилкой, несшей ветви спереди, то из этого следует, что крылья богомолов стали дифференцироваться именно из этого архаического состояния, которое в общем сохранилось довольно хорошо у тараканов.

Хорошо развитые членистые церки богомолов также говорят об очень раннем обособлении богомолов, так как с подобными церками мы встречаемся главным образом у палеозойских *Blattodea* и *Protoblattoidea*, очень редко у современных тараканов (род *Cardacopsis* K a r n у и некоторые другие).

Мембранозное и полумембранозное состояние передних крыльев богомолов, конечно, выработались вторично, в связи с приспособлением их к функции полета. С этой функцией связана и редукция сетки и даже многих веточек продольных жилок; многожилковые крылья типа *Metalletica*, несомненно, сохранили более архаический характер.

О том, что и задние крылья богомолов были раньше хитинизованные, как у тараканов, свидетельствует редукция у них анальной области, совершенно сходная с редукцией этой области у тараканов.

Наше заключение, следовательно, таково, что богомолы обособились от древнейших тараканов, среди которых были и более подвижные хищные формы; от близких к ним обособлялись и *Protoblattoidea*.

ОТРЯД *PROTOBLATTOIDEA*

Protoblattoidea — большая и очень разнообразная группа, которую мы застаем уже готовой в верхнем карбоне. Из карбона она переходит в пермь, но затем, в конце перми, быстро вымирает.

Protoblattoidea очень похожи на тараканов и очень близки к ним, но они вели не скрытый образ жизни, а свободный, были, как предполагают, хищниками и, сравнительно с тараканами тех времен, не плохо летали. На это определенно указывают некоторые особенности, отличающие их от тараканов. Голова у них была направлена вперед или вперед и вниз, переднеспинка была меньших размеров и не покрывала головы, крылья были, по большей части, велики и длинны. Брюшко несло на конце короткие членистые церки и, по крайней мере иногда короткий яйцеклад.

По своему строению передние крылья были не только покровными надкрыльями, но также и крыльями, хотя еще нередко достаточно хитинизованными и несовершенными: они, несомненно, принимали участие в работе полета. Такая роль передних крыльев их сказалась в соответствующих изменениях их строения. Передние крылья у большинства удлиняются и дехитинизуются, хотя и в слабой степени: SC более или менее значительно вытягивается. Радиус у большинства состоит уже из двух ветвей, называемых R и RS. RS сформировался, очевидно, из R древних таракановых, но ветви его, в соответствии с задачей RS — поддерживать в полете дистальную часть крыла, располагаются обычно (*Oryctoblattinidae*) с задней стороны и дают хорошо известный «гребенчатый» тип (фиг. 38), который мы находим большей частью у прямокрылых. Собственно R образовался из одной из передних ветвей первичного цельного радиуса. Он очень разнообразен, но присутствует постоянно.

Области M и CuA, в общем, несколько сжимаются. В анальной области проходит сжатый ряд анальных жилок, и вся анальная область сохраняет большое сходство с анальной областью у тараканов; спереди она отграничена дугообразным швом вдоль CuP.

Задние крылья *Protoblattoidea* гораздо более сходны с задними крыльями тараканов, что и понятно, так как они и у тараканов выполняют сходную функцию в полете. Однако гребенчатого RS в задних крыльях тараканов нет нигде, а у *Protoblattoidea* такое строение RS мы находим у многих форм, например, у *Oryctoblattinidae*, у *Eucaenidae*, *Eoblattidae*. *Protoblattoidea* очень разнообразная группа, а потому и жилкование крыльев их, — мы знаем, главным образом, передние крылья, — очень разнообразно и обнаруживает черты сходства с разными группами. У одних передние крылья очень похожи на надкрылья тараканов: таковы семейства *Stenoneuridae*, *Stenoneurellidae*, и *Anthracoptilidae* H a n d l., *Prostenoneuridae* H a n d l., *Eucaenidae* H a n d l., *Eublattidae* H a n d l., *Gerapompidae* H a n d l., *Oryctoblattinidae* H a n d l., *Fayoliellidae*; такие семейства близки к тараканам и выработались из близких общих предков с последними.

Крупные изменения в своей истории испытало жилкование таких групп как *Asynceritidae*. Прямо отнес к *Protoblattoidea* также группу *Omalidae*—*Cacurgidae*, но я, как и Гандлирш, более склонен видеть в них ортоптероидов (см. ниже).

В некоторых случаях, имея дело с одними передними крыльями, мы испытываем затруднения в различении *Protoblattoidea* от некоторых пря-

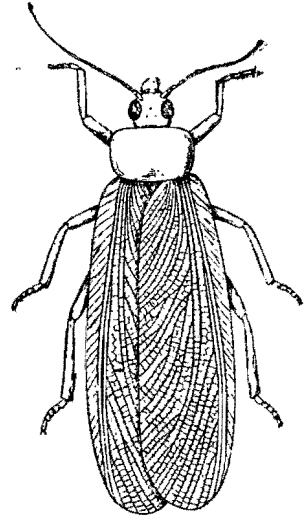


Рис. 38. *Eoblatta robusta*
B r o n g n. Реконструкция
Гандлирша.

мокрылых, типа *Paraplecoptera*. Когда у таких «прямокрылых» мы находим в анальной области не 2-3, а целый ряд анальных жилок (семейства *Roomeriidae* H a n d l., *Klebsiellidae* H a n d l.), то отнести такие формы по одним передним крыльям к «прямокрылым» или *Protoblattoidea* представляется иногда большими трудностями и, может быть, правильнее временно выделить такие формы в роды неопределенного положения. Разъяснить вопрос могут находки задних крыльев и остатков других органов.

Protoperlaria мы сближаем не с *Protoblattoidea*, а с такими прямокрылыми, как *Idelidae*, *Liomopteridae* и близкими (см. ниже). *Miomoptera* s. str. (семейства *Palaeomantidae* и *Delopteridae*) представляют собою очень рано выделившуюся aberrантную группу форм, которую так же трудно сближать с *Protoblattoidea*, как и с псоцидами.

Большое разнообразие *Protoblattoidea* заставляет предполагать, что разные семейства их выделялись в разное время (конечно, речь может идти лишь о каменноугольном периоде и верхах девона) и независимо друг от друга частью от тараканов, частью от общих предков с тараканами¹ и прямокрылыми.

Интересное семейство протобляттид — семейство *Permotermopsidae* — мы описали недавно (1937) из верхней перми на реке Сояне. Крылья оказались здесь очень суженными в основании, как у термитов; соответственно кубитус был очень велик, проксимальные ветви становились к основанию крыльев очень короткими, а анальная область была очень мала, редуцирована. Всей своей внешностью крылья *Permotermopsidae* очень напоминают крылья термитов, тем не менее это были *Protoblattoidea*, так как отдельный R существовал и имел гребенчатое строение, SC была удлинена и т. п. К сожалению, от этих форм сохранились только крылья, и мы не знаем строения их тела.

Итак, взрослые формы *Protoblattoidea* (imagines) вели открытый образ жизни, летали и, будучи хищниками, охотились за другими насекомыми. Но каковы были нимфы и что можно сказать об их экологии? К сожалению, молодых фаз их в ископаемом состоянии мы почти не знаем. Г а н д л и р ш указывает (1925), что некоторых нимф, причислявшихся к тараканам, он относит к *Protoblattoidea* и дает изображение ряда таких форм. Они походят частью на известных нимф каменноугольных тараканов, частью на нимф веснянок; они имели большие, направленные назад, зачатки крыльев, а на конце несли пару удлинненных церков и иногда небольшой яйцеклад.

Мне известна еще одна хорошо сохранившаяся нимфа представителя *Protoblattoidea* из кунгурских отложений у дер. Чекарды, на реке Сылве. Она также походила частью на нимф тараканов, частью на нимф веснянок и имела пару довольно длинных членистых церков. Общая форма тела этих нимф и присутствие у них членистых церков, иногда длинных, заставляет предполагать, что такие нимфы или жили в воде, или относительно недавно оставили водную среду.

Что еще более побуждает нас приписывать молодым фазам многих *Protoblattoidea* водный образ жизни, — это судьба этого отряда. В самом деле, в верхнем карбоне он состоял уже из нескольких различных семейств, и это разнообразие и нередко довольно крупные размеры его представителей свидетельствуют о расцвете в карбоне этой группы, жившей также во влажной тропической и субтропической зоне вместе с *Palaeodictyoptera*.

¹ Я должен еще раз повторить, что *Protoblattoidea* никоим образом не являются переходной группой, ведущей, якобы, от *Palaeodictyoptera* к тараканам (как думал Гандлири). Наоборот, они являются продуктом изменения, частью некоторых других древних тараканов, а частью общих предков *Blattopteroidea*. С *Palaeodictyoptera* *Protoblattoidea* не имеют ничего общего, как и тараканы. Термин *Protoblattoidea* потому совершенно не подходит к этой группе: на это я указывал ранее неоднократно (1923, 1925, 1930, 1937).

В конце карбона происходит быстрое и решительное вымирание большинства семейств, и в перми, в умеренной зоне ее, мы находим, главным образом, близкое к тараканам семейство *Oryctoblattinidae* и немногие другие формы.

Однако в конце перми вымирают, видимо, и эти семейства, и из мезозоя мы не можем указать ни одного достоверного представителя этого отряда.

Такие судьбы *Protoblattoidea* чрезвычайно похожи на судьбы *Palaeodictyoptera*, *Megasecoptera*, *Meganisoptera* и, как мы увидим ниже, и на судьбу *Paraplecoptera*. Все эти группы жили в тропической зоне областей Европы и Америки и имели водных нимф; быстроту их вымирания в конце карбона или в начале перми следует объяснять наступлением с конца карбона сильных изменений климата, именно смещением (в северном полушарии) к югу засушливой зоны.

Только общие климатические изменения и могли вызвать такое общее вымирание живших в тропической зоне водных групп. Быстрота вымирания в конце карбона большинства *Protoblattoidea* тропической зоны неизбежно заставляет предполагать, что они жили в условиях сырого климата, а нимфы, по крайней мере части их, жили еще в воде или не совсем ее оставили.

ОТРЯД ISOPTERA — ТЕРМИТЫ

К группе *Blattopteroidea* относятся и термиты. Направленной несколько вперед головой и большими вытянутыми крыльями термиты напоминают некоторых *Protoblattoidea*, однако никак не могут быть ни сближаемы,

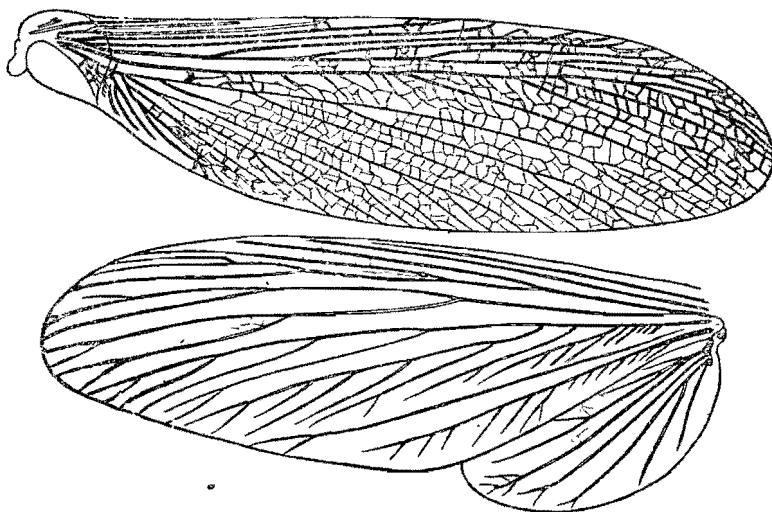


Рис. 39. Переднее и заднее крыло *Mastotermes darwiniensis* Frogg.
По Розену из Мартынова (1937): изменено.

ни производимы от них. Как это выяснено мною более подробно в 1935 г. (Труды ИЭМ, сборник в честь ак. Н. В. Насонова, 1937), термиты, несмотря на ряд приобретенных ими оригинальных приспособлений к их образу жизни, сохранили во многом архаические черты организации предков всех таракановых. Голова у них направлена вперед и вниз и сохраняет Y-видный эпикраниальный шов, строение груди напоминает строение груди у тараканов, но несколько примитивнее. Крылья приобрели хорошо известные своеобразные черты специализации, но на весьма архаической базе. Первое, что нужно здесь отметить, — это то, что задние крылья у большинства термитов сходны с передними по форме, размерам и основному жилкованию, т. е. крылья их более или менее

гомомоны. У некоторых замечается (*Protermitidae*) небольшое удлинение югальной области в задних крыльях, и лишь у *Mastotermitidae* задние крылья приобрели небольшой веер, который образован, как у тараканов, исключительно югальной частью крыла, а анальная область сильно сжата и вытянута.

Жилкование крыльев сохраняет особенно примитивные черты у *Mastotermitidae* и, в меньшей степени, у *Protermitidae*. Раднус дает ветви

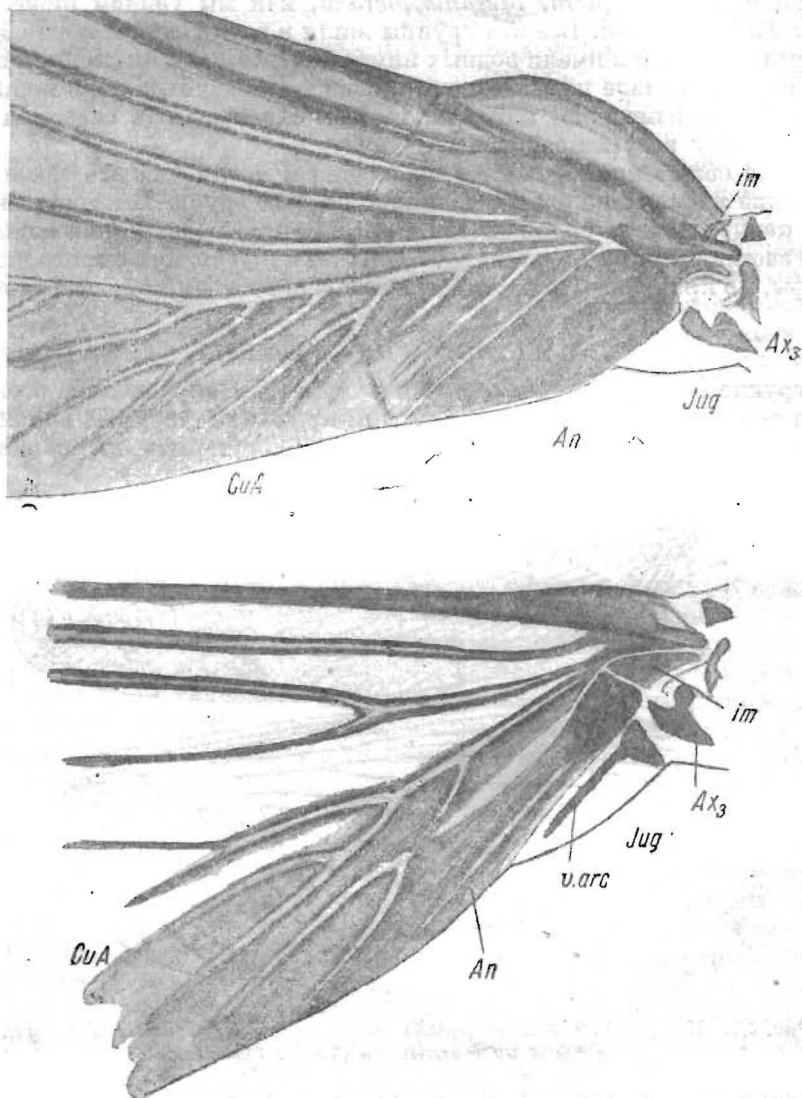


Рис. 40. Основная часть крыльев *Calotermes flavicollis* F a b. По Мартынову. В задних крыльях анальная область сузилась и вытянулась; позади нее югальная область (Jug.) с дугообразной жилкой (v. arc.).

спереди, как у более примитивных тараканов, причем имеются две базальных ветви, отходящих еще в области основной чешуи. Медиана, кубитус и анальная область похожи на те же части у тараканов, только последняя претерпела обратное развитие и редуцировалась до очень небольшого жесткого образования, которое в задних крыльях вытягивается как бы щеточкой. Сетка разрежена и между ветвями M и Cu лишь намечаются промежуточные «вставочные» жилки, образующиеся за счет сетки (рис. 39).

Конечно, редукция анальной области и сильное разрастание дистальной части крыльев термитов произошло вторично; и у непосредственных предков их относительные пропорции частей крыловых органов были ближе к норме. Если мы это учтем, то увидим, что все строение крыльев более примитивных термитов, сильно напоминая тараканов, было в то же время более архаичным. Глубокая архаичность крыльев термитов проявляется не только в меньшем числе продольных жилок и в отсутствии настоящих «промежуточных», но прежде всего в их почти гомономном состоянии. Даже у *Mastotermitidae* расширение югальной области в задних крыльях еще довольно слабо; у *Protermitidae* оно находится почти что *in status nascendi* (рис. 40), а у других термитов не замечается и этого. Если у них югальная область и была когда-либо расширена, то, наверное, не больше чем у *Protermitidae*. Уже одно это заставляет нас утверждать, что термитов нельзя производить ни из тараканов, ни из известных нам *Protoblattoidea*, так как обе эти группы уже давно оставили позади себя первичное состояние «изоптерий». Скорее можно было бы говорить о возможности происхождения всех других таракановых от термитов, но для такого предположения также нет оснований, так как все термиты уже значительно специализовались в разных других отношениях.

Почти гомономное состояние крыльев термитов, при их сходстве с другими таракановыми, ведет нас к заключению, что все эти группы произошли из такой общей группы, у которой крыловые органы были гомономны, имели обычные пропорции частей и были жестковаты, т. е. носили отчасти характер надкрылий. Эту стадию мы назвали (1937) стадией *Archisoptera*; она пройдена, надо предполагать, во времена нижнего карбона, а может быть даже в верхнем девоне, но, конечно, не вполне одновременно в намечавшихся стволах, у одних раньше, у других позже. Термиты сохранили черты этой стадии лучше, чем другие группы.

Геологическая история

Ископаемые термиты известны только из третичного периода, причем из эоцена известны только *Mastotermitidae*. Из мезозоя и из более ранних отложений термиты неизвестны. Это обстоятельство, несомненно, сыграло большую роль в филогенетических соображениях авторов. Г а н д л и р ш производил (1930) термитов из мезозойских тараканов, а общественный образ жизни, говорит он, был приобретен ими в меловом периоде.

Некоторые другие (Н. Г о л ь м г р е н) производят термитов из *Protoblattoidea*.

Мы думаем, что независимо от времени приобретения термитами их характерных специализаций, связанных с усвоением особого образа жизни, самый ствол термитов шел независимо до архаической стадии *Archisoptera*, жившей еще в нижнем карбоне и верхнем девоне. Когда термиты ушли в почву и в растения — мы не знаем, но, вероятно, задолго до третичного периода, и этот уход, как это мы выяснили в нашей работе 1937 г., и обусловил возможность сохранения многих примитивных черт их организации.

Мезозойские термиты жили, вероятно, маленькими колониями или одиночно; скрытым образом жизни их, вероятно, и следует объяснять нахождение их в мезозойских отложениях.

НАДОТРИД *DERMATOPTEROIDEA*

К этому надотряду относятся два рецентных отряда — *Dermaptera* и *Hemimeroidea*, а из ископаемых — недавно ставший нам известным и оказавшийся уже довольно разнообразным отряд *Protelythroptera* Till.

Отряд уховерток, или кожистокрылых, Л и н н е е м и рядом последующих авторов считался частью отряда *Orthoptera*. Первым выделил его

в особый отряд *Dermaptera* Л я т р е й л ь в 1831 г. Особым отрядом считал его и венский энтомолог Б р а у э р (1885), и можно удивляться тому, что Г а н д л и р ш не выделил его в особый надотряд, тем более, что в особые надотряды им выделены были веснянки (*Plecoptera*) и эмбии (*Embiodea*).

В 1923 и 1925 гг. я включал их еще в надотряд *Orthopteroidea*, но в 1925 г. выделил *Dermaptera* и *Hemimeroidea* в особый надотряд *Dermatopteroidea*. К р э м п т о н также причислил их к прямокрылым (*Panorthoptera*). Как особый надотряд они трактуются мною и в 1928 г.; к нему я отнес затем (1935) и отряд *Protelythroptera*, описанный Т и л ь я р д о м (1931) из нижней перми Канзаса как отряд, родственный уховерткам.

У Л я м е р а (1936) его *Dermaptera* (со включением в них рода *Hemimerus*) также носят характер надотряда, но объединяются вместе с *Plecoptera* и *Embiodea* в высшую группу *Haploneura*, по моему мнению, не цельную. Для выяснения положения *Dermaptera* необходимо остановиться на некоторых особенностях их организации, тем более, что палеонтологическая история уховерток нам чрезвычайно слабо известна.

По внешнему виду уховертки явно напоминают веснянок, но отличаются от них чертами как своеобразной и высокой специализации, так и глубокого архаизма. Голова у них направлена вперед и имеет нормальные жующие ротовые органы; глазки иногда есть; череп снабжен сверху Y-видным швом, что является архаической чертой, как у термитов и сеоедов. Покровы гладкие, темные, блестящие, как у тараканов и, отчасти, у сверчков. Переднеспинка довольно значительно расширена назад (рис. 41), но слабо в

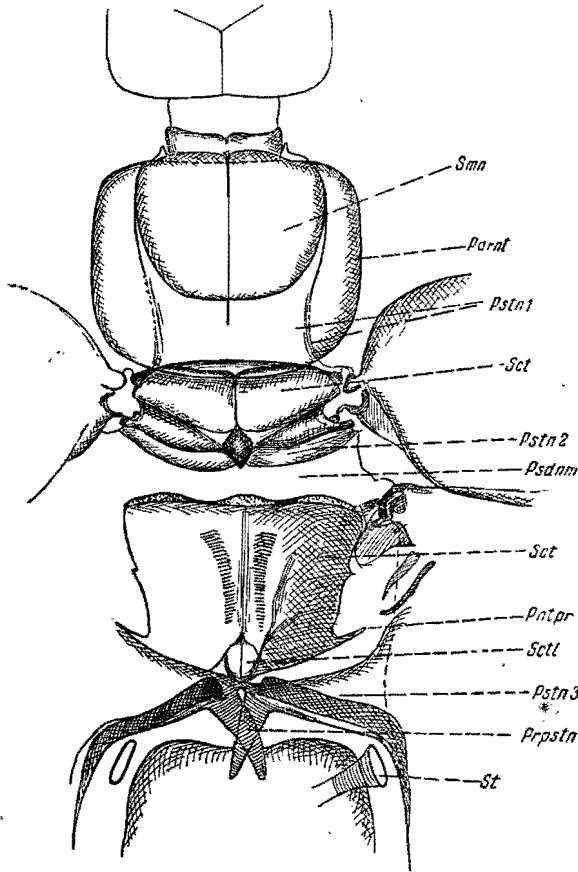


Рис. 41. Грудь *Forficula auricularia*; сверху Smn — somanotum; Parnt — паранотальные выступы; Pstn 1, Pstn 2. — постнотальные выступы; Sct — scutum; Psdnm — псевдонотальная перепонка; Sct — щиток; Prpstn — постнотальные отростки заднеспинки; St — стигмы; Pntpr. — задние сочленовные отростки спинки (ориг.).

стороны. Среднегрудь у уховерток сильно изменена и несомненно вторично уменьшена в связи с укорочением их надкрылий, которые у предков их, вероятно, были несколько длиннее. Строение заднеспинки также чрезвычайно отклонилось от первоначального состояния и имеет оригинальную конфигурацию. Позадитергальная перепонка (*membrana postnotalis*) всегда хорошо развита, как у тараканов, но, в отличие от последних, от средней части ее всегда отходят два удлиненных перепончатых отростка (рис. 41, Prpstn.) в виде хвостиков. Эти отростки рисует и К р э м п т о н (1918), но не придает им особого значения. Интересно, что пара таких отростков рисуется им и для *mesonotum*. Первоначально

postnotum был прямым продолжением назад спинки груди, но затем он или делался перепончатым, или редуцировался вовсе до слабого заднего краевого утолщения, названного Комстоком «axillary cord». Мы думаем, что постнотальные отростки ухверток являются свидетельством того, что ранее, у предков их, postnotum простирался назад сильнее, чем теперь.

У *Hemimerus* Walk. общий вид тела сверху, а особенно груди, уже сильно напоминает тараканов. Некоторые черты тараканов мы находим и на брюшке. 8-й и 9-й сегменты у самок подверглись сильной редукции и скрыты внутри 7-го; 7-й стернит образует субгенитальную лопасть. Аналогичное явление мы находим и у тараканов, у которых 8-й и 9-й сегменты втянуты внутрь 7-го сегмента также и у самцов. Церки современных *Dermaptera* и *Hemimeridae* потеряли членистость, но у личинок примитивного семейства *Pygidicranidae* церки длинные и членисты, а у юрских *Protodiplatyidae* они были членистыми и во взрослом состоянии. Лапки у современных *Dermapteroidea* трехчлениковые, но у юрских *Protodiplatyidae* они были пяти- четырехчлениковые; у *Protolythroptera* они были пятичлениковые.

В структуре половых органов *Dermaptera* очень своеобразны. У низших *Dermaptera*, именно у *Protodermaptera*, имеется два парных penis'a, а у самок два влагалища. Эта парность является чертой глубокой архаичности; из других насекомых парные половые отверстия сохранились еще только у *Ephemeroptera*, которые относятся к *Palaeoptera*. Семейство *Hemimeridae*, как известно, замечательно живорождением и образованием плаценты.

Уже одни указанные особенности ставят *Dermaptera* и *Hemimeridae* совсем в стороне от прочих прямокрылых, но несколько приближают их к *Blattopteroidea*.

По строению крыловых органов *Dermaptera* и *Protolythroptera* чрезвычайно своеобразны. Передние придатки у них имеют характер надкрылий и даже элитр и лишены жилок, а задние крылья перепончаты, расширены, имеют странное жилкование и очень оригинально складываются в покое. Элитрообразные передние крыловые органы и своеобразный способ складывания задних крыльев, с перегибом крыла около середины поперек, напоминает несколько жуков и с жуками их нередко и составляли и даже сблизжали (Крэмpton). Однако эти сходства, при ближайшем рассмотрении, оказываются сходствами внешнего характера. Кожистокрылые все же — «прямокрылые» в широком смысле слова, хотя и aberrantные, и даже по крыловым органам они, как мы сейчас увидим, примыкают к ним, а не к жукам, которые через *Megaloptera* (*Sialidae*, *Corydalidae*) связываются с сетчатокрылыми, отчасти с *Hymenoptera*, а вообще с огромным, но, в сущности, единым комплексом *Oligoneoptera* или *Holometabola*.

Морфология крыловых органов и их жилкования у кожистокрылых изучалась рядом автором — Редтенбахером, Цахером (1911), М. Берром (1914), Комстоком (1918), Тилльердом (1931) Бей-Биенко (1936) и другими, — но до сего времени остается далеко не выясненной.

Надкрылья и крылья ухверток

Передние крыловые органы ухверток представлены, как известно, «чешуей», т. е. укороченными буроватыми гладкими надкрыльями, без жилкования. В основании их мы находим сзади маленькую вытянутую перепончатую югальную пластинку, а базально от нее перепонку, переходящую в postnotum (рис. 42, Jug.). Вдоль части заднего края тянется хитиновая полоска — утолщение, несущее снизу ряды шипиков. Очень короткие шипики сидят и на основной части надкрылий.

У современных ухверток жилкования в надкрыльях нет, но раньше, у предков их, оно, наверное, существовало, как существовало оно в надкрыльях родственного отряда *Protelythroptera*, жившего в пермское время. Присутствующие на элитрах вымершей ухвертки *Protodiplatys fortis* Mart. (юра Кара-тау) 5 или 6 бурых тонких полосок являются, очень возможно, остатками или следами проходивших здесь когда-то жилок.

У предков *Dermaptera* задние крылья, вероятно, были несколько длиннее, чем у современных форм, но у нас нет основания принимать, что они были раньше длинными и покрывали брюшко; положение дела в задних

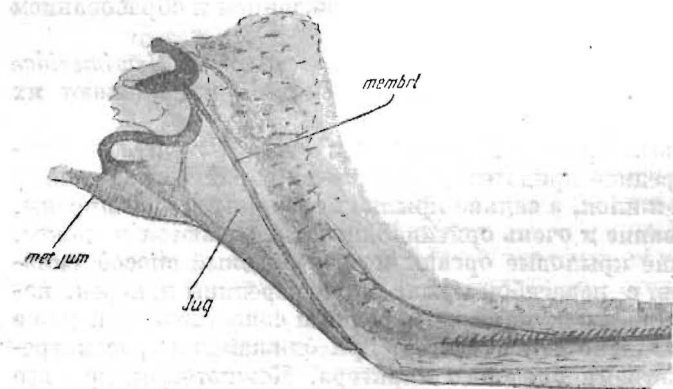
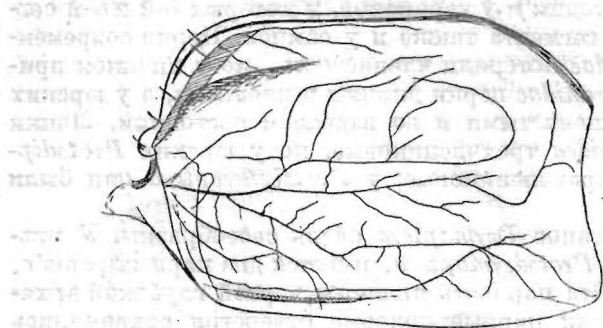


Рис. 42. a—b *Forficula auricularia*; вид надкрылья сверху, с просвечивающими трахеями и задняя основная часть надкрылья с треугольным югальным отделом (Jug.) и постъюгальной перепонкой (metjum); увеличено (ориг.).

радиально расходящимися жилками, есть, как он говорит, анальная область; преанальная часть (мы называем ее «чешуей заднего крыла»), говорит он, сильно редуцирована и содержит только две продольных жилки; эта часть хитинизована. Интерпретация жилкования дана Комстоком на основе трахеации нимфального крыла. Большая часть крыла поддерживается, следовательно, ветвями A_1 , а A_2 и A_3 проходят, по его мнению, в самой основной части. Вторую жилку спереди он считает кубитусом, так как он трахеизуется ветвью, отходящей базально от A . Спереди от нее проходит R .

Это толкование ошибочно, и ошибки его происходят, как от применения метода определения жилок на основе трахеации, так и от того, что жилкование «чешуи» просто не было достаточно выяснено в разных семействах. В работе 1925 г. я кратко отметил, что основная часть веера крыла ухверток образована югальной областью, а радиальные ветви — это ветви A_2 (я называл ее тогда A_3); в чешуе я видел больше жилок.

крыльях, как сейчас увидим, говорит скорее за то, что надкрылья ухверток никогда не были длинными. Задние крылья в расправленном состоянии имеют некоторое сходство с ухом человека (рис. 43). Основная часть их более или менее кожистая, хитинизованная, частью окрашенная, остальная — мембранозная и прозрачная. От конца основной части заднего крыла, которую мы будем называть задней чешуей (squama), отходит по радиусам ряд жилок.

Жилкование крыльев ухверток изучено недостаточно и интерпретировалось различно. На рисунке 43 дана копия рисунка № 305 Комстока (1918, стр. 295) с его обозначениями. Область крыла, поддерживаемая

Тилдьярд относит радиальные жилки веера к системе 1А, частью 2А и 3А, а спереди даже к системе кубитуса (Книга о насекомых Австралии, 1926, рис. 15). Эти интерпретации жилкования крыльев ухверток я считаю теперь тоже неправильными.

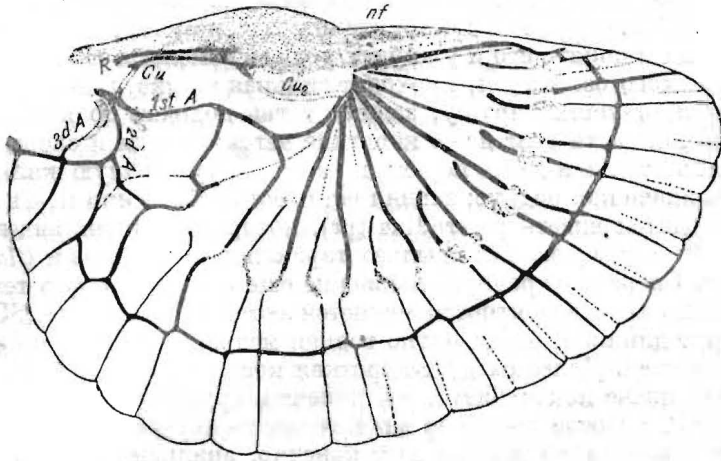


Рис. 43. Крыло ухвертки по Комстоу с его обозначениями (Comstock, 1918, fig. 305).

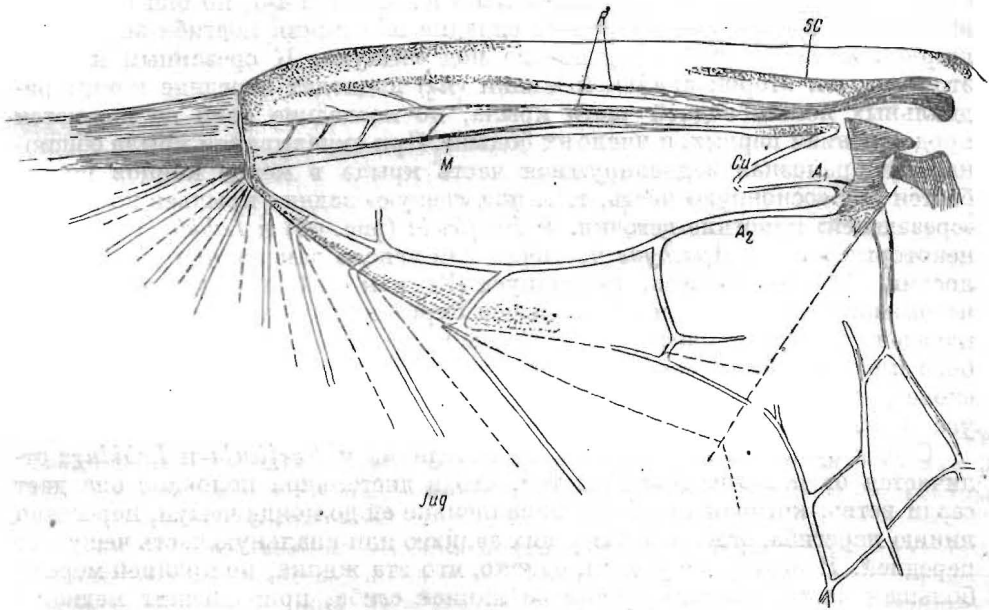


Рис. 44. Жилкование задней чешуи и начала югальных жилок у *Apachyus feces*. R — две ветви радиуса; SC — теньевая полоска или след SC; M — медиана; Cu — кубитус; A₁ и A₂ — 1-я и 2-я анальные жилки, Jug. — югальные жилки (ориг.).

За последнее время я занялся подробнее крыльями и надкрыльями ухверток и пришел к иным заключениям. Не входя здесь в подробности, отметим лишь наши основные выводы.

Надкрыльцо ухверток морфологически отвечает не целое заднее крыло их, а по существу лишь его основная, нередко слегка хитинизованная часть, которая и по форме напоминает чешуевидные надкрылья; это, следовательно, чешуя задних крыльев. В этой чешуе мы обыкновенно замечаем и жилки, у одних родов (ср. род *Apachyus*, рис. 44) довольно ясные,

у других — заменяющиеся в той или иной мере слегка пигментированными хитинизованными полосками.

Мы и должны прежде всего разобраться в жилковании этой «чешуевидной» части крыла.

Та картина, которую дает нам основная часть крыла *Apachyus feae* (рис. 44), особенно для нас инструктивна; она помогает нам разобраться в жилковании и понять его и у других родов и семейств. В передней части крыла, от самого основания, проходит сильная жилка, вскоре делящаяся на две ветви, идущих наружу; задняя ветвь доходит до конца «чешуи» и в дистальной части дает даже короткие веточки сзади и спереди, передняя же ветвь короче и далее переходит в тень. Эту двойную жилку нельзя трактовать иначе как радиус; задняя ветвь есть собственно R, а в передней ветви приходится видеть праeradius (pr), который, как мы видели, неизменно присутствует в задних крыльях тараканов, богомоллов и *Blattopteroidea* вообще. Спереди от радиуса мы видим еще одну короткую темную полосу; она по всей вероятности является остатком субкосты (SC). Сзади от R отходит длинная, но довольно тонкая медиана (M), у *Apachyus* не образующая ветвей. Далее следует короткая косая жилка; ее трудно интерпретировать иначе как кубитус, но, конечно, трудно сказать, есть ли это CuA или CuP.¹ После довольно значительного перерыва мы находим две связанных в основании жилки; это, конечно, анальные жилки. О передней из них мы будем говорить ниже, а задняя жилка, длинная, вполне соответствует такой же жилке у *Forficula* и других родов; мы думаем, что ее можно считать второй анальной жилкой, т. е. A₂. У *Apachyus* эта жилка вскоре же образует сзади ветви, всего в количестве 4-5, но они очень короткие, так как их как бы срезает складка или линия подгиба задней обширной мембранозной части крыла под «чешую». К срезанным концам этих веточек второй анальной жилки (A₂) подходят передние концы радиальных жилок задней части крыла, но последние явно не являются продолжением первых, и число их больше. При складывании крыла обширная мембранозная задненаружная часть крыла в конце концов подгибается под «основную» часть, т. е. под «чешую» задних крыльев по линии, «срезающей» короткие веточки. У *Forficula* (рис. 45) и *Labidura* (рис. 46) некоторые жилки *Apachyus* частично или нацело заменяются бурыми полосами. R ясен и здесь, прерадиуса (Pr) как слабой жилки нет, но он, несомненно, представлен или замещен бурой продольной полосой, протекающей как у *Apachyus*; у *Forficula* мы здесь находим иногда и следы слабого просвета. В средней части R связан «поперечной» жилкой с M; эта «поперечная» жилка, несомненно, отвечает одной из задних веточек радиуса *Apachyus*.

Следы субкосты выражены слабо. Медиана у *Forficula* и *Labidura* отличается от медианы *Apachyus* тем, что в дистальной половине она дает сзади ветвь, которая проходит параллельно ей до конца чешуи, пересекая линию перегиба, отделяющую у них заднюю или анальную часть чешуи от передней. Я отнюдь не уверен, однако, что эта жилка, по крайней мере ее большая часть, расположенная за линией сгиба, принадлежит медиане; возможно, что первоначально она относилась к системе кубитуса или даже анальной жилки. Кубитус у *Labidura* выражен хорошо и имеет такое же косое направление, как у *Apachyus*;² у *Forficula*, наоборот, он представлен тенью, бурой полосой, идущей по тому же направлению. Узкий бледный перерыв отделяет от кубитуса следующую параллельную ей жилку, связанную в основании с A₂; эту жилку, очевидно, необходимо признать за A₁. Она еще ясна у *Labidura*, но у *Forficula* на ее месте лишь буроватая полоска. У *Apachyus*, как мы видели, следующая за кубитусом короткая

¹ Если придавать значение сравнениям с жилкованием надкрылий *Protelythroptera*, то кубитус уховерток будет отвечать скорее CuP, а CuA подвергнется редукции.

² Это косое направление и делает возможной гипотезу, что здесь мы имеем перед собой скорее CuP, чем CuA.

жилка отделена от него широким промежутком, но все же она, по всей вероятности, соответствует A_1 *Labiduridae*, лишь в филогенезе, в процессе редукции, сместившаяся назад. К кубитусу мы еще вернемся ниже, а сейчас рассмотрим заднюю анальную жилку, которую мы назвали A_2 (=ульнарной жилке Цехара и Берра). Называя ее так, мы не хотим сказать, что анальная область первоначальных надкрылеподобных крыльев непосредственных предков *Dermaptera* имела только две анальные жилки. Вероятно, что их было 3 или даже 4-5, как у *Protelythroptera*, но ведь в задних крыльях, при расширении анальной области, следующие за A_2 анальные жилки или ветви обычно (у *Polyneoptera*) делаются ветвями A_2 . В том же смысле я понимаю и A_2 уховерток.

В отличие от сохранившихся первоначальное косое направление, но вторично укоротившихся кубитуса и первой анальной жилки, A_2 у всех ухо-

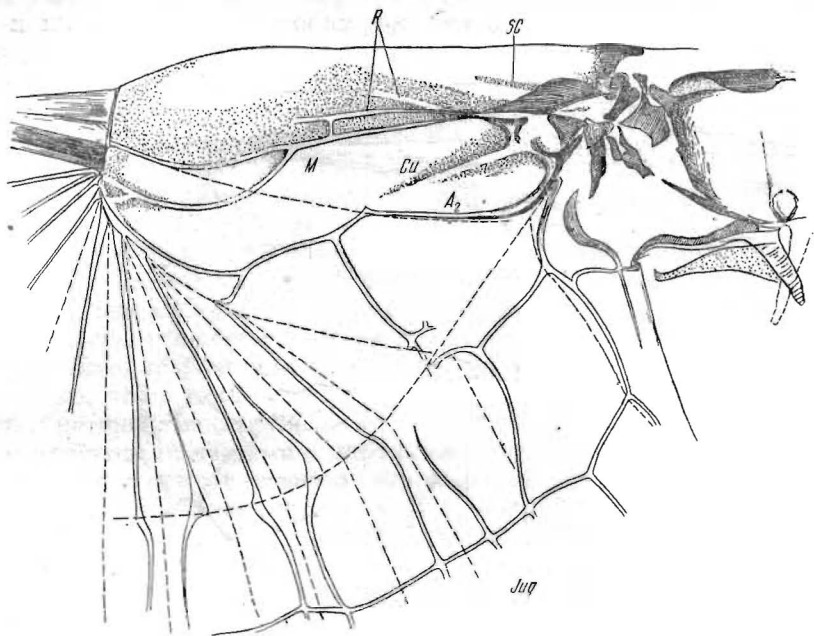


Рис. 45. Основная часть заднего крыла *Forficula auricularia*.

верток сильно разрослось и доходит до конца чешуи (squama). Она дает сзади немного ветвей, 4 (или 5) — у *Archyus*, 5 — у *Labidura*, 2 или 3 (?) — у *Forficula*. Они всюду коротки (кроме основной) и как бы резаны проходящей здесь складочкой.

Кажется, все авторы считают подходящие к концам ветвей анальной жилки (A_2) основные радиальные жилки их продолжениями, т. е. ветвями A_2 [(см. например, рис. 16 в статье Тилльярда о *Protelythroptera* (1931), рис. 5 в сводке кожистокрылых Бей-Биенко (1936), а также статью Берра (1914)]. Однако при этом игнорируется то, что радиальные жилки никак не являются прямым продолжением коротких анальных ветвей, а подходят к ним под углом и лишь сочленяются или «примыкают» к ним; на основных жилках независимость радиальных жилок от ветвей анальной особенно ясна. Рассмотрение хода всех этих жилок приводит нас к определенному заключению, что все эти «радиальные» жилки лишь вторично связались и координировались с ветвями A_2 , а первоначально были от них совершенно независимыми.

Так это и есть в действительности. По линии, связывающей концы ветвей A_2 , кончается анальная область, а с ней и вся «чешуя» задних крыльев. У *Archyus* здесь, между ветвями A_2 , располагаются мелкие шипики

в виде краевой полосы; граница между собственно чешуей и задней мембранозной частью здесь особенно резка.

Мы уже отметили выше, что тотчас за концами коротких ветвей A_2 и далее к концу, тотчас за концевой частью самой A_2 , проходит тонкая линия сгиба, по которой вся задняя и наружная перепончатая часть крыла при складывании подгибается под чешую так, как это происходит и у других групп, когда их югальная область подгибается, при складывании, под ано-кубитальную часть.

Из всего вышесказанного с несомненностью следует, что «чешуевидная» часть задних крыльев уховерток, со всеми ее жилками, кончается короткими веточками A_2 и отвечает морфологически передней чешуе или надкрыльям, а располагающаяся позади веточек A_2 и снаружи от A_2 обширная мембранозная часть с радиальными жилками есть не что иное, как чрезвычайно разросшаяся югальная область или *neala*. В связи с необычайным ростом этой области, в ней сформировались свои жилки и свои,

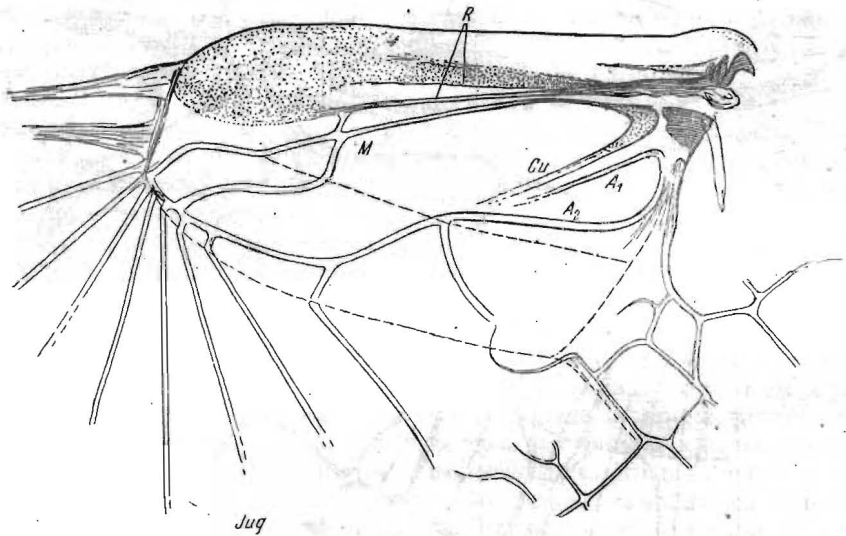


Рис. 46. Основная часть заднего крыла *Labidura riparia*; обозначения, как на рис. 44.

весьма своеобразные, складки, однако основное отношение ее к собственно крылу или к «чешуе» в филогенезе не извратилось. У таких форм, как *Forficulidae* и *Labidura*, от основной части A_2 к апикальной части «чешуи» тянется еще одна линия сгиба, но эта линия подгиба анальной + югальной областей под переднюю часть чешуи не везде имеется и возникла, вероятно, в связи с большой шириной у них анальной области. Основная линия подгиба, ограничивающая югальную область от анальной, начинается тотчас за началом A_2 , между ней и выдающейся вперед основной югальной жилкой; против конца первой ветви A_2 линия сгиба меняет свое направление, направляясь вперед и наружу.

Клиновидное конечное поле, несомненно, сильно изменено, и его морфологию сейчас выяснить трудно, но мне думается, что первоначально она принадлежала чешуе и лишь позже отграничилась (отчленилась) и удлинилась.

В филогенезе *Dermaptera*, следовательно, имел место процесс не только расширения, но и надвигания югальной области на заднее крыло сзади и, в конце концов, даже снаружи. При складывании вся эта огромная югальная область складывается и, в конце концов, подгибается под чешую, т. е. под истинное заднее крыло, как обычно. Анальная область в образовании веера по существу не участвует.

Такая трактовка жилкования задних крыльев *Dermaptera* с первого взгляда может показаться странной, но на самом деле ничего «странного» здесь нет, и то, что произошло у них с задними крыльями, не ставит их обособленно. Для понимания тех метаморфоз, которые испытали задние крылья уховерток, мы должны прежде всего учесть основной характер первичных крыльев предков рассматриваемых *Pterygota*. Как мы уже отмечали выше, первоначально не только передние, но и задние первичные крыловые органы носили скорее характер надкрылий (*architegmina*). Задние надкрылья при этом были первоначально вполне сходны с передними и по жилкованию и по форме (гомоморное состояние). Мы не должны непременно предполагать, что эти ранние гомоморные крылья или надкрылья были одинаковы у всех групп древних *Neoptera*. Они, конечно, были довольно разнообразны, у одних длиннее, у других короче или шире и т. п. Представляется вероятным, что у уховерток они никогда не были так длинны, как у прямокрылых, хотя, вероятно, и были длиннее, чем в настоящее время.

Процесс расширения и мембранизации задне-основной части задних «крыльев» также шел далеко не одинаково в разных группах. Как мы уже видели выше, у таракановых этот процесс шел совершенно иначе, чем у прямокрылых и других насекомых. У уховерток, у которых и передние, и задние надкрылья, видимо, никогда не были длинны и не закрывали брюшка, характер расширения задних крыльев неизбежно должен был быть очень своеобразным.

Когда у предков *Dermaptera* сказались потребность в увеличении площади задних «крыльев», у них стали разрастаться и анальная и югальная области: A_2 , как мы видели, вытянулась и несла сзади 3-5 ветвей, но этого расширения для целей полета было, очевидно, недостаточно, что и понятно, раз первичные крылья или надкрылья их были сравнительно коротки. Естественно, что в таком случае особенно сильно разрасталась югальная область, которая надвинулась на «крыло» позади анальной области и своими наружными частями с наружными радиальными жилками разрослась даже снаружи от «чешуи». Формировавшиеся в югальной области жилки неизбежно изменялись и постепенно располагались согласно требованиям механики полета растущих крыльев. Так постепенно сложилось их радиальное жилкование.

У одних из только *Dermaptera* большая часть поверхности крыльев образована югальной областью, которая разрослась позади и снаружи от анальной области, и нет ли каких-либо аналогий в этом отношении с другими группами?

Да, такие аналогии и сходства есть. Мы уже видели, что у тараканов весь их «веер» образован югальной областью, но эта область у них все же не разрастается кнаружи от кубитокостальной части.

«Анальный веер» *Mantodea* также образован разросшейся югальной частью, но у этих насекомых мы встречаемся, кроме того, с одним весьма интересным явлением в передних крыльях, а именно; югальная область у многих *Mantidae* здесь также подверглась разрастанию и, что особенно важно, она также как бы надвинулась сзади на анальную часть, причем некоторые из ее жилок «приспособились» к направлению анальных и дали нечто вроде продолжения последних (рис. 47). По существу, в филогенезе задних крыльев уховерток произошло то же самое, только в гораздо более крупном масштабе.

В описанном процессе разрастания югальной области предков уховерток есть, таким образом, немало общего с тем, что испытали в своей истории богомолы и тараканы, только в связи с сравнительно небольшими размерами первичных надкрылий предков уховерток разрастание югальной области было особенно энергичным и пошло несколько иначе. В дальнейшем произошли изменения, по большей части редуционного характера, и в жилковании чешуи. В связи с необычайным разрастанием югальной области выработалось и очень своеобразное складывание.

Форма, строение и складывание «крыльев», а также и строение груди, брюшка и половых органов, — все это свидетельствует о большой общности и древности ствола *Dermaptera*, но в то же время нарисованный нами процесс морфогенеза крыльев их говорит о некоторой близости ствола *Dermaptera* к стволу *Blattopteroidea*.

В отряде *Dermaptera* различают (Бей-Биенко, 1936) среди современных представителей два подотряда: *Arixenina* с одним родом и *Dermaptera* с 5 или 6 семействами. Третичные уховертки известны с эоцена и отнесены в большинстве к современным родам. Виды из формации Флорисан (Florissant), Колорадо, выделены в особый род *Labiduromma* Scudd.; одна форма из прусского янтаря — в род *Ocellia* Olf. Из мезозоя описаны с определенностью две формы — *Protodiplatys fortis* и *Semenoviola obliquotruncata*, описанные Мартыновым из отложения Кара-тау (доггер). Первый род очень напоминает представителей современного семейства *Pygidicranidae*, но отличается тем, что церки у него

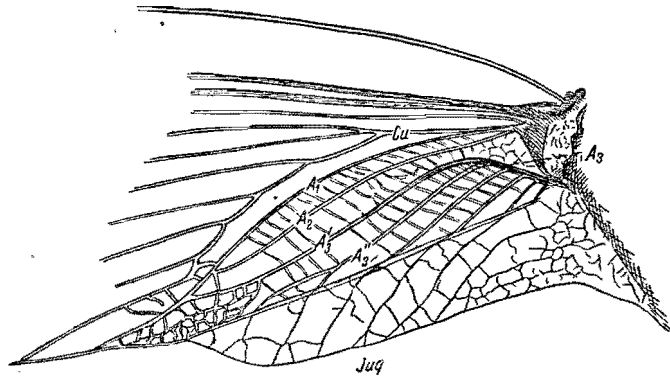


Рис. 47. *Mantis religiosa* L. Основная часть переднего крыла, показывающая характерную форму и жилкование югальной области. По Мартынову (1925).

были еще членистые, а лапки состояли из 5-4 члеников, элитры несли плоски, бывшие, может быть, следами жилок. Мартынов выделил его в особое семейство, а Бей-Биенко — даже в особый подотряд *Archidermaptera*. В указанных признаках *Protodiplatyidae* обнаруживают более архаические признаки, в чем они уже напоминают, хотя и отдаленно, пермский отряд *Protelytroptera* Till.; однако это все же были настоящие уховертки, и для выяснения вопроса о происхождении отряда *Dermaptera* дают немного. *Semenoviola* Mart. относится уже к настоящим уховерткам — *Dermaptera* s. str.

ОТРЯД *PROTELYTROPTERA* TILL.

Из перми, именно из нижнепермских отложений Канзаса, Тилльердом описан (1931) новый отряд *Protelytroptera*, в котором он склонен видеть группу, давшую начало *Dermaptera*. Карпентер ознакомил нас (1933) с некоторыми, неизвестными раньше, деталями строения этих насекомых и описал несколько новых форм. Он считает этот отряд совсем независимым от *Dermaptera* и вымершим. Оба они производят *Protelytroptera* от древних тараканов, от которых они произошли в нижней части верхнего карбона. *Protocoleoptera*, по их мнению, могли быть дериватами древних *Protelytroptera*.

Protelytroptera действительно уже напоминали уховертков, но элитры у них были длиннее и имели простое жилкование из продольных жилок, без поперечных или сетки; сзади у большинства было окаймление; задние

крылья были длиннее передних; в жилковании было, действительно, некоторое сходство с уховертками, существовало и поперечное складывание, однако, жилкование их, в общем, настолько сильно отличалось от уховертков и в то же время уже настолько было специализировано, что считать, что *Dermaptera* могли произойти от них, невозможно. Это, конечно, боковая вымершая самостоятельная ветвь, но все же родственная *Dermaptera*, почему можно думать, что обе эти группы (к ним нужно прибавить и современных паразитических *Hemimeridae*) произошли от общих корней.

Ограничимся краткими замечаниями о жилковании задних крыльев *Protelytroptera*. Я согласен с трактовкой обоими авторами Sc, R, RS и M, но дальше я расхожусь с ними. Кубитус изображается ими не одинаково; по Карпентеру перед задней двойной жилкой проходит одна ясная жилка, которую он обозначает Cu_1 . Может быть это и так, но не исключена, однако, возможность, что это CuP . Далее идет двойная жилка, состоящая из слабой передней и сильной задней, от которой отходят радиальные ветви (фиг. 48).

Тилльярд считает их за A_1 и A_2 , Карпентер за CuP (Cu_1) и A_1 , но с последним еще труднее согласиться, так как A_1 никогда не образует таких ветвей. Так как в надкрыльях позади A_2 находятся две или три анальных жилки (в том числе и подкраевая), то и в задних крыльях A_2 могла бы нести только 2-3 ветви, а между тем их много. Следовательно, это, как и в крыльях уховертков, югальные радиальные жилки, располагающиеся здесь

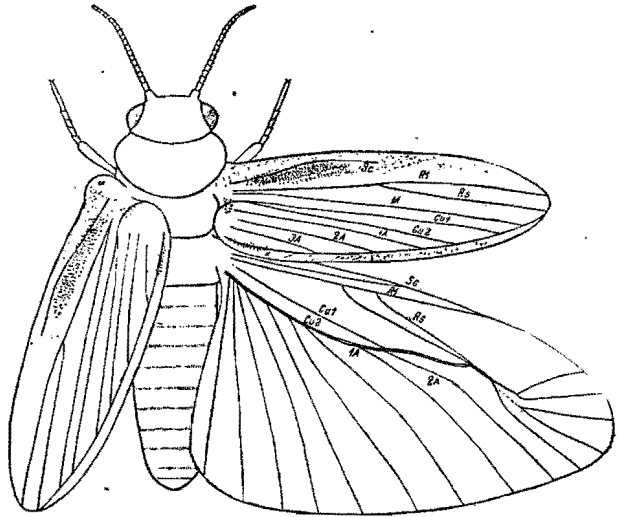


Рис. 48. *Protelytron permianum* Till. Реконструкция Карпентера.

аналогично расположению тех же жилок у тараканов. Анальная жилка здесь, вероятно, одна и идет спереди от общей толстой югальной. Ветви анальной жилки, вероятно, выпали, редуцировались. Каким главным жилкам принадлежат ветви в апикальной части крыла — не ясно. Как мы видим, отличия в жилковании крыльев *Protelytroptera* от жилкования у уховертков значительные; «веер» построен здесь гораздо более сходно с таракановыми, чем уховертками, и это сходство является лишним указанием в пользу родства всего надотряда с таракановыми. Родство это, однако, не близкое, так как строение крыловых органов здесь сильно отличается от строения тех же органов у таракановых.

В бедности жилками анальной области, в простой медиане и даже в характере югальной области больше сходства с богомолами, у которых передняя югальная область, как уже упомянуто, как бы надвигается сзади на анальную. Ясно, что вся группа *Dermatopteroidea* могла отделиться не от тараканов, у которых в анальной области развилось уже много жилок, а лишь от корней ствола *Blattopteroidea*, у которых анальная область первоначально имела 2-3 анальных жилки. Эти корни таракановых были уже близки к корням *Paraplecoptera*. Это мы и старались выразить на нашей таблице. Время обособления надотряда мы должны отодвинуть, естественно, по крайней мере в нижний карбон.

Я не думаю, чтобы отсутствие сетки у *Dermaptera* и *Protelyptoptera* было первичным; та или иная сетка была, вероятно, принадлежностью *architegmina* у всех первичных *Pterygota*, но она утратилась, видимо, уже у предков этих отрядов, вероятно, в связи с дальнейшей хитинизацией первичных надкрылий, хотя у таракановых исчезновения сеток и не произошло.

Замечательной особенностью надотряда *Dermatopteroidea* является то, что первичные задние надкрылья фактически в настоящее время крылья не превратились ни у *Dermaptera*, ни у *Protelyptoptera*, а сохраняли свое подобие передним; собственно же перепонка крыла образовалась там и тут вследствие разрастания югальной части.

Сильное развитие югальной части при редукции анальной мы видим и у *Blattopteroidea*, но у них суженная анальная часть также вытягивается и самостоятельно кончается на краю крыла. У *Dermaptera* анальная часть не сужена, а на конце как бы срезана и обрасла югальной частью.

У *Protelyptoptera* лапки состояли уже из пяти члеников, церки были членистые, но короткие, напоминающие церки тараканов. У *Dermaptera* церки (*Protodiplatyidae*) напоминали более церки веснянок.

Dermaptera — наземные ночные насекомые, живут скрытно в сырых местах; *Hemimeroidea* перешли к паразитизму и живут в шерсти некоторых грызунов. Судя по очень коротким церкам, *Protelyptoptera* были также наземными насекомыми, но их далекие предки, произошедшие от корней таракановых, наверное имели водных нимф.

ОРТНОПТЕРОИДЕА И БЛИЗКИЕ К НИМ ГРУППЫ

Среди современных *Polyneoptera*, *Orthopteroidea* и *Plecopteroidea* резко различаются; уже и прежде веснянок и эмбий отделяли далеко от прямокрылых и включали иногда в группу «ложносетчатокрылых», вместе со стрекозами и сеноедами (Холдковск ий). Мною они были включены сначала в надотряд *Orthopteroidea*, но потом выделены в особый надотряд. Особым надотрядом они считались и Крэмптоном (1924), который включил их в свою секцию *Orthopteradelphia*, отвечающую нашему отряду *Polyneoptera*. Лямеев также сближал веснянок и эмбий с прямокрылыми и объединил их (1936) с уховертками в группу *Haploneura* характера надотряда. Выше мы только что обосновали самостоятельность надотряда *Dermatopteroidea*, который стоит ближе скорее к *Blattopteroidea*.

Если не только современные, но и третичные и даже известные мезозойские представители *Plecopteroidea* резко как надотряд отличаются от *Orthopteroidea*, то не так было в палеозое, где мы находим ряд новых семейств и даже некоторые отряды, которые существенно изменяют наши представления об отношениях этих групп. Отзвуком вымерших групп является среди современных групп семейство *Grylloblattidae*, которое не знают куда отнести. Ниже мы постараемся выяснить его положение. Обратимся к палеозойским группам.

В верхнем карбоне мы застаем, можно сказать, расцвет прямокрылых насекомых. Они были представлены множеством семейств, из которых лишь немногие, именно с достоверностью только *Oedischiidae* и *Stenaropodidae*,¹ имели прыгательные задние ноги, узкие передние крылья и расширенные (не сильно) задние. Жилкование крыльев, главным образом передних (в задних оно недостаточно известно), также имело уже некоторые определенные черты последующих, т. е. мезозойских и кайнозойских *Orthoptera-Saltatoria*.

¹ Гандлирш сближает с сем. *Oedischiidae*, и не без основания, известные по передним крыльям *Stenoneurites* Handl., а также *Homalophlebia* Brogn. с *H. finoti* Brogn., и *Parahomalophlebia* Handl. с *P. courtini* Brogn. (1919). Кроме того Лямеев отметил определенно (1917), что описанная Менье (1912) *Homalophlebia couloni* есть, в сущности, вид рода *Oedischia*. Гандлирш, однако, выделил эту форму в особый род *Anhomalophlebia* Handl.

Самки в этих группах несли типичный яйцеклад. Голова направлена вниз или, реже, вниз и вперед. На рис. 49 мы даем реконструкцию представителя *Oedischiidae*. Как мы видим, этот род, — мы изобразили здесь общий вид тела самки рода *Metoedischia* Mart., — действительно уже очень походила на современных прямокрылых, но был примитивнее, что видно из следующего: бедра задних ног были утолщены слабее, чем у современных форм (кроме некоторых *Stenopelmatidae*), жилкование передних крыльев было явно примитивное и носило черты отчасти *Acridiodea*, отчасти *Tettigoniodea*, но, пожалуй, еще более походило на жилкование у *Haglodea*, т. е. совмещало черты последующих надотрядов, кроме *Gryl-*

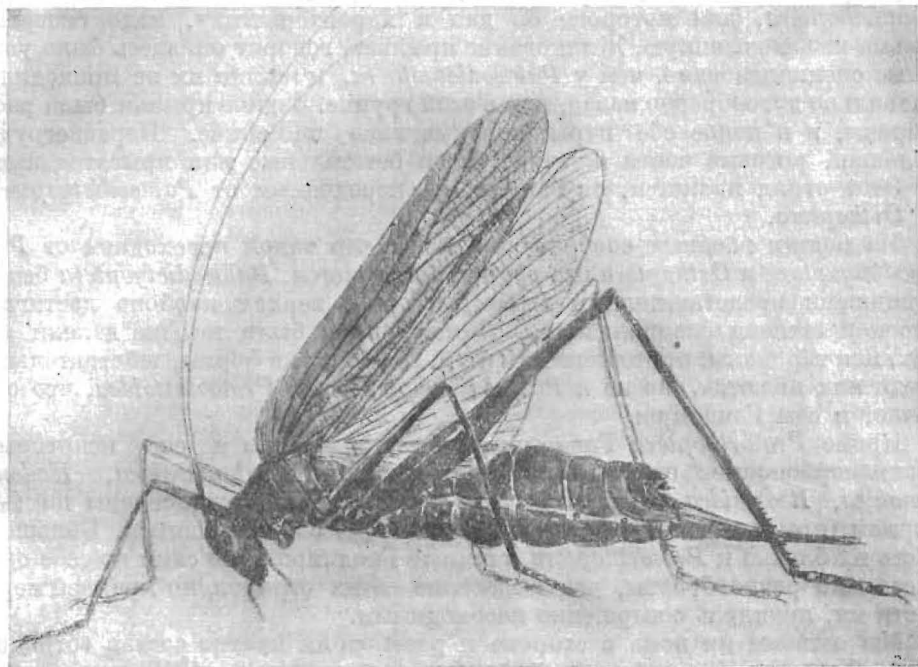


Рис. 49. *Metoedischia* sp. Реконструкция тела, ног и яйцеклада по одному виду *M. longipes* Mart., g. n. sp. n. из Чекарды; крылья даны по *M. magnifica* Mart. с Ивы-Горы (ориг.)

lodea, строение жилкования крыльев которых отличается гораздо большим своеобразием. Судя по немногим имеющимся данным, например, по остаткам заднего крыла у *Metoedischia* (?) *longipes* sp. n.¹ и у некоторых каменноугольных представителей, жилкование задних крыльев гораздо меньше отличалось от жилкования передних крыльев, чем у современных родов. Анальный всер (несомненно, ано-югальный) существовал, но был меньше, слабее развит, чем у современных групп. Музыкальный аппарат еще не был развит; яйцеклад был устроен, видимо, сходно с тем, как он устроен у современных кузнечиковых. Церки в этих семействах нам хорошо еще неизвестны, но, во всяком случае, они были очень укорочены, и у *Metoedischia* (?) *longipes*, например, были, по всем видимостям, уже нечленистыми, как у современных прямокрылых.

Если не все, то большинство прочих прямокрылых палеозоя не были прыгающими насекомыми; ноги их были бегающими или ходящими, а задние ноги, если и были длиннее средних и передних, то не столь значительно, чтобы их можно было назвать прыгательными.²

¹ Описывается в работе о пермских насекомых Чекарды (in litt.)

² Более длинные задние ноги были у *Caloneuridae*, но все же вряд ли можно назвать эту группу прыгающей. Генетически она, во всяком случае, далека от *Protorthoptera-Saltatoria*.

Жилкование крыльев у них было очень разнообразно и, тем не менее, у большинства сильно отличалась от жилкования у прыгающих групп.

Судя по некоторым данным, которые будут приведены ниже, значительная часть, повидимому, даже большинство таких форм, обладало чертами строения тела, так же сильно отличающимися их от прыгающих семейств. Главнейшими из этих особенностей являются присутствие удлинненных членистых церков и общая форма тела, более напоминающая веснянок.

Большинство этих не прыгающих семейств, вместе с *Oedischidae* и *Stenaropodidae* было выделено Г а н д л и р ш е м (1908) в особый отряд *Protorthoptera*, для которого он дал и характеристику, надо сказать, весьма неопределенную. Жилкование крыльев, говорит он, здесь было уже более специализовано, чем у *Palaeodictyoptera*, и жилки их не проходили правильно дугообразно назад, как в этой группе. Задние крылья были расширены, и в покое обе пары складывались на спине. Переднегрудь большая, ротовые части жующие, ноги бегательные или прыгательные.

Этот отряд является, по Гандлиршу, переходным от *Palaeodictyoptera* к *Orthoptera*.

Из наших вводных соображений ясно, что такой переходной от *Palaeodictyoptera* к *Orthoptera* эта группа не является. *Palaeodictyoptera* были типичными представителями *Palaeoptera* и в верхах карбона достигли высокой степени специализации. *Protorthoptera* были так же далеки от них, как тараканы, протоблятиды и пр. Переходные формы, действительно среди них имеются, но не к *Palaeodictyoptera*, а к *Protoblattoidea*, что отмечает и сам Гандлирш.

Кроме *Protorthoptera* Гандлиршем были выделены и еще некоторые верхнекарбовые отряды — *Mixotermioidea*, *Haplopteroidea*, *Haden-tomioidea*, *Vesuloidea*, *Synarmogioidea*, — однако они установлены по 1-2 формам (крыльям), частью очень недостаточно сохранившимся. Большая часть их близка к *Protorthoptera* в смысле Гандлирша, но сами по себе они настолько разнообразны, что выделение этих отрядов, по крайней мере части их, являлось совершенно необходимым.

Мы оставим их пока в стороне и рассмотрим кратко состав «отряда» *Protorthoptera*. Г а н д л и р ш относит сюда (1908, 1919) семейства *Stenaropodidae*, *Oedischidae*, *Spanioderidae*, *Palaeocixiidae*, *Geraridae*, *Ischnoneuridae*, *Prototettigidae*, *Apithanidae*, *Lepiidae*, *Liomopteridae*, *Probnisidae*, *Protocollariidae*, *Schuchertiellidae*, *Pachytylopsidae*, *Thoronyssididae*, *Laspeyresiellidae*, *Caloneuridae*, *Homalophlebiidae*, *Anomalophlebiidae* (?), *Stenaroceridae*.

Кроме того, некоторые семейства, как то: *Omalidae*, *Cacurgidae*, *Narkemidae*, *Klebseillidae*, *Cnemidolestidae*, *Roomeriidae*, *Lemmatophoridae*, *Lecoriidae* (?), *Delopteridae* (?) он сближал с *Protorthoptera*, хотя еще не относил к ним и трактовал (1919) под рубрикой *Ordo Protorthoptera vel Protoblattoidea*. В сводке 1925 г. эти семейства фигурировали уже среди *Protorthoptera*.

Это чрезвычайно разноформенный и неестественный комплекс, и вскоре последовали попытки выделить некоторые, с внешней стороны наиболее сильно отличающиеся группы. В 1926; а затем и в 1928 гг. Т и л л ь я р д переописал пермское семейство *Lemmatophoridae* Sell. и выделил его в особый отряд *Protoperlaria*. М а р т ы н о в в 1927 и 1928 гг. исключил пермское семейство *Palaeomantidae* H a n d l. из отряда *Mantodea*, куда его отнес Гандлирш, и вместе с пермскими *Delopteridae*, *Lecoriidae*, *Lemmatophoridae*, *Probnisidae* и *Liomopteridae*, описанными С е л ь я р д о м в 1909 г. из Канзаса, выделил в особый отряд *Miomoptera*. Позже (1937) М а р т ы н о в выделил из *Miomoptera* описанный Тилльярдом отряд *Protoperlaria*, оставив в отряде *Miomoptera*, для которых Т и л л ь я р д о м было предложено (1928) еще название *Embiopsocida*, лишь семейства

Palaeomantidae и *Delopteridae*. Из *Protoperlaria* М а р т ы н о в ы м были описаны затем семейства *Atactophlebiidae* (1930), *Kazanellidae* (1936), *Khosaridae* и показано (1931), что мезозойское семейство *Geinitziidae*, которое относилось Гандлиршем к *Mantodea*, принадлежит в действительности к *Protoperlaria*.

Оставшийся огромный комплекс, к которому затем был присоединен еще ряд новых семейств (*Euthygrammidae*, *Camptoneuritidae*, *Hypoperlidae*, *Nemuropsidae*, *Idelidae* из перми СССР, *Tomidae* из верхов карбона Кузбасса, *Cymenophlebiidae* из карбона Северной Франции, *Mesorthoptera* из триаса Австралии, *Tshorkuphlebiidae* из нижнего лиаса Ферганы, семейство *Permocapniidae* и еще одно неописанное семейство из перми Чекарды (in litt.), конечно, выиграл от выделения *Miomoptera* и *Protoperlaria*, однако, оставался также ещё весьма разноформенным и неестественным.

Попытку разобраться в этом комплексе сделал М а р т ы н о в в 1925 г., подразделив его на два подотряда — *Protorthoptera* s. str., или прыгающих «предпрямокрылых», куда относятся семейства *Oedischiidae*, *Stenaropodidae*, и подотряд *Paraplecoptera*, куда относятся *Spanioderidae* и другие непрямые семейства карбона, напоминающие веснянок внешнестью, относительно гомономными ногами и жилкованием крыльев. Это разделение проведено мною в краткой сводке 1934 г., но в последующих статьях (1936, 1937) я уже признал эти подотряды за особые отряды.

В 1930 г. опыт подразделения своего огромного отряда *Protorthoptera* провел и сам Г а н д л и р ш. Он также выделил группу прыгающих семейств, которой склонен придавать значение лишь подотряда. Он называет эту группу *Oedischioidea* и причисляет сюда *Oedischiidae* и *Stenaropodidae*, *Homalophlebiidae* и, под вопросом, *Protocollariidae*.

Что касается семейства (со знаком вопроса) Гандлирша *Homalophlebiidae* и *Anhomalophlebiidae*, то Л я м е е р доказывает (1917), что *Anhomalophlebia couloni* М е и п.¹ есть член семейства *Oedischiidae* и даже рода *Oedischia*, а *Homalophlebia trouessarti* М е и п. им выделяется в особый род *Ctenoptilus* Л а м., повидному, близкий к *Ischnoneura* В r o n g n.

Семейство *Protocollariidae*, судя по жилкованию надкрылий, стоит довольно далеко от двух первых семейств и относить его к группе *Oedischioidea* невозможно. Л я м е е р определенно сближает его с *Caloneuridae*. Группа *Oedischioidea*, за вычетом *Protocollariidae*, отвечает нашим *Protorthoptera* s. str., но мы придаем ей значение особого отряда.

Во вторую группу или подотряд *Caloneuroidea* Г а н д л и р ш выделяет семейство *Caloneuridae*, *Emphylopteridae*, *Stenaroceridae* и, предположительно, *Laspeyresiellidae*. Мы вполне согласны с выделением семейства *Caloneuridae* и близких к нему в особую группу, но этой группе мы придаем значение особого отряда, о чем будет сказано ниже. Мы включаем сюда еще и некоторые другие семейства, но в принадлежности сюда семейства *Laspeyresiellidae* мы далеко не уверены.

Следующей группой (или подотрядом) *Protorthoptera* является, по Гандлиршу, большой комплекс, включающий в себя *Geraridae*, *Spanioderidae*, *Palaeocixiidae*, *Cymenophlebiidae*, *Ischnoneuridae* и *Apithanidae*. Он называет этот подотряд *Gerarioidea*. Он, до известной степени, соответствует нашему отряду *Paraplecoptera*, типичным семейством которого я называл *Spanioderidae* и *Geraridae*. В дальнейшем, я буду называть его *Paraplecoptera*, поскольку это название было дано мною раньше.

Мы не будем сейчас рассматривать другие группы Гандлирша (*Cacurgoidea*, *Cnemidolestoidea*, *Miomoptera*) и перейдем к изложению наших собственных представлений о составе и эволюции ортоптероидов; там мы вернемся и к группам Гандлирша.

¹ Я лично не имел возможности видеть образцы каменноугольных насекомых Зап. Европы.

ОТРЯД PARAPLECOPTERA

Группа *Spanioderidae*

Значительная часть семейств непрыгающих палеозойских прямокрылых так или иначе родственна и примыкает к большому семейству *Spanioderidae* H a n d l., которое я и считаю типичным семейством отряда *Paraplecoptera*.

Это были веснянкообразные формы с вытянутой переднегрудью, свободной, направленной вперед и вниз головой и бегающими, обычно небольшими, ногами; ротовые части обычные, грызущие. Передние крылья мембранозные или полумембранозные; SC несколько укорочена и кончается по большей части на R; RS начинается рано и несет 2-3 ветви; M состоит из двух ветвей, из которых передняя может вступать в связь с RS. CuA большой, длинный и несет сзади ряд ветвей (5-7); из анальных жилок первая простая, вторая сложная, или же здесь видно несколько дугообразных жилок. Поперечные жилки разбросанные, редкие, чаще неправильные или же их вовсе нет. Задние крылья расширены в анюгальной области, но не сильно. Брюшко самок, видимо, у многих было снабжено коротким яйцекладом. Церки в этой группе точно неизвестны, но, по всей вероятности, существовали.

К *Spanioderidae* относятся довольно крупные формы из верхнего карбона Северной Америки. К этому семейству примыкают семейства *Palaeocixiidae* из Комментри, *Thoronysidae* из Саара и, видимо, семейство *Ischnoneuridae* из Комментри. К этой группе может быть отнесено и семейство *Cymenophlebiidae* из среднего карбона Северной Франции.

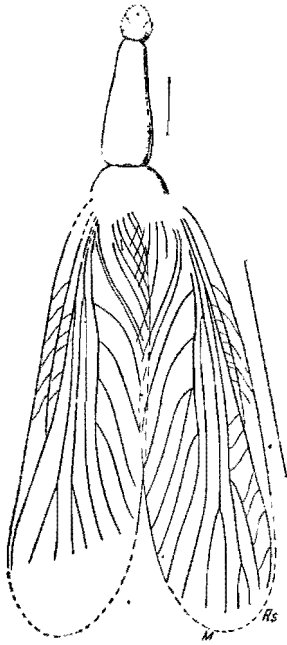


Рис. 50. *Spaniadera elatior* H a n d l. По Гандлшпру.

Группа (отряд?) *Idelodea*

Далее, первой центральной группе родственных целый ряд семейств, происходящих из пермской северной умеренной зоны. Сюда относятся семейства *Idelidae* Z a l., *Liomopteridae* S e l l., ¹ *Pertocapniidae* n. fam. (in litt.), *Lepiidae* S e l l., а также, вероятно, *Camptoneuritidae* M a r t. (из пермских отложений Тихих Гор), и, может быть, семейство *Nemuropsidae* из перми Дальнего Востока. *Camptoneuritidae* (рис. 51) нам известны только по крыльям, *Nemuropsidae* — по общим очертаниям тела, но о других перечисленных семействах мы знаем теперь больше. Из отложений по реке Сыл-

ве мы видели несколько отпечатков, на которых сохранились общая форма груди, крылья, отчасти голова, а также и брюшко с парой членистых церков, а у самок также и удлиненный яйцеклад (рис. 52). Поскольку эти роды и семейства очень близки к американским *Liomopteridae* и *Lepiidae*, а также к семейству *Idelidae*, мы можем с значительной долей уверенности считать, что и у этих семейств строение груди и брюшка было, в общем, сходно и что брюшко их, в частности, несло на конце пару членистых церков. Эта пермская группа семейств напоминает *Spaniode-*

¹ В русском издании Палеонтологии Циттеля (1934) семейства *Idelidae-Liomopteridae* были отнесены к *Miomoptera* (тогда я еще не выделял из них *Protoperlaria*) и сближены именно с *Protoperlaria*, но теперь я все-таки не считаю возможным относить их к этому отряду, хотя и признаю их большую близость к нему.

ridae, но все же значительно отличается от них. У последнего семейства и близких к нему переднеспинка была вытянута, удлинена, у представи-

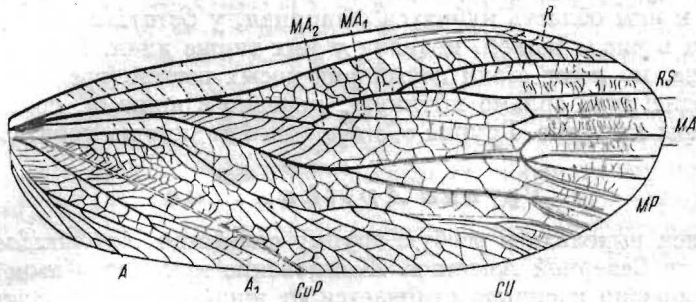


Рис. 51. *Camptoneurites reticulata* Mart. Жилкование передних крыльев. По Мартынову.

телей же семейств с реки Сылвы, а вероятно и у остальных семейств, она вовсе не была удлинена и нередко несла по бокам особые закругленные выступы, напоминающие подобные же выступы у *Protoperlaria* (*Lemmatophoridae*), только не отчлененные. Далее, в крыльях группы *Spanioderidae* сетка, видимо, уже давно исчезла, в группе же *Idelidae-Lepiidae* сетка, то мелкая, то разреженная, как правило, присутствует. Может быть, этот пермский комплекс стоит ближе к отряду *Protoperlaria*, чем к группе *Spanioderidae*. Я выделяю его в особую группу *Idelodea*, которую считаю настолько хорошо обособленным подотрядом, что его можно считать даже особым отрядом.

Кроме того, к комплексу прыгающих прямкрылых относится еще ряд других семейств, образующих также довольно самостоятельные группы, некоторые из них носят характер подотрядов.

Группа *Geraridae*

Сюда я отношу, главным образом, семейство

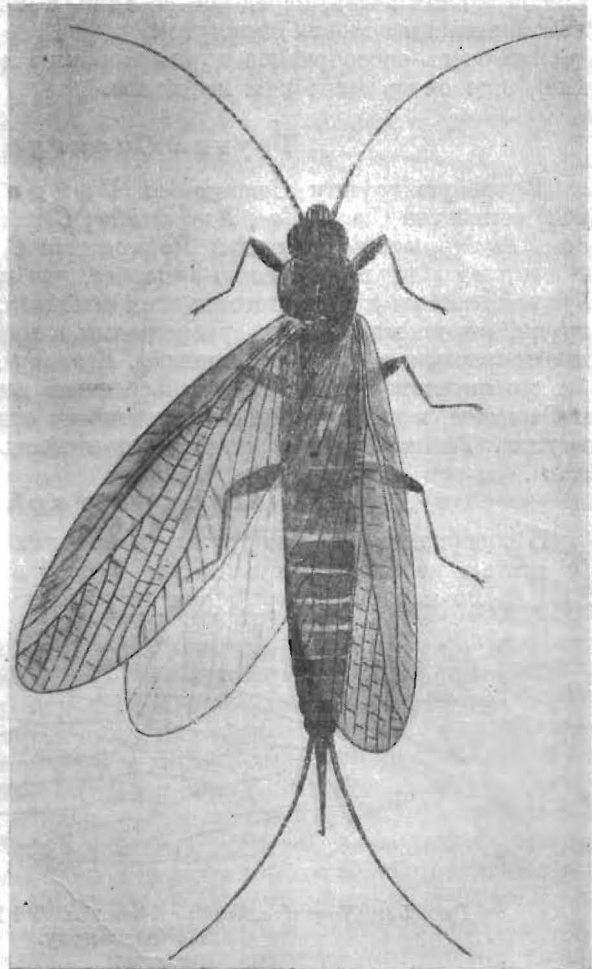


Рис. 52. *Permocapnia brevipes* Mart., n. gen. n. sp. Реконструкция по экземплярам из Чекарды (кунгурский ярус) (ориг.).

Geraridae Handl. из верхнего карбона Северной Америки. Оно может считаться до известной степени при-

мыкающим к *Spanioderidae*, и Гандлирш даже объединяет их в одну группу, однако жилкование крыльев их сильно отличается от жилкования у последнего семейства. Так, в то время как у последних и близких к ним область кубитуса обширная, у *Geraridae* он сильно сжат и сокращен в числе ветвей, медиана у них также иная. RS отходит от R также иначе, но несет сзади целый ряд косых ветвей (гребенчатое строение). Переднегрудь сильно вытянута, передко с шипами, голова свободная, размеры крупные. Группа «*Geraroidae*» Гандлирша гораздо сложнее.

Группа *Apithanidae*

Я склонен выделять в особую группу семейство *Apithanidae* из верхнего карбона Северной Америки. Жилкование крыльев в этом семействе очень своеобразно и сильно отличается от жилкования у *Spanioderidae*. В передних (и то же было и в задних) RS короткий, и дает лишь один развилок (род *Apithanus* H a n d l.). M делится поздно; кубитус делится рано на две ветви, из которых с самого начала испытывает ветвление не передняя, а задняя ветвь, передняя же лишь в концевой части образует развилок; анальная область вытянутая.

Это очень своеобразное по жилкованию крыльев семейство, к сожалению, еще очень мало нам известное.

Группа *Cacurgoidea*

В особую группу *Cacurgoidea* Гандлирш выделяет (1930, стр. 689) семейства *Cacurgidae*, *Narkemidae*, *Coseliidae*, *Omalidae* и, под вопросом, *Pachytylopsidae* с родом *Palaeocarrina* С о с к. Выделяя эту группу, Гандлирш справедливо замечает, что пока нам помимо крыльев не будут известны другие органы этих семейств, а особенно нижняя сторона груди, мы не можем быть уверенными в принадлежности этой группы к прямокрылым, а не к таракановым. К этому я прибавил бы, что *Narkemidae* по жилкованию своих крыльев стоит довольно далеко от *Cacurgidae* и *Omalidae*, и я не уверен в возможности отнесения их к одной и той же группе. Также сомнительна принадлежность сюда семейства *Pachytylopsidae*.

Группа (отряд?) *Strephocladodea*

В совершенно особую группу я выделяю семейство *Strephocladidae* m. (я считаю необходимым выделить в особое семейство род *Strephocladus* S c i d. из карбона Саара), род *Nugonioneura* Till. (1937) из нижней

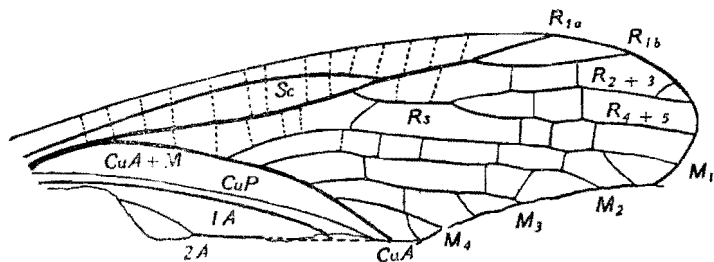


Рис. 53. *Nugonioneura problematica* Till. Переднее крыло. По Тилльярду.

перми Канзаса; кроме того я склонен отнести сюда же и семейство *Mesorthopteridae* из верхнего триаса Австралии и семейство *Tshorkuphlebiiidae* из нижнего яруса Шураба. Группа эта более всего отличается строением кубитуса (CuA), ветви которого отходят назад и идут параллельно к заднему краю. Тилльярду включил свой род *Nugonioneura* (рис.53) в семейство *Permembidae* Till. отряда *Copeognatha*, но, по нашему

мнению, это глубокое недоразумение, и на самом деле это есть прямокры-
лое, в основных чертах жилкования походящее на род *Strephocladus*, но
характеризующееся значительной его упрощенностью (вторичной). Я считал
бы целесообразным выделить его в особое семейство *Nugoneuridae* n.

Эта группа резко отличается от центральной группы *Spanioideridae*,
и может ли она быть включена в отряд *Paraplecoptera* — большой вопрос.
Богатством и своеобразием ветвления кубитуса члены ее, особенно *Mesor-*
thopteridae и *Tshorkuphlebiidae*, напоминают также некоторых американ-
ских карбоновых *Protoblattoidea*, но включать их в этот отряд еще более
рискованно. Я бы считал более правильным не включать эту группу в *Pa-*
raplecoptera, а считать провизорно особым отрядом — *Strephocladodea*,
nov. ordo. Отношения его выяснятся тогда, когда представится случай
ознакомиться с какими-либо другими органами, кроме крыльев.

Группа (отряд?) *Cnemidolestoidea*

Семейство *Cnemidolestidae* Handl., к которому Лямеер относит
(1917) и род *Protodiamphipnoa* из Комментри, хорошо отличается силь-
ными хищными передними ногами, небольшой переднеспинкой и довольно
широкими крыльями. Гандлирш выделил его (1930) в особый отряд.
Формально он прав, и мы не возражаем против этого выделения, но дол-
жны сказать, что по жилкованию крыльев это семейство не так резко от-
личается от центральной группы *Paraplecoptera*, почему и должно счи-
таться близко примыкающим к этому отряду.

О *Nemuropsidae* мы говорили выше.

К *Paraplecoptera* мы отнесли бы и род *Ampeliptera* Pruvost из осно-
вания вестфальского яруса Лимбурга. Прюво ошибочно отнес его к *Ha-*
palopteroidea, и Гандлирш перевел этот род в свою группу «*Geraroides*»,
отвечающую значительной части наших *Paraplecoptera*, и даже присоеди-
нил к семейству *Palaeocixiidae*, но это, мне кажется, ошибка, так как *Am-*
peliptera резко отличается строением кубитуса и поздним делением меди-
аны. Это, видимо, особое семейство. В форме кубитуса, в позднем делении
М и даже в характере RS есть некоторое сходство с *Hypoperlidae* из перми
Северного края, но у последнего RS укоротилась и расположение жиллок
стало несколько походить на расположение жилок у веснянок.

Теперь скажем несколько слов о семействе *Hypoperlidae* Mart. из перм-
ских отложений с реки Сояны Северного края. Мы в свое время (1928)
отнесли его к *Protorthoptera* (sensu Handlirsch), но теперь, когда я по-
лучил возможность просмотреть ряд новых находок рода *Hypoperla*
с реки Сояны, я могу сказать, что это совершенно особая группа, которую
вряд ли можно включить в отряд *Paraplecoptera*, а тем более в *Protor-*
thoptera Saltatoria. Задние крылья в роде *Hypoperla* почти не отличались
от передних и не были расширены в анальной области. Это обстоятельство
и не позволяет нам включать этот род в отряд *Paraplecoptera*.

Не подлежит сомнению некоторое сходство жилкования в этом семей-
стве с жилкованием веснянок (*Plecoptera*), особенно же с родом *Stenoper-*
lidium Till., недавно описанным Тиллярдом из пермских от-
ложений Австралии, но почти полная гомономия крыльев *Hypoperla*, от-
деление RS от R, а также строение медианы не позволяют нам относить это
семейство и к отряду *Plecoptera*, и пока мы рассматриваем его как весьма
аберрантное семейство «прямокрылых», крылья которых совершенно неза-
висимо усвоили черты сходства с веснянками. Возможно, что семейство
Hypoperlidae представляет собой даже особый отряд, но мы считаем беспо-
лезным давать ему название, пока оно еще недостаточно известно и отно-
шения его неясны. Почти гомономным состоянием крыльев они походят
на отряд *Caloneuroidea*, характеристика которого будет дана ниже.

О значении приобретения способности к прыганию

Выделение прыгающих *Protorthoptera* в особый отряд представляется нам совершенно необходимым. В самом деле, даже по одним лишь крыльям семейство *Oedischiidae* и близкое к нему семейство *Stenaropodidae* отличаются весьма значительно от обширного комплекса *Paraplecoptera*. У них мы находим ясную прекостальную область, в последующей эволюции развивающуюся еще больше, в то время как в других группах, выделяемых мною в отряд *Paraplecoptera*, она отсутствует, редуцировалась. Самое жилкование у *Oedischiidae* явно усложняется; передняя ветвь медианы вступает в связь или временное слияние с RS, а ствол медианы так или иначе связывается с CuA, который обычно дифференцируется на две части, причем CuA₁ всегда сложный. Сеть поперечных жилок густа. Задние крылья испытывают довольно сильное разрастание анальной и югальной областей. Голова направляется уже больше вниз, что указывает на переход, хотя бы отчасти, к растительному питанию. Наконец, задние ноги удлиняются, усиливаются и становятся прыгательными. Судя по современным *Orthoptera* можно предполагать, что и нимфы их прыгали, а это ясно указывает, что представители этой группы в верхнем карбоне были уже чисто наземными, в то время как очень значительная часть *Paraplecoptera* в нимфальной фазе вела водный образ жизни.

Результатом усвоения чисто наземного образа жизни и приобретения способности к прыганию я считаю, между прочим, редукцию у них церков, которые, судя по пермской *Metoedischia longipes*, n. sp.,¹ потеряли (в массе) членистость и сократились уже у верхнепалеозойского семейства. Формирование прыгательных задних ног и переход к соответствующему способу движения уже в каменноугольное время сыграл огромную решающую роль в дальнейшей эволюции этого типа. Приобретение этой особенности сделалось ведущим признаком, обусловившим целый ряд других изменений: редукцию церков, как ненужных органов, удлинение ног, некоторое поднятие тела в смысле утраты первоначально более плоской формы, сохранение за передними крыловыми органами характера надкрылий, которые в дальнейшем нередко хитинизуются еще более и становятся, как правило, длинными и узкими; быстрое формирование в связи с этим крупного «анального» веера в задних крыльях и т. п. В дальнейшем к этому присоединяется в нижнем мезозое приобретение способности к образованию звуков, а в связи с этим и органов слуха и т. д.

К *Oedischiidae* и *Stenaropodidae* близко примыкают мезозойские, а затем и третичные группы, которые так или иначе произошли если не от известных нам родов этих семейств, то, во всяком случае, из недр этих групп, из того же жизненного потока *Saltatoria*.

Так как современные третичные и мезозойские семейства этого потока уже давно получили название *Orthoptera*, то наименование *Protorthoptera* было бы правильнее всего сохранить за указанными палеозойскими *Saltatoria*.

Их сходство с последующими прямокрылыми, особенно, например, с большой группой *Hagloidea* (сюда мы относим и наших *Aboilidae* из средней юры Туркестана) столь значительно, что провести резкую грань между ними бывает трудно. Поэтому в *Protorthoptera Saltatoria* по существу можно видеть даже лишь особый подотряд ствола *Saltatoria*.² Мы однако, пока предпочитаем видеть в них особый отряд.

¹ Этот вид, как и ряд других прямокрылых, описывается мною в другой работе о пермских насекомых Чекарды (готовится к печати).

² Л я м е е р в своем Précis de Zoologie (1936, стр. 337) пошел в этом отношении еще дальше. Он делит всех своих *Locustoides*, очевидно отвечающих *Orthoptera Saltatoria*, на две части: подотряды (?) *Ensiferes* и *Acridiides*, причем к *Ensifera* относит следующие группы: 1) семейство *Oedischiidae*, 2) *Locustopsidae* и *Elcanidae*, 3) *Tettigoniens*, т. е. *Tettigoniidae*, *Gryllacridae* и *Prophalangopsidae* и 4) *Grylloniens*, т. е. *Gryllidae* и

Характерные черты истории *Paraplecoptera*

Совсем иное мы находим у *Paraplecoptera*. Их эволюция, несмотря на значительное разнообразие их, пошла, очевидно уже с нижнего карбона, по совершенно иному пути, и одной из основных причин этого было, по моему мнению, то, что вся эта группа сохранила бегательные (или ходильные) ноги и не перешла к прыганию.

От предков они сохранили (если не все, то большинство) направленную более вперед голову, что указывает на преимущественно хищнический образ жизни.

Раз это так, то и при преследовании добычи, и при спасении от преследования они должны были прибегать не к прыжкам, а к полету, и развивать свои крылья. Для улучшения своего первоначально слабого планирующего полета у них на первое время был один путь — увеличение размеров крыльев и мембранизация и механизация их жилкования, что выражалось в выпадении лишних для полета элементов, т. е. сетки, а затем и поперечных жилок. Это мы и видим почти у всех *Paraplecoptera* верхов карбона; за немногими исключениями, крылья их стали крупными, более или менее перепончатыми, сетка у них исчезает и заменяется поперечными жилками, часто слабыми.

Эта специализация шла, очевидно, быстро, так как в верхнем карбоне мы уже у немногих (*Thoronyssidae*, частью *Protettigidae*, *Palaeocixiidae*) застаем остатки сетки. Таким образом у *Paraplecoptera* первичные крыловые органы, которые, конечно, носили характер надкрылий, уже в верхнем карбоне стали большими перепончатыми крыльями с разнообразным жилкованием. Такие насекомые, вообще еще примитивные, но с хорошо развитыми специализованными крыльями, в дальнейшем неизбежно должны были вымирать вследствие своей односторонней специализации. Это мы и видим на деле, так как в пермь из *Paraplecoptera* переходят лишь немногие группы и роды, главным образом группа или даже отряд *Idelodea*, семейства *Camptoneuritidae*, *Homoedictyidae*, *Nemuropsidae* и некоторые роды из Кузбасса, но последние происходят из балахонской свиты, принадлежащей верхам карбона. И те и другие отличаются некоторыми особыми чертами: в крыльях их по большей части сохраняется сетка, переднеспинка не была вытянута и по бокам давала особые выступы, напоминающие подобные, но более крупные выступы *Protoperlaria* или *Blattodea*; брюшко несло на конце пару длинных церков, жилкование крыльев являло черты значительной архаичности. В этих чертах *Idelodea* оказываются, действительно, явно более примитивными, более архаичными насекомыми, чем верхнекарбоновые *Paraplecoptera*. Это обстоятельство не позволяет смотреть на *Idelodea* (и на *Camptoneuritidae* и *Homoedictyidae*) как на продолжение комплекса известных верхнекарбоновых семейств *Paraplecoptera*, которые в конце карбона претерпели решительное вымирание. *Idelodea*, *Camptoneuritidae* и *Homoedictyidae* обитали в северной умеренной зоне перми, и особенности их морфологии, а также и аналогии с другими группами, приводят нас к определенному заключению, что предки их проникли в область умеренной зоны очень рано, не в верхнем, а, вероятно, в среднем и нижнем карбоне, когда группа *Paraplecoptera* в разных отношениях находилась на более примитивной стадии эволюции. В то время как *Paraplecoptera* тропической зоны эволюционировали весьма быстро, темпы развития форм, попавших в более северные страны, были, видимо, более замедленными, и они не так быстро и односторонне специализовались. Это обстоятельство, вероятно, и позволило им пережить

Gryllotalpidae. Мы не считаем эту классификацию удачной. Что касается названных семейств *Sallatoria*, то они, по нашему мнению, обладают достаточными отличиями от всех других групп, чтобы не ставить их в один ряд с семействами *Locustopsidae*, *Teratogniidae*, *Gryllacrididae* etc., и не соединять с ними в одну группу *Ensifera*, предполагая им *Acridiodes*.

умеренной зоне пермский период. Из мезозоя, однако, нам неизвестно ни одной подобной формы, так что к мезозою, надо думать, и *Idelodea* вымерли окончательно.

О внезапности вымирания *Paraplecoptera* и его причинах

Вымирание многочисленных верхнекаменноугольных *Paraplecoptera* тропической и субтропической зоны (Западная и Центральная Европа, США) было решительным и как бы внезапным. Односторонность специализации их, при их разнообразии, еще не могла бы вызвать такой одновременности и быстроты их вымирания. Основная причина этого явления заключалась, очевидно, в решительных изменениях обстановки, в изменении условий обитания. Это, действительно, так. Нельзя не обратить внимания на большое сходство в судьбе *Paraplecoptera* и *Palaeodictyoptera*, живших во времена карбона в той же тропической зоне. Выше мы выяснили, что нимфы этой группы, как и близких *Megascoptera*, жили в воде — в озерах и низовьях рек.¹ С наступлением в конце карбона резких изменений в сторону засушливости и даже пустынного климата в Западной и Центральной Европе, такие водоемы, особенно стоячие, быстро испарялись, подсыхали, засолялись, а жившие в них водные нимфы *Palaeoptera* должны были очень быстро вымереть.

Очень сходную судьбу испытали и *Paraplecoptera*, и это побуждает сделать о причине их быстрого вымирания тот же вывод. Присутствие церков у каменноугольных *Paraplecoptera* достоверно неизвестно, но близкое родство главной массы их, с одной стороны, с *Plecoptera*, всем известными веснянками, обитающими (в фазе нимф) в наших текущих водах, — а с другой стороны, — с *Idelodea*, у некоторых представителей и семейств которых хорошо сохранились длинные членистые церки, как у веснянок (а нередко и яйцеклад), позволяет нам с определенностью заключить, что и основная масса *Paraplecoptera* в нимфальных фазах жила в воде или, частью, еще не совсем оставила воду. Напомню, что членистые церки у водных нимф *Pterygota* являются основным органом движения. Такие церки у представителей водных группы обычно сохраняются и во взрослой фазе (imago), причем в группах, в которых они играют определенную роль в стабилизации полета — роль руля, — такие церки даже сильно удлиняются у imagines; таковы поденки и большинство вымерших *Palaeoptera*. У веснянок они то довольно длинные, то укорачиваются. Членистые церки могут иногда сохраняться и у тех групп (*Grylloblattidae*, *Blattodea*, *Mantodea*), у которых нимфы окончательно покинули воду, однако в таких случаях они оказываются сильно укороченными и так или иначе редуцированными.

Присутствие у самок *Paraplecoptera*, в частности у *Idelodea*, небольшого яйцеклада не противоречит выводу о водном образе жизни их нимф. Небольшой яйцеклад или гоналофизы ♀ известны и у некоторых *Palaeodictyoptera*. Небольшой яйцеклад существовал, видимо, у многих *Proto-blattoidea*, а известные нам нимфы их вели также водный образ жизни. В свете этих соображений быстрое и решительное вымирание в конце карбона разных групп *Paraplecoptera* становится нам понятным.

Перешли в пермь не те *Paraplecoptera*, которых можно было бы считать прямыми потомками верхнекарбонных родов, а особые группы их,

¹ Катастрофический характер вымирания в верхах карбона большей части *Palaeoptera* и *Paraplecoptera* заставляет предполагать, что нимфы их обитали именно в водах равнинного характера (озера, реки, низовья рек), а не в прохладных текущих водах горных стран, ибо жизнь в прохладных горных речках, ручьях и т. п. как раз позволяет обитателям их легче мириться и переживать разные климатические изменения, примером чего могут служить веснянки (подробнее об этом см. нашу статью 1929 г. в Русском зоологическом журнале об экологических предпосылках зоогеографии пресноводных животных).

как *Idelodea* и семейство *Camptoneuritidae*, но эти группы мы находим в перми уже в умеренной зоне. Они не были очень близкими к каменноугольным родам и, как мы видели, отличались несколько большей общей архаичностью. Относительно них мы должны сделать тот же вывод, как и о ряде аналогичных групп *Palaeoptera*. Непосредственные предки отряда *Idelodea*, семейства *Camptoneuritidae* и некоторых других групп попали в область (северной) умеренной зоны, несомненно, не в перми, а гораздо раньше, вероятно даже в нижнюю половину карбона. Попавшие сюда формы, также с водными нимфами, имели возможность пережить там каменноугольное и значительную часть пермского времени, но в верхах перми вымерли и онц. Причиной этого вымирания, как и в случае с *Palaeoptera*, вероятно, были также климатические изменения, связанные с приближением периода триаса, именно, наступлением еще большей сухости климата (в области Европы, по крайней мере).

Сходство в судьбе разных групп *Paraplecoptera* говорит в пользу известной цельности этой группы и ее резкого отличия от *Protorthoptera*. Отдельные семейства их довольно сильно отличаются друг от друга в жилковании крыльев, составляя особые группы, но все же эти различия, поскольку они нам известны, сами по себе недостаточны для выделения групп *Paraplecoptera* в особые отряды, особенно при общности их специализации и при общности их судьбы. Поэтому я полагаю, что по исключении из их состава таких явно не укладывающихся в них групп, как *Caloneurodea*, *Strephocladodea* и некоторых других, мы должны трактовать весь этот комплекс пока как особый большой отряд *Paraplecoptera*, к которому примыкают как *Plecoptera*, так и *Protoperlaria*. Современные *Plecoptera* удивительным образом сохранили как внешность, так и водный образ жизни более примитивных *Paraplecoptera*.

Известные нам *Paraplecoptera* не были, конечно, предками *Plecoptera*, а были боковым вымершим комплексом; ствол веснянок отделился, надо думать, от основания ствола *Paraplecoptera* примерно в нижнем карбоне, что я и старался показать на схеме. *Paraplecoptera* не приобрели таких важных для дальнейшей истории изменений в организации и жизни, как *Protorthoptera Saltatoria*; односторонне специализовав свои крылья, они вымерли. Некоторым остатком всего этого комплекса, хотя и боковым, оказываются современные веснянки. Является вопрос, чем объяснить их сохранение. Ответ на этот вопрос можно дать лишь предположительный. Нам думается, что причиной того, что они выжили была их экология — жизнь в быстро текущих прохладных водах типа водоемов, отличающихся постоянством температурных и иных условий; в таких, как бы неизменяющихся условиях мало изменяется и организм, т. е. нимфы; они лишь все лучше приспособляются к определенным условиям этих водоемов. Борьба за существование в эволюции как веснянок, так и поденок способствовала тому, чтобы взрослые формы, откладывающие яйца, не отлетали в сторону за поисками пищи, а немедленно откладывали яйца в тот же ручей, в ту же речку, где жили их нимфы. Следствием этого было одно и то же явление для всех стенотопных водных групп — редукция и атрофия ротовых органов, — то есть потеря необходимости имагинального питания, что мы теперь и находим у поденок, веснянок, ручейников. У каменноугольных *Paraplecoptera* ротовые части, надо думать, еще сохранялись и функционировали.

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ СТВОЛА *SALTATORIA*

Из палеозойских семейств к *Saltatoria* относятся семейство *Oedischiidae*, очень близкое к нему семейство *Stenaropodidae*, затем, вероятно, роды *Anhomalophlebia* H a n d l., *Homalophlebia* B r o n g n. и *Stenoneurites* H a n d l. К прыгающим группам причисляли иногда (Л я м е е р) семейство *Caloneuridae*, но хотя у них задние ноги и были несколько длиннее средних, вряд ли их можно считать прыгающими; во всяком случае

Caloneurodea очень далеки от *Protorthoptera-Saltatoria* (они описываются ниже).

Oedischiidae были довольно богато представлены в верхнем карбоне, откуда известно до 7 родов — 5 из Европы и 2 из Северной Америки.

Почти столько же родов (5) нам известно и из пермских отложений — четыре из Европейской части СССР и один из Германии, и, кроме того, еще один род (*Tcholmanvissia* M. Z a l.) выделяется (Ю. М. Залесским) в особое семейство.

Из семейства *Stenaropodidae* описано два рода из Комментри и три из перми севера Европейской части СССР. Представление об этих семействах дает реставрация, изображенная на рис. 49.

Как мы видим, у *Oedischiidae* существует прекостанальное поле, которое имеется и у современных *Saltatoria*; имеется не очень длинная SC; R дает короткие ветви вперед, а RS несколько ветвей наружу; MA делится на две ветви, из которых передняя так или иначе связывается или сливается на коротком протяжении с RS; MP сливается на значительном протяжении с CuA; CuA₁ дает несколько ветвей: CuA₂ проходит несколько отдельно.

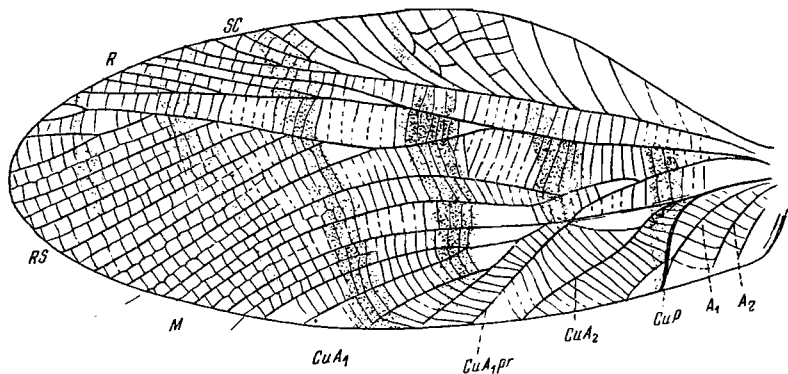


Рис. 54. *Aboilus columnatus* M a r t., переднее крыло. По Мартынову. CuA₁ — передняя, сложная ветвь CuA; CuA_{1pr} — ее базальная ветвь; CuA₂ — задняя ветвь CuA; CuP — превращенный в стридуляционную жилку задний кубитус.

Ствол CuA₁, по крайней мере у пермских форм, вогнутый и соединяется с CuP в основании крыла; далее следуют три анальных жилки, иногда делящихся (у каменноугольных форм). Продольные связываются поперечными жилками, частью неправильными; поперечные между CuA₁, CuA₂, CuP и апальными располагаются правильно. То же мы видим и у *Stenaropodidae*, например, у пермского *Permacridites* M a r t. От таких родов в некоторых отношениях (образование музыкального аппарата) один шаг до мезозойских родов *Haglodea*, типичным представителем которых является род *Aboilus* M a r t., с рядом видов из лиаса и доггера Средней Азии (рис. 54). *Aboilus*, а частью и другие роды, отличаются от *Permacridites* главным образом тем, что у самцов CuP загибается назад более круто и превращается в стридуляционную жилку, а область CuA₂—CuP без особых изменений в резонатор. Все данные для образования музыкального аппарата типа кузнечиков даны как у *Stenaropodidae*, так и у *Oedischiidae*, и необходимо лишь усиление CuP, приобретение им зубчиков и некоторый поворот назад. Лапки у *Aboilus* и, вероятно, у многих других *Haglidae* были уже четырехчлениковые (у *Stenaropodidae* и *Oedischiidae* они были, вероятно, пятичлениковые). *Haglodea* нам становятся известными с триаса (род *Notoraphagopsis* S a b r e r a из Южной Америки), но расцвет они испытывают в лиасе и юре.

В виду большого разнообразия представителей *Hagloidea* мы думаем, что разные роды их формировались из разных пермских *Stenaropodidae* и, может быть, близких к ним *Oedischiidae*,¹ но непосредственная связь их с недрами этих семейств не подлежит сомнению. Виды *Aboilus* представляли собой крупных кузнечиков, надкрылья которых были снабжены поперечными темными полосками (дневные формы!). В третичное время *Haglidae* испытывают, очевидно, решительное вымирание, и ископаемые представители их нам вовсе неизвестны, но мы знаем две реликтовых формы в рецентной фауне — это род *Prophalangopsis* Walk. (1 вид) из Индии и род *Cyphoderris* Uhler. из северо-западной части США и юго-западной части Канады.

Определение систематического положения ископаемых и современных *Hagloidea*, и следующей группы *Gryllacridodea* всегда представляло для систематиков большие затруднения. Г ан д л и р ш в своем руководстве энтомологии (1925) отнес (стр. 188) юрские роды группы к семейству *Locustidae* (т. е. *Tettigoniidae*), а современный род *Prophalangopsis* — в семейство *Stenopelmatidae*. В 1930 г. он уже выделяет *Prophalangopsinae* в особое семейство. К а р н и отнес эту группу в семейство *Gryllacrididae* и включал его в *Gryllodea*, но Г ан д л и р ш возражал против этого (1930, стр. 724), считая сходство с *Gryllodea* скорее конвергентным. Подобные же трудности для систематиков представил и aberrантный современный род *Cyphoderris* Uhler. С к е д д е р и некоторые другие относили его к *Gryllacrididae*, К а р н и включал в *Henicidae*, но Ц е й н е р показал, что этот род должен быть отнесен к семейству *Prophalangopsidae* в его широком понимании. Надкрылья самцов очень своеобразны и снабжены музыкальным аппаратом, почему не могут быть включены в *Gryllacrididae* или *Stenopelmatidae*.

В 1925 г. я описал из Кара-тау новый род *Aboilus*, который выделил в особое семейство *Aboilidae*, и к этому же семейству отнес и известные из юры Западной Европы роды *Cyrtophyllites* Орр. и *Pycnophlebia* Деушм.

Относительно положения *Aboilidae* я высказал тогда следующее (стр. 583): «Большим музыкальным аппаратом и обширными размерами кубитуса, с его ветвями, описанный род напоминает больше *Gryllodea*, чем *Locustodea* (т. е. *Tettigoniodea*. — А. М.). С другой стороны, трехветвистой медианой² и способом соединения M_3 с кубитусом он походит несколько на *Acridiodea*. Характер жилкования надкрылий не позволяет отнести нашу форму ни к *Gryllodea*, ни к *Locustodea*; нельзя отнести ее и к *Gryllacrididae*, а потому мне представляется более правильным создать для этого рода, а также для *Cyrtophyllites* и *Pycnophlebia* новый подотряд (*Aboilodea*). В той же статье мною было описано по задним крыльям еще семейство *Pamphagopsidae* (род *Pamphagopsis*), которое я отнес к подотряду *Acridiodea*. Вскоре, однако, мне стало ясно, что эти крылья с чертами жилкования саранчовых (*Pamphagidae*) принадлежат в действительности *Aboilidae*, что я и отметил в обзоре ископаемых насекомых 1934 г.

Жилкование косто-кубитальной части задних крыльев *Aboilidae* (род *Pamphagopsis*) оказывается еще очень похожим на жилкование той же части передних крыльев и, в то же время, некоторыми чертами походит и на жилкование задних крыльев в семействе *Pamphagidae* (*Acridiodea*), указывая тем самым как на известную примитивность в этом отношении семейства *Pamphagidae*, так и на родственность ствола *Acridiodea* со стволом *Hagloidea* (= *Aboilodea*). Ц е й н е р недавно (1935) подверг ревизию всю группу *Prophalangopsidae* и при этом разъяснил некоторые существенные пункты. При рассмотрении юрских коллекций, хранящихся в Британском

¹ Сем. *Oedischiidae* и *Stenaropodidae* очень близки друг к другу и, быть может, правильнее видеть в них одно большое и довольно распространенное семейство.

² 3-й ветвью (M_3) я называл жилку, идущую на соединение с CUA .

Музее, он обнаружил там до 30 экземпляров представителя рода *Hagla* G i e b e l (*H. gracilis* H a n d l.), который вместе с родом *Haglodes* H a n d l. и *Haglopsis* H a n d l. был еще в 1908 г. выделен Гандлиршем в особое семейство *Haglidae* H a n d l. Семейство это тогда было ошибочно отнесено им (стр. 425) к отряду богомолы (*Mantodea*). На сходство надкрылий *Haglidae* с надкрыльями *Aboilidae* обращал внимание и я (в работе об ллясовы насекомых Шураба, 1937), однако решительного вывода отсюда сделать не мог, так как рисунки Гандлиршем были сделаны с недостаточно сохранившихся крыльев. Цейнер среди остатков *Haglidae* обнаружил п надкрылья самцов, которые он изобразил на рис. 1—3. Теперь всем стало сразу ясно, что это не богомолы, а формы, родственные родам *Prophalangopsis*, *Cyrtophyllites*, *Aboilus* и др. Насколько я могу судить по рисунку 1—3 Цейнера, род *Hagla* более походит на род *Aboilus*,¹ чем на западноевропейские роды верхней юры. Очевидно род *Aboilus* относится вместе с родом *Hagla* к одному и тому же семейству, которое правильное, действительно, называть *Haglidae*, так как это семейство было выделено раньше (1908). Цейнер объединяет с ископаемыми *Haglidae* и современных *Prophalangopsidae*, но общему семейству дает почему-то последнее название, а семейство *Haglidae* низводит до подсемейства, которое он обозначает «subf. *Haglinae*, subfam. n.» (другое подсемейство у него составляют *Prophalangopsinae*). Мне эти изменения представляются неправильными. Выделенное Гандлиршем еще в 1908 г. семейство *Haglidae* должно сохраняться, и к нему я отношу теперь и наши роды *Aboilus* и *Archaboilus*, — последний из нижнего лиаса Шураба.

Цейнер правильно указал, что род *Cyphoderris* относится к его семейству *Prophalangopsidae*, и он выделил его вместе с родом *Prophalangopsis* в особое подсемейство *Prophalangopsinae* C a u d e l l (1911).

К своему второму подсемейству *Haglinae* Цейнер относит роды *Hagla*, (род *Haglodes* H a n d l. как, видимо, и род *Haglopsis*, считаются Цейнером синонимом *Hagla gracilis* G i e b e l), *Aboilus*, *Notopamphagopsis* C a b e r g e a и *Liassophyllum* Z e u n e r (нижний лиас Биктон), а к третьему подсемейству *Cyrtophyllitinae* род *Procyrtophyllites* Z e u n e r. (Пурбек, Англия) и род *Cyrtophyllites* O r r. (верхняя юра Германии). Положение рода *Pamphagopsis* M a r t., по понятным причинам, остается Цейнеру не ясным, но почему он в своем обзоре даже не упоминает о роде *Pycnophlebia* D e i c h m., мне непонятно. Всю эту группу вымерших и современных родов я попрежнему трактую как подотряд, который называю теперь *Haglodea*. К нему я отношу и *Pycnophlebia*, а также, провизорно, род *Zalmona* G i e b e l (Пурбек, Англия) и *Pseudohumbertiella* H a n d l. (Усть-Балей).

Семейство *Haglidae* представляется мне очень разноформенным, но разделение его на подсемейства и тем более семейства сейчас оказывается делом чрезвычайно трудным, так как жилкование у ряда родов оказывается еще далеко недостаточно выясненным.

Относительно систематики Цейнера я, в частности, замечу, что такой признак, как «есть центр» в надкрыльях или нет его (*Haglinae*), вряд ли может иметь существенное значение. Короткое слияние задней ветви медианы с CuA имеется у всех *Haglodea*, и нахождение его в центре крыла обуславливается только укорочением надкрылья (вторичным). То, что Цейнер называет CuP, есть очевидно, проксимальная ветвь CuA; истинный CuP, образовавший стридуляционную жилку, присутствует везде. Исчезли ли обе ветви CuA₂ в подсемействе *Cyrtophyllitinae* Цейнера, сказать трудно, так как надкрылья их не вполне хорошо сохранились.

¹ В сводке 1934 г. мною дан рисунок прекрасно сохранившегося надкрылья, который я назвал *Syndestomphyllum*. Это не более как подроковое название; надкрылье это принадлежит, конечно, роду *Aboilus* M a r t., и отнесено мною к виду, который я назвал *Aboilus columnatus* M a r t. на основании широких бурых полос на его надкрыльях.

Передняя ветвь МА у некоторых *Haglodea* проходит как будто совсем независимо и отдельно от RS, однако неправильности в расположении поперечных жилок в этой области указывают, что у предков их передняя ветвь МА все же соединялась или сливалась на коротком протяжении с RS, как у *Oedischidae*.

С объединением в подсемейство родов *Hagla*, *Aboilus*, а также и *Notorhaphagopsis* я согласен, но включать сюда и род *Liassophyllum* Zeun., как это делает Цейнер, по моему, невозможно. R и RS здесь испытали очень сильные изменения и редукции и стали более похожими на то, что мы видим в семействе *Isfaropteridae*. Сильно разнится и строение SC и M. Мне кажется, поэтому, что род *Liassophyllum* во всяком случае должен быть отделен от подсемейства *Haglinae* в особое подсемейство. Роды *Cyrtophyllites* и *Procyrtophyllites* составляют, конечно, особую группу. Особые группы составляют, вероятно, род *Pycnophlebia*, частью и другие роды, менее известные. Род *Prophalangopsis* отличается от большинства родов сильной редукцией RS, большим развитием прекостальной области; отчасти и богатым ветвлением кубитуса. Его можно считать не только подсемейством, но даже и особым семейством *Prophalangopsidae*

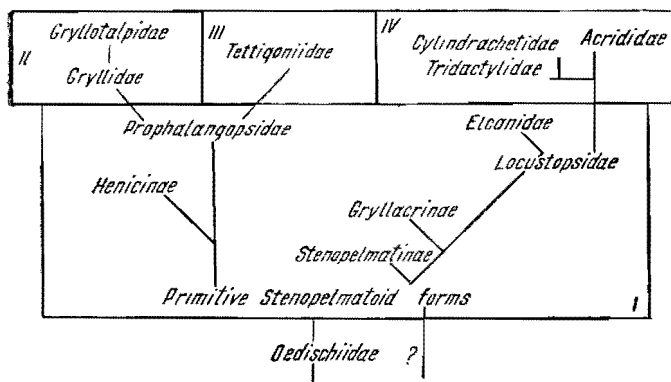


Рис. 55. Схема эволюции прыгучих по Цейнеру (Zeuner, p. 108).

(fam. nova!) К этому же семейству можно отнести и род *Cyphoderris*, все же значительно отличающийся от первого (особое подсемейство — *Cyphoderridinae* subfam. nova!).

В результате своего обзора, а также и краткой статьи о филогенезе стридуляционного органа у кузнечиковых (1934), Цейнер приходит к заключению, что семейство *Prophalangopsidae* (т. е. *Haglodea* в нашем смысле) «как целое, ясно анцестрально по отношению к *Gryllidae* и *Tettigoniidae* в большинстве его признаков...» и родственно более подсемейству *Bradyporinae*. Автор дает такую таблицу отношений разных групп *Orthoptera* (рис. 55). С приведенным в кавычках положением Цейнера вряд ли можно согласиться. Сверчки нам известны с лиаса, и у лиасовых представителей характерное жилкование самцов сверчков было уже выражено, так что выработка его началась, очевидно, гораздо раньше. Жилкование как надкрылий, так и крыльев сверчков, довольно сильно отличается от жилкования *Haglidae*; все это приводит нас к заключению, что хотя сверчковые и родственны *Haglidae*, тем не менее они стали обособляться не от *Haglidae*, а параллельно им от сходных или общих предков в недрах семейства *Stenaropodidae* или близкого к нему. Жилкование крыльев *Tettigoniodea* сильно отличается как от *Gryllodea*, так и от *Haglodea* и, очевидно, уже с давнего времени пошло по иным путям. Свести их жилкование на мезозойских *Haglidae* вряд ли возможно. К этим вопросам мы вернемся несколько ниже, а сейчас обратимся к ближайшей к *Haglodea* группе — подотряду, или, если угодно, семейству *Gryllacridodea*.

Группа (подотряд) *Gryllacridodea*

Сюда относятся *Stenopelmatidae*, *Raphidiophoridae* (Г а н д л и р ш, да и другие авторы относят их обычно к первому семейству), *Gryllacrididae* и *Schizodactylidae*.

В нашу задачу не входит рассмотрение этих семейств и выяснение их взаимоотношений; это сделано К а р н и и Г а н д л и р ш е м, не говоря уже о более ранних авторах.

Об ископаемых представителях их мы очень мало знаем. Они констатированы из миоцена Северной Америки, верхнего миоцена Италии (I) и из Европы (Радобой), но из трех приводимых Г а н д л и р ш е м (1908, 1925) видов *Gryllacris* Радобоя два вида, как показал К а р н и (1932), сюда не относятся. Из мезозоя семейство с определенностью неизвестно. Другие семейства *Gryllacridodea* в ископаемом состоянии вовсе неизвестны. Группа *Gryllacridodea* состоит из семейств, сильно отличающихся друг от друга, и не может быть признана вполне цельной, но более точное выяснение отношений семейств здесь очень затруднено, так как большая часть *Stenopelmatidae*, затем и семейство *Raphidiophoridae* бескрылы. Г а н д л и р ш включает их в надсемейство *Lochistariae* и ставит вслед за *Prophalangopsidae*, между последними и *Gryllablattoidea* и далее сверчковыми. К а р н и сближает *Gryllacrididae* и *Stenopelmatidae* с *Prophalangopsidae* и всю эту группу включает в «*Grylloidea*». Л а м е е р называет семейства *Gryllacridodea* подсемействами одного семейства *Gryllacrididae*; его *Tettigoniens* состояли из трех семейств — *Tettigoniidae*, *Gryllacrididae* и *Prophalangopsidae*.

Таким образом, по поводу систематического положения интересующей нас группы особых разногласий нет, но эволюционные отношения всех этих групп остаются совершенно неясными и возбуждающими разногласие. Разные авторы, в том числе и К а р н и, отмечали большую примитивность *Gryllacrididae* и *Stenopelmatidae*, примитивность их жилкования, но Л а м е е р полагает (1936), что примитивные черты их жилкования, вероятно, вторичны, и, как он говорит, «увеличение числа анальных жилок в передних крыльях следует приписать, может быть, исчезновению музыкального аппарата». По Цейнеру (см. его таблицу) *Stenopelmatidae* и *Gryllacridae*, и вообще, очевидно, вся группа *Gryllacridodea* весьма примитивна и музыкальным аппаратом еще не обладала, как и палеозойские *Oedischiidae*. Такую же точку зрения высказал уже давно (1921) и К а р н и. Из этой древнейшей группы (primitive stenopelmatoid forms) выдифференцировались, с одной стороны, *Prophalangopsidae* (= *Hagloidea*), которые затем дали начало *Gryllidae* с *Gryllotalpidae* и *Tettigoniidae*, с другой — семейства *Locustopsidae*, *Elcanidae*, *Tridactylidae*, *Cylindrachetidae*, *Acridiidae* (см. рис. 55).

Г а н д л и р ш как будто допускает возможность того, что некоторые *Stenopelmatidae* обладали раньше музыкальным аппаратом.

В докладе на съезде русских зоологов, анатомов и гистологов я еще в 1923 г. обосновывал то положение, что жилкование крыльев *Gryllacrididae* и *Stenopelmatidae* несомненно носит определенные черты произошедшей в истории их дедифференцировки, в результате которой жилкование приобрело черты некоторой индифферентности, как будто свидетельствующей о глубокой примитивности, в то время как по существу — это явление редукции, связанное с ослаблением работы, с ослаблением функции. У предков тех и других, живших в мезозое, а может быть, и в верхах перми, жилкование было гораздо более похоже на жилкование у примитивных *Aboilidae* (*Haglidae*), а также у близких к ним пермских родов *Stenaropodidae* + *Oedischiidae*. У некоторых мезозойских предков *Gryllacridodea*, по крайней мере у предков многих *Stenopelmatidae*, уже начал функционировать, хотя еще и слабо, музыкальный аппарат на надкрыльях самцов, на что указывает присутствие органов слуха или их

остатков на передних голених у *Anostostominae* и части *Henicinae* (*Stenopelmatidae*). Нельзя объяснить присутствие остатков этих органов у ряда *Stenopelmatidae*, не допустив существования у предков их какого-то стридуляционного аппарата на надкрыльях. Анализ жилкования крыльев *Gryllacrididae* и *Stenopelmatidae* с исторически-функциональной точки зрения привел меня к выводу, что жилкование их крыльев, главным образом передних, раньше было более похожим на жилкование у *Haglidae* и лишь позже испытало деспециализацию и кажущийся возврат к примитиву.

Если мы сравним жилкование передних крыльев таких *Gryllacrididae*, которые обладают более полным жилкованием (тип I Карни), с жилкованием у *Hagloidea*, то мы легко обнаружим следующее: R и RS устранен у таких видов *Gryllacrididae* (фиг. 56) совершенно так же, как у видов *Aboilus* (фиг. 54); R дает в дистальной части такие же косые ветви вперед и в таком же числе (5), как у *Aboilus*; RS дает такие же косые ветви назад, как у *Aboilus*. Однако в то время как у *Aboilus* эти ветви идут, если так можно выразиться, «свободно» и укрепляют и поддерживают всю дистальную треть крыла, у *Gryllacris*, при наличии у них как короткого, так

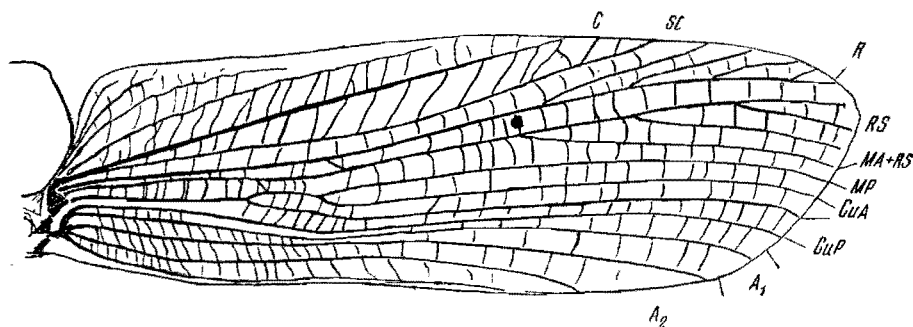


Рис. 56. *Paragryllacris marginalis* Walk. Переднее крыло; обозначения обычные (ориг.).

и длинного RS. ветви последнего идут наружу столь сжатым рядом, что поддерживают лишь ничтожную часть дистального отдела крыла, а позади них мы находим длинные, вытянутые ветви M, Cu и даже первые анальные жилки. Прекостальная область у *Aboilus* и *Hagla* небольшая, как невелика она и у *Stenaropodidae* и, обычно, у *Oedischidae*; у *Gryllacrididae* же она стала очень обширной, как у многих кузнечиковых. Как я уже неоднократно указывал раньше, гребенчатый тип RS, какой мы находим у прямокрылых (*Acridioidea*, *Hagloidea*), у многих *Protorthoptera*, у *Protoblattoidea*, затем особенно у *Neuroptera*, частью у более крупных *Homoptera* и, наконец, у *Palaeodictyoptera*, т. е. у самых разнообразных групп, с древнейших времен пошедших независимо друг от друга по пути эволюции, несомненно всюду сформировался параллельно и самостоятельно и в то же время как следствие механических потребностей при развивающемся полете. Дистальная часть передних (а первоначально и задних) крыльев всегда тоньше, нежнее основной и в то же время должна совершать наиболее быстрые и сильные движения в воздухе, что может повести к разрывам. Для лучшей поддержки этой перепончатой концевой части и лучшего сопротивления разрывам при ударах о воздух должна неизбежно возникнуть какая-то общая система и эту систему мы и находим в гребенчатом типе сектора радиуса; ветви такого сектора, действительно, всегда занимают всю дистальную часть крыла, большую или меньшую — в зависимости от расположения жилок в основной части и от консистенции крыла или надкрылья. Такой именно тип RS мы и находим в хорошо развитых передних крыльях рода *Aboilus*, *Hagla*, *Acridioidea* и др. У *Gryllacrididae*, при сходном R и при сходном числе и способе отхождения вет-

вей RS, эти ветви сжаты, занимают ничтожную часть площади дистального отдела крыла и, очевидно, функции гребенчатого RS отнюдь не выполняют. RS находится здесь в очевидном состоянии деградации. Мог ли образоваться в нормально функционирующем крыле такой тип RS, с крайне сжатым рядом ветвей? Очевидно нет, ибо такая система не имеет функционального смысла. Сходства в строении R и RS в числе ветвей и их отношении друг к другу явно указывают на то, что когда-то у ближайших предков *Gryllacrididae*, вероятно, в мезозое, существовал гребенчатый RS нормального строения и размера, выполнявший такую же функцию как у *Aboilidae* и других насекомых, но затем подвергшийся сокращению и сжатию. У других видов *Gryllacris* мы находим разнообразные состояния дальнейшей редукции нормального RS: ветви его сжимаются еще больше, делаются неправильными и, наконец, вовсе выпадают, как в типе V Карни.

Далее, можно ли считать примитивным строение медианы у *Gryllacrididae*? Никким образом. Раз RS когда-то поддерживал своими ветвями всю дистальную половину или треть крыла, то и ветви M неизбежно должны были дугообразно загибаться назад, участвуя в поддержке средней части крыла при ударе его о воздух. Всмотриваясь в строение медианы у видов *Gryllacris* с более полным жилкованием, мы легко замечаем, что характер деления M и связей его главных ветвей с RS и CuA иногда совершенно сходны с тем, что мы видим у *Haglidae*, но далее ветви M идут совершенно необычно, прямо наружу. То же самое мы видим и в кубитусе, причем в характере отношений ветвей M и CuA друг к другу появляется большое разнообразие и сильная изменчивость. Характер этих связей у формы *Gryllacris* с более полным жилкованием (типы I и II Карни) определенно указывает на то, что ранее в строении как R, так и Cu должно было быть больше сходства с строением их у более примитивных *Haglidae* (*Hagla*, *Aboilus*, *Archaboilus*) и, отчасти, у пермских представителей *Oedischiidae* и *Stenaropodidae*. Такой тип расположения этих жилок выработался в процессе приспособления надкрыльев этих прямокрылых и их жилкования к работе при полете.

У *Gryllacrididae*, очевидно, произошла утрата прежней, нормальной функции крыльев, что и повлекло за собой редукцию сложного RS, а в связи с этим и утрату первоначального расположения ветвей M, Cu и анальных. При редукции RS последние стали вытягиваться и располагаться почти параллельно, утрачивая свою первоначальную индивидуальность, связанную с определенной функцией. В результате и получилось то нагромождение вытянутых жилок, какое мы находим в более редуцированном типе V Карни (рис. 57, слева). Жилки здесь уже совсем теряют свою индивидуальность, жилкование становится индифферентным, а потому и чрезвычайно изменчивым.

В связи с такими же процессами, думается, произошло и сильное разрастание прекостанальной области; первоначально же она была не столь велика. Она мала и даже подверглась некоторой редукции у ряда мезозойских *Haglidae*, но у *Prophalangopsidae*, очевидно, вторично разрослась, как у *Gryllacrididae*.

По ходу наших рассуждений мы неизбежно должны допустить, что функция полета у *Gryllacrididae* уже давно претерпела сильное ослабление. Это как раз и соответствует действительности.

Все *Gryllacrididae* ведут более или менее скрытный образ жизни, прячась в дуплах, в густой листве и пр., и обычно редко прибегают к полету, а другие либо вовсе не летают, либо становятся бескрылыми. Этот образ жизни усвоен ими, очевидно, давно. Функция полета у *Gryllacrididae*, таким образом, сильно ослаблена, изменена или вовсе исчезла, и в связи с этим жилкование крыльев, первоначально, очевидно, приспособленное к функции полета и очень походившее на жилкование у примитивных *Haglidae*, а также *Stenaropodidae* и *Oedischiidae*, должно было в дальнейшей эволюции деградировать, деспециализоваться, редуцироваться. Как вся-

кий орган, находящийся в процессе редукции, и жилкование делалось очень изменчивым; продольные ветви вытянувшихся М, Сu и анальные утрачивали свое прежнее функциональное значение и становились функционально безразличными. В связи с этим в расположении их появилось нечто вроде вторичной гомонимии, а в результате этого — и изменчивость. Жилкование стало более напоминать жилкование тараканов, но это никоим образом не возврат к примитиву, не противоречие закону Долло, а деградация вследствие утери функций.

Stenopelmatidae, *Raphidiophoridae* и *Schizodactylidae* стали уже сплошь пещерными формами, выработавшими ряд приспособлений к такой жизни. Среди *Stenopelmatidae* еще встречаются немногие крылатые, хотя и не летающие виды, но большинство совершенно утратило крылья. Рассматривая такие реликтовые крылья *Stenopelmatidae*, мы, естественно, находим у них черты деградации и редукции первоначального жилкования пред-

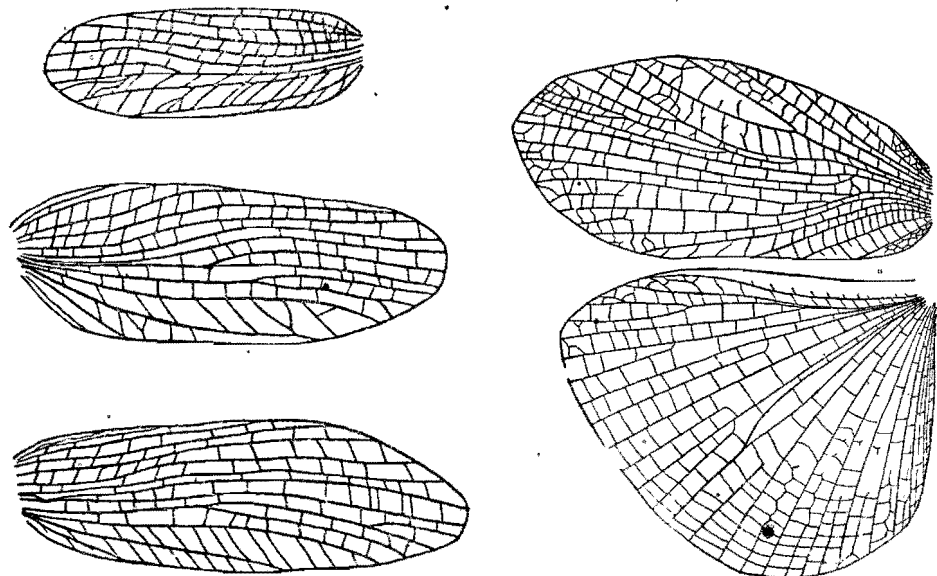


Рис. 57. Жилкование передних крыльев *Gryllacris fasciata* Walk.; (слева) и переднего и заднего крыла *Bugajus coloni* Walk. (справа). По Карни (1924).

ков; нормальный гребенчатый RS здесь, очевидно, когда-то существовал, но у современных форм он по наследственной инерции хотя и сохранил свои ветви, тем не менее вся его система испытала крайнее сжатие и прежнего функционального значения эти ветви, конечно, уже не имеют. Прочие жилки сильно вытянулись и стали почти параллельны. Задние крылья значительно расширены, как у *Gryllacrididae*, но также носят признаки деградации. Жилкование крыльев у таких форм, естественно, стало очень изменчивым.

В связи с давним переходом к скрытному, ночному, а тем более к пещерному образу жизни мы ставим и монотонную буроватую или сероватую окраску передних крыльев у *Gryllacrididae* и *Stenopelmatidae*.

Итак, хотя в некоторых отношениях *Stenopelmatidae* и *Gryllacrididae* обнаруживают черты большой примитивности, жилкование их крыльев оказывается сильно деградировавшим, следовательно псевдопримитивным; у большинства крылья уже потеряли свою первоначальную функцию и существуют лишь в силу наследственности, как реликтовые образования, находящиеся в состоянии редукции. О том, каковы были эти крылья раньше, мы можем судить по сохранившемуся у некоторых полному числу ветвей RS, R, по конфигурации основной части Микюбитуса. Восстанав-

ливая ту форму и те размеры, которые обязательно должны были иметь эти структуры, когда они нормально функционировали в летающем крыле, мы приходим к заключению, что жилкование крыльев их, главным образом передних, первоначально мало чем отличалось от жилкования у *Aboilus* и других более примитивных *Haglidae*. Так как у самцов *Haglidae* CuP уже сделался стридуляционной жилкой, а в связи с этим у них выработался и тимпанальный орган слуха в передних голених, мы вправе задать вопрос, не обладали ли предки *Stenopelmatidae* и *Gryllacrididae* стридуляционным аппаратом, сходным с таковым у *Haglidae*? В виду наличия остатков таких тимпанальных органов на передних голених *Stenopelmatidae*, естественно заключить, что такой музыкальный аппарат, действительно, уже выработывался у предков, если не всех, то части *Stenopelmatidae*; однако среди них намечались, видимо, и другие способы издавать звуки.

У *Gryllacrididae* остатков голенных органов слуха как будто нет нигде, а потому и заключение о существовании у предков их стридуляционного аппарата типа *Aboilus* было бы рискованным. У некоторых форм органы стрекотания существуют, но иные, именно на первом и втором члениках брюшка, как например у *Pneumoridae* и *Tmethidae* из *Acridioidea*. Однако, если мы и согласимся с тем, что предки *Gryllacrididae* стридуляционного аппарата типа *Haglidae* не имели, тем не менее мы все же должны признать, что расположение жилок в кубитальной и анальной области здесь было прежде в общем сходно с расположением их у самцов *Haglidae*, только без загиба CuP назад и без превращения его в стридуляционную жилку. У пермских *Stenaropodidae* и *Oedischiiidae* вся структура будущего музыкального аппарата типа *Haglidae*, в сущности, в основном уже сложилась и не хватало лишь немного, именно загиба CuP и превращения его в стридуляционную жилку, затем некоторых других частичных изменений в кубитальной области, чтобы получился музыкальный аппарат типа более примитивных *Haglidae* (*Hagla*, *Aboilus*).

• Говорят иногда, что у *Gryllacrididae* и *Stenopelmatidae* стало «много анальных жилок». Это неверно: анальных жилок здесь столько же, сколько у *Haglidae* и других *Saltatoria*, т. е. две, только A_2 у них делится, как правило, на две или даже три ветви, что замечается также и у сверчковых.

Мы все время говорили о том, что у самцов *Hagloidea* жилкование кубито-анальной области было прямым, мало измененным наследием расположения жилок в этой области у пермских *Stenaropodidae* и *Oedischiiidae*. Таково было жилкование у самцов; каково же оно было у самок *Hagloidea*? Мне известно теперь и жилкование самок *Aboilidae*. Оно будет описано и изображено в другом месте, тем не менее мы и сейчас можем сказать, что оно было очень отличным от жилкования самцов; анальные жилки и их ветви здесь шли наружу, лишь слабо изгибаясь, как и ветви кубитуса и, как те, как и другие были значительно вытянуты. В общем, ход анальных и кубитальных жилок у них напоминал частью сверчковых, частью *Gryllacrididae*. Поскольку расположение жилок в кубитальной и анальной областях у палеозойских *Stenaropodidae* и *Oedischiiidae* уже почти вполне походило на то же расположение у самцов *Hagloidea* и было, следовательно, уже высоко дифференцированным, мы должны признать, что жилкование у самок сложилось в результате регресса, дедифференцировки; параллелизм и известная гомономность жилок у них, таким образом, чисто вторичная, как вторична она и у самцов и самок *Gryllacridodea*.

Итак, жилкование крыльев *Gryllacrididae* и *Stenopelmatidae* выработалось, по нашему мнению, путем деградации из жилкования типа более примитивных *Haglidae* или их предков, вследствие перехода всей этой группы к более скрытному образу жизни. Однако их нельзя производить из известных нам *Hagloidea* мезозоя, тем более, что *Gryllacrididae* да, вероятно, и многие *Stenopelmatidae* и *Raphidiophoridae* стридуляционным аппаратом типа *Aboilus*, видимо, никогда не обладали. Поэтому про-

изводить *Gryllacridodea* приходится не от настоящих *Haglidae* мезозоя, а от более ранних общих предков их, живших в пермское время. В нашей схеме (см. таблицу) ствол *Gryllacridodea* мы объединили в основании со стволом *Hagloidea*, чтобы показать их близкое родство и происхождение от общих предков. Ствол *Hagloidea* развивался прогрессивно, приобрел музыкальный аппарат и органы слуха и достиг расцвета уже в нижнем мезозое. Это были по большей части крупные формы, с длинными усиками, с яйцекладом типа кузнечиков и с красивыми поперечными бурыми полосами на надкрыльях, что указывает на то, что это были дневные формы. Наличие поперечных бурых полос, быть может, имело и биологическое, именно охранительное значение для этих насекомых, живших среди листвы растений тех времен, т. е. саговниковых и мезозойских хвойных. Однако в конце мезозоя и, вероятно, в начале терциэра вся эта большая группа раскопанных форм быстро и решительно вымирает, оставив к настоящему времени только две формы — *Prophalangopsis* и *Cyphoderris*, из которых первая оказывается уже крайне редкой (Индия; до сих пор известен только один экземпляр насекомого).

Основной причиной быстрого вымирания этой группы, как и ряда других насекомых, были, наверное, климатические изменения и быстрое вымирание, особенно в северном полушарии, мезозойских типов растительности, взамен чего быстро развивались и распространялись цветковые растения. *Gryllacridodea* генетически очень близки к *Hagloidea* и первоначально, в верхней перми или в нижнем мезозое, непосредственные предки их, вероятно, очень походили на *Hagloidea*, но в дальнейшем резко отклонились от них, что можно объяснить лишь переходом их к скрытному образу жизни и ослаблению, а затем и утрате у некоторых способности к полету.

В отличие от *Hagloidea*, однако, *Gryllacrididae*, *Stenopelmatidae* и примыкающие к ним семейства не вымерли, а существуют и теперь в значительном количестве видов. Их переживание я склонен объяснять как скрытым, у многих даже пещерным образом жизни, усвоенным, очевидно, давно, так и их питанием, — они считаются хищниками и, во всяком случае, не растительноядными формами. Второе делает их менее зависимым от характера растительности и смены последней, а первое как бы вывело их с открытой арены жизненной борьбы и позволило в укромных биотопах избежать конкуренции с новыми группами, — я предполагаю, с саранчовыми (*Acridiodea*) и истинными кузнечиковыми (*Tettigoniodea*), вышедшими на сцену вместе с появлением и распространением флоры покрытосемянных растений.

Третичных ископаемых *Gryllacrididae* известно очень немного, но важен все-таки тот факт, что в третичное время они во всяком случае существовали. Существовали, наверное, и *Stenopelmatidae*, и *Raphidiophoridae*, но не сохранились вследствие своего пещерного образа жизни. Из мезозоя *Gryllacridodea* не известны. Я думаю, что в нижнем мезозое как раз и происходил процесс образования их из подобных примитивных *Haglidae* предков их.

Большинство авторов считает, что *Prophalangopsidae* (и *Haglidae*) и *Gryllacridodea* ближе стоят к *Tettigoniodea*, чем к *Gryllodea*, но Карни, как мы видим, включал их в «*Gryllodea*». Цейнер, как видно из схемы (рис. 55), производил из стенопельматоидных предков с одной стороны *Gryllodea*+*Tettigoniodea*, с другой — *Acridiodea* и *Tridactylidae*.

Сверчковые — *Gryllodea*

Если Карни ставил *Prophalangopsidae* и *Gryllacriidae* ближе к сверчковым, то прочие авторы сближали их более с кузнечиковыми, но во всяком случае все авторы, кажется, объединяют сверчковых с кузнечиковыми в один подотряд, а саранчовых выделяют в другой. В наших сравнениях

мы пришли к несколько иным заключениям. Как уже видно отчасти из предыдущего, *Haglodea* и *Gryllacridoidea* в разных отношениях стоят несомненно близко к сверчковым, ближе, чем к кузнечиковым. Строение лапок у *Prophalangopsis* и у юрского рода *Aboilus* вполне сходно; лапка состоит здесь из длинного 1-го, очень коротких 2-го и 3-го члеников и удлиненного 4-го, несущего коготок. Такое же строение имеют лапки и в подсемействе *Oecanthinae*, из сверчковых. Яйцеклад у *Haglodea* существует, но строение его, к сожалению, недостаточно известно; он был, во всяком случае, удлиненным, обычной внешности.

Что касается жилкования надкрылий и крыльев, то у сверчковых оно, конечно, сильно изменено и специализовано, однако обнаруживает несомненные черты сходства с *Haglodea*. У большинства лиасовых представителей *Haglodea* жилкование надкрылий отличалось многими примитивными чертами и очень походило на жилкование таких пермских родов, как *Metoedischia* Mart. или *Permacridites* Mart.

Субкоста у них всюду была хорошо развита и несла ряд косых ветвей спереди, а прекостная область была мала. То же самое мы видим и у сверчковых. Среди *Haglodea* коста претерпела сильное удлинение только у современного рода *Prophalangopsis*. У *Tettigoniodea* коста и прекостная область, как правило, сильно развиты. Область R, RS и медианы у сверчков испытала в филогении сильное сжатие и редукцию вследствие чрезвычайного развития кубитальной области (рис. 58); однако все же ясно, что M у предков

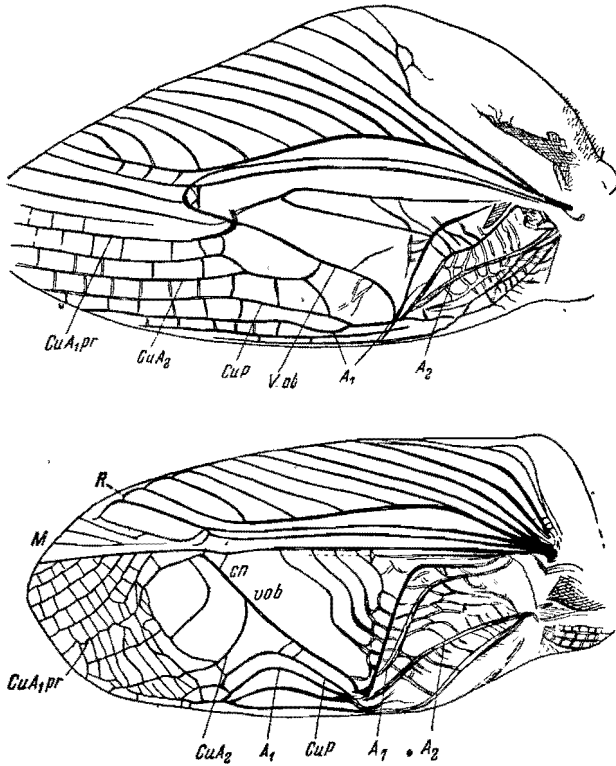


Рис. 58. Жилкование надкрылий: сверху—*Gryllotalpa vulgaris* и снизу—*Gryllus campestris*; v. ob.—диагональная жилка; CuA pr.—проксимальная ветвь CuA₂.

их связывалось с кубитусом у места отхождения CuA₂, а также связывалось, повидимому, и с началом RS. В тех случаях, когда передние крылья испытали у *Haglodea* ту или иную редукцию дистальной части, как у *Prophalangopsis* (современные) или у нижнелиасового рода *Isfaroptera* Mart. (Шураб), RS принимает положение и внешность, весьма сходные с тем, как у *Gryllidae*. Ветви M подверглись у сверчков редукции и нередко отрываются от ствола M, тем не менее число их обычно 2-3. В строении кубитальной и анальной области мы находим значительное сходство с *Haglodea*, особенно с более примитивным родом *Archaboilus* (нижний лиас Шураба) и с родом *Isfaroptera* Mart. (рис. 59), отсюда же. Анальная область у всех *Haglidae* имеет три жилки: A₁, вблизи CuP (стридуляционная жилка у самцов) и A₂, состоящую из двух ветвей. Совершенно то же мы находим у *Gryllodea*, но не у *Tettigoniodea*, где A₂ простая. CuP у самцов-сверчков загибается

назад и как бы сжимает все три анальных жилки, которые затем вместе с продолжением CuP опять изгибаются сначала несколько вперед, затем назад. Совершенно сходное расположение мы находим у *Archaboilus* и у *Isfaroptera*, а также у *Hagla* и у *Cyrtophyllites*. Кубитальная область очень велика у современных сверчков, но она меньше у некоторых мезозойских представителей (род *Protogryllus* Hand.) и у *Gryllotalpidae*. С другой стороны, она занимает большие размеры у современных *Prophalangopsidae*. Поперечные жилки между стволом CuA и CuP весьма сходным образом вытягиваются у самцов *Gryllidae* и у некоторых *Haglidae*, особенно у рода *Archaboilus*, и у этого рода, а еще яснее у *Isfaroptera*, формируется и диагональная жилка сверчков, причем CuA₂ усваивает у них тот же вид и то же отношение к соседним жилкам, что и у *Gryllus*. У самок *Aboilus* и сверчков также получается довольно сходное расположение жилок.

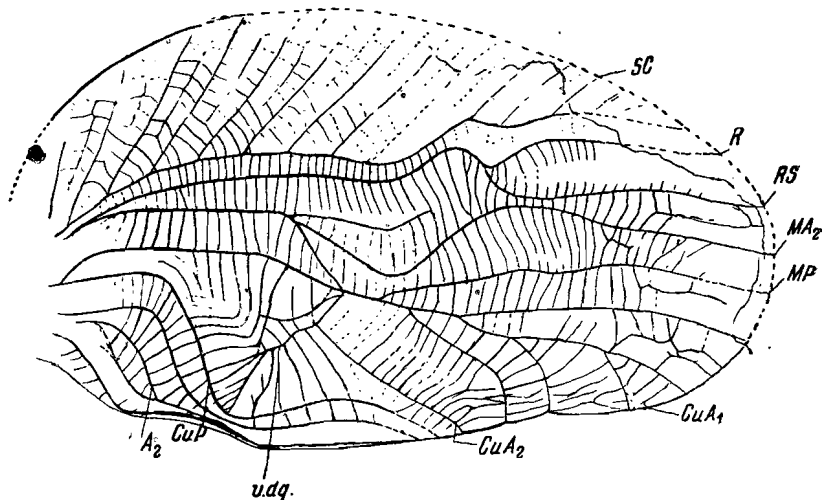


Рис. 59. *Isfaroptera grylliformis* Mart. ♂ Жилкование надкрылья; udg. зачаток диагональной жилки сверчков. По Мартынову.

Все эти сходства между сверчковыми и *Hagloidea*, особенно ясно проявляющиеся при сравнении первых с более примитивными нижнелиасовыми родами *Hagloidea*, говорят, как мне кажется, достаточно убедительно о близости *Gryllodea* к *Hagloidea*, а тем самым — и к близким к ним *Gryllacridodea*.

Мы не думаем, чтобы сверчковых можно было производить от *Hagloidea*, тем более, что настоящие сверчки с их характерным жилкованием известны уже из доггера и лиаса. Сверчковые, по нашему мнению, стали обособляться раньше ствола *Hagloidea*, но стволы тех и других были все же довольно близки.

Жилкование крыльев пермских предков сверчков было, вероятно, очень похожем на жилкование примитивных *Hagloidea*. Анальная и кубитальная области были первоначально, вероятно, очень сходны, но кубитальная область у сверчковых подверглась быстрому разрастанию и расширению, а дистальная часть, наоборот, сократилась. В результате этого области медианы и радиуса подверглись сжатию. RS оказался отходящим к дистальной части надкрылий и потерял первоначальные ветви, а деление медианы на три главных ветви было как бы отнесено в дистальную часть надкрылий (на самом деле место деления М занимает у сверчковых то же положение против начала CuA₁ и CuA₂, как у *Haglidae*). Диагональная жилка начала формироваться в серии поперечных между CuA и CuP не только у *Gryllodea*, но также и у ряда более примитивных *Hagloidea*, однако дальнейшее развитие и определенное функциональное значение она

получила только у *Grylloidea*. У позднейших *Hagloidea* зачатки ее, видимо, подверглись редукции.

Подотряд сверчковых очень разнообразен и включает в себе не менее четырех очень различных семейств — *Gryllidae*, с рядом подсемейств, *Gryllotalpidae*, *Cylindrachetidae* и *Tridactylidae*. Из мезозоя Гандл и рш приводит (1925) до 18 видов *Gryllidae* из лиаса и юры; мне, кроме того, известны еще две формы из доггера Кара-тау (in litt.). Небезинтересно отметить, что у *Protogryllus acutipennis* H a n d l. из юры Мекленбурга медиана образует три главных ветви, а кубитальная область еще не была так широка, как у современных форм. Другие семейства из мезозоя неизвестны.

Из третичных отложений известно уже довольно много видов *Gryllidae*; большинство их происходит из олигоцена и миоцена Западной Европы, но три вида известны из эоцена (Уайоминг) и семь из копала Индии. Роды современные, кроме двух. Известно также до четырех видов *Gryllotalpidae* и, наконец, указан вид *Tridactylidae* из нижнего олигоцена Франции (род *Xya* L a t r.).

Семейство *Tridactylidae* всегда ставилось отдельно от прочих *Grylloidea*, и Гандл и рш трактует его (1930) в качестве надсемейства, подобно *Grylloidea*, но в последнее время были высказаны взгляды (Уолкер, 1919; Крэмптон, 1929; Карпентье, 1933; Лямеер, 1936), что *Tridactylidae*, *Cylindrachetidae* должны быть совершенно отделены от *Grylloidea* и перенесены в *Acridioidae*. Главными основаниями для такого вывода служили короткость усиков; присутствие органов слуха на первом членике брюшка, образование оригинальных стридуляционных аппаратов, форма кишечного канала и др. Эти доводы, однако, вряд ли достаточно убедительны. Укорочение антенн произошло еще у *Gryllotalpidae*, и это сокращение, произошедшее вторично, как и у *Tridactylidae*, несколько не говорит о специальной близости этих семейств к саранчовым. Некоторые особенности жилкования задних крыльев, именно существование особой кубитальной полосы, как у сверчков, говорит скорее о близости *Tridactylidae* к сверчковым.

У *Tridactylidae*, далее, церки двучленисты, а ноги несут особые подвижные шипы, напоминающие шипы у *Elcanidae*.

Все это свидетельствует о большой обособленности этого семейства, которое, может быть, и не следует включать в подотряд сверчковых, но не менее рискованно было бы и включение его и в *Acridioidae*. Для нас, однако, все эти сходства, частью вторичные, между *Grylloidea*, *Tridactylidae* и *Acridioidae*, приобретают особый интерес в виду того, что среди более примитивных саранчовых обнаруживается не мало сходств с *Hagloidea* и *Gryllacridodea*, говорящих о близости корней этих групп.

Можно ли производить *Grylloidea* прямо от известных нам семейств *Stenaropodidae* + *Oedischiiidae*? Мы думаем, что нет, так как многие сверчковые обнаруживают такие примитивные черты, которых мы уже не находим у известных нам родов обоих вышеназванных палеозойских семейств. В самом деле, задние ноги у *Gryllotalpidae* еще не могут быть названы прыгательными, а у *Cylindrachetidae* они даже вовсе не отличались по размерам от средних ног. Принимая во внимание общую примитивность медведок, мы склонены считать мало развитые задние ноги в названных семействах не результатом какой-либо редукции, а чисто первичным явлением. Точно так же нельзя считать признаком специализации членистость церков у некоторых сверчковых, например у *Myrmecophila*; она все же является сохранением более древнего состояния, которое исчезло у других *Orthoptera-Saltatoria*. Подобные черты примитивности, обнаруживаемые у разных групп *Grylloidea*, приводят нас к заключению, что разные сверчковые начали обособляться из общих предков *Saltatoria*, наверное, очень рано, еще в карбоне, хотя бы верхнем. *Hagloidea* были более непосредственным продолжением палеозойских *Saltatoria*.

«В добавление к настоящему разделу я хотел бы сказать еще два слова о недавно описанном мною переднем крыле *Syndesmophora composita* Mart. из Каргала (1937, стр. 41, рис. 19). Сохранилось жилкование передней половины крыла, в задней же половине оно сжато и не распознаваемо. Я сравнивал его тогда с жилкованием *Protocoleus* Till., но теперь нахожу, что в общем расположении и форме SC, R и M (к M я склонен отнести не только простую переднюю ветвь, но и связанную с нею заднюю жилку, которую я обозначил тогда CuA) здесь есть сходство с надкрыльями некоторых тараканов (*Myrlacridae* и близкие), а в загибах концов ветвей их наружу — с надкрыльями некоторых *Gryllodea*. По столь недостаточному экземпляру определить положение рода пока невозможно, но все-таки можно предполагать, что скорее всего он относится к каким-то аберрантным прямокрылым (в широком смысле слова).

Саранчовые — *Acridiidea*

Современные *Acridiidea* резко отличаются от кузнечиковых короткими антеннами, отсутствием яйцеклада, иным устройством стридуляционного аппарата и органа слуха, однако в жилковании крыльев мы обнаруживаем у них довольно ясные сходства с *Haglidae*. В самом деле, медиана во многих случаях, например у *Locustinae*, делится совершенно так, как у *Aboilus*; передняя ветвь медианы или MA, вскоре после начала, делится на такие же две длинных ветви, а MP вскоре после начала сливается на коротком протяжении с CuA, затем отходит; CuA, наоборот, подвергся редукции, что произошло в связи с чрезвычайным удлинением анальной области, которая содержит длинную A_1 и короткую A_2 . В задних крыльях такое строение и такие отношения сохраняются у немногих, именно у *Pamphagidae*, у других оно исчезает, но состояние у *Pamphagidae* очень напоминает состояние в задних крыльях *Aboilus*. Заметной особенностью *Acridiidea* является также образование длинной прекостальной области, которую из *Haglodea* мы находим только у *Prophalangopsis*, но зато мы постоянно находим ее у *Gryllacrididae* и *Stenopelmatidae*. Такое же как у *Acridiidea* жилкование было у мезозойских *Locustopsidae*, но эти насекомые обладали длинными усиками, почему их и относят к кузнечиковым в широком смысле. Медиана *Locustopsidae* имела вполне сходное строение, только MP вовсе не сливалась с CuA. Главное отличие *Locustopsidae* в том, что анальная область у них еще не была так сильно удлинена, как у саранчовых. Однако мы находим в ней те же две жилки — длинную A_1 и более короткую A_2 . Эти сходства в жилковании столь ясны, столь очевидны, что представляется трудным отрицать близкое родство между саранчовыми и *Locustopsidae*. Сходства в жилковании с *Tettigoniidea* у *Locustopsidae* почти так же мало, как у саранчовых, а потому мы должны исключить это семейство из *Ensifera* или *Locustoidea* Гандлирша и сблизить с *Acridiidea*, пожалуй, даже вплоть до включения его в этот подотряд.

Как очень длинные, так и очень короткие усики формировались, по моему, вторично, в приспособлении к обстановке, и признак — короткие усики — не может служить основанием для резкого отделения *Acridiidea* от *Locustopsidae*. С редукцией яйцеклада мы встречаемся нередко и среди *Gryllodea*. Что касается органов стрекотания, то они расположены и устроены у большинства саранчовых иначе, чем у *Gryllodea* и *Tettigoniidea*, но среди *Stenopelmatidae*, а также у *Tridactylidae* мы встречаемся с довольно сходными органами. Так, у некоторых *Stenopelmatidae* звук издается трением неровной или бугристой полоски на основной части внутренней стороны задних бедер об особые неровности на боках двух первых члеников брюшка. То же наблюдается у самцов семейства *Pneumoridae*, из саранчовых, у которых выдающаяся полоска задних бедер трется о вертикальный ряд выступов по бокам третьего членика брюшка. У *Tridactylidae* звук издается трением надкрылий, но зубчики расположены не на CuP, как у *Gryllodea* и *Tetti-*

goniodea, а на SC. У *Cylindrachetidae* развится еще один особый тип органа стрекотания на мандибулах и основании челюстного щупика. Образование, хотя бы и совершенно независимое, сходных органов, с одной стороны у *Stenopelmatidae*, с другой — у *Pneumoridae*, свидетельствует, при наличии к тому же сходств в жилковании, о каких-то отношениях родства, которые и сделали возможным развитие сходных органов у отдельных родов тех и других групп.

Кубитальная и анальная области у саранчовых (включая *Locustopsidae*) имеют отнюдь не архаическое, а чисто вторичное, производное строение. Не может подлежать сомнению, что у предков их анальные жилки и CuP загибались дугообразно назад, как у *Protorthoptera-Saltatoria* и что, следовательно, кубитальная область должна была быть более обширной. Сходство с примитивными *Haglidae* в строении медианы и ее отношении к CuA заставляет предполагать, что и строение кубитуса первоначально должно было напоминать строение его как у *Haglidae*, так и у *Protorthoptera-Saltatoria*, и простота его у саранчовых была обусловлена сильным разрастанием и удлинением анальной области при одновременном сужении основной половины надкрылий. В надкрыльях мы видим только две анальные жилки, но в задних крыльях A_2 явно делится в самом основании на две ветви, и из этого мы должны заключить, что и в передних крыльях A_2 состояла раньше из двух ветвей, как у *Haglodea*. Все это приводит нас к заключению, что жилкование крыльев у предков *Acridiodea* было построено по сходному с предками *Haglodea* типу, но предполагать, что у них существовал и того же типа стридуляционный аппарат, нет оснований. Расположение жилок в анальной и кубитальной области первоначально походило на то же у пермских *Orthoptera-Saltatoria*, но в дальнейшем анальная область стала удлиняться, что стояло, вероятно, в связи с выработкой нового типа звукового органа. В результате мы приходим к заключению, что резко отделять *Acridiodea* от всех других *Saltatoria* не приходится. Они представляют собой, конечно, особый подотряд, но такими же подотрядами являются *Haglodea* и *Gryllodea*. Ствол *Acridiodea* начался не очень далеко от начала стволов этих отрядов (см. таблицу); эта близость и уясняет такое, казалось бы, неожиданное совпадение сходных черт в этих подотрядах.

Locustopsidae известны из мезозойских отложений, начиная с триаса. Не отсутствуют они и у нас; так, одна форма была уже давно описана (1886) из Усть-Балей, одна форма известна мне из Кара-тау (in litt.) и два вида описаны из нижнего лиаса Шураба. *Acridiodea* из мезозоя неизвестны, но, вероятно, в верхнем мезозое они уже существовали. Я думаю, что они отделились от каких-то примитивных *Locustopsidae* или выделились из общих с ними предков в начале мезозоя, общий же ствол их должен был итти вглубь перми.

Кузнечиковые — *Tettigoniodea*

Кузнечики сходны с *Haglidae* и с *Gryllidae* присутствием длинных усиков, наличием на надкрыльях характерного музыкального аппарата, органами слуха на первых голенях, и длинным яйцекладом, но довольно сильно отличаются от тех и других жилкованием крыльев. SC длинная и идет близко к R, как у саранчовых; RS дает лишь немного ветвей в своей дистальной части; M делится значительно раньше начала RS и, как правило, только на две, а не на три ветви; задняя из них обычным порядком сливается на некотором протяжении с CuA и коротка, передняя же длинна и по большей части образует сзади ряд ветвей, вероятно, вторичных. Область кубитуса и анальная сильно уменьшены как у самцов, так и у самок. Ствол CuA слаб и делится на две ветви: CuA_1 сливается на некотором протяжении с MP и дает нередко сзади несколько (2-3) коротких веточек, которые видны яснее у самцов, но чаще они вовсе отсутствуют: CuA_2 отходит

близ начала слияния CuA_1 с MP . Стридуляционную жилку образует, как обычно, CuP , а перед ней формируется обыкновенно еще вторичная параллельная ей жилка (рис. 60). Иногда имеются остатки ряда вытянутых поперечных между CuA_2 и CuP , но обычно их нет. A_1 на конце связывается с CuP , а A_2 остается простой. В задних крыльях MA , как это видно на примере *Tettigonia* (рис. 61), делится на три ветви, из которых передняя сливается на некотором протяжении с RS , и из этого можно заключить, что первоначально M и в передних крыльях была трехветвистой. Анальных жилок мы находим в передних крыльях только две; в задних крыльях, по всем видимостям, имеется также только две анальных жилки. Трехветвистость медианы, связь MA с RS и MP с CuA , а также деление CuA на более сложную CuA_1 и простую CuA_2 заставляют предполагать, что исходное жилкование *Tettigoniodea* также походило на жилкование у *Oedischidae* и частью у *Haglidae*, но в филогенезе кузнечиков оно, очевидно, сразу же и очень давно вступило на путь эволюции, в некоторых отношениях противоположный пути сверчков, а отчасти и *Haglodea*.

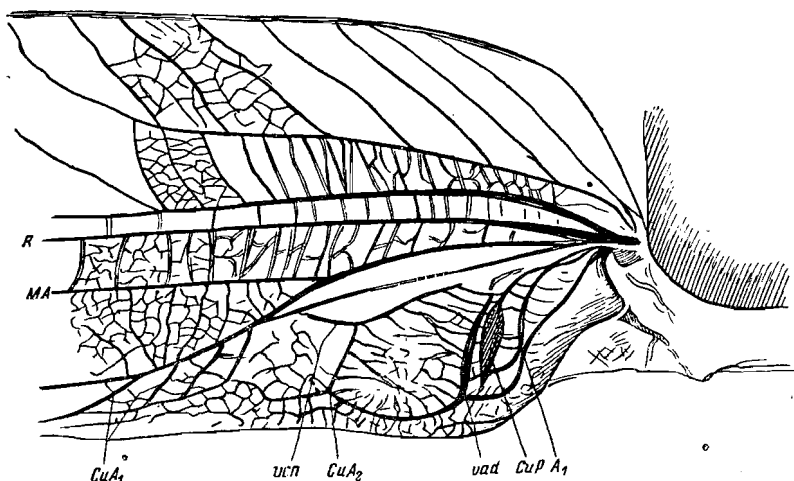


Рис. 60. Основная часть переднего крыла ♂ *Tettigonia caudata* L.; обозначения обычные; *всп* — *vena connectans*, *Vad* — вторичная жилка снаружи от стридуляционной.

У сверчковых, а частью и многих *Haglodea* кубитальная область в филогенезе сильно разрослась, а область медианы и радиуса сильно сжалась (у сверчковых); у кузнечиковых, наоборот, область медианы (область MA) сильно расширилась, и на MA появился в передних крыльях ряд вторичных веточек, а область кубитуса и анальная сильно уменьшились и даже музыкальный аппарат занимает у них очень малую площадь. У *Haglidae* и *Gryllidae* ряды поперечных жилок в кубитальной области, полученные ими по наследству от пермских *Saltatoria*, получили дальнейшее развитие и удлинились, причем между началом CuA и концом загнутаго назад части CuP у более примитивных *Haglodea* (род *Archaboilus* *Mart.*, семейство *Isfaropteridae*), и у всех *Gryllidae*, и *Gryllotalpidae* формируется диагональная жилка, продолжающаяся далее в жилку, связывающую основную часть CuA_2 с CuA в том пункте, где к CuA подходит задняя ветвь медианы (MP). У кузнечиковых диагональная жилка не образуется никогда. У *Haglodea*, *Gryllacridodea*, *Gryllodea* и даже у *Acridiodea* (судя по положению дела в задних крыльях) A состоит из двух главных ветвей, и у *Gryllodea* задняя ветвь A обычно делится даже еще раз, у *Tettigoniodea* же мы находим простую A_2 ; задняя ветвь ее, очевидно, давно потеряна.

Несмотря на чрезвычайное разнообразие *Tettigoniodea*, указанные особенности жилкования крыльев распознаются у них всюду и это показы-

васт, что жилкование их, действительно, весьма рано, вероятно у далеких нижнемезозойских или даже пермских предков, в разных отношениях пошло по совсем иному пути развития, чем у *Haglodea* и *Grylloidea*, и для оценки отношений *Tettigoniodea* к другим подотрядам это обстоятельство должно иметь существеннейшее значение. Длинные антенны, удлинненный яйцеклад, характерное расположение жилок в кубитальной и анальной областях, а также, следует думать, и зачатки тимпанальных органов на голених были получены предками всех подотрядов *Orthoptera-Saltatoria* в наследство от верхнепалеозойских семейств *Oedischiidae*, *Stenaropodidae* и, возможно, каких-либо иных близких семейств; нельзя поэтому соединять в один подотряд все группы, у которых эти черты предков более или менее сохранились, и резко отделять те группы (*Acridiodea*, *Tridactylidae*), у которых эти черты предков подверглись редукции. Раз в стволе *Tettigoniodea* общий с прочими план сложного жилкования с древнейших времен стал изменяться в почти противоположную сторону от других групп,

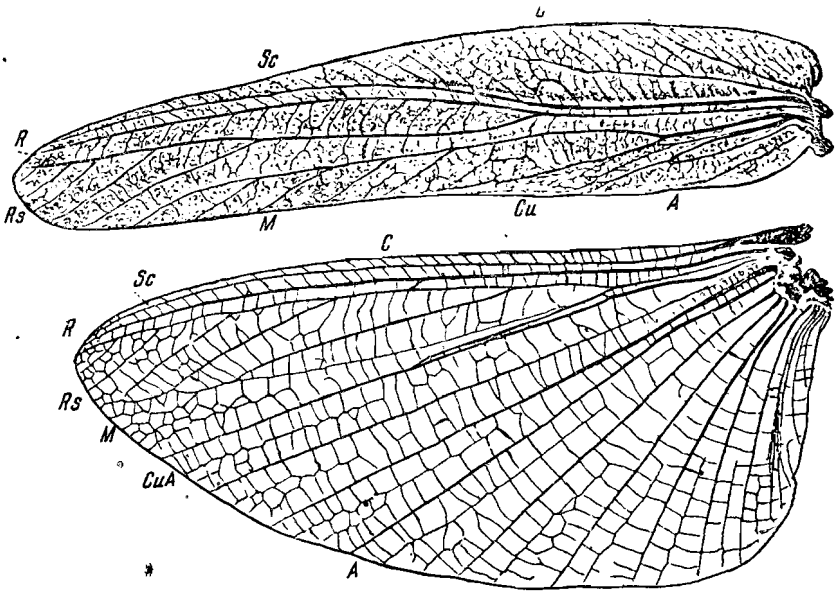


Рис. 61. *Tettigonia viridissima* L. Жилкование крыльев ♀. По Гандлиршу.

В частности, от *Grylloidea*, мы не можем их сильно сближать с последними. Более правильным будет, по моему мнению, рассматривать все эти крупные группы как особые подотряды.

На нашей таблице *Tettigoniodea* оказались имеющими как будто совсем особое, по сравнению с прочими, происхождение, но это объясняется тем, что мы показали отдельно стволы *Oedischiidae* и *Stenaropodidae*; на самом же деле они так близки, что их, пожалуй, лучше было бы показать одним стволом, и тогда ствол кузнечиковых не оказался бы настолько изолированным. Я связываю *Tettigoniodea* скорее с настоящими *Oedischiidae* потому, что строение CuA у *Tettigoniidae*, хотя бы и редуцированное, более напоминает строение его у *Oedischiidae*. Медиану кузнечиков также легче произвести от медианы *Oedischiidae*. Правильнее было бы, пожалуй, объединить в схеме стволы *Oedischiidae* и *Stenaropodidae*.

Tettigoniodea довольно хорошо представлены в третичных отложениях, начиная с эоцена. Они указываются обычно и из мезозоя, именно из юры, но, по моему мнению, относимые сюда (Гандлиршем и другими) формы принадлежат *Haglodea* или же это такие фрагменты, что определить по ним систематическое положение формы оказывается невозможным. В виду этого нога *Liadolocusta auscultans* H a n d l. из нижнего лиаса Ан-

глии, приводимая нередко в доказательство того, что кузнечики в то время уже существовали, не может теперь служить аргументом; нога эта, по всей вероятности, принадлежала одному из представителей *Haglodea*.

Из того, что известные нам роды «кузнечиков» из лиаса и юры Западной Европы принадлежат на деле *Haglodea*, нельзя еще вывести заключения, что *Tettigoniodea* в мезозое не существовали. Так как современные, отчасти и третичные кузнечиковые очень разнообразны, и некоторые «подсемейства» их крайне своеобразны и обособлены, мы должны с полной уверенностью допускать существование ствола их в мезозое, но эволюция их в это время происходила, вероятно, на других континентах, и в Европу они проникли лишь позже. Значительная обособленность этого подотряда заставляет нас вести ствол его даже вглубь перми. К кузнечиковым относят и крайне своеобразных *Phasmodidae*, но лишь находки их в ископаемом состоянии выяснят нам их систематическое положение.

Семейство *Elcanidae* Handl.

Эта группа известна из нижнего и верхнего лиаса и юры Западной Европы. По мнению Карни, относимый к *Gryllacrididae* один вид из нижнего миоцена Кроации (Радобой), принадлежит на самом деле также к *Elcanidae*. Относящиеся сюда формы походили внешнеюстью на кузнечиков и обладали большим саблевидным яйцекладом, но не имели органов стрекотания. Бедрозадних ног у них были очень сильные, а голени несли на конце особые подвижные лопасти наподобие лопастей у *Tridactylidae*. Жилкование передних крыльев напоминало кузнечиков в том отношении, что кубитальная и анальная области были сжаты, однако, сжата была и область медианы, а RS нес сзади целый ряд косых ветвей, начинавшихся почти тотчас после начала его. SC была укорочена, доходя лишь до половины крыла, а спереди располагалась еще коста с довольно широком прекостанальном полем. Анальная область была сжата, но не укорочена, проходившие в ней 2-3 жилки у некоторых видов *Elcana* (*E. magna* Handl., *media* Handl., *saltans* Handl. и др.) по своему протеканию почти параллельно заднему краю, напоминали скорее анальные жилки у *Locustopsidae*. В задних крыльях существовал веер, но не очень большой. Как мы видим, жилкование *Elcanidae* специализовалось по особому направлению, отличному от кузнечиков и саранчовых и еще более от сверчков или *Haglidae*. Это, конечно, типичные *Saltatoria*, но очень сблизать их нельзя ни с *Tettigoniodea*, ни с *Acridiodea*. В наличии подвижных лопастей на задних голених есть сходство с *Tridactylidae*, но выводить отсюда заключение о близком родстве их с последними нельзя. Пока, следовательно, систематическое положение этого вымершего семейства приходится считать далеко не выясненным. Нам думается, что положение его должно находиться где-то между *Tettigoniodea*, *Acridiodea* и *Tridactylidae*, но пока мы не можем включить его ни в один из этих подотрядов.

ДРУГИЕ ПРИМЫКАЮЩИЕ К *SALTATORIA*, НО НЕ ПРЫГАЮЩИЕ ГРУППЫ ПРЯМОКРЫЛЫХ.

1. Отряд *Glosselytrodea* Mart.

Рядом с *Orthoptera* из современных групп ставят отряд фасмид — *Phasmatodea*, и это правильно. Но если мы обратимся к вымершим группам, то здесь мы найдем одну своеобразную группу, которая стоит к стволу *Saltatoria* ближе, хотя в то же время и не может быть к нему отнесена. Это — описанный мною в другой статье¹ отряд *Glosselytrodea* из пермских отложений по реке Сояне и у Тихих Гор. В нем три семейства: *Jurinidae*

¹ Известия Акад. Наук СССР, 1938, № 1, стр. 187.

М. Z a l., *Glosselytridae* Mart. и *Anorthoneuridae* Mart. Первые два обладают особенно своеобразными надкрыльями, жилкование которых во многом напоминает жилкование у *Saltatoria*, а особенно у некоторых саранчовых. Оно отличается прямыми продольными жилками, связанными правильными рядами поперечных. К основной трети косто-кубитальной части прилегает спереди прекостальная область с 5-6 прекостальными жилками, как у *Oedischiidae*, а сзади симметрично ей расположена клиновидно вытянутая анальная область, как у саранчовых. Кубитальная область сильно расширяется к концу, как у *Oedischiidae* и *Haglidae*, но CuA_1 простой, хотя CuA_2 есть. RS простой или несет 1-2 ветви, MA и MP простые, но MA в основании обычно сливается с R. Своеобразной особенностью большинства *Glosselythrodea* является то, что их сильный CuP продолжается наружу, затем, параллельно краю, вперед и, наконец, переходит в SC, также сильную и на конце сходно загибающуюся назад. Это расположение весьма характерно для вышеназванных двух семейств; отмечу между прочим, что сильный, выпуклый CuP мы находим и у прямокрылых, у которых CuA обычно слаб, а CuP образует у самцов сильную стридуляционную жилку.

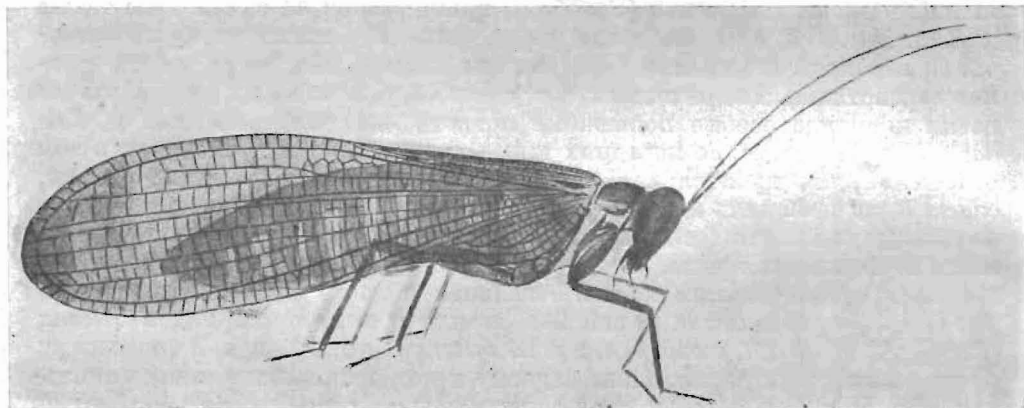


Рис. 62. *Jurina marginata* Mart. Реконструкция внешнего вида насекомого, составленная по нескольким экземплярам (ориг.).

Упомянутые сходства показывают, что *Glosselythrodea* стоят, действительно, довольно близко к стволу *Saltatoria*, однако никак не могут быть соединены с последними. Помимо особенностей жилкования надкрылий *Glosselythrodea* резко отличаются от *Protorthoptera* и *Orthoptera* тем, что это были не прыгающие, а бегающие формы, обладавшие почти гомонными ногами, как у *Paraplecoptera*. От последних, однако, они стоят еще дальше, так как жилкование передних крыльев у них сильно отличается от жилкования тех же органов у *Glosselythrodea*, у которых они, кроме того, имели характер надкрылий. Яйцеклада, повидимому, не было. Все вышеуказанные особенности организации *Glosselythrodea* свидетельствуют о том, что эта группа отделилась от корней *Protorthoptera-Saltatoria* и, наверное, очень рано, не в перми, а глубоко в карбоне (см. таблицу). На рис. 62 мы даем реконструкцию рода *Jurina* Z a l., составленную по ряду экземпляров с реки Сояны.

Пока *Glosselythrodea* нам известны главным образом из песчаника по реке Сояне Северного края, затем из Тихих Гор, но, вероятно, они найдутся и в других местах. Это была, по всей вероятности, наземная группа, и нимфы жили на суше, как у современных прямокрылых.

2. Отряд *Caloneurodea* (Handl.) Mart.

Другой своеобразной группой, сравнительно близко стоящей к прямокрылым, но не обладавшей прыгательными ногами, был комплекс из насекомых вымерших палеозойских семейств, который мы также считаем особым отрядом *Caloneurodea*. Главным и раньше других ставшим известным семейством этой группы является семейство *Caloneuridae* Handl. из верхнего карбона Франции. Гандлиршем и другими авторами оно без каких-либо оговорок включалось сначала в отряд *Protorthoptera* Handl. Сюда же я включил в 1928 г. и близкое семейство *Euthygrammidae* из перми Европейской части СССР.

Как мы видели выше, Гандлирш в 1930 г. подразделил свой отряд *Protorthoptera* на ряд групп или подотрядов, и во вторую из них и был выделен комплекс семейств, примыкающих к *Caloneuridae*. Гандлирш назвал эту группу «*Caloneuridae*» и включил сюда семейства *Caloneuridae*, *Emphylopteridae*, *Stenaroceridae* и, предположительно, *Laspeyresiellidae*. Гандлирш отмечает, что области М и Су занимают у них небольшую часть, прекостанального поля не было, а в задних крыльях анальное поле было очень слабо расширено. Задние ноги были немного длиннее остальных.

Эта группа очень своеобразна, и, как мы это выясняем в отдельной статье, не может быть отнесена ни к *Paraplecoptera* ни к *Protorthoptera*. Мы считаем ее особым отрядом и относим к нему: семейство *Caloneuridae*, близкое к нему, но более специализованное по крыльям пермское семейство *Euthygrammidae*, пермское же семейство *Permobiellidae* Till. m. из Канзаса, затем карбоновые семейства *Stenaroceridae*, *Protocollariidae* и, пожалуй, семейство *Emphylopteridae* Pruvost (Па-де-Кале). Можно ли относить к тому же отряду также семейство *Laspeyresiellidae* для меня не ясно, так как жилкование крыльев у *Laspeyresiella* известно очень недостаточно. Наконец, с реки Сылвы у Чекарды нам известна еще одна форма — *Synomaloptila* Mart., которую мы также относим к *Caloneurodea*. Мы считаем ее представителем нового семейства *Synomaloptilidae*, подробнее описываемого нами в другом месте.¹

Строение тела *Caloneurodea*. Голова несла длинные усики; основная часть их сохранилась хорошо у *Paleuthygramma* Mart. У этого рода основной членик был сильный, вздутый, а нить тонкая. Тонкие усики были также у *Stenaroceridae* и, видимо, у *Caloneuridae*. Переднегрудь была скорее поперечная, небольшая, средне- и заднегрудь шире ее. Ноги у *Caloneuridae* и *Euthygrammidae* (рис. 63) были довольно длинные и тонкие; задние были лишь немногим длиннее прочих; число члеников лапок неизвестно. Какие были церки — неизвестно, вероятно укороченные, как у наземных групп. Задние крылья сходны с передними и анальная область их была лишь очень слабо расширена. Продольные жилки прямые и связаны правильными рядами поперечных. RS чаще давал сзади несколько ветвей, но иногда был простой; M состоит из двух главных ветвей; MA иногда образует еще развилку, а MP простая; CuA проходит то довольно близко к MP (*Caloneura*, *Confusio*, *Paleuthygramma*), то на обычном расстоянии; у *Synomaloptila* MP даже сливалась на значительном протяжении с CuA и отделялась от него лишь в концевой части и в начале.² Слияние MP с CuA, повидимому, имело место и в передних крыльях *Homaloptila* Handl.

CuA и CuP всегда простые, за ними следовали две или три анальных жилки. У *Caloneuridae* кубитус и анальные жилки имеют еще косое направление; у *Confusio* и *Pruvostiella* Handl. анальная область начинает вытягиваться, а у *Euthygrammidae* этот процесс дошел до своего предела,

¹ Труды Палеонтолог. института Акад. Наук СССР, т. VII, вып. 3.

² В этом отношении р. *Synomaloptila* напоминает род *Protocollaria*. RS у *Synomaloptila* дает 3-4 ветви сзади; MA простая; поперечные жилки расположены правильными рядами.

результатом чего и было сжатие области кубитуса, а вероятно и выпадение ветвей RS, которые еще сохраняются у *Vilviopsis* Mart., *Vilvia* G. Z al., *Synomaloptila*. У *Stenaroceridae* ветвей RS было много. Род *Emphyloptera* Pruvost довольно значительно отличается по жилкованию крыльев от других родов и включение его в отряд *Caloneuroidea* вызывает некоторые сомнения. Мы решаемся отнести к этому же отряду и род *Permobiella* Till., причисленный автором в качестве особого подсемейства *Permobiellinae* Till. к семейству *Permoberothidae* (*Neuroptera*). Жилкование переднего крыла его, как оно дано Тилльярдом (рис. 64), действительно гораздо более похоже на жилкование *Caloneuridae*, чем

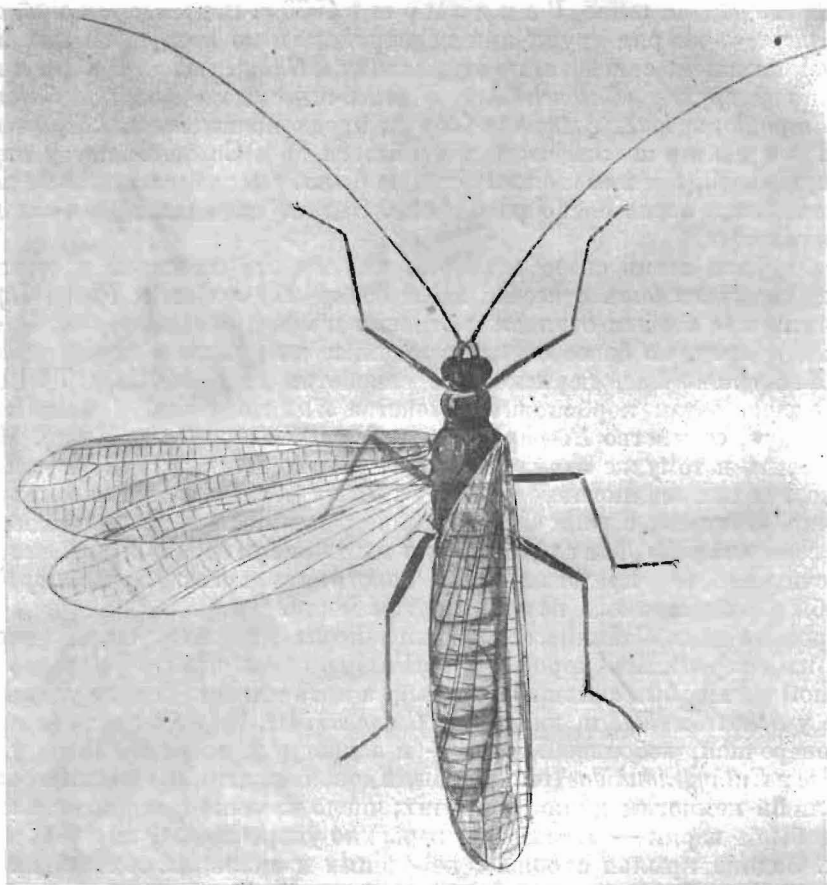


Рис. 63. *Paleothygramma tenuicornis* Mart. Реконструкция насекомого (ориг.).

Neuroptera. М явно состоит из двух главных ветвей, из которых МА кончается развилком, а МР сближена с CuA как у *Euthygramma*; продольные жилки так же связаны рядами поперечных, как у *Caloneuroidea*. Особенностью этого рода является то, что анальные жилки у него короткие и идут назад почти под углом в 45° , но это говорит лишь о сохранении в этом отношении более примитивного состояния. Другой особенностью является то, что между концами ветвей RS и М находим как бы короткие вставочные веточки, но мы не сможем считать этот признак доказательством того, что это сетчатокрылые.

Permobiellidae отделились, конечно, лишь от корня *Caloneuridae*, а *Emphylopteridae* отделились, вероятно, еще раньше. *Synomaloptilidae*

отделились, вероятно, еще раньше. *Synomaloptilidae* в некоторых отношениях напоминают *Protocollariidae*.

Caloneurodeae резко отличаются от *Paraplecoptera* простым CuA, рядом с которым идет CuP; у *Paraplecoptera* CuA всегда хорошо развит и сложный. Далее, их отличает почти гомономное состояние крыльев при сильной специализации жилкования, удлинение у большинства анальной области, превращение сети в ряды поперечных жилок и т. д. Последними чертами они более напоминают таких прямокрылых, как саранчовые,

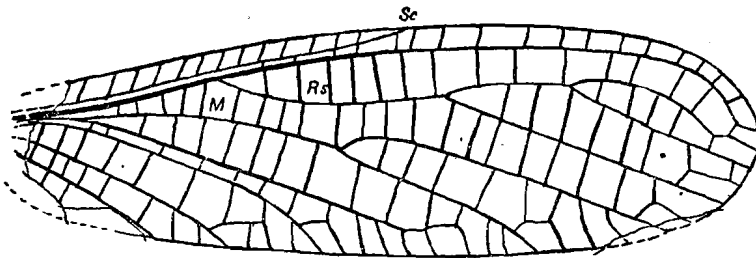


Рис. 64. Переднее крыло *Permobiella perspicua* Till. По Тилль-ярду (1937); обозначения жилок оригинала.

но, конечно, об отнесении их к *Orthoptera* или *Protorthoptera-Saltatoria*¹ не может быть и речи; это особый отряд, отделившийся от самых корней ствола *Saltatoria*, подобно *Glosselytrodea*.

3. Отряд палочники — *Phasmatodea*

Теперь уместно сказать несколько слов у *Phasmatodea*.

Отряд фасмид состоит из трех различных современных семейств — *Phasmidae*, *Phyllidae* и *Bacteriidae*. Гандлирш объединяет два первых семейства в одно, Лямеер, (1936) наоборот, соединяет в одно семейство *Phasmidae* и *Bacteriidae*. Из третичных отложений известно только три вида из прусского янтаря и один из миоцена Флорисан; они относятся к семейству *Phasmidae*, к южно-американской группе *Anisomorphinae*.

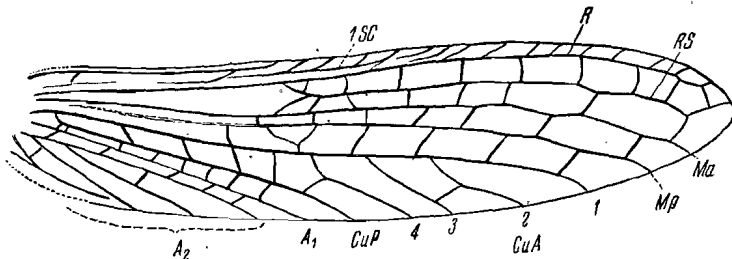


Рис. 65. *Necrophasma shabarowi* Mart. Жилкование переднего крыла. По Мартынову.

Из мезозоя известно четыре рода, представляющих особые семейства — *Chresmodidae*, *Necrophasmidae*, *Aerophasmidae* и *Aeroplanidae*. Из палеозоя никаких достоверных остатков фасмид нет.

Что дает морфология фасмид для понимания отношений этого отряда и его происхождения?

Как Гандлирш, так и Лямеер, да и другие авторы, настаивают на близости этого отряда к *Orthoptera-Saltatoria*. Гандлирш в последней своей сводке насекомых говорит (1930, стр. 758), что «не может

¹ На таблице сем. *Stenaroceridae* не показано: ствол его, конечно, идет независимо о нижнего карбона.

быть никакого сомнения в родстве фасмид с *Saltatoria*; от *Blattaeformia* они стоят гораздо дальше». Это, конечно, правильно, но помимо *Saltatoria* мы знаем еще несколько ортоптероидных групп, и нам особенно важно выяснить отношения фасмид именно к последним. От *Paraplecoptera* они, конечно, так же далеки, как и от веснянок. Короткие одночлениковые церки и все жилкование надкрылий и задних крыльев ставит фасмид ближе к группам, примыкающим к *Saltatoria*, т. е., следовательно, речь может идти об отношениях их, помимо *Saltatoria*, к прыгающим *Glosselytrodea*, *Caloneurodea* и, может быть, *Micotermiteoidea*.

Направление головы не вниз, а больше вперед и вниз, небольшая переднегрудь, почти гомономные и обычно длинные ноги и, наконец, жилкование надкрылий и крыльев, состоящее у большинства из прямых продольных жилок, связанных рядами поперечных, — все это действительно говорит о том, что ствол фасмид должен был проходить близко к вышеназванным двум группам. Они известны, главным образом, по крыльям, почему к крыльям и необходимо обратиться. К сожалению, у современных фасмид (*Phasmidae*) надкрылья всюду сильно редуцированы, и даже у наиболее примитивных родов они не достигают половины длины задних крыльев. У *Phylliidae*, наоборот, задние крылья исчезли, а сохранились надкрылья, но жилкование последних чрезвычайно изменено.

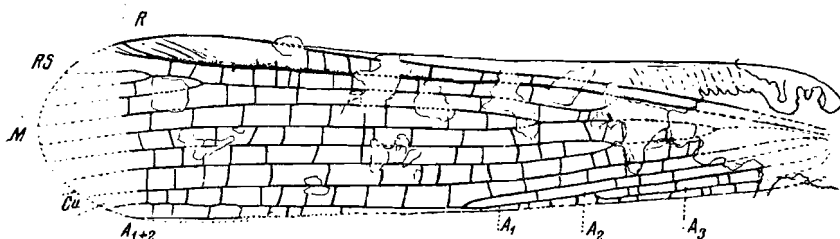


Рис. 66. *Aërophasma prynadai* M a r t. Переднее крыло. По Мартынову.

У известных мезозойских родов надкрылья хорошо развиты и жилкование их менее специализовано, а потому удобнее начать с них. Жилкование хорошо сохранилось у *Necrophasma* M a r t. (рис. 65), *Aërophasma* M a r t. (рис. 66) и *Aëroplana* T i l l., ноги и части тела известны для рода *Chresmoda* G e r m a r t. RS отходит от R в основной половине; у *Necrophasma* он простой, у *Aërophasma* образует в концевой части две косых веточки назад. Такой же простой RS мы находим в надкрыльях более примитивных современных родов, например, у *Vetilia wülfini* (см. Л я м е е р, 1936, рис. 354, по Редтенбахеру); такой же вид он имеет в задних крыльях фасмид (ср. род *Xeroderus*) и такой же, по существу, он и у *Phylliidae*, только у последних вся область кзади от R очень сильно сжата. M делится рано на две главных ветви, которые не делятся у *Necrophasma*, *Chresmoda* и в крыльях современных фасмид (*Xeroderus*), но рано делятся у родственных *Aëroplanidae* и *Aërophasmidae*.

Cu_A и Cu_P простые, кроме *Necrophasma*, где дистальная часть Cu_A несет сзади три веточки. В задних крыльях фасмид Cu_A простой. Cu_P , повидимому, исчез. Анальная область у мезозойских родов сжата и обе анальные жилки сильно вытянуты, но у *Necrophasma* эта область слабо вытянута, и A_2 , как мы видим (рис 64), дает сзади две или три ветви. Остатки одной ветви, повидимому, сохраняются и у упомянутого рода *Vetilia*.

Сравнение обрисованной части жилкования надкрылий и крыльев мезозойских и современных фасмид с жилкованием крыльев у *Euthygrammidae* и *Caloneuridae* обнаруживает значительное сходство их. RS обычно простой у фасмид, как и у *Euthygrammidae*, но у *Aërophasma*, как и у более примитивных *Euthygrammidae*, он еще несет в дистальной части

очень немного (2) ветвей. В более сложном делении медианы *Aërophasmidae* и *Aëroplanidae* стоят несколько в стороне, но МА дает развилку и у *Caloneurodeae*, — у *Caloneuridae* и *Euthygrammidae*. СЧА простой в обоих отрядах и только у *Necrophasma* сохраняются на конце 2-3 коротких веточки, но нечто подобное мы видим, с другой стороны, у *Permobiella* Till.

Со значительными отличиями от *Caloneurodeae* мы встречаемся в задних крыльях; у последних они мало отличаются от передних и почти не расширены, у фасмид (рецентных) ано-югальная область сильно расширена, притом по типу *Saltatoria*, т. е. удлинены и расширены как югальная, так и анальная области.

A_2 , как мы видим, несет несколько ветвей, которых мы не встречаем в передних крыльях современных фасмид, но у *Necrophasma* мы видим на ней три ветви; ясно, что в надкрыльях ветви A_2 редуцировались, в задних же крыльях, начавших расширяться, очевидно, очень давно, они сохранились и удлинены. Югальные жилки составляют совсем особую группу и расположены позади и кнаружи от A_3 , совершенно таким же образом, как расположена сетка югальной области в передних крыльях *Xerosoma*.

Другой особенностью фасмид является существование у них небольшого прекостального поля, по крайней мере, в надкрыльях более примитивных *Phasmidae* и, особенно, у *Phyllidae*. Прекостальное поле исчезло у *Caloneurodeae* (кроме переднего крыла *Caloneura dawsoni* Вгongn., по Болтону). Сохранение его у фасмид представляет собой черту известной примитивности.

Довольно сходный *habitus* жилкования мы находим также у *Glosselytrodeae*, но там кубитальная область у всех известных родов не сжата, а, наоборот, сильно расширяется к концу. Черты специализации у них также совсем иные. *Mixotermioidea* — аберрантная и мало известная группа, находящаяся, видимо, в не близких отношениях к предыдущим группам.

Все эти сравнения приводят нас к заключению, что отряд фасмид ближе других стоит к *Caloneurodeae*, резко отличаясь от последних, главным образом, наличием большого веера в задних крыльях, типа *Saltatoria*. Ствол фасмид должен проходить где-то между *Saltatoria* + *Glosseelytrodeae* и *Caloneurodeae*, но ближе к последним, что мы и старались показать на нашей таблице.

Отношение мезозойских семейств к) рецентным

Вряд ли следует доказывать, что *Necrophasmidae*, *Aërophasmidae* из Каратау и верхнетриасовые *Aëroplanidae* (Австралия) стоят совсем в стороне от линий эволюции современных семейств. Это вполне вымершие семейства. Несколько более походит на современных *Phasmidae* семейство *Chresmodidae* из верхней юры Западной Европы; их передние крылья (задние не известны) носят характер надкрылий, но все же надкрылья *Phasmidae*, даже более примитивных, значительно отличаются от узких надкрылий *Chresmodidae* и в некоторых отношениях примитивнее их (большая ширина, присутствие прекостального поля, более косое, т. е. более первоначальное положение анальных жилок), почему видеть в *Chresmodidae* предков семейства *Phasmidae* не приходится; стволы современных семейств фасмид идут, очевидно, вглубь мезозоя, независимо от известных мезозойских. Триасовые *Aëroplanidae*, как и среднеюрские *Aërophasmidae* и *Necrophasmidae*, были уже чрезвычайно специализованными группами, и ясно, что стволы их должны идти вглубь перми.

Мы выделили раньше (1928) все четыре мезозойских семейства в особый подотряд *Chresmododea* и, действительно, всем им свойственно хорошее развитие передних крыльев, чем они сильно отличаются от современных и третичных групп, однако и между ними мы находим очень крупные различия, например, между *Necrophasmidae* с одной и *Aëroplanidae* и *Aëropha-*

smidae с другой стороны. Мы вообще еще так мало знаем ископаемую историю фасмид, что построение системы фасмид следует признать делом будущего. Современные фасмиды представляются реликтовой группой, сохраняющейся благодаря усвоению ими оригинальной биологии и соответствующего строения. Бескрылые *Bacteriidae* и *Phasmidae* избегают врагов тем, что днем они совершенно неподвижны (состояние катаlepsии) и незаметны. *Phyllidae* приобрели другое приспособление — сходство с листьями. Расцвет *Phasmatodea* имел место, по всем видимостям, в мезозое.

К сказанному выше о судьбе *Paraplecoptera* и других прыгающих прямокрылых я прибавлю здесь еще несколько слов.

В перми северной умеренной зоны мы встречаемся как с группами, нимфы которых жили в воде, так и с группами, для которых мы не имеем оснований приписывать их нимфам водный образ жизни. К первым относятся *Idelodea*, затем, вероятно *Camptoneuritidae* и *Nemuropsidae*, а, может быть, и *Hypoperlidae*, ко вторым — пермские семейства отряда *Caloneurodeae* (*Euthygrammidae*, *Synomaloptilidae*, *Permobiellidae*,) отряд *Glosselytrodeae*, отряд *Strephocladodeae*. Водные группы в конце перми вымирают, вымирает и значительная часть наземных групп, но некоторые из последних выживают и переходят даже в мезозой (*Mesorthopteridae* из триаса Австралии, *Tshorkuphlebiiidae* из лиаса Ферганы). Преобладание в перми северной зоны принадлежит еще амфибиотическим формам, однако в триас они уже не переходят. Перемены климата заставили вымереть к мезозою и часть чисто наземных семейств, но часть их, — я имею в виду *Strephocladodeae*, — получили возможность перейти в триас и лиас. Эмансипация от воды и переход к наземной жизни обуславливает у таких форм меньшую зависимость от субстрата и большие возможности к расширению своих ареалов. Мне думается, что одним из таких наземных семейств, доживших уже до наших времен, является и семейство *Grylloblattidae*.

О ПОЛОЖЕНИИ СЕМЕЙСТВА *GRYLLOBLATTIDAE*

Выяснение систематического положения этого бескрылого семейства вызывало у систематиков значительные разногласия. Г а н д л и р ш поместил его (1930) в отряд *Orthoptera* (*Saltatoria*), Л я м е е р отнес его к *Protoblattoidea*.

Отнесение *Grylloblattidae* к *Orthoptera-Saltatoria* препятствует форма тела, удлиненные бегающие (или ходильные) ноги с пятчлениковыми лапками, тонкие членистые церки типа веснянок, отчасти половые придатки и форма яйцеклада.

С другой стороны, со включением их в *Protoblattoidea* не согласуется присутствие удлиненных членистых церков и общий плекоптероидный habitus тела. Мы находим, что во всех только что указанных чертах *Grylloblattidae* как раз сходятся с *Paraplecoptera*, и мы думаем, что их и можно рассматривать как видоизмененный остаток именно этого палеозойского отряда. Из какой группы *Paraplecoptera* могли выделиться *Grylloblattidae*, сказать, конечно, очень трудно, но во всяком случае можно утверждать, что они не могли быть потомками групп *Spanioderidae*, *Geraridae* и других близких карбоновых групп *Paraplecoptera* уже потому, что в этих группах сильно вытянулась переднегрудь. В почти квадратной форме передне-спинки *Grylloblattidae* более походят на *Idelodea*, но утверждать, что с ними именно они и связаны генетически, невозможно.

Protoperlaria

Отряд *Protoperlaria* был выделен Т и л л ь я р д о м в 1926 г., но диагноза отряда тогда им не было дано. Характеристика относящегося сюда семейства *Lemmatophoridae* Sell. и описание входящих в него родов и

видов были даны им в 1928 г. Почти одновременно Мартынов создал новый отряд *Miomoptera* (1927 и 1928), в который включил семейства *Palaeomantidae* H a n d l. из перми Тихих Гор и Северного края, *Delopteridae* S e l l. из нижней перми Канзаса, а также и семейство *Lemmatophoridae*.

В 1930 г. Мартынов описал из этого же отряда новое семейство *Atactophlebiidae* и новый род *Kazanella* из Тихих Гор; последний он отнес тогда к *Lemmatophoridae*. Карпентер дал дополнительные сведения (1935) о канзасских *Lemmatophoridae* и описал еще и личинки этого семейства. Тилльярд выяснил организацию семейства *Lemmatophoridae* и дал заключение, что веснянки, вероятно, произошли именно из этого семейства; отряд *Miomoptera* он считал не естественным.

Карпентер присоединился к выводам Тилльярда, отметив еще и сходство нимфы *Protoperlaria* и веснянок. Он также относил к этому отряду лишь одно семейство *Lemmatophoridae* и не включал сюда ни *Atactophlebiidae*, ни род *Kazanella*, который по его словам, напоминает ему некоторых прямокрылых Канзаса.

Цейнер (1935) по одной форме из нижней перми Германии описал еще семейство *Germanopriscidae* и обозначил почему-то свою форму как первую находку *Protoperlaria* в Европе. Описанный им вид *Germanoprisca zimmermanni* сохранился очень недостаточно, однако можно все же сказать, что он настолько близок к семейству *Lemmatophoridae*, что вряд ли его следовало выделять в особое семейство на основе тех данных, которые мы о нем имеем.

В работе 1935 г.¹ Мартынов выделил *Lemmatophoridae* и других *Protoperlaria* из комплекса *Miomoptera*, оставив в последнем лишь семейство *Palaeomantidae* (включая сюда и *Delopteridae*). К *Protoperlaria* были отнесены им *Kazanellidae*, а также и лиасовое семейство *Geinitziidae*, относившееся, начиная с Гандлирша, к *Mantodea*.

Лучше всего нам известно семейство *Lemmatophoridae* S e l l., от некоторых представителей которых сохранились не только крылья, но и все тело с придатками (рис. 67). Голова напоминает голову веснянок, но ротовые части наверное функционировали. Переднегрудь несла по бокам пару спинных округлых выступов; членики брюшка также несли маленькие боковые выступы, которые Карпентер считает остатками нимфальных жабр. Ноги довольно длинные, с пятичлениковыми лапками; брюшко несло на конце пару членистых церков, как у веснянок, а у самки от 8-го стернита отходила пара небольших вентральных и от 9-го — пара подобных же дор-

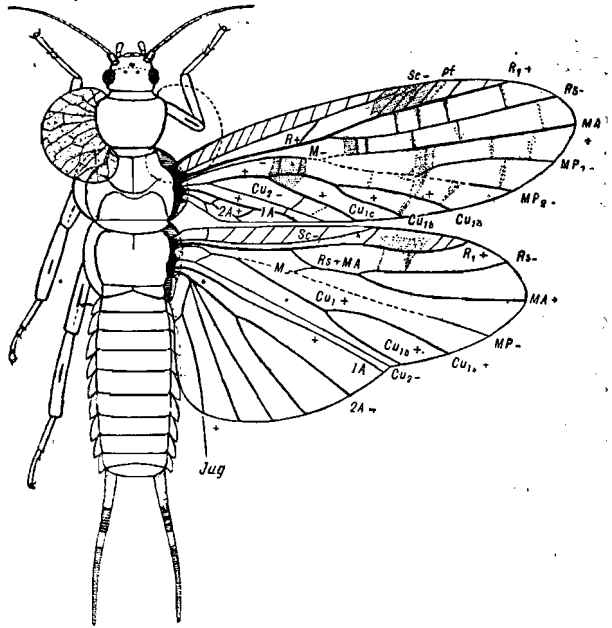


Рис. 67. *Lemmatophora typha* Sell. По Тилльярду (1928). Cu_1 обозначает CuA , Cu_2 есть CuP ; в задних крыльях проксимальная продольная жилка есть не $2A$, а Jug . (югальная!).

¹ Лиасовые насекомые Шураба и Кизил-Кии, Труды Палеонтол. института, т. VII, в. 2, 1937.

зальных пластинок (гонапофиз) яйцеклада. Крылья были более или менее перепончатые, задние обладали расширенной и удлиненной анальной и югальной областями, как у веснянок. Продольные жилки были не густо связаны поперечными, иногда неправильными жилками. Жилкование наминает жилкование у веснянок, но гораздо более походит на жилкование у некоторых *Idelodea*, особенно у одного семейства из Чекарды (in litt.) и у *Liomopteridae*. М состоит из двух длинных ветвей — МА и МР, из которых МА часто сливается на небольшом протяжении с RS, что является правилом для задних крыльев; МР вогнутая, слабая, но обычно еще делится на 2-3 веточки. CuA состоит из двух ясных длинных ветвей, идущих назад и наружу, простого CuA_2 и делящегося в дистальной части на 2-3 веточки CuA_1 . Анальная область сжатая и несет в себе две сильные жилки, из которых A_2 нередко еще делится. В задних крыльях A_1 простая, A_2 дает 2-3 ветви; югальная область уже анальной. Жилкование крыльев *Kazanellidae* сходно, только передние веточки SC были сильнее, а МА, по крайней мере в передних крыльях, соединялась с RS.

Жилкование *Atactophlebiidae* было построено по тому же плану, как у *Lemmatophoridae*, но было несколько сложнее: МР гораздо раньше, уже везде после своего начала, делился на две длинные ветви; CuA был построен сходно, но CuA_1 вскоре после начала делился на две ветви, которые позже делились еще раз. Несмотря на эти усложнения, ход ветвей, места делений главных жилок и их конфигурация очень походит на то же у *Lemmatophoridae*. Анальная область была построена совершенно сходно; поперечных жилок было больше, но своими неправильностями они очень походят на такие же жилки у *Lemmatophoridae*.

В задних крыльях МА сходным образом сливались в основной части с RS; ано-югальная область была аналогично расширена.

Исходя из полного сходства в плане строения жилкования крыльев у рода *Atactophlebia* и у *Lemmatophoridae*, я отношу попрежнему этот род к *Protoperlaria*. Карпентер почему-то исключает его из *Protoperlaria*, но не приводит никаких аргументов в пользу своего взгляда. Попрежнему я отношу сюда и род *Kazanella*; причисление его к отряду *Protorthoptera* Карпентером также не аргументировано, если не считать ссылки на то, что в его коллекциях есть формы ортоптероидов со сходными ветвями субкосты, но обладающие в то же время яйцекладом. Присутствию или отсутствию яйцеклада он придает решающее значение в вопросе о том, относится ли данная форма к *Protorthoptera* или к *Protoperlaria*. Последние водны (в фазе нимфы), а первые, по его мнению, сухопутны и прямо ведут к настоящим прямокрылым.

Присутствие у них яйцеклада, если я правильно понимаю автора, служит как будто свидетельством в пользу наземного образа их жизни.

Как мы уже видели выше, это не совсем так. В группе *Idelodea* самки, по крайней мере части родов, обладали небольшим яйцекладом, тем не менее мы с определенностью можем считать эту группу водной, ибо тело у представителей ее по своему строению очень походило на тело веснянок и, на конце неизменно несло пару длинных членистых церков. Существование таких церков у веснянок *Paraplecoptera* и разных *Palaeoptera* является определенным свидетельством того, что и нимфы их носили подобные же, только более короткие церки, а эти придатки являются основным органом движения, именно плавания. Нимфа делает резкое движение церками, и одновременно происходит довольно быстрый, порывистый проплыв вперед. Во время самого плавания церки обычно складываются рядом и образуют род руля. Церки imago по существу те же церки нимф. Там, где они не только сохраняются, но и приобретают определенное значение в стабилизации полетов, как, например, у поденок, там церки претерпевают сильное удлинение, соответственно более разреженному и более подвижному состоянию воздушной среды по сравнению с водной.

Среди веснянок удлиненные церки сохраняются преимущественно у родов с более крупными и, частью, средними размерами тела, и лишь у мелких и более прогрессивных форм (например, в семействе *Nemuridae*) церки редуцируются до одного членика.

Наличие подобных церков у *Protoperlaria* и *Idelodea*, учитывая еще близкие генетические отношения их, с определенностью говорит о том, что нимфы тех и других были водны, независимо от того, были ли у них части яйцекалада совсем короткие, или несколько удлиненные.

«Обтекаемая» форма тела и присутствие нитевидных членистых церков у немногих известных нам нимф карбоновых *Protoblattoidea* и *Blattodea* невольно заставляет предполагать, что нимфы многих из них были или водны или относительно недавно оставили воду. У некоторых из изображенных Гандлиршем нимф протобляттид между церками виден и яйцекалад.

Все это заставляет нас считать, что нимфы, вероятно, всех *Idelodea* были такими же водными обитателями, как и нимфы *Protoperlaria* и *Perlaria*, и обитали они как в стоячих водоемах, так и в реках, но не в холодных горных ручьях.

Близость *Protoperlaria* к *Idelodea* в настоящее время становится еще очевиднее вследствие того, что, как оказывается, некоторые *Idelodea* обладали значительными выступами спинки переднегруди.

В виду такой близости *Protoperlaria* к *Idelodea* одно лишь присутствие небольшого яйцекалада или его отсутствие не может служить основным критерием принадлежности данной формы к тому или иному отряду. Нужно учитывать и другие черты организации, а в особенности сложное, дающее целый ряд признаков, жилкование крыльев.

Я не стану входить здесь в новое, повторное рассмотрение жилкования *Atactophlebiidae*, как члена отряда *Protoperlaria*, оно уже дано мною в статье 1930 г.

Помимо *Kazanellidae* я описал недавно¹ еще одно новое семейство этого отряда — семейство *Khosaridae* Mart. из Каргалы и некоторые формы неясного систематического положения.

Веснянки — *Plecoptera*

Веснянки сохраняют немало примитивных черт в своей организации, особенно же их нимфы, которые живут в воде (как правило — в прохладных текучих водах), имеют в качестве органов движения церки и очень напоминают немногих известных из палеозоя нимф *Protoblattoidea*.

Передние крылья веснянок и *Protoperlaria* являются уже функционирующими крыльями, в связи с чем они сделались почти такими же перепончатыми, как задние, сетка их частью утратилась, частью дала поперечные жилки.

Общее расположение жилок у многих веснянок, особенно у *Eustheniidae*, *Austroperlidae*, *Leptoperlidae*, *Pteronarcyidae* во многом напоминает жилкование у некоторых *Paraplecoptera*. Задние крылья более или менее расширены в анальной и югальной областях, различно в разных семействах и родах.

Голова у веснянок направлена вперед, но ротовые части у взрослых подверглись редукции, слабы и по большей части не функционируют, лишь мандибулы иногда еще работают. Современные веснянки во взрослом состоянии слабо или вовсе не питаются.

Переднеспинка умеренных размеров и чаще даже слегка поперечная, как у *Idelodea*. Ноги бегательные, задние несколько больше других, лапки (у современных) трехчлениковые. Брюшко состоит из 10 члеников

¹ Ископаемые насекомые Каргалы. Труды Палеонтологического института, т. VII, в. 1, 1937.

и у большинства несет пару членистых церков, но у других они редуцировались до одного членика (*Nemuridae*).

Яйцевод открывается между 8-м и 9-м стернитами; 8-й стернит обычно образует субгенитальную пластинку. Конец брюшка самца устроен довольно разнообразно.

Ископаемые веснянки известны еще очень слабо. Третичные формы происходят главным образом из балтийского янтаря, откуда известны роды *Perla*, *Taeniopteryx*, *Nemura*, *Leuctra*, встречающиеся и в настоящее время; очень немного форм известно из верхнего миоцена.

Мезозойские веснянки известны из верхнего лиаса Усть-Балея и из нижнего лиаса Шураба. Шурабские веснянки и по крайней мере одна форма, *Mesonemura maackii* В г а и. из Усть-Балея, относится к существующему и в настоящее время семейству *Taeniopterygidae*, положение же нимф Усть-Балея, выделенных в особые роды *Mesoleuctra* и *Platyperla*, не ясно.

Пермские формы. Гандлирш отнес к веснянкам две крупных формы из Каргалы (*Dyadozoarium* H a n d l. и *Chalcorychus* H a n d l.), но в виду неясности жилкования крыльев принадлежность их к веснянкам пока не может считаться доказанной, хотя она и очень вероятна, так как в перми веснянки уже существовали. Из Каргалы же мы только что описали одну личинку веснянки (1937), а Тилльярд недавно описал (1936) веснянок из верхней перми Австралии, причем установленный им род *Stenoperlidium* T i l l. отнесен им к тому же семейству *Eustheniidae*, которое и сейчас обитает в Австралии, Тасмании и Новой Зеландии. Одну форму веснянок я видел еще из кунгурских отложений по реке Сылве (in litt.).

Это говорит о чрезвычайном консерватизме и древности ствола веснянок, корни которых должны идти, по моему, вглубь карбона.

Расчленение тела веснянок, действительно, чрезвычайно примитивно и напоминает то же у *Protoperlaria*, *Idelodea*, эмбий. Крыловые зачатки у нимф веснянок велики и обычно направлены не просто назад, а назад и в стороны, как у некоторых палеозойских нимф тараканов (семейство *Archimyliacridae*) и *Protoplattoidea*.

Жилкование крыльев веснянок походит на жилкование у *Protoperlaria*, но имеет и некоторые существенные отличия. RS в передних крыльях отходит нормальным порядком от R, в задних же он соединяется в основании не с R, а с M. Медиана у веснянок обозначается авторами то как M₁, то как MA (Тилльярд, Карпентер); в последнем случае предполагается, что MP исчезла.

Как я старался выяснить еще в работе в 1930 г., медиана веснянок представляет собой скорее MP, а MA частью вошла в состав RS, частью редуцировалась.

С такой трактовкой медианы Тилльярд, видимо, не согласился, так как в статье о пермских веснянках Австралии (1935) он всюду обозначает, как и ранее, медиану веснянок, как MA. Основанием для такого обозначения является то, что медиана веснянок выпуклая, между тем как MP должна бы быть вогнутой.

На это следует возразить, что переносить целиком на прямокрылых то представление о вогнутых и выпуклых жилках и их значении, какое у нас составилось для крыльев *Palaeoptera*, совершенно не приходится. Крылья прямокрылых, по крайней мере передние, у многих сохраняют черты первоначальных надкрылий (*architegmina*); дифференцировки вогнутостей и выпуклостей у них еще не произошло; обычно она у них только начинается и идет не совсем по тому же пути, как у *Palaeoptera*, часто вовсе ему не соответствуя. Как я на это указывал еще ранее (1928 г.), сильную выдающуюся MP мы находим у пермского рода *Camptoneurites* M a g t., из *Palaeoptera*. Здесь сомнений нет, что MP, будь не может, тем более, что спереди от нее проходит и слабая MA, передняя ветвь которой объе-

диняется с RS, а задняя вскоре исчезает. Сходство MP этого рода с медианой веснянок дополняется еще и тем, что она таким же образом делится на две ветви, как у веснянок. МА *Camptoneurites*, как сказано, ослаблена, редуцирована и передней ветвью соединена с RS и даже сделалась как бы ветвью последнего. Весьма сходную картину мы находим у *Pteronarcyidae*, где остатки МА еще сохраняются и в передних крыльях. В задних крыльях МА нормальным порядком отходит от М, но RS теряет свое начало. Выпуклую MP и вогнутую МА мы находим затем у *Eutygrammidae* и других *Caloneuroidea*. С вогнутым CuA мы встречаемся у *Saltatoria* и т. д.

В виду этого я не могу рассматривать медиану веснянок как МА и настаиваю на своей прежней трактовке RS и М. Если даже согласиться с тем, что медиана веснянок не есть MP, то она во всяком случае и не МА, а просто М, которая в дистальной части делится на две ветви.

Кубитус в крыльях веснянок состоит из двух главных ветвей, передней выпуклой и задней вогнутой. Гилльярд рассматривает переднюю ветвь как CuA₁, заднюю как CuP, однако при такой трактовке кубитус веснянок оказывается иначе устроенным, чем у *Protoperlaria*, у которых CuA состоит из двух длинных ветвей. Я высказал (1930 г.) предположение, что истинный CuP у веснянок, повидимому, исчез, а CuA₂ заместил его и принял вогнутое положение. Следует признать, однако, что следов отдельного CuP пока не обнаружено ни у мезозойских веснянок, ни у *Stenoperlidium*, и не исключена возможность поэтому, что задняя ветвь кубитуса есть CuP, а CuA₂ нет.

В таком случае мы должны допустить миграцию у предков веснянок начала ствола CuA₂, наружу и назад. И в том и в другом случае получается очень значительное отличие от *Protoperlaria* также и в строении медианы. *Plecoptera*, как и *Protoperlaria*, имеют лишь две анальные жилки, простую A₁ и несущую сзади 1-3 ветви A₂. В задних крыльях анальная область не сжата до степени почти полного исчезновения, как у *Blattopteroidea*, а широка, и ветви A₂ еще делятся. Наоборот, югальная область не столь широка. В хорошем развитии анальной области в задних крыльях *Plecoptera*, как и *Protoperlaria* пошли, очевидно, по тому же пути, что и *Orthoptera* и *Paraplecoptera*, только неала у них не развилась так сильно, как у большинства *Saltatoria*. По характеру югальной жилки в задних крыльях веснянки более напоминают сверчковых, которые сохранили не мало и других черт примитивности.

Характерные черты строения косто-кубительной области передних крыльев сохраняются у веснянок и в задних крыльях, за исключением того, что здесь МА отходит от основной части М, а начало RS исчезло. Эта устойчивость жилкования веснянок весьма замечательна и она еще более подчеркивается тем, что как нижнелиасовые *Taeniopterygidae* Азии, так и *Stenoperlidium* из перми Австралии обладают тем же строением жилкования, как и современные формы.

Совершенно ясно, что характерное жилкование веснянок сложилось очень рано, уже в перми, и пермские нимфы их также были очень похожи на современных. Уже одного этого обстоятельства достаточно, чтобы отрицать возможность происхождения отряда *Plecoptera* от известных нам *Protoperlaria*, которые жили также в пермские времена.

Сначала Г и л л ь я р д, а за ним и К а р п е н т е р настаивали даже на том, что веснянки произошли от семейства *Lemmatophoridae*, я же считал *Protoperlaria* (в 1930 г. я еще соединял их с *Palaeomantidae* в один отряд *Miomoptera*) боковой ветвью ствола веснянок. Теперь независимость ствола веснянок от *Protoperlaria* доказана открытием рода *Stenoperlidium* в перми Австралии (1936). Г и л л ь я р д включает его даже в рецентное семейство *Eustheniidae*, хотя, надо сказать, он заметно отличается от современных родов более ранним началом RS. Г и л л ь я р д полагает, что и для некоторых других австралийских и новозеландских родов будут найдены в отложениях Австралии их пермские предшественники.

Итак, веснянки существовали в пермское время одновременно с так называемыми *Protoperlaria*.¹ Последние родственны им, но самостоятельны, и сближения стволов тех и других мы можем ожидать лишь в карбоне. Помимо *Protoperlaria* веснянки напоминают еще многих *Paraplecoptera*, а затем эмбий. Из *Paraplecoptera* на веснянок очень походят каменноугольные *Spanioderidae*, затем пермские *Nemuropsidae* и *Idelodea*, а по жилкованию крыльев также упомянутое выше пермское семейство *Camptoneuritidae* из Тихих Гор, родственное семейству *Palaeocixiidae* из карбона Западной Европы.

Некоторые общие черты в строении тела всех таких групп и водный образ жизни их нимф, которые, вероятно, также были во многом сходны, неизбежно заставляет предполагать, что все они выдифференцировались из какой-то одной большой группы, жившей в каменноугольное время. Такой общей группой могли быть лишь древнейшие *Paraplecoptera* или предки их, жившие в нижнекаменноугольное время.

По этим соображениям стволы *Plecoptera* и *Protoperlaria* на таблице изображены уходящими в нижний карбон.

Переживание веснянок я склонен объяснять тем, что нимфы их с древнейших времен перешли к жизни в прохладных, преимущественно горных, текучих водоемах.

Как известно, группы, нимфы или личинки которых обитают в таких водах (холодолюбивые реобионты), отличаются, с одной стороны, большим консерватизмом в своей организации, с другой, — способностью сравнительно легко переносить различные климатические изменения: потепление климата вызовет их отступление на большие высоты, где они найдут такие же прохладные ручьи и ключи; похолодание позволит им спуститься ниже, достигнуть более низменных мест, а затем и сильно расширить свой ареал. Типичным представителем таких групп и является отряд *Plecoptera*, у которого лишь очень немногие виды сделались эвритермными и перешли и в стоячие воды (ср. Мартынов, 1929).

В потере способности к питанию и редукции ротовых частей веснянки подобны поденкам и ручейникам. Я усматриваю в понижении и утере питания *imagines* полезное приспособление, выработавшееся в эволюции таких групп. Яйца веснянок и подобных реобионтных групп откладываются в определенных местах ручья или речки, где живут личинки тех или иных видов и родов. В виду их большой стенотермности, а тем самым и стенотопности, личинки могут жить только в строго определенных условиях. Для сохранения вида, естественно, очень важно, чтобы *imagines* откладывали яйца там, где живут их личинки, а это и достигается 1) укорочением времени между вылуплением *imago* и откладкой яиц и 2) отсутствием «стремления» к отлету от данного района речки или ручья, что связано, как правило, с поисками пищи. Понижение, а затем и потерю способности к питанию *imagines* мы находим как у веснянок, так и у других настоящих водных групп — поденок, ручейников, отчасти *Megaloptera*.

Эмбии — *Embiodea*

История эмбий до сих пор нам еще очень плохо известна. Из третичных отложений нам известны один вид из балтийского янтаря, один вид из Флорисана (*Oligotoma*) и шесть видов из копала Африки и Индии.

Из мезозоя эмбии неизвестны, и до сего времени не были известны и из палеозоя, и лишь в 1937 г. Тилльярд ознакомил нас с одной формой *Protombia permiana* Till., которую он не без основания причисляет к отряду *Embiaria* в качестве особого семейства и подотряда *Protombiaria*. Крыло *Protombia* очень походило на крылья современных эмбий из числа более примитивных родов их (см. напр. р. *Clothoda* рис. 68), но М не

¹ Название *Protoperlaria* надо признать очень неудачным.

сливалась в основной части с CuA, а шла самостоятельно до самого основания крыла; на конце она давала небольшой развилок. Кубитус напоминает ту же жилку у эмбий, но давал выпуклость вперед; CuP существовал, и за ним шли вытянутые A₁ и A₂.

Род *Protembia* родствен эмбиям и может быть сближаем и даже относим к тому же отряду, но мы не думаем, чтобы его можно было считать предком эмбий (Г и л л ь я р д). У эмбий RS отходит R в основной его части и тотчас же или соединяется короткой жилкой с M, или даже сливается с ней на коротком протяжении; M, в свою очередь, перед этим сливается с CuA (рис. 68). У *Protembia* RS отходит от R за серединой его и ни в какой связи с M не находится, а M идет самостоятельно в основание крыла. У нас нет никаких оснований допускать, что начало RS в филогенезе эмбий мигрировало к основанию крыла и у всех приобрело заново указанную связь с началом медианы. Наоборот, установление этой связи и не позволило началу RS мигрировать в дистальном направлении, а с такой миграцией мы встречаемся в других условиях очень часто. Эта миграция произошла у *Protembidae*, но здесь как раз нет никакой связи с M. Кубитус у эмбий также имеет несколько иную конфигурацию.

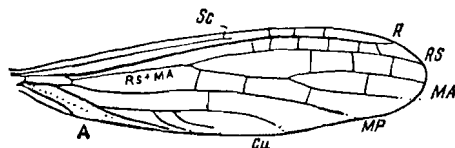


Рис. 68. Крыло *Clothoda nobilis*. По Эндерлейну из Цейнера.

Раннее отхождение RS от R, связь, чаще даже слияние основной части RS с началом M, слияние основной части M с CuA, все эти черты представляют собой наиболее характерные признаки крыльев *Embiodea* и их именно и нет у *Protembia* (рис. 69). Все это столь существенные отличия, что выводить жилкование эмбий непосредственно из жилкования *Protembia* мне представляется невозможным, а потому приходится рассматривать этот род как боковую группу ствола эмбий.

От *Protembia* сохранились части тела, и что особенно важно, церки, которые оказались нитевидными и членистыми, хотя и не длинными. При-

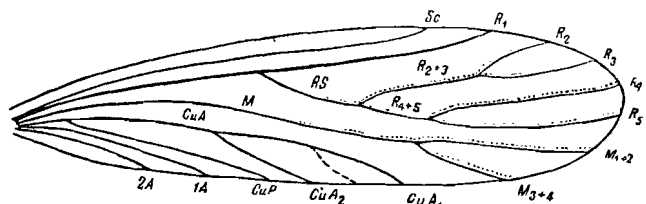


Рис. 69. *Protembia permiana*. Переднее крыло. По Тилльярду (1937).

сутствия членистых церков у древних эмбий и следовало ожидать; у современных они сократились до двух члеников и у большинства стали асимметричными. Хорошо развитые глаза *Protembia* свидетельствуют о том, что

члены этого рода вели более открытый образ жизни, чем современные эмбии. Еще недавно авторы строили разные предположения о происхождении эмбий. Мартынов в связывал их (1927) с пермскими семействами *Probnisidae* и *Palaeomantidae*, которых он тогда объединял в один отряд. Цейнер недавно высказал (1935) предположение, согласно которому эмбии выделялись из семейства *Lemmatophoridae*.

В настоящее время, когда эмбии нам стали известны из нижней перми Канзаса (семейство *Protembidae*), эти гипотезы в значительной мере потеряли свое значение. Эмбии могут быть так или иначе родственны *Protoperlaria*, но они не могли, конечно, отделиться от существовавших одновременно с ними *Protembidae*, *Probnisidae*, или *Lemmatophoridae*.

По жилкованию своих крыльев эмбии, несомненно, ближе всего стоят к семейству *Probnisidae* из *Protoperlaria*, хотя и отличаются от них тем,

что медиана у них одна, хотя бы и с развилком. То же, как известно, мы имеем у веснянок, но как мы указывали выше, у предков их М наверное состояла из двух главных ветвей, а МА позже объединилась с RS, как у *Camptoneuritidae* и, как самостоятельная ветвь, исчезла. Представляется очень вероятным, что и у предка эмбий, у *Protombiidae*, медиана состояла когда-то из двух ветвей, но затем МА объединилась с RS. Однако этот процесс, если он и имел место, произошел у очень отдаленных предков, так как у пермской *Protombia* медиана была, во всяком случае, одна, как у веснянок.

Простая медиана (хотя бы и с развилком) и присутствие церков у *Protombia* еще более сближают теперь отряд *Embiodea* с веснянками и заставляют предполагать каких-то общих, хотя и весьма отдаленных предков тех и других, живших в карбоне.

На сходство и известное родство эмбий с веснянками указывалось давно разными авторами. К р е м п т о н объединял их вместе с веснянками в один надотряд *Panplecoptera* (1924). Я также ставил их по соседству с *Plecoptera*, а затем объединил в надотряд *Plecopteroidea*. Л я м е е р объединяет *Plecoptera* и *Embiodea* в одну группу характера надотряда *Haploneura*. Эти сопоставления и сближения приобретают теперь все больший вес.

ОТРЯД МИОМОНТЕРА

Этот отряд был описан мною в 1927 г. и за типичное семейство его я принял семейство *Palaeomantidae* H a n d l. из Тихих Гор и реки Союны, к которому очень близко стоит и, повидимому, идентично с ним семейство *Delopteridae* из Канзаса. Кроме того, к тому же отряду я причислил (1927, 1928, 1930) и семейства, входящие в состав отряда *Protoperlaria*. Отнесение к этому отряду также семейства *Lemmatophoridae* вызвало возражение как со стороны Тилльярда, так и Карпентера. Т и л л ь я р д, а за ним К а р п е н т е р и К а р н и (1930) сблизили семейство *Delopteridae* с псоцидами и даже включили его в отряд *Copeognatha* под именем подотряда *Embiopsocida* T i l l. Название заставляет предполагать, что эта группа имеет родственные отношения как с псоцидами, так и с эмбиями.

Исходя из очень большой близости *Delopteridae*, как канзасских, так и северо-русских, к семейству *Palaeomantidae*, я объединил эти два семейства (1930) в одно, именно *Palaeomantidae* как более старое (Г а н д л и р ш, 1904). К а р п е н т е р высказался против такого объединения и, как сказано, сблизил семейство *Delopteridae* с псоцидами, а *Palaeomantidae* оставил без рассмотрения. Т и л л ь я р д также считает семейство *Delopteridae* самостоятельным и попрежнему включает его в отряд *Copeognatha* (1937).

В 1935 г. при описании *Protoperlaria* из нижнего лиаса Шураба я уже выделил семейства этой группы из отряда *Miomoptera* и оставил в последнем только семейство *Palaeomantidae* (*Delopteridae*). Первоначально я предполагал, что найдутся новые семейства, которые так или иначе свяжут эти две группы, но поскольку таковых не оказалось, и некоторые новые семейства, напр. семейство *Atactophlebiidae*, еще более увеличили hiatus между ними, я счел необходимым исключить семейства *Protoperlaria* из *Miomoptera* и редуцировать последний до одного семейства *Palaeomantidae*.

К а р п е н т е р, как сказано выше, считает семейство *Delopteridae* самостоятельным, в доказательство чего приводит следующее:

а) В передних крыльях *Palaeomantis* есть жилки между SC, C и R, а у *Delopteridae* их нет. Надо сказать, что эти жилки, изображенные мною на табл. XIII, фиг. 1, очень слабы, исчезающие, а чаще их вовсе нет. б) CuA у *Palaeomantis* имеет три хорошо развитых ветви, а у *Delopteridae* — две. На это следует сказать, что третья, средняя ветвь, CuA не всегда имеется,

нередко ее вовсе нет, и такие случаи мною изображены на той же табл. XIII (1928), а с другой стороны CuA дает три ветви у *Miomatoneura frigida* Mart., а этот род Карпентер причисляет к *Delopteridae*. в 1A и 2A отходят (arise) как дистальные ветви одной общей ветви у *Palaeomantis*,

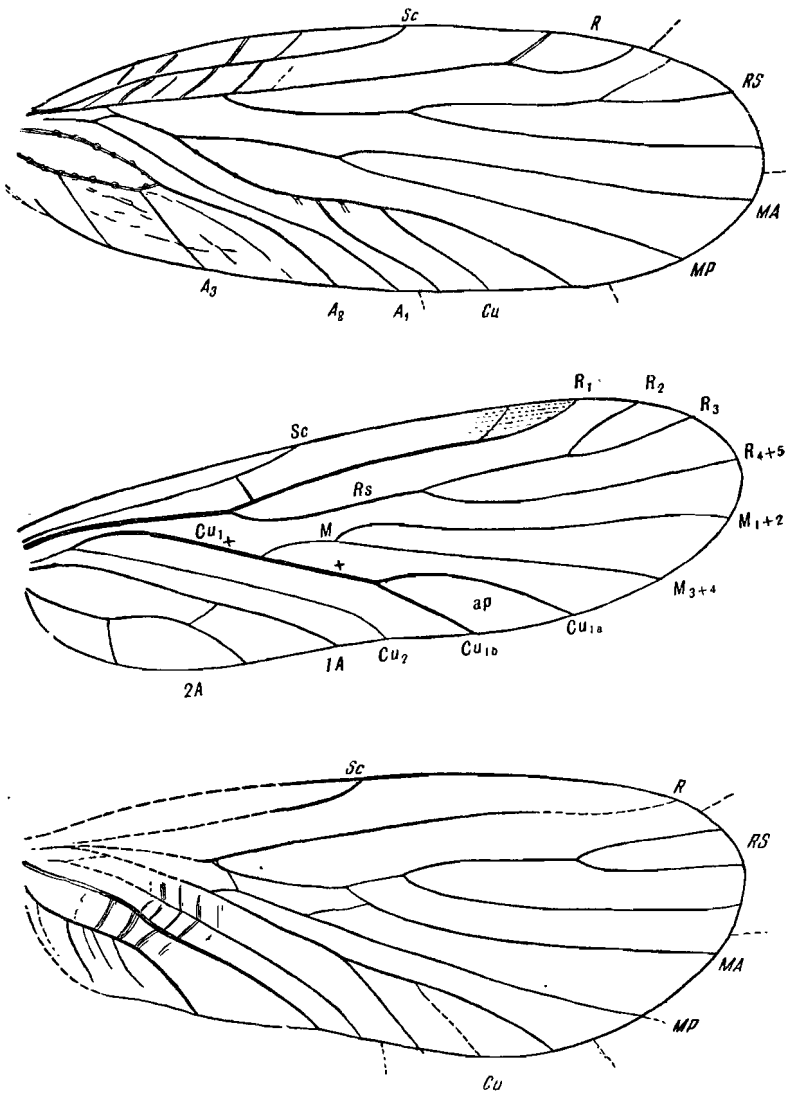


Рис. 70. Передние крылья *Palaeomantidae*: а) *Palaeomantis schmidti* Handl.; б) *Delopterum latum* Sell.; в) *Miomatoneura frigida* Mart.; рис. а и в по Мартынову, б — по Тилльярду.

чего нет у *Delopterum*. Это недоразумение: 1A и 2A совершенно самостоятельны у *Palaeomantis* (рис. 70, а) и начинаются отдельно, как у *Delopteridae*. A₂ дает у *Palaeomantis* две ветви, но то же мы найдем у *Delopterum (Delopsocus) latum* Sell. и у *Delopterum (Pseudomantis) furcatula* Mart.

Таким образом, отличия рода *Palaeomantis* от других родов, относимых Карпентером к *Delopteridae*, гораздо менее значительны, чем он думает, и я совершенно не могу найти признаков, которые оправдывали бы отделение *Delopteridae* в особое семейство. По моему, это все же одно семейство.

Против сведения родов *Delopsocus* Till. и *Pseudomantis* Mart. к синонимам рода *Delopterus* Sell. (1907)¹ я не возражаю.

Что касается отношений и систематического положения *Miomoptera*, то я не могу усмотреть в крыльях *Miomoptera* никаких определенных указаний в пользу того, что это *Coreognatha*. По моему, сходство их внешнего характера. М у пермских псоцид или самостоятельна до основания, или сливается в основной части с R, как у *Homoptera*, а у *Palaeomantidae* М всегда слита в основной части с CuA; деление М так же различно в обеих группах. RS тоже делится у *Palaeomantidae* совсем не так, как у псоцид, где он дает один дистальный развилок. Иной характер носит R и SC.

Пока не найдутся новые формы *Palaeomantidae*, высказаться определенно о положении этой группы трудно. Мне думается, что *Miomoptera* представляли собой aberrantную, очень рано специализовавшуюся ветвь, связанную корнями все-таки скорее с *Protoperlaria*, чем с *Coreognatha*.

¹ Раз это так, то описанный мною в 1928 г. вид *Pseudomantis minuta* Mart. должен теперь получить другое название, в виду того, что Селлярдом уже описан (1909) вид *Delopterus minutum* Sell. Я предлагаю для своего вида наименование *kamense* по м. по в.; вид должен называться, следовательно, *Delopterus kamense* Mart.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Бей-Биенко Г. Я. 1936. Насекомые-кожистокрылые. Фауна СССР. 1936, стр. 1—239.
- Bolton Herbert. 1921, 1922. A monograph of the fossil Insects of the British Coal Measures. Palaeontographical Society, vol. LXXIV. Part I, pp. 1—80, —Part II. pp. 18 156 pl. V—X.
- Bolton Herbert. 1925. Insects from the Coal Measures of Commentry, No. 2. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Fossil Insects. No. 2, pp. 56, pl. 3.
- Brongniaart C. I. E. 1898. Recherches pour servir à l'histoire des Insectes Fossiles de Temps Primaires, précédées d'une étude sur la nervation des ailes des Insectes. St. Etienne.
- Burr M. 1914. Notes on the Forficularia. XXII. Notes on the Wingvenation in the Dermaptera. Ann. and Magazine of Natural History. July, 1914. Ser. 8, v. XIV, pp. 78—84, pl. III—V.
- Carpenter Fr. 1930. A review of our present knowledge of the Geological History of the Insects. Psyche, v. 37, No. 1, pp. 15—34.
- Carpenter Fr. 1930a. The Lower Permian Insects of Kansas. Part. 3. The Protohymenoptera. Psyche, v. XXXVII, No. 4, pp. 343—374.
- Carpenter Fr. 1931. The Lower Permian Insects of Kansas. Part. 4. The order Hemiptera and Additions to the Palaeodictyoptera and Protohymenoptera. Amer. Journ. Sci., v. XXII, pp. 113—130.
- Carpenter Fr. 1931a. The Lower Permian Insects of Kansas. Part. 2. The Orders Palaeodictyoptera, Protodonata a. Odonata. Amer. Journ. Sci. February 1931, v. XXI, No. 122, pp. 97—139.
- Carpenter Fr. 1933. The Lower Permian Insects of Kansas. Part. 6. Delopteridae, Protelythroptera, Plectoptera, etc. Proc. Amer. Acad. Arts a. Sci., v. 68, No. 11, pp. 411—503.
- Carpenter Fr. M. 1935. The Lower Permian Insects of Kansas. Part. 7. The Order Protoperlaria. Proc. Amer. Acad. Arts. a. Sci., v. 70, No. 4, pp. 103—146.
- Carpenter Fr. M. 1937. Collecting Fossil Insects, Harvard Alumni Bull. No. 19.
- Carpenter F. M. and Miller A. K. 1937. Permian Insect from Coahuila, Mexico. Amer. Journ. Sci., v. XXXIV, p. 126.
- Carpentier, F. 1933. Sur quelques particularités du thorax et des pattes de *Cylindrorhynchus*. Trav. V-e Congr. d'Entom. Paris.
- Chopard L. 1923. Faune de France, 3. Orthoptères et Dermaptères. Paris.
- Cockerell J. D. A. 1915. British Fossil Insects. Proc. U. S. Nat. Mus., v. XIIIX, pp. 469—499, pl. IX—XIV.
- Comstock J. H. 1918. The Wings of Insects. Ithaca, pp. 1—430.
- Crampton G. 1916. The phylog. origin and the nature of the wings of insects according to the paranotal theory. Journ. New York Entom. Soc., v. 24.
- Crampton G. 1919. On the Interrelations of the order of Insects. Trans. Entom. Soc. London, 1—2, 93.
- Crampton G. 1919 a. Notes on the phylogeny of the Orthoptera. Ent. News, XXX.
- Crampton G. 1922. Notes on the Relationship, indicated by the Venation of the Wings of Insects. Can. Ent. 54, pp. 206—216, 222—236.
- Crampton G. 1924. The Phylogeny and Classification of Insects. Journ. Ent. Zool., Pomona Coll., v. 16, California.
- Crampton G. C. 1926. The affinities of *Grylloblatta*, indicated by a study of the head and its appendages. Psyche, 33.
- Crampton G. 1927. The abdominal structures of the Orthopteroid fam. *Grylloblattidae* and the relationship of the group. Pan-Pacific Ent., III.
- Crampton G. C. 1929. The Terminal abdominal structures of female insects compared throughout the orders from the standpoint of phylogeny. Journ. New-York Entom. Soc., 37, pp. 453—496.
- Dollo L. 1909. La paléontologie éthologique. Bull. Soc. Belg. de Géol., Mém., v. 23.
- Dunbar C. O. 1924. Kansas Permian Insects. The geologic Occurrence and the Environment of the Insects. Amer. Journ. Sci., v. VII, 5, pp. 171—209.
- Forbes Wm. T. M. 1933. The axillary venation of the Insects. V-e Congrès International d'Entomologie. II. Travaux, Paris, pp. 277—284, pl. XII—XV.

- Guthör Paul. 1934. Die Arthropoden aus dem Carbon und Perm des Saar-Nahe-Pfalz-Gebietes. T. 30, S. 1—219, Berlin.
- Handlirsch Anton. 1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig.
- Handlirsch Anton. 1909. Zur Paleontologie und Phylogenie der Insekten. Ztschr. f. Indukt. Abstammungsl. I, Heft 3.
- Handlirsch Anton. 1910. Die Bedeutung der Fossilen Insekten für die Geologie. Mitth. Geol. Gesell. Vol. III, Wien, pp. 503—522.
- Handlirsch Anton. 1911. New Palaeozoic Insects from the Vicinity of Mazon Creek, Illinois. Amer. Journ. Sci. 4, XXXI, pp. 297—377.
- Handlirsch Anton. 1911a. Ueber fossile Insekten. Congr. d'Entom. Brüssel, pp. 177—184, pl. 6—10.
- Handlirsch Anton. 1913. Ueber einige Beziehungen zwischen Paleontologie, geogr. Verbreitung u. Phylogenie der Insekten. Trans. 2-nd Entom. Congr. Oxford, pp. 148—270.
- Handlirsch Anton. 1913. Beiträge zur exakten Biologie. Sitzber. Akad. Wiss., CXXII, Wien, H. I, p. 121.
- Handlirsch A. 1919. Revision der Palaeozoischen Insekten. Denkschr. Akad. Wiss., Math.-natur. Cl., v. XLVI, Wien, pp. 511—592.
- Handlirsch A. 1922. Fossilium Catalogus. A. Animalia, Pars 16. Insecta palaeozoica. Berlin.
- Handlirsch A. 1925. Глава «Palaeontologie» в «Handbuch der Entomologie», herausgegeben von Dr. Shr. Schröder. B. III, Jena.
- Handlirsch. 1930. Insecta in Handbuch d. Zoologie, gegründ. von W. Kükenthal, herausgegeben von Ph. Krumbach, IV Band, S. 593—892.
- Holmgren A. N. 1909—1912. Termitenstudien. 1—4 Svenska Vet. Akad. Handl., 1909, 44, No. 3; 1911, 46, No. 6; 1912, 48.
- Holmgren N. 1913. Monogr. d. Termiten der oriental. Region.
- Imms A. D. 1919. On the Structure and Biology of Archotermopsis etc. Philosophical Transact. (B) V. 209.
- Imms A. D. 1927. The Biology and affinities of Grylloblatta. Proc. Ent. Soc. I. London.
- Imms A. D. 1931. Recent Advances in Entomology. London.
- Imms A. D. 1934. A General Textbook of Entomology. London.
- Karny H. 1924. Beiträge z. Malayischen Orthopterenfauna, pp., 1—105; 206—234.
- Karny H. 1921. Zur Systematik der orthopteroiden Insekten. Treubia; v. 1, S. 164—205.
- Karny H. 1932. Ueber zwei angebliche Gryllacris-Arten aus dem Miocän von Radoboj. Jahrb. Geol. Bundesanstalt. B. 82, Heft 1 u. 2, S. 65—69.
- Lamèere A. 1917. Paleodiodictyopteres et Subulicomes. Bull. Soc. Entom. France.
- Lamèere A. 1917a. Révision Sommaire des Insectes Fossiles du Stephanien de Commeny. Bull. Mus Hist. Nat. No. 3, Paris, pp. 141—201.
- Lamèere A. 1917b. Note sur les Insectes houillers de Commeny. Bull. Soc. Zool., XLII, France.
- Lamèere A. 1917c. Etudes sur l'Evolution des Ephemères. Bull. Soc. Zool., 1917, XLII, France.
- Lamèere A. 1923. On the wingvenation of insects. Psyche, B. XXX, No. 3—4, pp. 123—132.
- Lamèere A. 1927. L'année zoologique. Recueil Inst. Zool. Tarley-Rousseau, v. I, pp. 205—231.
- Lestage J. A. Etudes sur la Biologie des Plécoptères. Ann. Biol. lacustre, 1919, 1921, 1926; Rec. Inst. Zool. Torley-Rousseau, 1927, I.
- Мартынов А. В. 1923. О некоторых чертах групп вымирающих и пр. Труды 3 Съезда зоологов, анатомов и гистологов, Петроград, стр. 89.
- Мартынов А. В. 1934. К пониманию жилкования и трахеации крыльев стрекоз и поденок. Русс. энтом. обзор., т. XVIII, стр. 145—174. (English translation in Psyche, 1930, XXXVI, pp. 205—280).
- Мартынов А. 1925. Ueber zwei Crundtypen der Flügel bei den Insekten u. ihre Evolution. Ztschr. Oekol. Morph. der Tiere, B. 4, H. 3.
- Мартынов А. 1925a. Jurassic fossil Insects from Turkestan. Part 1, 2, 3. Изв. Акад. Наук, 1925.
- Мартынов А. 1927. Jurassic fossil Insects from Turkestan. Part. 7. Some Odonata, Neuroptera, Thysanoptera. Известия Акад. Наук.
- Мартынов А. 1927a. Ueber eine neue Ordnung fossiler Insekten, Miomoptera. Zool. Anz., 72, pp. 99—109. H. 3/4.
- Мартынов А. 1928. A new fossil Form of Phasmatodea from Galkino (Turkestan). Ann. Mag. Nat. Hist., v. 10, p. 1.
- Мартынов А. В. 1928a. Определитель насекомых, под ред. И. Н. Филиппова. (Общая классификация.) 1928.
- Мартынов А. В. 1929. Permian Entomofauna of North Russia and its relation to that of Kansas. IV Intern. Congress of Entom., v. II, Ithaca, pp. 595—598.

- Мартынов А. В. 1930. О двух новых прямокрылых насекомых из пермских отложений Кунгурск. у. Пермской губ. Ежегодник Палеонт. общества, 1930, стр. 35—47.
- Martynov A. 1930a. New Permian Insects from Tikhie Gory, Kazan Prov. I. Palaeoptera. Тр. Геол. музея Акад. Наук., т. VI, стр. 69—86.
- Мартынов А. В. 1930 в. О палеозойских насекомых Кузнецкого бассейна. Изв. ГГРУ, т. XLIX, № 10.
- Martynov A. 1930c. Permian fossil Insects from Tikhie Gory. Order Miomoptera. Изв. Акад. Наук, стр. 951—975.
- Мартынов А. В. 1930d. О новых ископаемых насекомых Тихих Гор. Отдел Neoptera (без Miomoptera). Тр. Геол. музея Акад. Наук, т. VIII.
- Martynov A. 1931. On some remarkable Odonata from the Permian of Archangelsk district. Bull. Acad. Sci. URSS, No. 1, p. 141—147.
- Martynov A. 1931a. Sur le subordre nouveau Permianoptera, nom. nov. (Odonata) et sa position systématique. Comptes Rend. Acad. Sci. URSS, pp. 246—247.
- Martynov A. 1932. New Permian Palaeoptera with the discussion of some problems of their Evolution. Тр. Палеозоол. инст., т. I, стр. 1—44.
- Martynov A. 1932a. On the wingvenation in the fam. Meganeuridae. Доклады Акад. Наук, стр. 42—44.
- Мартынов А. В. 1937. Пермские ископаемые насекомые Каргалы и их отношения. Тр. Палеонт. инст. Акад. Наук, т. VII, вып. 2, стр. 91.
- Мартынов А. В. 1937a. Лiasовые насекомые Шураба и Кизил-кии. Тр. Палеонт. инст. Акад. Наук, т. VII, вып. 1, ч. I, 1—180 стр., ч. II, 181—232.
- Мартынов А. В. 1937в. О крыльях термитов в связи с вопросом филогении этой и соседних групп насекомых. Тр. Инст. эволюц. морфологии Акад. Наук, Сборник в честь ак. Н. В. Насонова, стр. 83—150.
- Meunier F. 1912. Nouvelles recherches sur quelques insectes du terrain houiller de Commeny (Allier). Annales de Paléontologie, v. VII.
- Munz Phillip A. 1919. A venational study of the suborder Zygoptera. Mem. of the Amer. Entom. Soc., No. 3, Philadelphia.
- Needham J. G. 1903. A geneologic Study of Dragonfly wing venation. Proc. U. S. Nat. Mus., XXVI, pp. 703—764, pl. 24.
- Pongracz A. 1928. Die fossilen Insekten von Ungarn. Ann. Musei Nationalis Hungarici. Bd. 25.
- Pongracz A. 1935. Die oozäne Insektenfauna des Geiseltales. Nova Acta Leopoldina. B. 2, H. 3/4, No. 6., S. 485—572. Taf. I—VII. Halle.
- Pruvost P. 1912. Les Insectes Houillers du Nord de la France. Ann. Soc. Géol. Nord, v. XLI, pp. 323—380, pl. IX—XII.
- Pruvost P. 1920. La Faune Continentale du Terrain Houiller du Nord de la France. Introduction à l'étude du Terrain Houiller du Nord et du Pas-de-Calais. Mém. l'Explic. Carte det. France. Ministère des Travaux Publ. (1919). Pp. 1—584, pl. I—XXIX, Paris.
- Pruvost P. 1930. Insectes. La faune continentale du terrain houiller de la Belgique. Mém. Musée Royal d'Hist. Nat. de Belgique, Mem. No. 44.
- Rosen Kurt. 1913. Die fossilen Termiten, ets. Trans. 2-nd Intern. Congr. of Entomology, v. II, Oxford, pp. 318—335.
- Schoenemund E. 1924. Plectoptera in P. Schulze, Biologie der Tiere Deutschlands, 32.
- Sellards E. H. 1904. A study of the Structure of Palaeozoic Cockroaches, with descriptions of New Forms from the Coal Measures. Amer. Journ. Sci., (4), vol. XVIII, pp. 113—134, pl. 1.
- Sellards E. H. 1904a. A Study of the Structure of Palaeozoic Cockroaches, with descriptions of New Forms from the Coal Measures. Amer. Journ. Sci., (4), v. XVIII, pp. 213—227.
- Sellards E. H. 1906—1909. Types of Permian Insects. Amer. Journ. Sci., v. 22, pp. 249—258; v. 23, pp. 345—355; v. 27, pp. 151—173.
- Snodgrass R. E. 1927. Morphology and Mechanism of the Insect Thorax. Smithsonian. Misc. Coll., LXXX, No. 1, pp. 1—108.
- Snodgrass R. E. 1931. Morphology and Evolution of the Insect Abdomen. Smiths. Miscell. Coll., vol. 85, No. 6.
- Snodgrass R. E. 1934. How insects fly. Smiths. Reports for 1921.
- Snodgrass R. E. 1935. Principles of Insect Morphology. N.-York and London.
- Тарбинский С. Н. 1932. К познанию прямокрылых насекомых СССР. Известия Ленингр. инст. борьбы с вредителями сельск. хоз. Май, 1932, вып. 2.
- Tillyard R. J. 1927. The Biology of Dragonflies. Cambridge University Press, XII, pp. 396.
- Tillyard R. J. 1921. Mesozoic Insects of Queensland. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 1917—1921, v. 42—46; 1922, v. 47(4).
- Tillyard R. J. 1921a. The wingvenation of the Leptoperlidae (Order Perlaria), with Description of a new Species of the Genus Dinotoperla from Australia. Trans. Royal Society of South Australia, v. XLV, pp. 270—274.
- Tillyard R. J. 1924. Kansas Permian Insects. Part 3. The new order Protohy-menoptera. Amer. Journ. Sci., v. VIII, pp. 110—122.

- Tillyard R. J. 1925. Kansas Permian Insects. Part V. The orders Protodonata and Odonata. Amer. Journ. Sci., v. X, pp. 41—73.
- Tillyard R. J. 1925. The British Liassic Dragonflies (Odonata). British Museum Nat. History. Fossil Insects, No. 1, London, pp. 1—38.
- Tillyard R. J. 1926. Kansas Permian Insects, Part 6. Additions to the orders Protohymenoptera and Odonata. Amer. Journ. Sci., v. XI, pp. 58—73.
- Tillyard R. J. 1926a. Insects of Australia and New Zealand. Sydney, N. S. W. Angus and Robertson Ltd. Chap. VIII, Plecoptera, pp. 57—64; Odonata, pp. 65—86.
- Tillyard R. J. 1927. The Ancestry of the Order Hymenoptera. Trans. Entom. Soc. December 31, London, pp. 307—318, pl. XXVI, fig. 1—7.
- Tillyard R. J. 1928. The Evolution of the Order Odonata, IV Intern. Congr. Ent. August. Ithaca, v. II, 1929.
- Tillyard R. J. 1928a. The Evolution of the Order Odonata. Part. I. Records of the Indian Museum. July, 1928, v. 30, 2, Calcutta, pp. 151—172.
- Tillyard R. J. 1928b. Kansas Permian Insects. Part 12. The family Delopteridae, with a discussion of its ordinal position. Amer. Journ. Sci., XVI, pp. 469—484.
- Tillyard R. J. 1928c. A Permian Fossil Damselfly wing from the Falkland Islands, Trans. Ent. Soc., I, London, pp. 53—63.
- Tillyard R. J. 1928d. Kansas Permian Insects. Part 10. The new order Protoperlaria, gen. Lemmatophora Sell. Amer. Journ. Sci., XVI, No. 93, pp. 185—220.
- Tillyard R. J. 1928e. Kansas Permian Insects. Part II. Order Protoperlaria, fam. Lemmatophoridae (continued). Amer. Journ. Sci., vol. XVI, pp. 313—348.
- Tillyard R. J. 1930. Evolution of the Class Insecta. Roy. Soc. Tasmania, Papers and Proceed., 1930.
- Tillyard R. J. The wingvenation of the order Isoptera. I. Introduction and the Family Mastotermitidae. Proc. Linn. Soc., v. LVI, part 4, N. S. Wales, pp. 371—390.
- Tillyard R. J. 1931a. Kansas Permian Insects. Part 13. The new order Protelythroptera, with a discussion of its relationships. Amer. Journ. Sci., XXI, pp. 231—266.
- Tillyard R. J. 1932. Kansas Permian Insects, part 15. The order Plecoptera. Amer. Journ. Sci., February and March, XXIII, pp. 97—272.
- Tillyard R. J. 1932a. Kansas Permian Insects. Part 14. The order Neuroptera. Amer. Journ. Sci., XXIII, pp. 1—30.
- Tillyard R. J. 1937. Kansas Permian Insects. Part 17. The Order Megasecoptera and Additions to the Palaeodictyoptera, Odonata, Protoperlaria and Neuroptera. Amer. Journ. Sci., XXXIII.
- Tillyard R. J. 1937. Kansas Permian Insects. Part 18. The order Embiaria. Amer. Journ. Sci., XXXIII, pp. 241—251.
- Vignon P. 1927. Sur les origines ancestrales des Libellules. C. R., p. 301.
- Vignon P. 1927a. Sur la nervation primitive de l'aile des Insectes et sur les changements que les Orthoptères ont apportées au plan originel. C. R., p. 234.
- Vignon P. 1929. Introduction à de Nouvelles Recherches de Morphologie comparée sur l'Aile des Insectes. Archive du Museum, 6 série, v. IV, pl. I—IV, pp. 89—123.
- Wheeler W. M. 1904. The Phylogeny of Termites. Biol. Bull., 5.
- Wu C. G. 1923. Morphology, Anatomy and Ethology of Nemura. Bull. Lloyd Libr., Ent., Ser. 3, Publ. 23.
- Zalassky M. D. 1928. Sur un nouveau Protorthoptera du Permien de Kama. Ann. Soc. géol. du Nord, v. LIV, p. 20.
- Залесский М. Д. 1929. О новых насекомых из пермских отложений бассейнов Камы, Вятки и Белой. Тр. Общ. естествоиспыт. Казанск. у-та, т. III, в. I.
- Залесский Ю. М. 1931. О новом стрекозоподобном насекомом из пермских отложений бассейна р. Камы. Изв. Акад. Наук, № 6 (VII сер.)
- Zalassky G. M. 1933. Sur les nouveaux insectes permien. Ann. Géol. du Nord, v. LVII, pp. 135—144.
- Zalassky G. M. 1933. Observations sur la nervations des ailes des Odonates et des Ephéméroptères et leur évolution. Bull. Soc. Géolog. de France, 5-e sér., 1933, v. III, p. 497—520.
- Zalassky G. M. 1937. Etudes des insectes permien du Bassin la Sylva et problèmes de l'évolution de la classe des insectes.
- I. Sur un nouveau représentant des Protohymenoptères et sur les voies du procès d'évolution dans la morphologie de la nervation des ailes de cette groupe. Палеонт. лаб. МГУ, pp. 601—607.
- Zalassky G. M. 1937. II. Sur un nouveau représentant des Protohymenoptères et sur ses rapports phylogénétiques. Ibid., 609—613.
- Zeuner Fr. 1934. Phylogenesis of the stridulating organ of Locusts. Nature, v. 134, No. 22, 460.
- Zeuner Fr. 1935. The recent and fossil Prophalangopsidae (Saltatoria). Stylops. Journ. Taxon. Entom., v. 4, P. 5.
- Zeuner Fr. 1935a. Das erste Protoperlaria aus europäischem Perm and die Abstammung der Embien. Jahrb. Preuss. Geolog. Landesanstalt, B. 56, S. 266—273.

- Zeuner Fr. 1937. The Subfamilies of Tettigoniidae. Proc. Roy. Entom. Soc. (B). Part 5, 1936, pp. 103—109.
- Zeuner Fr. 1937. Paleobiology and climate of the past. Проблемы палеонтологии (Problems of Paleontology), Москва, 1936, т. I, стр. 199—216.
- Циттель Карл. 1934. Основы палеонтологии. Часть I. Беспозвоночные, класс Insecta. Переработано А. В. Мартыновым. Георгонефтиздат, стр. 986—1026.

Некоторые общие сводки и палеоботанические работы

- Депере Ш. 1916. Превращения животного мира. Перевод с французского Ю. Жемчужникова.
- Korpen W. und Wegener A. 1924. Die Klimate der geologischen Vorzeit. Berlin.
- Криштофович А. Н. 1932. Третичные флоры северной полярной области и теория Вегенера. Известия Всесоюзного геол.-развед. объединения, вып. 51.
- Криштофович А. Н. 1933. Ангарская свита. Труды Всес. геол.-развед. объединения.
- Криштофович А. Н. 1934. Курс Палеоботаники. 2-е изд., М.—Л.
- Криштофович А. Н. Ботанико-географическая и климатическая зональность в конце палеозойской эры. «Природа», изд. Акад. Наук, № 2, стр. 47—62.
- Мазарович А. Н. 1933. Курс исторической геологии. Геолразведиздат, 1933, Москва.
- Нейбург М. Ф. 1931. Опыт стратиграфического и возрастного подразделения угленосной серии осадков Кузбасса. Изв. Главн. геол.-развед. управления, т. I, вып. 5.
- Северцов А. Н. 1934. Главные направления эволюционного процесса. Биомедгиз.
- Сьюорд А. Ч. 1936. Века и растения. Перевод под ред. А. Н. Криштофовича. ОНТИ. Л.—М.
- Wegener Alfred. 1929. Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. 4. Auflage, Braunschweig.
- Вульф Е. В. 1933. Введение в историческую геогрaфию растений. Сельхозгиз.

RÉSUMÉ

Dans l'introduction, l'auteur soutient la thèse, que la simple comparaison de diverses formes (d'insectes) n'est pas suffisante pour éclaircir les relations génétiques et l'évolution de différents ordres d'insectes. Vu le défaut et l'état fragmentaire des matériaux paléontologiques, il n'existe qu'une seule méthode pour nous permettre de comprendre la direction du processus évolutif, et de résoudre la question si tel ou tel organe, ou forme sont primitifs ou bien dérivés, cette méthode est de les considérer sous le point de vue de leur fonctionnement, c'est à dire la méthode historico-fonctionnelle. La vie des animaux et la fonction de leurs différents organes, étant influencés par le milieu ambiant, qui changeait de son côté, il est nécessaire que le paléontologue soit en état de tenir compte de ces changements et des effets qu'ils produisèrent sur la biologie des animaux, leur distribution géographique, leur extinction, etc.

S'occupant de longues années de l'étude des relations génétiques et de l'histoire de divers groupes d'insectes, l'auteur s'essayait dans l'application de cette méthode pour déchiffrer la nervation, la forme des ailes et de quelques autres organes; il tachait aussi d'élucider les principaux traits de la biologie de différents groupes éteints et récents. Cela permit à l'auteur de tracer un schème général de l'histoire géologique et des relations génétiques de divers groupes de *Ptérygota*. Cet aperçu diffère bien de ceux de Handlirch et d'autres auteurs grâce au point de vue différent sur la valeur de certains organes, des ailes surtout — que l'auteur adopte. Dans cet aperçu des ordres d'insectes, en premier lieu de leur ailes, l'auteur s'efforce de baser ses idées sur leur évolution.

La première partie du présent ouvrage ne traite que les *Palaeoptera*, les *Neoptera-Polynoptera*, car l'auteur se propose d'étudier les autres groupes dans la seconde partie de son ouvrage. Quelques uns de ces groupes sont traités avec plus de détails, d'autres, au contraire, très brièvement.

Après avoir jeté un sommaire coup d'oeil sur les caractères principaux des *Palaeoptera* l'auteur examine les différents ordres, composant ce groupe. Il divise les *Palaeodictyoptera* en plusieurs groupes et démontre que la famille des *Dictyoneuridae* est la plus primitive parmi eux. Cependant, la nervation de ses ailes était déjà fort spécialisée, c'est à dire appropriée à la mécanique du vol, — donc, elle n'était pas très primitive; elle avait du passer jusque là par un long période d'adaptation au vol des ailes (ailes primaires) des ancêtres de ces insectes, qui étaient incapables encore de voler.

L'auteur continue de considérer les *Pseudohemiptera* (Lamère) comme proches des *Palaeodictyoptera* et non des *Rhynchota*. Etudiant l'histoire des *Megaseoptera* et des *Protihymenoptera*, l'auteur fait la conclusion, que ces derniers ne peuvent être considérés simplement comme un rameau des premiers, mais composent un ordre particulier, s'étant séparé de leurs origines. Les relations des *Plectoptera* et plus spécialement des *Permoplectoptera* avec *Protephemeroidea* sont analogues à celles, existantes entre les *Protihymenoptera* et les *Megaseoptera*. Les éphémères connues du Permien ne peuvent, sans doute, pas être considérés comme ancêtres des éphémères mésozoïques et tertiaires.

L'auteur considère comme première cause de l'extinction catastrophique de toute une série de *Palaeoptera* Européens et Nord-Américains, qui

a eu lieu à la fin de la période houillère, l'aridité du climat, qui provoqua le dépérissement de leurs nymphes aquatiques.

Ceux des *Palaeoptera*, dont les ancêtres se trouvèrent plus tôt (dans la moitié inférieure de la période houillère) dans la zone septentrionale tempérée, vécurent plus longtemps.

L'auteur s'occupe plus loin de l'histoire des Libellules et des groupes voisins, et comme résultat de l'analyse de leur nervation il soutient que les sous-ordres des Libellules connues du Permien n'ont pu, d'aucune façon, être les ancêtres des Libellules méso- et caenozoïques.

Les groupes permien de Libellules ont atteint un très haut degré de spécialisation et se sont éteints à la fin de cette période; quant aux ancêtres permien des Libellules méso- et caenozoïques ils avaient dû, sans doute, se développer dans quelqu'autre région.

L'ordre *Sypharopteroidea* Handlirsch est considéré comme faisant partie des *Palaeoptera*.

L'aperçu des *Polyneoptera* est précédé d'un examen des caractères principaux de ce groupe et de sa composition.

En arrivant aux ordres des *Blattopteroidea* l'auteur note des traits de la primordialité de la nervation des Termites et des Blattes, qui ne nous permettent pas de les considérer comme les descendants des *Palaeodictyoptera*. De même il est impossible de faire dériver les ailes des Termites de celles des Blattes, car elles sont bien plus primitives, ne fût-ce que par le fait, que chez la plupart d'entre-eux les ailes postérieures n'ont pas ou presque pas subi d'élargissement dans les régions anale et jugale.

En examinant le super-ordre *Dermapteroidea*, l'auteur expose une nouvelle conception de la constitution de leurs ailes postérieures, de la nervation et de la formation de la partie membraneuse de celles-ci. Ce super-ordre occupe une position très isolée, quoique la structure des ailes le rapproche quelque peu du précédent. L'auteur est de l'avis, qu'il vaut mieux conserver le nom de *Protorthoptera* pour les Orthopteroïdes sauteurs paléozoïques, surtout les *Oedischiidae* et les *Stenaropodidae*, des quels peuvent réellement être dérivés les *Orthoptera-Saltatoria* mésozoïques et caenozoïques. L'auteur considère comme groupe principal des Orthoptères paléozoïques non-sauteurs des *Paraplecoptera*, parmi lesquels il distingue, ainsi que Handlirsch, plusieurs groupes; cependant, les groupes *Strephocladodea*, *Idelodea* et *Glosselytrodea* sont considérés comme des ordres indépendants.

La plupart des *Paraplecoptera* a subi une extinction catastrophique à la fin du Houiller. Les *Idelodea* permien étaient proches de quelques uns d'entre eux, surtout des *Spanicoderidae* et, ainsi que l'atteste l'examen de quelques formes, provenant de l'URSS, leur abdomen était muni de cerques articulés, comme chez les *Plecoptera*. L'auteur prouve, que leurs nymphes avaient dû être encore aquatiques et croit possible d'appliquer aussi cette déduction à beaucoup de *Paraplecoptera*. Si cela est juste, la cause de l'extinction rapide de ces derniers devient compréhensible. Les *Idelodea* permien, ainsi que les familles permien des *Camptoneuritidae* et des *Homoeodictyidae* sont plus primitives, moins spécialisées dans quelques caractères, que les *Paraplecoptera* des terrains houillers.

Cela démontre, que leurs ancêtres pénétrèrent très-tôt dans la zone septentrionale tempérée, probablement au temps de la période houillère inférieure, pendant que la structure des *Paraplecoptera* était encore plus archaïque; leurs descendants permien ont conservé quelques uns de ces caractères.

Les *Grylloblattidae* sont, probablement, des survivants modifiés des *Paraplecoptera*, ou des *Idelodea*. En mentionnant les *Saltatoria*, l'auteur explique l'importance pour eux de la saltation, qui a déterminé leur développement historique tout spécial.

L'auteur considère le sous-ordre *Haglodea* (*Aboilodea*) comme groupe central des Orthoptères, qui permet de comprendre plus facilement les re-

lations de parenté entre les autres sous-ordres; il distingue plusieurs familles de *Haglodea*. Les familles *Gryllacrididae* et *Stenopelmatidae* sont réunis en un sous-ordre indépendant: les *Gryllacridodea*. En examinant leurs ailes du point de vue fonctionnel l'auteur démontre, que leurs ancêtres avaient eu jadis des ailes, dont la nervation devait ressembler à celle des *Haglidae* plus primitifs et aussi à celle des *Oedischiiidae* et *Stenoropodidae*. Les traits caractéristiques des ailes (antérieures, surtout) des *Gryllacrididae* récents se sont formés par suite de la despécialisation ou de la dégradation de la nervation primaire en rapport avec leur passage à un genre de vie plus caché.

Le sous-ordre *Gryllodea*, dans lequel l'auteur range aussi les familles *Tridactylidae* et *Cylindrachaetidae*, sont d'après la nervation de leurs ailes plus proches des *Haglodea* et des *Gryllacridodea* que des *Tettigoniodea*. Les traits caractéristiques de leur nervation se sont formés depuis longtemps et l'auteur présume que leur phylum (souche) descend jusqu'à la période houillère, se rapprochant des *Haglodea*. La nervation des ailes des *Tettigoniodea* est fort différente de celle des *Gryllodea* et a pris, sans doute, dès son origine, une toute autre voie de développement. On ne connaît pas d'authentiques *Tettigoniodea* mésozoïques; il est probable qu'ils se développaient alors dans quelqu'autre région.

Les *Acridiodea* se rapprochent plutôt des *Haglodea* par leur nervation, mais leur souche doit être ancienne et ils ne formèrent pas d'organe musical alaire du même type.

Les *Locustopsidae* leur sont assez proches, tandis que la position des *Elcanidae* n'est pas claire: ce dernier groupe est, sans doute, assez isolé.

Plusieurs familles appartiennent à l'ordre *Caloneurodea*, entre autres les *Euthygrammidae* permien, les *Synomaloptilidae* Mart. et les *Permo-biellidae* Till. (Tillyard les classait parmi les Neuroptères).

Tous ces insectes sont, évidemment, des Orthopteroïdes, mais ils ne peuvent être rangés ni parmi les *Protorthoptera*, ni parmi les *Paraplecoptera*. Le groupe original des familles permien *Juriniidae*, *Glosselytridae* et *Anorthoneuridae* forme aussi un ordre indépendant. Ce sont aussi des Orthopteroïdes, mais déviés d'un côté différent.

L'auteur croit, que les racines de l'ordre *Phasmatodea* prennent naissance parmi les origines de ces derniers ordres et des Orthoptères. Il ne voit pas la possibilité de ranger la famille *Strephocladidae* (n. fam.) parmi les *Paraplecoptera* et les considère comme un ordre distinct dans lequel il place aussi les *Nugonioneuridae* Till. (n. fam.), *Mesorthopteridae* Till. et les *Tshorkuphlebiidae* Mart. La position systématique des *Hypoperlidae* reste incertaine: leurs ailes postérieures ne diffèrent presque pas des antérieures.

Les *Protoperlaria*, qui comprennent (d'après l'auteur) toute une série de familles, sont très proches des *Idelodea*; ils ont beaucoup de points de ressemblance avec les *Plecoptera*, mais n'ont pu, d'aucune façon, être leurs ancêtres, car les *Plecoptera* existaient durant le permien, en même temps que ceux-ci, et en différaient alors tout autant qu'à présent.

Les *Protembriaria* de Tillyard sont apparentés aux Embies, mais n'ont pas non plus pu être leurs ancêtres, à commencer par ce que chez eux RS prend naissance de R beaucoup plus loin que chez les Embies et n'avait aucune connection avec la médiane. Chez les Embies, les relations entre RS et M sont, d'après l'auteur, beaucoup plus primitives.

L'auteur place maintenant (en 1935) dans l'ordre de *Miomoptera* seulement les familles *Palaeomantidae* et *Delopteridae*, mais les derniers ne peuvent être distingués que difficilement des premiers, et l'auteur continue à les regarder comme formant une seule famille. Les relations de ces familles aux *Copeognatha* lui paraissent très douteuses, et il croit qu'elles ne sont qu'une branche aberrante précoce d'Orthopteroïdes du type de quelques *Protoperlaria*, ou même des *Blattopteroïdea*.

ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦЕ I

Отряды и подотряды, дошедшие до настоящего времени

1. <i>Protura</i> 2. <i>Collembola</i> 3. <i>Diptura</i> 4. <i>Thysanura</i> 5. <i>Agnatha</i>				
6—8. <i>Odonata</i>	{ 6. <i>Zygoptera</i> 7. <i>Anisozygoptera</i> 8. <i>Anisoptera</i>	29—31. <i>Hymenoptera</i>	{ 29. <i>Aculeata</i> 30. <i>Parasita</i> 31. <i>Symphyla</i>	
9—13. <i>Orthoptera-Saltatoria</i>	{ 9. <i>Acridiodes</i> 10. <i>Tettigoniodes</i> 11. <i>Haglodes</i> 12. <i>Gryllacridodes</i> 13. <i>Gryllodes</i>	32—33. <i>Mecoptera</i>	{ 32. <i>Protomecoptera</i> 33. <i>Eumecoptera</i>	
14. <i>Phasmatodes</i> 15. <i>Grylloblattidae</i> 16. <i>Plecoptera</i> 17. <i>Embiodes</i> 18. <i>Dermaptera</i> 19. <i>Hemimeroidea</i> 20. <i>Blattodes</i> 21. <i>Mantodes</i> 22. <i>Isoptera</i> 23. <i>Coleoptera</i> 24. <i>Strepsiptera</i> 25. <i>Siphonaptera</i> 26. <i>Megaloptera</i> 27. <i>Neuroptera</i> 28. <i>Raphidioptera</i>	34—36. <i>Diptera</i>	{ 34. <i>Nematocera</i> 35. <i>Brach. Orthorrhapha</i> 36. <i>Brach. Cyclorrhapha</i>	37—38. <i>Trichoptera</i>	{ 37. <i>Annulipalpia</i> 38. <i>Integripalpia</i>
39—41. <i>Lepidoptera</i>	42. <i>Thysanoptera</i> 43. <i>Zoraptera</i> 44. <i>Psocoptera</i> 45. <i>Mallophaga</i> 46. <i>Anoplura</i>	39. <i>Frenata</i> 40. <i>Hepialodes</i> 41. <i>Eriocraniodes</i>	47—52. <i>Hemiptera</i>	{ 47. <i>Coccoidea</i> 48. <i>Aleurododes</i> 49. <i>Aphidodes</i> 50. <i>Psyllodes</i> 51. <i>Homoptera Auchenorrhyncha</i> 52. <i>Heteroptera</i>

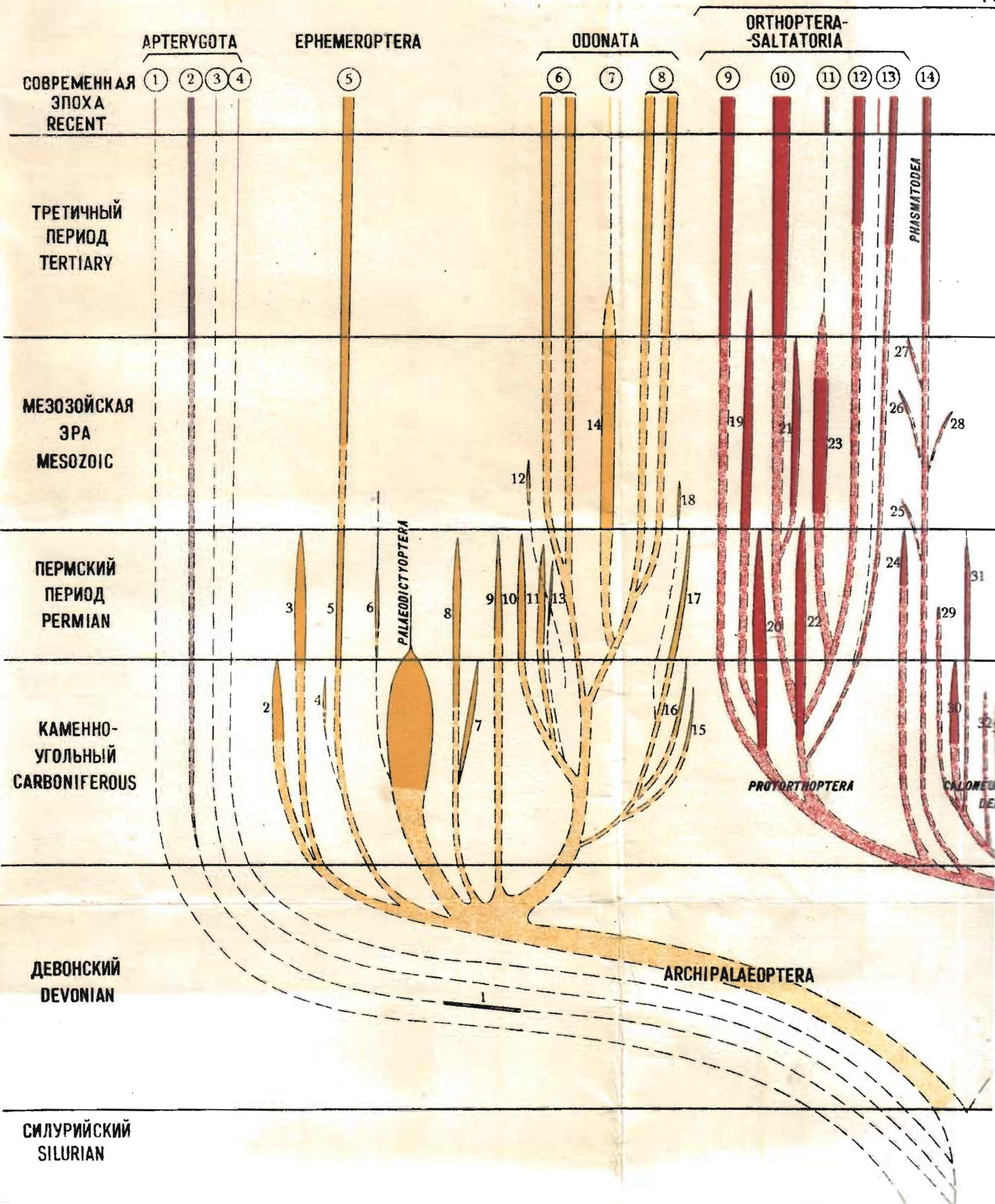
Ископаемые группы

1. <i>Rhyniella</i> (Till.) 2. <i>Megasecoptera</i> 3. <i>Prothymenoptera</i> 4. <i>Prophemeroidea</i> 5. <i>Permoplectoptera</i> 6. <i>Pseudohemiptera</i> 7. <i>Palaeodictyoptera</i> 8. <i>Protodonata</i> 9. <i>Archodonata</i> 10. <i>Protozygoptera</i> 11. <i>Protanisoptera</i> 12. <i>Archizygoptera</i> 13. <i>Permanisoptera</i> 14. <i>Anisozygoptera</i> 15. <i>Paralogidae</i> 16. <i>Meganeuridae</i> 17. <i>Typinae</i> 18. <i>Liadotypinae</i> 19. <i>Elcanidae</i> 20. <i>Oedischiidae</i> 21. <i>Locustopsidae</i> 22. <i>Stenaropodidae</i> 23. <i>Haglodes</i> 24. <i>Glosselytrodes</i>	25. <i>Aëroplanidae</i> 26. <i>Aërophasmidae</i> 27. <i>Chresmodidae</i> 28. <i>Necrophasmidae</i> 29. <i>Permobiellidae</i> 30. <i>Caloneuridae</i> 31. <i>Euthygrammidae</i> 32. <i>Emphylopteridae</i> 33. <i>Stenaroceridae</i> 34. <i>Mixotermioides</i> 35. <i>Hapalopteroidea</i> 36. <i>Hypoperlidae</i> 37. <i>Hadentomoidea</i> 38. <i>Protembliidae</i> 39. <i>Miomoptera</i> 40. <i>Protelytroptera</i> 41. <i>Permotermopsidae</i> 42. <i>Protocoleoptera</i> 43. <i>Permosialidae</i> 44. <i>Paramecoptera</i> 45. <i>Paratrichoptera</i> 46. <i>Permosocidae</i> 47. <i>Archescylinidae</i> 48. <i>Cicadopsyllidae</i>
--	--

APTERYGOTA

PALAEOPTERA

PO



P T E R Y G O T A

N E O P T E R A

P O L Y N E O P T E R A

O L I G O N E O P T E R A

C O L E O P T E R A - N E U R O P T E R A -
H Y M E N O P T E R A

M E C O P T E R A -
D I P T E R A

T R I C H O P T E R A -
L E P I D O P T E R A

15

16

17

18

19

20

21

22

23

24

25

26

27

28

29

30

31

32

33

34

35

36

37

38

39

G R Y L L O B L A T T O D E A

P L E C O P T E R A

E M B I O D E A

D E R M A P T E R A

B L L A T T O D E A

M A N T O D E A

I S O P T E R A

P A R A P L E C O P T E R A

I D E L O D E A

P R O T O P E R L A R I A

P R O T O B L A T T O I D E A

31

36

38

39

40

41

42

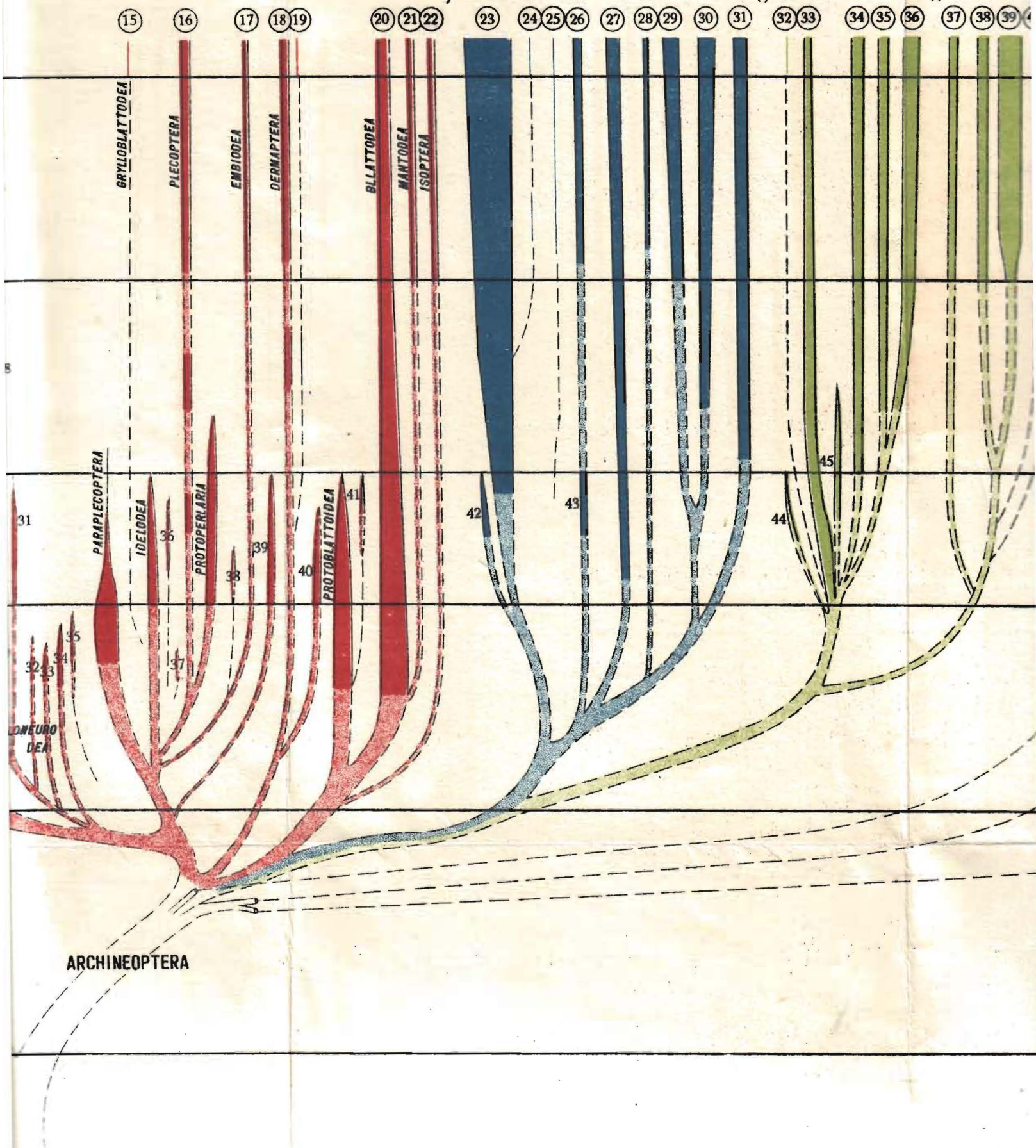
43

44

45

N E U R O
D E A

A R C H I N E O P T E R A



A

NEOPTERA

OLIGONEOPTERA

PARANEOPTERA

COLEOPTERA-NEUROPTERA-
-HYMENOPTERA

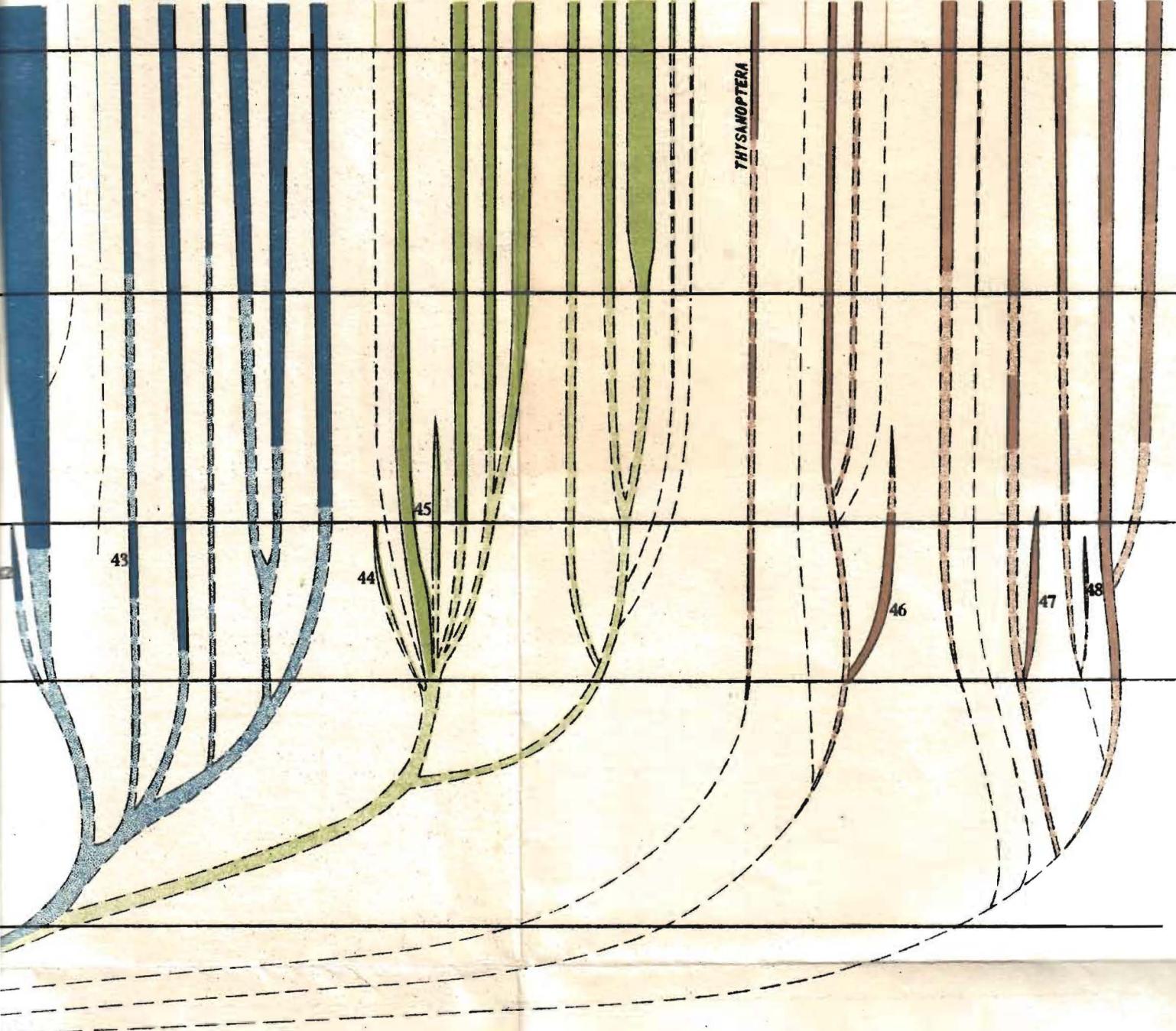
MECOPTERA-
-DIPTERA

TRICHOPTERA-
-LEPIDOPTERA

CORRODENTIA

RHYNCHOTA

23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43 44 45 46 47 48 49 50 51 52



СПИСОК ОПЕЧАТОК

<i>Стр.</i>	<i>Строка</i>	<i>Напечатано</i>	<i>Следует читать</i>
6	5 св.	не прыгающие группы	группы непрыгающих
25	15 св.	реакции	редукции
27	10 св.	Северного края	Архангельской области
27	8 св.	Пермского края	Пермской области
38	13 св.	первая и вторая	вторая и первая
45	19 св.	МА	MP
55	29 св.	RS ₁ —RS	RS ₁ —RS ₂
111	12 св.	RS устранен	RS устроен

(подпись к рисунку)