

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ
ИНСТИТУТ ИМ. А.А. БОРИСЯКА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК



на правах рукописи

Аристов Даниил Сергеевич

**РАННЯЯ ЭВОЛЮЦИЯ ПРИМИТИВНЫХ ГРИЛЛОНОВЫХ НАСЕКОМЫХ
(ИНФРАКЛАСС GRYLLONES, INSECTA)**

25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук

Научный консультант Расницын Александр Павлович, д.б.н., профессор

Москва, 2017

Оглавление.

Введение	4
Глава 1. Инфракласс гриллоновых и его место в системе насекомых	10
1.1 Общая характеристика инфракласса Gryllones и его примитивных представителей (отряды Paoliida, Eoblattida, Cnemidolestida).....	10
1.2. История изучения примитивных гриллоновых и изменения взглядов на систему примитивных Gryllones.....	12
Глава 2. Материал и методика	18
2.1. Материал	18
2.2. Методика	19
2.3. Местонахождения палеозойских примитивных гриллоновых	20
Глава 3. Морфология и индивидуальное развитие примитивных гриллоновых	39
Глава 4. Классификация примитивных палеозойских гриллоновых (определятельные таблицы до рода, их диагнозы и состав)	47
4.1. Отряд Paoliida	48
4.2. Отряд Cnemidolestida.....	53
4.3. Отряд Eoblattida	99
Глава 5. Распространение примитивных гриллоновых	154
5.1. Распространение примитивных гриллоновых в палеозое	154
5.2. Связь фаун с палеогеографией и климатом. Карбоновые элементы в пермских фаунах	162
5.3. Динамика разнообразия примитивных гриллоновых в палеозое. Основные рубежи изменения их разнообразия в палеозое	167
5.4. Распространение мезозойских примитивных гриллоновых	184
Глава 6. Экология примитивных гриллоновых	186
6.1. Отряд Paoliida	186
6.2. Отряд Cnemidolestida	186
6.3. Отряд Eoblattida	190
Глава 7. Филогения надотрядов и отрядов Gryllones и историческое развитие инфракласса в палеозое	193
7.1. Взгляды разных авторов на филогению примитивных гриллоновых	193
7.2. Используемые филогенетические методы	194
7.3. Ранний филогенез гриллоновых	195
7.4. Эволюция отряда Cnemidolestida	199

7.5. Происхождение других отрядов веснянкообразных (надотряд Perlidea)	202
7.6. Происхождение прямокрылообразных (надотряд Gryllidea)	204
7.7. Эволюция отряда Eoblattida	205
7.8. Происхождение других отрядов тараканообразных (надотряд Blattidea)	209
Заключение	215
Выводы	216
Литература	217

Введение

Актуальность проблемы. Подкласс Scarabaeona (крылатые насекомые) по принимаемой нами системе насекомых разделяется на два инфракласса – Scarabaeones и Gryllones (Rasnitsyn, Quicke, 2002). Первый инфракласс, скарабеоновые, включает в современной фауне такие крупнейшие современные отряды как жуки, перепончатокрылые, двукрылые, бабочки и многие другие. В современной фауне описано более миллиона видов насекомых, подавляющее большинство (около 96%) видов которых относятся к этому инфраклассу. Гриллоновые же насекомые представлены в основном прямокрылыми, составляющими два из оставшихся четырех процентов. Остальные отряды гриллоновых – тараканы, богомолы, термиты, палочники, веснянки и другие, малочисленны и насчитывают в лучшем случае первые тысячи видов. Современные примитивные гриллоновые (отряд Eoblattida) представлены одним семейством Grylloblattidae с пятью родами и 32 видами (Wipfler et al., 2014). С Grylloblattidae часто сближают небольшой отряд Mantophasmodea, известный с юры по современность (Klass et al., 2002; Huang et al., 2008; Wipfler et al., 2015). В мелу примитивные гриллоновые не найдены. В юре ситуация сходная с современной: в местонахождении Каратау в Казахстане на долю гриллоновых приходится пять процентов видов, два из которых относятся к прямокрылым (Расницын, 2015). Примитивные гриллоновые в Каратау составляют менее 1%. В триасовом местонахождении Мадыген (ладин) на долю гриллоновых приходится уже 34%, в том числе 5% примитивных гриллоновых (по Shcherbakov, 2008). В триасовых местонахождениях Вогез (анизий) доля примитивных гриллоновых около 10 % видов.

В палеозое скарабеоновые менее разнообразны. Крупнейшие современные отряды этого инфракласса еще не появились (Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera) или были еще малоразнообразны (Coleoptera). В крупнейшем пермском местонахождении Чекарда в России Scarabaeones составляют половину видов насекомых. Из оставшейся половины, принадлежащей гриллоновым, 10% относятся к примитивным гриллоновым Snemidolestida и Eoblattida (Пономарева и др., 2016), которым и посвящена данная работа. Как видно из этой цифры, даже в период своего максимального расцвета в кунгурском веке примитивные гриллоновые занимали в фауне насекомых довольно скромное, но все же заметное место. В других палеозойских местонахождениях доля видов примитивных гриллоновых колеблется от 37% в верхнекарбоновой Чуне (данные автора), до 1% в нижнекунгурском Эльмо (Beckermaier, Hall, 2007). В целом же в палеозойских комплексах насекомых примитивные гриллоновые редко составляют заметную долю как по разнообразию, так и по численности. Несмотря на это, примитивные гриллоновые

составляют 10 % семейств палеозойских насекомых. (28 семейств из 278: Rasnitsyn et al., 2013; 2015: количество семейств для перми; Rasnitsyn, Quicke, 2002 и The Paleontology Database, 2017, количество семейств для карбона).

Примитивные гриллоновые являются очень важной группой в филогенетическом плане. Относящийся сюда отряд Paoliida является предком для всех крылатых насекомых, а ближайшие потомки паолиид отряд Snemidolestida – предками всего инфракласса Gryllones. Примитивные гриллоновые отряда Snemidolestida также были предками надотрядов Orthopteridea и Perlidea, а Eoblattida, второй отряд этой группы, – предком надотряда Blattidea.

Цель данной работы – характеристика исторического развития примитивных гриллоновых насекомых (Paoliida, Snemidolestida, Eoblattida) в палеозое и их отношений с другими гриллоновыми.

В соответствии с поставленной целью, были сформулированы **задачи** нашего исследования:

1. Изучить систематический состав и последовательность смены комплексов палеозойских примитивных гриллоновых, уточнить объем отрядов Paoliida, Snemidolestida и Eoblattida с учетом новых данных и ревизии имевшихся ранее.
2. Изучить морфологию группы и реконструировать ее экологию на основе имевшихся и новых данных. Обобщить данные по индивидуальному развитию примитивных гриллоновых.
3. Описать динамику разнообразия группы в палеозое на основе полученных данных и выявить влияющие на нее факторы.
4. Определить место примитивных гриллоновых внутри инфракласса Gryllones и их филогенетические отношения как между собой и с другими гриллоновыми, так и со скарабеоновыми насекомыми.
5. Составить аннотированный каталог и определительные таблицы семейств и родов палеозойских примитивных гриллоновых.

Защищаемые положения

1. Инфракласс Gryllones является самым примитивным в подклассе Scarabaeona.
2. В палеозое гриллоновые насекомые включают четыре надотряда: Paolidea с отрядом Paoliida; Blattidea с отрядами Eoblattida, Blattida, Reculida и Embiida; Orthopteridea с Titanoptera, Orthoptera и Phasmatida, и Perlidea с Snemidolestida, Perlida и Forficulida.
3. Примитивные гриллоновые (Paoliida, Snemidolestida и Eoblattida) являются в основном палеозойской группой. Для карбона более характерны Paoliida и Snemidolestida, для перми Eoblattida. Для палеозоя характерно снижение доли кнемидолестидовых при

увеличении доли эоблаттидовых. В мезозой переходят почти исключительно Eoblattida. Этим же отрядом примитивные гриллоновые представлены и в современной фауне.

4. Динамика разнообразия примитивных гриллоновых в целом состоит из двух этапов – условно палеозойского (с намюрского века карбона по кунгурский век перми) и условно постпалеозойского (с уфимского века перми по современность). Для первого этапа характерен рост разнообразия. Для второго медленное и плавное угасание за счет практически полного прекращения появлений и более-менее равномерного вымирания. Этот этап продолжается с уфимского века ранней перми по современность.

5. В течение палеозоя до середины верхней перми среди примитивных гриллоновых не зарегистрировано существенных вымираний. Наблюдаемые в ассельском, сакмарском, уфимском и уржумском веках снижения разнообразия связаны с временным исчезновением некоторых семейств из захоронений.

6. Большинство локальных фаун примитивных гриллоновых приобретают мезозойский облик еще с уржумского века. Видимая смена фауны с палеозойской на мезозойскую происходит в середине поздней перми (вымирает 50% семейств), и обусловлена она географическими факторами. В любом случае окончательная смена произошла не позже анизия, когда вполне мезозойская фауна фиксируется в прибрежноморских отложениях. На рубеже палеозоя и мезозоя изменений разнообразия группы почти не происходит.

7. Основной тенденцией в эволюции примитивных гриллоновых в палеозое был переход от фитофилии (Paoliida, примитивные Cnemidolestida и Eoblattida) к геофилии и от фитофагии (Paoliida) к сапрофагии (Eoblattida) или хищничеству (Cnemidolestida).

8. Потомки гриллоновых Paoliida, отряды Cnemidolestida и Eoblattida, были предками остальных представителей инфракласса Gryllones. Потомками кнемидолестид были представители надотрядов Perlidea и Orthopteridea. От эоблаттид произошли представители надотряда Blattidea.

Научная новизна работы

Нами было описано шесть семейств, 55 родов и 87 видов палеозойских (преимущественно пермских) примитивных гриллоновых, что увеличило общее количество палеозойских семейств группы до 28, родов до 124, а видов до 246. Был ревизован состав всех палеозойских семейств группы и их отрядное положение. Состав отрядов Paoliida, Cnemidolestida и Eoblattida был ревизован. К паолиидовым было отнесено одно карбоновое семейство, к кнемидолестидовым 11 семейств, известных с карбона по юру, к эоблаттидовым 17 семейств, распространенных с карбона по современность. Ревизован и изменен состав надотрядов Blattidea и Perlidea. Отряды

Eoblattida и Snemidolestida разделены на два подотряда каждый. Одно семейство, включавшееся в паолиидовых, отнесено к насекомым неясного положения. Три семейства прежнего отряда Grylloblattida отнесены к отряду Paleomanteida, одно к Perlida.

Уточнено стратиграфическое распространение примитивных гриллоновых, впервые приведены данные по динамике разнообразия этой группы в палеозое.

Предложена оригинальная схема филогенетических отношений надотрядов и отрядов инфракласса Gryllones.

Теоретическое и практическое значение

Результаты исследований примитивных гриллоновых как наиболее примитивных крылатых насекомых имеет важное теоретическое значение для общей энтомологии, систематики и филогении как инфракласса Gryllones, так и насекомых в целом, равно как и для эволюционной теории, включая теорию динамики биологического разнообразия. Выявленные комплексы примитивных гриллоновых и определение закономерностей их смены в соответствии с предложенной методикой позволяет использовать полученные результаты для корреляции палеозойских отложений. Результаты ревизии палеозойских примитивных гриллоновых на родовом уровне могут быть использованы для оценки как самого ископаемого биоразнообразия, так и моделирования его динамики. Продемонстрированная зависимость фаун примитивных гриллоновых от степени континентальности климата делает эту группу важной для палеоэкологических реконструкций.

Степень достоверности и апробация результатов

Достоверность результатов подтверждается большим объемом фактического материала и апробацией полученных данных, представленных на научных конференциях и в публикациях. Основные положения были опубликованы в материалах региональных, всероссийских и международных совещаний и представлены на: региональной конференции «Геология западного Урала на пороге 21 века» (Пермь, 1999); региональной конференции «Геология и полезные ископаемые западного Урала» (Пермь, 2000); на Всероссийской научной конференции «Фауна, проблемы экологии, этологии и физиологии амфибиотических и водных насекомых России» (Воронеж, 2000); IV Всероссийской конференции «Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии» (Москва, 2002); на XLVIII сессии Палеонтологического общества «Проблемы биохронологии в палеонтологии и геологии» (Санкт-Петербург, 2002); XIII съезде Русского энтомологического общества «Проблемы и перспективы общей энтомологии». (Краснодар, 2007); на Годичном собрании Секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества «Палеострат-2008» (Москва, 2008); на пятой

всероссийской научной школе молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы» (Москва, 2008); на пятом международной конференции по ископаемым насекомым, членистоногим и янтарию (Китай, Пекин, 2010), на пятой Международной конференции «Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии», посвящённой 150-летию со дня рождения Владимира Прохоровича Амалицкого (1860-1917) (Москва, 2010); на Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России» (Владикавказ, 2014); на XIV съезде русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 2012); на шестом международном конгрессе по ископаемым насекомым, членистоногим и янтарию (Ливан, Byblos, 2013); на Годичном собрании Секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества «Палеострат-2014» (Москва, 2014), на конференции, посвященная 70-летию юбилею (памяти) В.В. Жерихина «Палеоэнтомология: сообщества и кризисы» (Москва, 2015) и на XVIII Международном Конгрессе по карбону и перми (Казань, 2015).

Личный вклад автора в работу

Автором определена цель работы и поставлены задачи, направленные на решение самостоятельно сформулированных научных проблем. В основу диссертации положены оригинальные авторские исследования, проводившиеся в 1998-2016 гг. Часть ископаемого материала была собрана автором в ходе экспедиционных работ на отложениях карбона России (2011 г.) и Украины (2012 г.), перми России (1998-2013 гг.) и Монголии (2013 г.). Большинство рисунков выполнено автором.

Публикации

По теме диссертации опубликовано 98 научная работа, в том числе статей в журналах из перечня ВАК и изданиях, входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования – 66, монографий в соавторстве – шесть, прочих – 26.

Благодарности

Работа была выполнена в лаборатории артропод Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН. Автор благодарит за поддержку и полезные советы заведующего этой лабораторией А.П. Расницына, а также всех сотрудников лаборатории за многолетнее сотрудничество и поддержку. Автор признателен А.Г. Пономаренко (ПИН РАН), С.Ю. Стороженко (БПИ РАН) и А.В. Горохову (ЗИН РАН) за обсуждение работ автора и ценные замечания. С глубокой признательностью автор вспоминает покойного В.Г. Новокшенова, ставшего его первым научным руководителем. Работа была выполнена при поддержке следующих грантов и программ: грант Президента РФ на поддержку молодых

ученых МК-6619.2013.4; гранты РФФИ №№ 01-04-48925, 04-04-48296, 04-05-64911, 07-05-01158, 09-04-01241, 10-04-01713, 13-04-01839; 15-34-20745; 16-04-01498; Программы Президиума РАН: «Происхождение и эволюция биосферы», «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» и «Проблема происхождения жизни и формирования биосферы» (2004-2017 гг.).

Глава 1. Инфракласс гриллоновых и его место в системе насекомых

1.1. Общая характеристика инфракласса Gryllones и его примитивных представителей (отряды Paoliida, Eoblattida, Cnemidolestida).

В используемой нами системе высших таксонов насекомых подкласс Scarabaeona (крылатые насекомые) разделяется на два инфракласса – Scarabaeones и Gryllones (Rasnitsyn, Quicke, 2002); систематическое положение стрекоз и поденок (надотряды Libellulidea и Ephemeridea) остается дискуссионным и здесь не обсуждается. Гриллоновые насекомые делятся на четыре надотряда – наиболее примитивный, предковый для всех остальных крылатых насекомых надотряд паолиидообразных Paoliidea, и его потомки тараканообразные (Blattidea), прямокрылообразные (Orthopteridea или Gryllidea) и веснянкообразные (Perlidea). Основными отличиями гриллоновых являются отсутствие криптостернии (стернальные склериты не инвагинированы внутрь груди) и складывание анальной лопасти заднего крыла, если она не редуцирована, по линии, проходящей перед второй анальной жилкой. К тараканообразным относятся такие современные отряды как тараканы, богомолы, термиты, эмбии, эоблаттидовые и мантофасматидовые. К прямокрылообразным – сами прямокрылые и палочники, к веснянкообразным – веснянки и уховертки. Из примитивных гриллоновых ныне представлены только реликтовые эоблаттидовые из Blattidea. В современной фауне гриллоновые насекомые составляют малую часть крылатых насекомых. В палеозое доля гриллоновых была заметно больше.

К примитивным гриллоновым нами отнесены единственный отряд надотряда Paoliidea – Paoliida, и примитивные представители надотрядов Perlidea и Blattidea – отряды Cnemidolestida и Eoblattida, соответственно. Паолиидовые являются самыми примитивными крылатыми насекомыми (подкласс Pterigota), предковыми как для остальных гриллоновых, так и для скарабеоновых насекомых. Paoliida – небольшой отряд насекомых, включающий одно семейство, известное из намюрских и ранневестфальских карбоновых отложений Европы и США. Это были крупные, плохо летавшие насекомые, обитавшие на растениях и питающиеся содержимым их спорангиев. Больше всего эта группа напоминала современных палочников. Предки всех тараканообразных – эоблаттидовые известны с намюрского века по современность. Распространен отряд преимущественно в палеозое, по внешнему виду и экологии больше всего напоминали тараканов (обитателей растительной подстилки, питающихся ее остатками или хищничающих). Третий отряд, отнесенный нами к примитивным гриллоновым – Cnemidolestida. Кнемидолестидовые почти исключительно палеозойский отряд веснянкообразных насекомых, предковый как для остальных Perlidea, так и для прямокрылообразных насекомых. Cnemidolestida были хищниками, в карбоне ведущими

образ жизни, сходный с современными богомолами (охотящимися на растениях). В перми кнемидолестидовые, в основном, вели образ жизни, сходный с некоторыми современными хищными жуками, обитающими в подстилке.

1.2. История изучения примитивных гриллоновых и изменения взглядов на систему примитивных Gryllones.

Названия семейств примитивных гриллоновых приведены в соответствии с принятыми в данной работе.

Первые обобщения данных по ископаемым насекомым, в том числе и примитивным гриллоновым, были сделаны С.Г. Скаддером и Ч. Броньяром. Оба автора первоначально (Scudder, 1885; Brongniart, 1885) относили немногочисленных примитивных гриллоновых, описанных во второй половине XIX века (Dana, 1864; Smith, 1871; Scudder, 1885; Brongniart, 1885) к отряду Palaeoductioptera, который тогда понимали просто как группу древних многожилковых насекомых, которых нельзя отнести к какому-то более знакомому отряду. Только паолииды были отнесены к гриллоновым насекомым (Orthoptera: Brongniart, 1885). Позднее этими же авторами (Scudder, 1887; Brongniart, 1893) примитивные гриллоновые относились частью к прямокрылым (Orthoptera), а частью к сетчатокрылым (Scarabaeones, Neuroptera). В первой из упомянутых работ Скаддером был составлен каталог ископаемых насекомых и сведена вся библиография. В начале XX века данные по примитивным гриллоновым были дополнены (Handlirsch, 1906; 1911; 1919; 1920; 1922; 1925) и обобщены А. Гандлишем (Handlirsch, 1937). Большинство примитивных гриллоновых им были отнесены к трем отрядам – Protorthoptera, Protoblattoidea и Snemidolestodea. Только паолиидовые были оставлены им в отряде Palaeoductioptera, а одно из семейств кнемидолестидовых отнесено к отряду Napalopteroidea. Большая часть примитивных гриллоновых (кнемидолестидовых и зоблаттидовых) было отнесено к Protoblattoidea. Несмотря на некоторое сходство с обосновываемой нами системой, для системы Гандлирша (как и для большинства последующих) характерно объединение в один отряд семейств, рассматриваемых на сегодняшний день как представители разных инфраклассов.

Из перми России примитивные гриллоновые описывались М.Д. Залесским (Zalessky, 1928; Залесский, 1929) как представители отряда Protorthoptera. Его сын, Ю.М. Залесский, описал ряд новых пермских таксонов (Залесский, 1939; 1950; Zalessky, 1938), отнесенных им к Protoblattodea и эмбиям Emboidea.

Предложенные Гандлишем отрядные названия использовались и позднее, но состав семейств, включаемых в эти отряды был различен. А.В. Мартынов (1938) относил примитивных гриллоновых к нескольким отрядам. В отряд Protoperlaria были включены семейства зоблаттидовых и рекулидовых (Aristov, 2015a). К отряду Protoblattoidea помимо зоблаттидовых и кнемидолестидовых были отнесены как представители других отрядов

гриллоновых, так и скарабеоновые насекомые. К этому отряду были отнесены тараканообразные *Reculida* (Aristov, 2015a), а также представители отрядов *Hypoperlida*, *Blattinopseida* и ряд семейств *Scarabaeones ordinis incertis* (Rasnitsyn, Quicke, 2002). Сборными с нашей точки зрения был также отряд *Paraplecoptera*. Он включал кнемидолестидовых, эоблаттидовых и рекулидовых насекомых (Aristov, 2015a). Кроме них к параплекоптерам были отнесены примитивные прямокрылообразные *Titanoptera*, *Hypoperlida* и *Scarabaeones ordinis incertis*. Паолиидовые в предложенной системе не упоминались.

А.Г. Шаровым (1962) была предложена система гриллоновых, близкая к системе Мартынова. Примитивные гриллоновые были им отнесены в основном к *Paraplecoptera*, некоторые к *Protoblattodea*. В *Protoblattodea* помимо кнемидолестидовых и эоблаттидовых были включены скарабеоновые *Blattinopseida* и *Palaeomanteida* (Rasnitsyn, Quicke, 2002). В *Paraplecoptera* вошли представители отрядов *Paoliida*, *Cnemidolestida*, *Eoblattida* (Aristov, 2014a; 2015a; Aristov, Rasnitsyn, 2016), а также представители гриллоновых *Reculida*, *Titanoptera* и скарабеоновых *Hypoperlida*, *Palaeomantida*, *Caloneurida* и *Scarabaeones ordinis incertis* (Rasnitsyn, Quicke, 2002). Позднее семейство *Paoliidae* рассматривалось Шаровым (Sharov, 1966) как представитель отряда *Protoptera*. К отряду *Protorthoptera* Шаровым в 1962 г было отнесено только семейство *Stenaropodidae* (=°*Geraridae*; *Titanoptera*: Горохов, 2004). Отряд *Paraplecoptera* позднее был включен в *Protoblattodea* (Шаров, 1968).

А.П. Расницын (1980) отнес примитивных гриллоновых к четырем отрядам: *Paoliida*, *Grylloblattida*, *Eoblattida* и *Gerarida*. Отряд *Paoliida* рассматривался в качестве отдельного надотряда и когорты (*Paoliidea* и *Paoliiformes*, соответственно) в инфраклассе *Scarabaeones*. Паолиидовые включали, кроме типового семейства *Paoliidae*, также *Cacurgidae*, *Herdinidae* и *Evenkiidae*. Из перечисленных семейств к *Paoliida* мы относим только типовое семейство (Rasnitsyn, Aristov, 2016). *Cacurgidae* отнесены к эоблаттидовым (Aristov, 2015a), *Herdinidae* и *Evenkiidae* к ?*Caloneurida* и *Ordinis incertis*, соответственно (Rasnitsyn, Quicke, 2002). Отряд *Eoblattida* был отнесен к тараканообразным насекомым и включал, кроме *Eoblattidae* и рода *Protophasma* (*Protophasmatidae*), семейства относимые к *Cnemidolestida* (*Gerapompidae*: Aristov, 2014a), *Reculida* (*Epideigmatidae*: Aristov, 2015a), *Hypoperlida* (*Antracoptilidae*, *Adiphlebiidae*: Rasnitsyn, Quicke, 2002), *Caloneurida* (*Anthractremidae*: Rasnitsyn, Quicke, 2002) и *Gryllones ordinis incertis* (*Stenoneuridae*). Отряд *Grylloblattida* был отнесен к веснянкообразным насекомым. К нему же были отнесены семейства, относимые нами к *Eoblattida*, *Cnemidolestida* и *Reculida*. К гриллоблаттидовым, кроме представителей перечисленных отрядов, были отнесены только *Permoneuridae* (*Insecta incertae sedis*: Rasnitsyn, Quicke, 2002). Некоторые семейства,

относимые нами к кнемидолестидовым, были отнесены к отрядам Gerarida (Spanioderidae, Dieconeuridae, Cnemidolestidae: Расницын, 1980) и Raphidiida (Sojanoraphidiidae: Мартынова, 1980).

Ф.М. Карпентер описал примитивных гриллоновых из палеозоя США (Carpenter, 1944; 1948; 1950; 1976). Этот автор (Carpenter, 1992) рассматривал примитивных гриллоновых в составе Protorthoptera (инфракласс Neoptera: Orthopteroid exopterigotes). К этому отряду были отнесены паолиидовые, кнемидолестидовые и эоблаттидовые насекомые. Кроме них к протортоптерам были отнесены прямокрылообразные Geraridae (Titanoptera: Горохов, 2004) и все рекулидовые. Из скарабеоновых насекомых (Rasnitsyn, Quicke, 2002) в Protorthoptera вошли представители отрядов Blattinopseida (Blattinopseidae), Palaeomanteida (Epimastidae), Нуроперлида (Tococladidae, Heteroptilidae, Strephoneuridae, Strepocladidae, Anthracoptilidae, Ischnoneuridae), Caloneurida (Naralopteridae, Herdinidae, Protokollariidae) и семейства Scarabaeones ordinis incertis (Homeodictyidae, Stygnidae, Thoronysidae и др.).

С.Ю. Стороженко (Стороженко, 1998; Storozhenko, 2002) относил некоторые семейства примитивных гриллоновых к Grylloblattida. Отряд был разделен на три подотряда и отнесен к веснянкообразным насекомым. Из гриллоновых этот отряд вошли некоторые кнемидолестидовые и эоблаттидовые, а также все рекулидовые и одно семейство, отнесенное впоследствии к веснянкам (Синиченкова, Аристов, 2012). Из скарабеоновых в гриллоблаттидовых были включены некоторые представители Palaeomanteida (Storozhenko, Novokshonov, 1999; Rasnitsyn, Aristov, 2008) и Hemiptera (Shcherbakov, 2011).

А.П. Расницын (Rasnitsyn, 2002) отнес к отряду Paoliida семейство Paoliidae. В Eoblattida им были включены представители примитивных гриллоновых (Eoblattida и Cnemidolestida). Кроме того, в состав отряда вошли примитивные прямокрылообразные Titanoptera (Geraridae) и семейства Homalophlebiidae, Apithanidae, Coseliidae, Pachytylopseidae, Thoronysidae, Prototettigidae, Eucaenidae и Stenoneuridae. Последние четыре семейства являются гриллоновыми неясного положения (Eucaenidae и Stenoneuridae, возможно, близки к Cnemidolestida). Семейства Homalophlebiidae, Apithanidae, Coseliidae и Pachytylopseidae к гриллоновым, вероятно, не относятся.

О. Бету и А. Нель отнесли к надотряду Archaeorthoptera (Béthoux, Nel, 2002), без уточнения отряда и семейства, род Casurgolopsis (Eoblattida: Protophasmatidae: Aristov, 2015a). В надотряд был включен отряд Panorthoptera. В него вошли - Orthoptera, палеозойские и мезозойские 'Phasmoptera' (но не кайнозойские и современные палочники), Titanoptera, Caloneurodea, семейства Herdinidae, Geraridae, а также Anthrakoris

aetherius Richardson, 1956, *Heterologus langfordorum* Carpenter, 1944 и *Protopachtylopsis leckwicki* Laurentiaux et Laurentiaux-Vieira, 1981. К археортоптерам, но не панортоптерам были отнесены некоторые таксоны примитивных гриллоновых: *Narkeminidae* (=°*Cnemidolestidae*: Aristov, 2014a), *Carpenteropteridae*, *Anthraconeuridae* (=°*Spanioderidae*: Aristov, 2014a) и род *Emphyloptera* (*Emphylopteridae*: Aristov, 2014a). В качестве *Archaeorthoptera incertae sedis* указывалось семейство *Cacurgidae*. Прочие примитивные гриллоновые, родственные перечисленным, упомянуты не были. Кроме гриллоновых, в археортоптер были включены семейства *Omaliidae*, с которым сближен *Heterologopsis ruhrensis* Brauckmann et Koch, 1982, *Naalopteridae* и *Tococladidae*.

К.Г.А. Гамильтон (Hamilton, 2003) восстановил отряд *Cnemidolestodea* Handlirsh, 1937, рассматривавшийся как синоним *Paraplecoptera* (Шаров, 1962), *Protorthoptera* (Carpenter, 1992) или *Eoblattida* (Rasnitsyn, 2002). В синоним к этому отряду был сведен отряд *Mantophasmatodea* Klass et al., 2002. Для *Cnemidolestodea* указывалось близкое родство с отрядами *Titanoptera* Sharov, 1968 и *Caloneurodea* Handlirsch, 1937 (Hamilton, 2003).

Отряд *Cnemidolestodea*, включающий только номинативное семейство *Cnemidolestidae*, рассматривался О.Бету в составе надотряда *Archaeorthoptera* вместе с *Panorthoptera* (Béthoux, 2005a). Позже в *Cnemidolestodea* было включено семейство *Tococladidae* (Béthoux, 2007). Однако затем (Béthoux, 2008) представитель токоладид *Tococladus* был отнесен к отряду 'Strephocladida'. Впоследствии в *Cnemidolestodea* был описан род без указания семейства (Gu et al., 2014), относимый нами к семейству *Spanioderidae* (Aristov, 2014a). В некоторых работах тех же авторов (Gu et al., 2011; Du et al., 2016), для сходных спанидерид (Aristov, 2014a) указывался только надотряд *Archaeorthoptera*, без указания отряда и семейства. Я. Прокоп и соавторы (Prokop et al., 2014) отнесли к *Cnemidolestodea* (без указания семейства) род *Aviocladus*, относящийся, по нашему мнению к *Tococladidae* (*Hypoperlida*: Rasnitsyn, Quicke, 2002).

А.В. Горохов (2004) относил некоторые семейства, рассматриваемые нами как примитивные гриллоновые, к отряду *Protoptera*. К этому отряду были отнесены семейства *Paoliidae* (*Paoliida*: Rasnitsyn, Aristov, 2016) и *Cacurgidae* (*Eoblattida*: Aristov, 2015a). К эоблаттидовым были отнесены *Eoblattidae*, *Tillyardembiidae*, род *Protodiamphipnoa* и, предположительно род *Spaniodera*. К вероятным *Polyneoptera* были отнесены семейства *Stenoneuridae* *Narkeminidae*, *Aetophlebiidae*, *Ischnoneuridae*, *Cnemidolestidae*, *Spanioderidae* и *Gerapompidae*.

Д. Гримальди и М.С. Энгель относили семейство *Paoliidae* к отряду *Protoptera* (*Polyneoptera*). К отряду *Grylloblattodea* было отнесено семейство *Grylloblattidae*.

Семейства *Blattogryllidae*, *Megakhosaridae* и *Tillyardembiidae* рассматривались как “stem-group ice crawlers”, относящиеся к полифилитической группе “*Protorthoptera*” (Grimaldi, Engel, 2005).

Надотряд *Archaeorthoptera* был синонимизирован с *Orthoptera* (Rafael et al., 2008). Кроме прямокрылых и археортоптер к *Orthoptera* были отнесены также современные *Grylloblattodea* и *Mantophasmatodea*.

Я. Прокопом и соавторами отряд *Paoliida* рассматривался как представитель инфракласса *Neoptera* Martynov, 1923 (Prokop et al., 2012). В отряд *Paoliida* помимо типового семейства *Paoliidae* включалось также семейства *Katerinkeidae*, *Ideliidae*, *Herbstialidae* и некоторые рода рекулид и насекомых неясного положения (Prokop et al., 2014b). Впоследствии отряд *Paoliida* (семейство *Paoliidae* и сведенное к нему в синонимы *Katerinkeidae*) был отнесен в качестве надотряда *Paoliidea* к инфраклассу *Gryllones*. *Ideliidae* отнесены к *Eoblattida*, *Herbstialidae* к *Gryllones odinis incertis* (Rasnitsyn, Aristov, 2016). Недавно (Guan et al., 2016) к паолиидовым было отнесено семейство *Antracoptilidae*. Это семейство рассматривается нами в составе отряда *Нуроперлида* (Rasnitsyn, Aristov, 2013).

Для современного семейства эоблаттидовых *Grylloblattidae* был выделен отряд *Grylloblattida* Walker, 1914 (типифицировано: Родендорф, 1977; =°*Notoptera* Crampton, 1915; =°*Grylloblattaria* Bruner, 1915; =°*Grylloblattodea* Brues et Melander, 1915). Была продемонстрирована связь *Grylloblattidae* с ископаемым семейством *Blattogryllidae* (Расницын, 1976а), и в *Grylloblattida* были перенесены большинство представителей *Protoblattodea sensu Sharov, 1968*. Н.Ю. Клюге рассматривает современное семейство *Grylloblattidae* в качестве представителей отряда *Notoptera* (=Eoblattida: Aristov, 2015а). Это семейство вместе с отрядом *Embioptera* было отнесено им к таксону *Idioprothoraca*. Ископаемые же представители *Eoblattida* к указанному таксону отнесены не были (Kluge, 2012). Как по данным кладистического анализа, так и по молекулярным данным (Beutel et al., 2013; Misov et al., 2014; Wipfler et al., 2015) семейство *Grylloblattidae* сближается с современным отрядом *Mantophasmatodea* Zompro, Klass, Kristensen et Adis, 2002 (Klass et al., 2002). Гриллоблаттиды и мантофасматида даже объединялись в отряд *Notoptera* в качестве подотрядов *Grylloblattodea* и *Mantophasmatodea*. Внутри нотоптер упомянутые два отряда были выделены как таксон *Neonotoptera* Engel, 2006, в который не были включены ископаемые представители нотоптер – *Tillyardembiidae* и др. (Ariillo, Engel, 2006). Отряды *Grylloblattodea* и *Mantophasmatodea* рассматривались также как представители надотрядного таксона *Xenonomia* (Terry, Whiting 2005) или *Chimaeraptera* (Uchifune, Machida, 2005). *Grylloblattodea* и *Mantophasmatodea* относили к

тараканообразным (Terry, Whiting 2005) или прямокрылообразным насекомым (Arillo, Engel, 2006).

Большая часть упомянутых систем, включающих примитивных гриллоновых, имеет один общий недостаток. В такие отряды как Protoblattodea, Protorthoptera и т.д. включающие паолиидовых, кнемидолестидовых и эоблаттидовых (или некоторые из этих отрядов) были включены также представители отрядов не только других гриллоновых (Reculida, Titanoptera и др.), но и скарабеоновых насекомых (Palaeomanteida, Нуроперлида, Номоптера и др.). Включение в один отряд представителей разных инфраклассов делает невозможным формулирование внятного отрядного диагноза. И действительно, диагнозы для таких отрядов (Paraplecoptera, Protorthoptera и др.) имеют настолько общий вид, что соответствуют не только примитивным гриллоновым, но и другим группам насекомых. В результате сравнение с другими отрядами насекомых оказывается проблематичным.

Исключением, в смысле четкости диагноза, является система, предложенная О. Бету и А. Нелем (Béthoux, Nel, 2002). Для их таксона Archaeorthoptera диагностическим признаком назван «convex CuA emerging from convex M+CuA near the basal sixth of the wing, distally fused with anterior branch (CuPa or CuPa□) of CuP (autapomorphy)». Другими словами, если видимое основание жилки, традиционно именуемой CuA, до впадения в нее M5 (в нашем понимании) вогнутое, то это не CuA, а передняя ветвь CuP (при этом предполагается, что CuA в основании крыла сливается с M (что прямо никогда не наблюдается) и затем обособляется от нее и сливается с передней ветвью CuP (демонстрируя тем самым полное соответствие нашей M5). Но как хорошо известно, эта жилка (наша M5) широко распространена, в том числе и далеко за пределами Archaeorthoptera. Однако по мнению Бету и Неля, там это вторичная структура, именуемая ими распоркой (strut), доказательством чего служит, по их мнению, вогнутость базально прилегающей жилки (= CuP) у Archaeorthoptera и ее выпуклость (= CuA) в других таксонах. Эти утверждения оказались необоснованными (Расницын, 2007 и наши наблюдения), поэтому концепция Archaeorthoptera нами не принимается.

В целом, в систематике примитивных гриллоновых наблюдается очень ограниченная преемственность от автора к автору, которые понимают состав одних и тех же таксонов совершенно по-разному. В этих условиях нам пришлось практически заново пересмотреть систему группы на уровне выше семейства.

Глава 2. Материал и методика

2.1. Материал.

Типовой материал, обсуждаемый в данной работе, хранится в следующих учреждениях:

ПИН – Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; Москва, Россия.

ГГМ – Государственный геологический музей им. В.И. Вернадского; РАН, Москва, Россия.

CNHM – Чикагский музей естественной истории; Чикаго, США.

CNU – Ведущая лаборатория эволюции насекомых и изменений среды, Биологический колледж, Столичный педагогический университет; Пекин, Китай.

DPCU – Отдел палеонтологии Карлова университета; Прага, Чешская Республика.

FMNH PE – Филдов музей естественной истории, Чикаго, США.

KU – Отдел энтомологии, Музей естественной истории Канзасского университета, Лоренс, США.

MCZ – Музей сравнительной зоологии; Кембридж, США.

ММО – Муниципальный музей Остравы; Острава, Чешская Республика.

MNHN – Отдел палеонтологии, Национальный музей естественной истории, Париж, Франция.

ML – Лилльский музей естественной истории, геологии и этнографии, Лилль, Франция.

NIGP – Нанкинский институт геологии и палеонтологии, Нанкин, Китай.

NM – Музей Наталя, Питермарицбург, ЮАР.

NHML – Музей естественной истории, Лондон, Великобритания.

PE2008 – Отдел истории Земли, Главная дирекция культуры Земли, Майнц, Германия.

PMYU – Пибоди музей естественной истории, Йельский университет, Нью Хэвен, США.

SMM – Музей науки Миннесоты, Сент Пол, Миннесота, США.

SMTE – Коллекция «Триас Франконии», Маркт Ойердорф, Германия.

USNM – Национальный музей естественной истории, Смитсонианский институт, Вашингтон, США.

YPM – Пибоди музей Йельского университета, Нью Хэвен, Коннектикут, США.

Основным материалом для данной работы послужили коллекции ПИН РАН. Эти коллекции содержат около 3000 экземпляров примитивных гриллоновых, включающие

голотипы более 200 видов, в том числе и описанные в ходе данной работы. Новые таксоны были описаны также из коллекций ГГМ (один вид), CNU (один вид), SMTE (один вид), MCZ (два вида) и USNM (один вид). Переописан типовой материал, хранящийся в ПИН (10 видов), ГГМ (пять видов), DPCU (два вида), PMYU (два вида), MCZ (один вид), NM (два вида) и USNM (четыре вида). Прочие типы ревизованы по опубликованным материалам (во многих случаях качество опубликованных описаний и иллюстраций было достаточно хорошим для их уверенной интерпретации). В работе также использовались оригинальные рисунки типового материала из MCZ, MNHN и USNM, сделанные А.П. Расницыным (ПИН РАН).

Прочие типы ревизованы по опубликованным материалам, в большинстве случаев достаточно качественным для их уверенной интерпретации.

2.2. Методика.

При обработке материала использовался бинокляр МПС-2, для изготовления фотографий - бинокляр Leica M 165 C с камерой Leica DFC 420. При изготовлении и обработке иллюстраций использовались программы Corel PHOTO-PAINT X6 и Adobe Photoshop CS2. При изучении и фотографировании в нужных случаях для повышения контраста образцы смачивались спиртом, за исключением тех, что сохранились на породе относительно слабо консолидированной и/или содержащей водорастворимые соли. В этих случаях использовалась поляризация.

Образцы препарировались по стандартной методике, при помощи различных препаровальных игл.

Названия старших таксонов принятые в данной работе даны по Родендорф, 1977 и Rasnitsyn, Quicke, 2002. В названиях надотрядов использовалось окончание -oidea, для отрядов -ida; для подотрядов -ina.

Методы изучения динамики таксономического разнообразия, применяемые в отношении ископаемых насекомых, весьма разнообразны. Многие, особенно более перспективные из них обсуждаются в публикациях В.Ю. Дмитриева (Алексеев и др., 2001; Dmitriev, Ponomarenko, 2002; Пономаренко, Дмитриев, 2009), А.П. Расницына (2005; Rasnitsyn et al., 2013, 2016) и других авторов (Labandeira, 2005; Nicholson et al., 2015). Динамика разнообразия примитивных гриллоновых изучается впервые (подробнее см. гл. 5.3). Поэтому здесь, на начальном этапе, был использован самый простой и, по предварительным данным, продуктивный метод сравнения состава локальных комплексов ископаемых, предложенный Расницыным в перечисленных работах и уже использовавшийся нами (Rasnitsyn et al., 2013, 2015; Аристов, Расницын, 2015).

В соответствие с этим методом для оценки динамики разнообразия использовались таксоны ранга семейства. Помимо общего количества семейств использовалось их нормированное количество. Нормирование производилось по логарифму числа экземпляров ископаемых, собранных в соответствующем местонахождении (использовалось число семейств, деленное на натуральный логарифм общего числа насекомых, собранных в соответствующем комплексе). Основанием для нормировки служит то обстоятельство, что индекс видового богатства, принимающий число таксонов в выборках современных организмов пропорциональным логарифму объема выборки ($(S - 1)/\ln N$, где S – число таксонов в выборке объемом N экземпляров), представляет собой далеко не идеальный, но все же “...лучший из ... эмпирических показателей” (Песенко, 1982, с. 60).

Еще один важный показатель динамики разнообразия это индекс обновления фауны (отношение числа первых и последних находок семейств в каждом комплексе), показывающий направление изменений комплексов, их обогащение или обеднение (Rasnitsyn et al., 2013; Rasnitsyn et al., 2016).. По понятным причинам его величина зависит от того, какое положение занимает данный комплекс в общей последовательности. Поэтому его нельзя использовать для ординации комплексов, но когда ординация установлена, индекс обновления фауны становится важным инструментом анализа. Сказанное справедливо и в отношении индекса оборота фауны, который рассчитывается как сумма нормированных чисел первых и последних находок и показывает интенсивность изменений безотносительно к их направлению. В отличие от предыдущего его можно обозначить как меру обновления фауны.

2.3. Местонахождения палеозойских примитивных гриллоновых.

В связи с трудностями корреляции континентальных отложений, при описании распространения таксонов нами указываются региональные яруса. В карбоне западноевропейские яруса намюрский В, С и вестфальский А, В соответствует башкирскому ярусу, вестфальский С, D – московскому, кантабрийский и стефанский А, В – касимовскому, стефанский С и куцельский – гжельскому. Североамериканский морруанский соответствует низам башкирского яруса, атокский – верхам башкирского и низам московского, демойнский – верхам московского, миссурийский и вирджильский – касимовскому и гжельскому ярусам, соответственно (Davydov et al., 2012). Намюрский, вестфальский, морруанский, атокский и демойнский яруса отнесены к верхнему карбону, пенсильванию глобальной стратиграфической шкалы. Термин «средний карбон» (башкирский и московский яруса) используется только в России и некоторых других странах (Алексеев, 2006), кнемидолестида не найдены на территории России в

местонахождениях, датированных этими ярусами. Таким образом, все обсуждаемые ниже местонахождения карбона относятся к верхней его подсистеме.

В перми североамериканский вульфкемпский ярус соответствует ассельскому-артинскому ярусам, а леонардский - кунгурскому ярусу нижней перми (Sawin et al., 2008). Казанский ярус России соответствует роудскому, уржумский – вордскому и низам кептенского, северодвинский – верхам кептенского, нижний и верхний подъярусы вятского яруса – вучапиньскому и чаньсиньскому ярусам, соответственно (Newell et al., 2010).

Ниже приводится перечень палеозойских местонахождений примитивных гриллоновых со списками их систематического состава.

Анакит – Россия, Красноярский край, Эвенкийский н.о., Эвенкийский р-н, берега р. Н. Тунгуска у устья р. Анакит; верхняя пермь, вятский ярус, корвунчанская серия, лебедевский горизонт, чичиканская свита.

Отряд *Сnemidolestida*.

Подотряд *Сnemidolestina*.

Семейство *Psoropteridae* gen. sp.

Отряд *Еoblattida*.

Подотряд *Еoblattina*.

Семейство *Мegakhosaridae*: *Мegakhosarodes shcherbakovi* Aristov, 2011 и *Protoblattogryllus vittatus* Aristov, 2011.

Аристово – Россия, Вологодская обл., Великоустюжский р-н, левый берег р. Малая Северная Двина у д. Аристово; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус, саларевская свита, комарицкая пачка.

Отряд *Еoblattida*.

Подотряд *Еoblattina*.

Семейство *Мegakhosaridae* gen. sp.

Бабий Камень – Россия, Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, правый берег р. Томь в 10 км ниже п. Усть-Нарык; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус, мальцевская свита.

Отряд *Сnemidolestida*.

Подотряд *Сnemidolestina*.

Семейство *Psoropteridae* gen. sp.

Отряд *Еoblattida*.

Подотряд *Еoblattina*.

Семейство *Мegakhosaridae* gen. sp.

Семейство Blattogryllidae gen. sp.

Балымотиха – Россия, Владимирская обл., Вязниковский р-н, южная окраина г. Вязники, левый борт ручья перед пересечением с шоссе, восточнее д. Балымотиха; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус, обнорская свита, гороховецкая пачка.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Eoblattina.

Семейство Megakhosaridae: *Megakhosarodes vyaznikensis* Aristov, 2009; *Megakhosarodes borealis* Aristov, 2013.

Барда (= Красная Глинка, = Матвеево, = Крутая Катушка) – Россия, Пермский Край, Кишертский р-н, правый и левый берега р. Барда у дер. Матвеево; нижняя пермь, кунгурский ярус, иреньский горизонт, кошелевская свита.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Eoblattina.

Семейство Bardapteridae: *Bardapteron ovale* G.Zalessky, 1944.

Бахо де Велиз (Bajo de Veliz) – Аргентина, провинция Сан Луис, департамент Сан Антонио; верхний карбон-нижняя пермь, касимовский-ассельский ярус, серия Итараре, свита Бахо де Велиз, пачка Паллеро.

Отряд Cnemidolestida.

Подотряд Cnemidolestina.

Семейство Cnemidolestidae: *Argentinonarkemina amosi* Pinto, 1992; *Velizphlebia cruzi* Martins-Neto et al., 2007.

Белый Яр – Россия, республика Хакасия, Алтайский р-н, 4 км южнее с. Белый Яр, Изыхский угольный разрез, участок № 1; средняя пермь, уржумский ярус, аршановская серия, изыхская свита.

Отряд Cnemidolestida.

Подотряд Cnemidolestina.

Семейство Neraphidiidae: *Yaria arenaria* Aristov, 2014.

Боитува (Boituva) – Бразилия, штат Сан Паоло, муниципалитет Боитува; верхний карбон-нижняя пермь, касимовский-ассельский ярус, серия Итараре, свита Боитува.

Отряд Cnemidolestida.

Подотряд Cnemidolestina.

Семейство Cnemidolestidae: *Narkemina rodendorfi* Pinto et Ornellas, 1978; *Paranarkemina kurtzi* Pinto et Ornellas, 1980.

Отряд Eoblattida.

Подотряд *Protophasmatina*.

Семейство *Protophasmatidae*: *Pintopinna martinsnetoi* Pinto et Adami-Rodrigues, 1999; *Sacurgulopsis sanguinettiae* Pinto et Adami-Rodrigues, 1995.

Бор-Тологой – Монголия, Южно-Гобийский аймак, 16 км юго-восточнее сомона Цогт-Цедей; верхняя пермь, северодвинский ярус, цанхинская свита.

Отряд *Сnemidolestida*.

Подотряд *Parmapterina*.

Семейство *Protrembiidae*: *Tshekardomina mongolica* Aristov, 2009.

Отряд *Eoblattida*.

Подотряд *Eoblattina*.

Семейство *Ideliidae*: *Mongolidelia gorokhovi* Storozhenko, 1992.

Брюэ-ан-Артуа (*Bruay-en-Artois*) – Франция, Нор Па-де-Кале, Па-де-Кале; верхний карбон, вестфальский ярус С.

Отряд *Сnemidolestida*.

Подотряд *Сnemidolestina*.

Семейство *Spanioderidae*: *Miamia sylvatica* Béthoux, 2008.

Брекстон (*Braxton Quarry*) – США, Индиана; верхний карбон, намюрский ярус С.

Отряд *Paoliida*.

Семейство *Paoliidae*: *Paolia vetusta* Smith, 1871.

Paoliida incertae familia: *Paoliola gurleyi* Scudder, 1885.

Верхотомское – Россия, Кемеровская обл., правобережье р. Томь в 15 км ниже г. Кемерово, правый склон долины р. Б. Чесноковки выше с. Верхотомское; верхний карбон, касимовский ярус, балахонская серия, нижнебалахонская подсерия, алыкаевская свита.

Отряд *Сnemidolestida*.

Подотряд *Сnemidolestina*.

Семейство *Сnemidolestidae*: *Narkemina angustata* Martynov, 1930.

Винсдор (*Windsor*) – США, Миссури, округ Генри; верхний карбон, демойнский ярус, свита Вердигрис.

Отряд *Сnemidolestida*.

Подотряд *Сnemidolestina*.

Семейство *Сnemidolestidae*: *Anarkemina windsoriensis* (Lewis, 1979).

Воркута – Россия, Пермский край, Печорский угольный бассейн, басс. р. Воркута, керны скважин; нижняя пермь, уфимский ярус, воркутская серия, лекворкутская и интинская свиты.

Отряд *Сnemidolestida*.

Подотряд *Сnemidolestina*.

Семейство *Sylvabestiidae*: *Neprotombia complicata* Aristov, 2005.

Отряд *Eoblattida*.

Подотряд *Eoblattina*.

Семейство *Ideliidae*: *Sojanidelia multimediana* Storozhenko 1992, *S. vorkutensis* Storozhenko 1992.

Семейство *Atactophlebiidae*: *Novokshonovus boreus* Aristov, 2015.

Семейство *Permotermopsidae*: *Khosaridelia martynovi* Storozhenko 1992.

Семейство *Megakhosaridae*: *Parakhosara incommoda* Storozhenko 1993.

Семейство *Permopectinidae*: *Permopectina vorkutensis* Aristov, 2005.

Подотряд *Protophasmatina*.

Семейство *Mesorthopteridae*: *Parastenaropodites rigidus* (Aristov, 2005).

Горни Суха (Horní Suchá, =^oGottwald (František) Mine) – Чехия, Моравскосилезский край, округ Карвина; верхний карбон, вестфальский ярус А,.

Отряд *Paoliida*.

Семейство *Paoliidae*: *Holasicia vetula* Kukulová, 1958; *Olinka modica* Kukulová, 1958; *Sustaia impar* Kukulová, 1958; *Zdenekia grandis* Kukulová, 1958;

Глубина Пит (Hlubina Pit) – Чехия, Моравскосилезский край; верхний карбон, вестфальский ярус А, свита Карвина, верхи пачки Суха.

Отряд *Paoliida*.

Семейство *Paoliidae*: *Mertovia sustai* (Kukulová, 1958).

Дубрава (Doubrava Mine) – Чехия, Моравскосилезский край; верхний карбон, вестфальский ярус А, свита Карвина, верхи пачки Суха.

Отряд *Paoliida*.

Семейство *Paoliidae*: *Katerinka hilaris* Prokop et Nel, 2007.

Дураснал (Durasnal) – Бразилия, Риу Гранди ду Сул, муниципалитет Касапава ду Сул; верхний карбон-нижняя пермь, касимовский-ассельский ярус, серия Итараре, свита Будо.

Отряд *Сnemidolestida*.

Подотряд *Сnemidolestina*.

Семейство *Spanioderidae*: *Carpenteroptera rochacamposi* Pinto et Ornellas, 1978.

Желтый Яр – Россия, Кемеровская обл., Крапивинский р-н, правый берег р. Томь ниже устья р. Змеинки и выше д. Ивановка; верхний карбон, касимовский ярус, балахонская серия, нижнебалахонская подсерия, алыкаевская свита.

Отряд *Сnemidolestida*.

Подотряд *Cnemidolestina*.

Семейство *Cnemidolestidae*: *Narkemina angustiformis* Sharov, 1961.

Семейство *Gerapompidae*: *Aenigmatella comparabilis* Sharov, 1961.

Завьялово – Россия, Новосибирская обл., Тогучинский р-н, ж.-д. выемка у с. Завьялово; верхний карбон, касимовский ярус, балахонская серия, нижнебалахонская подсерия, алыкаевская свита.

Отряд *Cnemidolestida*.

Подотряд *Cnemidolestina*.

Семейство *Cnemidolestidae*: *Narkemina genuina* Sharov, 1961.

Залазна – Россия, Кировская обл., 11 км ЮВ п. Залазна (1,5 км к СВ от СВ окраины бывш. п. Северный), овраг впадающий справа в р. Б. Залазна; верхняя пермь; вятский ярус, вохминский горизонт, вохминская свита; слой глин ниже песчаников рябинской пачки.

Отряд *Cnemidolestida*.

Подотряд *Cnemidolestina*.

Семейство *Tillyardembiidae* gen. sp.

Изыхские Копи – Россия, республика Хакасия, Алтайский р-н, правый берег р. Абакан ниже пос. Изыхские Копи; верхний карбон, касимовский ярус, хакасская серия, белоярская свита, нижнебелоярская подсвита.

Отряд *Cnemidolestida*.

Подотряд *Cnemidolestina*.

Семейство *Cnemidolestidae*: *Narkemina angustiformis* Sharov 1961; *Narkemulla sibirica* Aristov, 2012.

Семейство *Spanioderidae*: *Izykhia tridentis* Aristov, 2012.

Семейство *Neraphidiidae*: *Fodinopenna abakanica* Aristov, 2014.

Исады – Россия, Вологодская обл., Великоустюжский р-н, левый берег р. Сухона в 1 км выше д. Исады; верхняя пермь, верхнесеверодвинский подъярус, полдарсская свита, нижняя часть каликинской пачки.

Отряд *Cnemidolestida*.

Подотряд *Cnemidolestina*.

Семейство *Sylvabestiidae*: *Ivkinus conjunctus* (Aristov et Storozhenko, 2011).

Отряд *Eoblattida*.

Подотряд *Eoblattina*.

Семейство *Cacurgidae*: *Kitchuga ryzhkovae* Aristov, 2012.

Семейство *Permotermopsidae*: *Permotermopsis commasticatus* Aristov, 2013.

Семейство Bardapteridae: *Issadische maximum* Aristov, 2012.

Семейство Megakhosaridae: *Parakhosara kopylovi* Aristov, 2009; *P. mutoviensis* Aristov, 2009; *P. reticulata* Aristov, 2013; *Abbrevikhosara ovoidea* Aristov, 2013; *Megakhosarodes tensilis* Aristov, 2013.

Семейство Blattogryllidae: *Baharellinus dilaceratus* Aristov, 2013, *B. porrectus* Aristov, 2013.

Подотряд Protophasmatina.

Семейство Protophasmatidae: *Permeoblatta borealis* Aristov et Rasnitsyn, 2010.

Семейство Mesorthopteridae: *Mesoidelia gorochovi* Aristov, 2013; *Tshermyaninus biforis* Aristov, 2014; *Permorthopteron foliaceus* Aristov, 2014; *Parastenaropodites panneus* Aristov, 2014; *P. exossis* Aristov, 2014; *Mesoidelia procera* Aristov, 2014; *M. riphaea* Aristov, 2014.

Семейство Soyanopteridae: *Poldarsia relictaria* Aristov et Rasnitsyn, 2011.

Калтан – Россия, Кемеровская обл., Новокузнецкий район, правый берег р. Калтан у нижней окраины дер. В. Калтан; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус, кузнецкая свита.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Eoblattina.

Семейство Ideliidae *Aenigmidelia incredibilis* Sharov, 1961; *Archidelia elongata* Sharov, 1961; *A. ovata* Sharov, 1961; *Sojanidelia kostina* Storozhenko, 1992.

Семейство Megakhosaridae: *Megakhosarina explicata* (Sharov, 1961); *M. delucida* (Sharov, 1961); *M. simplex* (Sharov, 1961).

Подотряд Protophasmatina.

Семейство Mesorthopteridae: *Paridelia pusilla* Sharov, 1961.

Семейство Euriptilonidae: *Euryplilodes cascus* Sharov, 1961.

Караунгир – Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, хр. Саур, правый берег р. Караунгир у устья р. Майчат; средняя пермь, уржумский ярус, акколканская и майчатская свиты.

Отряд Spermidolestida.

Подотряд Parmapterina.

Семейство Protombiidae: *Sigmophlebia rugulosa* Aristov, 2013.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Eoblattina.

Семейство Megakhosaridae: *Megakhosarodes zaisanicus* Storozhenko, 1990; *Protophlastogryllus zaisanicus* Storozhenko, 1990.

Подотряд *Protophasmatina*.

Семейство *Mesorthopteridae*: *Parastenaropodites vyaticus* (Aristov, 2009); *Taskanatus asiaticus* (Storozhenko, 1997).

Каргала – Россия, Оренбургская обл., Сакмарский р-н, отвалы Каргалинских медных рудников; средняя пермь, уржумский ярус, аманакская свита.

Отряд *Eoblattida*.

Подотряд *Eoblattina*.

Семейство *Megakhosaridae*: *Megakhosara fasciipennis* Martynov, 1937; *M. nana* Aristov, 2009; *Syndesmorpha composita* Martynov, 1937; *Kargalokhosara terraiffosa* Aristov, 2009.

Семейство *Ideliidae*: *Metidelia kargalensis* Martynov, 1937.

Карризо Арройо (*Carrizo Arroyo*) – США, Нью Мехико, округ Валенсия; нижняя пермь, низы вульфкемпского (ассельского) яруса, свита Бурзум, пачка Рэд Тэнкс.

Отряд *Snemidolestida*.

Подотряд *Snemidolestina*.

Семейство *Spanioderidae*: *Carrizocladus arroyo* Rasnitsyn, 2004.

Кастл Холлоу (*Castl Hollow*) – США, Техас, округ Бэйлор, 5 км юго-восточнее г. Фульда. нижняя пермь, низы леонардского яруса серия Вичита, свита Белле Плэйнс.

Отряд *Eoblattida*.

Подотряд *Eoblattina*.

Семейство *Cacurgidae*: *Ideliopsis ovalis* Carpenter, 1948.

Кедровка – Россия, Кемеровская обл., Кемеровский р-н, правобережье р.Томь, левый склон долины р. Кедровки; нижняя пермь, кунгурский ярус, ишановский горизонт.

Отряд *Snemidolestida*.

Подотряд *Snemidolestina*.

Семейство *Spanioderidae*: *Narkeminuta permiana* Aristov, 2012.

Китяк – Россия, Кировская обл., Малмыжский р-н, левый берег р. Китяк напротив д. Большой Китяк; средняя пермь, верхнеказанский подъярус, белебеевская свита.

Отряд *Snemidolestida*.

Подотряд *Snemidolestina*.

Семейство *Sylvabestiidae*: *Kityakia artrita* Aristov, 2014.

Подотряд *Parmapterina*.

Семейство *Protrembiidae*: *Kirovopteron luteus* Aristov, 2015.

Отряд *Eoblattida*.

Подотряд *Eoblattina*.

Семейство Ideliidae: *Stenasopodites magna* Storozhenko, 1992.

Семейство Permotermopsidae: *Idelina mala* Aristov, 2015; *Belebey mutilus* Aristov, 2015.

Семейство Megakhosaridae: *Microkhosara fragilis* Storozhenko, 1993.

Подотряд Protophasmatina.

Семейство Atactophlebiidae: *Malmyzhia kazanica* Aristov, 2015.

Кишертъ (= Усть-Кишертъ, = Зуевский лог, = Саламатинский лог) – Россия, Пермский край, Кишертский р-н, басс. р. Сылва недалеко от устья р. Барда около с. Усть-Кишертъ; нижняя пермь, кунгурский ярус, иреньский горизонт, кошелевская свита.

Отряд Сnemidolestida.

Подотряд Parmapterina.

Семейство Pinideliidae: *Kishertia tricubitalis* Aristov, 2004.

Комментри (Commentry) – Франция, департамент Алье; верхний карбон, стефанский ярус В-С, верхняя угленосная толща бассейна Комментри.

Отряд Сnemidolestida.

Подотряд Сnemidolestina.

Семейство Сnemidolestidae: *Cnemidolestes woodwardi* Brongniart, 1883, *Protodiamphipноа gaudryi* Brongniart, 1885, *Bouleites latipennis* Lameere, 1917.

Семейство Ctenoptilidae: *Ctenoptilus elongatus* (Brongniart, 1893).

Отряд Eoblattida.

Подотряд Eoblattina.

Семейство Eoblattidae: *Eoblatta robusta* (Brongniart, 1893).

Подотряд Protophasmina.

Семейство Protophasmidae: *Protophasma dumasi* Brongniart, 1879; *Ischnoptera diaphanes* Béthoux et Nel, 2005.

Корчакол – Россия, Кемеровская обл., Кузнецкий р-н, левый берег р. Кондома у п. Корчакол; средняя пермь, казанский ярус, нижеказанский подъярус, усятская свита.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Eoblattina.

Семейство Permothermopsidae: *Kortshakolia ideliformis* Sharov, 1961.

Кульчумово – Россия, Оренбургская обл., Саракташский р-н, правый берег р. Сакмара, в 3 км. ниже д. Кульчумово; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, вязовская свита.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Protophasmatina.

Семейство Mesorthopteridae: *Parastenaropodites circumhumata* Aristov, 2014.

Ланс (Lens) – Франция, регион Нор-Па-де-Кале, департамент Па-де-Кале, округ Ланс; верхний карбон, вестфальский ярус D, свита д’Эдуард.

Отряд Snemidolestida.

Подотряд Snemidolestina.

Семейство Суменоплебиidae: *Суменоплебия карпентери* Pruvost, 1919.

Семейство Emphylopteridae: *Emphyloptera lecrivaini* Pruvost, 1919.

Лейбах (Lebach) – Германия, Саарланд; нижняя пермь, ассельский ярус, лебахиевы слои.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Eoblattina.

Семейство Permotermpsidae: *Permula lebachensis* Schlechtendal, 1913.

Линтон (Linton) – США, Индиана, округ Виго; верхний карбон, вестфальский ярус D, свита Линтон.

Отряд Snemidolestida.

Подотряд Snemidolestina.

Семейство Sylvabestiidae: *Sumixam maximus* Bethoux et Grossmann, 2011.

Лланбрадч (Llanbradach) – Великобритания, Уэльс; верхний карбон, вестфальский ярус В.

Отряд Paoliida.

Paoliida incertae familia: *Pseudofouquea cambrensis* (Allen, 1901).

Лодев (Lodève Basin) – Франция, Эро; средняя пермь, свита Салагоу, пачка Mérifons.

Отряд Snemidolestida.

Подотряд Snemidolestina.

Семейство Tillyardembiidae: *Paralongzhua elongata* Prokop, Szwedо, Lapeyrie, Garrouste et Nel, 2015 (обнажение F21 “Le Saut”).

Отряд Eoblattida.

Подотряд Eoblattina.

Семейство Megakhosaridae: *Permoharellus salagousensis* Prokop, Szwedо, Lapeyrie, Garrouste et Nel, 2015 (обнажение “Les Vignasses”); “Oborella” lodevensis Prokop, Szwedо, Lapeyrie, Garrouste et Nel, 2015 (обнажение F40 “Le Moural B”).

Ломоватка – Украина, Луганская обл., Попасненский р-н, песчаный карьер в 0,8 км ЮЮВ д. Калиново; верхний карбон, касимовский ярус, исаевская свита.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Eoblattina.

Семейство Eoblattidae: *Lomovatka udovichenkoi* Aristov, 2015.

Мидко (Midco) – США, Оклахома, округ Нобль; нижняя пермь, леонардский (низы кунгурского) ярус, свита Веллингтон.

Отряд Snemidolestida.

Подотряд Parmapterina.

Семейство Protembiidae: *Sigmophlebia engeli* Béthoux et Beckemeyer, 2007.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Eoblattina.

Семейство Euryptilonidae: *Stereopterum rotundum* Carpenter, 1950.

Монсо-ле-Мин (Montceau-les-Mines) – Франция, Бургундия, провинция Сонна и Луара; верхний карбон, стефанский ярус В.

Отряд Snemidolestida.

Подотряд Snemidolestina.

Семейство Snemidolestidae: *Amphiboliacridites joanesi* Langiaux et Parriat, 1974.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Eoblattina.

Семейство Eoblattidae: *Eoblatta zeilleri* Langiaux et Parriat, 1974.

Моой Ривер (Mooi River) – ЮАР, Квазулу-Наталь; верхняя пермь, вятский ярус, серия Бофорт, свита Нормандиен.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Eoblattina.

Семейство Megakhosaridae: *Liomopterina clara* Riek, 1973; *Miolopterina tenuipennis* Riek, 1976.

Мэзон Крик (Mazon Creek) – США, Иллинойс, округ Гранди; верхний карбон, демойнский ярус, свита Карбондейл, сланцы Фрэнсис Крик.

Отряд Snemidolestida.

Подотряд Snemidolestina.

Семейство Snemidolestidae: *Aetophlebia singularis* Scudder, 1885; *Narkema taeniatum* Handlirsch, 1911.

Семейство Spanioderidae: *Miamia bronsoni* Dana, 1864, *Dieconeura arcuata* Scudder, 1885.

Семейство Gerapompidae: *Gerapompus blattinoides* Scudder, 1885, *G. extensus* Scudder, 1885, *G. schucherti* Handlirsch, 1906.

Подотряд Parmapterina.

Семейство Parmapteridae: *Heterologus langfordorum* Carpenter, 1944.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Eoblattina.

Семейство Eoblattidae: *Anegertus cubitalis* Handlirsh, 1919; *Lobeatta schneideri* Béthoux, 2005.

Семейство Sacurgidae: *Sacurgus spilopteris* Handlirsh, 1911.

Подотряд Protophasmatina.

Семейство Protophasmatidae: *Protophasma galtieri* Béthoux et Schneider, 2010; *Nectoptilus mazonus* Béthoux, 2005.

Напервилль (Naperville) – США, Иллинойс; верхний карбон, вестфальский ярус D, свита Карбондэйл, пачка Francis Creek Shale.

Отряд Spermidolestida.

Подотряд Spermidolestina.

Семейство ?Cymenophlebiidae: *Parapaolia superba* Scudder, 1885.

Недуброво – Россия, Вологодская обл., Кичгородский р-н, левый берег р. Кичменга около д. Недуброво; верхняя пермь, верхневятский подъярус, вохминский горизонт, низы вохминской свиты, недубровская пачка.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Eoblattina.

Семейство Megakhosaridae: *Protoblattogryllus nedubrovensis* Aristov, 2011.

Нидермошель (Niedermoschel) – Германия, Рейнланд-Пфальц; нижняя пермь, ассельский ярус, свита Майзенхейм.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Protophasmatina.

Семейство Protophasmatidae: *Nosipteron niedermoschelensis* Béthoux et Poschmann, 2009.

Ново-Александровка – Россия, Оренбургская обл., Тюльганский р-н, левый берег р. Купля в 6 км от д. Троицкое; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, вязовская свита.

Отряд Spermidolestida.

Подотряд Parmapterina.

Семейство Protrembiidae: *Kuplya minutissima* Aristov, 2013.

Обора (Obora) – Чешская Республика, Южноморавский край, район Бланско; нижняя пермь, низы сакмарского яруса, свита Летовице, пачка Бачов.

Отряд *Cnemidolestida*.

Подотряд *Cnemidolestina*.

Семейство *Sylvabestiidae*: *Cerasopterum gracile* Kukulová, 1964.

Подотряд *Parmapterina*.

Семейство *Protembaliidae*: *Ventopterum rapidum* Kukulová, 1964.

Отряд *Eoblattida*.

Подотряд *Eoblattina*.

Семейство *Doubraviidae*: *Doubravia annosa* Kukulová, 1964.

Писберг (Piesberg) – Германия, Нижняя Саксония, карьер Писберг севернее г. Оснабрюк; верхний карбон, вестфальский ярус D, Hangendes von Flöz Dreibänke.

Отряд *Cnemidolestida*.

Подотряд *Cnemidolestina*.

Семейство *Cnemidolestidae*: *Narkeminopsis sowiaki* Brauckmann et Nerd, 2005.

Отряд *Eoblattida*.

Подотряд *Eoblattina*.

Семейство *Protophasmidae*: *Protophasma multidiffusus* (Brauckmann et Nerd, 2005).

Питтстон (Pittston) – США, Пенсильвания, округ Лузерн, окрестности г. Питтстон; верхний карбон, демойнский ярус, свита Потсвилл.

Отряд *Cnemidolestida*.

Подотряд *Cnemidolestina*.

Семейство *Spanioderidae*: *Dieconeurites rigidus* (Scudder, 1885).

Покча – Россия, Пермский край, Чердынский р-н; нижняя пермь, уфимский ярус, соликамский горизонт.

Отряд *Eoblattida*.

Подотряд *Eoblattina*.

Семейство *Ideliidae*: *Kolvidelia curta* G.Zalessky, 1950.

Радсток (Radstok) – Великобритания, графство Сомерсет; верхний карбон, верхи вестфальского яруса D, свита Радсток.

Отряд *Cnemidolestida*.

Подотряд *Cnemidolestina*.

Семейство *Cnemidolestidae*: *Narkeminopsis eddi* Whalley, 1979.

Райтлингтон (Writhlington) – Великобритания, графство Сомерсет; верхний карбон, верхи вестфальского яруса D, свита Радсток.

Отряд *Cnemidolestida*.

Подотряд *Cnemidolestina*.

Семейство *Spanioderidae*: *Miamia rossorum* Béthoux et Jarzhembovski, 2010 и *Etotabla gillae* Béthoux et Jarzhembovski, 2010.

Рессе (*Ressaix*) – Бельгия, Эно; верхний карбон, вестфальский ярус А.

Отряд *Paoliida*.

Семейство *Paoliidae*: *Zdenekia occidentalis* Laurentiaux-Vieira et Laurentinaux, 1986.

Сояна (= Ива-гора, = Шеймо-гора, = Летопада). Россия, Архангельская обл., Мезенский р-н, правый берег р. Сояна в 56-60 км от устья; средняя пермь, казанский ярус, нижеказанский подъярус, ивагорские слои.

Отряд *Cnemidolestida*.

Подотряд *Cnemidolestina*.

Семейство *Tillyardembiidae*: *Kungurembia biarmica* Aristov et Rasnitsyn, 2010.

Подотряд *Parmapterina*.

Семейство *Protembiidae*: *Sojanoraphidia rossica* Martynova, 1952; *Parabarmaleus sojanensis* Novokshonov, 1997; *Repka stramenis* Aristov et Rasnitsyn, 2011, *R. repens* Aristov et Rasnitsyn, 2011, *R. curta* Aristov et Rasnitsyn, 2011, *Tshekardomina novokshonovi* Aristov, 2015, *Soyanocadaver cryptis* Aristov, 2015.

Отряд *Eoblattida*.

Подотряд *Eoblattina*.

Семейство *Permotermopsidae*: *Permotermopsis roseni* Martynov, 1939; *P. pectinata* Martynov, 1939.

Семейство *Ideliidae*: *Stenaropodites sojanensis* Storozhenko, 1992; *S. mistshenkoi* Storozhenko, 1992; *Sojanidelia maculosa* Storozhenko, 1992; *S. striata* Storozhenko, 1992; *S. lineata* Storozhenko, 1992; *S. fluctuosa* Storozhenko, 1992; *S. makarkini* Storozhenko, 1992; *S. nana* Storozhenko, 1992; *S. parvula* Storozhenko, 1992; *S. fasciata* Storozhenko, 1992; *S. maculosa* Storozhenko, 1992; *S. longula* Storozhenko, 1992.

Семейство *Megakhosaridae*: *Parakhosara nasuta* Storozhenko, 1993; *P. proxima* Storozhenko, 1993; *P. amoena* Storozhenko, 1993; *P. magna* Storozhenko, 1994; *Ivakhosara pectomediana* Aristov, 2009; *Blattokhosara minuscula* (Aristov, 2009); *Megakhosarella paula* Aristov, 2015.

Семейство *Blattogryllidae*: *Permoblattogryllus praecox* Aristov, 2011.

Семейство *Soyanopteridae*: *Soyanoptera volucris* Aristov et Rasnitsyn, 2011.

Семейство *Doudraviidae*: *Iva permiana* Aristov, 2015.

Подотряд *Eoblattina*.

Семейство Mesorthopteridae: *Parastenaropodites intricatus* (Aristov, 2009); *P. aquilonius* Aristov, 2014.

Семейство Bardapteridae: *Olgaephilus emendatus* Storozhenko, 1990; *Letopala costalis* Aristov et Rasnitsyn, 2011.

Семейство Atactophlebiidae: *Atactophlebia sharovi* Storozhenko, 1994.

Семейство Idelinellidae: *Idelinella macroptera* Storozhenko, 1992.

Сосновец-Климантув (Sosnowiec-Klimontów; =°Porąbka-Klimontów Mine). Польша, Силезское воеводство; верхний карбон, вестфальский ярус А, свита Мадстоун, пачка Залеже.

Отряд Paoliida.

Семейство Paoliidae: *Zdenekia silesiensis* Procop, Krzemiński, Krzemińska, Wojciechowski, 2012; *Darekia sanguinea* Procop, Krzemiński, Krzemińska, Wojciechowski, 2012.

Отряд Eoblattida.

Eoblattida incertae sedis: *Silesiapteron jarmilae* Prokop et al., 2014.

Суриёкова I. Кемеровская обл., Кузнецкий р-н, левый берег р. Томь выше устья р. Суриёкова. Средняя пермь, казанский ярус, казанково–маркинская свита.

Отряд Eoblattida.

Семейство Megakhosaridae: *Megakhosarella regressa* Sharov, 1961.

Сяхэнь (Xianheyan) – Китай, Нинься (Нинься-Хуэйский АО), г. Чжунвэй; верхний карбон, намюрский ярус В-С, свита Тупо.

Отряд Spemidolestida.

Подотряд Spemidolestina.

Семейство Spanioderidae: *Sinopteron huangheense* Prokop et Ren, 2007, *Miamia maimai* Béthoux, Gu, Yue et Ren, 2012, *Chenxiella liuae* Liu, Ren et Prokop, 2009, *Longzhua loculata* Gu, Bethoux et Ren, 2011, *Xixia huban* Gu, Béthoux et Ren, 2014, *Protomiamia yangi* Du, Béthoux, Gu et Ren, 2016.

Семейство Emphylopteridae: *Gulou carpenteri* Béthoux, Cui, Kondratieff, Stark et Ren, 2011.

Подотряд Parmapterina.

Семейство Parmapteridae: *Heterologus duyiwuer* Béthoux, Gu et Ren, 2012.

Тайо (Taio) – Бразилия, Санта-Катарина; верхний карбон-нижняя пермь, касимовский-ассельский ярус, серия Итараре.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Protophasmatina.

Семейство Protophasmatidae: *Taiophlebia niloriclasodae* Martins-Neto, 2007.

Теш – Россия, Кемеровская обл., Кузнецкий р-н, левый берег р. Теш в 1 км севернее устья р. Большая Березовая; средняя пермь, казанский ярус, нижеказанский подъярус, усятская свита.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Protophasmatina.

Семейство Permoplectinidae: *Permoplectina sibirica* Aristov, 2015.

Тихие Горы – Россия, Татарстан, правый берег р. Кама у пристани Тихие Горы; средняя пермь, казанский ярус, нижеказанский подъярус, байтуганская свита, лингуловые слои.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Eoblattina.

Семейство Permoteropsidae: *Idelina kamensis* Storozhenko, 1992.

Подотряд Protophasmatina.

Семейство Atactophlebiidae: *Atactophlebia termitoides* Martynov, 1928.

Тюлькино – Россия, Пермский край, Соликамский р-н, правый берег р. Кама в 1 км выше с. Тюлькино; нижняя пермь, уфимский ярус, соликамский горизонт, соликамская свита, верхнесоликамская подсвита.

Отряд Spermoleptida.

Подотряд Spermoleptina.

Семейство Tillyardembiidae: *Kamamica promota* Aristov et Rasnitsyn, 2014.

Подотряд Spermoleptina.

Семейство Pinideliidae: *Pinidelia sukatchovae* Storozhenko, 1994.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Eoblattina.

Семейство Megakhosaridae: *Megakhosarella prisca* Aristov, 2010; *Ivakhosara prima* Aristov, 2010; *Parakhosara kamica* Aristov, 2017.

Хаген-Ворхале (Hagen Vorhalle) – Германия, Северный Рейн-Вестфалия, р-н Рур; верхний карбон, верхи намюрского яруса B, Vorhalle Beds.

Отряд Paoliida

Семейство Paoliidae: *Kemperala hagensis* Brauckmann, 1984 и *Holasicia rasnitsyni* Brauckmann, 1984.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Eoblattina.

Семейство Sacurgidae: *Kochopteron hoffmannorum* Brauckmann, 1984.

Хендрик (Hendrik) – Нидерланды, Южный Лимбург; верхний карбон, вестфальский ярус А.

Отряд Paoliida.

Семейство Paoliidae: “Paolia vetusta”: Laurentiaux, 1950.

Жука (Jucá farm) – Бразилия, штат Санта Катарина, муниципалитет Анитаполис; верхний карбон-нижняя пермь, касимовский-ассельский ярус, серия Итараре, свита Анитаполис.

Отряд Snemidolestida.

Подотряд Snemidolestina.

Семейство Spanioderidae: Carpenteroptera onzii Pinto, 1990.

Чекарда – Россия, Пермский край, Суксунский р-н, левый берег р. Сылва у устья р. Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, иреньский горизонт, кошелевская свита.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Eoblattina.

Семейство Ideliidae: Rachimentomon reticulatum G.Zalessky, 1939; Sylvidelia latipennis Martynov, 1940; Sylviodes perlodes Martynov, 1940; Sojanidelia floralis Rasnitsyn, 1996; Tshekardelia media Aristov, 2002; Micaidelia minutissima Aristov, 2004.

Семейство Euryptilonidae: Euryptilon blattoides Martynov, 1940; Euryptilodes commatulus Aristov, 2004; Jubala pectinata (Novokshonov, 2000).

Семейство Megakhosaridae: Parakhosara martynovi (Storozhenko, 1993); P. coalita Aristov, 2004; Tshekhosara improvida Novokshonov, 1998; Pectinokhosara sylvardembioides Aristov, 2004.

Семейство Doubraviidae: Koshelevka megakhosaroides (Aristov, 2004).

Подотряд Protophasmatina.

Семейство Mesorthopteridae: Parastenaropodites stirps Aristov et Rasnitsyn, 2014.

Семейство Atactophlebiidae: Kirkorella mira G.Zalessky, 1939; Novokshonovus ignoratus Aristov et Rasnitsyn, 2014.

Семейство Idelinellidae: Permostriga augustalis Novokshonov, 1999; Strigulla cuculiophora (Aristov, 2002), Sylvastriga miranda Aristov, 2004; Scutistriga scutata Aristov et Rasnitsyn, 2012 и Cucullistriga cucullata Aristov et Rasnitsyn, 2012.

Семейство Permopectinidae: Permopectina tshekardensis Aristov, 2005.

Семейство Soyanopteridae: Stereosylva singularis Aristov, 2002.

Eoblattida incertae sedis: Gurianovella silphidoides G.Zalessky, 1939; Czekardia blattoides Martynov, 1940; Sylvanympha tshekardensis Novokshonov et Pan'kov, 1999.

Отряд *Cnemidolestida*.

Подотряд *Cnemidolestina*.

Семейство *Tillyardembiidae*: *Tillyardembia antennaeplana* G.Zalessky, 1937, *T. ravisedorum* Novokshonov et Vilesov, 1993, *Kungurembia brevicervix* Aristov, 2004, *K. pallida* Aristov, 2004.

Семейство *Sylvabestiidae*: *Sylvabestia tenuis* Aristov, 2000, *Sojanopermula tshekardensis* Aristov, 2004, *S. minor* Aristov, 2004, *Neprotembia truncata* Aristov, 2004.

Семейство *Neraphidiidae*: *Neraphidia mitis* Novokshonov et Novokshonova, 1997; *N. rigida* Aristov, 2004.

Подотряд *Parmapterina*.

Семейство *Parmapteridae*: *Parmaptera permiana* Aristov et Rasnitsyn, 2015.

Семейство *Protembiidae*: *Sojanoraphidia martynovae* Storozhenko et Novokshonov, 1995; *Tshekardembia sharovi* Novokshonov, 1995; *Aibolitus medicinus* Novokshonov et Storozhenko, 1996; *Sylvardembia tamaena* Novokshonov, 1997; *S. matura* Aristov, 2000; *Barmaleus dentatus* Novokshonov, 1997; *Paratillyardembia sepicolorata* Aristov, 2000; *Tshekardomina maculata* Novokshonov et Aristov, 2002; *Tsh. imbecilla* Aristov, 2004; *Tsh. imbecillissima* Aristov, 2004; *Tsh. subincurvata* Aristov, 2004.

Cnemidolestida incertae sedis: *Permedax effertus* Aristov, 2004; *Sylvalitoralis calcomessor* (Aristov, 2004); *S. cucculianicus* (Aristov, 2004).

Чепаниха – Россия, Удмуртия, Завьяловский р-н, долина р. Бахилки, левый приток р. Нечжинки, 1,8 км севернее дер. Чепаниха; средняя пермь, уржумский ярус.

Отряд *Cnemidolestida*.

Подотряд *Cnemidolestina*.

Семейство *Sylvabestiidae*: *Tshepanichoptera lacera*

Чуня – Россия Красноярский край, Эвенкийский р-н, левый берег р. Чуня, правого притока р. Подкаменная Тунгуска, в 12 км ниже устья реки Ёробы; верхний карбон, касимовский ярус, катский горизонт, катская свита.

Отряд *Cnemidolestida*.

Подотряд *Cnemidolestina*.

Семейство *Cnemidolestidae*: *Narkemina angustata* Martynov, 1930, *N. angustiformis* Sharov, 1961, *N. kata* Aristov, 2012, *Narkeminopsis inversa* Aristov, 2012, *Narkemulla sibirica* Aristov, 2012, *Evenkiophlebia collucata* Aristov, 2012, *Carbonokata storozhenkoi* Aristov, 2012, *Tshunoptera ampla* Aristov, 2012.

Эйвон (*Avion*) – Франция, Па-де-Кале, Эйвон, ‘Terril N°7’; верхний карбон, вестфальский ярус C-D.

Отряд Paoliida.

Семейство Paoliidae: *Paolia* sp.

Отряд Snemidolestida.

Подотряд Snemidolestina.

Семейство Spanioderidae: *Westphalopsocus pumilio* Azar, Nel, Engel et Bourgoïn, 2013; *Aviologus duquesnei* Coty, Háva, Prokop, Roques et Nel, 2014.

Эльмо (Elmo) – США, Канзас, округ Дикинсон, район Баннер, в 5 км юго-восточнее г. Эльмо; нижняя пермь, низы леонардского яруса, серия Самнер, свита Веллингтон, пачка Карлтон.

Отряд Snemidolestida.

Подотряд Snemidolestina.

Семейство Psoropteraidae: *Psoroptera cubitalia* Carpenter, 1976.

Семейство Sylvabestiidae: *Elmopterus rotundum* Béthoux et Beckemeyer, 2007.

Семейство Pterygidae: *Pteryg absurdus* Aristov et Rasnitsyn, 2014.

Подотряд Parmapterina.

Семейство Protrembiidae: *Protrembia permiana* Tillyard, 1937; *Aibolitus minutus* Béthoux et Beckemeyer, 2007.

Отряд Eoblattida.

Подотряд Eoblattina

Семейство Euryptilonidae: *Stereopterus rotundum* Carpenter, 1950; *S. maculosum* Carpenter, 1966; *S. breve* Carpenter, 1966.

Eoblattida incertae sedis: *Elmonympha carpenteri* Vrsansky et al., 2017.

Глава 3. Морфология и индивидуальное развитие примитивных гриллоновых.

Номенклатура жилок крыла примитивных гриллоновых принята нами по Rasnitsyn, Quicke (2002). Обозначения жилок (рис. 3.1): “С” – ложная коста, SC – субкоста, R – радиус, RS – радиус-сектор, М – ствол медианы, МА – передняя ветвь медианы, RS+МА – анастомоз радиус-сектора и передней ветви медианы, МР – задняя ветвь медианы, М₅ – мощная косая жилка, между стволами М и CuA, реже между стволом М и CuA₁ или между МР и стволом CuA. Cu – ствол кубитальной жилки, CuA – передняя ветвь кубитальной жилки, CuA₁ – передняя ветвь CuA, CuA₂ – задняя ветвь CuA, CuP – задняя ветвь кубитальной жилки, А – анальные жилки. CuA₁ и CuA₂ выделяются при четком разделении CuA в базальной четверти на две ветви (задняя чаще простая), отходящие от ствола CuA под углом. Задними ветвями CuA мы называем слепые или заканчивающиеся на CuP ветви CuA (более мощные, чем поперечные жилки) в интеркубитальном поле. Прекостальное поле – базальный участок костального поля (между С и SC), отделенный “С”, костальная лопасть – базальный участок костального поля отделенный складкой и расположенный над изогнутым и утолщенным участком SC. Субкостальное поле – поле между SC и R, интеррадиальное между R и RS, медиальное между МР и CuA, интеркубитальное между CuA и CuP. Клавус – обособленная, чаще более-менее ланцетовидная, анальная область, отделенная глубокой складкой, по которой проходит CuP.

Яйца ископаемых примитивных гриллоновых известны только для пермских кнемидолестид Protembiiidae (*Tshekardomina maculata*: Новокшенов, Аристов, 2002) и триасовых Blattogryllidae (*Costatooviblatia aenigmatica*: Стороженко, 1992). Яйца протембиид крупные, с гладкой поверхностью, у блаттогриллид небольшие, с жесткими продольными ребрами. У современных зоблаттид Grylloblattidae яйца овальной формы, черного или темно-коричневого цвета, с гладким хорионом, длиной 1.6–2.3 мм и диаметром 0.7–1.0 мм. Развитие яйца продолжается 5–6 месяцев, нередко наблюдается эмбриональная диапауза длительностью 1–2 года (Стороженко, 1998).

На сегодняшний день известно небольшое количество ископаемых нимф, которые могут относиться к примитивным гриллоновым. Все они были отнесены к Grylloblattida (Аристов и др., 2006). В связи с перераспределением семейств последнего отряда в результате пересмотра системы гриллоновых (Aristov, 2014a; 2015a) определить отрядную принадлежность большинства этих нимф затруднительно (Vrsanski et al., 2017).

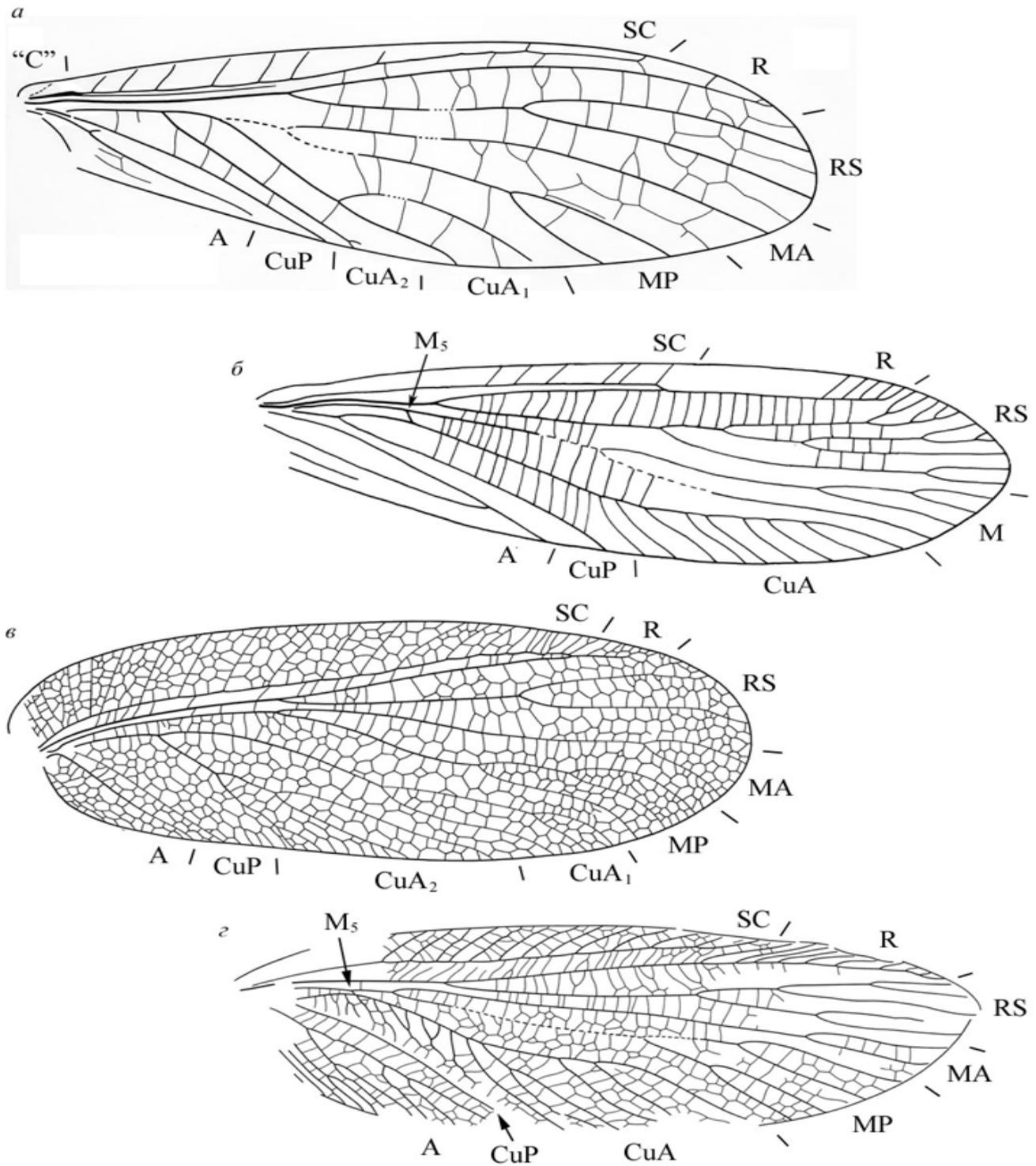


Рис. 3-1. Жилкование передних крыльев примитивных гриллоновых: *a* – *Tshekardomina maculata* Novokshonov et Aristov, 2002 (Cnemidolestida: Soyanoraphidiidae; из Aristov, 2016); *б* – *Tillyardembia antennaeplana* G.Zalesky, 1937 (Cnemidolestida: Tillyardembiidae; из Aristov, Rasnitsyn, 2009); *в* – *Permostriga angustata* Novokshonov, 1999 (Eoblattida: Idelinellidae; из Аристов, Расницын, 2012, с изменениями); *г* – *Idelina kamensis* Storozhenko, 1992 (Eoblattida: Permotermopsidae; из Aristov, 2015b). Обозначения см. в тексте.

К отряду Eoblattida несомненно относятся только нимфы пермских *Kirkorella mira* G. Zalesky, 1939 (Atactophlebiidae: Aristov, 2004) и современных Grylloblattidae. Вероятно, к атактофлебиидам относится и *Tataronympha kamensis* Aristov, Novokshonov et Pan'kov, 2006 из пермского местонахождения Тихие Горы. Эта нимфа сходна с *Kirkorella mira*, кроме того, остатки этих нимф довольно многочисленны и встречаются вместе с массовой атактофлебиидой *Atactophlebia termitoides*. Однако отсутствие полной последовательности стадий развития заставляет рассматривать этот вид как отдельный таксон Eoblattida incertae familia. Вероятно, к эоблаттидам относятся сходные с *Kirkorella* нимфы *Czekardia blattoides* Martynov, 1940, *Gurianovella sylphidoides* G. Zalesky, 1939 и *Sylvonympha tshekardensis* Novokshonov et Pan'kov, 1999 из пермской Чекарды. Последние две нимфы водные, но не относятся ни к веснянкам, не поденкам (Аристов и др., 2006). К кнемидолестидам неясного положения может относиться *Permedax effertus* Aristov, 2004 (описан как Tylliardembiidae: Aristov, 2004) и *Sylvalitoralis* Aristov, 2004 из Чекарды. Нимфы, описанные из кунгурской Чекарды, уфимской Воркуты, казанских Тихих Гор, северодвинских Исад и вятского Кербо (Аристов и др., 2006; Aristov, 2008; 2013), вероятнее всего, относятся к Reculida.

Нижнепермские нимфы из местонахождения Эльмо в США были определены как представители Lemmatophoridae gen. sp. (Carpenter, 1935) и позднее упоминались в этом качестве (Стороженко, 1998). Это семейство отнесено нами к отряду Reculida (Aristov, 2015a). Нами эти нимфы были описаны как *Elmonympha carpenteri* Vrsanski et al., 2017 (Eoblattida incertae sedis: Vrsanski et al., 2017). *Euryptolodes horridus* Sharov, 1961 из Калтана, описанный как представитель Euryptilonidae (Шаров, 1961), вероятно, относится к Palaeodyctioptera. Практически не отличающиеся нимфы описаны из карбона США (Мэзон Крик) и Великобритании (Рошдал). У этих нимф сохранилось жилкование на крыловых зачатках, позволяющее отнести их к палеодиктиоптерам (Prokop et al., 2016). Из триаса был описан *Triaseuryptilon acosti* (Marquat, 1991), отнесенный к пермскому семейству Atactophlebiidae (Storozhenko, 1997b). Вероятно, *T. acosti* является веснянкой (Н.Д. Синиченкова, лич. сообщ.).

На сегодняшний день постэмбриональное развитие известно только для эоблаттид: современных Grylloblattidae и пермских Atactophlebiidae (Стороженко, 1998). Единственным ископаемым примитивным гриллоновым, для которого известны все стадии постэмбрионального развития, является упоминавшаяся выше эоблаттида *Kirkorella*

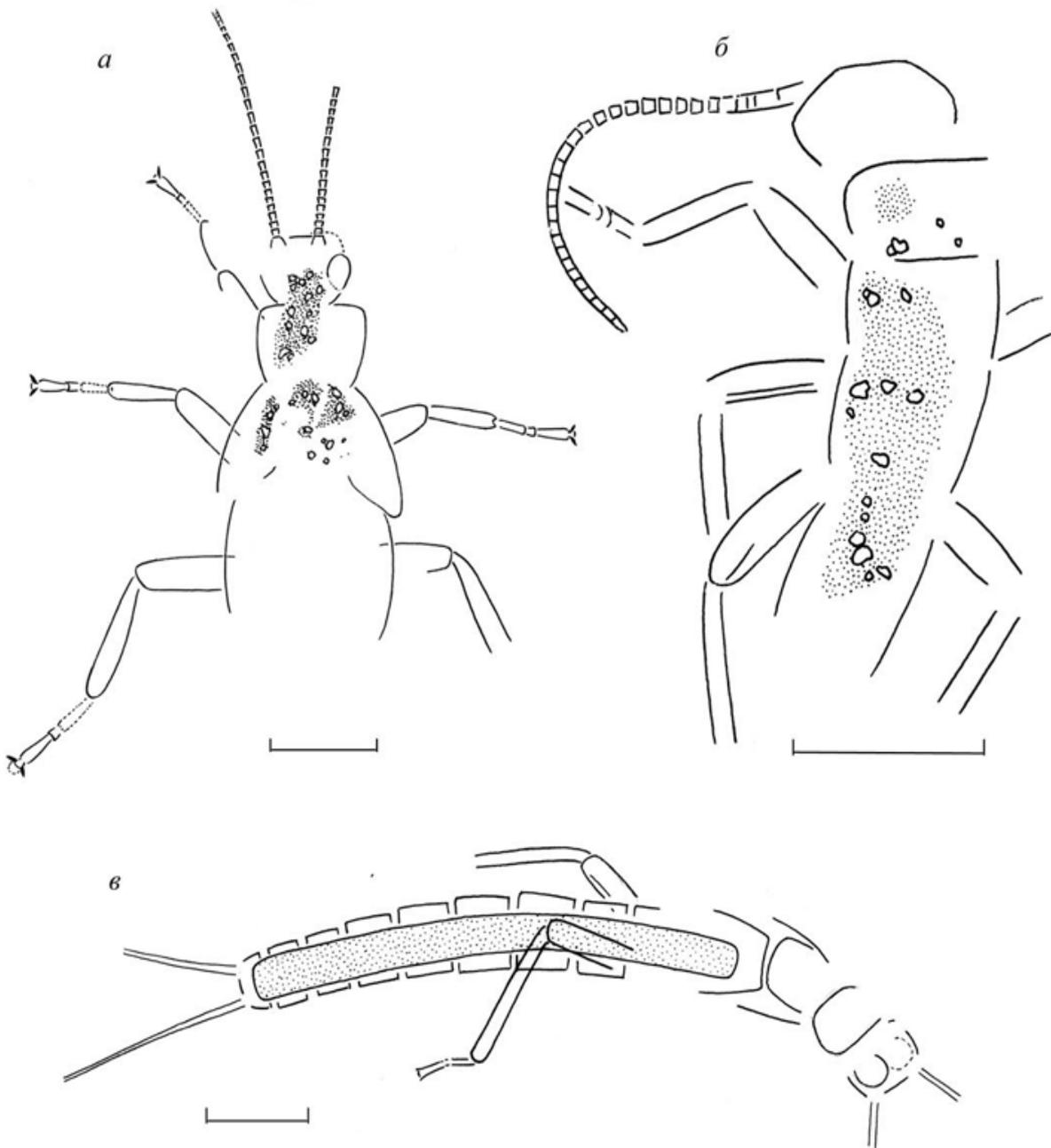


Рис. 3.2. Нимфы вероятных кнемидолестидовых неясного положения, общий вид: а, б – представители рода *Sylvalitoralis*: а – *S. calcomessor* (Aristov, 2004), голотип ПИН, № 4987/47; б – *S. curculianicus* (Aristov, 2004), голотип ПИН, № 4987/48 (из Aristov, 2004); в – *Permedax effertus* Aristov, 2004, голотип ПИН, № 1700/1988 (из Aristov, Rasnitsyn, 2009). Длина масштабной линейки на а соответствует 5 мм, на б, в – 2 мм.

mira из атактофлебиид. Для этого вида известно девять нимфальных возрастов. Развитие происходит с постепенным расчленением лапки (от простой-трехчлениковой у нимф до пятичлениковой у имаго), крыловые зачатки отмечены с восьмого возраста, створки яйцеклада с шестого (Стороженко, 1998; Аристов, 1999). Постепенное расчленение лапки атактофлебиид является уникальным среди гриллоновых насекомых. Для современных эоблаттид Grylloblattidae отмечено восемь нимфальных возрастов. Отличия имаго и нимф разных возрастов сводится к увеличению размеров и количества члеников церок с 2 до 7-10. Постепенное расчленение лапки отсутствует (Стороженко, 1998).

Таким образом, индивидуальное развитие примитивных гриллоновых известно только для эоблаттид, для которых характерно неполное превращение. Для пермских *Atactophlebiidae* предполагалось развитие по типу протометаболии, т.е. с наличием крылатых предимагинальных (субимагинальных) форм (Шаров, 1957; Расницын, 1980; Стороженко, 1998). Это предположение было сделано А.Г. Шаровым (1957), изучившим серию крыльев *Atactophlebia termitoides* (*Atactophlebiidae*) из пермского местонахождения Тихие Горы в Татарстане. Судя по нормальному рельефу жилок (Мартынов, 1930б)), в данном случае речь идет о брахиптерии (Bethoux et al., 2005; Shcherbakov, 2015). У других эоблаттид укороченные крылья описаны у *Megakhosaridae* (Аристов, 2011а; Aristov, 2013; Storozhenko, Aristov, 2014). Кроме того, предположение об археметаболии у атактофлебиид делает их единственным семейством в надотряде с таким типом развития. Для еще одной атактофлебииды *Kirkorella mira* из пермской Чекарды также предполагалась археметаболия. Однако в качестве имаго в эту серию были включены крылья, впоследствии описанные как *Novokshonovus ignoratus* из *Atactophlebiidae* (Aristov, Rasnitsyn, 2015). Разница в размерах между двумя остальными “субимагинальными” стадиями вполне укладывается в рамки индивидуальной изменчивости эоблаттид. Постепенное расчленение лапки является нетипичным для гриллоновых. Однако, возможно, по этому признаку атактофлебииды не уникальны среди примитивных гриллоновых. В этой группе (за исключением веснянок) трехчлениковая лапка у имаго редка. Трехчлениковая лапка у имаго известна только у *Eoblattidae* (*Eoblattida*) и некоторых *Protembiiidae* (*Cemidolestida*). Трехчлениковая лапка у нимф примитивных гриллоновых известна для родов *Czekardia*, *Sylvonympha* и *Sylvalitoralis*. У *Gurianovella* и *Elmonympha* передние лапки простые, средние и задние двухчлениковые. Эти нимфы, вероятно, не относятся к атактофлебидам (Аристов и др., 2006). Нам кажется, что постепенное расчленение лапки могло возникнуть вторично в качестве атавизма и само по себе недостаточно для предположения о сохранении археметаболии у атактофлебиид,

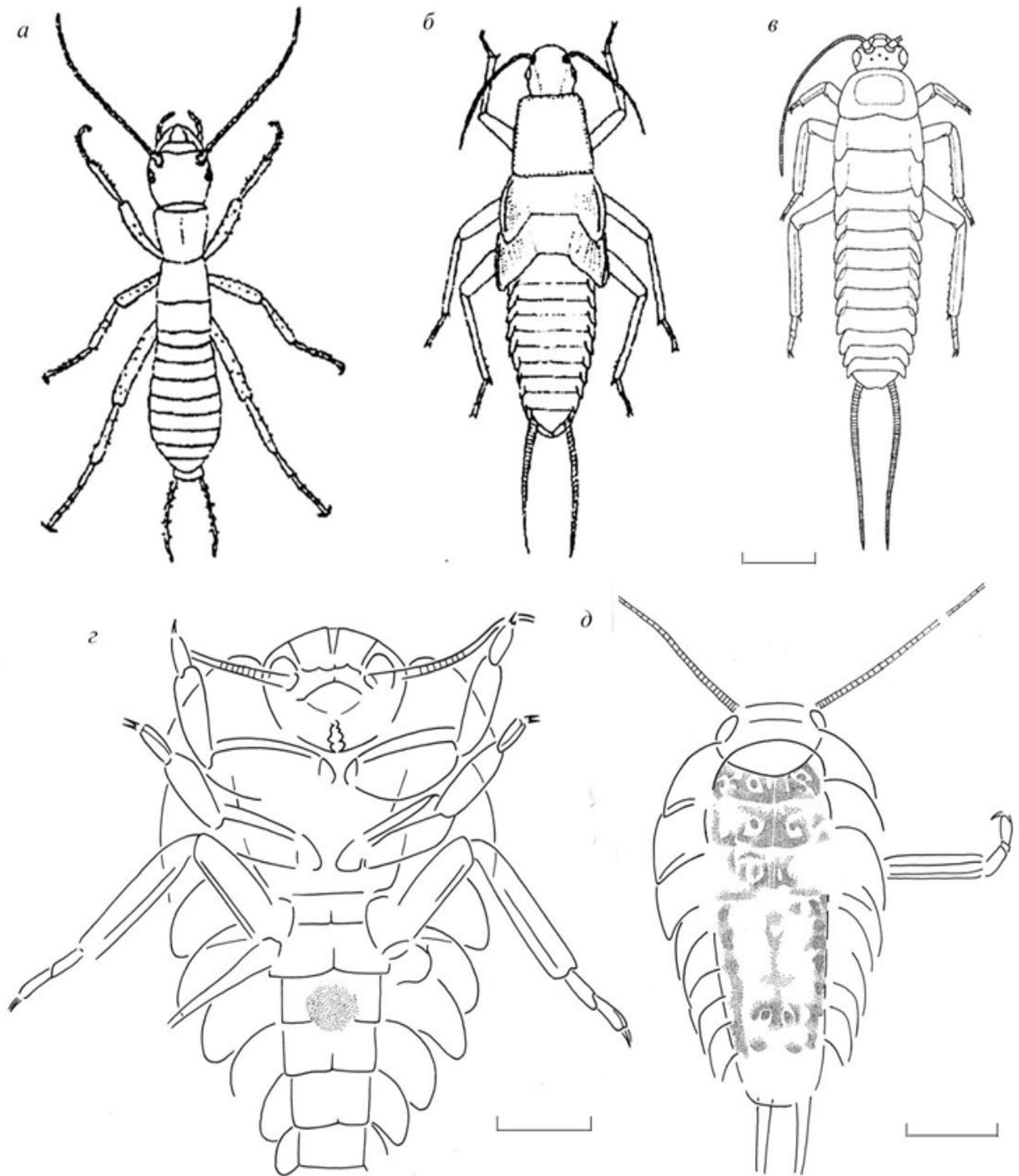


Рис. 3.3. Нимфы эоблаттидовых, общий вид: *a* – *Grylloblatta campodeiformes* Walker, 1914, семейство Grylloblattidae; *б* – *Atactophlebia termitoides* Martynov, 1928; *в* – *Kirkorella mira* G.Zalessky, 1939, семейство Atactophlebiidae (из Стороженко, 1998); *з* – *Gurianovella sylphidoides* G.Zalessky, 1939, экз. ПИН, № 1987/51 (из Аристов и др., 2006); *д* – *Czekardia blattoides* Martynov, 1940, голотип ПИН, № 188/139 (из Аристов, 2017б). Длина масштабной линейки на *в* – соответствует 10 мм, на *з* – 2 мм, на *д* – 3 мм

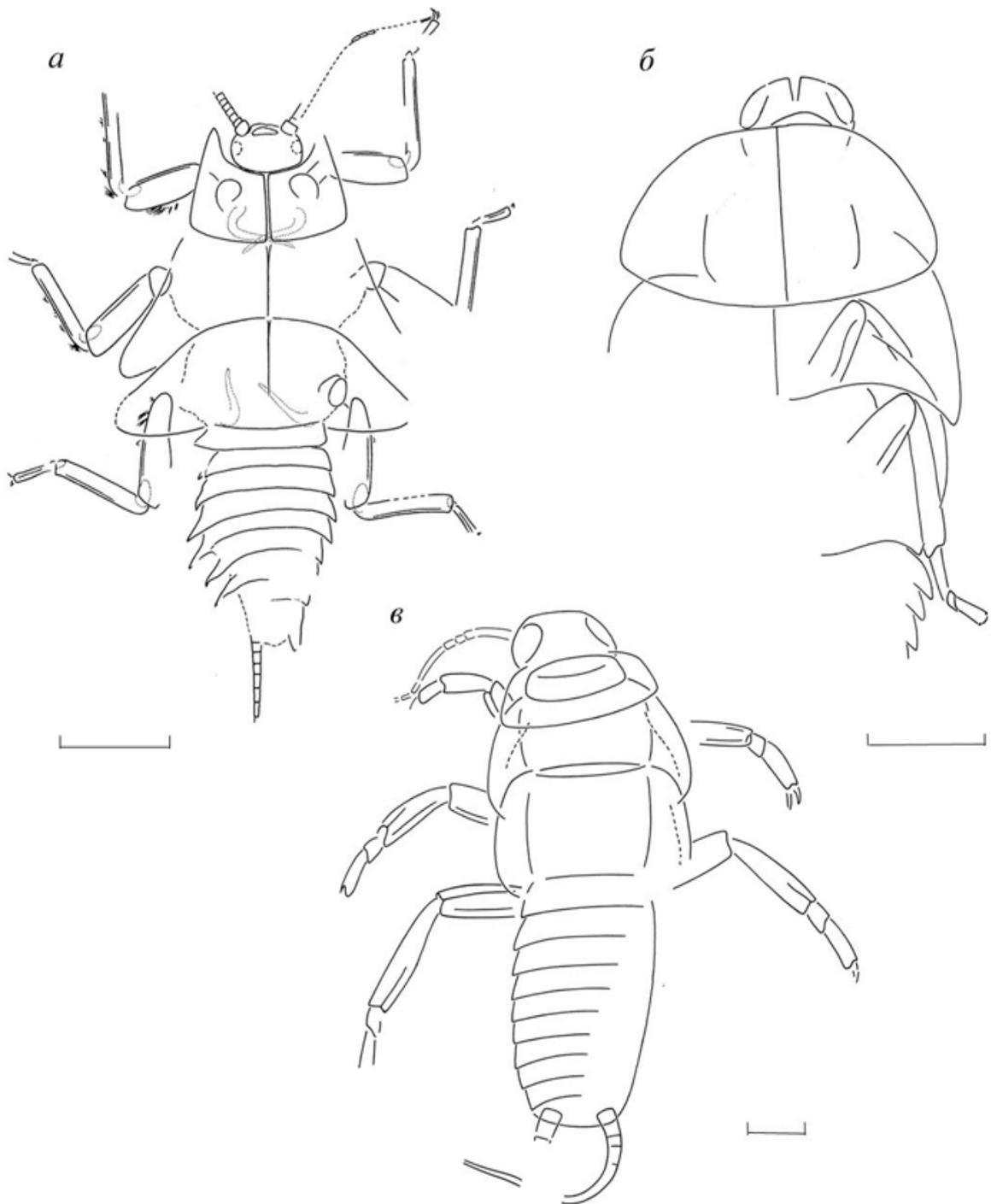


Рис. 3.4. Нимфы примитивных Grillonidae, общий вид: а – *Sylvanympa tshekardensis* Novokshonov et Pan'kov, 1999, голотип ПИН, № 4987/94 (из Novokshonov, Pan'kov, 1999); б – *Iblattia attrepida* Aristov, 2017, голотип ПИН, № 1700/2002 (из Aristov, 2017); в – *Elmonympa carpenteri* Vrsansky et al., 2017, голотип MCZ, № 3622ф, в (из Vrsansky et al., 2017). Длина масштабной линейки на а, б соответствует 3 мм, на в – 1 мм.

единственных таким типом развития и при том не самых примитивных среди гриллоновых.

Предположение о развитии *Daldubidae* и *Narkeminidae* по типу протометаболии (Стороженко, 1998) основывалось на форме сохранности мембраны крыльев и наличии нескольких размерных классов у *Narkemina angustata* из *Narkeminidae* (=°*Cnemidolestidae*: Aristov, 2014), интерпретированных как субимагинальные и имагинальные стадии (Стороженко, 1998). В действительности серия экземпляров *N. angustata* включала представителей нескольких разных родов и видов *Cnemidolestidae* (Аристов, 2013б).

****Глава 4. Классификация палеозойских примитивных гриллоновых насекомых.**

В главе монографически описаны таксоны примитивных гриллоновых рангом от отряда до рода. В описание включена ревизованная синонимика, диагнозы (от отряда до семейства), их состав и распространение. Приведены определительные таблицы подотрядов, семейств и родов. Таким образом, описано три отряда, четыре подотряда (установлены автором), 29 семейств (шесть установлено автором), 10 семейств сведено в синонимы, четыре семейства исключены из состава примитивных гриллоновых. Изучены и ревизованы 157 родов, из них 55 установлено автором.

Класс Insecta Linné, 1758

Подкласс Scarabaeona Laicharting, 1781 (= Pterigota Gegenbaur, 1878)

Инфракласс Gryllones Laicharting, 1781 (= Polyneoptera Martynov, 1923)

Надотряд Paoliidea Handlirsch, 1906.

Paoliidea: Родендорф, 1977, с. 19; Расницын, 1980, с. 29; Rasnitsyn, Aristov, 2016, с.

2.

Типовой отряд – Paoliida Handlirsch, 1906.

Диагноз. Крупные насекомые с компактным телом, очень длинными антеннами и ногами, низкокрышевидным складыванием вытянутотреугольных крыльев. Крылья в сложенном состоянии перекрываются только анальными областями, на отпечатках лежат не параллельно. Пронотум без параноталий, ноги длинные, прицепные.

Переднее крыло вытянутое, сужающееся к вершине, все жилки, кроме CuP выпуклые, SC, дистальные ветви RS, M и CuA расположены на вогнутых участках мембраны. Прекостальное поле отсутствует, костальное поле у основания RS шире субкостального. SC впадает в R (у некоторых *Zdenekia* заканчивается развилком на C и R) в дистальной четверти крыла. R без задних ветвей (кроме *Sustaia*), RS начинается в базальной трети крыла (у *Olinka* у середины), чаще с передними ветвями в интеррадиальном поле. M начинает ветвиться у середины крыла за основанием RS, M₅ впадает в CuA до ее разделения на ветви (у *Darekia* M и CuA слиты на коротком расстоянии). CuA слабо S-образно изогнута, не разделена на CuA₁ и CuA₂, иногда с передними ветвями в медиальном поле и всегда с задними ветвями в интеркубитальном поле. CuA гребенчатая назад, передняя ветвь дихотомическая, подходит к заднему краю крыла под углом, близким к 45°. Интеркубитальное поле расширено в основании, CuP простая (у *Holasicia* с коротким развилком).

Заднее крыло более правильно и широко треугольное, чем переднее, все жилки, кроме выпуклой R (и, иногда, RS), слабо вогнутые. SC заканчивается на C (у Paolia), на R или развилком (Zdenekia). RS начинается в базальной четверти крыла, иногда со слепыми ветвями в интеррадиальном поле. M ветвится в базальной трети крыла (у некоторых Zdenekia ближе к его середине), задняя ветвь часто слепая или слита с CuA. M₅, если сохранилась, впадает в CuA или свободная, слепо заканчивается в медиальном поле. CuA плавно S-образно изогнута, начинает ветвиться за своей серединой, иногда со слепыми передними (Paolia) и задними (Zdenekia, Katerinka) ветвями. CuP с одним-двумя короткими развилками. Анальная область не увеличена, не подгибается в покое. Поперечные жилки образуют архедиктий, жилки с многочисленными концевыми развилками.

Сравнение. От остальных надотрядов гриллоновых Paoliidea отличаются, прежде всего, низкокрышевидным складыванием первично гомономных крыльев (задняя пара шире передней, но без подворачивающейся анальной области). У остальных гриллоновых складывание крыльев плоское или облегающее, заднее крыло с крупной, подгибающейся в покое анальной лопастью (у эмбий, термитов и некоторых веснянок крылья становятся гомономными вторично). По пропорциям тела, типу складывания и общему плану жилкования крыльев Paoliida sensu Rasnitsyn, 2002 наиболее сходны с примитивными зоблаттидами семейства Casurgidae, в особенности с карбоновым родом Kochopteron Brauckmann, 1984 (Aristov, 2015a). По строению тела какургиды отличаются от паолиид только наличием параноталий на пронотуме. По жилкованию передних крыльев какургиды отличаются SC, заканчивающейся на C (не образуя развилки), отсутствием передних ветвей RS и CuA в интеррадиальном и медиальном полях (возможно кроме Kochopteron) и не гребенчатой назад CuA. Основным отличием какургид является расширенная (и, вероятнее всего, подгибающаяся при складывании) анальная область заднего крыла (известна только для типового рода Casurgus: Béthoux, 2006), обычного для гриллоновых строения.

Состав. Типовой отряд.

Отряд Paoliida Handlirsch, 1906.

Paoliida Родендорф, 1977, с. 19; Расницын, 1980, с. 30; Rasnitsyn, 2002, с. 83; Prokop, Nel, 2007, с. 79; Prokop et al., 2012, с. 163; 2014a, с. 159; 2014b, с. 603; Rasnitsyn, Aristov, 2016, с. 9.

Protoptera: Шаров, 1968, с. 8; Стороженко, 1998, с. 44; Горохов, 2004, с. 7.

Prothoptera (part.): Carpenter, 1992, с. 101; Стороженко, 1998, с. 43.

Типовое семейство – Paoliidae Handlirsch, 1906.

Диагноз. Тот же, что и для надотряда.

Состав. Типовое семейство.

Семейство Paoliidae Handlirsch, 1906.

Paoliidae Handlirsch, 1906, с. 682; Kukalová, 1958, с. 935; Шаров, 1968, с. 8; Расницын, 1980, с. 30; Brauckmann, 1991, с. 184; Carpenter, 1992, с. 101; Rasnitsyn, 2002, с. 83; Горохов, 2004, с. 10; Prokop, Nel, 2007, с. 79; Prokop et al., 2012, с. 163; 2014a, с. 159; 2014b, с. 603; Rasnitsyn, Aristov, 2016, с. 9.

Katerinkidae: Prokop, Nel, 2007, с. 82; Prokop et al., 2014a, с. 176, сведено в синонимы Rasnitsyn, Aristov, 2016, с. 9.

Типовой род – Paolia Smith, 1871.

Диагноз. Тот же, что и для надотряда.

Описание. Голова небольшая, гипогнатная с небольшими глазами, очень длинными (длиннее переднего крыла) антеннами с вытянутыми члениками и длинными максиллярными щупиками. Пронотум небольшой, трапециевидный, сравним по величине с головой. Мезонотум небольшой, поперечный. Ноги направлены голенью вперед, очень длинные, передняя и средняя пара сходной длины. Передние коксы сближены, голень немного длиннее, лапка несколько короче бедра. Лапка пятичлениковая, самый длинный членик первый, самые короткие третий и четвертый. Вершины второго-четвертого члеников с пильвилами, вершина пятого с аролием и коготками. Переднее крыло с выпуклым передним краем, костальное поле шире субкостального, SC заканчивается в дистальной четверти крыла. R без задних ветвей (кроме Sustai Kukalová, 1958) RS начинается в базальной трети крыла (у Olinka Kukalová, 1958 у середины), ветвиться в его дистальной трети менее обильно чем CuA. M не разделена на MA и MP, с небольшим количеством ветвей. Стволы RS и M могут быть резко вогнутыми. CuP чаще вогнутая, может быть расположена на дне складки, отделяющей клавус (у Darekia Prokop et al., 2012).

Состав. 11 родов из верхнего карбона Северной Америки и Европы: Paolia Smith, 1871 из Френч Лик (= Брэкстон Кварри, США; морруанский ярус, соответствует намюрскому ярусу C; рис. 4.1, а), из Хендрик Майн (вестфальский ярус A Нидерландов) и из Эйвон, Шахта No 7 (вестфальский ярус C-D Франции); Zdenekia Kukalová, 1958 из Горни Суха (намюрский ярус C Чехии; рис. 4.1, б, в), Сосновец-Климантув (вестфальский

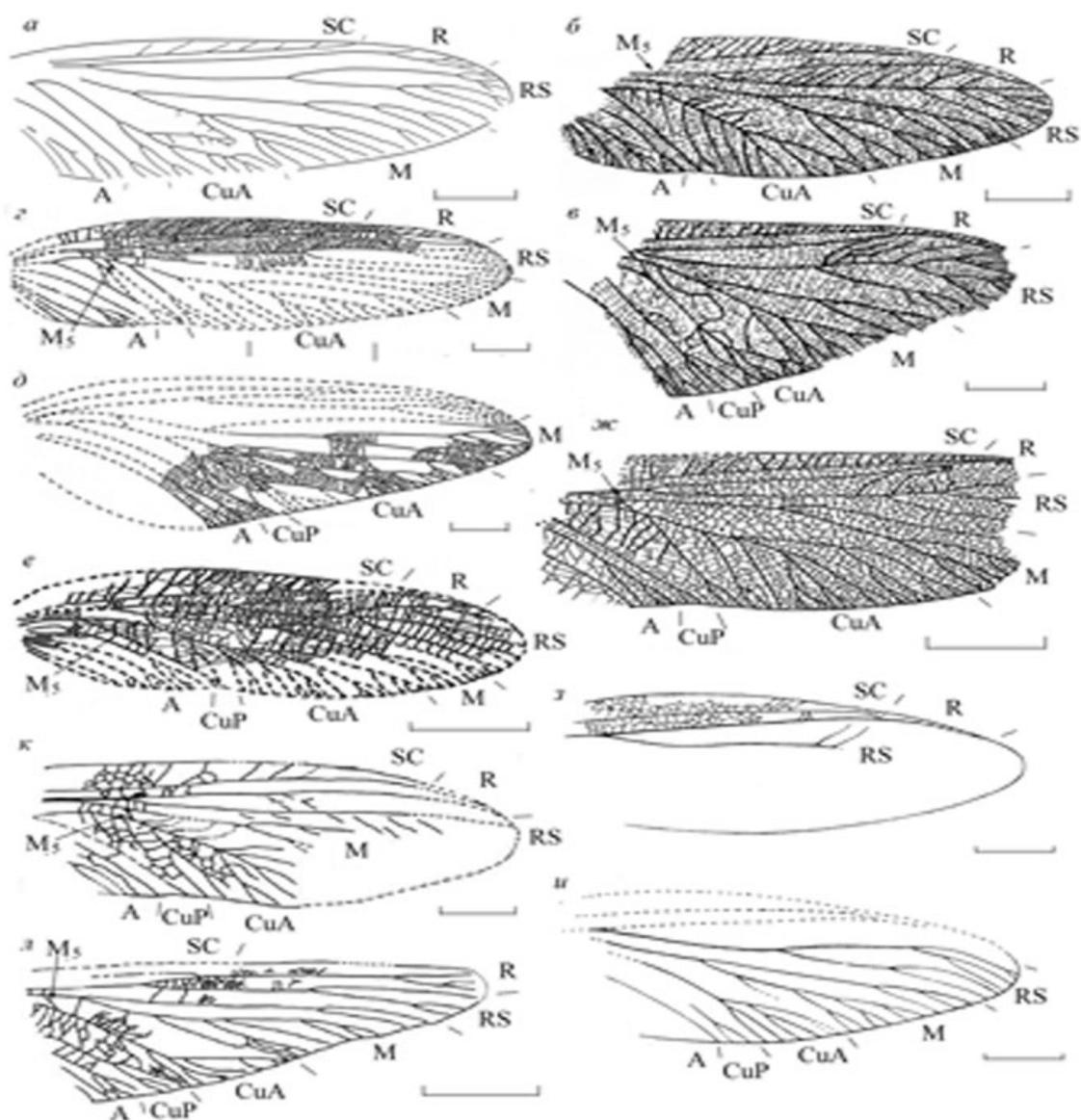


Рис. 4.1. Представители семейства Paoliidae (Paoliida): *a* – *Paolia vetusta* Smith, 1871, голотип НСМ № А72/51, заднее крыло (из Rasnitsyn, Aristov, 2016); *б* – *Zdenekia grandis* Kukulová, 1964, голотип ММО № В1006, переднее крыло; *в* – *Zdenekia* cf. *grandis* Kukulová, 1958, экз. ММО № В1009, заднее крыло; *г*, *д* – *Sustaia impar* Kukulová, 1958, голотип ММО, *г* – переднее, *д* – заднее крыло; *е* – *Olinka modica* Kukulová, 1958, голотип ММО, переднее крыло; *ж* – *Holasicia vetula* Kukulová, 1958, голотип ММО, переднее крыло (из Kukulová, 1958); *з*, *и* – *Kemperala hagensis* Brauckmann, 1984, голотип: *з* – переднее, *и* – заднее крыло (из Brauckmann, 1984); *к* – *Mertovia sustai* (Kukulová, 1958), голотип ММО № В13189, переднее крыло; *л* – *Katerinka hilaris* Prokor et Nel, 2007, голотип ММО № В11978, заднее крыло (из Prokor, Nel, 2007). Длина масштабной линейки соответствует 10 мм.

ярус А Польши) и Рессе (вестфальский ярус А Бельгии); *Sustaia* Kukulová, 1958 (рис. 4.1, *г*, *д*); *Olinka* Kukulová, 1958 из Горни Суха (рис. 4.1, *е*); *Holasicia* Kukulová, 1958 из Горни Суха (рис. 4.1, *ж*) и Хаген Ворхалле (намюрский ярус В Германии), *Kemperala* Brauckmann, 1984 из Хаген Ворхалле (рис. 4.1, *з*, *и*); *Mertovia* Prokor et Nel, 2007 из Глубина Пит (вестфальский ярус А Чехии; рис. 4.1, *к*), *Katerinka* Prokor et Nel, 2007 из

Дубрава Майн (намюрский-вестфальский ярус Чехии; рис. 4.1, κ) и, возможно, *Darekia* Prokop et al., 2012 из Сосновец-Климантув (Prokop et al., 2012; fig. 4, B).

Определительная таблица родов Paoliidae.

- 1 (4) Заднее крыло.
- 2 (3) Крыло без резкого сужения к вершине, SC заканчивается в дистальной трети крыла ...
..... *Paolia* Smith, 1871.
- 3 (2) Крыло резкого сужается к вершине, SC заканчивается до середины крыла
..... *Katerinka* Prokop et Nel, 2007.
- 4 (1) Переднее крыло.
- 5 (6) Основание M на небольшом расстоянии слито с CuA.....*Darekia* Smith, 1871.
- 6 (5) Основание M не слито с CuA.
- 7 (8) RS начинается у середины крыла..... *Olinka* Kukalová, 1958.
- 8 (7) RS начинается в базальной трети крыла.
- 9 (10) R с задними ветвями.....*Sustaia* Kukalová, 1958.
- 10 (9) R без задних ветвей.
- 11 (12) Передний край крыла прямой..... *Holascia* Kukalová, 1958.
- 12 (11) Передний край крыла выпуклый.
- 13 (14) Интеррадиальное поле плавно расширяется..... *Zdenekia* Kukalová, 1958.
- 14 (13) Интеррадиальное поле резко расширяется у своего основания.....
..... *Kemperala* Brauckmann, 1984.

Род *Paolia* Smith, 1871

Paolia Smith, 1871, с. 44; Scudder, 1885, с. 172; Handlirsch, 1906, с. 682; 1919, с. 532; 1922, с. 49; 1937, с. 45; Laurentiaux, 1953, с. 447; Kukalová, 1958, с. 935; Brauckmann, 1991, с. 185; Carpenter, 1992, с. 101; Rasnitsyn, 2002, с. 83; Prokop et Nel, 2007, с. 77; Prokop et al., 2012, с. 163; 2014b, с. 603; Rasnitsyn, Aristov, 2016, с. 9.

Типовой вид – *Paolia vetusta* Smith, 1871.

Состав. Типовой вид из Френч Лик (карбон США; рис. 5.01, а) и два неописанных крыла, определенных как *Paolia* sp. из Эйвон и Hendrik Mine (карбон Франции и Нидерландов, соответственно: Rasnitsyn, Aristov, 2016).

Род *Olinka* Kukalová, 1958.

Olinka Kukalová, 1958, с. 944; Brauckmann, 1991, с. 185; Carpenter, 1992, с. 101; Rasnitsyn, 2002, с. 83; Prokop, Nel, 2007, с. 79; Prokop et al., 2012, с. 163; 2014b, с. 604; Rasnitsyn, Aristov, 2016, с. 9.

Типовой вид – *O. modica* Kukulová, 1958.

Состав. Типовой вид из Горни Суха (карбон Чехии; рис. 4.1, е).

Род *Zdenekia* Kukulová, 1958.

Zdenekia Kukulová, 1958, с. 937; Brauckmann, 1991, с. 186; Carpenter, 1992, с. 101; Rasnitsyn, 2002, с. 83; Prokop, Nel, 2007, с. 79; Prokop et al., 2012, с. 163; 2014b, с. 604; Rasnitsyn, Aristov, 2016, с. 9.

Типовой вид – *Z. grandis* Kukulová, 1958.

Состав. Типовой вид из Горни Суха (карбон Чехии; рис. 4.1, б, в), *Z. occidentalis* Laurentiaux-Vieira and Laurentiaux, 1986 из Charbonnages de Ressaix (карбон Бельгии) и *Z. silesiensis* Prokop, Krzemiński, Krzemińska et Wojciechowski, 2012 из Сосновец-Климонтув (карбон Польши).

Род *Sustaia* Kukulová, 1958

Sustaia Kukulová, 1958, с. 945; Brauckmann, 1991, с. 186; Carpenter, 1992, с. 101; Rasnitsyn, 2002, с. 83; Prokop, Nel, 2007, с. 79; 2014b, с. 604; Rasnitsyn, Aristov, 2016, с. 9.

Типовой вид – *S. impar* Kukulová, 1958.

Состав. Типовой вид из Горни Суха (рис. 4.1, з, д).

Род *Holasicia* Kukulová, 1958

Holasicia Kukulová, 1958, с. 941; Brauckmann, 1984, с. 111; 1991, с. 193; Carpenter, 1992, с. 101; Rasnitsyn, 2002, с. 83; Prokop, Nel, 2007, с. 79; Prokop et al., 2012, с. 163; 2014b, с. 603; Rasnitsyn, Aristov, 2016, с. 9.

Типовой вид – *H. vetula* Kukulová, 1958.

Состав. Типовой вид из Горни Суха (рис. 4.1, ж) и *H. rasnitsyni* Brauckmann, 1984 из Хаген Ворхалле (карбон Германии).

Род *Kemperala* Brauckmann, 1984.

Kemperala Brauckmann, 1984, с. 111; 1991, с. 188; Rasnitsyn, 2002, с. 83; Prokop, Nel, 2007, с. 79; Prokop et al., 2012, с. 163; 2014b, с. 603; Rasnitsyn, Aristov, 2016, с. 9.

Типовой вид – *K. hagensis* Brauckmann, 1984.

Состав. Типовой вид из Хаген Ворхалле (карбон Германии; рис. 4.1, з, и)

Mertovia Prokop et Nel, 2007

Mertovia Prokop et Nel, 2007, с. 9; Prokop et al., 2012, с. 163; 2014b, с. 604; Rasnitsyn, Aristov, 2016, с. 9.

Типовой вид – *Holasicia sustai* Kukulová 1958.

Состав. Типовой вид из Глубина Пит (карбон Чехии; рис. 4-1, к).

Род *Katerinka* Prokop et Nel, 2007

Katerinka Prokop, Nel, 2007, с. 82; Prokop et al., 2012, с. 173; Rasnitsyn, Aristov, 2016, с. 9.

Типовой вид – *K. hilaris* Prokop et Nel, 2007.

Состав. Типовой вид из Дубрава Майн (карбон Чехии; рис. 4-1, л).

Darekia Prokop, Krzemiński, Krzemińska et Wojciechowski, 2012

Darekia Prokop et al., 2012, с. 186; 2014b, с. 603; Rasnitsyn, Aristov, 2016, с. 10.

Типовой вид – *D. sanguinea* Prokop, Krzemiński, Krzemińska et Wojciechowski, 2012.

Состав. Типовой вид из Сосновец-Климантув (карбон Польши; Prokop et al., 2012, fig. 4, B).

Надотряд *Perlidea* Latreille, 1802

Отряд *Cnemidolestida* Handlirsch, 1937

Cnemidolestida: Aristov, 2014a: 5; 2015a: 5; 2015b: 1327; 2016: 14.

Cnemidolestodea: Handlirsch, 1937: 63; Hamilton, 2003: 22; Béthoux, 2005a: 405; 2007: 3; Gu et al., 2011: 310; Coty et al., 2014: 464.

Cnemidolestoidea: Мартынов, 1938: 101.

Protorthoptera (part.): Handlirsch, 1906, с. 695; Carpenter, 1992, с. 97.

Protoblattoidea (part.): Handlirsch, 1906, с. 704; Шаров, 1962, с. 116.

Paraplecoptera (part.): Мартынов, 1938, с. 98; Шаров, 1962, с. 119.

Grylloblattida (part.): Родендорф, 1977, с. 19; Storozhenko, 2002, с. 278.

Archaeorthoptera (part.): Bethoux, Nel, 2002, с. 14.

Типовое семейство – *Cnemidolestidae* Handlirsch, 1906.

Диагноз. Пронотум без параноталий, задние ноги не прыгательные. Крылья складываются плоско, правая и левая пара перекрываются в покое не полностью. Переднее крыло не элитризовано, чаще с олигомеризованным жилкованием. RS без излома в местах впадения поперечных жилок, мощные r-rs и rs-m отсутствуют. Основание M свободное, чаще с развитой M₅, или слито с CuA. M начинает ветвиться в базальной трети крыла на некотором расстоянии дистальнее M₅ (кроме некоторых *Cnemidolestina*). CuA чаще без задних ветвей в интеркубитальном поле (кроме некоторых *Cnemidolestina*), достаточно поздно ветвящаяся, обычно гребенчатая назад или (у *Parmapterina*) разделена на CuA₁ и CuA₂ в своей базальной четверти, CuP простая (у некоторых *Parmapterina* с коротким развилком). Клавус чаще не выражен. Заднее крыло в покое не подгибается поперек, с подгибающейся анальной лопастью, отличается от переднего в основном раньше начинающимся RS и позже ветвящимися M и CuA. Гениталии самца симметричные, яйцеклад не редуцирован, церки членистые.

Состав. Два подотряда из позднего палеозоя и раннего мезозоя.

Подотряд *Cnemidolestina* Handlirsch, 1937

Cnemidolestina: Aristov, 2016, с. 16.

Типовое семейство – *Cnemidolestidae* Handlirsch, 1906.

Диагноз. “С” отсутствует (кроме *Stenoptilidae* и некоторых *Cnemidolestidae*), костальная лопасть не выражена (кроме *Prygidae*, некоторых *Spanioderidae* и *Sylvabestiidae*). SC заканчивается в дистальной трети крыла развилком на SC и R (кроме *Gerapompidae*, *Cymenophlebiidae* и *Sylvabestiidae*). RS начинается в базальной трети крыла (кроме *Prygidae* и некоторых *Sylvabestiidae*). M_5 впадает в CuA на некотором расстоянии до ее разделения на ветви. RS и M выпуклые или нейтральные. M, если первый развилок не редуцирован (у некоторых *Cnemidolestidae*), ветвится в базальной трети крыла (у *Tillyardembiidae*, *Cymenophlebiidae* у середины крыла, у *Prygidae* M простая или с коротким развилком). M_5 и первый развилок M не сближены. CuA не разделена на CuA₁ и CuA₂, гребенчатая назад, часто ветвится за своей базальной третью. Задние ветви CuA отсутствуют (кроме *Stenoptilidae*), CuP простая. Клавус не выражен (кроме *Cymenophlebiidae* и некоторых *Cnemidolestidae*).

Состав. 11 семейств из карбона и перми Северной и Южной Америки, Евразии, Мадагаскара и триаса Европы: *Cnemidolestidae* Handlirsch, 1906, *Spanioderidae* Handlirsch, 1906, *Gerapompidae* Handlirsch, 1906, *Cymenophlebiidae* Pruvost, 1919, *Emphylopteridae* Handlirsch, 1922, *Tillyardembiidae* G.Zalessky, 1938; *Psoropteridae* Carpenter, 1976; *Sylvabestiidae* Aristov, 2000, *Prygidae* Aristov et Rasnitsyn, 2014, *Neraphidiidae* Aristov, 2014 и *Stenoptilidae* Aristov, 2014.

Определительная таблица семейств подотряда *Cnemidolestina*

- 1 (2) MP слабая, заканчивается на CuA или MA, или полностью редуцирована.....
.....*Cnemidolestidae* Handlirsch, 1906.
- 2 (1) MP нормально развита.
- 3 (4) CuA с задними ветвями в интеркубитальном поле*Stenoptilidae* Aristov, 2014.
- 4 (3) CuA без задних ветвей в интеркубитальном поле.
- 5 (16) CuA ветвится проксимальнее базальной трети.
- 6 (13) SC заканчивается на R.
- 7 (8) RS начинается у середины крыла, вершина A₂ слита с A₁.....
.....*Prygidae* Aristov et Rasnitsyn, 2014.
- 8 (7) RS начинается в базальной трети крыла, вершина A₂ не слита с A₁.

- 9 (10) М ветвится перед основанием RS.....Neraphidiidae Aristov, 2014.
- 10 (9) М ветвится за основанием RS.
- 11 (12) Интеррадиальное поле узкое, CuA без частого гребня.....
.....Emphylopteridae Handlirsch, 1922.
- 12 (11) Интеррадиальное поле широкое, CuA с частым гребнем ветвей
.....Tillyardembiidae G.Zalessky, 1938.
- 13 (6) SC заканчивается на С.
- 14 (15) Вершина CuA сливается с МР.....Cumenophlebiidae Pruvost, 1919.
- 15 (14) Вершина CuA не сливается с МР.....Sylvabestiidae Aristov, 2000.
- 16 (5) CuA начинает ветвиться в ее базальной трети.
- 17 (18) SC заканчивается на R.....Spanioderidae Handlirsch, 1906.
- 18 (17) SC заканчивается на С.
- 19 (20) RS начинается за базальной четвертью крыла.....Gerapompidae Handlirsch, 1906.
- 20 (19) RS начинается в базальной четверти крыла....Psoropteridae Carpenter, 1976.

Семейство Cnemidolestidae Handlirsch, 1906

Cnemidolestidae Handlirsch, 1906, с. 135; 1922, с. 90; Мартынов, 1938, с. 101; Шаров, 1962, с. 124; Расницын, 1980, с. 165; Carpenter, 1992, с. 128; Аристов, 2013б, с. 40; Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 682; Aristov, 2014а, с. 10; 2015а, с. 5; 2016, с. 16.

Ischnoneuridae Handlirsch, 1906, с. 133 (типовой род: Ischnoneura Brongniart, 1893); Rasnitsyn, 2002: 258 (partim).

Aetophlebiidae Handlirsch, 1906, с. 708 (типовой род: Aetophlebia Handlirsch, 1906).

Aetophlebiidae Handlirsch, 1919, с. 52 (nom. transl.); 1922: 90; Шаров, 1962: 117; Rasnitsyn, 2002, с. 258; сведено в синонимы: Aristov, 2014а, с. 10.

Narkemidae Handlirsch, 1911, с. 321 (типовой род: Narkema Handlirsch, 1911); 1922, с. 90; Мартынов, 1938, с. 100; Шаров, 1962, с. 122; Расницын, 1980, с. 134; Carpenter, 1992, с. 119; Storozhenko, 1996а, с. 18; Béthoux, Nel, 2002, с. 17; Rasnitsyn, 2002, с. 258; сведено в синонимы: Aristov, 2014а, с. 10.

Narkeminidae Pinto, Ornellas, 1991, с. 93 (nom. n. pro Narkemocacurgidae Pinto et Ornellas, 1978: 310) (типовой род: Narkemina Martynov, 1930); Storozhenko, 1996, с. 18 (переописание); 1997, с. 4; Стороженко, 1998, с. 69; Rasnitsyn, 2002, с. 258; сведено в синонимы: Aristov, 2014а, с. 10.

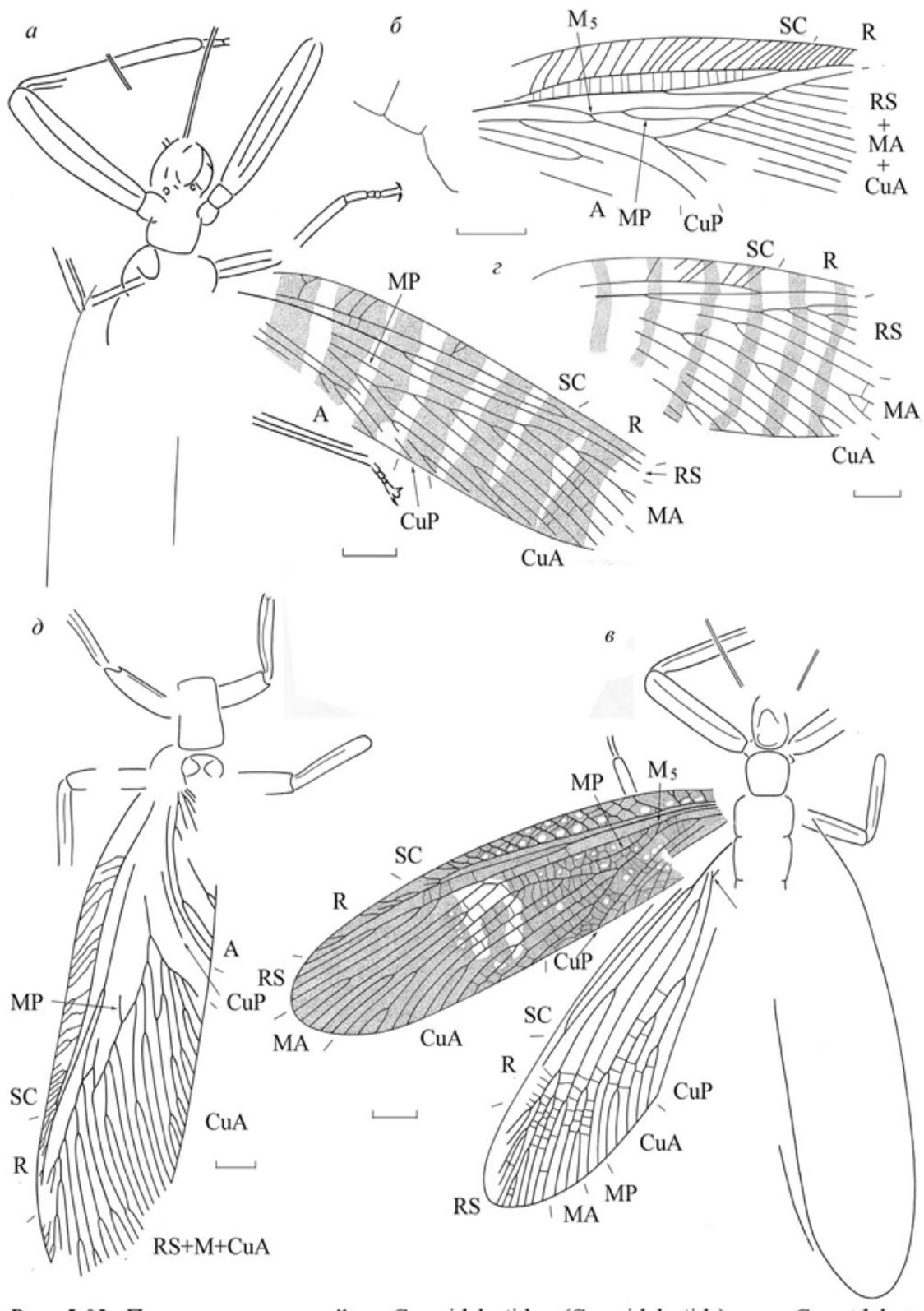


Рис. 4.2. Представители семейств Cnemidolestidae (Cnemidolestida): *a* – *Cnemidolestes woodwardi* (Brongniart, 1893), голотип MNHN-DHT-R51272, общий вид (по Rasnitsyn, 2002 с изменениями); *б* – *Aetophlebia singularis* Scudder, 1885, голотип USNM, № 038147, общий вид (ориг. рис. А.П. Расницына); *в* – *Protodiamphipnoa gaudryi* (Brongniart, 1885), реконструкция общего вида на основе неотипа MNHN-DHT-R51400, экз. MNHN-DHT-R 51393 и MNHN-DHT-R 51045 (из Аристов, 2011а); *г* – *Narkema taeniatum* Handlirsch, 1911, голотип YPM, № 40 (ориг. рис. А.П. Расницына); *д* – *Bouleites latipennis* Lameere, 1917, голотип DHT-R51241 (по Béthoux, Nel, 2005 с изменениями). Длина масштабной линейки соответствует 5 мм.

Типовой род – *Cnemidolestes* Handlirsch, 1906.

Диагноз. Голова небольшая с крупными глазами, простые глазки отсутствуют. Пронотум небольшой, квадратный или вытянуто прямоугольный. Передние ноги сильно увеличены, обычно много больше средних (у *Bouletes* Lameere, 1917 несколько меньше средних), без вооружения, средние и задние голени направлены вперед. Лапка с аролием, без пультвилл. В переднем крыле прекостальное поле с “С” (у *Narkemina angustata* Martynov, 1930 выражена короткая, не достигающая до переднего края крыла “С” и незамкнутое прекостальное поле) чаще не выражены, костальная лопасть не развита. SC вогнутая или выпуклая, без утолщения в основании, закачивается на R. RS начинается за базальной третью крыла, часто слит с MA, интеррадиальное поле не сужено. M с M₅, разделяется на MA и MP в базальной трети крыла, перед основанием RS. MP слабая, с изломами в местах впадения поперечных жилок, впадает в MA или CuA, или полностью редуцирована. CuA изогнута S-образно, начинает ветвиться в ее базальной половине, разделяется на два ствола, передний из которых гребенчатый назад, задний обычно гребенчатый вперед (у *Evenkiophlebia* Aristov, 2013, некоторых *Narkeminopsis* Whalley, 1979 и *Narkemina* задний ствол CuA дихотомический). Передний ствол CuA направлен в центре крыла к его переднему краю, чаще не параллелен MA (у *Narkema* и *Narkeminuta* Aristov, 2013 параллелен). Передняя ветвь CuA чаще слита с MA (у *Narkeminuta* и некоторых *Narkemina* передняя ветвь CuA свободная). CuP простая, вогнутая, заканчивается в базальной трети крыла. Клавус чаще не выражен (выражен у *Aetophlebia* Scudder, 1885, *Bouleites* Lameere, 1917, *Narkemina* Aristov, 2013 и *Carbonokata* Aristov, 2013), вершина A₂ чаще слита с A₁.

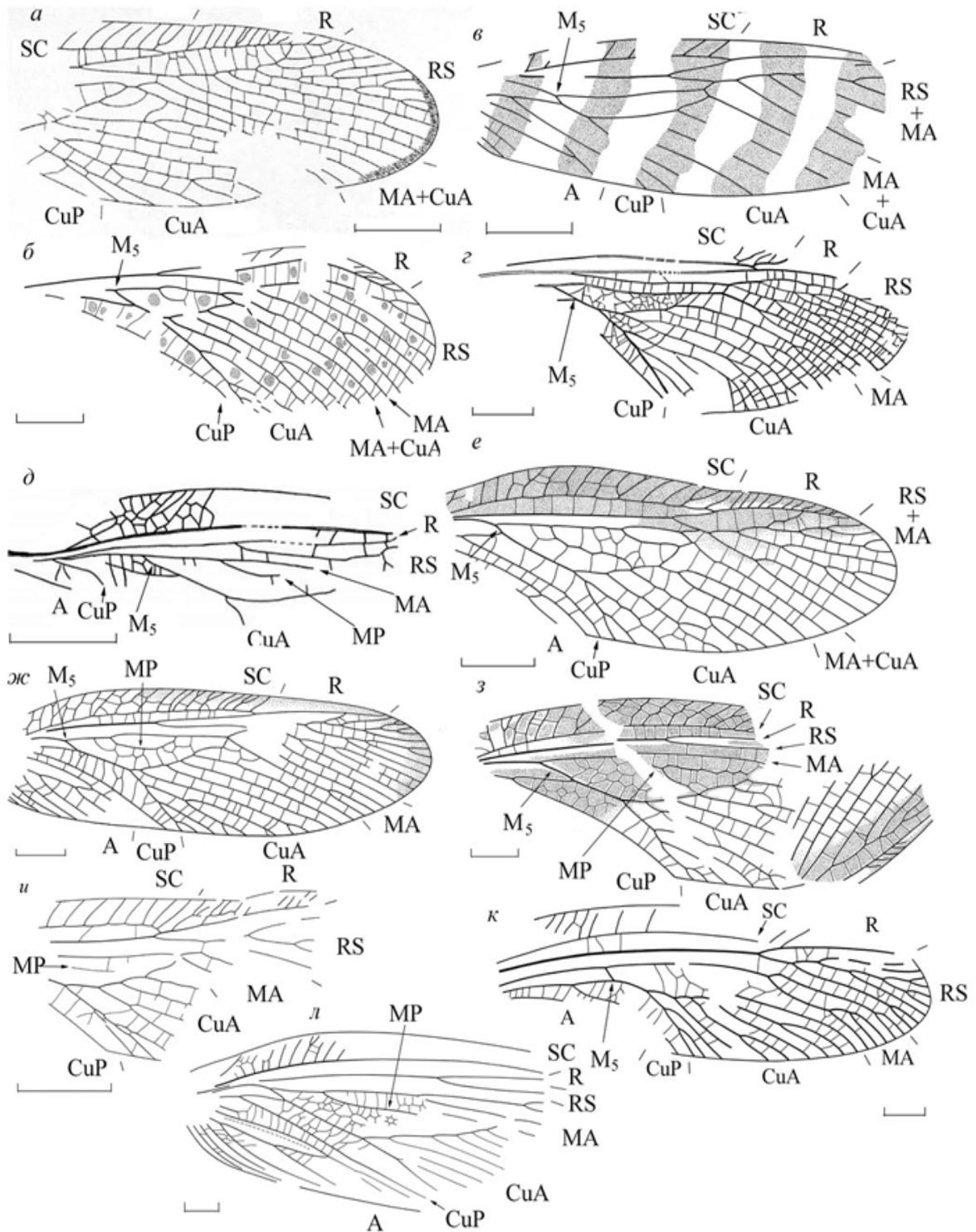


Рис. 4.3. Представители семейства Cnemidolestidae (Cnemidolestida): *a* – *Narkemina angustata* Martynov, 1930, голотип ПИН, № 1079/25 (из Аристов, 2012б); *б* – *Amphiboliacridites joanesi* Langiaux et Parriat, 1974, голотип (ориг. рис. по фотографии Langiaux, Parriat, 1974); *в* – *Narkeminopsis eddi* Whalley, 1979, голотип NHM, In. 64531 (из Аристов, 2012б); *г* – *Paranarkemina kurtzi* Pinto et Ornellas, 1980, голотип CORD-PZ-2099, переднее крыло (из Pinto, Ornellas, 1980); *д* – *Velizphlebia cruzi* Martins-Neto, Gallego et Brauckmann, 2007, голотип MHIN-UNSL-GEO-I 484 (из Martins-Neto et al., 2007); *е* – *Narkemulla sibirica* Aristov, 2012, голотип ПИН, № 3115/119; *ж* – *Carbonokata storozhenkoi* Aristov, 2012, голотип ПИН, № 3115/123; *з* – *Tshunoptera ampla* Aristov, 2012, голотип ПИН, № 3115/213, передние крылья; *и* – *Evenkiophlebia collucata* Aristov, 2012, голотип ПИН, № 3115/112; *к* – *Narkeminuta permiana* Aristov, 2012, голотип ПИН, № 1211/1 (из Аристов, 2012б). Длина масштабной линейки на *a-и, л* соответствует 5 мм, на *к* – 1 мм

Состав. 18 родов: *Cnemidolestes* Handlirsch, 1906 (рис. 4.2, *a*), *Protodiamphipnoa* Brongniart, 1885 (рис. 4.2, *в*); *Bouleites* Lameere, 1917 (рис. 4.2, *д*) из Комментри (Франция, 4.3, *б*) из Mazon Creek (США, Иллинойс; верхний карбон, демойнский ярус); *Narkema* Handlirsch, 1911 (рис. 4.3, *з*) из Мэзон Крик и, возможно, Benson's Clay Mine (США, Мэрилэнд; верхний карбон, демойнский ярус); *Narkemina* Martynov, 1930 (рис. 4.3, *a*) из касимовских местонахождений верхнего карбона России: Верхнетомское, Желтый Яр, Завьялово (Россия, Кемеровская обл.), Изыхские Копи (Россия, Республика Хакасия), Чуня (Россия, Красноярский край) и, возможно, Мавононо (Мадагаскар; нижняя пермь, ассельский ярус); *Amphiboliacridites* Langiaux et Parriat, 1974 (рис. 4.3, *в*) из Montceau-les-Mines (Франция, Бургундия; верхний карбон, стефанский ярус В); *Narkeminopsis* Whalley, 1979 (рис. 4.3, *з*) из Radstock (Великобритания, Соммерсет; верхний карбон, вестфальский ярус D), Piesberg (Германия, Нижняя Саксония; верхний карбон, вестфальский ярус D) и Чуни; *Paranarkemina* Pinto et Ornellas, 1980 из Бахо де Велиз и Боитува (Аргентина, Сан Луис, и Бразилия, штат Сан Паоло, соответственно; нижняя пермь, сакмарский ярус); *Irajanarkemina* Martins-Neto, Gallego et Brauckmann, 2007 из Boituva; *Argentinonarkemina* Martins-Neto, Gallego et Brauckmann, 2007; *Velizphlebia* Martins-Neto, Gallego et Brauckmann, 2007 из Бахо де Велиз; *Narkemulla* Aristov, 2013 из Чуни и Изыхских Копей (Россия, Красноярский край и Хакасия, соответственно; верхний карбон, касимовский ярус); *Carbonokata* Aristov, 2013; *Tshunoptera* Aristov, 2013; *Evenkiophlebia* Aristov, 2013 из Чуни, *Narkeminuta* Aristov, 2013 из Кедровки (Россия, Кемеровская обл.; нижняя пермь, кунгурский ярус) и *Anarkemina* Aristov, 2014 из местонахождения Винсдор (США, Миссури; верхний карбон, демойнский ярус).

Определительная таблица родов Cnemidolestidae

- 1 (2) Окраска в виде тонких вертикальных полос *Narkema* Handlirsch, 1911
- 2 (1) Окраска другая или отсутствует.
- 3 (14) МР полностью редуцирована.
- 4 (7) RS начинается в базальной трети крыла.
- 5 (6) CuA соединяется с MA у середины крыла *Paranarkemina* Pinto et Ornellas, 1980
- 6 (5) CuA соединяется с MA в дистальной трети крыла.....
..... *Argentinonarkemina* Martins-Neto, Gallego et Brauckmann, 2007
- 7 (4) RS начинается за базальной третью крыла.
- 8 (9) Костальное поле равно по ширине субкостальному *Narkeminopsis* Whalley, 1979
- 9 (8) Костальное поле шире субкостального.
- 10 (11) SC заканчивается сразу за основанием RS *Narkeminuta* Aristov, 2013
- 11 (10) SC заканчивается на некотором расстоянии за основанием RS.

- 12 (13) Задний ствол CuA изогнут к переднему краю крыла.....
 Irajankemina Martins-Neto, Gallego et Brauckmann, 2007
- 13 (12) Задний ствол CuA не изогнут к переднему краю крыла.... Narkemina Martynov, 1930
- 14 (3) MP частично редуцирована.
- 15 (16) RS начинается на уровне первого развилка M.....
 Amphiboliacridites Langiaux et Parriat, 1974
- 16 (15) RS начинается за первым развилком M.
- 17 (22) MA начинает ветвиться перед основанием RS.
- 18 (19) M разделяется на MA и MP на уровне первого развилка CuA.....
 Velizphlebia Martins-Neto, Gallego et Brauckmann, 2007
- 19 (18) M разделяется на MA и MP перед первым развилком CuA.
- 20 (21) RS слит с MA, интеррадиальное поле широкое..... Narkemulla Aristov, 2013
- 21 (20) RS не слит с MA, интеррадиальное поле узкое Anarkemina Aristov, 2014
- 22 (17) MA начинает ветвиться за основанием RS.
- 23 (24) MP ветвится..... Tshunoptera Aristov, 2013
- 24 (23) MP простая.
- 25 (26) SC заканчивается сразу за основанием RS..... Evenkiophlebia Aristov, 2013
- 26 (25) SC заканчивается на некотором расстоянии за основанием RS.
- 27 (28) RS начинается у середины крыла..... Bouleites Lameere, 1917
- 28 (27) RS начинается в базальной половине крыла.
- 29 (32) Передняя ветвь CuA слита с MA.
- 30 (31) MP теряется среди поперечных жилок..... Carbonokata Aristov, 2013
- 31 (30) MP слита с CuA..... Aetophlebia Scudder, 1885
- 32 (29) Передняя ветвь CuA не слита с MA.
- 33 (34) Крыло темное, со светлым пятном по середине Protodiamphipnoa Brongniart, 1885
- 34 (33) Окраска в виде широких поперечных полос..... Cnemidolestes Handlirsch, 1906

Род *Cnemidolestes* Handlirsch, 1906

Cnemidolestes Handlirsch, 1906-1908, с. 135; Lameere, 1917, с. 171 (сведено в синонимы к *Protodiamphipnoa*); Handlirsch, 1919, с. 43; 1922, с. 90; Шаров, 1962, с. 123; Расницын, 1980, с. 164; Carpenter, 1992, с. 129 (синоним *Protodiamphipnoa*); 1992; *Protodiamphipnoa* in part Rasnitsyn, 2002: 258, fig.357a (ошибочное отнесение голотипа *C. woodwardi* к *P. gaudryi*); восстановлен из синонимов: Bethoux, Nel, 2005, с. 302; Bethoux, 2005, с. 405; 2007, с. 3; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 17; Аристов, 2010, с. 15; Аристов, 2012, с. 37; Aristov, 2014a, с. 11.

Типовой вид – *C. woodwardi* Brongniart, 1883.

Состав. Типовой вид из Комментри (верхний карбон Франции: рис. 4.2, а).

Род *Aetophlebia* Scudder, 1885

Aetophlebia Scudder, 1885, с. 338; Handlirsch, 1906, с. 708; 1906-1908, с. 163; 1919, с. 52; Pruvost, 1919, с. 299; Handlirsch, 1922, с. 104; Carpenter, 1992, с. 131; Béthoux, Nel, 2005, с. 306; Béthoux, 2005, с. 406; 2007, с. 3; Martyns-Neto, 2007, с. 90; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 15; Аристов, 2012, с. 37; Aristov, 2014а, с. 11; Gu et al., 2014, с. 694.

Типовой вид – *A. singularis* Scudder, 1885.

Состав. Типовой вид из Мэзон Крик (карбон США: рис. 5-02, б).

Род *Protodiamphipnoa* Brongniart, 1885

Protodiamphipnoa Brongniart, 1885, с. 66; 1893, с. 533; Handlirsch, 1906-1908, с. 135; 1919, с. 43; Carpenter, 1992, с. 129; Rasnitsyn, 2002, с. 258; Béthoux, Nel, 2005, с. 296; Béthoux, 2005, с. 405; 2007, с. 3; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 17; Аристов, 2012, с. 39; Aristov, 2014а, с. 11.

Типовой вид – *Protophasma gaudryi* Brongniart, 1885.

Состав. Типовой вид из Комментри (карбон Франции: рис. 4.2, в).

Род *Narkema* Handlirsch, 1911

Narkema Handlirsch, 1911, с. 322; 1919, с. 42; 1920, с. 154; 1922, с. 90; Мартынов, 1930, с. 1231; Cockerell, 1924, с. 30; Шаров, 1961, с. 167; Шаров, 1962, с. 122; Pinto, 1990, с. 8; Carpenter, 1992, с. 119; Béthoux, Nel, 2002, с. 17; Béthoux, 2005, с. 406; 2007, с. 3; Аристов, 2012, с. 37; Aristov, 2014, с. 11.

Типовой вид – *N. taeniatum* Handlirsch, 1911.

Состав. Типовой вид из Мэзон Крик (карбон США: рис. 4.2, з).

Замечание. *Narkema alternatum* Cockerell, 1924 описана по изолированной дистальной половине крыла. Сохранившееся жилкование отлично от *N. taeniatum*, но его неполнота не позволяет ни подтвердить, ни опровергнуть принадлежность этого вида как к роду *Narkema*, так и к семейству *Cnemidolestidae*.

Род *Bouleites* Lameere, 1917

Bouleites Lameere, 1917, с. 175; Handlirsch, 1922, с. 212; Béthoux, Nel, 2005, с. 306; Béthoux, 2005, с. 406; 2007, с. 3; Martyns-Neto, 2007, с. 90; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 15; Аристов, 2012, с. 37; Aristov, 2014а, с. 11.

Типовой вид – *B. latipennis* Lameere, 1917.

Состав. Типовой вид из Комментри (карбон Франции: рис. 4.2, д).

Род *Narkemina* Martynov, 1930

Narkemina Мартынов, 1930, с. 1229; Шаров, 1961, с. 167; 1962, с. 122; Pinto, Ornellas, 1978, с. 311; Lewis, 1979, с. 754; Расницын, 1980, с. 150; Pinto, 1980, с. 288; Pinto

et al., 1980, с. 208; Carpenter, 1992, с. 133; Storozhenko, 1997b, с. 5; Стороженко, 1998, с. 71; Pinto, Adami-Rodrigues, 1999, с. 120; Rasnitsyn, 2002, с. 258; Béthoux, Nel, 2002, с. 17; Béthoux, 2005, с. 406; Brauckmann, Nerd, 2005, с. 44; Béthoux, 2007, с. 3; Martins-Neto et al., 2007, с. 90; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 15; Аристов, 2012, с. 42; Aristov, 2014a, с. 11.

Типовой вид – *N. angustata* Martynov, 1930.

Состав. Четыре вида из верхнего карбона России: *N. angustata* Martynov, 1930 (рис. 4.3, а) из Верхотомского и Чуни, *N. angustiformis* Sharov, 1961 из Желтого Яра, Чуни и Изыхских Копей, *N. kata* Aristov, 2013 из Чуни, *N. genuina* Sharov, 1961 из Завьялово и фрагмент крыла *Narkemina* sp. из Мавононо (Мадагаскар: Стороженко, 1998).

Род *Amphiboliacridites* Langiaux et Parriat, 1974

Amphiboliacridites Langiaux, Parriat, 1974, с. 68; Béthoux, Nel, 2005, с. 305; Béthoux, 2005, с. 406; 2007, с. 3; Аристов, 2012, с. 37; Aristov, 2014, с. 11.

Типовой вид – *A. joanesi* Langiaux et Parriat, 1974.

Состав. Типовой вид из Монсо-ле-Мин (карбона Франции; рис. 4.2, б).

Род *Narkeminopsis* Whalley, 1979

Narkeminopsis Whalley, 1979, с. 87; Carpenter, 1992, с. 133; Стороженко, 1998, с. 72; Rasnitsyn, 2002, с. 258; Béthoux, Nel, 2002, с. 26; Béthoux, Nel, 2005, с. 305; Béthoux, 2005, с. 406; Brauckmann, Nerd, 2005, с. 45; 2007, с. 3; Martins-Neto et al., 2007, с. 90; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 15; Аристов, 2012, с. 37; 2013, с. 42; Aristov, 2014a, с. 11.

Типовой вид – *N. eddi* Whalley, 1979.

Видовой состав. Три вида из карбона Евразии: *N. eddi* Whalley, 1979 из Радстока (рис. 4.3, в), *N. sowiaki* Brauckmann et Nerd, 2005 из Писберга и *N. inversa* Aristov, 2013 из Чуни.

Род *Paranarkemina* Pinto et Ornellas, 1980

Paranarkemina Pinto, Ornellas, 1980, с. 288; 1981, с. 108; Carpenter, 1992, с. 133; Pinto, 1995, с. 47; Стороженко, 1998, с. 72; Pinto, Ornellas, 1999, с. 122; Rasnitsyn, 2002, с. 258; Béthoux, Nel, 2005, с. 305; Béthoux, 2005, с. 406; Brauckmann, Nerd, 2005, с. 49; Béthoux, 2007, с. 3; Martins-Neto et al., 2007, с. 93; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 13; Аристов, 2012, с. 37; Aristov, 2014a, с. 11.

Argentinonarkemina Martins-Neto et al., 2007, с. 93, сведено в синонимы: Aristov, 2014a, с. 11.

Типовой вид – *P. kurtzi* Pinto et Ornellas, 1980.

Видовой состав. Типовой вид из Бахо де Велиз (пермь Аргентины; рис. 4.3, г).

Род *Irajanarkemina* Martins-Neto, Gallego et Brauckmann, 2007

Irajanarkemina Martins-Neto et al., 2007, с. 91; Aristov, 2014, с. 11.

Типовой вид – *Narkemina rodendorfi* Pinto et Ornellas, 1978.

Видовой состав. Типовой вид из Боитува (пермь Аргентины).

Род *Velizphlebia* Martins-Neto, Gallego et Brauckmann, 2007

Velizphlebia Martins-Neto et al., 2007, с. 92; Аристов, 2012, с. 37; Aristov, 2014, с. 11.

Типовой вид – *V. cruzi* Martins-Neto, Gallego et Brauckmann, 2007.

Видовой состав. Типовой вид из Бахо де Велиз (пермь Аргентины; рис. 4.3, д).

Род *Narkemulla* Aristov, 2013

Narkemulla Аристов, 2013, с. 42; Aristov, 2014, с. 11.

Типовой вид – *N. sibirica* Aristov, 2013.

Видовой состав. Типовой вид из Чуни и Изыхских Копей (карбон России; рис. 4.3, е).

Род *Carbonokata* Aristov, 2013

Carbonokata Аристов, 2013, с. 43; Aristov, 2014, с. 11.

Типовой вид – *C. storozhenkoii* Aristov, 2013

Видовой состав. Типовой вид из Чуни (карбон России; рис. 5.03, ж).

Род *Tshunoptera* Aristov, 2013

Tshunoptera Аристов, 2013, с. 44; Aristov, 2014, с. 11.

Типовой вид – *Tshunoptera ampla* Aristov, 2013.

Видовой состав. Типовой вид из Чуни (карбон России; рис. 5.03, з).

Род *Evenkiophlebia* Aristov, 2013

Evenkiophlebia Аристов, 2013, с. 43; Aristov, 2014, с. 11.

Типовой вид – *E. collucata* Aristov, 2013.

Видовой состав. Типовой вид из Чуни и Изыхских Копей (карбон России; рис. 4.3, и).

Род *Narkeminuta* Aristov, 2013

Narkeminuta permiana Аристов, 2013, с. 44; Aristov, 2014, с. 11.

Типовой вид – *N. permiana* Aristov, 2013.

Видовой состав. Типовой вид из Кедровки (пермь России; рис. 4.3, к).

Род *Anarkemina* Aristov, 2014

Anarkemina Aristov, 2014, с. 11.

Типовой вид – *Narkemina winsdoriensis* Lewis, 1979.

Видовой состав. Типовой вид из карбона США (рис. 4.3, л).

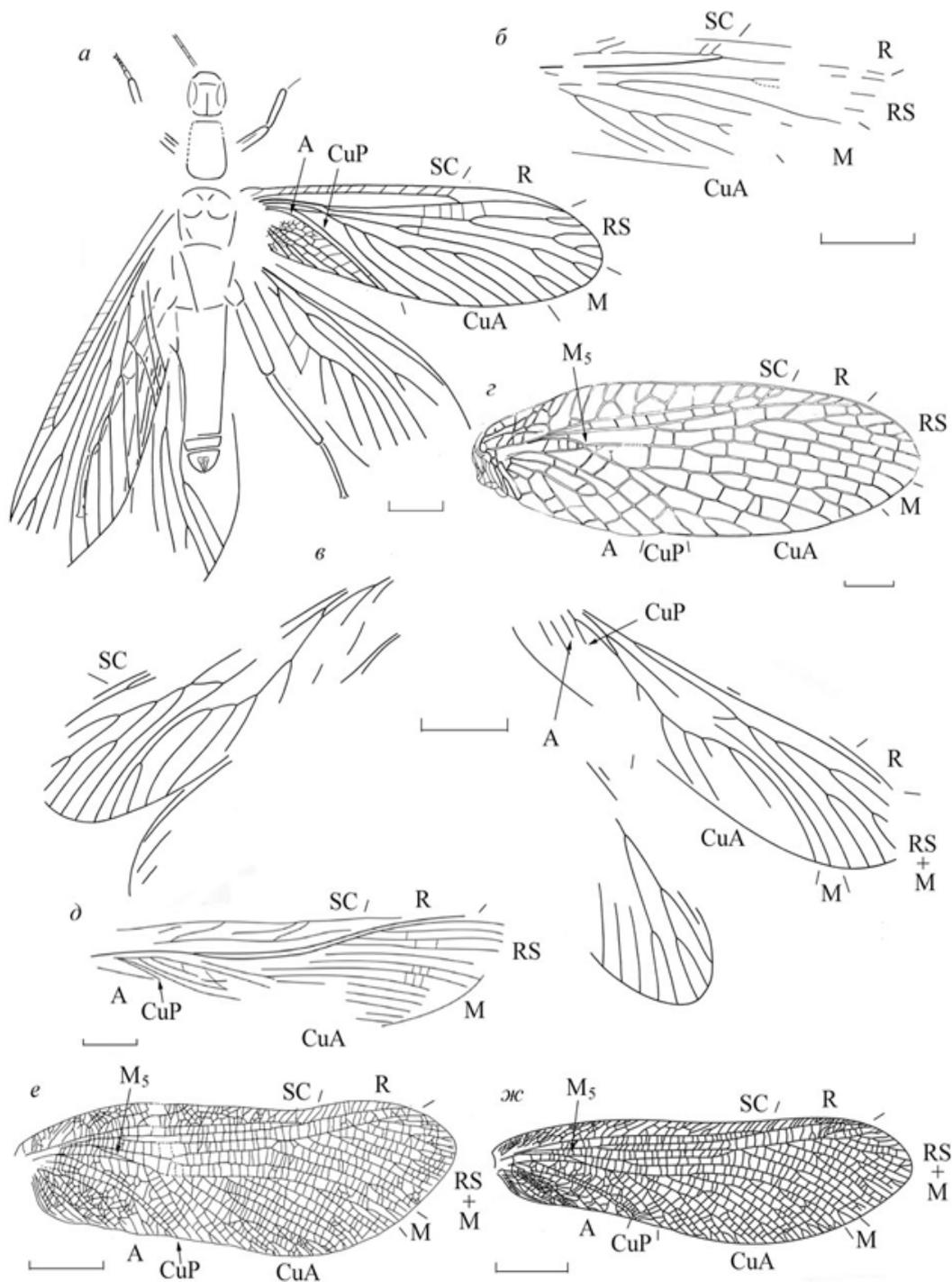


Рис. 4.4. Представители семейства Spanioderidae (Cnemidolestida): *a* – *Miamia bronsoni* Dana, 1864, реконструкция общего вида (из Aristov, Rasnitsyn, 2011); *б* – *Dieconeura arcuata* Scudder, 1885, голотип UNSM, № PAL 38146, общий вид (ориг. рис. по фото. А.П.Расницына); *в* – *Dieconeurites rigidus* (Scudder, 1885), голотип UNSM, № 38156, переднее крыло (из Aristov, 2014); *з* – *Carpenteroptera onzii* Pinto, 1990, голотип UFRGS MP-I-6608 (из Pinto, 1990); *д* – *Carrizocladus arroyo* Rasnitsyn, 2004, голотип UNM, № 6862 (из Rasnitsyn et al., 2004); *е* – *Sinopteron* Prokor et Ren, 2007, голотип CNU-A-NX2006001 (из Prokor, Ren, 2007); *ж* – *Chenxiella liuae* Liu, Ren et Prokor, 2009, голотип CNU-A-NX2008001, передние крылья (из Liu et al., 2009). Длина масштабной линейки соответствует 5 мм.

Семейство Spanioderidae Handlirsch, 1906

Spanioderidae Handlirsch, 1906, с. 695; 1922, с. 70; Мартынов, 1938, с. 98; Шаров, 1962, с. 124; Расницын, 1980, с. 165; Burnham, 1986, с. 117; Carpenter, 1992, с. 122; Kukalová-Peck, Brauckmann, 1992, с. 2463; Béthoux, Nel, 2002, с. 17; Rasnitsyn, 2002, с. 259; Аристов, 2013б, с. 45. Aristov, 2014а, с. 13; 2016, с. 16.

Anthraconeuridae Laurentiaux, Laurentiaux-Vieira, 1980, с. 407 (типовой род: Anthraconeura Laurentiaux et Laurentiaux-Vieira, 1980 = *Miamia* Dana, 1864); Carpenter 1992, с. 103; Béthoux, Nel, 2002, с. 25; сведено в синонимы: Aristov, 2014а, с. 13.

Carpenteropterae Pinto, Ornellas 1991, с. 93 (nom. n. pro Sacurgonarkemidae Pinto, 1990, с. 7) (типовой род: Carpenteroptera Pinto, 1990); Béthoux, Nel, 2002, с. 24; Martins-Neto, 2007, с. 98; сведено в синонимы: Aristov, 2014а, с. 13.

Типовой род: *Miamia* Dana, 1864 (= *Spaniodera* Handlirsch, 1906).

Диагноз. Голова небольшая с крупными глазами, простые глазки отсутствуют. Пронотум вытянутый, длиннее головы. Передние ноги не увеличены, не вооружены (у *Miamia maimai* Béthoux, Gu, Yue et Ren, 2012 вершины бедер с шипиками), голени задней пары могут быть направлены вперед, лапка пятичлениковая с аролием и пульвиллами. В переднем крыле костальная лопасть чаще не развита (выражена только у *M. bronsoni* Dana, 1864; *M. sylvatica* Laurentiaux et Laurentiaux-Vieira, 1980 и Longzhua Gu, Béthoux et Ren, 2011), “С” не выражена. SC вогнутая только в основании, впадает в R. RS начинается в базальной трети крыла, часто слит с MA, интеррадиальное поле сужено в основании. Основание M с M₅ или на коротком расстоянии слито с CuA, M ветвится в базальной половине крыла за основанием RS, MP не редуцирована. CuA начинает ветвиться в своей базальной трети, образует задний гребень ветвей. CuA после деления на ветви более или менее параллельна M (не параллельна у *Dieconeura* Scudder, 1885 и Longzhua). Передняя ветвь CuA не сливается с MA, задняя ветвь обычно простая (у *Carpenteroptera* Pinto, 1990, *Etotabla* Béthoux et Jarzembowski, 2010 и *Izykhia* с двумя-тремя окончаниями). CuP чаще простая (у *Chenxiella*, *Miamia rossorum* Béthoux et Jarzembowski, 2010 и *M. maimai* CuP с развилком) и вогнутая (у *Sinopteron* Prokop et Ren, 2007 и *Chenxiella* CuP выпуклая), заканчивается в базальной трети крыла. Клавус обычно не выражен (выражен только у *M. bronsoni* Dana, 1864, Longzhua и *Izykhia*), вершина A₂ не слита с A₁ (у *Carpenteroptera* и *Izykhia* вершина A₂ свободная). Яйцеклад не выступает за вершину брюшка.

Состав. 12 родов: *Miamia* Dana, 1864 (рис. 4.4, а) из Мэзон Крик (США, Иллинойс; верхний карбон, демойнский ярус), Райтлингтон (Великобритании, Сомерсет; верхний карбон, верхи вестфальского яруса D), Брю-эн-Арто (Франция, Па-де-Кале;

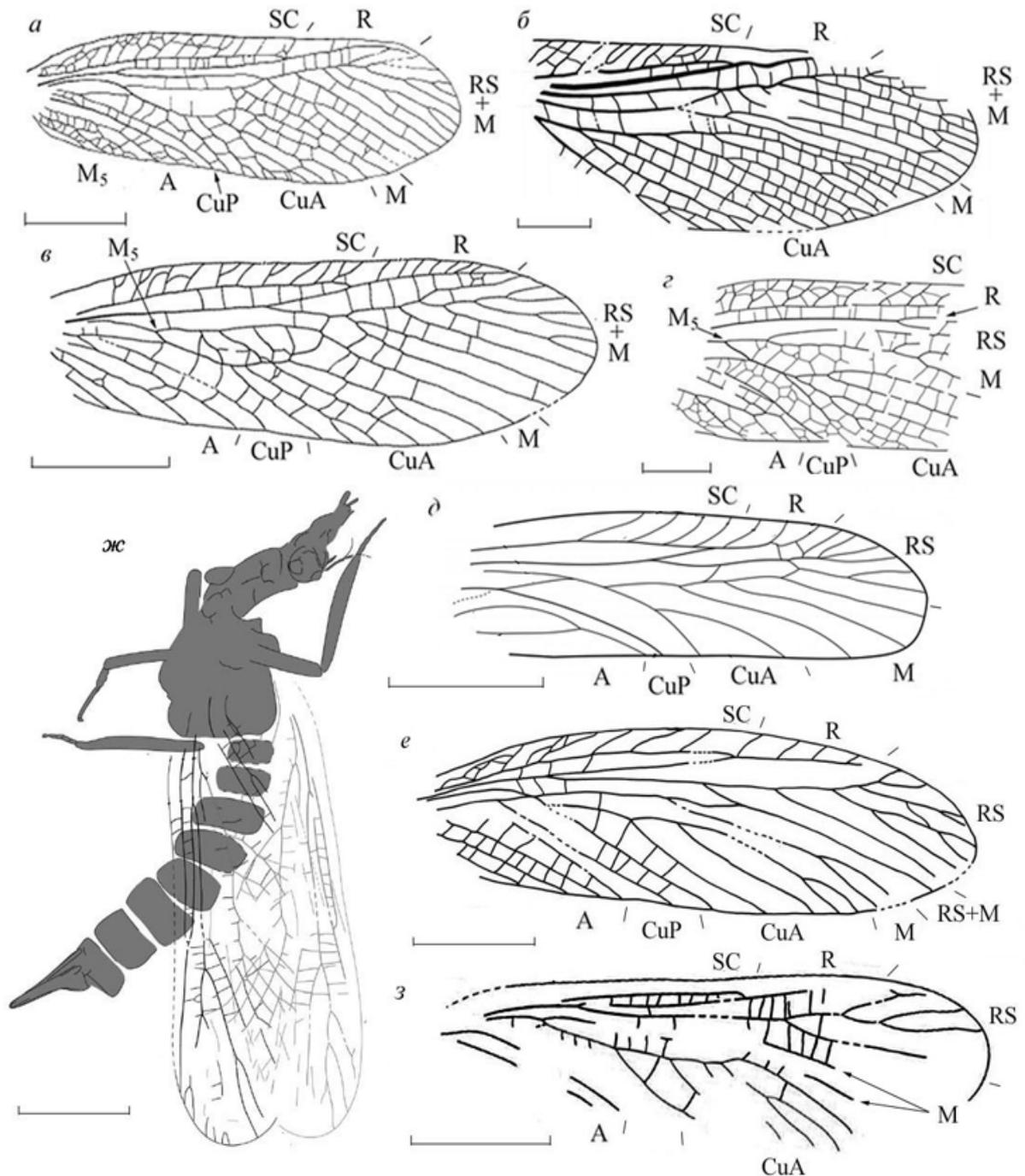


Рис. 4.5. Представители семейства Spanioderidae (Cnemidolestida): а – *Longzhua loculata* Gu, Béthoux et Ren, 2011, экз. CNU-NX1-259 (из Gu et al., 2011); б – *Etotabla gillae* Béthoux et Jarzembowski, 2010, голотип MNEMG 2009.34, передние крылья (из Béthoux, Jarzembowski, 2010); в – *Xixia huban* Gu, Béthoux et Ren, 2014, фрагмент голотипа CNU-NX1-381, переднее крыло (из Gu et al., 2014); г – *Izykhia tridentis* Aristov, 2013, голотип ПИН, № 5384/15, переднее крыло (из Aristov, 2013б); д – *Westphalopsocus pumilio* Azar, Nel, Engel et Bourgoïn, 2013, голотип MNHN, Avion, № 2, передний ? крыловой зачаток; Франция, Па-де-Кале, Эйвон; верхний карбон, вестфальский ярус C-D (из Nel et al., 2013); е – *Aviologus duquesnei* Coty, Háva, Prokop, Roques et Nel, 2014, голотип MNHN, Avion № 00034 (в MGPV) (из Coty et al., 2014); ж, з – *Protomiamia yangi* Du, Béthoux, Gu et Ren, 2016; голотип CNU-NX1-703, ж – общий вид, з – переднее крыло (из Du et al., 2016). Длина масштабной линейки на д соответствует 1 мм, на остальных 5 мм

верхний карбон, вестфальский ярус С), Сяхэнь (Китай, Нинься; верхний карбон, намюрский ярус В-С). карбон, демойнский ярус); *Diesoneura* Scudder, 1885 (рис. 4.4, в) из Мэзон Крик; *Diesoneurites* Handlirsch, 1906 (рис. 4.4, б) из Питтстона (США, Пенсильвания; верхний карбон, демойнский ярус); *Carpenteroptera* Pinto, 1990 (рис. 4.4, з) из местонахождений Хука (Бразилия, Санта Катарина; верхний карбон-нижняя пермь) и Дураснал (Бразилия, Риу Гранде ду Сул; верхний карбон-нижняя пермь); *Carrizocladus* Rasnitsyn, 2004 (рис. 4.4, д) из местонахождения Карризо Арройо (США, Нью-Мексико; нижняя пермь, вульфкемпский ярус); *Sinopteron* Prokop et Ren, 2007 (рис. 4.4, е); *Chenxiella* Liu, Ren et Prokop, 2009 (рис. 4.4, ж); *Longzhua* Gu, Béthoux et Ren, 2011 из Сяхэнь (рис. 4.5, а); *Etotabla* Béthoux et Jarzembowski, 2010 (рис. 4.5, б) из Райтлингтона (Великобритания, Сомерсет; верхний карбон, вестфальский ярус D); *Izykhia* Aristov, 2013 (рис. 4.5, з) из Изыхских Копей (Россия, Хакасия; верхний карбон, касимовский ярус), *Westphalopsocus pumilio* Azar, Nel, Engel et Bourgoïn, 2013 из Эйвон (Франция, Па-де-Кале; верхний карбон, вестфальский ярус С-D); *Xixia* Gu, Béthoux et Ren, 2014 (рис. 4.5, в) из Сяхэнь; *Aviologus* Coty, Háva, Prokop, Roques et Nel, 2014 (рис. 4.5, д) из Эйвон (Франция, Па-де-Кале; верхний карбон, вестфальский ярус С-D) и *Protomiamia* Du, Béthoux, Gu et Ren, 2016 (рис. 4.5, е, ж) из Сяхэнь.

З а м е ч а н и я . *Westphalopsocus pumilio* Azar, Nel, Engel et Bourgoïn, 2013 (рис. 5.05, д) описан из местонахождения Эйвон как представитель *Westphalopsocidae* отряда *Psocodea* (Azar et al., 2013). Однако, жилкование этого вида вполне характерно для спаниодерид, к которому мы и относим *Westphalopsocus*. Род наиболее сходен с *Xixia* от которого, как и от всех остальных *Spanioderidae* отличается мелкими размерами и двуветвистой CuA. Исходя из маленьких для кнемидолестид размеров и очень толстых жилок (Azar et al., 2013: fig. 7, b) можно предположить, что в данном случае мы имеем дело с крыловым зачатком.

Aviologus duquesnei (рис. 5.05, е) описан как *Archaeorthoptera* без указания семейства (Coty et al., 2014). Сходство с *Diesoneurites* (рис. 5.04, в) позволяет отнести этот род к спаниодеридам. От *Diesoneurites* обсуждаемый род отличается прямой CuA. У *Diesoneurites* CuA изогнута S-образно.

Определительная таблица родов *Spanioderidae*

- 1 (6) RS начинается за базальной третью крыла, интеррадиальное поле не сужено.
- 2 (3) М начинает ветвиться в базальной трети крыла *Izykhia* Aristov, 2013
- 3 (2) М начинает ветвиться у середины крыла.
- 4 (7) Передняя ветвь CuA не сливается с М.
- 5 (5) CuA с семью ветвями *Carpenteroptera* Pinto, 1990
- 6 (5) CuA с двумя ветвями *Westphalopsocus* Azar, Nel, Engel et Bourgoïn, 2013

- 7 (4) Передняя ветвь CuA сливается с M Xixia Gu, Béthoux et Ren, 2014
- 8 (1) RS начинается в базальной трети крыла, интеррадиальное поле сужено в основании.
- 9 (10) Интеррадиальное поле одинаково узкое по всей длине... Carrizocladus Rasnitsyn, 2004
- 10 (9) Интеррадиальное поле расширяется к вершине крыла.
- 11 (18) CuA после впадения M₅ не изогнута S-образно.
- 12 (15) Медиальное поле не расширено в середине крыла.
- 13 (17) RS начинается перед первым развилком CuA.
- 14 (15) Основание M слито с CuA *Miamia* Dana, 1864
- 15 (14) Основание M соединено с CuA за счет M₅.....
..... *Protomiamia* Du, Béthoux, Gu et Ren, 2016
- 16 (13) RS начинается на уровне первого развилка CuA.....
..... *Aviologus* Coty, Háva, Prokop, Roques et Nel, 2014
- 17 (12) Медиальное поле расширено в середине крыла *Dieconeurites* Handlirsch, 1906
- 18 (11) CuA после впадения M₅ изогнута S-образно.
- 19 (22) Медиальное поле одинаковой ширины по всей длине.
- 20 (21) CuP простая *Sinopteron* Prokop et Ren, 2007
- 21 (20) CuP с развилком *Chenxiella* Liu, Ren et Prokop, 2009
- 22 (19) Медиальное поле сужается к заднему краю крыла.
- 23 (24) CuA слабо S-образно изогнута *Etotabla* Béthoux et Jarzembowski, 2010
- 24 (23) CuA резко S-образно изогнута.
- 25 (26) Передняя ветвь RS не слита с R, ветви RS и CuA без концевых развилков
..... *Dieconeura* Scudder, 1885
- 26 (25) Передняя ветвь RS слита с R, ветви RS и CuA с концевыми развилками
..... Longzhua Gu, Béthoux et Ren, 2011

Род *Miamia* Dana, 1864

Miamia Dana, 1864, с. 34; Scudder, 1866, с. 17; Handlirsch, 1906, с. 698; 1906-1908, с. 131; 1919, с. 28; 1922, с. 72; Расницын, 1980, с. 165; Burham, 1986, с. 165; Carpenter, 1992, с. 133; Bethoux, 2008, с. 147; Aristov, Rasnitsyn, 2009, с. 260; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 17; Aristov, Rasnitsyn, 2011, с. 121; Aristov, 2014a, с. 14.

Didymophlebs: Scudder, 1885, с. 330; Handlirsch, 1906, с. 808; 1906-1908, с. 324; 1919, с. 46; 1922, с. 94; Carpenter, 1992, с. 132; сведено в синонимы к *Miamia*: Bethoux, 2008, с. 147.

Propteticus: Lcoe, 1883, с. 14; Scudder, 1885, с. 334; Handlirsch, 1906-1908, с. 130; 1919, с. 28; 1922, с. 71; Расницын, 1980, с. 165; Burham, 1986, с. 131; Carpenter, 1992, с.

122; сведено в синонимы к *Miamia*: Bethoux, 2008, с. 163.

Camptophlebia: Handlirsch, 1906, с. 698; 1906-1908, с. 130; 1919, с. 28; 1922, с. 71; сведено в синонимы к *Propteticus*: Burham, 1986, с. 131; Carpenter, 1992, с. 122; сведено в синонимы к *Miamia*: Bethoux, 2008, с. 147.

Paracheliphlebia: Handlirsch, 1906, с. 699; 1906-1908, с. 131; 1919, с. 28; 1922, с. 72; Расницын, 1980, с. 165; сведено в синонимы к *Propteticus*: Burham, 1986, с. 131; Carpenter, 1992, с. 122; сведено в синонимы к *Miamia*: Bethoux, 2008, с. 147.

Petromartus: Melander, 1903, с. 192; Handlirsch, 1906, с. 699; 1906-1908, с. 131; 1919, с. 28; 1922, с. 71; сведено в синонимы к *Propteticus*: Burham, 1986, с. 131; Carpenter, 1992, с. 122; сведено в синонимы к *Miamia*: Bethoux, 2008, с. 148.

Spaniodera: Handlirsch, 1906, с. 696; 1906-1908, с. 129; 1911, с. 304; 1919, с. 29; 1922, с. 70; сведено в синонимы к *Propteticus*: Burham, 1986, с. 131; Carpenter, 1992, с. 122; Горохов, 2004, с. 17; сведено в синонимы к *Miamia*: Bethoux, 2008, с. 148.

Metryia: Handlirsch, 1906, с. 700; 1906-1908, с. 133; 1919, с. 29; 1922, с. 73; сведено в синонимы к *Propteticus*: Burham, 1986, с. 131; Carpenter, 1992, с. 122; сведено в синонимы к *Miamia*: Bethoux, 2008, с. 148.

Anthraconeura: Laurentiaux, Laurentiaux-Vieira, 1980, с. 407; Carpenter, 1992, с. 103; Bethoux, Nel, 2002, с. 24; сведено в синонимы к *Miamia*: Bethoux, 2008, с. 163; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 17.

Типовой вид – *M. bronsoni* Dana, 1864.

Видовой состав. Четыре вида из карбона Северной Америки и Евразии: *Miamia bronsoni* Dana, 1864 из Мэзон Крик (карбон США; рис. 5-04, а); *M. sylvatica* (Laurentiaux et Laurentiaux-Vieira, 1980) (карбон Франции); *M. rossorum* Bethoux et Jarzhembovski, 2011 (карбон Великобритании) и *M. maimai* Béthoux, Gu, Yue et Ren, 2012 из Сяхэнь (карбон Китая).

Род *Dieconeura* Scudder, 1885

Dieconeura Scudder, 1885, с. 336, табл. 30, фиг. 4; Handlirsch, 1906, с. 699; 1906-1908, с. 132, табл. 13, фиг. 20, 21; 1911, с. 181, табл. 6, фиг. 3; 1919, с. 28; Pruvost, 1919, с. 113; Handlirsch, 1922, с. 73; Burham, 1986, с. 158; Carpenter, 1992, с. 123; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 17; Aristov, 2014, с. 14.

Типовой вид – *D. arcuata* Scudder, 1885.

Видовой состав. Типовой вид из Мэзон Крик (карбона США; рис. 5.4, в).

Род *Dieconeurites* Handlirsch, 1906

Dieconeurites Handlirsch, 1906, с. 699; 1906-1908, с. 133; 1919, с. 28; 1922, с. 72; Burham, 1986, с. 163; Carpenter, 1992, с. 132; Aristov, 2014a, с. 14.

Miamia: Béthoux, 2008: с. 158 (partim).

Типовой вид – *Dieconeura rigida* Scudder, 1885.

Видовой состав. Типовой вид из Питтстон (карбона США; рис. 5.4, б).

Род *Carpenteroptera* Pinto, 1990

Carpenteroptera Pinto, 1990, с. 7; Pinto, Ornellas 1991, с. 93; Pinto, Adami-Rodrigues, 1999, с. 122; Béthoux, Nel, 2002, с. 24; Martins-Neto et al., 2007, с. 98; Аристов, 2012, с. 37; Aristov, 2014а, с. 14.

Типовой вид – *C. onzii* Pinto, 1990.

Видовой состав. Два вида: *C. onzii* Pinto, 1990 из Анитаполис (пермь Бразилии; рис. 5-04, г) и *C. rochacamposi* (Pinto et Ornellas, 1978) из Боитува (пермь Бразилии).

Род *Carrizocladus* Rasnitsyn, 2004

Carrizocladus Rasnitsyn et al., 2004, с. 221; Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 682; Aristov, 2014а, с. 14.

Типовой вид – *C. arroyo* Rasnitsyn, 2004.

Видовой состав. Типовой вид из Карризо Арройо (пермь США; рис. 5. 4, д).

Род *Sinopteron* Procop et Ren, 2007

Sinopteron Procop, Ren, 2007, с. 271; Liu et al., 2009, с. 64; Aristov, 2014а, с. 14.

Типовой вид – *S. huangheense* Procop et Ren, 2007.

Видовой состав. Типовой вид из Сяхэнь (карбон Китая; рис. 5-04, е).

Chenxiella Liu, Ren et Procop, 2009

Chenxiella Liu et al., 2009, с. 64; Aristov, 2014а, с. 14.

Типовой вид – *C. liuae* Liu, Ren et Procop, 2009.

Видовой состав. Типовой вид из Сяхэнь (карбон Китая; рис. 5-04, ж).

Род *Etotabla* Béthoux et Jarzembowski, 2010

Etotabla Béthoux, Jarzembowski, 2010, с. 96; Aristov, 2014а, с. 14.

Типовой вид – *E. gillae* Béthoux et Jarzembowski, 2010.

Видовой состав. Типовой вид из Райтлингтон (карбон Великобритании; рис. 5-21, б).

Род *Longzhua* Gu, Bethoux et Ren, 2011

Longzhua Gu et al., 2011, с. 305; Aristov, 2014а, с. 14.

Типовой вид – *L. loculata* Procop et Ren, 2007.

Видовой состав. Типовой вид из Сяхэнь (карбона Китая; рис. 5-05, а).

Род *Izykhia* Aristov, 2013

Izykhia Аристов, 2013, с. 45; Aristov, 2014, с. 14.

Типовой вид – *I. tridentis* Aristov, 2013.

Видовой состав. Типовой вид из Изыхских Копей (карбон России; рис. 5-05, з).

Род *Westphalopsocus* Azar, Nel, Engel et Bourgoïn, 2013

Westphalopsocus Azar et al., 2013, с. 259.

Типовой вид – *W. pumilio* Azar, Nel, Engel et Bourgoïn, 2013

Видовой состав. Типовой вид из Эйвон (карбон Франции; рис. 5-05, д).

Род *Xixia* Gu, Béthoux et Ren, 2014

Xixia Gu et al., 2014, с. 690.

Типовой вид – *X. huban* Gu, Béthoux et Ren, 2013.

Видовой состав. Типовой вид из Сяхэнь (карбон Китая; рис. 5-05, е).

Aviologus Coty, Háva, Prokop, Roques et Nel, 2014

Aviologus Coty et al., 2014, с. 466.

Типовой вид – *A. duquesnei* Coty, Háva, Prokop, Roques et Nel, 2014

Видовой состав. Типовой вид из Эйвон (карбон Франции; рис. 5-05, е).

Protomiamia Du, Béthoux, Gu et Ren, 2016

Protomiamia Du, Béthoux, Gu et Ren, 2016, с. 2.

Типовой вид – *P. yangi* Du, Béthoux, Gu et Ren, 2016

Видовой состав. Типовой вид из Сяхэнь (карбон Китая; рис. 5-05, ж, з).

Семейство Gerapompidae Handlirsch, 1906

Gerapompidae Handlirsch, 1906: с. 711; 1922: 105; Шаров, 1962: с. 117; Расницын, 1980: с. 138; Rasnitsyn, 2002: с. 259; Aristov, 2014a, с. 16; Aristov, 2015a, с. 5; 2016, с. 16.

Типовой род: *Gerapompus* Scudder, 1885.

Диагноз. Голова маленькая, пронотум крупный, вытянутый, передние ноги тонкие, голени задней пары направлены вперед. В переднем крыле костальное поле у основания RS чаще равно по ширине субкостальному. SC вогнутая, заканчивается на C. RS начинается у середины крыла (у *Gerapompus blattinoides* Scudder, 1885 в его базальной трети), чаще не слит с MA, интеркубитальное поле не сужено. M начинает ветвиться у середины крыла около основания RS (у *G. blattinoides* в базальной трети крыла), MP не редуцирована. CuA начинает ветвиться в базальной четверти, гребенчатая назад, в базальной трети крыла занимает половину или более его ширины.

Состав. Два рода: *Gerapompus* Scudder, 1885 (рис. 4.6, а) из Мэзон Крик (США, Иллинойс; верхний карбон, демойнский ярус) и *Aenigmatella* Sharov, 1961 (рис. 4.6, б) из Желтого Яра (Россия, Кемеровская обл.; верхний карбон, касимовский ярус).

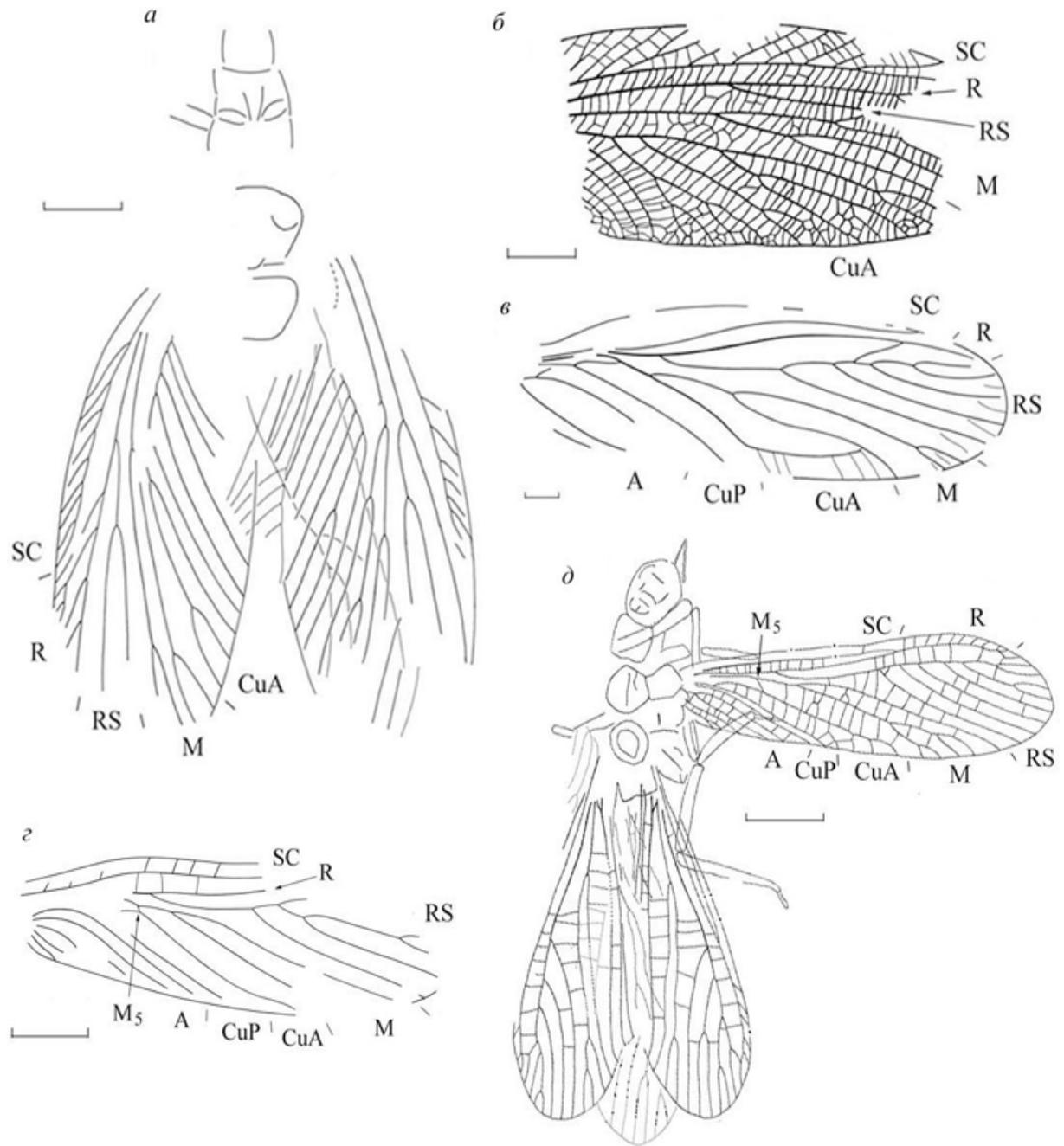


Рис. 4.6. Представители семейства Gerarompidae и Emphylopteridae (Cnemidolestida): *a*–*Gerarompus extensus* Scudder, 1885, голотип UNSM, № 38141, общий вид (из Aristov, 2014); *б* – *Aenigmatella* Sharov, 1961, голотип ПИН, № (из Шаров, 1961); *в* – *Cyменophlebia carpenteri* (Pruvost, 1914), голотип ML, № 1756, передние крылья (из Aristov, 2014), передние крылья; *д* - *Gulou carpenteri* Béthoux, Cui, Kondratieff, Stark et Ren, 2011 CNU-NX1-143, общий вид. Длина масштабной линейки *a*, *б*, *д* соответствует 5 мм, на *в*, *з* – 1 мм.

Определительная таблица родов Gerarompidae

- 1 (2) Костальное поле у основания RS равно по ширине субкостальному, SC заканчивается перед дистальной третью крыла *Gerarompus* Scudder, 1885

2 (1) Костальное поле у основания RS шире субкостального, SC заканчивается в дистальной четверти крыла *Aenigmatella* Sharov, 1961

Род *Gerapompus* Scudder, 1885

Gerapompus Scudder, 1885, с. 326; Handlirsch, 1906, с. 711; 1906-1908, с. 166; 1919, с. 53; 1922, с. 106; Carpenter, 1992, с. 132; Rasnitsyn, 2002, с. 259; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 17; Aristov, 2014a, с. 6.

Типовой вид – *G. blattinoides* Scudder, 1885.

Видовой состав. Три вида из Мэзон Крик (карбон США): *G. blattinoides* Scudder, 1885 (рис. 4-6, а), *G. extensus* Scudder, 1885 и *G. schucherti* Handlirsch, 1906.

Род *Aenigmatella* Sharov, 1961

Aenigmatella Шаров, 1961, с. 159; Шаров, 1962, с. 117; Carpenter, 1992, с. 130; Rasnitsyn, 2002, с. 259; Аристов, 2013, с. 39; Aristov, 2014a, с. 16.

Типовой вид – *A. comparabilis* Sharov, 1961.

Видовой состав. Типовой вид из Желтого Яра (карбон России; рис. 4.6, б).

Cyменophlebitidae Pruvost, 1919: 128.

Cyменophlebitidae Handlirsch, 1922: с. 99; Шаров, 1962: с. 122; Carpenter, 1992: с. 124; Aristov, 2014a, с. 16; Aristov, 2015a, с. 5; 2016, с. 16.

Типовой род – *Cyменophlebia* Pruvost, 1919.

Диагноз. Переднее крыло с костальной лопастью, костальное поле у основания RS шире субкостального. SC вогнутая, без утолщения в основании, заканчивается на С в дистальной четверти крыла. RS начинается в базальной трети крыла, свободный, обильно ветвиться за серединой крыла, окончания RS занимают всю вершину, интеррадиальное поле широкое. Основание М слито с CuA. М ветвится перед серединой крыла за основанием RS, задняя ветвь М не редуцирована. RS и М резко вогнутые. CuA в дистальной четверти изогнута параллельно заднему краю крыла, где образует частый гребень тонких ветвей, почти перпендикулярных заднему краю крыла. Вершина CuA сливается с задней ветвью М. CuP простая, заканчивается у середины крыла, клавус выражен.

Состав. Типовой род.

Замечание. *Parapaolia superba* Scudder, 1885, описанная из Наппервиля (карбон США) как представитель паолиид *Paoliidae*, вероятно относится к цименофлебидам. Однако, для окончательного решения этого вопроса необходимо переизучение голотипа.

Род *Cyменophlebia* Pruvost, 1919

Cyменophlebia Pruvost, 1919, с. 128; Handlirsch, 1922, с. 99; Carpenter, 1992, с. 124; Béthoux, 2007, с. 43; Aristov, 2014, с.

Типовой вид – *C. carpenteri* (Pruvost, 1919).

Видовой состав. Типовой вид из местонахождения Ланс (Франция, Нор-Па-де-Кале; верхний карбон, вестфальский ярус D) (рис. 4.6, в).

Семейство *Emphylopteridae* Handlirsch, 1922

Emphylopteridae Handlirsch, 1922, с. 69; 1937, с. 63; Шаров, 1961, с. 122; Béthoux, Nel, 2002, с. 26; Aristov, 2014a, с. 18; Aristov, 2015a, с. 5; 2016, с. 16.

Guloidae Béthoux, Cui, Kondratieff, Stark, Ren, 2011, с. 2 (типовой род *Gulou* Béthoux, Cui, Kondratieff, Stark et Ren, 2011); сведено в синонимы: Aristov, 2014a, с. 18.

Типовой род: *Emphyloptera* Pruvost, 1919.

Диагноз. Голова крупная с крупными глазами, пронотум квадратный, меньше головы, передние ноги тонкие, короткие, без вооружения, средние и задние ноги средней длины, направлены голенью вперед, лапка, вероятно, трехчлениковая. В переднем крыле костальная лопасть или “С” не выражена. Костальное поле у основания RS равно по ширине или уже субкостального. SC без утолщения в основании, вогнутая у основания, далее выпуклая, заканчивается на R. RS начинается в базальной трети крыла, обильно ветвиться за серединой крыла, окончания RS занимают всю вершину, интеррадиальное поле узкое. RS без излома в середине, мощные поперечные жилки r-rs и rs-m отсутствуют. M₅ выражена, M ветвиться перед серединой крыла за основанием RS, первый развилок M расположен ближе к основанию RS, чем к вершине SC. CuA ветвиться в дистальной четверти, с несколькими тонкими ветвями. CuP вогнутая, заканчивается в базальной трети крыла. Клавус возможно выражен только у *Emphyloptera*, вершина A₁ не слита с A₂.

Состав. Два рода: *Emphyloptera* Pruvost, 1919 (рис. 4-6, а) из местонахождения Ланс (Франция, Па-де-Кале; верхний карбон, вестфальский ярус D) и *Gulou* Béthoux, Cui, Kondratieff, Stark et Ren, 2011 (рис. 4-6, б) из Сяхэнь (Китай, Нинья; верхний карбон, намюрский ярус B-C).

Определительная таблица родов *Emphylopteridae*

- 1 (2) RS с нерегулярным гребнем ветвей, CuA с изломом в месте впадения M₅
 *Emphyloptera* Pruvost, 1919.
- 2 (1) RS с регулярным гребнем ветвей, CuA без излома в месте впадения M₅
 *Gulou* Béthoux, Cui, Kondratieff, Stark et Ren, 2011.

Род *Emphyloptera* Pruvost, 1919

Emphyloptera Pruvost, 1919, с. 117; Handlirsch, 1922, с. 69; 1937: 63; Rasnitsyn, Quick, 2002, с. 80; Béthoux, Nel, 2002: с. 26; Aristov, 2014, с. 18.

Типовой вид – *E. lectivaini* Pruvost, 1919.

Видовой состав. Типовой вид из Ланс (карбон Франции; рис. 4-6, з).

Род *Gulou* Béthoux, Cui, Kondratieff, Stark et Ren, 2011

Gulou Béthoux et al., 2011: с. 249; Aristov, 2014, с. 18.

Типовой вид – *G. carpenteri* Béthoux, Cui, Kondratieff, Stark et Ren, 2011.

Видовой состав. Типовой вид из Сяхэнь (карбон Китая; рис. 4.6, д).

Семейство *Tillyardembiidae* G. Zalesky, 1938

Tillyardembiidae G.Zalesky, 1938, с. 64; Залесский, 1950: с. 41; Шаров, 1962, с. 124; Расницын, 1980, с. 152; Carpenter, 1992, с. 123; Storozhenko, 1997, с. 8; Стороженко, 1998, с. 91; Storozhenko, 2002, с. 279; Aristov, 2004, с. 115; Aristov, Rasnitsyn, 2009, с. 263; Аристов, Расницын, 2012, с. 48; Aristov, 2014а, с. 20; Аристов, Расницын, 2014, с. 66; Aristov, 2015а, с. 5; 2016, с. 16.

Permocarpiidae: Мартынов, 1940: с. 20 (типовой род: *Permocarpiia* Martynov, 1940); сведено в синонимы: Залесский, 1950: с. 41.

Типовой род: *Tillyardembia* G. Zalesky, 1937.

Диагноз. Голова крупная, с крупными глазами, без простых глазков. Пронотум сравним по величине с головой или меньше ее, квадратный или вытянутый. Тело удлиненное с короткими или средней длины ногами. Стернальный шов развит на всех трех отделах груди. Коксы широко расставлены. Передние ноги без вооружения, передние бедра у самцов могут быть сильно увеличены. Средние и задние голени направлены назад, лапка пятичлениковая, с аролием и без пульвилл. Переднее крыло с костальной лопастью, костальное поле у основания RS несколько шире субкостального. SC с утолщением в основании, меняет знак с вогнутого на выпуклый, заканчивается развилком на C и R. RS начинается в базальной трети крыла, прямой, свободный, обильно ветвится, занимая часть переднего края и часть вершины крыла, интеррадиальное поле широкое. M с M₅ или, у *Kamamica* Aristov et Rasnitsyn, 2014, слита в основании с CuA, начинает ветвиться у середины крыла за основанием RS, задняя ветвь не редуцирована. CuA начинает ветвиться за серединой, образуя частый правильный задний гребень тонких ветвей вдоль заднего края крыла. CuP простая, меняет знак с вогнутого на выпуклый, заканчивается у середины крыла. Клавус выражен, вершина A₂ сближена с A₁. Яйцеклад мощный, длинный, церки длинные.

Состав. Четыре рода: *Tillyardembia* G. Zalesky, 1937 из Чекарды, Барды и Кишерты (Россия, Пермский край; нижняя пермь, кунгурский ярус); *Kungurembia* Aristov, 2004 из Чекарды и Сояны (Россия, Архангельская обл.; средняя пермь, казанский ярус) и *Kamamica* Aristov et Rasnitsyn, 2014 из Тюлькино (Россия, Пермский край; нижняя пермь,

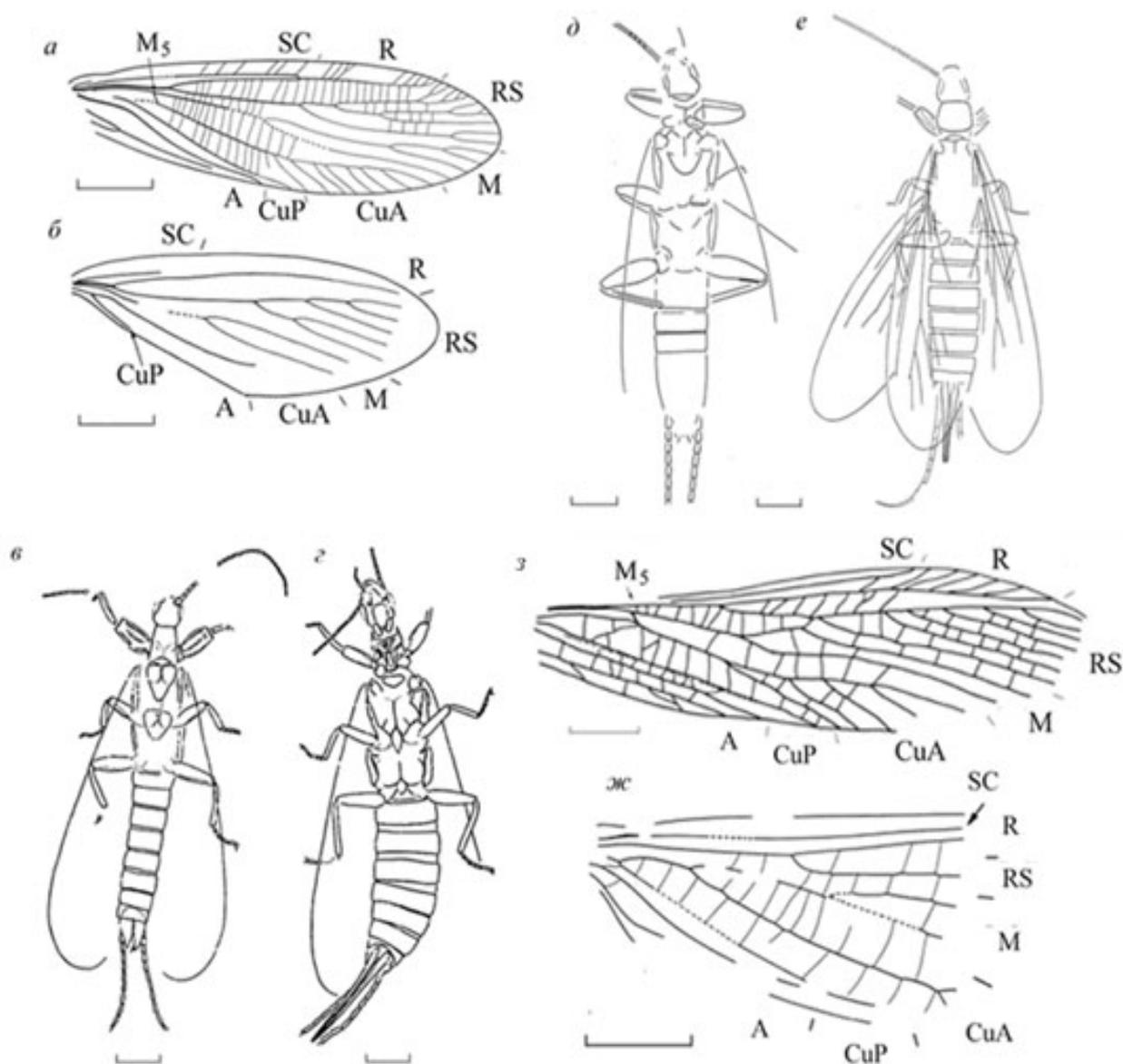


Рис. 4.7. Представители семейств Tillyardembiidae (Cnemidolestida): *a-g* – *Tillyardembia antennaenlana* G. Zalesky, 1937, реконструкции: *a* – переднее, *б* – заднее крыло, *в* – общий вид самца, *г* – общий вид самки (*a, б* из Rasnitsyn, Aristov, 2009; *в, г* из Вилесов, Новокшенов, 1993); *д, е* – *Kungurembia brevicervix* Aristov, 2004: *д* – паратип ПИН, № 4987/16, *е* – голотип ПИН, № 1700/796, общий вид (из Aristov, 2004); *ж* – *Kamamica promota* Aristov et Rasnitsyn, 2014, голотип ПИН, № 3474/339, переднее крыло (из Аристов, Расницын, 2014). *з* – *Paralongzhua elongata* Prokop, Szwedo, Lapeyrie, Garrouste et Nel, 2015, голотип MF, № Ld LAP 416 A-B (из Prokop et al., 2015) Длина масштабной линейки на *a-з* соответствует 2 мм, на *и* – 1 мм, на *з* – 3 мм.

уфимский ярус); *Paralongzhua* Prokop, Szwedo, Lapeyrie, Garrouste et Nel, 2015 из Лодева (Франция, Эно; средняя пермь, свита Салагоу).

Замечание. Род *Paralongzhua* описан как «*Archaeorthoptera* nec *Panorthoptera*» и не отнесен к какому-либо семейству (Prokop et al., 2015). Род сходен с *Tillyardembia*, от которого отличается симметричным терминальным развилком SC и сближенными основанием RS и первым развилком M. У *Tillyardembia* терминальный развилок SC асимметричный, основание RS и первый развилок M не сближены (Вилесов, Новокшенов, 1993). В связи с этим род переносится здесь в *Tillyardembiidae*. От всех представителей семейства *Paralongzhua* отличается мощными поперечными жилками r-rs и rs-m, и изломом ствола RS в месте впадения этих жилок. Этот признак очень характерен для веснянок и не известен для остальных кнемидолестид (у *Cumenophlebiidae*: рис. 5-06, в и некоторых *Cnemidolestidae* выражена только жесткая поперечная r-rs).

Определительная таблица родов *Tillyardembiidae*

- 1 (4) Интеррадиальное поле не расширено.
- 2 (3) Основание M слито с CuA *Kamamica* Aristov et Rasnitsyn, 2014.
- 3 (2) Основание M соединено с CuA за счет M₅.....
..... *Paralongzhua* Prokop, Szwedo, Lapeyrie, Garrouste et Nel, 2015.
- 4 (1) Интеррадиальное поле расширено.
- 5 (6) Пронотум вытянутый *Tillyardembia* G. Zalesky, 1937.
- 6 (5) Длина пронотума равна ширине..... *Kungurembia* Aristov, 2004.

Род *Tillyardembia* G. Zalesky, 1937

Tillyardembia G. Zalesky, 1937, с. 847; 1938, с. 65; Ю. Залесский, 1950, с. 44; Шаров, 1962, с. 124; Расницын, 1980, с. 152; Carpenter, 1992, с. 123; Вилесов, Новокшенов, 1993, с. 65; Storozhenko, 1997b, с. 8; Новокшенов, 1998, с. 37; Стороженко, 1998, с. 92; Storozhenko, 2002, с. 279; Aristov, 2004a, с. 85; Grimaldi, Engel, 2005, с. 223; Aristov, Rasnitsyn, 2009, с. 263; Rasnitsyn, Aristov, 2010: с. 13; Аристов, Расницын, 2012, с. 48; 2014, с. 70; Aristov, 2014a, с. 20.

Пермосарпния: Мартынов, 1940, с. 20 (типовой вид *Permosarpnia brevipes* Martynov, 1940, сведено в синонимы Ю. Залесский, 1950, с. 41).

Типовой вид – *T. biarmica* G. Zalesky, 1937 (= *T. antenaepilana* G. Zalesky, 1937).

Видовой состав. Два вида: *T. antenaepilana* G. Zalesky, 1937 (рис. 5-07, а-г) и *T. ravisedorum* Vilesov et Novokshonov, 1993 из Чекарды (пермь России).

Род *Kungurembia* Aristov, 2004

Kungurembia Aristov, 2004a, с. 115; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 13; Аристов, Расницын, 2012, с. 48; Aristov, 2014a, с. 20.

Типовой вид – *K. brevicervix* Aristov, 2004.

Видовой состав. Три вида: *K. brevicervix* Aristov, 2004 (рис. 5-07, *д, е*), *K. pallida* Aristov, 2004 из Чекарды и *K. biarmica* Rasnitsyn et Aristov, 2010 из Сояны (пермь России).

Род *Kamamica* Aristov et Rasnitsyn, 2014

Kamamica Аристов, Расницын, 2014, с. 70; Aristov, 2014а, с. 20.

Типовой вид – *K. promota* Aristov et Rasnitsyn, 2014.

Видовой состав. Типовой вид из Тюлькино (пермь России; рис. 5-07, *ж*).

Род *Paralongzhua* Prokop, Szwedo, Lapeyrie, Garrouste et Nel, 2015

Paralongzhua Prokop et al., 2015, с. 10.

Типовой вид – *P. elongata* Prokop, Szwedo, Lapeyrie, Garrouste et Nel, 2015.

Видовой состав. Типовой вид из Лодева (пермь Франции; рис. 5-07, *з*).

Семейство *Psoroptera* Carpenter, 1976

Psoroptera Carpenter, 1976: с. 345; 1992: с. 126; Aristov, 2014а, с. 20; 2015а, с. 5; 2016, с. 16.

Типовой род: *Psoroptera* Carpenter, 1976.

Диагноз. Переднее крыло с костальной лопастью, по-видимому, только у *Psoroptera*, “С” не выражена. Костальное поле у основания RS немного шире субкостального, SC вогнутая, заканчивается на С. RS начинается в базальной четверти крыла, интеррадиальное поле не сужено, RS слит с МА. Основание М слито с CuA, М начинает ветвиться в базальной трети крыла за основанием RS, задняя ветвь М не редуцирована. Поле между RS и МА или медиальное поле сильно расширено. CuA начинает ветвиться в базальной трети, образует редкий задний гребень ветвей, передняя из которых слита с MP. CuP простая, вогнутая, заканчивается в базальной трети крыла. Клавус не выражен, вершина A₂ слита с A₁.

Состав. Два рода: *Psoroptera* Carpenter, 1976 (рис. 5-08, *а*) из Эльмо (США, Канзас; нижняя пермь, кунгурский ярус) и *Hammelburgia* Aristov, 2014 (Aristov, 2014а, fig. 11, 12) из Гаммельбурга (Германия, Нижняя Франкония; средний триас, анизийский ярус).

Род *Psoroptera* Carpenter, 1976

Psoroptera Carpenter, 1976, с. 345; 1992, с. 126; Rasnitsyn, 2002, с. 115; Aristov, 2014а, с. 6.

Типовой вид – *P. cubitalia* Carpenter, 1976

Видовой состав. Типовой вид из Эльмо (пермь США; рис. 5-08, *а*).

Семейство *Sylvabestiidae* Aristov, 2000

Sylvabestiidae Aristov, 2000, с. 2; Aristov, 2004, с. 85; 2014а, с. 23; 2015а, с. 5; 2016, с. 16.

Типовой род: *Sylvabestia* Aristov, 2000.

Диагноз. Голова и прототум небольшие, глаза крупные, простые глазки отсутствуют. Средне- и заднегрудь со стернальным швом. Ноги длинные, передняя пара сильно увеличена, без вооружения, средние и задние голени направлены назад. В переднем крыле “С” не выражена, костальная лопасть выражена только у *Sylvabestia* и

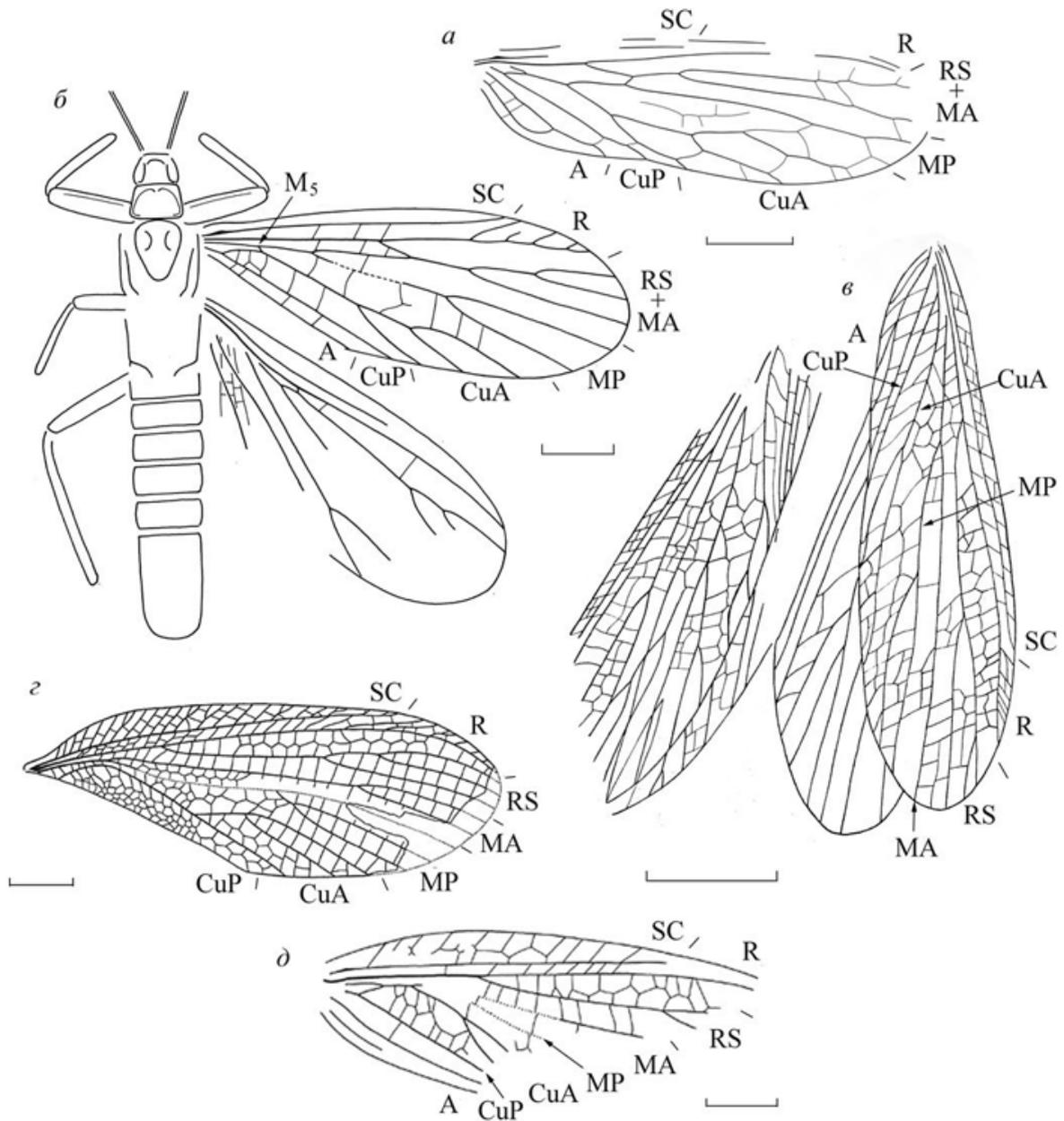


Рис. 4.8. Представители семейств Psoropterae и Sylvabestiidae (Cnemidolestida): а – *Psoroptera cubitalia* Carpenter, 1976, голотип MCZ, № 5840, переднее крыло (из Aristov, 2014); б – *Sylvabestia tenuis* Aristov, 2000, реконструкция общего вида (из Aristov, 2011a); в – *Cerasopterum gracile* Kukulová, 1964, голотип DPCU № 24/1963, общий вид (из Kukulová, 1964); г – *Sojanopermula lucida* Storozhenko, 1992, голотип ПИН, № 94/117 (из Storozhenko, 1992); д – *Neptotemia trunkata* Aristov, 2004, голотип ПИН, № 1700/1026, передние крылья (из Aristov, 2004). Длина масштабной линейки на а соответствует 1 мм, на б, в, д – 2 мм, на г – 5 мм.

Cerasopterum Kukulová, 1964. SC вогнутая, заканчивается на C. RS начинается в базальной половине крыла, чаще не слит с MA, интеррадиальное поле широкое (у *Kityakia* gen. n. сильно сужено). Основание M чаще свободное (у *Sylvabestia* выражена M₅, у *Neprotombia* Aristov, 2004 и *Ivkinus* Aristov, 2014 основание M слито с CuA). M разделяется на MA и MP в базальной трети крыла, перед основанием RS или на одном уровне с ним, MP не редуцирована. CuA начинает ветвиться за своей серединой (у *Neprotombia* в своей базальной трети), с одним-четырьмя, а чаще с двумя-тремя окончаниями. CuP простая,

вогнутая, заканчивается между базальной третью и серединой крыла. Клавус не выражен, вершина A₂ не слита с A₁.

Состав. Девять родов: *Sylvabestia* Aristov, 2000 (рис. 4.8, б) из Чекарды (Россия, Пермский край; нижняя пермь, кунгурский ярус); *Cerasopterum* Kukulová, 1964 (рис. 4.8, в) из Оборы (Чехия, Южно Моравский край; нижняя пермь, сакмарский ярус); *Sojanopermula* Storozhenko, 1992 (рис. 4.8, з) из Чекарды и Сояны (Россия, Архангельская обл.; средняя пермь, казанский ярус); *Neprotombia* Aristov, 2004 (рис. 4.8, д) из Чекарды и Воркуты (Россия, Пермский край; нижняя пермь, уфимский ярус); *Elmopterum* Béthoux et Beckemeyer, 2007 (рис. 4.8, а) из Эльмо (США, Канзас; нижняя пермь, леонардский ярус); *Tshepanichoptera* Aristov, 2008 (рис. 4.8, б) из Чепанихи (Россия, Удмуртия; средняя пермь, уржумский ярус); *Kazanalicula* Aristov et Storozhenko, 2011 (рис. 4.8, в) из Сояны; *Kityakia* Aristov, 2014 (рис. 4.8, д) из Китяка (Россия, Кировская обл.; средняя пермь, казанский ярус) и *Ivkinus* Aristov, 2014 (рис. 4.8, з) из Исад (Россия, Вологодская обл.; верхняя пермь, северодвинский ярус).

Определительная таблица родов *Sylvabestiidae*

- 1 (6) Костальное поле у основания RS шире субкостального.
- 2 (3) Основание M не слито с CuA *Sojanopermula* Storozhenko, 1992
- 2 (3) Основание M слито с CuA.
- 4 (5) RS не образует анастомоза с MA, интермедиальное поле не расширено
..... *Neprotombia* Aristov, 2004
- 5 (4) RS слит с MA, интермедиальное поле расширено *Ivkinus* Aristov, 2014
- 6 (1) Костальное поле у основания RS уже или равно по ширине субкостальному.
- 7 (8) CuA простая..... *Kazanalicula* Aristov et Storozhenko, 2011
- 8 (7) CuA ветвиться.
- 9 (10) Интеррадиальное поле сужено *Kityakia* Aristov, 2014

- 10 (9) Интеррадиальное поле широкое.
 11 (14) Интеркубитальное поле с двойным рядом ячеек, CuA с двумя ветвями.
 12 (13) Развилок CuA узкий..... *Elmopterum Béthoux et Beckemeyer*, 2007
 13 (12) Развилок CuA широкий..... *Tshepanichoptera Aristov*, 2008
 14 (11) Интеркубитальное поле с простыми поперечными жилками, CuA с тремя ветвями.
 15 (16) RS слит с MA, M₅ выражена *Sylvabestia Aristov*, 2000
 16 (15) RS не слит с MA, M₅ не выражена *Cerasopterum Kukalová*, 1964

Род *Sylvabestia* Aristov, 2000

Sylvabestia Aristov, 2000, с. 2; Aristov, 2004a, с. 85; Аристов, 2011б, с. 32; Aristov, 2014a, с. 23.

Типовой вид – *S. tenuis* Aristov, 2000.

Видовой состав. Типовой вид из Чекарды (пермь России; рис. 4.8, б).

Род *Cerasopterum* Kukalova, 1964

Cerasopterum Kukalova, 1964, с. 60; Carpenter, 1992, с. 109; Стороженко, 1998, с. 143; Aristov, 2014a, с. 23.

Типовой вид – *C. gracile* Kukalova, 1964.

Видовой состав. Типовой вид из Оборы (пермь Чехии; рис. 4.8, в).

Род *Sojanopermula* Storozhenko, 1992

Sojanopermula Storozhenko 1992, с. 217; Стороженко, 1998, с. 98; Aristov, 2004a, с. 107; Aristov, Storozhenko, 2011, с. 118; Aristov, 2014a, с. 23.

Типовой вид – *S. lucida* Storozhenko, 1992.

Видовой состав. Пять видов из перми России: *S. lucida* Storozhenko, 1992 (рис. 5-08, з); *S. rasnitsyni* Aristov et Storozhenko, 2011; *S. edemskii* (Aristov et Storozhenko, 2011) из Сояны; *S. tshekardensis* Aristov, 2004 и *S. minor* Aristov, 2004 из Чекарды.

Род *Neprotembia* Aristov, 2004

Neprotembia Aristov 2004a, с. 105; Расницын и др., 2005, с. 69; Aristov, Storozhenko, 2011, с. 125; Aristov, 2014a, с. 23.

Типовой вид – *N. truncata* Aristov, 2004.

Видовой состав. Два вида: *N. truncata* Aristov, 2004 из Чекарды (рис. 4.8, д) и *N. complicata* Aristov, 2005 из Воркуты (пермь России).

Род *Elmopterum* Béthoux et Beckemeyer, 2007

Elmopterum Béthoux, Beckemeyer 2007, с. 55; Аристов, 2009б, с. 37; Aristov, Storozhenko, 2011, с. 122; Aristov, 2014a, с. 23.

Типовой вид: *E. rotundum* Béthoux et Beckemeyer, 2007.

Видовой состав. Типовой вид из Эльмо (пермь США; рис. 4.9, а).

Род *Tshepanichoptera* Aristov, 2008

Tshepanichoptera Аристов, Башкуев, 2008, с. 57; Aristov, Storozhenko, 2011, с. 122; Aristov, 2014а, с. 23.

Типовой вид – *T. lacera* Aristov, 2008.

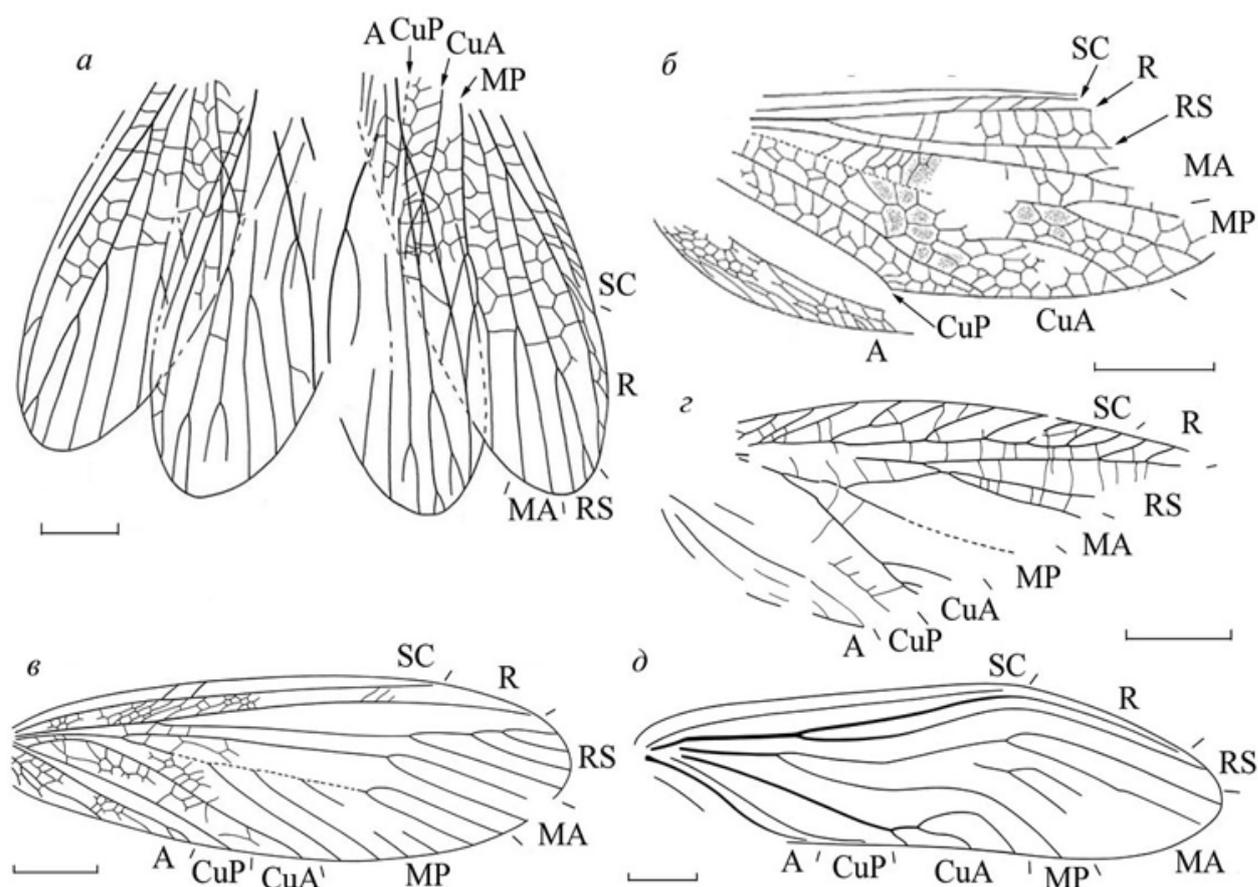


Рис. 4.9. Представители семейства Sylvabestiidae (Cnemidolestida): а – *Elmopterum rotundum* Béthoux et Beckemeyer, 2007, голотип MCZ, № 7468, общий вид (из Béthoux, Beckemeyer, 2007); б – *Tshepanichoptera lacera* Aristov, 2008, голотип ПИН, № 3286/14 (из Аристов, Башкуев, 2008); в – *Kazanalicula reducta* Aristov et Storozhenko, 2011, голотип ПИН, № 117/467 (из Aristov, Storozhenko, 2011); г – *Ivkinus conjuctus* (Aristov et Storozhenko, 2011), голотип ПИН, № 3840/1243 (из Aristov, 2014); д – *Kityakia attrita* Aristov, 2014, голотип ПИН, № 1633/695 (из Aristov, 2014), передние крылья. Длина масштабной линейки соответствует 3 мм.

Видовой состав. Типовой вид из Чепанихи (пермь России; рис. 4.9, б).

Род *Kazanalicula* Aristov et Storozhenko, 2011

Kazanalicula Aristov et Storozhenko, 2011, с. 120; Aristov, 2014, с. 23.

Типовой вид – *K. reducta* Aristov et Storozhenko, 2011.

Видовой состав. Типовой вид из Сояны (пермь России; рис. 5-09, в).

Род *Ivkinus* Aristov, 2014

Ivkinus Aristov, 2014a, с. 24.

Типовой вид – *Mezenalicula conjuncta* Aristov et Storozhenko, 2011.

Видовой состав. Типовой вид из Исад (пермь России; рис. 4.9, з).

Род *Kityakia* Aristov, 2014

Kityakia Aristov, 2014a, с. 25.

Типовой вид – *K. attrita* Aristov, 2014.

Видовой состав. Типовой вид из Китяка (перми России; рис. 4.9, д).

Семейство *Prygidae* Aristov et Rasnitsyn, 2014

Prygidae Аристов, Расницын, 2014, с. 66; Aristov, 2015a, с. 5; 2016, с. 16; Shcherbakov, 2016, с. 91.

Типовой род - *Pryg* Aristov et Rasnitsyn, 2014.

Диагноз. Голова крупная с небольшими глазами, простые глазки отсутствуют, пронотум не вытянутый, немного меньше головы. Передние ноги короткие, без вооружения, передние коксы сближены, задние бедра сильно увеличены. Переднее крыло с костальной лопастью, SC вогнутая, параллельна С, заканчивается на R. RS начинается за серединой крыла, свободный, интеррадиальное поле широкое. Основание М свободное, без М₅, или слито с CuA. М простая или с коротким развилком в базальной четверти крыла, за основанием RS. CuA начинает ветвиться за серединой, гребенчатая назад или с простым коротким развилком. CuP простая, вогнутая отлько в основании, заканчивается в дистальной трети крыла. Клавус выражен, вершина А₂ слита с А₁. Яйцеклад мощный, длинный, церки длиннее яйцеклада.

Состав. Типовой род (рис. 5-10, а) из Эльмо (США, Канзас; нижняя пермь, леонардский ярус).

Замечание. Род *Parapryg* Aristov et Rasnitsyn, 2014 из Недуброво (Россия, Вологодская обл.; верхняя пермь, вятский ярус), описанный как представитель *Prygidae* (Аристов, Расницын, 2014) перенесен в отряд *Homoptera* (Щербаков, 2016).

Род *Pryg* Aristov et Rasnitsyn, 2014

Pryg Аристов, Расницын, 2014, с. 69; Aristov, 2014a, с. 27; Щербаков, 2016, с. 91.

Типовой вид – *P. absurdus* Aristov et Rasnitsyn, 2014

Видовой состав. Типовой вид из Эльмо (пермь США; рис. 5-10, а).

Семейство *Neraphidiidae* Aristov, 2014

Neraphidiidae Aristov, 2014a, с. 27; 2015a, с. 5; 2016, с. 16.

Типовой род: *Neraphidia* Novokshonov et Novokshonova, 1997.

Диагноз. Голова средней величины, глаза крупные, пронотум меньше головы. Средне- и заднегрудь со стернальным швом. Ноги тонкие, средней длины, со сближенными коксами, передние ноги без вооружения. В переднем крыле костальная лопасть сохранилась только у *Neraphidia*. SC вогнутая, заканчивается на R. RS начинается в базальной половине крыла, свободный, интэрадиальное поле широкое. М с короткой М₅, разделяется на МА и МР в базальной четверти крыла, перед основанием RS, МР не редуцирована. CuA начинает ветвиться за серединой, гребень ветвей может быть укорочен. CuP вогнутая (у *Yaria* выпуклая по всей длине), простая, заканчивается между базальной третью и серединой крыла. Клавус не выражен, вершина А₂ не слита с А₁.

Состав. Три рода: *Neraphidia Novokshonov et Novokshonova*, 1997 (рис. 4.10, в) из Чекарды (Россия, Пермский край; нижняя пермь, кунгурский ярус); *Fodinopenna Aristov*, 2014 (рис. 5-10, г) из Изыхских Копей (Россия, Хакасия; верхний карбон, касимовский ярус) и *Yaria Aristov*, 2014 (рис. 4.д, е) из Белого Яра (Россия, Хакасия; средняя пермь, уржумский ярус).

Определительная таблица родов *Neraphidiidae*

- 1 (2) SC заканчивается в дистальной четверти крыла. RS начинается за базальной третью крыла. CuA образует короткий, частый гребень ветвей.....
.....*Neraphidia Novokshonov et Novokshonova*, 1997
- 2 (1) SC заканчивается у середины крыла. RS начинается в базальной трети крыла. CuA не образует короткий, частый гребень ветвей.
- 3 (4) Жилкование полимеризованное, CuA гребенчатая назад с пятью или более ветвями, CuP вогнутая.....*Fodinopenna Aristov*, 2014
- 4 (3) Жилкование олигомеризованное, CuA с двумя ветвями, CuP выпуклая.....
.....*Yaria Aristov*, 2014

Род *Neraphidia Novokshonov et Novokshonova*, 1997

Neraphidia Novokshonov, Novokshonova, 1997, с. 123; *Aristov*, 2004, с. 105; *Aristov, Storozhenko*, 2011, с. 128; *Aristov*, 2014а, с. 27.

Типовой вид – *N. mitis Novokshonov et Novokshonova*, 1997.

Видовой состав. Два вида из перми России: *N. mitis Novokshonov et Novokshonova*, 1997 (рис. 4-10, б) и *N. rigida Aristov*, 2004 из Чекарды (пермь России).

Род *Fodinopenna Aristov*, 2014

Fodinopenna Aristov, 2014а, с. 27.

Типовой вид – *F. abakanica Aristov*, 2014.

Видовой состав. Типовой вид из Изыхских Копей (карбон России; рис. 4-10, в).

Род *Yaria Aristov*, 2014

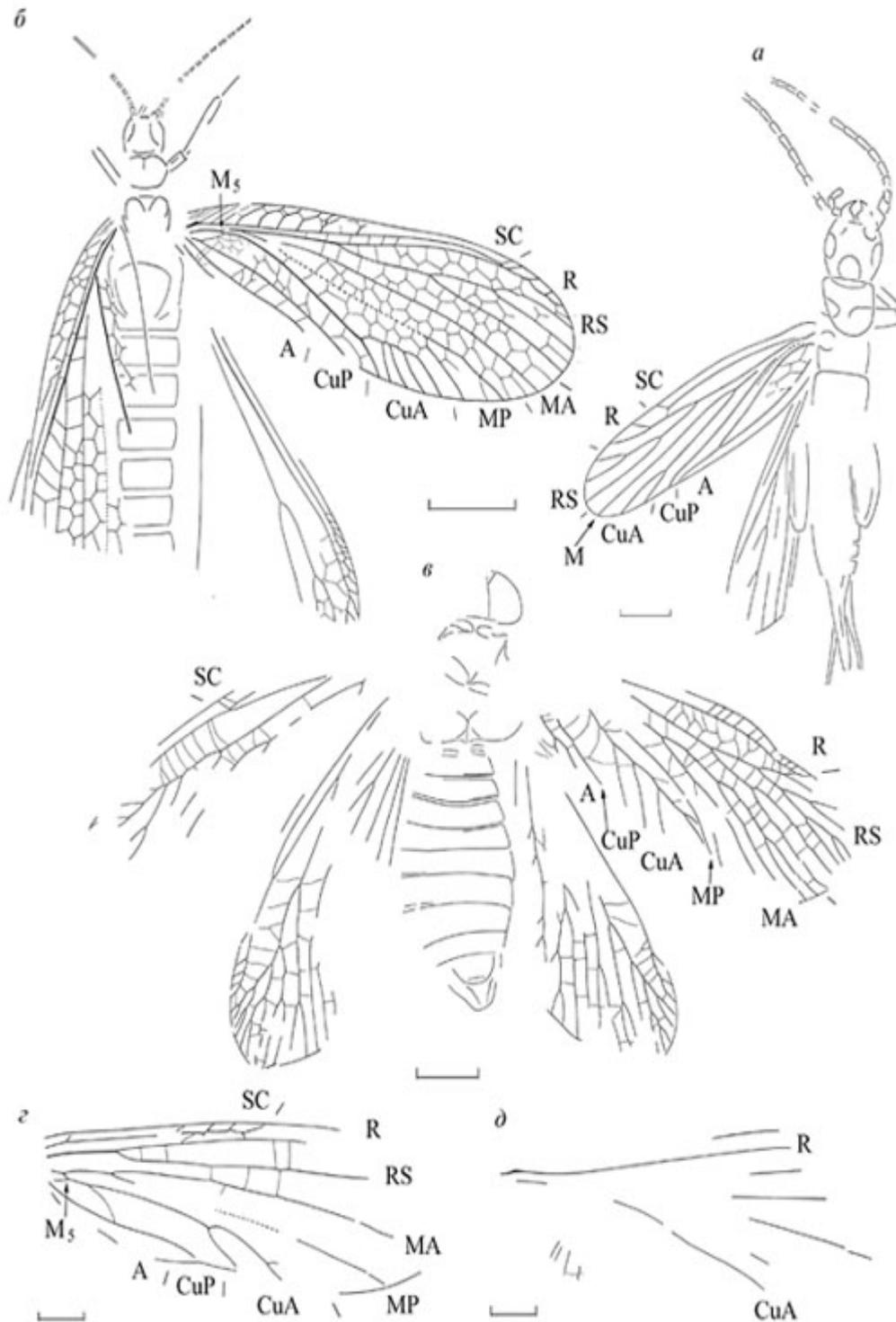


Рис. 4.10. Представители семейства Pnygidae и Neraphidiidae (Cnemidolestida): а – *Pnyg absurdus* Aristov et Rasnitsyn, 2014, голотип MCZ, № 31156, общий вид; б – *Neraphidia mitis* Novokshonov et Novokshonova, 1997, реконструкция общего вида (из Aristov, Storozhenko, 2011); в – *Fodinorena abakanica* Aristov, 2014, голотип ПИН, № 5384/99, реконструкция общего вида; г, д – *Yaria arenaria* Aristov, 2014, голотип ПИН, № 5386/49: г – переднее, д – заднее крыло (из Aristov, 2014). Длина масштабной линейки на а, г, д соответствует 1 мм, на б, в – 3 мм.

Yaria Aristov, 2014a, с. 30.

Типовой вид – *Y. arenaria* Aristov, 2014.

Видовой состав. Типовой вид из Белого Яра (карбон России; рис. 4-10, з, д).

Семейство Stenoptilidae Aristov, 2014

Stenoptilidae Aristov, 2014a, с 31; 2015a, с. 5; 2016, с. 16.

Типовой род: *Stenoptilus* Lameere 1917.

Диагноз. Голова крупная с крупными глазами и простыми глазками. Пронотум небольшой, вытянутый. Стернальный шов, вероятно, выражен на среднегруди (Béthoux, 2009: fig. 2a). Передние голени с вооружением, средние и задние голени направлены вперед. Лапка пятичлениковая с аролием и пульвиллами. В переднем крыле прекостальное поле выражено, “С” заканчивается на С, костальное поле у основания RS шире субкостального. SC без утолщения в основании, вогнутая, заканчивается на R перед дистальной третью крыла. RS начинается в базальной четверти крыла, интеркубитальное поле сужено. М₅ впадает в CuA около ее основания, М разделяется на МА и МР перед серединой крыла, за основанием RS. CuA с задними ветвями, не разделена на CuA₁ и CuA₂, гребенчатая назад. CuP простая, вогнутая, заканчивается в базальной трети крыла. Клавус выражен, вершина А₂ не слита с А₁.

Состав. Один род *Stenoptilus* Lameere 1917 из Комментри (Франция, Алье; верхний карбон, стефанский ярус В-С).

Род *Stenoptilus* Lameere, 1917

Stenoptilus Lameere, 1917, с. 180; Handlirsch, 1922, с. 76; Carpenter, 1992, с. 130; Rasnitsyn, 2002, с. 258; Béthoux, Nel, 2005, с. 291; Béthoux, 2009, с. 141; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 13; Аристов, 2012, с. 32; Aristov, 2014a, с. 33.

Ischnoneurula Handlirsch, 1919, с. 541, сведено в синонимы: Handlirsch, 1922, с. 95.

Ischnoneurilla Handlirsch, 1919, с. 556; 1922, с. 95, сведено в синонимы: Béthoux, Nel, 2005, с. 291.

Eoblattina Bolton, 1925, с. 19; Carpenter, 1992, с. 132, сведено в синонимы: Béthoux, Nel, 2005, с. 291.

Ischnoneura in part Carpenter, 1992, с. 130.

Типовой вид – *C. elongatus* (Brongniart, 1893).

Видовой состав. Типовой вид из Комментри (карбон Франции; рис. 4-11).

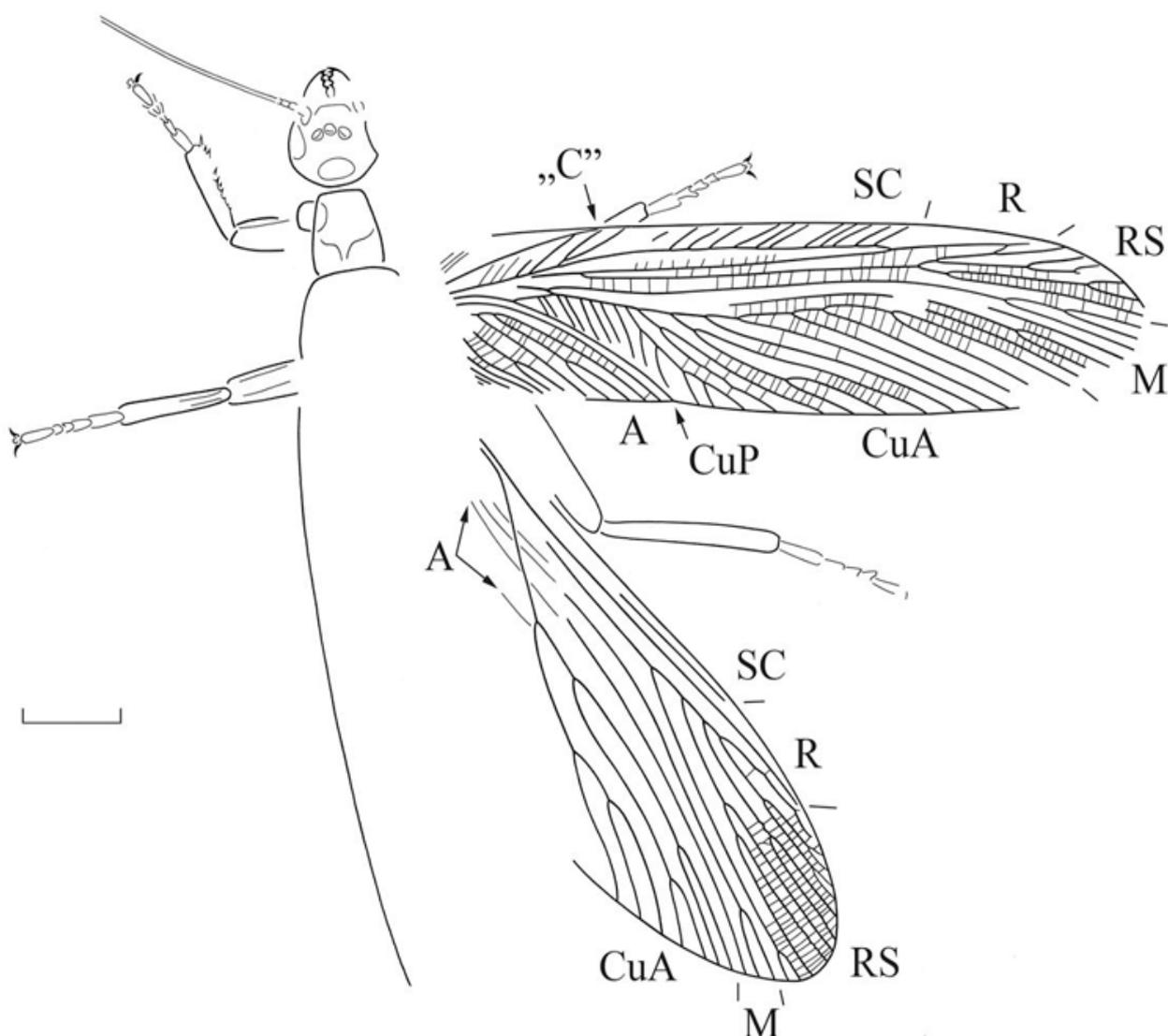


Рис. 4.11. *Stenoptilus elongatus* (Brongniart, 1893) (Cnemidolestida: Ctenoptilidae), реконструкция (из Aristov, 2014). Длина масштабной линейки соответствует 5 мм.

Подотряд Parmapterina Aristov et Rasnitsyn, 2015

Parmapterina Aristov, 2016, с. 16.

Типовое семейство – Parmapteridae Aristov et Rasnitsyn, 2015.

Диагноз. Основание костального поля с костальной лопастью или ложной C. SC заканчивается в дистальной трети крыла на R или развилком (у некоторых Protembiiidae, возможно, SC заканчивается на C). RS начинается у середины крыла (у Protembiiidae в базальной его трети). M_5 впадает в CuA после ее разделения на ветви или непосредственно перед этим разделение (у большинства Protembiiidae основание M слито с CuA, при этом у большинства представителей семейства CuA_1 и CuA_2 отходят от анастомоза отдельными стволами). M ветвится в базальной четверти крыла (у Parmapteridae у середины или дистальнее). M_5 и первый развилок M сближены. CuA не разделена на CuA_1 и CuA_2 , гребенчатая назад, часто ветвится за своей базальной третью. У

Heterologus R, M до отхождения от нее M₅, сама M₅ и CuA₁ резко выпуклые, RS и M после отхождения M₅ вогнутые. CuA разделена на CuA₁ и CuA₂ в своей базальной четверти, задние ветви CuA отсутствуют, CuP простая (у Heterologus duyiwuer и Ferganomadugenia с короткими развилками), клавус не выражен.

Сравнение. От Cnemidolestina Handlirsch, 1937 пармаптерины отличаются ранним разделением CuA на CuA₁ и CuA₂, так что M₅ впадает в CuA₁, а не в ствол CuA. У кнемидолестин M₅ впадает в CuA до ее разделения на ветви, разделение CuA на CuA₁ и CuA₂ отсутствует.

Состав. Parmapteridae Aristov et Rasnitsyn, 2015 из карбона США и Китая и перми России; Protemiidae Tillyard, 1937 из перми США, Чехии, России, Казахстана и Монголии, Pinideliidae Storozhenko, 1997 из перми России и Juraperlidae Huang et Nel, 2007 из триаса Кыргызстана и юры Китая.

Определительная таблица семейств Parmapterina.

- 1 (2) SC заканчивается на R. M разделяется на ветви у середины крыла или дистальнее..
.....Parmapteridae Aristov et Rasnitsyn, 2015.
- 2 (1) SC заканчивается на C или развилком на C и R. M разделяется на ветви в базальной четверти крыла.
- 3 (6) Основание костального поля с костальной лопастью.
- 4 (5) CuA₂ простая Protemiidae Tillyard, 1937.
- 5 (4) CuA₂ ветвится..... Pinideliidae Storozhenko, 1997.
- 6 (3) Крыло с прекостальным полем..... Juraperlidae Huang et Nel, 2007.

Семейство Parmapteridae Aristov et Rasnitsyn, 2015.

Parmapteridae Aristov, Rasnitsyn, 2015, с. 19; Aristov, 2016, с. 17.

Типовой род: Parmaptera Aristov et Rasnitsyn, 2015.

Диагноз. Крупные насекомые с маленькой головой, небольшим пронотумом и длинными, возможно хватательными, передними ногами. В переднем крыле костальное поле широкое, SC заканчивается на R в дистальной трети крыла. RS начинается у середины крыла (кроме Heterologus), M начинает ветвиться у середины крыла (у некоторых Heterologus немного дистальнее). M₅ впадает в CuA₁ до ее первого развилка, M₅ и первый развилок M не сближены (кроме Parmaptera). CuP простая (у некоторых Heterologus с короткими развилками).

Состав. Типовой род из перми России (рис. 5-12, а-в) и Heterologus Carpenter, 1944 (рис. 5-12, г) из карбона США (Carpenter, 1944) и Китая (Béthoux et al., 2012).

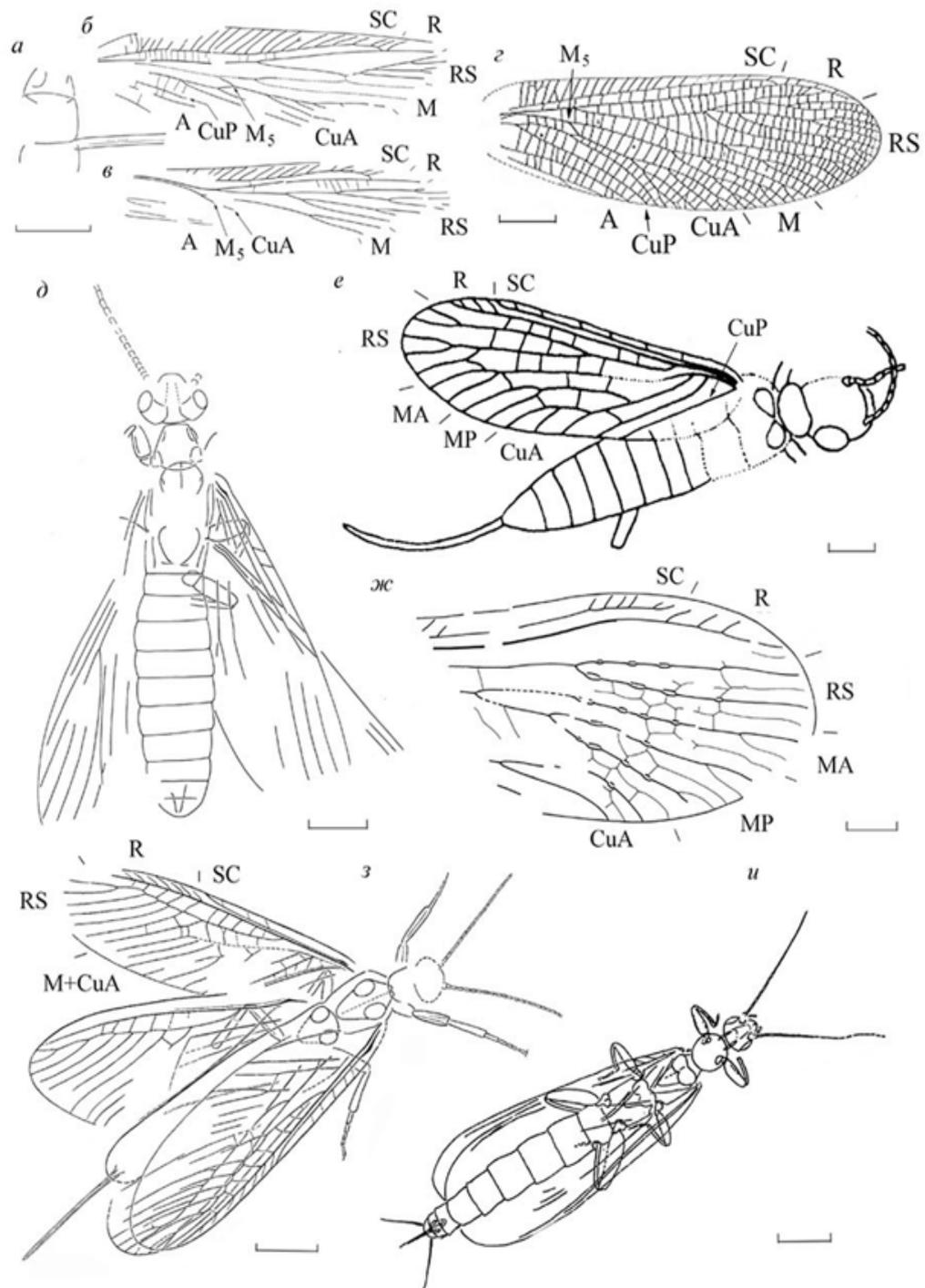


Рис. 4.12. Представители семейства Parmapteridae и Protembiiidae (Cnemidolestida): *a-v* – *Parmaptera permiana* Aristov et Rasnitsyn, 2015, голотип ПИН, № 1700/4935: *a* – голова и грудь, *б* – переднее, *в* – заднее крыло (из Aristov, Rasnitsyn, 2015); *z* – *Heterologus langfordorum* Carpenter, 1944, голотип ISM, № 14879, переднее крыло (из Carpenter, 1944); *д* – *Protembia permiana* Tylward, 1937, голотип РМУУ, № 15507, общий вид (из Aristov, Rasnitsyn, 2011); *e* – *Sojanoraphidia rossica* O.Martynova, 1952, голотип 117/2549, общий вид (из Storozhenko, Novokshonov, 1994); *ж* – *Ventopterum rapidum* Kukulová, 1964, голотип DRCU, № 57/1963, переднее крыло (из Aristov, 2015b); *з* – *Aibolitus medicinus* Novokshonov et Storozhenko, 1996, паратип 1/91, общий вид (из Novokshonov, Storozhenko, 1996); *и* – *Tshekardembia sharovi* Novokshonov, 1995, голотип ПГУ, № 1/246 (из Новокшонов, 1995). Длина масштабной линейки на *a-z* соответствует 10 мм, *д-и* – 1 мм.

Определительная таблица родов Parmapteridae

- 1 (2) RS начинаеся у середины крыла, M₅ впадает в CuA после ее второго развилка.
Parmaptera Rasnitsyn et Aristov, 2015.
- 2 (1) RS начинаеся в базальной четверти крыла, M₅ впадает в CuA после ее первого
 развилкаHeterologus Carpenter, 1944.

Род Parmaptera Rasnitsyn et Aristov, 2015

Parmaptera Rasnitsyn, Aristov, 2015, с. 19; Aristov, 2016, с. 17.

Типовой вид – *P. permiana* Rasnitsyn et Aristov, 2015.

Состав. Типовой вид из Чекарды (пермь России; рис. 4-12, *a-b*).

Род Heterologus Carpenter, 1944

Heterologus Carpenter, 1944, с. 14; 1992, с. 120; Rasnitsyn, 2002, с. 80; Béthoux et al., 2012, с. 155; Rasnitsyn, Aristov, 2015, с. 19; Aristov, 2016, с. 17.

Типовой вид – *H. langfordorum* Carpenter, 1944.

Состав. Типовой вид из Мэзон Крик (карбон США; рис. 4-12, *z*) и *H. duyiwuer* Béthoux, Gu et Ren, 2012 из Сяжэнь (карбон Китая).

Семейство Protembiiidae Tillyard, 1937.

Protembiiidae Tillyard, 1937, с. 243; Aristov, Rasnitsyn, 2011a, с. 120; Aristov, 2015b, с. 1327; 2016, с. 17.

Sojanoraphidiidae: О.Мартынова, 1952: с. 225; 1962: с. 271; Пономаренко, 1980: с. 86; Carpenter, 1992, с. 98; Storozhenko, Novokshonov, 1995: с. 37; Novokshonov, Storozhenko, 1996: с. 1; Storozhenko 1997: с. 9; Стороженко, 1998: с. 102; 2002: с. 279; Aristov, 2004, с. 85; Аристов, 2009б, с. 41; сведено в синонимы: Aristov, 2015b, с. 1327.

Sylvardembiiidae: Новокшонов, 2000, с. 44; Аристов, 2000б, с. 48; Storozhenko, 2002, с. 297; Aristov, 2004, с. 85; сведено в синонимы: Aristov, Rasnitsyn, 2011a, с. 120.

Tshekardominidae Новокшонов, Аристов, 2002, с. 73, Aristov, 2004, с. 117; Аристов, 2009б, с. 37; сведено в синонимы: Aristov, 2015b, с. 1327.

Типовой род: *Protambia* Tillyard, 1937.

Диагноз. Средних размеров насекомые. Голова крупная или средней величины, пронотум средней величины, сопоставим по размерам или заметно меньше головы. Ноги средней длины или укорочены (иногда сильно). В переднем крыле костальное поле чаще несколько шире субкостального, с выраженной костальной лопастью. SC заканчивается

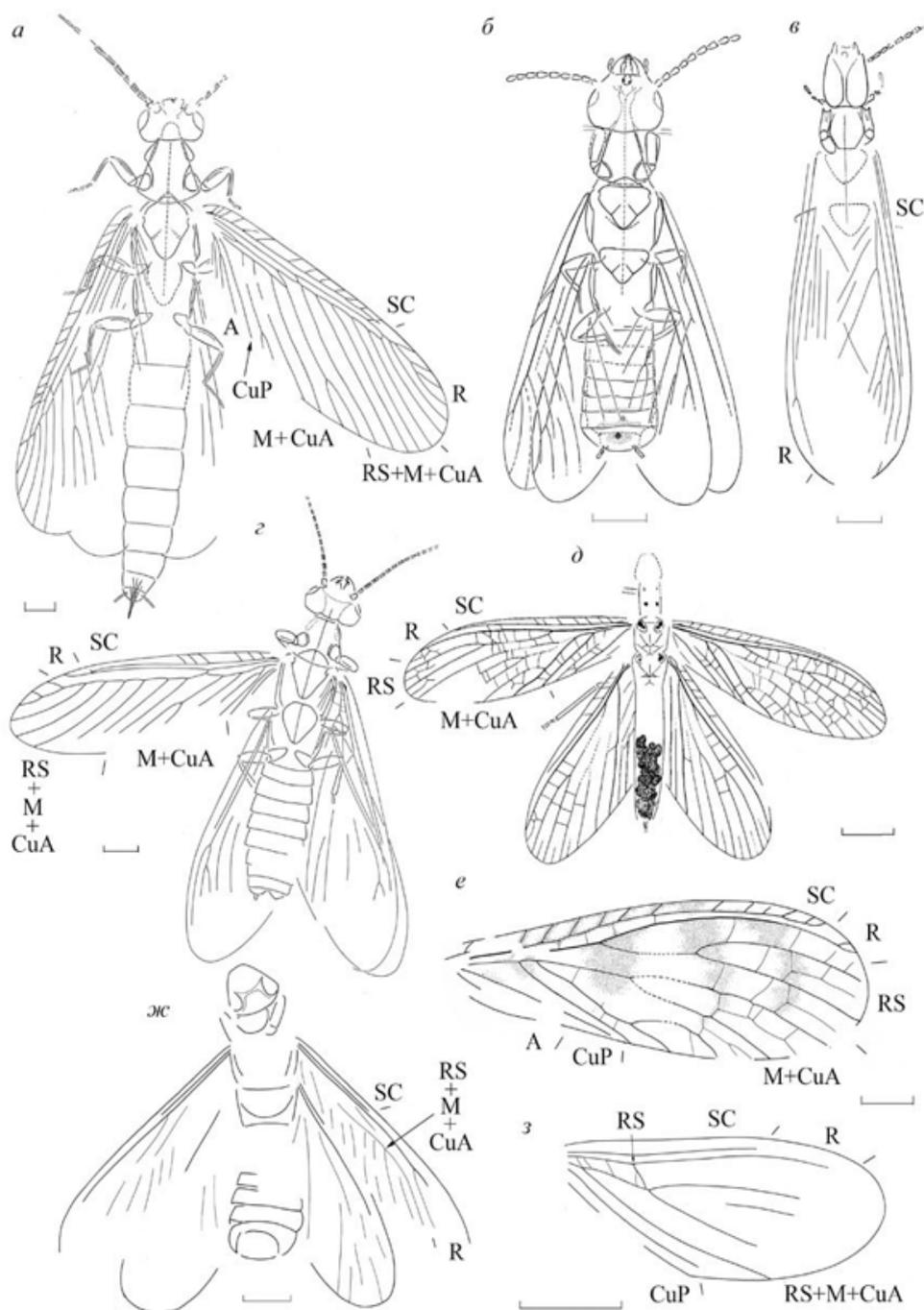


Рис. 4.13. Представители семейства Protrembiidae (Cnemidolestida): *a* – *Sylvardembia tamaena* Novokshonov, 1997, реконструкция на основе голотипа ПИН, № 4987/104 (из Aristov, Rasnitsyn, 2011a); *б* – *Barmaleus dentatus* Novokshonov, 1997, голотип ПИН, № 4987/105, общий вид (из Новокшенов, 1997a); *в* – *Parbarmaleus sojanensis* Novokshonov, 1997, голотип ПИН, № 3353/339, общий вид (из Новокшенов, 1997б); *з* – *Paratillyardembia sepicolorata* Aristov, 2000 из Чекарды, реконструкция на основе голотипа ПИН, № 1700/1179 (из Aristov, Rasnitsyn, 2011a); *д* – *Tshekardomina maculata* Novokshonov et Aristov, 2002, голотип ПИН, № 1700/1188, общий вид (из Новокшенов, Аристов, 2002); *е* – *Sigmophlebia engeli* Béthoux et Beckmeyer, 2007, голотип KU-B3-09-11-04-003, переднее крыло (ориг. рис. по фотографии Béthoux, Beckmeyer, 2007: fig. 7); *ж* – *Repka stramenis* Aristov et Rasnitsyn, 2011, голотип ПИН, № 3353/539, общий вид (из Aristov, Rasnitsyn, 2011a); *з* – *Kuplya minutissima* Aristov, 2013, голотип ПИН, 3370/49, переднее крыло (из Аристов, 2013). Длина масштабной линейки на *a-г, е-з* соответствует 1 мм, на *д* – 5 мм.

развилком на С и R или только на С (у некоторых *Aibolitus* на R) в дистальной половине крыла (у *Soyanocadaver* и *Parbarmaleus* в базальной четверти крыла). RS начинается в базальной трети крыла, часто слит с М. Основание М обычно слито с CuA, CuA₁ и CuA₂ отходят от анастомоза отдельными стволами (кроме *Soyanocadaver* и некоторых *Tshekardomina*). У *Tshekardembia* основание М свободное, М₅ впадает в CuA₁, сближена с первым развилком М. М ветвится в базальной трети крыла (у *Sigmophlebia* у его середины). CuP простая. Яйцеклад короткий (кроме *Sojanoraphidia* и *Aibolitus*).

Состав. 15 родов: Типовой род (рис. 4.12, д) из Эльмо (США, Канзас; нижняя пермь, леонардский (кунгурский) ярус), *Sojanoraphidia* O. Martynova, 1952 (рис. 4.12, е) из Чекарды (Россия, Пермский край; нижняя пермь, кунгурский ярус) и Сояны (Россия, Архангельская обл.; средняя пермь, казанский ярус); *Ventopterus* Kukalová, 1964 (рис. 4.12, ж) из Оборы (Чешская Республика, Моравия; нижняя пермь, сакмарский ярус); *Aibolitus* Novokshonov et Storozhenko, 1996 из Эльмо и Чекарды (рис. 4.12, з); *Tshekardembia* Novokshonov, 1995 (рис. 4-12, и); *Sylvardembia* Novokshonov, 1997 (рис. 4.13, а); *Barmaleus* Novokshonov, 1997 (рис. 5-13, б); *Paratillyardembia* Aristov, 2000 (рис. 5.13, в) из Чекарды; *Parbarmaleus* Novokshonov, 1997 (рис. 5.13, г) из Сояны; *Tshekardomina* Novokshonov et Aristov, 2002 (рис. 5.13, д) из Чекарды, Сояны и Бор-Тологоя (Монголия, Восточно-Гобийский аймак; средняя пермь, уржумский ярус); *Sigmophlebia* Béthoux et Beckmeyer, 2007 (рис. 5-13, е) из Мидко (США, Оклахома; нижняя пермь, леонардский (кунгурский) ярус), Чепанихи (Россия, Удмуртия; средняя пермь, уржумский ярус) и Караунгира (Казахстан, Восточно-Казахстанская обл.; средняя пермь, уржумский ярус); *Repka* Aristov et Rasnitsyn, 2011 (рис. 5-13, ж) из Сояны; *Kuplya* Aristov, 2013 (рис. 5-13, з) из Ново-Александровки (Россия, Оренбургская обл.; верхняя пермь, северодвинский ярус); *Soyanocadaver* Aristov, 2015 (рис. 5-14, а, б) из Сояны и *Kirovopteron* Aristov, 2015 (рис. 5-14, в) из Китяка (Россия, Кировская обл.; средняя пермь, казанский ярус).

Определительная таблица родов семейства Protemiidae

- 1 (8) Передний край крыла меняется с вогнутого на выпуклый.
- 2 (3) Длина переднего крыла менее 4 мм *Kuplya* Aristov, 2013.
- 3 (2) Длина переднего крыла более 4 мм.
- 4 (5) Ветви RS, М и передняя ветвь CuA с небольшими утолщениями, крыло не окрашено .
..... *Ventopterus* Kukalová, 1964.
- 5 (4) Ветви RS, М и передняя ветвь CuA без утолщений или мембрана крыла темная.
- 6 (7) MA и MP отходят от анастомоза с CuA отдельными стволами
..... *Sojanoraphidia* O. Martynova, 1952.

- 7 (6) М отходит от анастомоза с CuA одним стволом
 Sigmophlebia Béthoux et Beckmeyer, 2007.
- 8 (1) Передний край крыла прямой или выпуклый.
- 9 (10) Передний край крыла выпуклый, костальное поле уже субкостального.....
 Kirovopteron Aristov, 2015.
- 10 (9) Если передний край крыла выпуклый, костальное поле не уже субкостального.
- 11 (16) SC заканчивается в базальной трети крыла.
- 12 (13) Длина головы больше ширины, передние голени укорочены.....
 Parbarmaleus Novokshonov, 1997.
- 13 (12) Длина головы меньше или равна ее ширине, передние голени не укорочены.
- 14 (15) R с задними ветвями Barmaleus Novokshonov, 1997.
- 15 (14) R без задних ветвей SoyanoCadaver Aristov, 2015.
- 16 (11) SC заканчивается за базальной третью крыла.
- 17 (20) Голова короче пронотума.
- 18 (19) Тело коренастое Repka Aristov et Rasnitsyn, 2011.
- 19 (18) Тело вытянутое Aibolitus Novokshonov et Storozhenko, 1996.
- 20 (17) Голова длинее пронотума или равна ему по длине.
- 21 (22) Пронотум круглый..... Tshekardembia Novokshonov, 1995.
- 22 (21) Пронотум трапециевидный или вытянутопрямоугольный.
- 23 (28) Пронотум трапециевидный.
- 24 (25) Переднее крыло с выраженной костальной лопастью Protombia Tillyard, 1937.
- 25 (24) Костальная лопасть в переднем крыле не выражена.
- 26 (27) R без задних ветвей..... Paratillyardembia Aristov, 2000.
- 27 (26) R с задними ветвями..... Sylvardembia Novokshonov, 1997.
- 28 (23) Пронотум вытянутопрямоугольный Tshekardomina Novokshonov et Aristov, 2002.

Род *Protombia* Tillyard, 1937.

Protombia Tillyard, 1937, с. 243; Carpenter, 1950, с. 208; 1992, с. 117; Стороженко, 1998, с. 91; Aristov, Rasnitsyn, 2011a, с. 120; Aristov, 2015b, с. 1327; 2016, с. 18.

Типовой вид: *P. permiana* Tillyard, 1937.

Состав. Типовой вид из Эльмо (пермь США; рис. 5-12, д)

Род *Sojanographidia* O. Martynova, 1952.

Sojanographidia O. Мартынова, 1952, с. 225; 1962, с. 271; Пономаренко, 1980, с. 86; Carpenter, 1992, с. 342; Стороженко, Новокшонов, 1995, с. 38; Стороженко, 1998, с. 102; Aristov, 2015b, с. 1327; 2016, с. 18.

Типовой вид: *S. rossica* O. Martynova, 1952.

Состав. Типовой вид из Сояны (пермь России; рис. 5-12, е) и *S. martynovae* Storozhenko et Novokshonov, 1995 из Чекарды (пермь России).

Род *Ventopterum* Kukalová, 1964

Ventopterum Kukalová, 1964, с. 87; Carpenter, 1992, с. 113; Стороженко, 1998, с. 157; Aristov, 2015b, с. 1329; 2016, с. 18.

Типовой вид: *V. rapidum* Kukalová, 1964.

Состав. Типовой вид из Оборы (пермь Чехии; рис. 5-12, ж).

Род *Tshekardemia* Novokshonov, 1995

Tshekardemia Новокшенов, 1995, с. 61; Aristov, 2015b, с. 1329; 2016, с. 19.

Типовой вид: *Tsh. sharovi* Novokshonov, 1995.

Состав. Типовой вид из Чекарды (пермь России; рис. 5-12, и)

Род *Aibolitus* Novokshonov et Storozhenko, 1996.

Aibolitus Novokshonov, Storozhenko, 1996, с. 2; Стороженко, 1998, с. 103; Béthoux et Beckmeyer, 2007, с. 53; Aristov, 2015b, с. 1329; 2016, с. 19.

Типовой вид: *A. medicinus* Novokshonov et Storozhenko, 1996.

Состав. Типовой вид из Чекарды (пермь России; рис. 5-12, з) и *A. minutus* Béthoux et Beckmeyer, 2007 из Мидко (пермь США).

Род *Sylvardemia* Novokshonov, 1997.

Sylvardemia Новокшенов, 1997а, с. 39; 2000, с. 44; Аристов, 2000, с. 48; Aristov, Rasnitsyn, 2011а, с. 119; 2015, с. 21; Aristov, 2015b, с. 1329; 2016, с. 19.

Типовой вид: *S. tamaena* Novokshonov, 1996.

Состав. Типовой вид (рис. 5-13, б) и *S. matura* Aristov, 2000 из Чекарды (пермь России).

Род *Barmaleus* Novokshonov, 1997

Barmaleus Новокшенов, 1997а, с. 39; 1997б, с. 203; Aristov, Rasnitsyn, 2011а, с. 119; Aristov, 2015b, с. 1329; 2016, с. 19.

Типовой вид: *B. dentatus* Novokshonov, 1997.

Состав. Типовой вид из Чекарды (пермь России; рис. 5-13, б).

Род *Parbarmaleus* Novokshonov, 1997

Parbarmaleus Новокшенов, 1997б, с. 203; Aristov, Rasnitsyn, 2011а, с. 119; Aristov, 2015b, с. 1329; 2016, с. 19.

Типовой вид: *P. sojanensis* Novokshonov, 1997.

Состав. Типовой вид из Сояны (пермь России; рис. 5-13, в).

Род *Paratillyardemia* Aristov, 2000.

Paratillyardemia Аристов, 2000, с. 49; Aristov, Rasnitsyn, 2011a, с. 120; Aristov, 2015b, с. 1329; 2016, с. 19.

Типовой вид: *P. sepicolorata* Aristov, 2000.

Состав. Типовой вид из Чекарды (пермь России; рис. 5-13, з).

Род *Tshekardomina* Novokshonov et Aristov, 2002.

Tshekardomina Новокшнонов, Аристов, 2002, с. 73; Aristov, 2004a, с. 117; Аристов, 2009б, с. 37; Aristov, 2015b, с. 1327; 2016, с. 19.

Типовой вид: *Tsh. maculata* Novokshonov et Aristov, 2002.

Состав. Кроме типовой вида из Чекарды (пермь России; рис. 5-13, д), *Tsh. imbecilla* Aristov, 2004, *Tsh. imbecillissima* Aristov, 2004 и *Tsh. subincurvata* Aristov, 2004 из того же местонахождения, *Tsh. mongolica* Aristov, 2009 из Бор-Тологоя (пермь Монголии) и *Tsh. novokshonovi* из Сояны (пермь России).

Род *Sigmophlebia* Béthoux et Beckmeyer, 2007

Sigmophlebia Béthoux, Beckmeyer, 2007, с. 57; Aristov, 2008b, с. 6; Аристов, 2009б, с. 39; Aristov, 2015b, с. 1327; 2016, с. 19.

Типовой вид: *S. engeli* Béthoux et Beckmeyer, 2007.

Состав. Типовой вид из Мидко (пермь США; рис. 5-13, з), *S. udmurtica* Aristov, 2008 из Чепанихи (пермь России) и *S. rugulosa* Aristov, 2009 из Караунгира (пермь Казахстана).

Род *Repka* Aristov et Rasnitsyn, 2011

Repka Aristov, Rasnitsyn, 2011a, с. 124; Aristov, 2015b, с. 1327; 2016, с. 19.

Типовой вид: *R. stramenis* Aristov et Rasnitsyn, 2011.

Состав. Типовой вид, *R. repens* Aristov et Rasnitsyn, 2011 и *R. curta* Aristov et Rasnitsyn, 2011 из Сояны (пермь России; рис. 4-13, з).

Род *Kuplya* Aristov, 2013

Kuplya Аристов, 2013, с. 55; Aristov, 2015b, с. 1327; 2016, с. 19.

Типовой вид: *K. minutissima* Aristov, 2013.

Состав. Типовой вид из Ново-Александровки (пермь России; рис. 4-13, з)

Род *Soyanocadaver* Aristov, 2015

Soyanocadaver Aristov, 2015b, с. 1329; 2016, с. 19.

Типовой вид: *S. crupticus* Aristov, 2015.

Состав. Типовой вид из Сояны (пермь России; рис. 4-14, а, б)

Род *Kirovopteron* Aristov, 2015.

Kirovopteron Aristov, 2015b, с. 1330; 2016, с. 19.

Типовой вид: *K. luteus* Aristov, 2015.

Состав. Типовой вид из Китяка (пермь России; рис. 5-14, в)

Семейство Pinideliidae Storozhenko, 1997

Pinideliidae Storozhenko, 1997, с. 11; Сторожено, 1998, с. 116; Aristov, 2004, с. 91; 2015b, с. 1324; 2016, с. 16.

Типовой род: *Pinidelia* Storozhenko, 1997.

Диагноз. Крупные или средних размеров насекомые. В переднем крыле основание костального поля с костальной лопастью, костальное поле у основания RS уже субкостального. SC заканчивается на С в дистальной половине крыла. RS начинается в базальной трети крыла, не слит с МА (у *Pinidelia* выражен короткий анастомоз RS+МА), М₅ впадает в CuA₁, М₅ и первый развилок М тесно сближены. М начинает ветвиться в базальной четверти крыла, МР у *Kishertia* десклеротизована у середины крыла. CuA₁ и CuA₂ ветвятся, CuP простая.

Состав. Три рода: *Pinidelia* Storozhenko, 1997 (рис. 4-14, з) из Тюлькино (Россия, Пермский край; нижняя пермь, уфимский ярус); *Kishertia* Aristov, 2004 (рис. 4-14, д) из Кишerti (Россия, Пермский край; нижняя пермь, кунгурский ярус); *Idelopterum* Aristov, 2015 (рис. 4-14, е) из Сояны (Россия, Архангельская обл.; средняя пермь, казанский ярус).

Определительная таблица родов семейства Pinideliidae

- 1 (2) Костальное поле у основания RS уже субкостального, RS начинает ветвиться в дистальной четверти крыла *Kishertia* Aristov, 2004.
- 1 (2) Костальное поле у основания RS равно по ширине субкостальному, RS начинает ветвиться до дистальной четверти крыла.
- 1 (2) Передняя ветвь CuA заканчивается в дистальной трети крыла
..... *Pinidelia* Storozhenko, 1994.
- 2 (1) Передняя ветвь CuA заканчивается у середины крыла..... *Idelopterum* Aristov, 2015.

Род *Pinidelia* Storozhenko, 1994

Pinidelia Storozhenko, 1994, с. 50; 1997, с. 11; Сторожено, 1998, с. 117; Aristov, 2004a, с. 98; Aristov, 2010, с. 30; Aristov, 2015b, с. 1324; 2016, с. 19.

Типовой вид – *P. sukatchevae* Storozhenko, 1997.

Состав. Типовой вид из Тюлькино (пермь России; рис. 4-14, з).

Род *Kishertia* Aristov, 2004

Kishertia Aristov, 2004a, с. 97; 2016, с. 19.

Типовой вид – *K. tricubitalis* Aristov, 2004.

Состав. Типовой вид из Кишerti (пермь России; рис. 4-14, д).

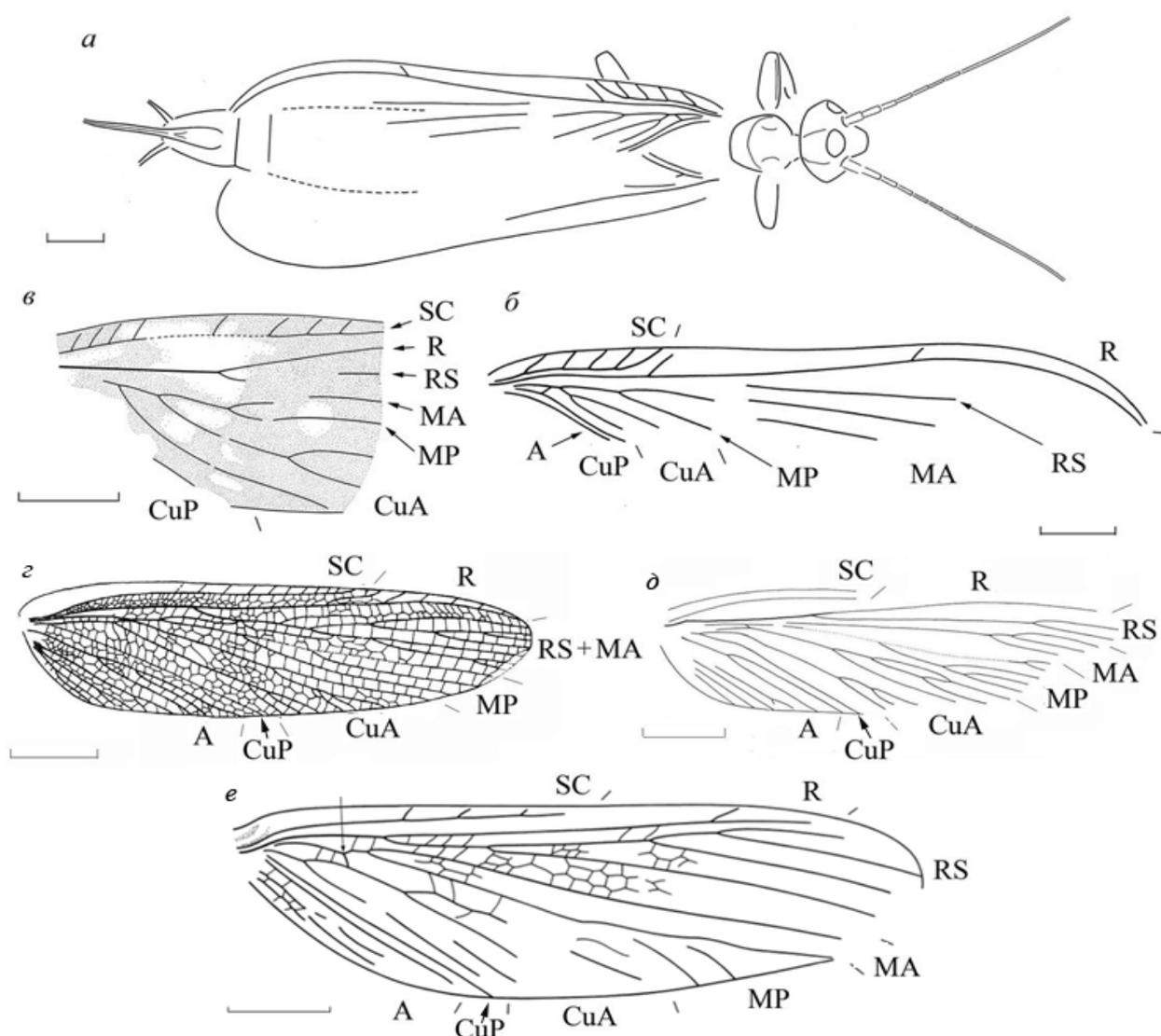


Рис. 4.14. Представители семейства Protrembiidae (Cnemidolestida), передние крылья: *a, б* – *Soyanoacadaver crypticus* Aristov, 2015, голотип ПИН, № 3353/310: *a* – общий вид, *б* – переднее крыло; *в* – *Kirovopteron luteus* Aristov, 2015, голотип ПИН, № 1366/654, переднее крыло (из Aristov, 2015b); *г* – *Pinidelia sukachtvae* Storozhenko, 1994, голотип ПИН, № 3473/3 (из Storozhenko, 1994); *д* – *Kischertia tricubitalis* Aristov 2004, голотип ГГМ, КП-769-1 (из Aristov 2004a); *е* – *Idelopterum samoedum* Aristov, 2015 (из Aristov, 2015b), голотип ПИН, № 117/43. Длина масштабной линейки на *a-в* соответствует 1 мм, *г-е* – 5 мм

Род *Idelopterum* Aristov, 2015

Idelopterum Aristov, 2015b, с. 1324; 2016, с. 19.

Типовой вид – *I. samoedum* Aristov, 2015.

Состав. Типовой вид из Сояны (пермь России; рис. 4.14, *e*).

Семейство Juraperlidae Huang et Nel, 2007.

Juraperlidae Huang, Nel, 2007, с. 837; Cui et al., 2010, с. 710; Aristov, 2016, с. 17.

Типовой род: *Juraperla* Huang, Nel, 2007.

Диагноз. Средних размеров насекомые. Голова и пронотум средней величины, ноги довольно длинные. В переднем крыле костальное поле в базальной половине крыла шире субкостального. У *Ferganomadygenia* "С" короткая, у *Juraperla* достигает середины крыла. SC заканчивается развилком на С и R. RS начинается у середины крыла (у *Ferganomadygenia* в базальной трети). RS, MA и MP простые. М₅ впадает в CuA₁ или непосредственно перед развилком CuA. М начинает ветвиться в базальной четверти крыла, М₅ и первый развилок М сближены. CuP простая или (у *Ferganomadygenia*) с коротким развилком.

Состав. Типовой род из Даохугоу (средняя юра Китая) и *Ferganomadygenia* Storozhenko et Vrsansky, 1995 из Мадыгена (средний триас Кыргызстана).

Надотряд Blattidea Latreille, 1810

Отряд Eoblattida Handlirsch, 1906

Eoblattida: nom. transl. Родендорф, 1977, с. 19, ex Eoblattidae Handlirsch, 1906; Расницын, 1980, с. 138; Стороженко, 1998, с. 48; Rasnitsyn, 2002, с. 256; Горохов, 2004, с. 15; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 17; Аристов, Расницын, 2012, с. 48; Aristov, 2014a, с. 3; 2015a, с. 6; 2015b, с. 1313.

Notoptera: Crampton, 1915, с. 337.

Grylloblattaria: Bruner, 1915, с. 195.

Grylloblattodea: Brues, Melander, 1932, с. 48; Wipfler et al., 2014, с. 2.

Protorthoptera (part.): Handlirsch, 1906, с. 695; Carpenter, 1992, с. 97.

Protoblattodea (part.): Handlirsch, 1906, с. 704; Шаров, 1962, с. 116.

Paraplecoptera (part.): Мартынов, 1938, с. 98; Шаров, 1962, с. 119.

Grylloblattida (part.): Родендорф, 1977, с. 19; Storozhenko, 2002, с. 278.

Типовое семейство – Eoblattidae Handlirsch, 1906.

Диагноз. Голова чаще прогнатная. Пронотум чаще с полным кольцом параноталий, не опущенных вниз и, чаще, не закрывающих голову (у Grylloblattidae редуцированы до узкой полоски на заднем крае пронотума, у Idelinellidae закрывают голову).. Ноги не модифицированы, средней длины, задние ноги несколько длиннее передних и средних, не прыгательные. Крылья (у некоторых Eoblattina редуцированы) складывались плоско с неполным перекрыванием. Передние крылья не элитризованы, прекостальное поле или костальная лопасть чаще отсутствуют. SC без утолщения в основании. Основание RS расположено в базальной трети крыла, M₅, если выражена, впадает в CuA базальнее ее разделения на ветви (кроме некоторых Eoblattina). M₅ и первый развилок M и первые развилки M и CuA не сближены (кроме некоторых Eoblattina). CuA не разделена на CuA₁ и CuA₂ или с задними ветвями в интеркубитальном поле (кроме некоторых Idelinellidae). CuP простая, клавус чаще не выражен. Заднее крыло в покое не подгибается поперек, с крупной подгибающейся анальной областью. Яйцеклад выражен, церки чаще членистые.

Сравнение. Eoblattida наиболее сходны с отрядами Blattida и Reculida. От тараканов эоблаттиды отличаются параноталиями, не закрывающими голову сверху, длинной SC, хорошо дифференцированными R и RS и CuA, не образующей правильного заднего гребня ветвей, подходящего к заднему краю крыла под углом примерно в 45°, несущей задние ветви в интеркубитальном поле или ветвящейся беспорядочно. У палеозойских тараканов (за некоторыми исключениями: Aristov, 2015a) параноталии образуют широкое кольцо, закрывающее голову, в переднем крыле SC чаще короткая, R и RS плохо дифференцированы, CuA, даже если и имеет задние ветви в интеркубитальном

поле, образует не свойственный Eoblattida правильный задний гребень. Более сходны с эоблаттидами представители рекулид. Наиболее существенным отличием, свойственным всем Reculida, является CuA без задних ветвей, разделенная на CuA₁ и CuA₂ или ветвящаяся поздно и образующая частый гребень ветвей у заднего края крыла. У эоблаттид CuA с задними ветвями или ветвится беспорядочно. Общим отличием почти всех гриллоновых насекомых является отсутствие в переднем крыле задних ветвей CuA в интеркубитальном поле.

Замечания. Из скарабеоновых насекомых по жилкованию передних крыльев с некоторыми Eoblattida сходны семейства Ishnoneuridae и Tococladidae (подотряд Strophocladina отряда Hyuperlida; Rasnitsyn & Aristov, 2013) Ishnoneuridae отличаются от эблаттид гребенчатой вперед CuA без задних ветвей, чаще более бедной, чем RS. Наиболее близким к исхнонеуридам являются эоблаттиды *Cacurgulopsis* Pinto et Adami-Rodrigues, 1995 из Protophasmatidae и *Euryptilodes* Sharov, 1961 из Euryptilonidae. Отличия последних сводятся к относительно небольшому, не сливающемуся с MA, RS, большому количеству ветвей M и ранним развилкам на основных ветвях гребенчатой вперед CuA. Более существенным отличием, не позволяющим отнести Ishnoneuridae к Eoblattida, и гриллоновым насекомым вообще, является строение ротового аппарата этого семейства и крышевидное складывание крыльев у некоторых его представителей. У Ishnoneuridae голова клювовидно вытянута, ротовой аппарат с узкими и длинными мандибулами и максиллами. Ихнонеуриды вели фитофильный образ жизни, питаясь генеративными органами растений. На этот образ жизни указывают отсутствие параноталий, голени средних и задних ног, направленные вперед, и лапки с пульвиллами и крупным аролием (Rasnitsyn, 1980). Семейство Tococladidae имеет ряд отличий от Ishnoneuridae и более сходны с Eoblattida по жилкованию и строению тела. Голени *Opistocladus strictus* Carpenter, 1976 из кунгурского местонахождения Эльмо в США направлены назад, пронотум несет узкие параноталии (Carpenter, 1976). Переднее крыло Tococladidae отличается от такового Ishnoneuridae наличием задних ветвей CuA в интеркубитальном поле, что сближает их с Eoblattida. Некоторые авторы относили тококкладид к гриллоновым насекомым (Carpenter, 1992; Béthoux et al., 2003; Béthoux, 2007). Действительно, Tococladidae сходны по переднему крылу с Eoblattidae (например, с *Lobeatta* Béthoux, 2005), отличаясь от них ранним ветвлением M и более бедной CuA. Однако, по переднему крылу Tococladidae более близки к пермским Permitatoridae, относимым к Hyuperlida (Novokshonov, 1999). Пермитаториды же обладали гомономными крыльями (заднее крыло тококкладид известно плохо), что затрудняет их отнесение к гриллоновым. Решить вопрос положении Tococladidae может помочь

дополнительный материал по строению их ротового аппарата и заднего крыла. До получения этого материала представляется предпочтительным рассматривать Tocoscladidae как гипоперлид (Aristov, 2014).

Состав. Два подотряда из Евразии, Африки, Австралии, Северной и Южной Америки, карбон - ныне.

Подотряд Eoblattina Handlirsch, 1906, subordo nov.

Типовое семейство – Eoblattidae Handlirsch, 1906.

Диагноз. M_5 или анастомоз $M+CuA$ выражены (кроме Ideliidae). CuA с задними ветвями в интеркубитальном поле.

Описание. Голова прогнатная, со средних размеров глазами, простыми глазками и умеренно длинными антеннами (кроме Sacurgidae). Паранотальное кольцо полное (кроме Grylloblattidae), не закрывающее голову. Ноги у Sacurgidae удлинены, передняя пара ног примерно равна по длине средним, задние длиннее (кроме Megakhosaridae и Blattogryllidae). Вершины голеней (кроме Eoblattidae, Blattogryllidae и Grylloblattidae) и сами голени (кроме Ideliidae) без вооружения, лапка пятичлениковая (кроме Eoblattidae), без аролия (кроме Ideliidae и некоторых Blattogryllidae). Базистернумы мезо- и метанотума у Ideliidae, Megakhosaridae, Blattogryllidae и Grylloblattidae со стернальным швом, коксы (или их дистальные части) сближены у Ideliidae, Megakhosaridae, Blattogryllidae и Grylloblattidae (у Eoblattidae широко расставлены). Крылья примитивных Sacurgidae, возможно, сохранили низкокрышевидное складывание.

В переднем крыле “С” (кроме Aenigmidelia Sharov, 1961 из Ideliidae) или костальная лопасть не выражены. SC заканчивается на С (кроме Eoblattidae и Bardapteridae), R без задних ветвей (кроме некоторых Bardapteridae). M_5 впадает в CuA базальнее ее разделения на ветви (кроме некоторых Atactophlebiidae). М начинает ветвиться на некотором расстоянии от M_5 (кроме Daldubidae и некоторых Doubraviidae) или анастомоза $M+CuA$ (кроме Blattogryllidae). CuA начинает ветвиться в своей базальной трети (кроме некоторых Permotermopsidae), гребенчатая назад, не разделена на CuA_1 и CuA_2 (кроме Megakhosaridae, Blattogryllidae и Doubraviidae). Клавус выражен в основном у карбоновых форм. Жилкование ремигиума передних и задних крыльев не гомономное (кроме Blattogryllidae). Яйцеклад чаще длинный, генеталии самца чаще симметричные (кроме Blattogryllidae и Grylloblattidae). Церки членистые, не модифицированные.

Сравнение. От подотряда Protophasmatina Brongniart, 1885, stat. n. отличается наличием задних ветвей CuA в интеккубитальном поле.

Состав. Девять ископаемых семейств: Eoblattidae Handlirsch, 1906, карбон Северной Америки и Европы; Sacurgidae Handlirsch, 1911, карбон Северной и Южной

Америки, пермь Северной Америки и Европы; Ideliidae M.Zalessky, 1928, пермь и триас Евразии; Permotermopsidae Martynov, 1937; Bardapteridae G. Zalessky, 1944, пермь Европы; Megakhosaridae Sharov, 1961, пермь Евразии и Африки, триас Евразии; Blattogryllidae Rasnitsyn, 1976, пермь-юра Евразии; Daldubidae Storozhenko, 1996, карбон Азии; Doubraviidae Aristov, 2015, пермь Евразии. В современной фауне Grylloblattidae, распространенные в Канаде, США, России, Китае, Северной, Южной Корее и Японии.

Определительная таблица семейств подотряда Eoblattina.

- 1 (18) Крылья развиты.
- 2 (15) M_5 выражена или основание М слито с CuA.
- 3 (4) SC заканчивается на R..... Eoblattidae Handlirsch, 1906.
- 4 (5) SC заканчивается на C.
- 5 (6) М разделяется на МА и МР у середины крыла или дистальнее
..... Sacurgidae Handlirsch, 1911.
- 6 (5) М разделяется на МА и МР в базальной трети крыла.
- 7 (8) M_5 отходит от МР Daldubidae Storozhenko, 1996.
- 8 (7) M_5 отходит от ствола М.
- 9 (12) Костальное поле у основания RS шире субкостального.
- 10 (11) CuA не разделена на CuA_1 и CuA_2 Permotermopsidae Martynov, 1937.
- 11 (10) CuA разделена на CuA_1 и CuA_2 Doubraviidae Aristov, 2015.
- 12 (9) Костальное поле у основания RS уже или равно по ширине субкостальному.
- 13 (14) M_5 выражена или М отходит от М+CuA одним стволом
..... Megakhosaridae Sharov, 1961.
- 14 (13) Основание М слито и CuA, МА и МР отходят от М+CuA отдельными
стволами Blattogryllidae Rasnitsyn, 1976.
- 15 (2) M_5 не выражена, основание М не слито с CuA.
- 16 (17) CuA образует задний гребень ветвей, переходящий в передний.....
..... Ideliidae M.Zalessky, 1928.
- 17 (16) CuA ветвиться беспорядочно..... Bardapteridae G. Zalessky, 1944.
- 18 (1) Крылья полностью редуцированы Grylloblattidae Walker, 1914.

Семейство Eoblattidae Handlirsch, 1906

Eoblattidae Handlirsch, 1906, с. 155; 1911, с. 353; 1919, с. 50; 1920, с. 158; 1922, с. 99; Laurentaux, 1953, с. 448; Шаров, 1962, с. 118; Langiaux, Parriat, 1974, с. 65; Расницын, 1980, с. 138; Carpenter, 1992, с. 129; Rasnitsyn, 2002, с. 258; Аристов, 2012а, с. 32; Aristov, 2015а, с. 10.

Типовой род – *Eoblatta Handlirsch*, 1906.

Диагноз. Голова прогнатная с средней величины глазами и простыми глазками. Параноталии пронотума без вырезки на переднем крае (кроме *Anegertus Handlirsch*, 1911). Задние коксы широко расставлены, средние и задние голени направлены вперед. Вершины передних голеней с вооружением, лапка трехчлениковая, без аролия. В переднем крыле костальное поле у основания RS шире субкостального, SC заканчивается на R. RS начинается в базальной четверти крыла (кроме *Lobeatta Béthoux*, 2005), интеррадиальное поле сужено (кроме *Lomovatka Aristov*, 2015). M₅ выражена, M начинает ветвиться за основанием RS у середины крыла или дистальнее (кроме *Lomovatka*). CuA с задними ветвями в интеркубитальном поле, начинает беспорядочно ветвиться в своей базальной четверти. Клавус выражен.

Состав. Четыре рода - *Eoblatta Handlirsch*, 1906 (рис. 4-15, а) из Комментри (Франция, Алье; верхний карбон, стефанский ярус В-С) и Монсо-ле-Мин (Франция, Бургундия; верхний карбон, стефанский ярус В); *Anegertus Handlirsch*, 1911 (рис. 4-15, б); *Lobeatta Béthoux*, 2005 (рис. 4-15, в) из Мэзон Крик США, Иллинойс; верхний карбон, демойнский ярус) и *Lomovatka Aristov*, 2015 (рис. 4-15, г) из Ломоватки (Украина, Луганская обл.; верхний карбон, касимовский ярус).

Определительная таблица родов Eoblattidae.

- 1 (2) M начинает ветвиться в базальной трети крыла.....*Lomovatka Aristov*, 2015.
- 2 (1) M начинает ветвиться у середины крыла или за ней.
- 3 (4) Передние ветви SC редкие, соединены поперечными жилками.....
.....*Lobeatta Béthoux*, 2005.
- 4 (3) Передние ветви SC частые, не соединены поперечными жилками.
- 5 (6) Параноталии очень широкие *Eoblatta Handlirsch*, 1906.
- 6 (5) Параноталии сравнительно узкие *Anegertus Handlirsch*, 1911 Род *Eoblatta Handlirsch*, 1906.

Eoblatta Handlirsch, 1906, с. 155; 1919, с. 50; 1022, с. 99; Laurentaux, 1953, с. 448; Langiaux, Parriat, 1974, с. 68; Carpenter, 1992, с. 129; Rasnitsyn, 2002, с. 258; Горохов, 2004, с. 15; Béthoux, Nel, 2005, с. 290; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 13; Аристов, 2012, с. 32; Aristov, 2015a, с. 10.

Типовой вид. *E. robusta* (Brongniart, 1893).

Состав. *Eoblatta robusta* (Brongniart, 1893) из Комментри (карбон Франции; рис. 5-15, а) и *E. zeilleri* Langiaux et Parriat, 1974 из Монсо-ле-Мин (карбон Франции).

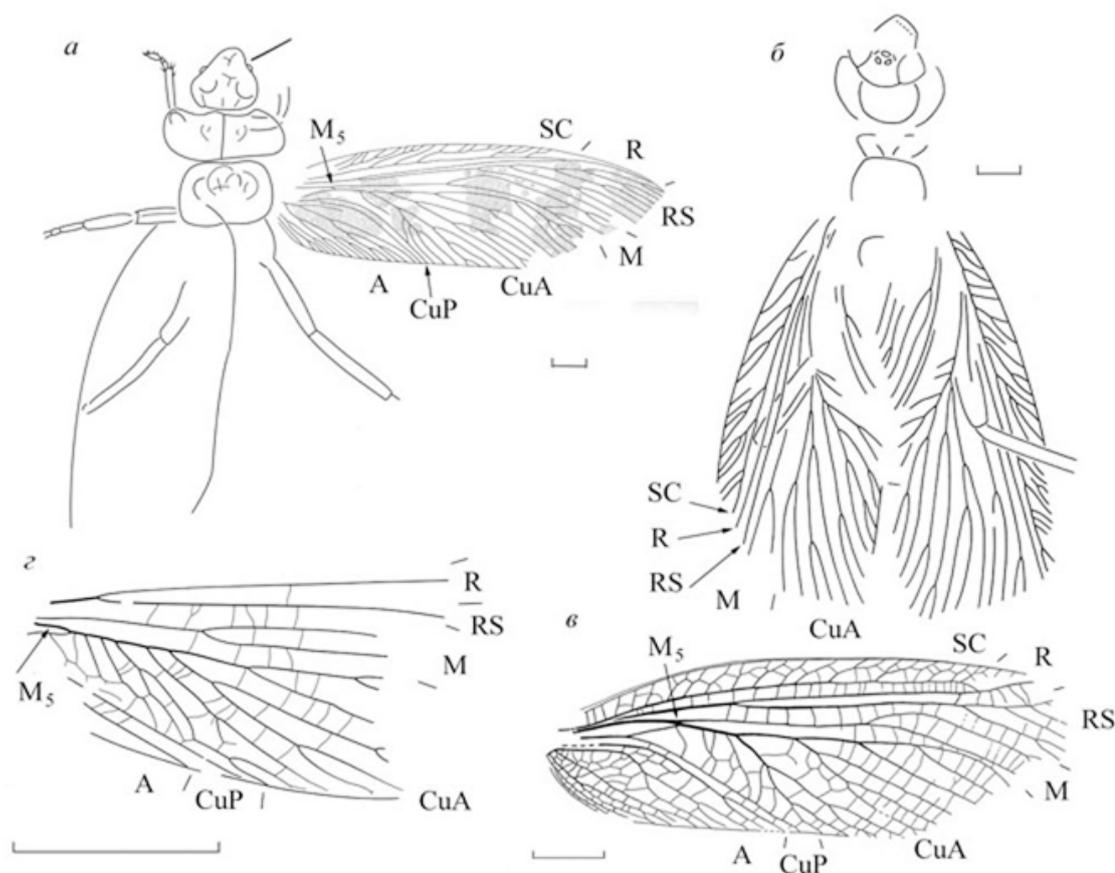


Рис. 4.15. Представители семейства Eoblattidae (Eoblattida), передние крылья: *a* – *Eoblatta robusta* (Brongniart, 1885), голотип MNHN-DHT-R51344, общий вид (по Rasnitsyn, 2002; Аристов, 2012); *б* – *Anegetus cubitalis* Handlirsch, 1911, голотип YPM № 43 (по ориг. рис. А.П. Расницына); *в* – *Lobeatta schneideri* Béthoux, 2005, голотип ROM № 45568, переднее крыло (из Béthoux, 2005); *г* – *Lomovatka udovichenkoi* Aristov, 2015, голотип ПИН, № 1866/7, переднее крыло (из Aristov, 2015a). Длина масштабной линейки соответствует 5 мм.

Род *Anegetus* Handlirsch, 1911.

Anegetus Handlirsch, 1911, с. 353; 1919, с. 50; 1922, с. 99; Carpenter, 1992, с. 132; Béthoux, 2005b, с. 123; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 13; Aristov, 2015a, с. 10.

Типовой вид – *A. cubitalis* Handlirsch 1911.

Состав. Типовой вид из Мэзон Крик (карбон США; рис. 4.15, *б*).

Род *Lobeatta* Béthoux, 2005.

Lobeatta Béthoux, 2005b, с. 122; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 13; Aristov, 2015a, с. 10.

Типовой вид – *L. schneideri* Béthoux, 2005.

Состав. Типовой вид из Мэзон Крик (карбон США; рис. 4.15, *в*).

Род *Lomovatka* Aristov, 2015.

Lomovatka Aristov, 2015a, с. 10.

Типовой вид – *L. udovichenkovi* Aristov, 2015.

Состав. Типовой вид из Ломоватки (карбон Украины; рис. 4.15, з).

Семейство *Cacurgidae* Handlirsch, 1911

Cacurgidae Handlirsch, 1911, с. 324; Pruvost, 1919, с. 124; Handlirsch, 1920, с. 152; 1922, с. 89; Pruvost, 1930, с. 157; Sharov, 1962, с. 122; Richardson, 1956, с. 33; Расницын, 1980а, с. 31; 1980б, с. 20; Brauckmann, 1984, с. 114; Pinto, 1990, с. 7; Carpenter, 1992, с. 120; Kukalová-Peck, Brauckmann, 1992, с. 2463; Pinto, Adami-Rodrigues, 1995, с. 53; Стороженко, 1998, с. 44; Pinto, Adami-Rodrigues, 1999, с. 122; Würdig et al., 1999, с. 180; Béthoux, Nel, 2002, с. 15; Rasnitsyn, 2002, с. 259; Schluter, 2003, с. 351; Béthoux; 2006, с. 30; Pger, 2011, с. 11; Аристов, 2012, с. 29; Aristov, 2015а, с. 14.

Типовой род - *Cacurgus* Handlirsch, 1911.

Диагноз. Голова прогнатная с крупными глазами и очень длинными антеннами. Параноталии средней ширины, без вырезки на переднем крае. Ноги удлиненные, средние и задние голени направлены вперед, вершины голеней без вооружения. В переднем крыле костальное поле у основания RS шире субкостального или равно ему по ширине, SC заканчивается на С. RS начинается в базальной трети крыла, интеррадиальное поле не сужено. М₅ выражена, М начинает ветвиться за основанием RS в середине крыла или дистальнее. CuA с задними ветвями, начинает беспорядочно ветвиться в базальной трети (кроме *Kochopteron* Brauckmann, 1984), передняя ветвь может быть десклеротизована (у *Ideliopsis* Carpenter, 1948 и *Kitshuga* Aristov, 2012). Клавус не выражен (кроме *Cacurgus* Handlirsch, 1911 и *Kochopteron* Brauckmann, 1984), яйцеклад длинный.

Состав. Пять родов - *Cacurgus* Handlirsch, 1911 (рис. 4.16, а) из Мэзон Крик (США, Иллинойс; верхний карбон, демойнский ярус); *Ideliopsis* Carpenter, 1948 (рис. 4.16, б, в) из Castle Hollow (США, Техас; нижняя пермь, леонардский ярус); *Kochopteron* Brauckmann, 1984 (рис. 4.16, з) из Hagen-Vorhalle (Германия, Nordrhein-Westfalen; верхний карбон, намюрский ярус В); *Kitshuga* Aristov, 2012 (рис. 4.16, д) из Исад (Россия, Вологодская обл.; верхняя пермь, северодвинский ярус) и *Suksunus* Aristov, 2015 (рис. 4.16, е) из Чекарды (Россия, Пермский край; нижняя пермь, кунгурский ярус).

Определительная таблица родов *Cacurgidae*

- 1 (2) RS начинается у основания крыла*Suksunus* Aristov, 2015.
- 2 (1) RS начинается за базальной четвертью крыла.
- 3 (4) М начинает ветвиться в дистальной трети крыла.....
.....*Ideliopsis* Carpenter, 1948.
- 4 (3) М начинает ветвиться у середины крыла.

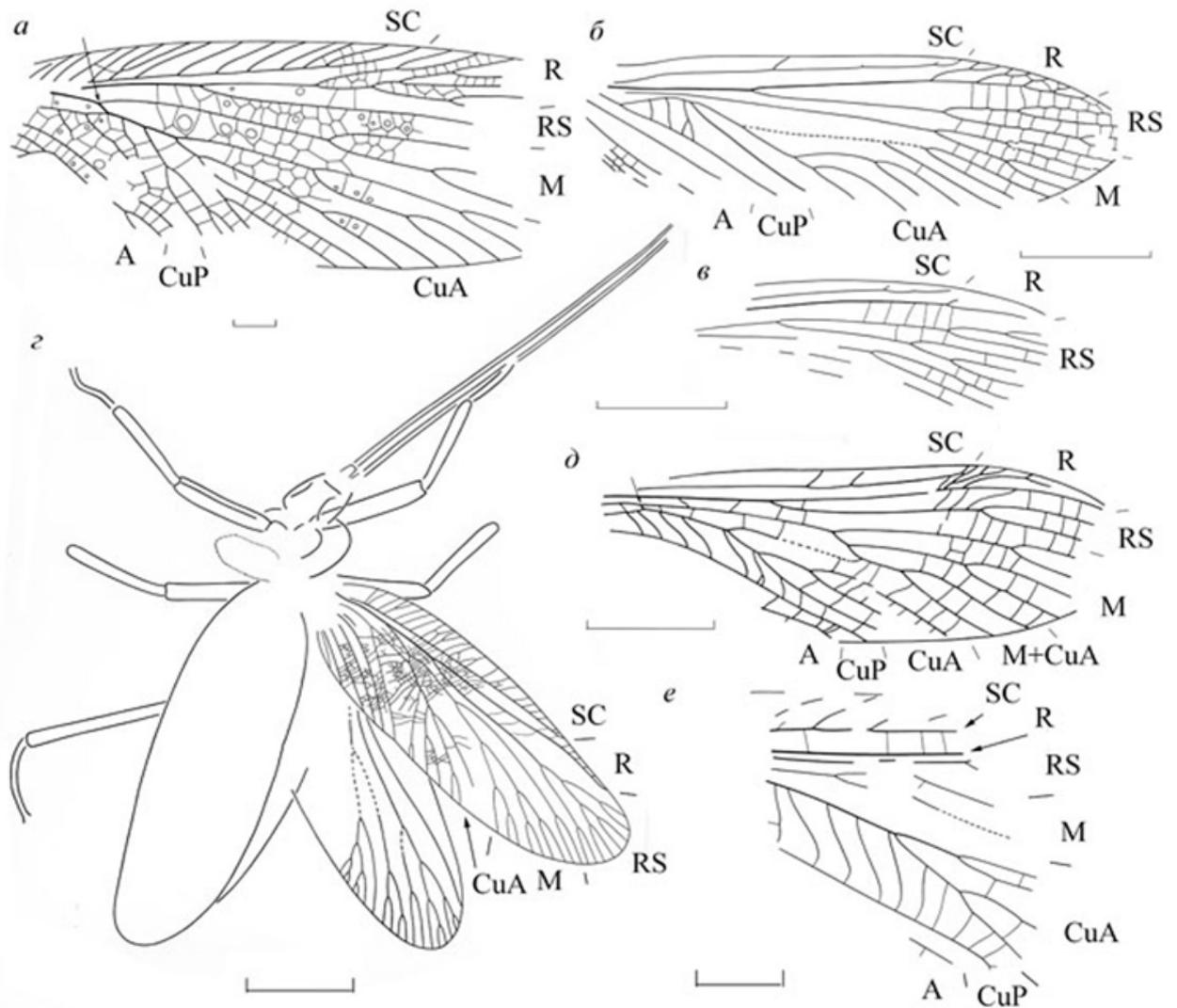


Рис. 4.16. Представители семейства Sacurgidae (Eoblattida): а – *Sacurgus spilopterus* Handlirsch, 1911, голотип УРМ, № 41, переднее крыло; б, в – *Ideliopsis ovalis* Carpenter, 1948, голотип USNM, № 112018: б – переднее, в – заднее крыло (из Аристов, 2012); г – *Kochopteron hoffmannorum* Brauckmann, 1984, реконструкция общего вида (из Аристов, 2015а); д – *Kitshuga ryzkovaе* Aristov, 2012, голотип ПИН, № 3840/542 (из Аристов, 2012а); е – *Suksunus bicodex* Aristov, 2012, голотип ПИН, № 1700/803, переднее крыло (из Аристов, 2015а). Длина масштабной линейки на г соответствует 10 мм, на е – 1 мм, на остальных – 5 мм.

5 (6) Костальное поле у основания RS равно по ширине субкостальному, задние ветви CuA не соединены поперечными жилками *Kitshuga* Aristov, 2012.

6 (5) Костальное поле у основания RS шире субкостального, задние ветви CuA соединены поперечными жилками.

7 (8) R с очень длинными ветвящимися передними ветвями
..... *Sacurgus* Handlirsch, 1911.

8 (7) R с короткими и простыми передними ветвями
..... *Kochopteron* Brauckmann, 1984.

Род *Cacurgus* Handlirsch, 1911

Cacurgus Handlirsch, 1911, с. 324; Pruvost, 1919, с. 124; Handlirsch, 1920, с. 153; Pruvost, 1930, с. 157; Richardson, 1956, с. 33; Carpenter, 1992, с. 120; Kukalová-Peck, Brauckmann, 1992, с. 2463; Pinto, Adami-Rodrigues, 1995, с. 54; Béthoux, Nel, 2002, с. 15; Rasnitsyn, 2002, с. 259; Béthoux, 2006, с. 30; Аристов, 2012, с. 34; Aristov, 2015a: 16.

Типовой вид – *C. spilopteris* Handlirsch, 1911.

Состав. Типовой вид из Мэзон Крик (демоинский ярус США; рис. 4-16, а).

Род *Ideliopsis* Carpenter, 1948

Ideliopsis Carpenter, 1948, с. 101; Шаров, 1962, с. 128; Carpenter, 1992, с. 109; Storozhenko, 1997, с. 16; Storozhenko, 1998, с. 166; Аристов, 2012, с. 34; Aristov, 2015a: 16.

Типовой вид – *I. ovalis* Carpenter, 1948.

Состав. Типовой вид из Кастрл Холлоу (леонардский ярус США; рис. 4-16, б, в).

Род *Kochopteron* Brauckmann, 1984

Kochopteron Brauckmann, 1984, с. 112; Brauckmann et al., 1985, с. 74; Brauckmann, 1991, с. 212; Rasnitsyn, 2002, с. 81; Ilger, Brauckmann, 2008, с. 281; 2011, с. 10; Ilger, 2011, с. 11; Aristov, 2015a, с. 16.

Типовой вид – *K. hoffmannorum* Brauckmann, 1984.

Состав. Типовой вид из Хаген Ворхале (карбон Германии; рис. 4-16, г).

Род *Kitshuga* Aristov, 2012

Kitshuga Аристов, 2012, с. 35; Aristov et al., 2013, с. 666; Aristov, 2015a, с. 16.

Типовой вид – *K. gyzhkovae* Aristov, 2012.

Состав. Типовой вид из Исад (пермь России; рис. 5-16, д).

Род *Suksunus* Aristov, 2015

Suksunus Aristov, 2015a, с. 16.

Типовой вид – *S. bicodex* Aristov, 2015.

Состав. Типовой вид из Чекарды (кунгурский ярус России; рис. 4-16, е).

Семейство *Ideliidae* M.Zalessky, 1928

Ideliidae M. Zalessky, 1928, с. 301; 1929, с. 21; Шаров, 1961, с. 171; 1962, с. 119; Расницын, 1980, с. 152; Storozhenko, 1992, с. 22, 38 (partim); Carpenter, 1992, с. 118; Storozhenko, 1994, с. 50; 1997, с. 11; Новокшенов, 1998, с. 37; Storozhenko, 1998, с. 106; Storozhenko, 2002, с. 279; Аристов, Новокшенов, 2000, с. 139; Аристов, 2002, с. 47; Aristov, 2004, с. 124; Аристов, 2009б, с. 42; 2010, с. 34; Aristov, 2015a, с. 21.

Rachimentomidae: Залесский, 1939, с. 55; сведено в синонимы Шаров, 1962, с. 119.

Mesorthopteridae (partim): Расницын, 1980, с. 153.

Типовой род – *Idelia* M. Zalessky, 1928 (= *Stenaropodites* Martynov, 1928).

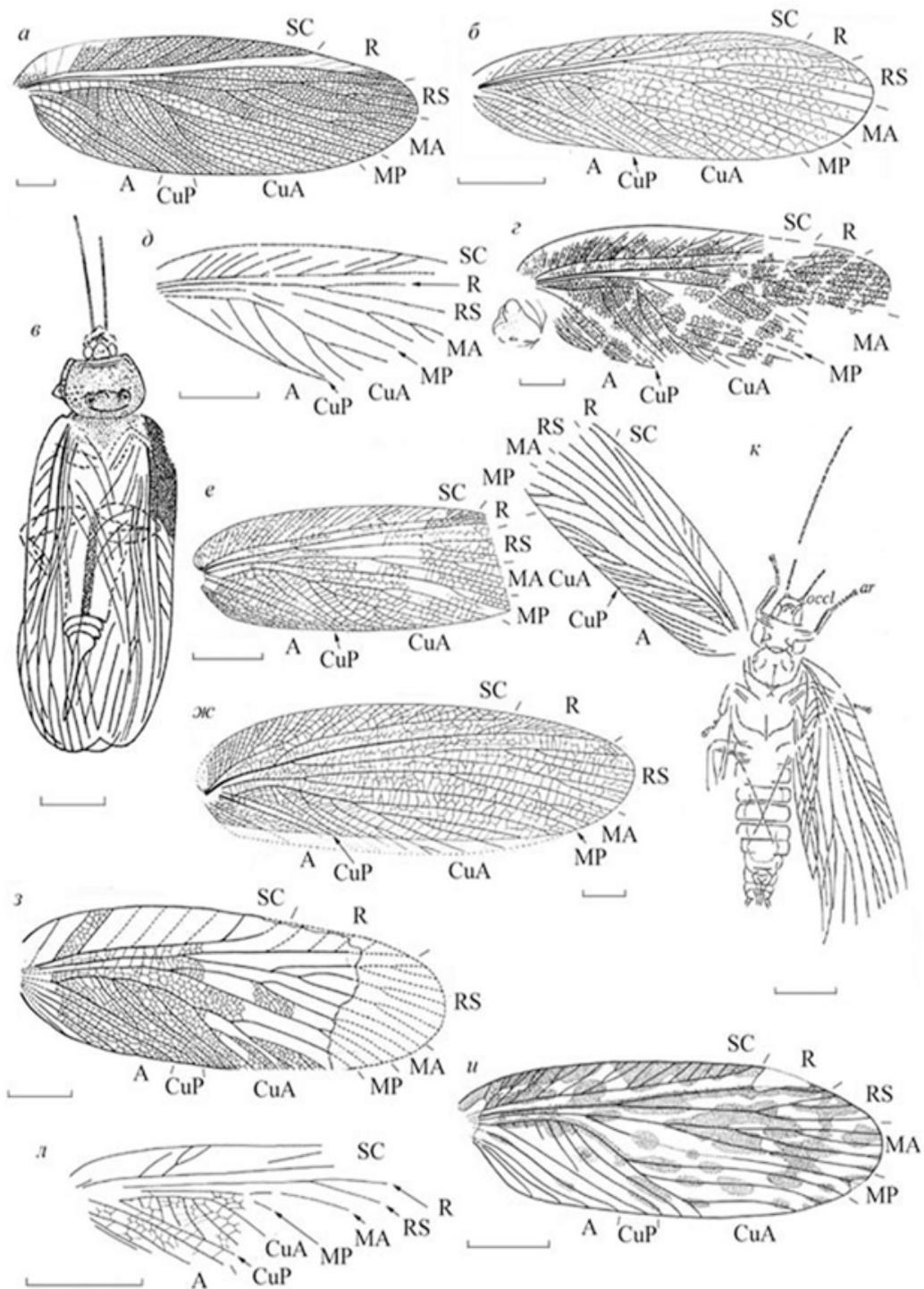


Рис. 4.17. Представители семейства Ideliidae (Eoblattida): *a* – *Stenaropodites reticulata* Martynov, 1928, голотип ПИН, Тихие Горы, № 54; *б* – *Metidelia kargalensis* Martynov, 1937, голотип ПИН, № 100/1, переднее крыло (из Мартынов, 1937); *в* – *Rachimentomon reticulatum* G.Zalessky, 1939, неотип ГТМ, № 90/1936, общий вид (из Залесский, 1939); *г* – *Sylvidelia latipennis* Martynov, 1940, голотип ПИН, № 99/27, переднее крыло (из Аристов, 2002); *д* – *Archidelia elongata* Sharov, 1961, голотип ПИН, № 1197/308; *е* – *Aenigmidelia incredibilis* Sharov, 1961, голотип ПИН, № 1197/112 (из Шаров, 1961); *ж* – *Mongoloidelia gorochovi* Storozhenko, 1992, голотип ПИН, № 4305/2 (из Storozhenko, 1992); *з* – *Sojanidelia maculosa* Storozhenko, 1992, голотип ПИН, № 3353/136, переднее крыло (из Storozhenko, 1992); *и* – *Tshekardelia media* Aristov, 2002, голотип ПГУ, № 1/37, общий вид (из Аристов, 2002); *к* – *Micoidelia minutissima* Aristov, 2004, голотип ПИН, № 1700/3532, переднее крыло (из Аристов, 2004). Длина масштабной линейки соответствует 5 мм.

Диагноз. Голова маленькая, субпрогнатная со средней величины глазами, простыми глазками и длинными антеннами. Параноталии широкие, с неглубокой, широкой вырезкой на переднем крае. Птероторакс со стернальным швом, коксы сближены. Средняя и задняя пара голеней направлена назад. Голени чаще без вооружения (у *Sylvidelia* Martynov, 1940 средние голени с рядом мелких шипиков), лапка пятичлениковая с крупным (у *Sylvidelia* очень крупным) аролием. В переднем крыле костальное поле у основания RS шире субкостального, Прекостальное поле (кроме *Rachimentomon* G.Zalessky, 1939) и “С” (кроме, возможно, *Aenigmidelia* Sharov, 1961) не выражены, SC заканчивается на С. RS начинается в базальной половине крыла, интеррадиальное поле не сужено. М₅ не выражена (кроме *Archidelia* Sharov, 1961), М начинает ветвиться перед основанием RS в базальной половине крыла. CuA с задними ветвями, начинает ветвиться в своей базальной четверти, образует задний гребень ветвей, переходящий в передний (кроме *Tshekardelia* Aristov, 2002). Клавус не выражен. Яйцеклад длинный и мощный, створки яйцеклада у *Rachimentomon* G.Zalessky, 1939 с зубчиками, церки короткие, веретеновидные.

Состав. 14 родов: *Stenaropodites* Martynov, 1928 (рис. 4.17, а) из Сояны, Тихих Гор и Китяка (Россия, Архангельская обл., Татарстан и Кировская обл., соответственно; средняя пермь, казанский ярус); *Metidelia* Martynov, 1937 (рис. 4.17, б) из Каргалы (Россия, оренбургская обл.; средняя пермь, уржумский ярус); *Rachimentomon* G.Zalessky, 1939 (рис. 5-17, в); *Sylvidelia* Martynov, 1940 (рис. 4.17, з) из Чекарды (Россия, Пермский край; нижняя пермь, кунгурский ярус); *Kolvidelia* G. Zalessky, 1950 (рис. 4.17, д) из Колвы (Россия, Пермский край; нижняя пермь, уфимский ярус); *Archidelia* Sharov, 1961 (рис. 4.17, е); *Aenigmidelia* Sharov, 1961 (рис. 4.17, ж) из Калтана (Россия, Кемеровская обл.; средняя пермь, казанский ярус); *Sojanidelia* Storozhenko, 1992 (рис. 4.17, и) из Чекарды, Воркуты (Россия, Пермский край; нижняя пермь, уфимский ярус), Сояны и Калтана; *Mongoloidelia* Storozhenko, 1992 (рис. 4.17, з) из Бор-Тологоя (Монголия, Восточно-Гобийский аймак; средняя пермь, уржумский ярус); *Pseudoshurabia* Storozhenko, 1996; *Madygenidelia* Storozhenko, 1996; *Anaidelia* Storozhenko, 1996 из Мадыгена (Кыргызстан, Ошская обл.; средний триас, ладинский ярус); *Idelopsina* Storozhenko, 1996 из Мадыгена и и Кендерлыка (Казахстан, Восточно-Казахстанская обл.; верхний триас, рэтский ярус); *Tshekardelia* Aristov, 2002 (рис. 4.17, к); *Micoidelia* Aristov, 2004 (рис. 4.17, л) из Чекарды.

Определительная таблица палеозойских родов семейства Ideliidae.

- 1 (2) Длина переднего крыла около 15 мм *Micoidelia* Aristov, 2004.
- 2 (1) Длина переднего крыла более 20 мм.
- 3 (4) МА простая, МР ветвится *Tshekardelia* Aristov, 2002.

4 (3) MA ветвится, MP простая или с простым развилком.

5 (6) SC с разрывом (дистальная часть SC отходит от R).....

..... Aenigmidelia Sharov, 1961.

6 (5) SC непрерывная.

7 (10) Дистальная ветвь CuA ветвиться беспорядочно

8 (9) M начинает ветвиться в базальной четверти крыла Archidelia Sharov, 1961.

9 (8) M начинает ветвиться за дистальной третью крыла

..... Mongoloidelia Storozhenko, 1992.

10 (7) Дистальная ветвь CuA гребенчатая вперед.

11 (12) RS начинается у середины крыла..... Sylvidelia Martynov, 1940.

12 (11) RS начинается перед серединой крыла.

13 (14) Основание интеррадиального поле сужено Stenaropodites Martynov, 1928.

14 (13) Основание интеррадиального поле не сужено.

15 (16) Дистальные ветви CuA субпараллельны заднему краю крыла

..... Sojanidelia Storozhenko, 1992

16 (15) Дистальные ветви CuA не субпараллельны заднему краю крыла.

17 (18) RS образует задний гребень ветвей Metidelia Martynov, 1937

18 (17) RS образует передний гребень ветвей Rachimentomon G. Zalessky, 1939

Род Stenaropodites Martynov, 1928

Stenaropodites Мартынов, 1928, с. 47; Шаров, 1962, с. 121; Carpenter, 1992, с. 118; Storozhenko, 1992b, с. 22; Стороженко, 1998, с. 107; Голубев и др., 2007, с. 228; Aristov, 2015a, с. 22.

Idelia: M. Zalessky, 1928, с. 301 (типовой вид - *Idelia permiakovae* M. Zalessky, 1928, по монотипии) (сведено в синонимы Шаров, 1962, с. 121); М. Залесский, 1929, с. 4 (повторное описание).

Типовой вид: *S. reticulata* Martynov, 1928.

Состав. Пять видов из казанских отложений России – *S. reticulata* Martynov, 1928 (рис. 4.17, a), *S. permiakovae* (M. Zalessky, 1928) из Тихих Гор, *S. sojanensis* Storozhenko, 1992 и *S. mistshenkoi* Storozhenko, 1992 из Сояны и *S. magna* Storozhenko, 1992 из Китяка (пермь России).

Род Metidelia Martynov, 1937

Metidelia Мартынов, 1937a, с. 23; Шаров, 1961, с. 176 (partim); 1962, с. 121 (partim); Carpenter, 1992, с. 118; Storozhenko, 1997a, с. 8; Стороженко, 1998, с. 113; Аристов, 2004, 46; 2015a, с. 22.

Типовой вид: *M. kargalensis* Martynov, 1937.

Состав. Типовой вид из Каргалы (пермь России рис. 4.17, б) и *M. asiatica* (Storozhenko, 1997) из Караунгира (пермь Казахстана).

Род *Rachimentomon* G. Zalessky, 1939

Rachimentomon Ю. Залесский, 1939, с. 56; Шаров, 1962, с. 119; Carpenter 1992, с. 118; Storozhenko, 1998, с. 112; Aristov, 2004a, с. 88; 2015a, с. 22.

Типовой вид – *R. reticulatum* G. Zalessky, 1939.

Состав. Типовой вид из Чекарды (пермь России; рис. 5-17, в).

Род *Sylvidelia* Martynov, 1940

Sylvidelia Мартынов, 1940, с. 19; Шаров, 1962, с. 119; Carpenter, 1992, с. 119; Новокшенов, 1998, с. 38; Storozhenko, 1998, 115; Аристов, 2002, с. 47; Aristov, 2004a, с. 88; 2015a, с. 22.

Типовой вид: *S. latipennis* Martynov, 1940.

Состав. Типовой вид из Чекарды (пермь России; рис. 4.17, з).

Род *Aenigmidelia* Sharov, 1961

Aenigmidelia Шаров, 1961, с. 175; 1962, с. 119; Carpenter, 1992, с. 118; Storozhenko, 1998, с. 109; Prokor et al., 2013, с. 5; Aristov, 2015a, с. 22.

Типовой вид: *A. incredibilis* Sharov, 1961.

Состав. Типовой вид из Калтана (пермь России; рис. 4.17, д).

Род *Archidelia* Sharov, 1961

Archidelia Шаров, 1961, с. 172; 1962, с. 119; Carpenter, 1992, с. 118; Storozhenko, 1998, с. 109; Prokor et al., 2013, с. 5; Aristov, 2015a, с. 22.

Типовой вид – *A. elongata* Sharov, 1961.

Состав. *A. elongata* Sharov, 1961 (рис. 4.17, е) и *A. ovata* Sharov, 1961 из Калтана (пермь России).

Род *Mongoloidelia* Storozhenko, 1992

Mongoloidelia Storozhenko, 1992a, с. 122; Storozhenko, 1998, с. 114; Prokor et al., 2013, с. 5; Aristov, 2015a, с. 22.

Типовой вид: *M. gorochovi* Storozhenko, 1992.

Состав. Типовой вид из Бор-Тологоя (пермь Монголии; рис. 4.17, ж).

Род *Sojanidelia* Storozhenko, 1992.

Sojanidelia Storozhenko, 1992b, с. 29; Расницын, Красилов, 1996, с. 119; Storozhenko, 1998, с. 110; Aristov, 2015a, с. 22.

Типовой вид: *S. maculosa* Storozhenko, 1992

Состав. 13 видов – *S. maculosa* Storozhenko, 1992, из Сояны (рис. 4.17, з); *S. kostinae* (Sharov, 1961) из Калтана; *S. multimediana* Storozhenko, 1992, *S. vorikutensis*

Storozhenko, 1992 из Воркуты; *S. lineata* Storozhenko, 1992, *S. fluctuosa* Storozhenko, 1992, *S. striata* Storozhenko, 1992, *S. fasciata* Storozhenko, 1992, *S. longula* Storozhenko, 1992, *S. makarkini* Storozhenko, 1992, *S. nana* Storozhenko, 1992, *S. parvula* Storozhenko, 1992, из Сояны и *S. florea* Rasnitsyn, 1996 из Чекарды (пермь России).

Род *Tshekardelia* Aristov, 2002.

Tshekardelia Аристов, 2002, с. 50; Aristov, 2015a, с. 22.

Типовой вид: *Tsh. media* Aristov, 2002.

Состав. Типовой вид из Чекарды (пермь России; рис. 4.17, *u*).

Род *Micoidelia* Aristov, 2004.

Micoidelia Aristov, 2004a, с. 124, 2015a, с. 22..

Типовой вид: *M. minutissima* Aristov, 2004.

Состав. Типовой вид из Чекарды (пермь России; рис. 4.17, *к*).

Семейство *Permotermopsidae* Martynov, 1937

Permotermopsidae Мартынов, 1937a, с. 84; Carpenter, 1992, с. 124; Storozhenko, 1997, с. 16; Стороженко, 1998, с. 162; Storozhenko, 2002, с. 279; Расницын и др., 2005, с. 71, Аристов, 2009a, с. 38; 2013a, с. 52; Aristov, 2015a, с. 22; 2015b, с. 1312.

Ideliidae (partim) Шаров, 1962, с. 119; Storozhenko, 1992, с. 38.

Kortshakoliidae: Storozhenko, 1997, с. 12; Стороженко, 1998, с. 117; Storozhenko, 2002, с. 279; Аристов, 2009a, с. 21; Aristov, 2009b, с. 42; сведено в синонимы: Aristov, 2015a, с. 25.

Permulidae: Aristov, Storozhenko, 2011a, с. 113, Aristov, 2014a, с. 23; сведено в синонимы: Aristov, 2015a, с. 25.

Aliculidae: Storozhenko, 1997, с. 8; Стороженко 1998, с. 97; Storozhenko, 2002, с. 279; Aristov, 2004, с. 105; Аристов, 2009a, с. 37; сведено в синонимы к *Permulidae*: Aristov, Storozhenko, 2011: 113.

Ideliidae (partim): Шаров, 1962: 119; Storozhenko, 1992: 38.

Типовой род: *Permotermopsis* Martynov, 1937.

Диагноз. В переднем крыле костальное поле у основания RS шире субкостального, SC заканчивается на C. RS начинается в базальной половине крыла, интеррадиальное поле не сужено. M_5 выражена, M начинает ветвиться перед основанием RS в базальной трети крыла. CuA с задними ветвями, начинает ветвиться за своей базальной третью (кроме *Permotermopsis*), гребенчатая назад. Клавус не выражен.

Состав. Семь родов: *Permotermopsis* Martynov, 1937 (рис. 4.18, *a*) из Сояны (Россия, Архангельская обл.; средняя пермь, казанский ярус); *Permula* Handlirsch, 1919

(рис. 4.18, б) из Лебаха (Германия, Саарланд; нижняя пермь, ассельский ярус); *Kortshakolia Sharov*, 1961 (рис. 4.18, в) из Калтана (Россия, Кемеровская обл.; верхняя пермь, казанский ярус); *Idelina Storozhenko*, 1992 (рис. 4.18, г) из Тихих Гор и Китяка (Россия, Татарстан и Кировская обл., соответственно; средняя пермь, казанский ярус);

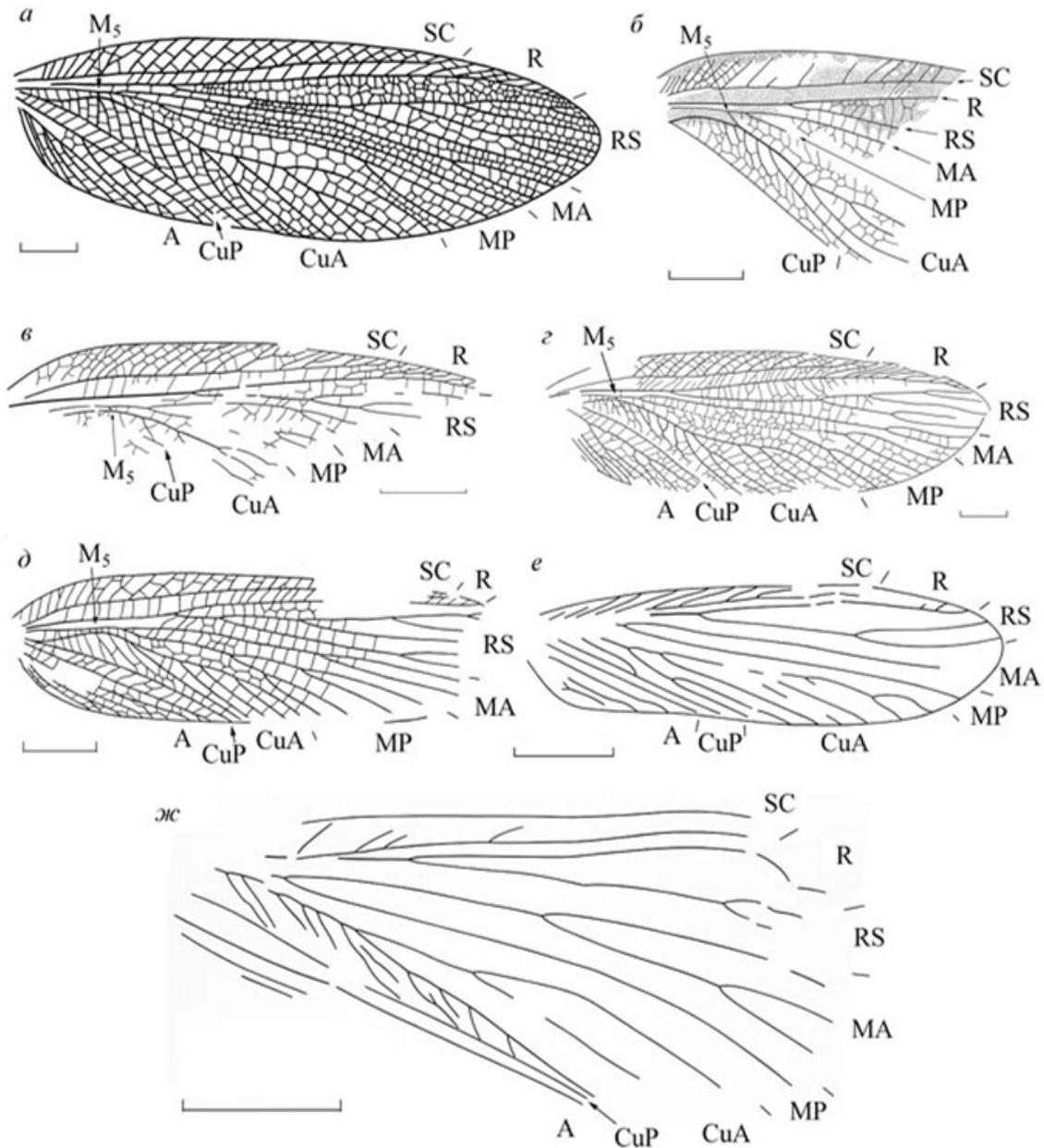


Рис. 4.18. Представители семейства Permotermopsidae (Eoblattida), передние крылья: а – *Permotermopsis pectinata* Martynov, 1937, голотип ПИН, № 2334/363 (из Storozhenko, 1992b); б – *Permula lebachensis* Handlirsch, 1919, голотип NVB, № 50, 51 (из Aristov, 2015a); в – *Kolvidelia curta* G. Zalesky, 1950, голотип ГГМ, переднее крыло (из Aristov, 2010); г – *Kortshakolia ideliformis* Sharov, 1961, голотип ПИН, № 1213/1 (из Aristov, 2015a); д – *Idelina kamensis* Storozhenko, 1992, голотип ПИН, № 1259/1 (из Aristov, 2015b); е – *Khosaridelia martynovi* Storozhenko, 1992, голотип ПИН, № 1631/363 (из Storozhenko, 1992b); ж – *Permotermopsis commasticatus* Aristov, 2013, голотип ПИН, № 3840/683 (из Aristov, 2013a); з – *Belebeu mutilus* Aristov, 2015, голотип ПИН, № 1366/404 (из Aristov, 2015a). Длина масштабной линейки соответствует 5 мм.

Khosaridelia Storozhenko, 1992 (рис. 4.18, *д*) из Воркуты (Россия, Пермский край; нижняя пермь, уфимский ярус); и *Permofossilis Aristov*, 2013 (рис. 4.18, *е*) из Исад (Россия, Вологодская обл.; верхняя пермь, северодвинского ярус) и *Belebey Aristov*, 2015 из Китяка (Россия, Кировская обл.; средняя пермь, казанский ярус).

Определительная таблица родов *Permotermopsidae*.

- 1 (2) Ветви RS изогнуты к переднему краю крыла *Permofossilis Aristov*, 2013.
- 2 (1) Ветви RS не изогнуты к переднему краю крыла.
- 3 (6) RS начинается в базальной четверти крыла.
- 4 (5) Медиальное поле в базальной четверти крыла расширено
..... *Permula Handlirsch*, 1919.
- 5 (4) Медиальное поле в базальной четверти крыла не шире соседних полей
..... *Belebey Aristov*, 2015.
- 6 (3) RS начинается за базальной четвертью крыла.
- 7 (8) Костальное поле у основания RS сравнимо по ширине с субкостальным.....
..... *Khosaridelia Storozhenko*, 1992.
- 8 (7) Костальное поле у основания RS шире субкостального.
- 9 (10) Интеркубитальное поле узкое с короткими задними ветвями CuA
..... *Kortshakolia Sharov*, 1961.
- 10 (9) Интеркубитальное поле широкое с длинными задними ветвями CuA.
- 11 (12) Задние ветви CuA с изломами и анастомозами
..... *Idelina Storozhenko*, 1992.
- 12 (11) Задние ветви CuA без изломов и анастомозов.....
..... *Permotermopsis Martynov*, 1937.

Род *Permotermopsis Martynov*, 1937

Permotermopsis Martynov, 1937, с. 84; Шаров, 1962, с. 121; Расницын, 1980, с. 152; Carpenter, 1992, с. 124; Storozhenko, 1992b, с. 36; 1997b, с. 16; Стороженко, 1998, с. 163; Aristov, 2015a, с. 26.

Типовой вид: *P. goeseni Martynov*, 1937.

Состав. Два вида: *P. goeseni Martynov*, 1937 (рис. 4.18, *а*) и *P. pectinata Martynov*, 1937 из Сояны (пермь России).

Род *Permula Handlirsch*, 1919

Permula Handlirsch, 1919, с. 32; Handlirsch, 1922, с. 77; Guthörl, с. 109; Kukulová, 1964, с. 46, 47 (partim); Aristov, Storozhenko, 2011, с. 114; Aristov, 2015a, с. 26.

Alicula: Schlechtendal 1913, с. 98, табл. 2, фиг. 10a, b (типовой вид: *Alicula*

lebachensis Schlechtendal, 1913, по монотипии); Carpenter, 1992, с. 109 (partim);
Стороженко, 1998, с. 97 (partim); nom. praec. *Alicula* Eichwald, 1830: Aristov, Storozhenko,
2011, с. 114.

Типовой вид: *Alicula lebachensis* (Schlechtendal, 1913).

Состав. Четыре вида: *P. lebachensis* (Schlechtendal, 1913) из Лейбаха (пермь
Германии: рис. 4.18, б), *P. tshekardensis* (Aristov, 2004), *P. minor* (Aristov, 2004) из Чекарды
(кунгурский ярус Пермского края России) и *P. edemskii* Aristov et Storozhenko, 2011 из
Сояны (казанский ярус Архангельской обл. России).

Род *Kortshakolia* Sharov, 1961.

Kortshakolia Шаров, 1961, с. 171; Стороженко, 1998, с. 163; Aristov, 2015a, с. 26.

Типовой вид – *K. ideliformis* Sharov, 1961.

Состав. Типовой вид из Корчакола (кунгурский ярус Кемеровской обл. России;
рис. 4.18, в).

Род *Idelina* Storozhenko, 1992

Idelina Storozhenko, 1992b, с. 26; 1997b, с. 16; Стороженко, 1998, с. 163; Голубев и
др., 2007, с. 228; Aristov, 2015a, с. 26; 2015b, с. 1312.

Типовой вид: *I. kamensis* Storozhenko, 1992.

Состав. Типовой вид из Тихих Гор (рис. 4.18, д) и *I. mala* Aristov, 2015 из Китяка
(пермь России).

Род *Khosaridelia* Storozhenko, 1992

Khosaridelia Storozhenko, 1992b, с. 28; Стороженко, 1998, с. 163; Расницын и др.,
2005, с. 71, Aristov, 2009б, с. 38; Aristov, 2015a, с. 26.

Типовой вид – *Kh. martynovi* Storozhenko, 1992.

Состав. Типовой вид из Воркуты (пермь России; рис. 4.18, е).

Род *Permofofossilis* Aristov, 2013

Permofofossilis Aristov, 2013a, с. 52; Aristov et al., 2013, с. 666.

Типовой вид – *P. commasticatus* Aristov, 2013.

Состав. Типовой вид из Исад (пермь России; рис. 4.18, ж).

Род *Belebey* Aristov, 2015

Belebey Aristov, 2015a, с. 28.

Типовой вид – *B. mutilus* Aristov, 2015 (рис. 4.18, з).

Состав. Типовой вид из Китяка (пермь России).

Семейство *Bardapteridae* G. Zalesky, 1944

Bardapteridae: Залесский, 1944, с. 370; Родендорф, 1962, с. 53; Aristov, 2015a, с. 31.

Типовой род - *Bardapteron* G.Zalesky, 1944.

Диагноз. В переднем крыле SC заканчивается на R, R без задних ветвей (кроме *Olgaepphilus Storozhenko*, 1990). RS начинается в базальной трети крыла, интеррадиальное поле сужено. Основание M свободное, M₅ не выражена, M ветвиться около основания RS в базальной трети крыла, MP ветвиться у своего основания. CuA с задними ветвями, начинает беспорядочно ветвиться в своей базальной четверти. Клавус не выражен.

Состав. Четыре рода: *Bardapteron* G.Zalessky, 1944 (рис. 4.19, а) из Барды (Россия, Пермский край; нижняя пермь, кунгурский ярус); *Olgaepphilus Storozhenko*, 1990 (рис. 4.19, б, в); *Letopala Aristov et Rasnitsyn*, 2011 (рис. 4.19, г) из Сояны (Россия, Архангельская обл.; средняя пермь, казанский ярус) и *Issadische Aristov*, 2013 (рис. 4.19, д) из Исад (Россия, Вологодская обл.; верхняя пермь, северодвинский ярус).

Определительная таблица родов *Bardapterida*.

- 1 (4) Основание передней ветви CuA параллельно R.
- 2 (3) Задние ветви CuA не соединены поперечными жилками.....
..... *Letopala Aristov et Rasnitsyn*, 2011.
- 3 (2) Задние ветви CuA соединены поперечными жилками
..... *Issadische Aristov*, 2013.
- 4 (1) Основание передней ветви CuA не параллельно R.
- 5 (6) R без задних ветвей..... *Bardapteron* G.Zalessky, 1944.
- 6 (5) R с задними ветвями..... *Olgaepphilus Storozhenko*, 1990.

Род *Bardapteron* G.Zalessky, 1944

Bardapteron Ю. Залесский, 1944, с. 370; Родендорф, 1962, с. 53; Carpenter, 1992, с. 89; Sinitshenkova, 2002, с. 118; Aristov, 2004a, с. 97; 2015a, с. 31.

Типовой вид – *B. ovale* G.Zalessky, 1944.

Состав. Типовой вид из Барды (пермь России; рис. 4.19, а).

Род *Olgaepphilus* Storozhenko, 1990

Olgaepphilus Storozhenko, 1990, с. 410; 1994a, с. 49; Стороженко, 1998, с. 74; Aristov, 2004a, с. 97; 2015a, с. 31.

Типовой вид – *O. emendatus* Storozhenko 1990.

Состав. Типовой вид из Сояны (пермь России рис. 4.19, б, в).

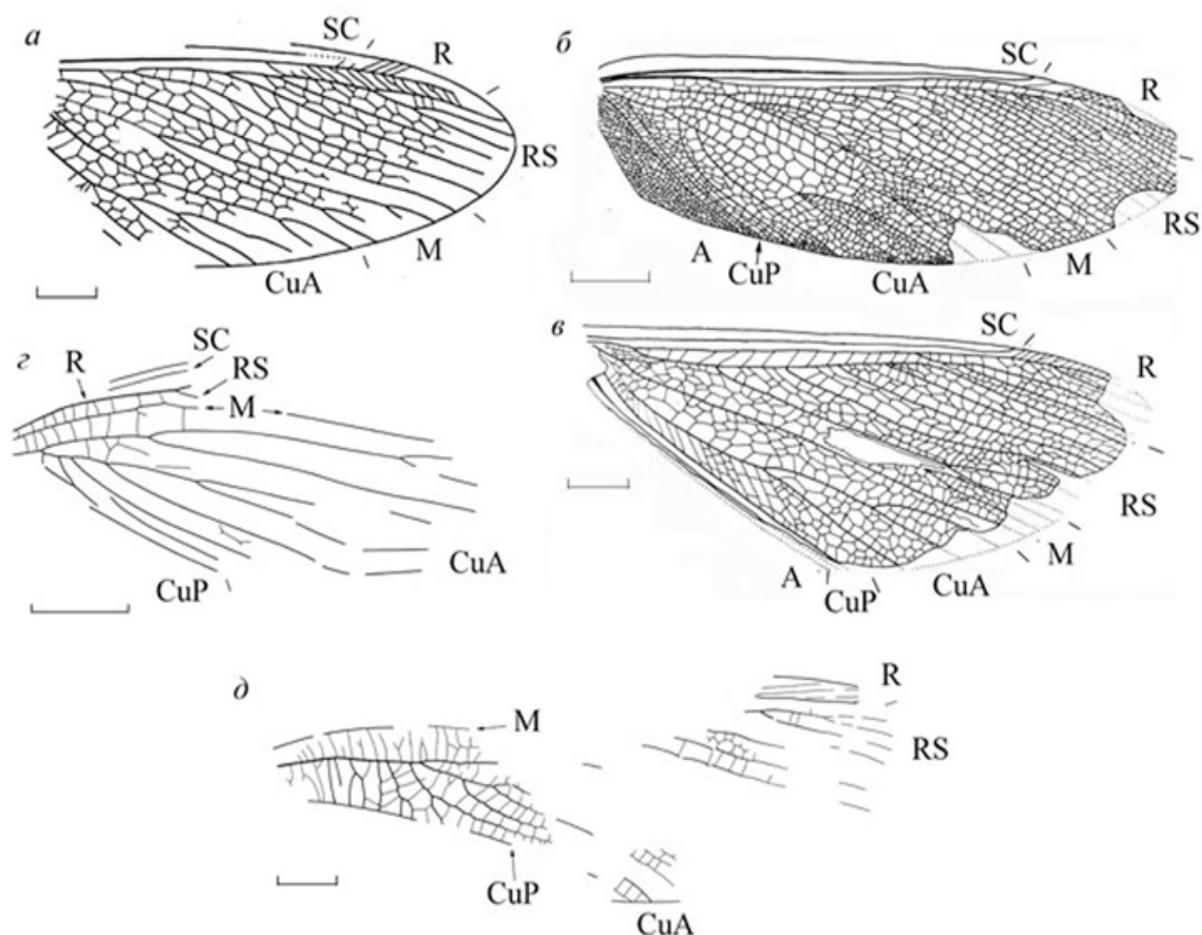


Рис. 4.19. Представители семейства Bardapteridae (Eoblattida): *a* – *Bardapteron ovale* G.Zalessky, 1944, голотип ГТМ, № VI 198/1; (из Aristov, 2004a); *б, в* – *Olgaepphilus emendatus* Storozhenko, 1990: *б* - голотип ПИН, № 3353/173, переднее крыло, *в* – паратип ПИН, №117/844, заднее крыло (из Storozhenko, 1990); *г* – *Letopala costalis* Aristov et Rasnitsyn, 2011, голотип ПИН, № 117/617 (из Aristov, Rasnitsyn, 2011); *д* – *Issadische maximum* Aristov, 2013, голотип ПИН, № 3840/3110 (из Аристов, 2013). Длина масштабной линейки на *а, г* соответствует 5 мм на *б, в* – 10 мм

Род *Letopala* Aristov et Rasnitsyn, 2011.

Letopala Aristov, Rasnitsyn, 2011b, с. 10; Aristov, 2015a, с. 31.

Типовой вид – *L. costalis* Aristov et Rasnitsyn, 2011 (рис. 4-19, *г*).

Состав. Типовой вид из Сояны (пермь России).

Род *Issadische* Aristov, 2013.

Issadische Аристов, 2013а, с. 46; Aristov, 2015, с. 31.

Типовой вид – *I. maximum* Aristov, 2013 (рис. 4-19, *д*).

Состав. Типовой вид из Исад (пермь России).

Семейство Megakhosaridae Sharov, 1961

Megakhosaridae Шаров, 1961, с. 178; 1962, с. 132; Расницын, 1980, с. 154; Carpenter, 1992, с. 118; Стороженко, 1993, с. 100; Storozhenko, 1994, с. 51; 1997, с. 16; Стороженко, 1998, с. 163; Novokshonov, 1998, с. 57; Аристов, 2000а, с. 69; Storozhenko, 2002, с. 279; Аристов, 2004, с. 79; Aristov, 2004, с. 127; 2008, с. 4; Аристов, 2008, с. 46; 2009а, с. 19; 2009б, с. 40; 2010, с. 35; 2011в, с. 66; 2013а, с. 49; Storozhenko, Aristov, 2014, с. 6; Aristov, 2015а, с. 32; 2015б, с. 1314.

Liomopteridae: Riek, 1976а, с. 758 (partim).

Типовой род: Megakhosara Martynov, 1937.

Диагноз. Голова крупная, прогнатная, глаза чаще крупные, простые глазки выражены. Параноталии умеренно широкие или расширяющиеся вперед, с неглубокой вырезкой на переднем крае. Птероторакс со стернальным швом, коксы небольшие, сближенные. Все три пары ног примерно одной длины, средние и задние голени направлены назад. Вершины голеней без вооружения, лапка пятичлениковая. В переднем крыле костальное поле равно по ширине или уже субкостального, SC заканчивается на C. RS начинается в базальной трети крыла, инттеррадиальное поле не сужено. М₂ выражена, реже ствол М слит с CuA (М отходит от CuA одним стволом). М начинает ветвиться перед основанием RS в базальной четверти крыла. CuA с задними ветвями, начинает ветвиться в своей базальной половине, чаще гребенчатая назад. Клавус не выражен. CuA в заднем крыле вогнутая. Яйцеклад короткий, гениталии самца симметричные, церки короткие.

Состав. 20 родов: Megakhosara Martynov, 1937 (рис. 4.20, а, б); Syndesmopha Martynov, 1937 (рис. 4.20, в) из Каргалы (Россия, Оренбургская обл.; средняя пермь, уржумский ярус); Megakhosarella Sharov, 1961 (рис. 4.20, г) из Тюлькино (Россия, Пермский край; нижняя пермь, уфимский ярус), Сояны (Россия, Архангельская обл.; средняя пермь, казанский ярус) и Суриёкова I (Россия, Кемеровская обл.; средняя пермь, казанский ярус) (Россия, Кемеровская обл.; верхняя пермь, северодвинский ярус); Miolopterina Riek, 1973 (рис. 4-20, д); Liomopterina Riek, 1973 (рис. 4.20, е) из Моой Ривер (ЮАР, Квазулу-Наталь; верхняя пермь, вятский ярус); Mesoblattogryllus Storozhenko, 1990 из Мадыгена (Кыргызстан, Ошская обл.; средний триас, ладинский ярус); Protoblattogryllus Storozhenko, 1990 (рис. 4.20, ж) из Караунгира (в списке местонахождений Караунгир без цифр) (Казахстан, Восточно-Казахстанская обл.; верхняя пермь, северодвинский ярус), Недуброво, Анакита, Бабьего Камня (Россия, Вологодская обл., Красноярский край, Кемеровская обл., соответственно; верхняя пермь, вятский ярус) и Мадыгена; Megablattogryllus Storozhenko, 1990 из Мадыгена; Megakhosarodes

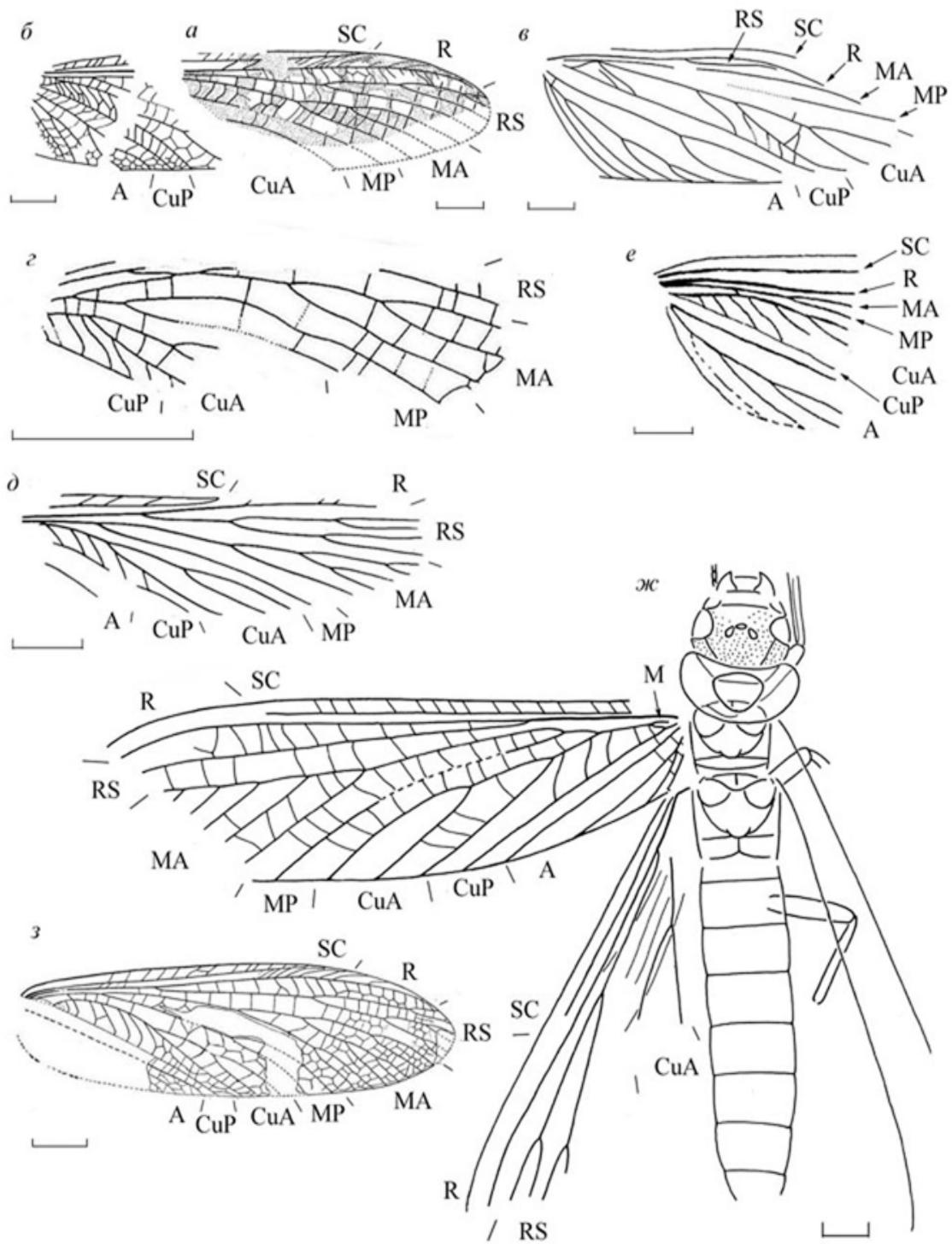


Рис. 4.20. Представители семейства Megakhosaridae (Eoblattida): *a, б* – *Megakhosara fasciipennis* Martynov, 1937, *a* – голотип ПИН, № 100/9, *б* – экз. ПИН, № 199/1; *в* – *Syndesmormpha composita* Martynov, 1937, голотип ПИН, № 100/19 (из Аристов, 2004); *з* – *Megakhosarella regressa* Sharov, 1961, голотип ПИН, 676/126 (из Шаров, 1961); *д* – *Miolopterina tenuipennis* Riek, 1973, голотип NM, № 909; *е* – *Liomopterina clara* Riek, 1973, голотип NM, № 854, переднее крыло (из Riek, 1973); *ж* – *Protoblattogryllus zaisanicus* Storozhenko, 1990, реконструкция (из Аристов, 2011); *з* – *Megakhosarina explicata* (Sharov, 1961), голотип ПИН, № 600/330, переднее крыло (из Шаров, 1961). Длина масштабной линейки соответствует 5 мм.

Storozhenko, 1993 (рис. 4.21, *a*) из Караунгира (Казахстан, Восточно-Казахстанская обл.; верхняя пермь, северодвинский ярус), Исад (Россия, Вологодская обл.; верхняя пермь, северодвинский ярус), Балымотихи (Россия, Владимирская обл.; верхняя пермь, вятский ярус), Анакита (Россия, Красноярский край; верхняя пермь, вятский ярус), Вогез (Франция, Эльзас и Лотарингия; средний триас, анизийский ярус) и Мадыгена; *Megakhosarina* Storozhenko, 1993 (рис. 4.20, *з*) из Калтана (Россия, Кемеровская обл.; средняя пермь, казанский ярус), Чепанихи (Россия, Удмуртия; средняя пермь, уржумский ярус) и Балымотихи; *Parakhosara* Storozhenko, 1993 (рис. 4.20, *б*) из Чекарды, Воркуты (Россия, Пермский край; нижняя пермь, кунгурский и уфимский ярусы, соответственно), Сояны и Исад; *Microkhosara* Storozhenko, 1993 (рис. 4.20, *в*) из Китяка (Россия, Кировская обл.; средняя пермь, казанский ярус); *Metakhosara* Storozhenko, 1993 из Мадыгена; *Tshekhosara* Novokshonov, 1998 (рис. 4.20, *г*); *Pectinokhosara* Aristov, 2004 (рис. 4.21, *д*) из Чекарды; *Ivakhosara* Aristov, 2008 (рис. 4.21, *е*) из Тюлькино (Россия, Пермский край; нижняя пермь, уфимский ярус) и Сояны; *Kargalokhosara* Aristov, 2008 (рис. 4.21, *а*) из Каргалы; *Madygenocephalus* Aristov, 2011 из Мадыгена; *Abbrevikhosara* Aristov, 2013 (рис. 4.21, *б*) из Исад и *Blattokhosara* Aristov et Storozhenko, 2014 (рис. 4.21, *в*) из Сояны.

Замечания. Из среднепермского местонахождения Лодев (Франция) было описано два новых вида – *Permoharellus salagousensis* Prokop, Szwedo, Lapeyrie, Garrouste et Nel, 2015 и *Oborella lodevensis* Prokop, Szwedo, Lapeyrie, Garrouste et Nel, 2015. Первый был предположительно отнесен к *Blattogryllidae*, второй к *Euryptilonidae* (Prokop et al., 2015). Судя по фотографиям в упомянутой статье, оба эти вида относятся к *Megakhosaridae*. Однако, для уверенного отнесения этих видов к каким-либо родам мегахозарид необходимо переизучение типового материала.

Род *Liomopterina* Riek, 1973 из Моой Ривер не включен в определительную таблицу из-за неполной сохранности.

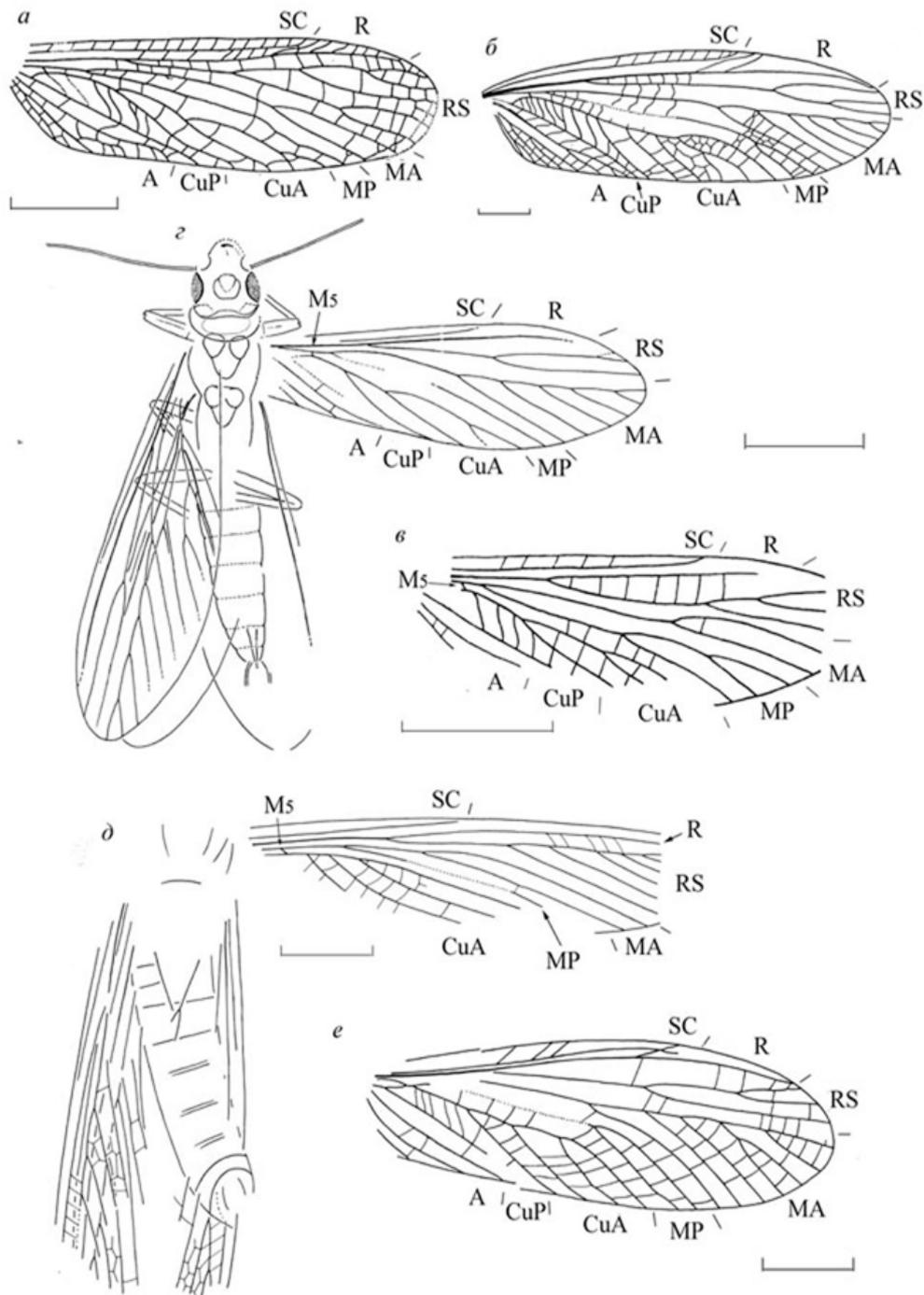


Рис. 4.21. Представители семейства Megakhosaridae (Eoblattida): *a* – *Megakhosarodes zaisanicus* Storozhenko, 1993, голотип ПИН, № 600/330; *б* – *Parakhosara proxima* Storozhenko, 1993, голотип ПИН, № 3353/158; *в* – *Microkhosara fragilis* Storozhenko, 1993, голотип ПИН, № 3353/158, переднее крыло (из Стороженко, 1993); *г* – *Tshekhosara improvida* Novokshonov, 1998, голотип ПИН, № 4987/99, общий вид (из Novokshonov, 1998); *д* – *Pectinokhosara sylvardembiodes* Aristov, 2004, голотип ПИН, № 1700/3988, общий вид (по Aristov, 2004 с изменениями); *е* – *Ivakhosara pectinimedia* Aristov, 2008, голотип ПИН, № 117/2488, переднее крыло (из Аристов, 2008). Длина масштабной линейки соответствует 5 мм.

Определительная таблица палеозойских родов Megakhosaridae

- 1 (2) Длина переднего крыла в два раза больше ширины
.....Abbrevikhosara Aristov, 2013.
- 2 (1) Длина переднего крыла в три и более раза больше ширины.
- 3 (4) RS гребенчатый вперед, начинает ветвиться в начале дистальной трети крыла
Blattokhosara Aristov et Storozhenko, 2014.
- 4 (3) RS гребенчатый назад или дихотомический или ветвится в дистальной четверти
крыла.
- 5 (10) Основание М слито с CuA.
- 6 (7) CuA начинает ветвиться у своей серединыSyndesmopha Martynov, 1937.
- 7 (6) CuA начинает ветвиться перед своей серединой.
- 8 (9) Передний край переднего крыла прямой
.....Protoblattogryllus Storozhenko, 1990.
- 9 (8) Передний край переднего крыла выпуклыйIvakhosara Aristov, 2008.
- 10 (5) Основание М соединено с CuA за счет М₅.
- 11 (12) CuA начинает ветвиться у своей серединыKargalokhosara Aristov, 2008.
- 12 (11) CuA начинает ветвиться перед своей серединой.
- 13 (14) RS слит с МАMegakhosarella Sharov, 1961.
- 14 (13) RS свободный.
- 15 (16) SC заканчивается перед серединой крылаPectinokhosara Aristov, 2004.
- 16 (15) SC заканчивается за серединой крыла.
- 17 (18) Максимальная ширина интеррадиального поля больше ширины преадиального
поляMicrokhosara Storozhenko, 1993.
- 18 (17) Максимальная ширина интеррадиального поля меньше или равна ширине
преадиального.
- 19 (20) RS начинает ветвиться на небольшом расстоянии от своего основания
Miolopterina Riek, 1973.
- 20 (19) RS начинает ветвиться на значительном расстоянии от своего основания.
- 21 (22) Крыло резко расширяется к своей середине
Tshekhosara Novokshonov, 1998.
- 22 (21) Крыло плавно расширяется к своей середине.
- 23 (24) Мембрана крыла темная с небольшими светлыми пятнами
Megakhosara Martynov, 1937.
- 24 (23) Мембрана крыла не окрашена

25 (26) Вершины жилок CuA резко изогнутыMegakhosarodes Storozhenko, 1993.

26 (25) Вершины жилок CuA не изогнуты.

27 (28) CuA начинает ветвиться у своей середины
Megakhosarina Storozhenko, 1993.

28 (27) CuA начинает ветвиться в своей базальной трети.....
..... Parakhosara Storozhenko, 1993.

Род Megakhosara Martynov, 1937

Megakhosara Мартынов, 1937а, с. 31; Шаров, 1961, с. 179 (partim); 1962, с. 132 (partim); Carpenter, 1992, с. 118; Стороженко, 1993, с. 101; 1998, с. 194; Аристов, 2004, с. 49; Aristov, 2009а, с. 5; Storozhenko, Aristov, 2014, с. 13; Aristov, 2015а, с. 33.

Типовой вид – *M. fasciipennis* Martynov, 1937.

С о с т а в. *M. fasciipennis* Martynov, 1937 (рис. 4.21, а, б) и *M. nana* Aristov, 2009 из Каргалы (пермь России).

Род Syndesmophora Martynov, 1937.

Syndesmophora Мартынов, 1937а, с. 41; сведено в синонимы к Megakhosara: Шаров, 1961, с. 179; восстановлено из синонимов: Аристов, 2004, с. 49; Storozhenko, Aristov, 2014, с. 18; Aristov, 2015а, с. 33.

Megakhosara (partim): Шаров, 1962, с. 132; Стороженко, 1993, с. 101.

Типовой вид – *S. composita* Martynov, 1937.

С о с т а в. *S. composita* из Каргалы (пермь России; рис. 4.21, в).

Род Megakhosarella Sharov, 1961

Megakhosarella Шаров, 1961, с. 182; 1962, с. 132; Carpenter, 1992, с. 118; Стороженко, 1993, с. 112; 1998, с. 169; Storozhenko, Aristov, 2014: 13; Аристов, 2010: 35; Aristov, 2015а, с. 33; 2015b, с. 1314.

Типовой вид – *M. regressa* Sharov, 1961.

С о с т а в. Три вида – *M. regressa* из Суриёкова I (рис. 4-20, з), *M. prisca* Aristov, 2010 из Тюлькино и *M. paula* Aristov, 2015 из Сояны (пермь России).

Род Liomopterina Riek, 1973

Liomopterina Riek, 1973, с. 518; 1976а, с. 761; Carpenter, 1992, с. 109; Storozhenko, 1994b, с. 51; Dijk, 1997, с. 45; Стороженко, 1998, с. 169; Aristov et al., 2009: с. 279; Аристов, Мостовский, 2011: с. 37; Storozhenko, Aristov, 2014: с. 12; Aristov, 2015а, с. 33.

Типовой вид – *L. clara* Riek, 1973.

С о с т а в. Типовой вид из Моой Ривер (пермь ЮАР; рис. 4.21, е).

Род Miolopterina Riek, 1976

Miolopterina Riek, 1976а, с. 762; Carpenter, 1992, с. 111; Storozhenko, 1994а: 51; Dijk,

1997, с. 44; Стороженко, 1998, с. 166; Aristov et al., 2009: с. 279; Аристов, Мостовский, 2011: с. 37; Storozhenko, Aristov, 2014: с. 16; Aristov, 2015a, с. 33.

Типовой вид – *M. tenuipennis* Riek, 1976.

Состав. Типовой вид из Моой Ривер (пермь ЮАР; рис. 4.21, д).

Род *Protoblattogryllus* Storozhenko, 1990

Protoblattogryllus Стороженко, 1990: с. 57; Storozhenko, 1997b: с. 16; Стороженко, 1998: с. 175; Аристов, 2011a, с. 60; 2011б, с. 66; Storozhenko, Aristov, 2014: с. 17; Aristov, 2015a, с. 33.

Microblattogryllus: Стороженко, 1990, с. 62; 1998, с. 176; Storozhenko, 1997, с. 16; сведено в синонимы: Аристов, 2011a, с. 60.

Типовой вид: *P. zajsanicus* Storozhenko, 1990.

Состав. В перми три вида: типовой из Караунгира (пермь Казахстана; рис. 4.21, ж), *P. nedubrovensis* Aristov, 2011 из Недуброво и *P. vittatus* Aristov, 2011 из Анакита (пермь России). В среднем триасе Мадыгена (Ошская обл. Киргизии) три вида: *P. asiaticus* Storozhenko, 1990, *P. abruptus* Storozhenko, 1990 и *P. variabilis* (Storozhenko, 1990) (Аристов, 2011a).

Род *Megakhosarina* Storozhenko, 1993

Megakhosarina Стороженко, 1993, с. 103; 1998, с. 166; Aristov, 2008a: с. 4; Аристов, 2008a, с. 47; 2009, с. 40; Storozhenko, Aristov, 2014: с. 13; Aristov, 2015a, с. 33.

Megakhosara (partim): Шаров, 1961, с. 179; 1962, с. 132.

Типовой вид – *M. explicata* Sharov, 1961.

Состав. Шесть видов: *M. explicata* (Sharov, 1961) (рис. 4.21, з), *M. delucida* (Sharov, 1961), *M. simplex* (Sharov, 1961) из Калтана, *M. tshepanikhensis* Aristov, 2008, *M. magna* Aristov, 2008 из Чепанихи и *M. vuznikensis* Aristov, 2009 из Балымотихи (пермь России).

Род *Parakhosara* Storozhenko, 1993

Parakhosara Стороженко, 1993, с. 106; Storozhenko, 1994, с. 49; Стороженко, 1998, с. 167; Аристов, 2000a, с. 69; 2009a, с. 19; Aristov, 2013, с. 763; Storozhenko, Aristov, 2014: с. 16; Aristov, 2015a, с. 33.

Типовой вид – *P. nasuta* Storozhenko, 1993.

Состав. В перми России девять видов – *P. martynovi* (Storozhenko, 1993), *P. coalita* Aristov, 2004 из Чекарды, *P. incommoda* Storozhenko, 1993, из Воркуты, *P. proxima* Storozhenko, 1993 (рис. 4.21, б), *P. amoena* Storozhenko, 1993, *P. magna* Storozhenko, 1994 из Сояны, *P. korylovi* Aristov, 2009, *P. mutoviensis* Aristov, 2009 и *P. reticulata* Aristov, 2013 из Исад. В триасе Кыргызстана *P. nasuta* Storozhenko, 1993 из Мадыгена (ладинский ярус

Ошской обл. Кыргызстана; Стороженко, 1993).

Род *Megakhosarodes* Storozhenko, 1993

Megakhosarodes Стороженко, 1993, с. 102; 1998, с. 165; Аристов, 2011в, с. 66; 2013а, с. 52; Storozhenko, Aristov, 2014, с. 14; Aristov, 2015а, с. 33.

Типовой вид – *M. zajsanicus* Storozhenko, 1993.

Состав. В палеозое четыре вида – *M. zajsanicus* Storozhenko, 1993 (рис. 4.21, ж) из Караунгира (пермь Казахстана), *M. tensilis* Aristov, 2013 из Исад; *M. borealis* Aristov, 2013 из Балымотихи и *M. shcherbakovi* Aristov, 2011 из Анакита (пермь России). В триасе Кыргызстана *M. obtusus* Storozhenko, 1993 и *M. paulovenosus* Storozhenko, 1993 из Мадыгена (ладинский ярус Ошской обл., Киргизия; Стороженко, 1993).

Род *Microkhosara* Storozhenko, 1993

Microkhosara Стороженко, 1993, с. 110; 1998, с. 169; Storozhenko, Aristov, 2014, с. 16; Aristov, 2015а, с. 33.

Типовой вид – *M. fragilis* Storozhenko, 1993.

Состав. Типовой вид из Китяка (пермь России; рис. 4.21, в).

Род *Tshekhosara* Novokshonov, 1998

Tshekhosara Novokshonov, 1998: с. 66; Aristov, 2004а, с. 89; Storozhenko, Aristov, 2014, с. 18; Aristov, 2015а, с. 33.

Типовой вид – *Tsh. improvida* Novokshonov, 1998.

Состав. Типовой вид из Чекарды (пермь России; рис. 4-21, з).

Род *Pectinokhosara* Aristov, 2004

Pectinokhosara Aristov, 2004а, с. 127; Storozhenko, Aristov, 2014а, с. 17; Aristov, 2015а, с. 33.

Типовой вид – *P. sylvardembioides* Aristov, 2004.

Состав. Типовой вид из Чекарды (пермь России; рис. 4.21, д).

Род *Ivakhosara* Aristov, 2008

Ivakhosara Аристов, 2008а, с. 46; 2010, с. 35; Storozhenko, Aristov, 2014: с. 10; Aristov, 2015а, с. 33.

Типовой вид – *I. pectinimedia* Aristov, 2008.

Состав. Типовой вид из Сояны (рис. 4.21, е) и *P. prima* Aristov, 2010 из Тюлькино (пермь России).

Род *Kargalokhosara* Aristov, 2008

Kargalokhosara Аристов, 2008а, с. 47; Storozhenko, Aristov, 2014: с. 12; Aristov, 2015а, с. 33.

Типовой вид – *K. terraefossa* Aristov, 2008.

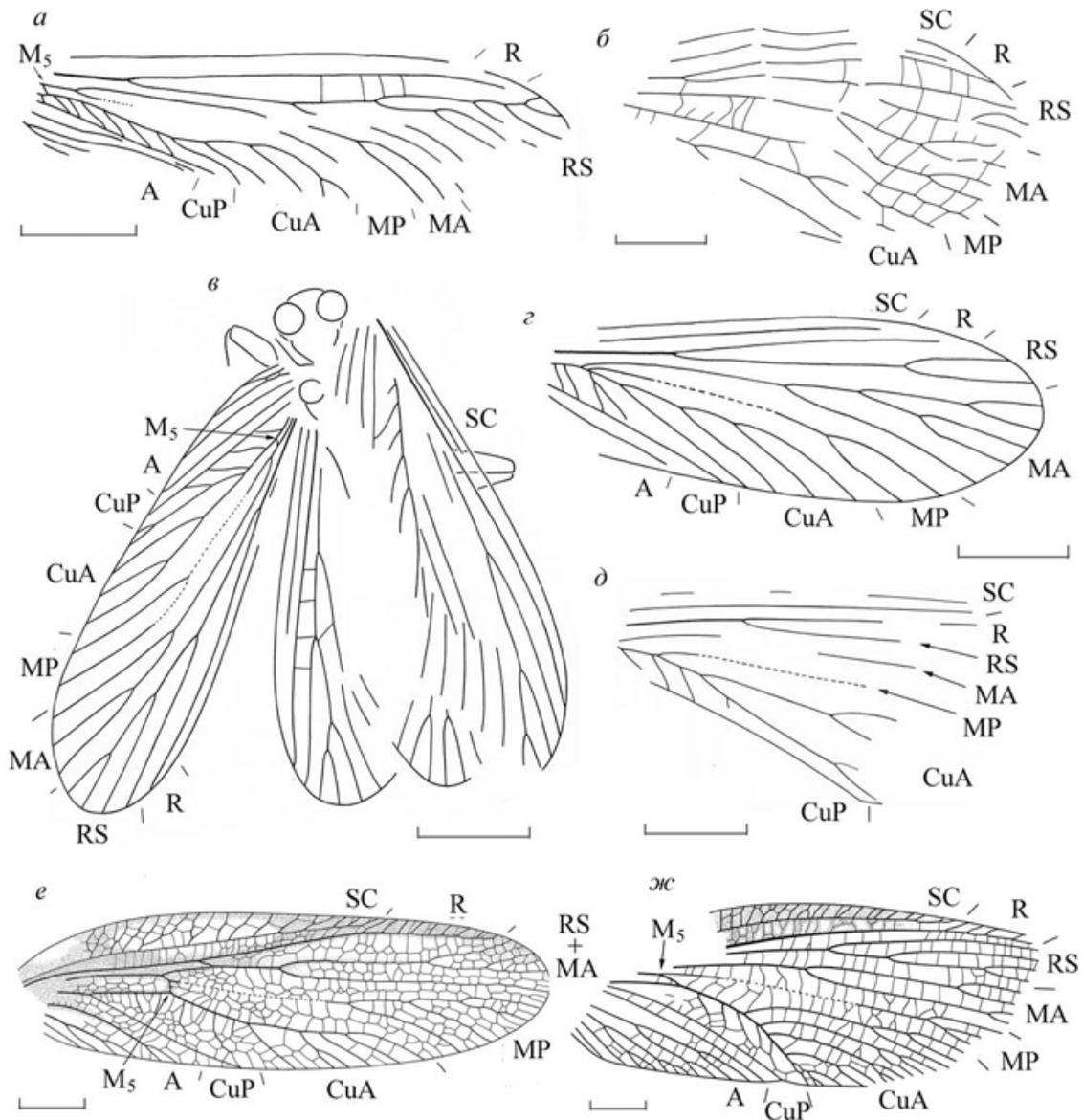


Рис. 4.22. Представители семейства Megakhosaridae, Blattogryllidae и Daldubidae (Eoblattida): *a* – *Kargalokhosara terraefossa* Aristov, 2008, голотип ПИН, № 199/307 (из Аристов, 2008); *б* – *Abbrevikhosara ovoidea* Aristov, 2013, голотип ПИН, № 3840/1249 (из Аристов, 2013), передние крылья; *в* – *Blattokhosara minuscula* (Aristov, 2008), голотип ПИН, № 117/86, общий вид (из Аристов, 2008); *г* – *Permoblattogryllus praesox* Aristov, 2011, голотип ПИН, № 117/83 (из Аристов, 2011); *д* – *Baharellinus dilaceratus* Aristov, 2013, голотип ПИН, № 3840/3109, передние крылья (из Аристов, 2013); *е* – *Dalduba faticana* Storozhenko, 1996, реконструкция переднего крыла (из Аристов, 2012а); *ж* – *Vrezalduba nervosa* Storozhenko, 1996, реконструкция переднего крыла (ориг.). Длина масштабной линейки на *a*–*д* соответствует 3 мм, на *е*, *ж* – 5 мм.

Состав. Типовой вид из Каргалы (пермь России; рис. 4.22, а).

Род *Abbrevikhosara* Aristov, 2013

Abbrevikhosara Aristov, 2013, с. 764; Storozhenko, Aristov, 2014, с. 6; Aristov, 2015a, с. 33.

Типовой вид – *A. ovoidea* Aristov, 2013.

Состав. Типовой вид из Исад (пермь России; (рис. 4.22, б).

Род *Blattkhosara* Aristov, Storozhenko, 2014.

Blattkhosara Aristov, Storozhenko, 2014, с. 6; Aristov, 2015a, с. 33.

Типовой вид – *Megakhosarina minuscula* Aristov, 2008.

Состав. Типовой вид из Сояны (пермь России; рис. 5-22, в).

Семейство *Blattogryllidae* Rasnitsyn, 1976

Blattogryllidae: Расницын, 1976а, с. 503; 1980, с. 152; Стороженко, 1988, с. 50; 1990, с. 57; Storozhenko, 1997, с. 16; Стороженко, 1998, с. 170; Storozhenko, 2002, с. 280; Aristov, Zessin, 2009, с. 31; Aristov, Storozhenko, 2011b, с. 14; Аристов и др., 2011, с. 42; Аристов, 2011а, с. 60; 2011в, с. 66; Cui, 2012, с. 169; Аристов, 2013а, с. 53; Aristov, 2013, с. 764; Storozhenko, Aristov, 2014, с. 19; Aristov, 2015а, с. 34.

Plesioblattogryllidae Huang et al., 2008, с. 18; Жень, Аристов, 2011, с. 36, Cui, 2012, с. 171; сведено в синонимы: Storozhenko, Aristov, 2014, с. 19.

Типовой род - *Blattogryllus* Rasnitsyn, 1976.

Диагноз. Голова очень крупная, прогнатная с небольшими глазами и простыми глазками. Параноталии умеренно широкие, или расширяющиеся вперед с вырезкой на переднем крае. Птероторакс со стернальным швом, коксы крупные, сближенные. Все три пары ног примерно одной длины, средние и задние голени направлены назад. Вершины голеней с вооружением, лапка пятичлениковая с парными пульвиллами на 1-4 члениках и аролием на пятом. В переднем крыле костальное поле у основания RS равно по ширине или уже субкостального, SC заканчивается на С. RS начинается в базальной половине крыла, интеррадиальное поле узкое. Основание М слито с CuA, MA и MP отходят от CuA отдельными стволами. CuA с задними ветвями, начинает ветвиться в своей базальной половине (кроме *Mallorcagryllus* Aristov et Zessin, 2009, *Vosgesopterum* Aristov, Grauvogel-Stamm et Marchal-Papier, 2011, *Embigryllus* Aristov, Grauvogel-Stamm et Marchal-Papier, 2011 и некоторых *Dogniella* Vode, 1953), чаще трехветвистая. Клавус не выражен, жилкование ремигиума заднего крыла сходно с жилкованием переднего, CuA в заднем крыле выпуклая. Яйцеклад длинный, гениталии самца ассиметричные, церки длинные.

Состав. 13 родов - *Blattogryllus* Rasnitsyn, 1976 из Каратау (Казахстан, Чимкентская обл.; верхняя юра, карабастауская свита) и Согютов (Кыргызстан, Иссыккульская обл.; нижняя юра, джильская свита); *Griphopteron* Handlirsch, 1939 из Доббертина (Германия, Мекленбург-Передняя Померания; нижняя юра, тоарский ярус); *Dorniella* Vode, 1953, из Вогез (Франция, Эльзас и Лотарингия; средний триас, анаизийский ярус), Мадыгена (Кыргызстан, Баткенская обл.; средний триас, ладинский ярус), Грасселя и Бейенроде (Германия, Нижняя Саксония; нижняя юра, тоарский ярус); *Baharellus* Storozhenko, 1988 из Мадыгена и Бахара (Монголия, Баян-Хонгорский аймак; средняя или верхняя юра, бахарская серия); *Anablattogryllus* Storozhenko, 1990 из Мадыгена; *Baharellinus* Storozhenko, 1992 (рис. 4.22, д) из Исад (Россия, Вологодская обл.; верхняя пермь, северодвинский ярус), Бабьего Камня и Вогез; *Costatooviblatia* Storozhenko, 1992 из Мадыгена и Сагула (Кыргызстан, Ошская обл.; нижняя юра, согульская свита); *Mallorcagryllus* Aristov et Zessin, 2009 из Порт де Эстелленс (Испания, о. Майорка; нижний триас, нижний бунтсандштейн); *Vosgesopteron* Aristov, Grauvogel-Stamm et Marchal-Papier, 2011; *Embigryllus* Aristov, Grauvogel-Stamm et Marchal-Papier, 2011 из Вогез; *Permoblattogryllus* Aristov, 2011 (рис. 4.22, з) из Сояны (Россия, Архангельская обл.; средняя пермь, казанский ярус); *Plesioblattogryllus* Huang, Nel et Petruličius, 2008 и *Duoduo* Cui, 2012 из Даохугоу (средняя юра Китая).

Определительная таблица пермских родов *Blattogryllidae*.

- 1 (2) Основания МА и МР не сближены *Baharellinus* Storozhenko, 1992.
 2 (1) Основания МА и МР сближены *Permoblattogryllus* Aristov, 2011.

Род *Baharellinus* Storozhenko, 1992.

Baharellinus Стороженко, 1992б, с. 67; Storozhenko, 1997b, с. 16; Стороженко, 1998, с. 172; Аристов, и др., 2010, с. 43; Аристов, 2013, с. 53; Aristov, 2013, с. 764; Storozhenko, Aristov, 2014, с. 20; Aristov, 2015а, с. 34.

Типовой вид – *B. dimidiatus* Storozhenko, 1992.

Состав. В перми два вида: *B. dilaceratus* Aristov, 2013 (рис. 4.22, д) и *B. porrectus* Aristov, 2013 из Исад (пермь России). В среднем триасе Мадыгена (ладинский ярус Ошской обл. Киргизии) два вида: *B. dimidiatus* Storozhenko, 1992 и *B. pectinatus* Storozhenko, 1992 (Стороженко, 1992б).

Род *Permoblattogryllus* Aristov, 2011.

Permoblattogryllus Аристов, 2011а, с. 60; Aristov, Storozhenko, 2014, с. 24; Aristov, 2015а, с. 35.

Типовой вид – *P. praecox* Aristov, 2011.

Состав. Типовой вид из Сояны (казанский ярус Архангельской обл. России; рис. 4.22, з).

Семейство Daldubidae Storozhenko, 1996

Daldubidae Storozhenko, 1996a, с. 18; 1997, с. 4; Стороженко, 1998, с. 68; Storozhenko, 2002, с. 279; Béthoux, 2008b, с. 224; Аристов, 2012, с. 32; Aristov 2015a, с. 35.

Типовой род - *Dalduba* Storozhenko, 1996.

Диагноз. В переднем крыле костальное поле у основания RS шире субкостального или равно ему по ширине, SC заканчивается на C. RS начинается в базальной половине крыла, интеррадиальное поле не сужено. М₅ отходит от МР, сливается с CuA заметно базальнее ее разделения на ветви. М начинает ветвиться в базальной трети крыла, перед основанием RS. CuA с задними ветвями, начинает ветвиться у своей середины, гребенчатая вперед или назад. Клавус не выражен.

Состав. Три рода - *Dalduba* Storozhenko, 1996 (рис. 4.22, е) и *Vrezalduba* Storozhenko, 1996 (рис. 4.22, ж) из Чуни (Россия, Красноярского края; верхний карбон, касимовский ярус) и *Batkentak intactus* Aristov, 2015 из Мадыгена (Кыргызстан, Баткенская обл.; средний триас, ладинский ярус).

Определительная таблица карбоновых родов Daldubidae.

- 1 (2) CuA гребенчатая назад *Dalduba* Storozhenko, 1996.
 2 (1) CuA гребенчатая вперед..... *Vrezalduba* Storozhenko, 1996.

Род *Dalduba* Storozhenko, 1996

Dalduba: Storozhenko, 1996a, с. 20; 1997b, с. 4; Стороженко, 1997, с. 23; 1998: с. 68; Béthoux, 2008b, с. 224; Аристов, 2012, с. 32; Aristov, 2015a, с. 35.

Типовой вид – *D. faticana* Storozhenko, 1996.

Состав. Типовой вид из Чуни (карбон России; рис. 4.22, е).

Род *Vrezalduba* Storozhenko, 1996

Vrezalduba Storozhenko, 1996a, с. 20; Стороженко, 1998, с. 69; Aristov, 2015a, с. 35.

Типовой вид – *V. nervosa* Storozhenko, 1996

Состав. Типовой вид из Чуни (карбон России; рис. 4.22, ж).

Семейство Doubraviidae Aristov, 2015

Doubraviidae: Aristov, 2015a, с. 39.

Типовой род: *Doubravia* Kukalová, 1964.

Диагноз. Средних размеров насекомые. Голова гипогнатная с крупными глазами. Паранотальное кольцо расширяется кпереди, без вырезки на переднем крае. Ноги средней длины, передняя и средняя одинаковой длины, задние длиннее. Средние и задние голени

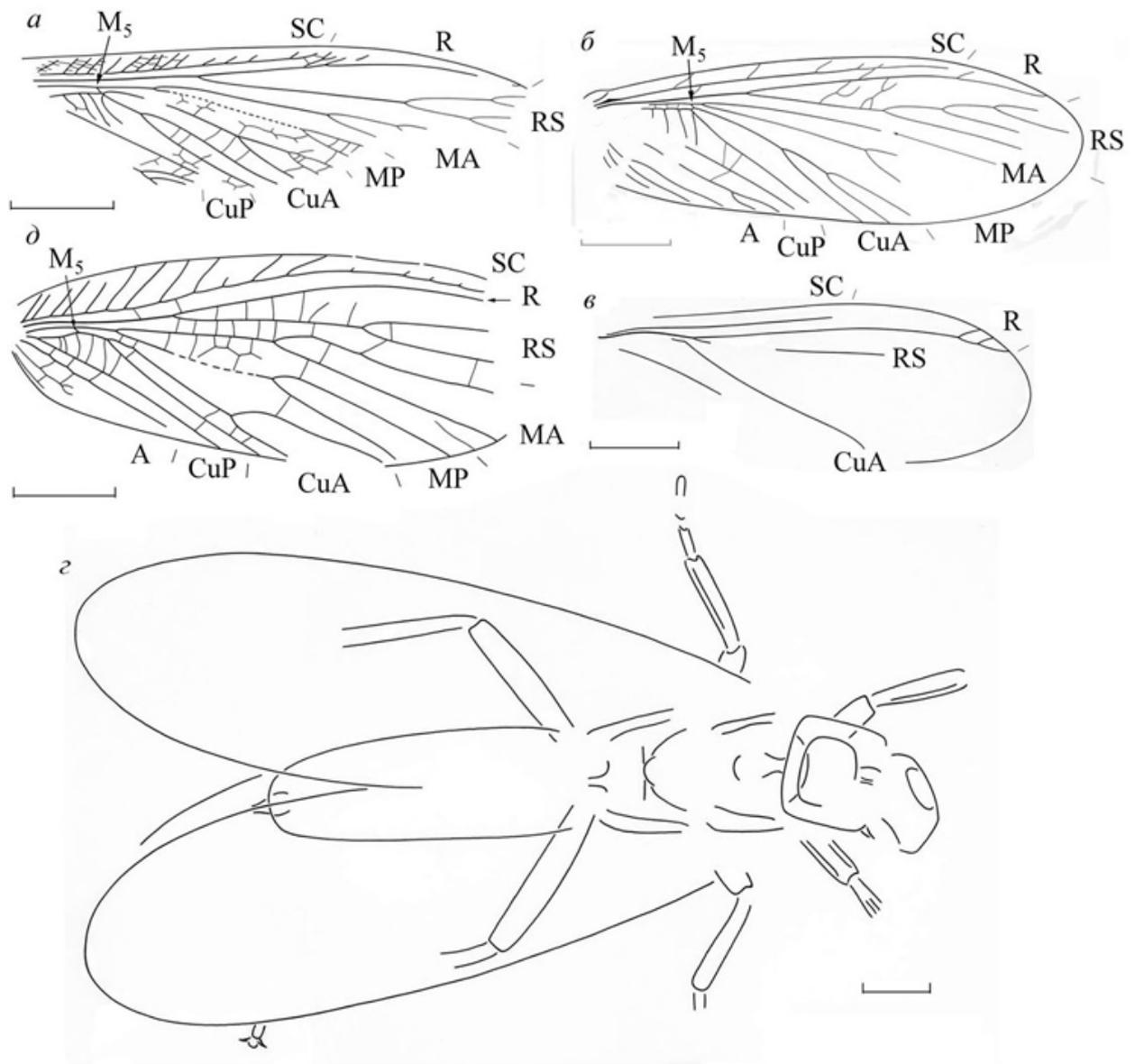


Рис. 4.23. Представители семейств Doubraviidae (Eoblattida): *a* – *Doubravia annosa* Kukulová, 1964, голотип DPCU, № 44/1963, переднее крыло; *б-г* – *Koshelevka megakhosaroides* (Aristov, 2004): *б* – реконструкция переднего крыла на основе голотипа ПИН, № 4987/41 и экз. ПИН, №№ 1700/874, 3753, 4961; *в* – заднее крыло, экз. ПИН, № 1700/874; реконструкция общего вида на основе голотипа ПИН, № 4987/41 и экз. ПИН, № 1700/4031; *д* – *Iva permiana* Aristov, 2015, голотип ПИН, № 3353/191, переднее крыло (из Aristov, 2015a). Длина масштабной линейки соответствует 3 мм.

направлены назад. В переднем крыле костальное поле у основания RS шире субкостального. SC заканчивается на C. RS начинается в базальной трети крыла, интеррадиальное поле расширено. M_5 впадает в CuA до ее разделения на ветви (у некоторых экземпляров *Koshelevka megakhosaroides* M_5 впадает в CuA_1); M начинает

ветвиться перед основанием RS в базальной трети крыла. CuA с задними ветвями в интеркубитальном поле, разделяется на CuA₁ и CuA₂. Клавус не выражен.

Состав. Три рода: *Doubrovia* Kukalová, 1964 (рис. 4.23, а) из Оборы (нижняя пермь, сакмарский ярус; Чехия, Моравия); *Koshelevka* Aristov, 2015 (рис. 4.23, б-в) из Чекарды (нижняя пермь, кунгурский ярус; Россия, Пермский край) и *Iva* Aristov, 2015 (рис. 4.23, д) из Сояны (средняя пермь, казанский ярус; Россия, Архангельская обл.).

Определительная таблица родов семейства *Doubroviidae*.

- 1 (2) Костальное поле в базальной трети крыла сравнимо по ширине с субкостальным..... *Koshelevka* Aristov, 2015
- 2 (1) Костальное поле в базальной трети крыла шире субкостального.
- 3 (4) M₅ впадает в CuA у ее первого развилка, CuA₂ ветвится
.....*Doubrovia* Kukalová, 1964.
- 4 (3) M₅ впадает в CuA перед ее первым развилком, CuA₂ простая.....
.....*Iva* Aristov, 2015.

Род *Doubrovia* Kukalová, 1964

Doubrovia Kukalová, 1964, с. 90; Carpenter, 1992, с. 114; Стороженко, 1998, с. 155; Aristov, 2015a, с. 40.

Типовой вид: *D. annosa* Kukalová, 1964.

Состав. Типовой вид из Оборы (пермь Чехии; рис. 4.23, а).

Род *Koshelevka* Aristov, 2015

Koshelevka Aristov, 2015a, с. 41.

Типовой вид: *Cerasopterum megakhosaroides* Aristov, 2004.

Состав. *K. megakhosaroides* (Aristov, 2004) из Чекарды (пермь России; рис. 4.23, б-в).

Род *Iva* Aristov, 2015

Iva Aristov, 2015 a, с. 41.

Типовой вид: *I permiana* Aristov, 2015.

Состав. Типовой вид из Сояны (пермь России; рис. 4.23, д).

Семейство *Grylloblattidae* Walker, 1914

Grylloblattidae Walker, 1914: с. 93; Comstok, 1920: с. 268; Caudell, King: 1924: с. 60; Handlirsh, 1925: с. 445, 457-458; Hebard, 1930: с. 381; Sivistri, 1931: с. 294; Brues, Melander, 1932: с. 48; Lameere, 1936: с. 287-290; Gurney, 1937: с. 159; Gurney, 1948: с. 86; 1953: с. 325; Brues et al, 1954: с. 94; Gurney, 1961: с. 67; Fukushima, 1969: с. 16; Asashina, 1971: с. 195; Расницын, 1976: с. 502; Kevan, 1977: с. 13; Vickery, Kevan, 1983: с. 239; Storozhenko, 1986: с. 283; Стороженко, 1986a: с. 237; 1986b: с. 153; Storozhenko, 1988: с. 167;

Стороженко, 1996: с. 13; Storozhenko, 1997, с. 16; Стороженко, 1998: с. 178; Storozhenko, 2002: с. 281; Storozhenko, Park 2002, с. 18; Jarvis, Whiting, 2006, с. 222; Huang et al., 2008, с. 17; Cui, 2012, с. 169; Schoville & Graening, 2013, с. 351; Wipfler et al., 2011, с. 241; 2014, с. 2; Storozhenko, Aristov, 2014, с. 1; Aristov, 2015a, с. 45.

Диагноз. Голова очень крупная, прогнатная, глаза маленькие или редуцированы, простые глазки редуцированы. Параноталии в виде узкой полоски вдоль заднего края пронотума. Птероторакс со стернальным швом, коксы крупные, не сближенные. Средние и задние голени направлены назад. Вершины голеней с вооружением, лапка пятичлениковая с парными пульвиллами на 1-4 члениках и аролием на пятом. Крылья редуцированы. Яйцеклад длинный, гениталии самца ассиметричные, церки длинные.

Состав. Пять современных родов: *Grylloblatta* Walker, 1914 из США и Канады; *Galoisiana* Caudell, 1924 из Китая, Северной и Южной Кореи, Японии и России; *Grylloblattina* Bey-Bienko, 1951; *Grylloblattella* Storozhenko, 1988 из России и *Namkungia* Storozhenko, Park, 2002 из Южной Кореи.

Подотряд *Protophasmatina* Brongniart, 1885, stat. n.

Типовое семейство: *Protophasmatidae* Brongniart, 1885.

Диагноз. M_5 (кроме *Protophasmatidae* и некоторых *Atactophlebiidae*) или анастомоз $M+CuA$ (кроме *Euryptilonidae*) не выражены. CuA без задних ветвей в интеркубитальном поле.

Описание. Голова прогнатная (кроме *Euryptilonidae* и большинства *Idelinellidae*), со средних размеров глазами, простыми глазкам и умеренно длинными антеннами. Паранотальное кольцо полное, не закрывающее голову (кроме *Cucullistriga* Aristov et Rasnitsyn, 2012 и *Scutistriga* Aristov et Rasnitsyn, 2012 из *Idelinellidae*). Ноги не укорочены, задние ноги длиннее средних (у *Idelinellidae* и *Soyanopteridae* ноги укорочены, все три пары примерно одной длины). Вершины голеней (кроме *Euryptilonidae*) и сами голени без вооружения, лапка пятичлениковая (кроме *Protophasmatidae*), без аролия (кроме *Mesorthopteridae*). Базистернумы мезо- и метанотума у *Idelinellidae* со стернальным швом, коксы у *Euryptilonidae*, *Idelinellidae* и *Soyanopteridae* широко расставлены.

В переднем крыле “С” или костальная лопасть (кроме *Permeoblatta* Rasnitsyn et Aristov, 2010 из *Protophasmatidae*) не выражены. SC заканчивается на R (кроме *Mesorthopteridae*, *Atactophlebiidae*, *Euryptilonidae* и *Permopectinidae*), R без задних ветвей (кроме некоторых *Euryptilonidae*). M_5 , если выражена, впадает в CuA базальнее ее разделения на ветви (кроме *Novokschonovus* Aristov, 2015 из *Atactophlebiidae*). M начинает ветвиться на некотором расстоянии от M_5 или анастомоза $M+CuA$. CuA начинает

ветвиться в своей базальной трети (кроме некоторых *Soyanopteridae*), CuA гребенчатая назад (у некоторых *Mesorthopteridae*, *Cacurgulopsis* Pinto et Adami-Rodrigues, 1995 из *Protophasmatidae* и *Euryptilodes* Sharov, 1961 из *Euryptilonidae* гребенчатая вперед), не разделена на CuA₁ и CuA₂ (кроме *Idelinella* Storozhenko, 1997 из *Idelinellidae*). Клавус не выражен (кроме *Protophasmatidae* и *Euryptilonidae*). Жилкование ремигиума передних и задних крыльев не гомономное. Яйцеклад короткий, гениталии самца симметричные. Церки (кроме, возможно, *Idelinellidae*) членистые, не модифицированные.

Состав. Семь ископаемых семейств: *Protophasmatidae* Brongniart, 1885 карбон Северной Америки и Европы, пермь Южной Америки; *Mesorthopteridae* Tillyard, 1916, пермь и триас Евразии, триас Австралии и Африки, юра Азии; *Atactophlebiidae* Martynov, 1930, пермь Европы; *Euryptilonidae* Martynov, 1940, пермь Северной Америки и Европы; *Idelinellidae* Storozhenko, 1997, карбон Северной Америки, пермь Европы; *Permopectinidae* Aristov, 2005 и *Soyanopteridae* Aristov et Rasnitsyn, 2011, пермь Европы.

Определительная таблица семейств подотряда *Protophasmatina*.

- 1 (2) Основание М слито с CuA, М начинает ветвиться в базальной трети крыла или ее развилок слит с CuA*Euryptilonidae* Martynov, 1940.
- 2 (1) Основание М не слито с CuA, если анастомоз выражен, М начинает ветвиться у середины крыла.
- 3 (4) Интеррадиальное поле сильно расширено, пересечено задними ветвями R.....
.....*Soyanopteridae* Aristov et Rasnitsyn, 2011.
- 4 (3) R без задних ветвей. Интеррадиальное поле умеренно широкое.
- 5 (6) MP начинает ветвиться у своего основания.....
..... *Atactophlebiidae* Martynov, 1930.
- 6 (5) MP начинает ветвиться на значительном расстоянии от своего основания.
- 7 (8) M₅ выражена, М начинает ветвиться в дистальной трети крыла.....
..... *Protophasmatidae* Brongniart, 1885.
- 8 (7) M₅ не выражена или М ветвиться в базальной четверти крыла.
- 9 (10) Ветви MP и CuA тонкие, с изломами в местах впадения поперечных жилок..
..... *Permopectinidae* Aristov, 2005.
- 10 (9) Ветви MP и CuA без изломов в местах впадения поперечных жилок.
- 11 (12) SC заканчивается на R или R с сильным изломом у основания RS.....
..... *Idelinellidae* Storozhenko, 1997.
- 12 (11) SC заканчивается на C, R без сильного излома у основания RS.....
..... *Mesorthopteridae* Tillyard, 1916.

Семейство Protophasmatidae Brongniart, 1885

Protophasmida Brongniart, 1885, с. 59.

Protophasmidae Brongniart, 1893, с. 423; Handlirsch, 1906, с. 153; Lameere, 1917, с. 170; Handlirsch, 1919, с. 50; 1920, с. 157; Laurentiaux, 1953, p. 449; Шаров, 1962, p. 117.

Protophasmatidae Carpenter, 1992, с. 130; Rasnitsyn, 2002, с. 258; Béthoux, 2003, с. 57; Aristov, 2015a, с. 12.

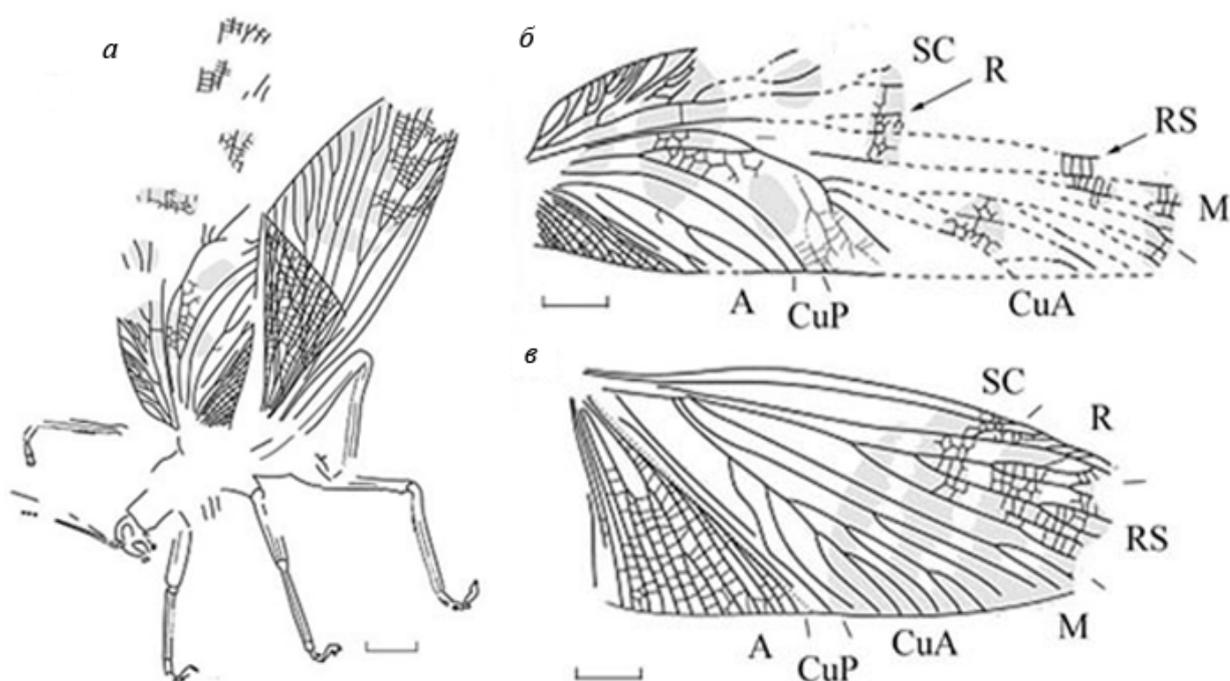


Рис. 4.24. Представитель семейства Protophasmidae (Eoblattida) *Protophasma dumasi* Brongniart, 1879, голотип MNHN-LP-R 51150: а – общий вид, б, в – переднее и заднее крыло (из Rasnitsyn, 2002). Длина масштабной линейки соответствует 10 мм

Taiophlebiidae Martins-Neto et al., 2007, с. 96; сведено в синонимы: Aristov, 2015a, с. 12.

Типовой род: *Protophasma* Brongniart, 1879.

Диагноз. Голова гипогнатная (кроме *Ischnoptera* Bethoux et Nel, 2005), с небольшими глазами. Параноталии пронотума узкие, не выступающие вперед. Средние и задние голени направлены вперед (кроме, возможно, *Nosipteron* Béthoux et Poschmann, 2009), голени без вооружения, лапки четырехчлениковые, возможно, с аролием. В переднем крыле костальное поле без расширения в основании, отделенного складкой (кроме *Permeoblatta* Rasnitsyn et Aristov, 2010). Ширина костального поля у основания RS шире субкостального, SC заканчивается на R или его передней ветви у *Permeoblatta*

Rasnitsyn et Aristov, 2010. RS начинается в базальной трети крыла, интеррадиальное поле сужено в основании (у *Protophasma*) или по всей длине (кроме *Pintopinna*). M_5 выражена,

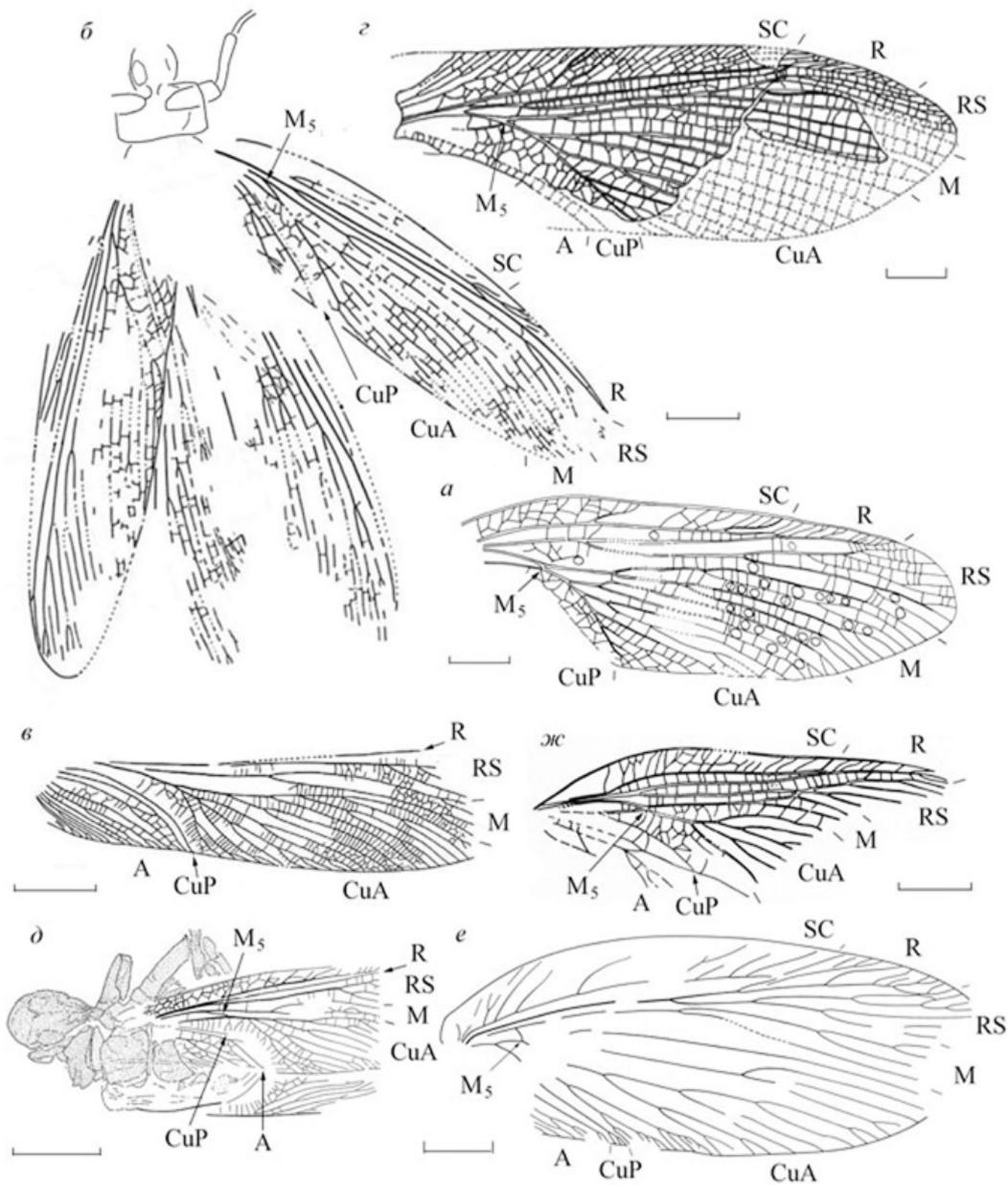


Рис. 4.25. Представители семейства Protophasmidae (Eoblattida): *a* – *Cacurgulopsis sanguinettiae* Pinto et Adami-Rodrigues, 1995, голотип UFRGS MP-I-5290 *a, b*, переднее крыло (из Pinto, Adami-Rodrigues, 1995); *б* – *Ischnoptera diaphanes* Bethoux et Nel, 2005, голотип MNHN DHT-R11469, общий вид (из Béthoux, Nel, 2005); *в* – *Nectoptilus mazonus* Béthoux, 2005, голотип FMNH PE 31978 (из Béthoux, 2005); *г* – *Taiophlebia niloriclasodae* Martins-Neto, 2007, голотип UNISINOS, переднее крыло (из Martins-Neto et al., 2007); *д* – *Nosipteron niedermoschelensis* Béthoux et Poschmann, 2009, голотип GKE PE2008/5007-LS, общий вид (из Béthoux, Poschmann, 2009); *е* – *Permeoblatta borealis* Rasnitsyn et Aristov, 2010, экз. ПИН, № 3840/3111 (из Аристов, 2013а); *ж* – *Pintopinna martinsnetoi* (Pinto, 1999), голотип UFRGS, № MP-I-5279, переднее крыло (из Aristov, 2015а). Длина масштабной линейки соответствует 10 мм.

М начинает ветвиться у середины крыла или в его базальной половине (кроме *Protophasma*) за основанием RS. CuA без задних ветвей, начинает более или менее беспорядочно ветвиться в своей базальной трети. Клавус выражен.

Состав. Восемь родов - *Protophasma Brongniart*, 1879 (рис. 4.24) из Мэзон Крик (США, Иллинойс; верхний карбон, демойнский ярус), Писберга (Германия, Нижняя Саксония; верхний карбон, вестфальский ярус D) и Комментри (Франция, Алье; верхний карбон, стефанский ярус В-С); *Sacurgulopsis Pinto et Adami-Rodrigues*, 1995 (рис. 4.25, а) из Боитува (Бразилия, Сан Паоло; нижняя пермь, сакмарский ярус); *Ischnoptera Bethoux et Nel*, 2005 (рис. 4.25, б) из Комментри (Франция, Алье; верхний карбон, стефанский ярус В-С); *Nectoptilus Béthoux*, 2005 (рис. 4.25, в) из Мэзон Крик; *Taiophlebia Martins-Neto*, 2007 (рис. 4.25, г) из Тайо (Бразилия, Санта Катарина; нижняя пермь, сакмарский ярус); *Nosipteron Béthoux et Poschmann*, 2009 (рис. 4.25, д) из Нидермошеля (Германия, Майнц; нижняя пермь, ассельский ярус); *Permeoblatta Rasnitsyn et Aristov*, 2010 (рис. 4.25, е) из Исад (Россия, Вологодской обл.; верхняя пермь, северодвинский ярус) и *Pintopinna Aristov*, 2015 (рис. 4.25, ж) из Боитува (Бразилия, Сан Паоло; нижняя пермь, сакмарский ярус).

Определительная таблица родов *Protophasmidae*.

- 1 (6) М ветвиться у середины крыла или дистальнее.
- 2 (3) CuA ветвится беспорядочно *Nosipteron Béthoux et Poschmann*, 2009.
- 3 (2) CuA образует задний гребень ветвей, переходящий в передний.
- 4 (5) RS начинается в конце базальной трети крыла ...*Protophasma Brongniart*, 1879.
- 5 (4) RS начинается в базальной четверти крыла *Pintopinna Aristov*, 2015.
- 6 (1) М ветвиться в базальной половине крыла.
- 7 (8) RS начинается перед серединой крыла.....
..... *Permeoblatta Rasnitsyn et Aristov*, 2010.
- 8 (7) RS начинается в базальной четверти крыла.
- 9 (12) Ветви SC в базальной четверти крыла очень длинные.
- 10 (11) Передняя ветвь CuA гребенчатая назад, M₅ короткая.....
..... *Taiophlebia Martins-Neto*, 2007.
- 11 (10) Передняя ветвь CuA гребенчатая вперед, M₅ длинная
..... *Ischnoptera Bethoux et Nel*, 2005.
- 12 (9) Ветви SC в базальной четверти короткие.
- 13 (14) CuA гребенчатая вперед, M₅ короткая.....
..... *Sacurgulopsis Pinto et Adami-Rodrigues*, 1995.
- 14 (13) CuA гребенчатая назад, M₅ длинная

..... Nosipteron Béthoux et Poschmann, 2009.

Род *Protophasma* Brongniart, 1879

Protophasma Brongniart, 1878: с. 58, nom. nud.

Protophasma Brongniart, 1879: с. 99; Handlirsch 1906-1908: с. 154; 1919: с. 50; Langiaux, Parriat, 1974: с. 66; Расницын, 1980: с. 138; Carpenter, 1992: с. 130; Rasnitsyn, 2002: с. 258; Béthoux, 2003: с. 58; Béthoux, Schnider, 2010: с. 85; Rasnitsyn, Aristov, 2010: с. 17; Aristov, 2015a: с. 12.

Типовой вид: *P. dumasi* Brongniart, 1879.

Состав. Три вида: *P. dumasi* Brongniart, 1879 из Комментри (карбон Франции; рис. 4.24), *P. galtieri* Béthoux et Schnider, 2010 из Мэзон Крик (карбон США) и *P. multidiffusus* (Brauckmann et Nerd, 2005) из Писберга (карбон Германии).

Род *Cacurgulopsis* Pinto et Adami-Rodrigues, 1995

Cacurgulopsis Pinto, Adami-Rodrigues, 1995: с. 53; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 13; Aristov, 2015a, с. 13.

Типовой вид: *C. sanguinettiae* Pinto et Adami-Rodrigues, 1995 (рис. 4.25, а)

Состав. Типовой вид из Боитувы (верхний карбон-нижняя пермь Бразилии).

Род *Ischnoptera* Bethoux et Nel, 2005

Ischnoptera Bethoux, Nel, 2005, с. 293; Aristov, 2015a, с. 13.

Типовой вид: *I. diaphanes* Bethoux et Nel, 2005.

Состав. Типовой вид из Комментри (карбон Франции; рис. 4.25, б).

Род *Nectoptilus* Béthoux, 2005

Nectoptilus Béthoux, 2005b, с. 123; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 13; Aristov, 2015a, с.

13.

Типовой вид: *N. mazonus* Béthoux, 2005.

Состав. Типовой вид из Мэзон Крик (карбон США; рис. 5-25, в).

Род *Taiophlebia* Martins-Neto, 2007.

Taiophlebia Martins-Neto et al., 2004, с. 45; 2007, с. 96; Aristov, 2015a, с. 13.

Типовой вид: *T. niloriclasodae* Martins-Neto, 2007.

Состав. Типовой вид из Тайо (верхний карбон-нижняя пермь Бразилии; рис. 4.25, г).

Род *Nosipteron* Béthoux et Poschmann, 2009

Nosipteron Béthoux, Poschmann, 2009, с. 143; Aristov, 2015a, с. 13.

Типовой вид – *N. niedermoschelensis* Béthoux et Poschmann, 2009.

Состав. Типовой вид из Нидермошеля (ассельский ярус Германии; рис. 4.25, д).

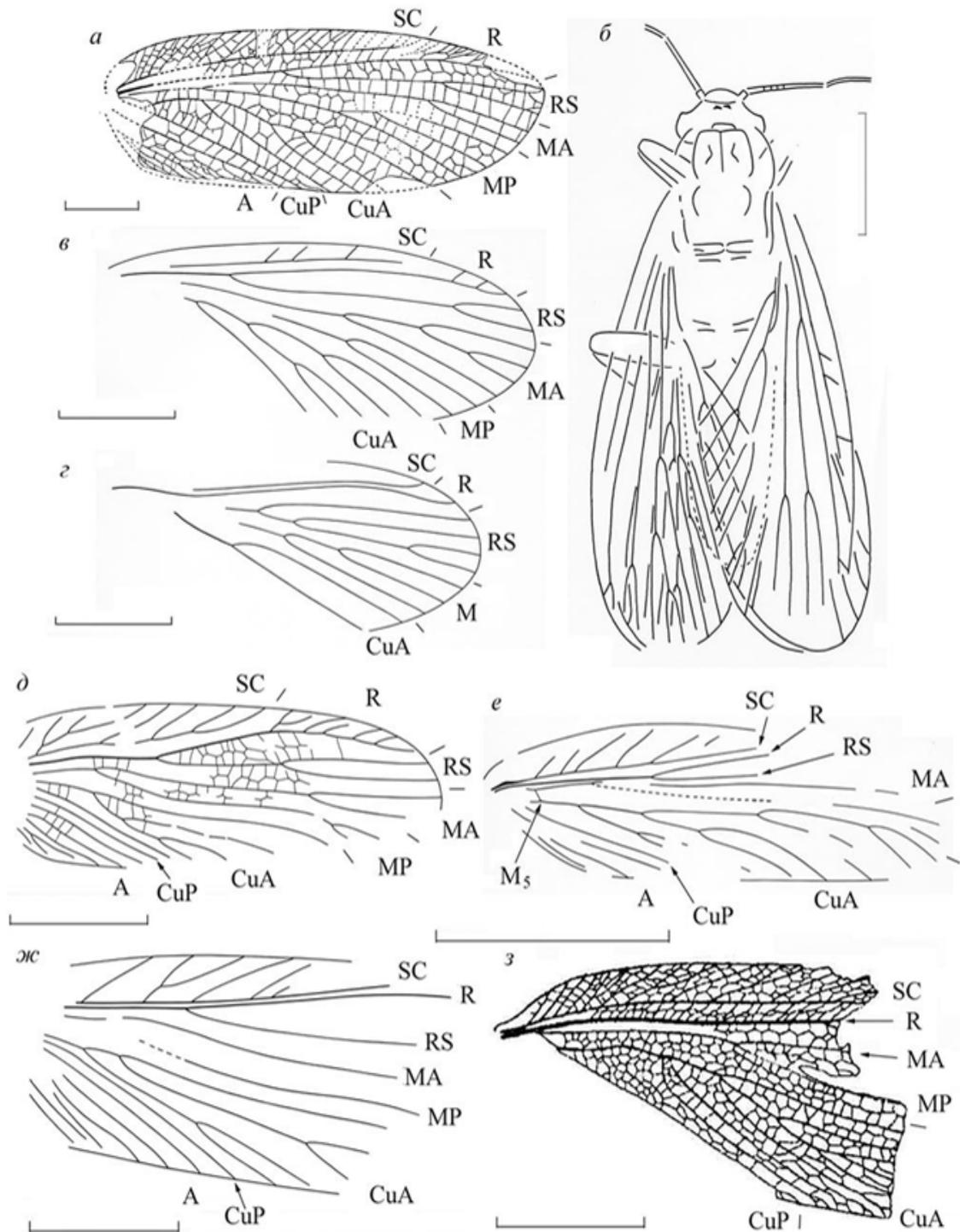


Рис. 4.26. Представители семейства Mesorthopteridae (Eoblattida): а – *Paridelia pusilla* Sharov, 1961, голотип ПИН, № 600/501, переднее крыло (из Шаров, 1961); б-г – *Parastenaropodites stirps* Aristov et Rasnitsyn, 2015, голотип ПИН, № 1700/539: б – общий вид, в – переднее, г – заднее крыло (из Aristov, Rasnitsyn, 2015); д – *Mesoidelia gorochovi* Aristov, 2013, голотип ПИН, № 3840/652 (из Aristov, 2013); е – *Permorthopteron foliaceus* Aristov, 2014, голотип ПИН, № 3840/3108; ж – *Tshermyaninus biforis* Aristov, 2014, голотип ПИН, № 3840/1320 (из Аристов, 2014); з – *Taskanatus asiaticus* (Storozhenko, 1997), голотип ПИН, 2781/248, переднее крыло (из Storozhenko, 1997). Длина масштабной линейки соответствует 5 мм.

Род *Permeoblatta* Rasnitsyn et Aristov, 2010.

Permeoblatta Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 18; Аристов, Расницын, 2012, с. 54; Аристов, 2013б, с. 45; Aristov et al., 2013, с. 666; Aristov, 2015а, с. 13.

Типовой вид – *P. borealis* Rasnitsyn et Aristov, 2010.

Состав. Типовой вид из Исад (пермь России; рис 4.25, е).

Род *Pintopinna* Aristov, 2015

Pintopinna Aristov, 2015а, с. 14.

Типовой вид – *Paranarkemina martinsnetoi* Pinto, 1999 (рис. 5-25, ж).

Состав. Типовой вид из Боитувы (верхний карбон-нижняя пермь Бразилии).

Семейство *Mesorthopteridae* Tillyard, 1916

Mesorthopteridae Tillyard, 1916, с. 14; 1922, с. 447; Riek, 1956, с. 105; Шаров, 1962, с. 124; Расницын, 1980, с. 153 (partim); Storozhenko, 1992, с. 21; 1996b, с. 115; 1997, с. 15; Стороженко, 1998, с. 131; Storozhenko, 2002, с. 280; Аристов и др., 2011, с. 41; Aristov, Storozhenko, 2013, с. 8; Aristov, 2013, с. 761; Аристов, 2014, с. 38; Aristov, Rasnitsyn 2015, с. 21; Aristov, 2015а, с. 88; Shcherbakov, 2015, с. 190; Аристов, 2017, с. 52.

Ideliidae: Riek, 1954: с. 161 (partim).

Типовой род - *Mesorthopteron* Tillyard, 1916.

Диагноз. Голова про- или гипогнатная с маленькими глазами, без простых глазков и короткими антеннами. Параноталии широкие, без вырезки на переднем крае. Средняя и задняя пары голеней направлены назад. Вершины голеней без вооружения, лапка пятичлениковая с крупным аролием. Пронотум с параноталиями, средние и задние голени направлены назад. В переднем крыле костальное поле у основания RS чаще шире субкостального, SC заканчивается на С. RS начинается в базальной половине крыла, интеррадиальное поле не сужено. М₅ не выражена, М начинает ветвиться перед или около основания RS в базальной трети крыла. CuA без задних ветвей, начинает ветвиться в своей базальной части, чаще ветвится беспорядочно или гребенчатая. Клавус не выражен (кроме *Sharovites* Aristov et Storozhenko, 2013). Яйцеклад короткий, мощный, церки короткие.

Состав. Десять родов: *Mesorthopteron* Tillyard, 1916 из Denmark Hill и Fletcher (Австралия, Queensland и ЮАР, Eastern Cape Province, соответственно; верхний триас, карнийский ярус); *Austroidelia* Riek, 1954 из Beacon Hill (Австралия, Новый Южный Уэльс; средний триас, анизийский ярус) и Мадыгена (Кыргызстан, Ошская обл.; средний триас, ладинский ярус); *Paridelia* Sharov, 1961 (рис. 4.26, а) из Калтана (Россия, Кемеровская обл., средняя пермь, казанский ярус); *Parastenaropodites* Storozhenko, 1996

(рис. 4.26, б-з) из Воркуты (Россия, Пермский край, нижняя пермь, уфимский ярус), Сояны (Россия, Архангельская обл., средняя пермь, казанский ярус), Караунгира (Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., средняя пермь, вордский ярус), Исад (Россия, Вологодская обл., верхняя пермь, северодвинский ярус) и Мадыгена; *Mesoidelia Storozhenko*, 1996 (рис. 4.26, д) из Исад и Мадыгена; ладин или карний Кыргызстана; *Mesorthoptera* *Storozhenko*, 1996 из Кызыл-Тама (Казахстан, Кетменский хребет; верхний триас, карнийский ярус); *Sharovites Aristov et Storozhenko*, 2013 из Мадыгена; *Permorthopteron Aristov*, 2014 (рис. 4.26, е), *Tshermyaninus Aristov*, 2014 (рис. 4.26, ж) из Исад (Россия, Вологодская обл.; верхняя пермь, северодвинский ярус) и *Taskanatus Aristov*, 2015 (рис. 4.26, з) из Караунгира (Казахстан, Восточно-Казахстанская обл.; верхняя пермь, вятский ярус).

Замечание. Род *Paleomesorthopteron* *Aristov, Grauvogel-Stamm et Marchal-Papier*, 2011 из Вогез (Франция, Эльзас и Лотарингия; средний триас, анизийский ярус), описанный как *Mesorthoptera* (*Aristov et al.* 2011) отнесен к эмбиям семейства *Alexarasniidae* (*Shcherbakov*, 2015).

Определительная таблица палеозойских родов *Mesorthoptera*.

- 1 (4) Костальное поле у основания RS в 1,5 раза шире субкостального, задняя ветвь CuA простая.
- 2 (5) RS начинается перед серединой крыла.
- 3 (4) CuA гребенчатая назад *Paridelia* *Sharov*, 1961.
- 4 (3) Передняя ветвь CuA гребенчатая вперед *Taskanatus* *Aristov*, 2015.
- 5 (2) RS начинается в базальной трети крыла. *Parastemaropodites* *Storozhenko*, 1996.
- 4 (1) Костальное поле у основания RS в 2 раза и более шире субкостального, задняя ветвь CuA ветвится.
- 5 (6) Субкостальное поле очень узкое, SC выпуклая.... *Tshermyaninus* *Aristov*, 2014.
- 6 (5) Субкостальное поле сравнительно широкое, SC вогнутая.
- 7 (8) M₅ не выражена, CuA не параллельна заднему краю крыла
..... *Mesoidelia* *Storozhenko*, 1996.
- 8 (7) M₅ выражена, CuA параллельна заднему краю крыла.
..... *Permorthopteron* *Aristov*, 2014.

Род *Paridelia* *Sharov*, 1961

Paridelia Шаров, 1961, с. 175; 1962, с. 121; *Carpenter*, 1992, с. 118; *Стороженко*, 1998, с. 118; *Aristov*, 2015a, с. 18.

Типовой вид – *P. pusilla* *Sharov*, 1961.

Состав. Типовой вид из Калтана (пермь России; рис. 4.26., а).

Род *Parastenaropodites* Storozhenko, 1996

Parastenaropodites Storozhenko, 1996b, с. 116; Стороженко, 1998, с. 135; Аристов, 2014, с. 39; Aristov, Rasnitsyn, 2015, с. 21; Aristov, 2015a, с. 18.

Типовой вид – *P. fluxa* Storozhenko, 1996.

Состав. В палеозое семь видов – *P. rigida* (Aristov, 2005) из Воркуты; *P. intricata* (Aristov, 2008) из Сояны; *P. stirps* Aristov et Rasnitsyn, 2015 из Чекарды (рис. 5-26, б-г), *P. aquilonia* Aristov, 2014 из Сояны (пермь России); *P. vyatica* (Aristov, 2009) из Караунгира (пермь Казахстана); *P. circumhumata* Aristov, 2014 из Кульчумово; *P. pannea* Aristov, 2014 и *P. exossa* Aristov, 2014 из Исад (пермь России). В мезозое типовой вид и *P. longiuscula* Storozhenko, 1996 из Мадыгена (средний триас Кыргызстана).

Род *Mesoidelia* Storozhenko, 1996

Mesoidelia Storozhenko, 1996b, с. 123; Стороженко, 1998, с. 133; Aristov, 2013, с. 761; Aristov et al., 2013, с. 666; Аристов, 2014, с. 39; Aristov, 2015, с. 18.

Типовой вид – *M. faceta* Storozhenko, 1996.

Состав. В палеозое три вида: *M. gorochovi* Aristov, 2014 (рис. 4.26, д), *M. procera* и *M. girphaea* Aristov, 2014 из Исад (северодвинский ярус России). В мезозое типовой вид, *M. ignorata* Storozhenko, 1996 и *M. semota* Storozhenko, 1996 из Мадыгена (средний триас Кыргызстана).

Род *Tshermyaninus* Aristov, 2014.

Tshermyaninus Аристов, 2014, с. 39; Aristov, 2015a, с. 18.

Типовой вид – *Tsh. biforis* Aristov, 2014.

Состав. Типовой вид из Исад (пермь России; рис. 4.26, е).

Род *Permorthopteron* Aristov, 2014.

Permorthopteron Аристов, 2014: с. 39; Aristov, 2015a: с. 18.

Типовой вид – *P. foliaceus* Aristov, 2014.

Состав. Типовой вид из Исад (пермь России; рис. 4.26, ж).

Род *Taskanatus* Aristov, 2015

Taskanatus Aristov, 2015a: с. 18.

Типовой вид – *Alicula asiatica* Storozhenko, 2014.

Состав. Типовой вид из Караунгира (пермь Казахстана; рис. 4.26, з).

Семейство *Atactophlebiidae* Martynov, 1930.

Atactophlebiidae Martynov, 1930a, с. 952; Мартынов, 1930, с. 1131; Шаров, 1962, с. 130; Расницын, 1980, с. 150, 152; Storozhenko, 1990, с. 407; Carpenter, 1992, с. 118; Storozhenko, 1994, с. 49; 1997, с. 5; Стороженко, 1998, с. 72; Аристов, 1999, с. 179;

Storozhenko, 2002, с. 279; Aristov, 2004, с. 97; Béthoux et al., 2005, с. 133; Аристов, 2009б, с. 41; Aristov, Rasnitsyn, 2015, с. 27; Aristov, 2015а, с. 89; 2015b, с. 1312; Shcherbakov, 2015, с. 196; Аристов, 2017, с. 53.

Типовой род: *Atactophlebia* Martynov, 1930.

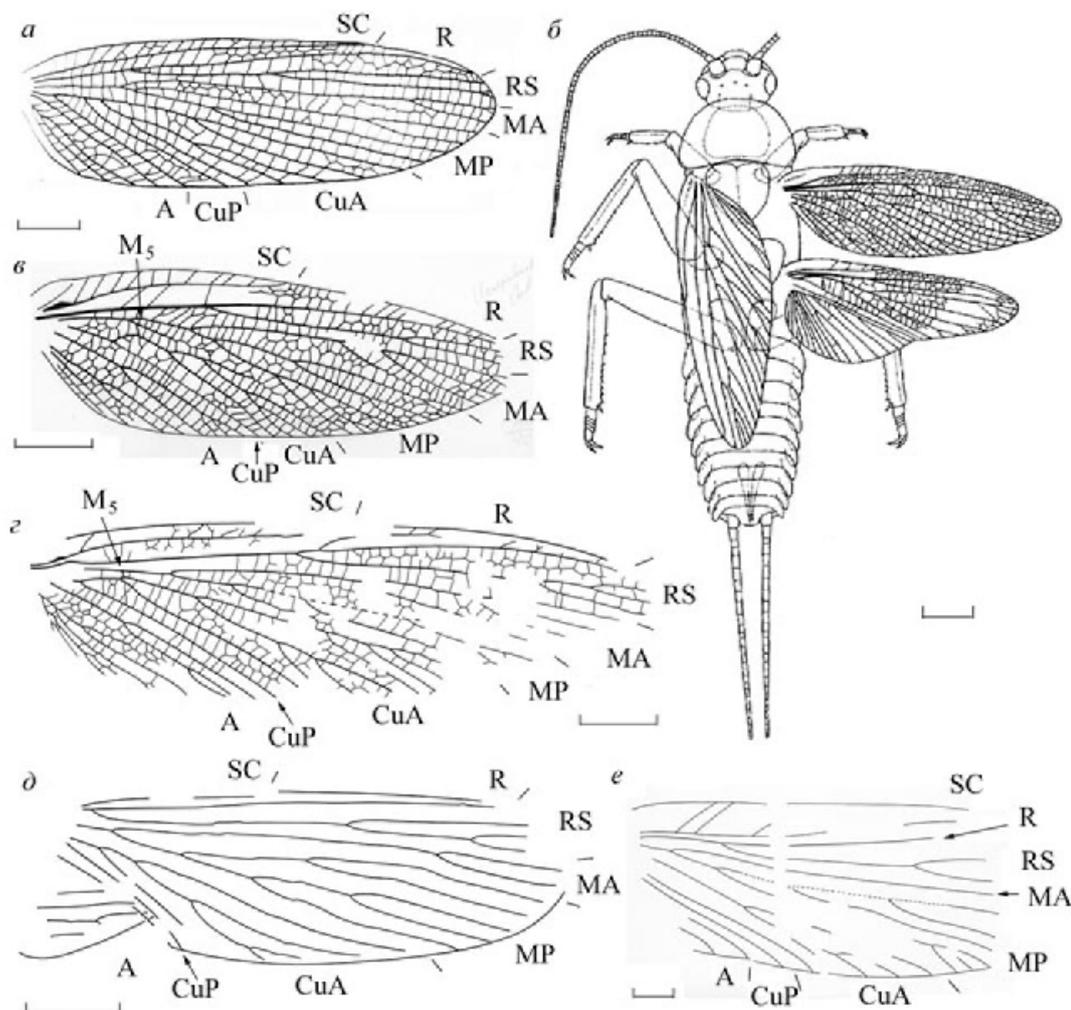


Рис. 4.27. Представители семейства Atactophlebiidae (Eoblattida): *a* – *Atactophlebia termitoides* Martynov, 1928, лектотип ПИН, № 2065/1, переднее крыло (из Мартынов, 1928); *б, в* – *Kirkorella mira* G. Zalesky, 1939: *б* – реконструкция общего вида (из Storozhenko, 1998), *в* – экз. ПИН, № 1700/4025 (ориг.); *з* – *Novokhonovus ignoratus* Aristov et Rasnitsyn, 2015, голотип ПИН, № 4987/811 (из Aristov, Rasnitsyn, 2015); *д* – *Malmyzhia kazanica* Aristov, 2015, голотип ПИН, № 1366/246; *е* – *Issadophlebia fusa* Aristov, 2015, голотип ПИН, № 3840/3164, передние крылья (из Aristov, 2015а). Длина масштабной линейки на *а-д* соответствует 5 мм, на *е* – 1 мм.

Диагноз. Пронотум с параноталиями, средние и задние голени направлены назад. Прекостальное поле отсутствует. Костальное поле в базальной трети крыла немного шире или равно по ширине субкостальному (у *Issadophlebia* костальное поле заметно шире субкостального). SC вогнутая (кроме некоторых *Atactophlebia*), заканчивается на С. RS начинается в базальной половине крыла, интеррадиальное поле не сужено. M_5 отходит от М или MP, впадает в CuA около ее первого развилка. М начинает ветвиться сразу за M_5

или на некотором расстоянии от нее, перед основанием RS (у *Malmyzhia* за основанием RS) в базальной трети крыла; MP начинает ветвиться у своего основания. Передняя ветвь MP часто десклеротизована. CuA без задних ветвей, не разделена на CuA₁ и CuA₂ (у *Issadophlebia* разделение присутствует), начинает ветвиться в своей базальной четверти. CuA ветвится беспорядочно или образует неправильный задний гребень ветвей (дистальная ветвь этого гребня иногда гребенчатая вперед), задняя ветвь CuA простая. CuP простая, вогнутая, клавус отсутствует.

Состав. Пять родов: *Atactophlebia* Martynov, 1928 (рис. 4.27, а) из Тихих Гор и Сояны (Россия, Татарстан и Архангельская обл., соответственно; средняя пермь, казанский ярус); *Kirkorella* G. Zalessky, 1939 (рис. 4.27, б, в) и *Novokhonovus* Aristov et Rasnitsyn, 2015 (рис. 4.27, г) из Чекарды (Россия, Пермский Край; нижняя пермь, кунгурский ярус); *Malmyzhia* Aristov, 2015 (рис. 4.27, д) из Китяка (Россия, Кировская обл.; средняя пермь, казанский ярус) и *Issadophlebia* Aristov, 2015 (рис. 4.27, е) из Исад (Россия, Вологодская обл.; верхняя пермь, северодвинский ярус).

Определительная таблица родов семейства Atactophlebiidae.

- 1 (2) Передняя ветвь CuA начинает ветвиться у своей середины
..... *Issadophlebia* Aristov, 2015.
- 2 (1) Передняя ветвь CuA начинает ветвиться перед своей серединой.
- 3 (4) Переднее крыло резко сужается к вершине *Kirkorella* G. Zalessky, 1939.
- 4 (3) Переднее крыло плавно сужается к вершине.
- 5 (6) SC заканчивается за серединой крыла *Atactophlebia* Martynov, 1928.
- 6 (5) SC заканчивается перед серединой крыла.
- 7 (8) MA начинает ветвиться у середины крыла, MP гребенчатая назад.....
..... *Novokshonovus* Aristov et Rasnitsyn, 2015.
- 8 (7) MA начинает ветвиться в дистальной четверти крыла, MP гребенчатая вперед
..... *Malmyzhia* Aristov, 2015.

Род *Atactophlebia* Martynov, 1928

Atactophlebia Мартынов, 1928, с. 51; Storozhenko, 1990, с. 408; Carpenter, 1992, с. 118; Storozhenko, 1994а, с. 49; Сторожено, 1998, с. 73; Bethoux et al., 2005, с. 133; Aristov, 2015а, с. 22.

Типовой вид – *A. termitoides* Martynov, 1928.

Состав. Типовой вид из Тихих Гор (рис. 4.27, а) и *A. sharovi* Storozhenko, 1994 из Сояны (пермь России).

Род *Kirkorella* G.Zalessky, 1939.

Kirkorella Ю.Залесский, 1939, с. 62; Шаров, 1962, с. 134; Стороженко, 1998, с. 73; Aristov, 2004a, с. 84; Аристов и др., 2006, с. 77; Aristov, 2015, с. 22.

Peremella: Ю. Залесский, 1939, с. 63 (типовой вид - *Peremella ambigua* G. Zalessky, 1939); сведено в синонимы к *Gurianivella*: Шаров, 1962, с. 134; сведено в синонимы к *Kirkorella*: Aristov, 2004a, с. 84; Аристов и др., 2006, с. 77.

Mariella: Ю. Залесский, 1955a, с. 161 (типовой вид - *Mariella gracilis* G. Zalessky, 1955); сведено в синонимы к *Gurianivella*: Шаров, 1962, с. 134; сведено в синонимы к *Kirkorella*: Aristov, 2004a, с. 84; Аристов и др., 2006, с. 77.

Типовой вид – *K. mira* G. Zalessky, 1939.

Состав. Типовой вид из Чекарды (пермь России; рис. 4.27, б, в).

Замечание. Род *Czekardia* Martynov, 1940 был сведен в синонимы сначала к *Gurianivella* (Шаров, 1962), позже к *Kirkorella* (Aristov, 2004a). Сейчас он рассматривается как самостоятельный род *Eoblattida incertae sedis* (Vrsanski et al., in press).

Род *Novokshonovus* Aristov et Rasnitsyn, 2015.

Novokshonovus Aristov, Rasnitsyn, 2015, с. 27; Aristov, 2015a, с. 22; 2015b, с. 1312.

Типовой вид – *N. ignoratus* Aristov et Rasnitsyn, 2015.

Состав. Типовой вид из Чекарды (рис. 5-27, з) и *N. boreus* Aristov, 2015 из Воркуты (пермь России).

Род *Malmyzhia* Aristov, 2015

Malmyzhia Aristov, 2015a, с. 23.

Типовой вид – *M. kazanica* Aristov, 2015.

Состав. Типовой вид из Китяка (казанский ярус Кировской обл. России; рис. 4.27, д).

Род *Issadophlebia* Aristov, 2015.

Issadophlebia Aristov, 2015a, с. 23.

Типовой вид – *I. fusa* Aristov, 2015.

Состав. Типовой вид из Исад (пермь России; рис. 4.27, е).

Семейство *Euryptilonidae* Martynov, 1940

Euryptilonidae Мартынов, 1940, с. 15; Шаров, 1961, с. 161; 1962, с. 117; Расницын, 1980, с. 152; Carpenter, 1992, с. 119; Storozhenko, 1997, с. 6; Стороженко, 1998, с. 80; Storozhenko, 2002, с. 279; Aristov, 2004, с. 98; Beckemeyer, Hall, 2007, с. 36; Аристов, 2009a, с. 41; 2011a, с. 26; Aristov, 2015a, с. 89; Aristov, Rasnitsyn, 2015, с. 21; Aristov, 2015a, с. 30.

Stereopteridae: Carpenter, 1950, с. 201; Carpenter, 1966, с. 72; Шаров, 1962, с. 124; Расницын, 1980, с. 152; Carpenter, 1992, с. 115; сведено в синонимы Storozhenko, 1997, с. 6; Beckemeyer, 2000, с. 10.

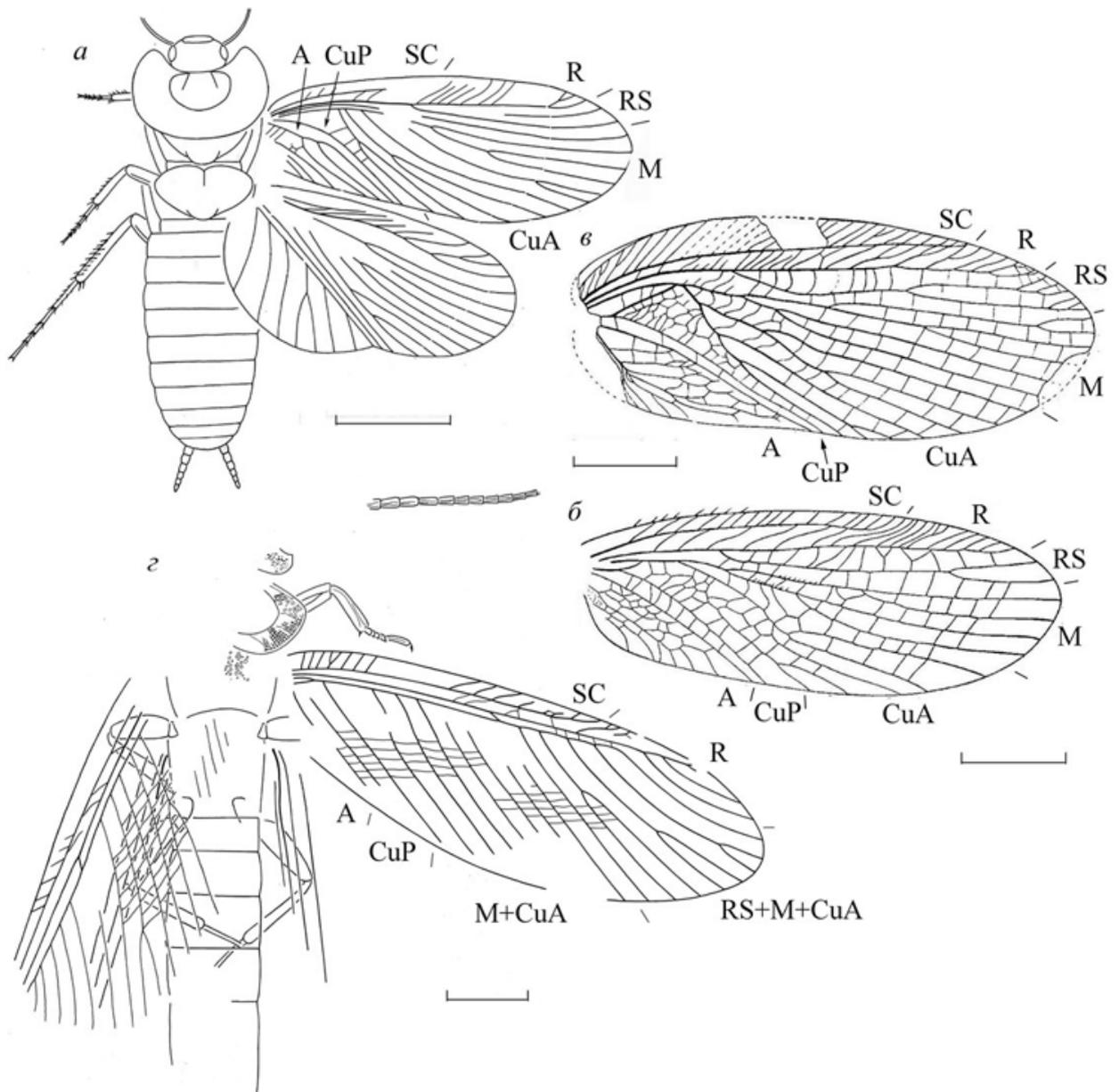


Рис. 4.28. Представители семейства Euryptilonidae (Eoblattida): а – *Euryptilon blattoides* Martynov, 1940; общий вид, реконструкция (из Аристов, 2011); б – *Stereopterum rotundum* Carpenter, 1950, голотип MCZ, № 4922a,b, переднее крыло (из Carpenter, 1950), *Euryptilodes cascus* Sharov, 1961, голотип ПИН, № 966/90 (из Шаров, 1961) и *Jubala pectinata* (Novokshonov, 2000), общий вид, реконструкция (из Аристов, Rasnitsyn, 2015). Длина масштабной линейки соответствует 3 мм.

Типовой род – *Euryptilon* Martynov, 1940.

Диагноз. Голова гипогнатная с маленькими глазами, без простых глазков и с короткими антеннами. Параноталии широкие с вырезкой на переднем крае. Коксы крупные, не сближенные. Средние и задние голени направлены назад, голени и лапка с

вооружением, лапка пятичлениковая, без аролия. SC заканчивается на С, костальное поле за вершиной SC широкое. R с задними ветвями (кроме *Euryptilodes*). RS начинается в базальной половине крыла, интеррадиальное поле не сужено. Основание М слито с CuA, М начинает ветвиться около основания RS в базальной половине крыла. CuA без задних ветвей, начинает ветвиться в своей базальной четверти, ветвится беспорядочно или гребенчатая вперед. Клавус выражен, церки укорочены.

С о с т а в. Четыре рода - *Euryptilon* Martynov, 1940 (рис. 4.28, а) из Чекарды (Россия, Пермский край; нижняя пермь, кунгурский ярус); *Stereopterum* Carpenter, 1950 (рис. 5-28, в) из Эльмо и Мидко (США, Канзас и Оклахома, соответственно; нижняя пермь, леонардский ярус), *Euryptilodes* Sharov, 1961 (рис. 4.28, б) из Чекарды и Калтана (Россия, Кемеровская обл.; средняя пермь, казанский ярус) и *Jubala* Aristov et Rasnitsyn, 2015 из Чекарды (рис. 4.28, г).

Определительная таблица родов *Euryptilonidae*

- 1 (2) RS, М и CuA превращены в одну гребенку..... *Jubala* Aristov et Rasnitsyn, 2015.
- 2 (1) Основные системы жилок самостоятельны.
- 3 (4) CuA гребенчатая вперед..... *Euryptilodes* Sharov, 1961.
- 4 (3) CuA гребенчатая назад или ветвится беспорядочно.
- 5 (6) SC заканчивается перед серединой крыла..... *Euryptilon* Martynov, 1940.
- 6 (5) SC заканчивается за серединой крыла..... *Stereopterum* Carpenter, 1950.

Род *Euryptilon* Martynov, 1940

Euryptilon Мартынов 1940, с. 16; Шаров, 1962, с. 118; Carpenter, 1992, с. 119; Стороженко, 1998, с. 81; Aristov, 2002, с. 255; Aristov, 2004а, с. 84; Аристов, 2011б, с. 26; Aristov, 2015а, с. 30.

Т и п о в о й в и д – *E. blattoides* Martynov, 1940.

С о с т а в. Типовой вид из Чекарды (пермь России; рис. 4.28, а).

Род *Stereopterum* Carpenter, 1950.

Stereopterum Carpenter, 1950, с. 202; 1966, с. 72; 1992, с. 115; Стороженко, 1998, с. 83; Beckemeyer, 2000, с. 10.

Т и п о в о й в и д – *S. rotundum* Carpenter, 1950.

С о с т а в. *S. rotundum* Carpenter, 1950 (рис. 4.28, в), *S. maculosum* Carpenter, 1966 и *S. breve* Carpenter, 1966 из Эльмо и Мидко (пермь США).

Род *Euryptilodes* Sharov, 1961

Euryptilodes Шаров, 1961, с. 161; 1962, с. 118; Новокшенов, 1998, с. 36; Стороженко, 1998, с. 82; Aristov, 2004а, с. 98; Aristov, 2015а, с. 30.

Т и п о в о й в и д - *E. cascus* Sharov, 1961.

Состав. Два вида: *E. cascus* Sharov, 1961 из Калтана (рис. 4.28, *в*) и *E. commatulus* Aristov, 2004 из Чекарды (пермь России).

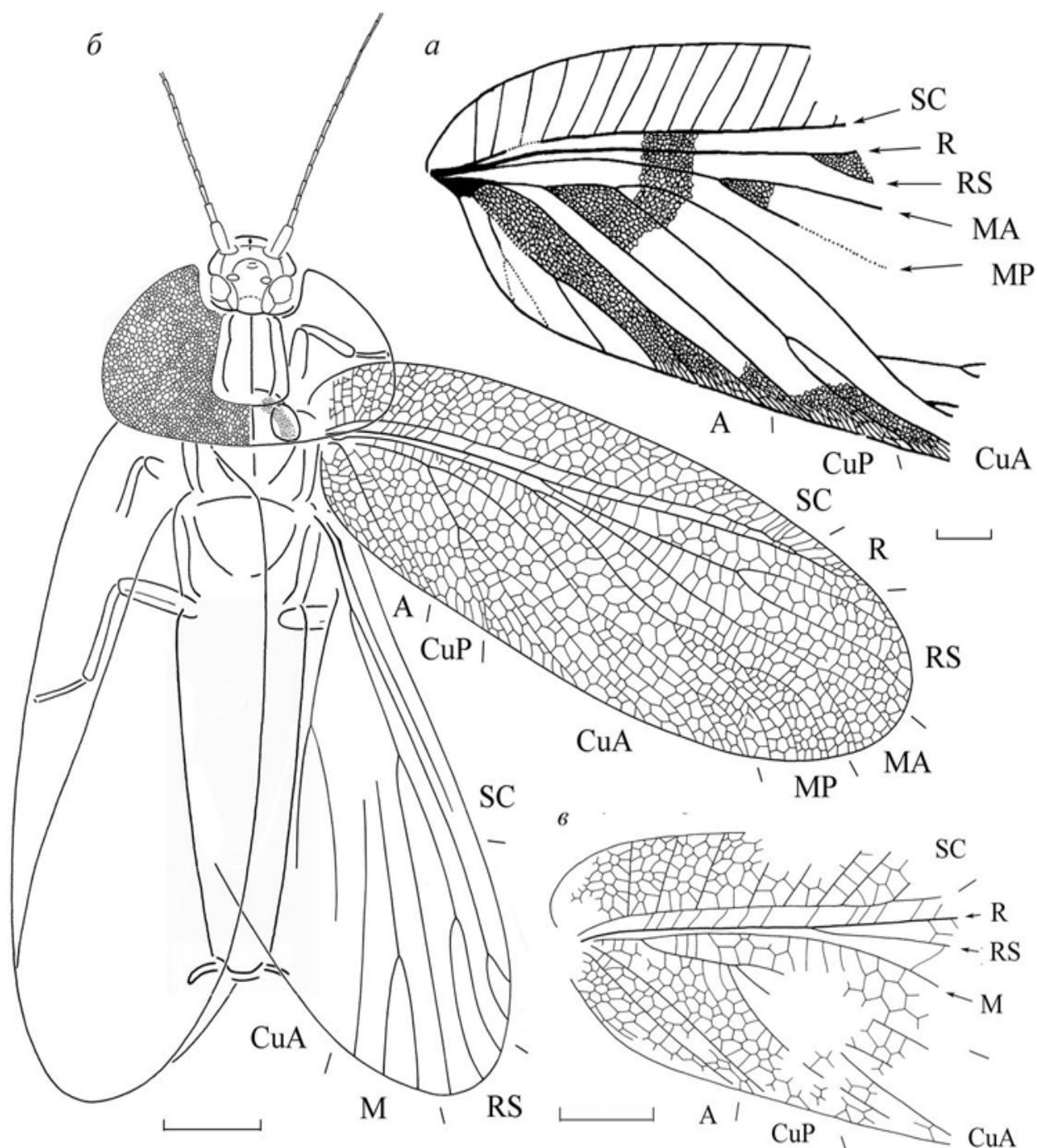


Рис. 4.29. Представители семейства Idelinellidae (Eoblattida): *а* – *Idelinella macroptera* Storozhenko, 1992, голотип ПИН, № 94/129, переднее крыло (из Storozhenko, 1992); *б* – *Permostriga augustata* Novokshonov, 1999, общий вид, реконструкция; *в* – *Sylvastriga miranda* Aristov, 2004, голотип ПИН, № 1700/933, переднее крыло (из Aristov, 2004a). Длина масштабной линейки соответствует 5 мм.

Род *Jubala* Aristov et Rasnitsyn, 2015.

Jubala Aristov, Rasnitsyn, 2015a, с. 21; Aristov, 2015a, с. 30.

Типовой вид – *Sylvardembia pectinata* Novokshonov, 2000.

С о с т а в . *J. pectinata* (Novokshonov, 2000) из Чекарды (пермь России; рис. 4.28, з).

Семейство Idelinellidae Storozhenko, 1997

Idelinellidae Storozhenko, 1997: с. 11; Storozhenko, 1998: с. 116; Storozhenko, 2002: с. 280; Aristov, 2004: с. 125; Аристов, Расницын, 2012, с. 50; Aristov, 2015a, с. 37.

Типовой род – *Idelinella* Storozhenko, 1997.

Диагноз. Голова гипогнатная (кроме *Permostriga* Novokshonov, 1999), с небольшими глазами, без простых глазков (кроме *Permostriga*) Пронотум с очень широкими параноталиями с глубокой вырезкой на переднем крае (у *Cucullistriga* Aristov et Rasnitsyn, 2012 и *Scutistriga* Aristov et Rasnitsyn, 2012 вырезки нет, параноталии полностью закрывают голову). Птероторакс со стернальным швом, коксы широко расставленные (кроме, возможно *Cucullistriga*), небольшие. Ноги укорочены, все три пары примерно одной длины, средние и задние голени направлены назад. В переднем крыле костальное поле у основания RS шире субкостального или равно ему по ширине, SC заканчивается на R (кроме *Rasstriga* Aristov et Rasnitsyn, 2012). RS начинается в базальной половине крыла или у его середины, интеррадиальное поле не сужено. Основание M не слито с CuA (кроме *Sylvastriga* Aristov, 2004), M₅ не выражена, M начинает ветвиться около основания RS (у *Sylvastriga* за основанием RS) в базальной половине крыла. CuA без задних ветвей, не разделена на CuA₁ и CuA₂ (кроме *Idelinella* Storozhenko, 1997), начинает беспорядочно ветвиться в своей базальной четверти. Клавус не выражен, церки короткие, возможно, не членистые.

С о с т а в . Семь родов - *Idelinella* Storozhenko, 1997 (рис. 4.29, а) из Сояны (Россия, Архангельская обл.; средняя пермь, казанский ярус); *Permostriga* Novokshonov, 1999 (рис. 4.29, б) из Сояны и Чекарды (Россия, Пермский край; нижняя пермь, кунгурский ярус); *Sylvastriga* Aristov, 2004 (рис. 4.29, в); *Strigulla* Aristov et Rasnitsyn, 2012 (рис. 4.30, а); *Cucullistriga* Aristov et Rasnitsyn, 2012 (рис. 4.30, б); *Scutistriga* Aristov et Rasnitsyn, 2012 (рис. 4.30, в) из Чекарды и *Rasstriga* Aristov et Rasnitsyn, 2012 (рис. 4.30, з) из Мэзон Крик (США, Иллинойс; верхний карбон, демойнский ярус).

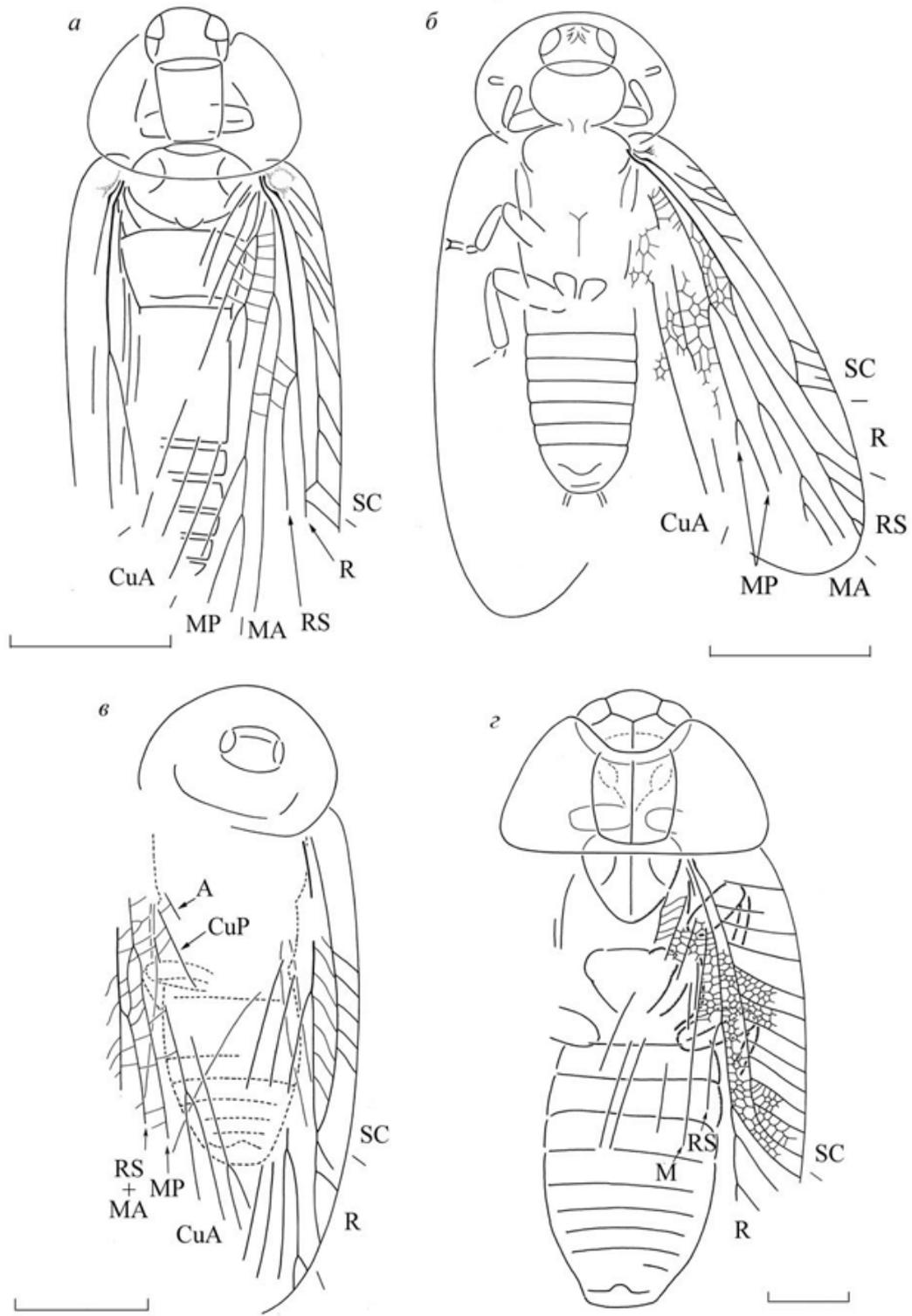


Рис. 4.30. Представители семейства Idelinellidae (Eoblattida): *a* – *Strigulla cuculiophora* (Aristov, 2002), голотип ПИН, № 4987/821; *б* – *Cucullistriga cucullata* Aristov et Rasnitsyn, 2012, голотип ПИН, № 1700/3983; *в* – *Scutistriga scutata* Aristov et Rasnitsyn, 2012, голотип ПИН, № 1700/512; *з* – *Rasstriga americana* Aristov et Rasnitsyn, 2012, голотип FMNH 26367, общий вид (из Аристов, Расницын, 2012). Длина масштабной линейки соответствует 3 мм.

Определительная таблица родов Idelinellidae.

- 1 (12) SC заканчивается на R.
- 2 (7) Костальное поле у основания RS равно по ширине субкостальному.
- 3 (4) SC заканчивается развилком на C и R *Strigulla* Aristov et Rasnitsyn, 2012.
- 4 (3) SC заканчивается на R.
- 5 (6) Пронотум небольшой, овальный *Cucullistriga* Aristov et Rasnitsyn, 2012.
- 6 (5) Пронотум крупный, поперечный *Scutistriga* Aristov et Rasnitsyn, 2012.
- 7 (2) Костальное поле у основания RS шире субкостального.
- 8 (9) Основание M слито с CuA *Sylvastriga* Aristov, 2004.
- 9 (8) Основание M свободное.
- 10 (11) M разделяется на ветви перед основанием RS.... *Idelinella* Storozhenko, 1997.
- 11 (10) M разделяется на ветви на одном уровне с основанием RS
..... *Permostriga* Novokshonov, 1999.
- 12 (1) SC заканчивается на C *Rasstriga* Aristov et Rasnitsyn, 2012.

Род *Idelinella* Storozhenko, 1992

Idelinella Storozhenko, 1992a, с. 26; 1997b, с. 10; Стороженко, 1998, с. 116; Aristov, 2004a, с. 125; Аристов, Расницын, 2012, с. 51, Aristov, 2015a, с. 37.

Типовой вид – *I. macroptera* Storozhenko, 1997.

Состав. Типовой вид из Сояны (пермь России; рис. 4.29, а).

Род *Permostriga* Novokshonov, 1999

Permostriga Новокшонов, 1999, с. 166; Aristov, 2004a, с. 88; Аристов, Расницын, 2012, с. 52, Aristov, 2015a, с. 37.

Типовой вид – *P. augustalis* Novokshonov, 1999.

Состав. Типовой вид из Чекарды (рис. 4.29, б).

Замечание. В Сояне (пермь России) найдена *Permostriga* sp. (Аристов, Расницын, 2012).

Род *Sylvastriga* Aristov, 2004

Sylvastriga Aristov, 2004a, с. 88, 125; Аристов, Расницын, 2012, с. 54, Aristov, 2015a, с. 37.

Типовой вид - *S. miranda* Aristov, 2004.

Состав. *S. miranda* из Чекарды (пермь России рис. 4.29, в).

Род *Strigulla* Aristov et Rasnitsyn, 2012.

Strigulla Аристов, Расницын, 2012, с. 54; Aristov, 2015a, с. 37.

Типовой вид – *Euryptilon cuculiophoris* Aristov, 2002.

Состав. Типовой вид из Чекарды (пермь России; рис. 4.30, а).

Род *Scutistriga* Aristov et Rasnitsyn, 2012

Scutistriga Аристов, Расницын, 2012, с. 56; Aristov, 2015a, с. 37.

Типовой вид – *S. scutata* Aristov et Rasnitsyn, 2012.

Состав. Типовой вид из Чекарды (пермь России; рис. 4.30, б).

Род *Cucullistriga* Aristov et Rasnitsyn, 2012

Cucullistriga Аристов, Расницын, 2012, с. 54; Aristov, 2015a, с. 37.

Типовой вид – *C. cucullata* Aristov et Rasnitsyn, 2012.

Состав. Типовой вид из Чекарды (пермь России; рис. 4.30, в).

Род *Rasstriga* Aristov et Rasnitsyn, 2012

Rasstriga Аристов, Расницын, 2012, с. 56; Aristov, 2015 a, с. 37.

Типовой вид – *R. americana* Aristov et Rasnitsyn, 2012.

Состав. Типовой вид из Мэзон Крик (карбон США; рис. 4.30, г).

Семейство *Permopectinidae* Aristov, 2005

Permopectinidae Расницын и др., 2005, с. 70; Аристов, 2009a, с. 37; Aristov, 2015a, с. 37; 2015b, с. 1315.

Типовой род – *Permopectina* Aristov, 2005.

Диагноз. В переднем крыле костальное поле у основания RS шире субкостального или равно ему по ширине, SC заканчивается на C. RS начинается в базальной половине крыла, интеррадиальное поле не сужено. Основание M свободное, M₅ не выражена, M начинает ветвиться перед основанием RS в базальной трети крыла. CuA без задних ветвей, начинает ветвиться в своей базальной четверти. MP и CuA гребенчатые назад, с тонкими ветвями, теряющимися среди поперечных жилок, клавус не выражен.

Состав. Один род - *Permopectina* Aristov, 2005 из Чекарды (рис. 5-31, а), Воркуты (Россия, Пермский край; нижняя пермь, кунгурский и уфимский ярусы, соответственно) и

Тёша (Россия, Кемеровская обл.; средняя пермь, казанский ярус). Семейство

Soyanopteridae Aristov et Rasnitsyn, 2011

Soyanopteridae Aristov, Rasnitsyn, 2011, с. 2; Аристов, Расницын, 2012, с. 50; Aristov, 2015a, с. 39; Shcherbakov, 2015: с. 197.

Типовой род - *Soyanoptera* Aristov et Rasnitsyn, 2011.

Диагноз. Голова прогнатная с небольшими глазами. Параноталии очень широкие с широкой вырезкой на переднем крае. Ноги укорочены, все три пары примерно одинаковой длины, коксы широко расставлены. Голени всех трех пар ног направлены

назад. В переднем крыле костальное поле у основания RS шире субкостального, SC заканчивается на R. RS начинается в базальной половине крыла, интеррадиальное поле

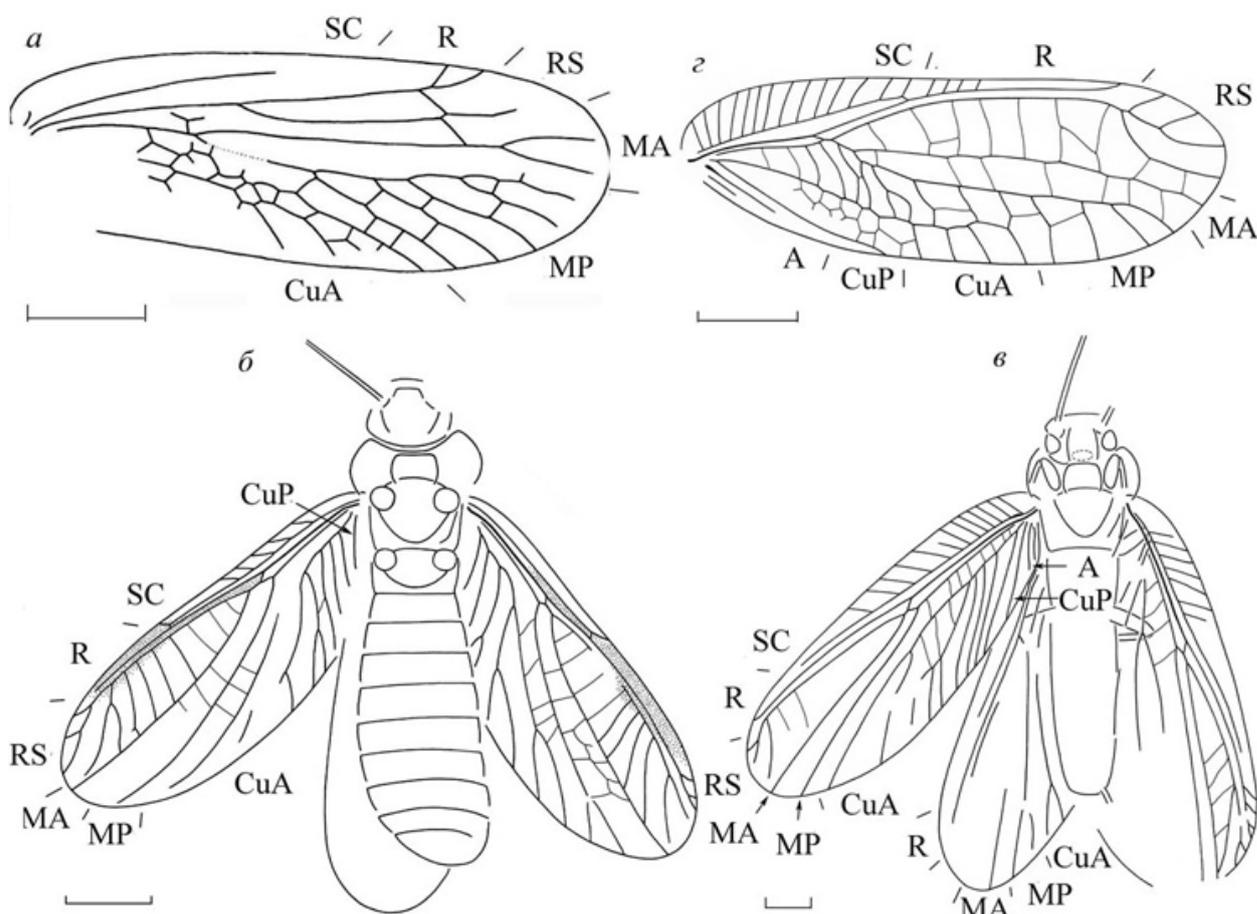


Рис. 4.31. Представители семейств Permopectinidae и Soyanopteridae (Eoblattida): а – *Permopectina tshekardensis* Aristov, 2005, голотип ПИН, № 1700/4930, переднее крыло (из Расницын и др., 2005); б – *Soyanoptera volucris* Aristov et Rasnitsyn, 2012, голотип ПИН, № 3353/424; в – *Stereosylva singularis* Aristov, 2002, голотип ПИН, № 4987/820, общий вид; г – *Poldarsia relictaria* Aristov et Rasnitsyn, 2012, голотип ПИН, № 3840/793, переднее крыло (из Aristov, Rasnitsyn, 2012). Длина масштабной линейки на а соответствует 2 мм, на б-г – 1 мм.

сужено, радиальное сильно расширено, пересечено мощными поперечными жилками, переходящими в ветви RS. M_5 отсутствует, М начинает ветвиться около основания RS в базальной трети крыла. CuA без задних ветвей, начинает беспорядочно ветвиться в своей базальной четверти (у *Poldarsia* ветвится за своей серединой, гребенчатая назад). Клавус не выражен, церки короткие.

Состав. Три рода: *Soyanoptera* Aristov et Rasnitsyn, 2011 (рис. 4.31, б) из Сояны (Россия, Архангельская обл.; средняя пермь, казанский ярус), *Stereosylva* Aristov, 2002 (рис. 4.31, в) из Чекарды (Россия, Пермский Край; нижняя пермь, кунгурский ярус) и

Poldarsia Aristov et Rasnitsyn, 2011 (рис. 4.31, з) из Исад (Россия, Вологодская обл.; верхняя пермь, северодвинский ярус).

Замечание. Для *Poldarsia* указывалось наличие кровяного синуса в передних крыльях («a pale, smooth stripe is visible posterior R-RP»: Shcherbakov, 2015, с. 197). Однако, развитый у *P. relictaria* анастомоз RS+MA должен был бы этот синус пересекать. Последние лишает наличие синуса смысла (синус наполняется гемолимфой и обеспечивает жесткость крыла и для этого он должен быть непрерывным). Кровяной синус у примитивных гриллоновых по всей видимости не известен.

Определительная таблица родов *Soyanoptera*idae.

- 1 (2) CuA ветвится за своей серединой*Poldarsia* Aristov et Rasnitsyn, 2011.
 2 (1) CuA ветвится у своего основания.
 3 (4) Костальное поле у основания RS в 1,5 раза шире субкостального.....
 *Soyanoptera* Aristov et Rasnitsyn, 2011.
 4 (3) Костальное поле у основания RS в 3 раза шире субкостального.....
 *Stereosylva* Aristov, 2002.

Род *Soyanoptera* Aristov et Rasnitsyn, 2011

Soyanoptera Aristov, Rasnitsyn, 2011, с. 3; Аристов, Расницын, 2012, с. 49; Aristov, 2015a, с. 39.

Типовой вид – *S. volucris* Aristov et Rasnitsyn, 2011.

Состав. Типовой вид из Сояны (пермь России; рис. 4.31, б).

Род *Stereosylva* Aristov, 2002

Stereosylva Aristov, 2002, с. 254; 2004, с. 84; Aristov, Rasnitsyn, 2011, с. 5; Аристов, Расницын, 2012, с. 49; Aristov, 2015, с. 39.

Типовой вид – *S. singularis* Aristov, 2002.

Состав. Типовой вид из Чекарды (пермь России; рис. 4.31, в).

Род *Poldarsia* Aristov et Rasnitsyn, 2011

Poldarsia Aristov, Rasnitsyn, 2011b, с. 7; Aristov, 2015a, с. 39.

Типовой вид – *P. relictaria* Aristov et Rasnitsyn, 2011.

Состав. Типовой вид из Исад (пермь России; рис. 4.31, г.)

Глава 5. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПРИМИТИВНЫХ ГРИЛЛОНОВЫХ

5.1. Распространение примитивных гриллоновых в палеозое

Древнейшие примитивные гриллоновые известны из намюрских отложений карбона и представлены отрядами Paoliida, Cnemidolestida (Табл. 4.1) и Eoblattida (Табл. 4.2).

В местонахождении Хаген-Ворхале (Германия; намюрский ярус В) найдено два рода и вида паолиид Paoliidae (Brauckmann, 1984) и один монотипный род эоблаттидовых Sacurgidae (Aristov, 2015a). Из местонахождения Брекстон (США; намюрский ярус С) описано два вида паолиид (Prokop et al., 2012; Rasnitsyn, Aristov, 2016).

Из карбонового местонахождения Сяхэнь в Китае описаны древнейшие представители кнемидолестид: Spanioderidae с шестью родами и видами (Aristov, 2014a), Emphylopteridae (Aristov, 2014) и Parmapteridae (Aristov, Rasnitsyn 2015) с одним родом и видом каждое. Возраст Сяхэнь определен как намюрский В-С (Peng et al., 2005). Однако состав фауны насекомых указывает на более молодой возраст фауны. Определенные черты сходства Сяхэнь имеет и с касимовской фауной России (см. Главу 4.2).

Paoliidae найдены в местонахождениях Горни Суха и Глубина Пит (Чехия; вестфальский ярус А). Паолииды представлены в этих местонахождениях шестью родами и видами (Kukalová, 1958; Prokop et al., 2012). Из местонахождения Сосновец-Климонтув (Польша; вестфальский ярус А) были описаны два рода и вида Paoliidae и один монотипный род Eoblattida incertae sedis (Prokop et al., 2012; Rasnitsyn, Aristov, 2016).

Из Рессе (Бельгия; вестфальский ярус А) и Дубрава (Чехия; вестфальский ярус А) описано по одному роду и виду Paoliidae (Rasnitsyn, Aristov, 2016), один представитель этого семейства указывались также из вестфальского местонахождения Хендрик (Нидерланды; вестфальский ярус А: Laurentiaux, 1950).

Из Лланбрадч (Великобритания; вестфальский ярус В) описана паолиида неясного положения (Rasnitsyn, Aristov, 2016). Из местонахождения Брюэ-ан-Артуа (Франция; вестфальский ярус С) описана кнемидолестида Spanioderidae (Béthoux, 2008a; Aristov, 2014). Из Эйвон (Франция; вестфальский ярус С-D) описаны два монотипных рода: отнесенный нами здесь к Spanioderidae и Paoliidae неясного положения (Coty et al., 2014; Prokop et al., 2014a; Rasnitsyn, Aristov, 2016). Наиболее крупным местонахождением вестфальского яруса (демойнский ярус = вестфальский ярус D) является Мэзон Крик в США. Eoblattida представлены тремя семействами (Eoblattidae, Protophasmatidae и Sacurgidae), пятью родами и видами (Béthoux, 2006; Аристов, 2012a; Aristov, 2015a). Cnemidolestida представлены четырьмя семействами (Cnemidolestidae, Spanioderidae, Gerapompidae и Parmapteridae), шестью родами и восемью видами. Спаниодерида М.

bronsoni является одним из наиболее массовых в Мэзон Крик видов «Protorthoptera» (Нау, 1997), т.е. среди примитивных гриллоновых Мэзон Крик доминируют спаниодериды.

**Из одновозрастных Питтстона и Напервилля в США описано по одному роду и виду кнемидолестид *Spanioderidae* (Aristov, 2014) и вероятных *Cymenophlebiidae* (Rasnitsyn, Aristov, 2015), соответственно. Из местонахождений США того же возраста Винсдор и Линтон описаны по одному роду и виду *Cnemidolestidae* и *Sylvabestiidae*, соответственно (Aristov, 2014). Из Великобритании (вестфальский ярус D) описаны кнемидолестиды: два рода и вида *Spanioderidae* (Райтлингтон: Béthoux, Jarzhemovski, 2010; Aristov, 2015a) и один род и вид *Cnemidolestidae* (Радсток: Béthoux, Nel, 2005; Aristov, 2015a). Из одновозрастных отложений Германии (Писберг) описаны по одному роду и виду эоблаттидовых *Protophasmidae* (Aristov, 2015a) и кнемидолестидовых *Cnemidolestidae* (Aristov, 2014). Из местонахождения Ланс (вестфальский ярус D Франции) описаны кнемидолестиды *Cymenophlebiidae* и *Emphylopteridae* (Aristov, 2014a). Из стефанского Монсо-ле-Мин (Франция; стефанский ярус B) по одному роду и виду кнемидолестидовых *Cnemidolestidae* и эоблаттидовых *Eoblattidae* (Aristov, 2014a; 2015a). Из наиболее крупного местонахождения стефанского яруса (B-C) Комментри во Франции, описаны представители четырех родов и видов двух семейств (*Cnemidolestidae* и *Stenoptilidae*) отряда *Cnemidolestida* (Béthoux, Nel, 2005; Aristov, 2014a).

Эоблаттиды в Комментри представлены двумя семействами (*Eoblattidae* и *Protophasmatidae*) с тремя родами и видами (Rasnitsyn, 2002; Béthoux, 2003; Béthoux, Nel, 2005; Аристов, 2012a; Aristov, 2015a).

Из касимовских местонахождений России (Аристов, 2012б) описаны кнемидолестиды семейства *Cnemidolestidae*: один род и вид из Верхотомское, один род и вид из Завьялово, из Желтого Яра *Cnemidolestidae* (один род и вид) и *Gerapompidae* (один род и вид), все из Кузбасса, и шесть родов с восьмью видами из Чуни в Красноярском крае. Из Изыхских Копей в Хакасии описаны кнемидолестидовые: два рода и вида *Cnemidolestidae*, по одному роду и виду *Spanioderidae* и *Neraphidiidae* (Aristov, 2014). Из касимовской Ломоватки в Украине описан один род и вид эоблаттидовых *Eoblattidae* (Aristov, 2015a).

Отложения серии Итараре в Южной Америке, в которых были найдены остатки примитивных гриллоновых, относят к концу карбона - началу перми. Наиболее молодая свита в этой серии ассельского возраста (Ricetti et al., 2016). Два рода и вида эоблаттидовых *Protophasmatidae* описаны из местонахождения Боитува в Бразилии. Из бразильского Тайо описан один род и вид эоблаттидовых того же семейства (Martins-Neto

et al., 2007; Aristov, 2015a). Кнемидолести́ды в отложениях Итараре представлены семействами *Cnemidolestidae* и *Spanioderidae* (Aristov, 2014). Два рода и вида *Cnemidolestidae* описаны из Боитувы, столько же из Бахо де Велиз (Аргентина; Pinto, 1992; Martins-Neto et al., 2007). К *Spanioderidae* отнесены по одному роду и виду из Хука и Дураснала (Бразилия: Pinto, 1990 и Martins-Neto et al., 2007, соответственно).

Фауна Южной Америки по своему составу (доминирующие кнемидолести́довые *Cnemidolestidae*, редкие кнемидолести́довые *Spanioderidae* и эоблатти́довые *Protophasmidae*) наиболее сходна с фауной касимовских местонахождений России (Чуня и др.). По доминированию *Cnemidolestidae* эта фауна отличается от известных ассельских местонахождений США и Европы (Карризо Арройо, Нидермошель и др.). В последней работе по стратиграфии серии Итараре (Ricetti et al., 2016) возраст местонахождений примитивных гриллоновых (Боитува, Хука, Дураснал и Тайо) не уточнен в пределах этой серии (верхний карбон – нижняя пермь). Исходя из состава фауны Южной Америки, мы рассматриваем ее как промежуточную между касимовскими и ассельскими (Табл. 5.1, 5.2).

Ассельские (Müller et al., 2006) примитивные гриллоновые представлены эоблатти́дами *Protophasmatidae* (Béthoux, Poschmann, 2009, Aristov, 2015a) из местонахождения Нидермошель и *Permotermopsidae* (Aristov, 2015a) из Лейбаха в Германии. В обоих местонахождениях найдено по одному роду и виду. Один род и вид кнемидолести́довых *Spanioderidae* известны из Карризо Арройо в США (Aristov, 2014a). Из последнего местонахождения указывалась также эоблатти́да *Protophasmatidae* gen. sp. (Rasnitsyn et al., 2004).

В сакмарском местонахождении Обора в Чехии кнемидолести́довые представлены двумя родами *Protrembiidae* и *Sylvabestiidae* (Aristov, 2014; 2015b). Из эоблатти́довых описан один род и вид *Doubraviidae* (Aristov, 2015a).

В нижнекунгурских (леонардских) отложениях США (Эльмо, Мидко и Кастл Холлоу) эоблатти́довые представлены семейством *Euryptilonidae* с одним родом и тремя видами, *Cacurgidae* с одним родом и видом и одним монотипным родом неясного положения (Aristov, 2015a; Vrsanski et al., 2017). Четыре семейства (*Protrembiidae*, *Psoropteridae*, *Sylvabestiidae* и *Prygidae*) и шесть родов и видов относятся к *Cnemidolestida* (Aristov, 2014; 2015b).

Верхнекунгурские местонахождения России (Чекарда, Барда и Кишерть: Аристов, 2015). Отряд *Eoblattida* включает 10 семейств (*Mesorthopteridae*, *Ideliidae*, *Atactophlebiidae*, *Euryptilonidae*, *Megakhosaridae*, *Idelinellidae*, *Pinideliidae*, *Permopectinidae*, *Soyanopteridae* и *Doubraviidae*), 23 рода и 24 вида (Аристов, 2015). Отряд *Cnemidolestida* представлен

шестью семействами (Protembiiidae, Tillyardembiiidae, Pinideliidae, Sylvabestiidae, Neraphidiidae и Parmapteridae), 19 родами и 28 видами (Аристов, 2015; Aristov, 2015b; Vrsanski et al., 2017). Из одновозрастной Кедровки описано кнемидолестидовое Cnemidolestidae (Аристов, 2013б).

Уфимские насекомые известны только с территории России (Расницын и др., 2005; Аристов, 2010; Аристов, Расницын, 2014; Aristov, 2015b; Сукачева, Аристов, 2016). Из Воркуты описаны представители шести семейств (Mesorthopterae, Ideliidae, Atactophlebiidae, Permotermopsidae, Megakhosaridae и Permopectinidae), шести родов и семи видов Eoblattida. Cnemidolestida представлены одним видом Sylvabestiidae. Из более молодых уфимских местонахождений Тюлькино и Покча описаны два семейства (Ideliidae и Megakhosaridae), четыре рода и вида Eoblattida. Cnemidolestida представлены только двумя родами и видами Tillyardembiiidae и Pinideliidae.

Нижнеказанские примитивные гриллоновые известны из российских местонахождений Сояна (Aristov, 2015b) и Тихих Гор (Голубев и др., 2007). В Сояне Eoblattida насчитывают девять семейств, 15 родов и 31 вид. Описаны представители двух семейств (Tillyardembiiidae и Protembiiidae), шести родов и восьми видов Cnemidolestida. Из Тихих Гор описаны по одному роду и виду эоблаттид Atactophlebiidae и Permotermopsidae. Из нижнеказанских местонахождений Корчакол и Тёш в Кемеровской обл. описано по одному роду и виду эоблаттидовых Permotermopsidae и Permopectinidae, соответственно (Aristov, 2015a; 2015b).

Верхнеказанские эоблаттиды известны из российских местонахождений Китяк и Калтан (Aristov, 2015a, b). Из Китяка известны представители четырех семейств (Ideliidae, Atactophlebiidae, Permotermopsidae и Megakhosaridae), пяти родов и видов Eoblattida. Cnemidolestida представлены двумя семействами (Sylvabestiidae и Protembiiidae), родами и видами (Aristov, 2014; 2015b). Eoblattida в Калтане представлены четырьмя семействами (Mesorthopterae, Ideliidae, Euriptilonidae и Megakhosaridae), шестью родами и девятью видами (Стороженко, 1998; Aristov, 2015a). Кнемидолестины в Калтане не найдены.

Из среднепермского местонахождения Лодев во Франции описаны *Paralongzhua elongata* (Archaeorthoptera incertae familia: Prokop et al., 2015), *Permoharellus salagousensis* («семейство возможно близкое к Blattogryllidae»: Prokop et al., 2015) и *Oborella lodevensis* (Euriptilonidae: Prokop, Szewo, Lapeyrie, Garrouste et Nel, 2015). *P. elongata* отнесена нами к Tillyardembiiidae, *P. salagousensis* и *O. lodevensis* к Megakhosaridae (см. ниже).

местонахождения	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Всего Eoblattida	1	4	1	1	1	2	1	2	1	2	12	5	2	10	3
Всего Eoblattina	1	2	-	1	1	1	-	1	1	1	6	3	2	6	2
Всего Protophasmatina	-	2	1	-	-	1	1	1	-	1	6	2	-	4	1
Всего Snemidolestida	3	4	4	1	2	4	2	1	2	4	7	3	2	3	-
Всего Snemidolestina	2	3	4	-	2	4	2	1	1	3	4	2	1	2	-
Всего Parmapterina	1	1	-	1	-	-	-	-	1	1	3	1	1	1	-

местонахождения	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
Всего Eoblattida	1	4	4	1	2	1	2	1	1	1	10	1	1	2	2	2
Всего Eoblattina	1	3	2	1	2	1	1	-	1	1	5	1	1	2	2	2
Всего Protophasmatina	-	1	2	-	-	-	1	1	-	-	5	-	-	-	-	-
Всего Snemidolestida	1	2	-	3	-	1	-	1	-	-	1	-	-	1	-	1
Всего Snemidolestina	1	1	-	2	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
Всего Parmapterina	-	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-

яруса	нам.	вес.	сте.	асс.	сак.	кун.	уфи.	каз.	урж.	сев.	вят.
Всего Eoblattida	1	4	3	2	1	12	5	12	2	11	2
Всего Eoblattina	1	2	2	1	1	6	3	6	2	6	1
Всего Protophasmatina	-	2	1	1	-	6	2	6	-	5	1
Всего Snemidolestida	3	6	5	1	2	9	4	4	3	2	2
Всего Snemidolestina	2	5	5	1	1	6	2	3	2	1	2
Всего Parmapterina	1	1	1	-	1	3	2	1	1	1	-

Таблица 5.3. Распространение примитивных гриллоновых в палеозое. Обозначения местонахождений: 1 – Хаген Ворхалле и Сяхэнь; 2 – Мэзон Крик; 3 – Радсток, Писберг; 4 – Монсо-ле Мин; 5 – Комментри, Ломоватка; 6 – Чуня и др.; 7 – Боитува и др.; 8 – Карризо Аройо, Нидермошель, Лейбах; 9 – Обора; 10 – Эльмо, Мидко, Каствл Холлоу; 10 – 11 – Чекарда, Барда и др.; 12 – Воркута; 13 – Тюлькино; 14 – Сояна; 15 – Тихие Горы; 16 – Лодев; 17 – Китяк; 18 – Калтан, Тёш; 19 – Чепаниха, Костоваты, Белый Яр; 20 – Каргала; 21 – Бор-Тологой; 22 – Караунгир; 23 – Ново-Александровка, Кульчюмово; 24 – Сурикова; 25 – Моой Ривер; 26 – Исады; 27 – Аристово; 28 – Вязники; 29 – Недуброво, Залазна; 30 – Бабий Камень; 31 – Анакит. Яруса: нам – намюрский; вес. – вестфальский; сте. – стефанский; асс. – ассельский; сак. – сакмарский; кун. – кунгурский; уфи. – уфимский; каз. – казанский; урж. – уржумский; сев.- северодвинский; вят. – вятский.

Уржумские Eoblattida и Cnemidolestida известны из Чепанихи и Каргалы в России (Мартынов, 1937б; Аристов, 2004; 2008; Aristov, 2008; 2014а; 2015b). Из Чепанихи описана одна эоблаттида из Megakhosaridae и две кнемидолестида из Protelmiidae и Sylvabestiidae. Из Каргалы описаны только эоблаттиды: три рода и четыре вида Megakhosaridae и один монотипный род Ideliidae. Из уржумского местонахождения Белый Яр описана одна кнемидолестида Neraphidiidae.

Из северодвинских местонахождений Ново-Александровка и Кульчумово в России описано по одному представителю кнемидолестид (Protelmiidae: Aristov, 2015b) и эоблаттид (Mesorthopteridae: Аристов, 2014), соответственно. Более разнообразна более молодая фауна Исад (Россия). Описаны представители восьми (Cacurgidae, Permoteropsidae, Bardapteridae, Megakhosaridae, Blattogryllidae, Protophasmatidae, Mesorthopteridae и Soyanopteridae) семейств, 13 родов и 19 видов эоблаттид (Аристов, 2009а; 2012а; 2013а; 2014; Аристов, Расницын, 2012; Aristov, 2013; 2014а; 2015а). Отряд Cnemidolestida представлен одним родом и видом Sylvabestiidae (Aristov, 2014а).

Из северодвинского местонахождения Бор-Тологой в Монголии описаны один род и вид эоблаттидовых из семейства Ideliidae и один род и вид кнемидолестидовых из семейства Protelmiidae (Aristov, 2015b). Из низов вятского яруса ЮАР (местонахождение Муи Ривер) описаны только эоблаттиды Megakhosaridae (Storozhenko, Aristov, 2014). В нижневятском Аристово в России найдены Megakhosaridae gen. sp. (Аристов, 2008). Из вятского Караунгира (Казахстан) описаны представители двух семейств (Mesorthopteridae и Megakhosaridae), четырех родов и видов эоблаттидовых. и один род и вид кнемидолестидовых Protelmiidae (Aristov, 2015b). Из верхневятской Балымотихи (Россия) описаны два рода и вида эоблаттидовых Megakhosaridae (Аристов, 2009б; 2013а). Из верхневятского (Bashkuev, 2013) местонахождения Анакит-3 в России описаны эоблаттиды Megakhosaridae (Storozhenko, Aristov, 2014). Из одновозрастного (вохминская свита: Лозовский и др., 2014) Недуброво описан представитель эоблаттид Megakhosaridae (Storozhenko, Aristov, 2014), в верхневятском Бабьем Камне найдены неописанные Megakhosaridae и Blattogryllidae. В Анаките и верхневятской (вохминской) Залазне найдены также неописанные кнемидолестида Psoropteridae и Tillyardemiidae, соответственно.

5.2. Связь фауны с палеогеографией и климатом

На сегодняшний день не известны крупные разновозрастные фауны палеозойских примитивных гриллоновых, расположенные на разных палеоширотах или на разном расстоянии от моря. Это осложняет определение влияния климата (климатического пояса и степени континентальности климата) на фауны этих насекомых.

Почти все карбоновые местонахождения примитивных гриллоновых расположены в южных низких палеоширотах (до 30°) (рис. 5.4). Исключение составляют высокоширотные касимовские местонахождения России (Чуня, Изых и др., см. выше). Эти местонахождения отличаются от близких по возрасту верхнекарбоновых (стефанских) местонахождений Европы отсутствием Eoblattida. Найдены Cnemidolestida (Cnemidolestidae, Spanioderidae, Gerapompidae и Neraphidiidae). При этом достаточно разнообразны только Cnemidolestidae, остальные семейства известны из карбоновых высокоширотных отложений по единственным экземплярам. Из пограничных карбон-пермских высокоширотных местонахождений Южной Америки (Боитува, Бахо де Велиз и др.) известны кнемидолестидовые (Cnemidolestidae и Spanioderidae) и эоблаттидовые (Protophasmidae).

Близость к морю (континентальность климата) в карбоне, возможно, также оказывала влияние на состав фауны. Сравнение крупнейших карбоновых местонахождений: прибрежноморского Мэзон Крик и внутриконтинентального Комментри демонстрирует относительную обедненность последнего. Из Мэзон Крик известны четыре семейства Cnemidolestida (Cnemidolestidae, Spanioderidae, Gerapompidae и Parmapteridae) и три семейства Eoblattida (Eoblattidae, Protophasmidae и Sacurgidae). Из Комментри по два семейства Cnemidolestida (Cnemidolestidae и Stenoptilidae) и Eoblattida (Eoblattidae и Protophasmidae). Следует, правда, отметить стратиграфическую разницу между вестфальским Мэзон Крик и стефанским Комментри. Причиной может быть также и разница в объеме материала из этих местонахождений.

В перми была выражена климатическая зональность (Чумаков, Жарков, 2003). Местонахождения примитивных гриллоновых, в отличие от карбона, располагались в разных палеоширотах. К сожалению, как уже говорилось выше, в перми почти нет разновозрастных местонахождений, расположенных в разных климатических поясах (рис. 5.2). Более-менее близки по возрасту только аридное Эльмо и семиаридная Чекарда. Разный генезис известен только для одной пары небольших разновозрастных местонахождений – внутриконтинентальной Воркуты и прибрежноморского Тюлькино (см. ниже).

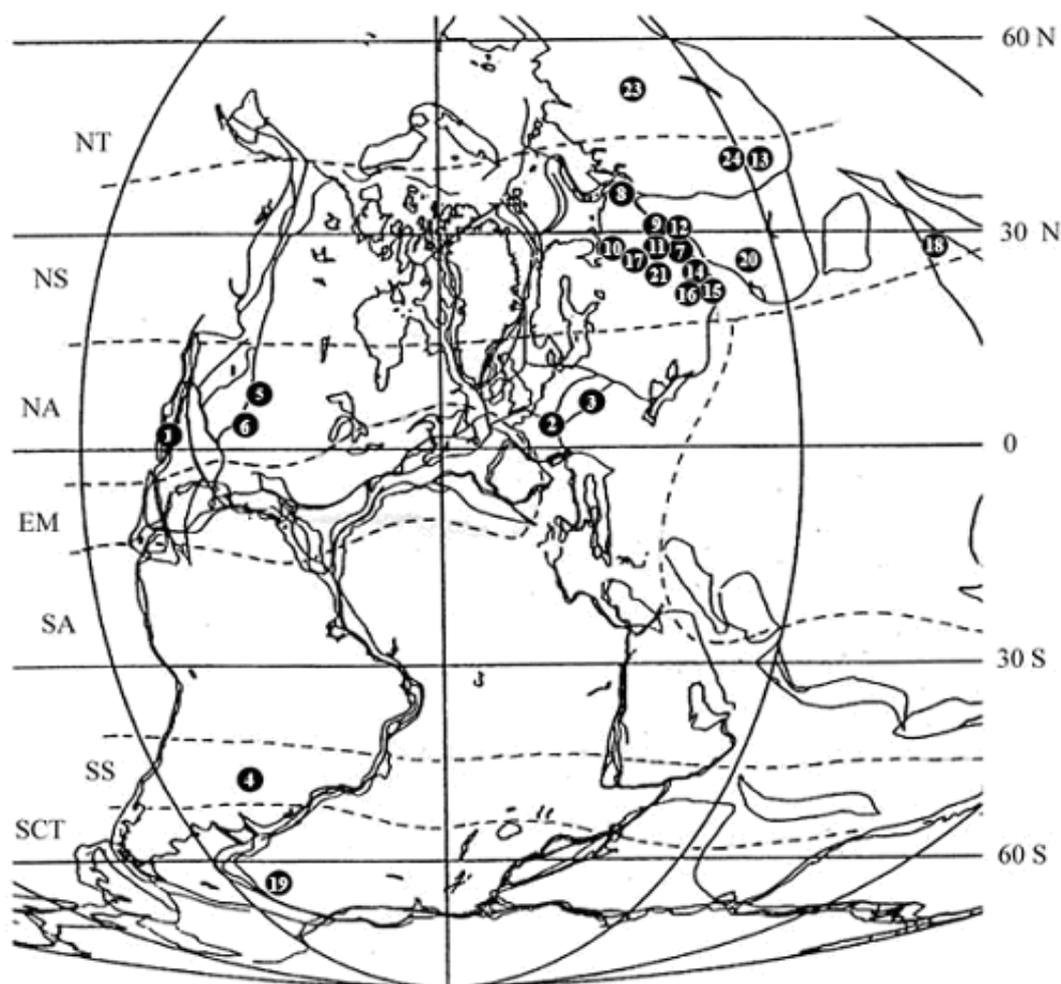


Рис. 5.2. Географическое распространение основных пермских местонахождений примитивных гриллоновых. Местонахождений: 1 – Карризо Арройо; 2 – Нидермошель, Лейбах; 3 – Обора; 4 – местонахождения Южной Америки; 5 – Эльмо; 6 – Мидко; 7 – Чекарда; 8 – Воркута; 9 – Тюлькино; 10 – Сояна; 11 – Тихие Горы; 12 – Китяк 13 – Калтан; 14 – Чепаниха; 15 – Каргала; 16 – Ново-Александровка; 17 – Исады, Аристово, Недуброво; 18 – Бор-Тологой; 19 – Моой Ривер; 20 – Караунгир; 21 – Вязники; 22 – Бабий Камень; 23 – Тунгуска. Климатические пояса: EM – экваториальный NA, SA – северный и южный аридные, NS, SS – северный и южный семиаридные, NT, SCT северный и южный умеренные.

Высокоширотные (семиаридный пояс) карбон-пермские местонахождения Южной Америки (серия Итараре; рис. 5.2: 4) демонстрируют низкое разнообразие кнемдолестидовых и зоблаттидовых. С ассельского по низы кунгурского века местонахождения примитивных гриллоновых располагались в аридном климатическом поясе (рис. 5.2: 1-3, 5, 6). Для этого временного промежутка характерно низкое разнообразие группы. Из ассельских местонахождений известны зоблаттиды *Protophasmatidae* и *Permotermopsidae* (Нидермошель и Лейбах в Германии). Из одновозрастного Карризо Арройо в США – *Protophasmatidae* и кнемдолестида

Spanioderidae. Перечисленные семейства в этих местонахождениях известны только по одному экземпляру каждое.

В богатейших местонахождениях Оборе (сакмарский ярус) и, в особенности, Эльмо с Мидко (кунгурский ярус), расположенных в аридном климатическом поясе и имеющих внутриконтинентальный генезис, фауна примитивных гриллоновых крайне бедна. В Оборе найдены немногочисленные представители одного вида *Sylvabestiidae* (*Snemidolestida*) и единичный представитель эоблаттид (*Doubraviidae*). Комплекс Эльмо и Мидко являются наиболее крупными пермским местонахождением насекомых. Всего в этих нижнекунгурских местонахождениях собрано около 23000 остатков насекомых. Кнемидолестида в этих местонахождениях представлены семействами *Protembidae* и *Ryugidae*, известными там по одному экземпляру каждое. Представители эоблаттид *Euryptilonidae* известны по небольшой серии отпечатков. Из одновозрастного местонахождения Кастрл Холлоу описан один представитель *Sacurgidae*, известный только по голотипу.

Начиная с конца кунгурского века по конец перми местонахождения, за единичными исключениями, располагались в семиаридном поясе. Только Моой Ривер и Тунгуска (рис. 5.2: 19 и 23, соответственно) располагались в умеренном поясе. Генезис большинства верхнекунгурско-нижнеказанских местонахождений (кроме уфимской Воркуты) был прибрежноморской, а с верхней казани по вятский век внутриконтинентальный (кроме северодвинских Исад).

В верхнекунгурской Чекарде кнемидолестида достигают максимума разнообразия – описаны представители пяти семейств (*Protembidae*, *Tillyardembidae*, *Sylvabestiidae*, *Neraphidiidae* и *Parmapteridae*). Численно кнемидолестида являются одной из доминирующих групп в Чекарде, что уникально для пермских фаун. Чекардинские *Eoblattida* также представлены пятью семействами (*Idelinellidae*, *Pinideliidae*, *Permopectinidae*, *Soyanopteridae* и *Bardapteridae*).

В уфимском веке часть семейств временно исчезает из захоронений (эти семейства известны как из более древних, так и из более молодых отложений). Это может быть связано с региональной аридизацией в это время (все уфимские насекомые известны только из отложений России). Кроме того, в уфимских местонахождениях собрано на порядок меньше материала, чем в кунгурских или нижнеказанских. Снижение разнообразия кажущееся и вызвано упомянутыми причинами. В местонахождении Воркута кнемидолестида представлены только семейством *Sylvabestiidae*, эоблаттиды шестью семействами (*Mesorthopteridae*, *Ideliidae*, *Atactophlebiidae*, *Permotermopsidae*, *Megakhosaridae* и *Permopectinidae*) В примерно одновозрастном Тюлькино к

кнемидолестидам относится только семейство *Tillyardembiidae*, к эоблаттидам *Ideliidae*, *Megakhosaridae* и *Pinideliidae*. Воркута и Тюлькино примерно одновозрастны, были расположены в одном климатическом поясе и отличаются они только генезисом – Воркута внутриконтинентальная, Тюлькино прибрежноморское. Однако сравнение показывает одинаково низкую долю кнемидолестид. Снижение наблюдаемой доли кнемидолестид (все кунгурские семейства этого отряда известны из Казани) может быть связано с падением их численности в результате региональной аридизации. Это падение, вероятно коснулось эоблаттид в меньшей степени.

Нижнеказанские примитивные гриллоновые известны в основном из прибрежноморской семиаридной Сояны. В этом местонахождении разнообразие *Eoblattida*, по сравнению с уфимскими местонахождениями, восстанавливается и даже увеличивается по сравнению с кунгурским веком. *Eoblattida* насчитывают девять семейств (*Atactophlebiidae*, *Permotermopsidae*, *Ideliidae*, *Mesorthopteridae*, *Bardapteridae*, *Megakhosaridae*, *Blattogryllidae*, *Idelinellidae*, *Soyanopteridae* и *Doudraviidae*). Разнообразие *Cnemidolestida* снижается - найдены представители только двух семейств (*Tillyardembiidae* и *Protombiidae*).

Со второй половины казанского по северодвинский века местонахождения остаются семиаридными, но (кроме Исад) становятся внутриконтинентальными. Вятские Моой Ривер, Анакит-3 и Бабий Камень расположены в умеренном климатическом поясе, остальные в семиаридном. В это время резко снижается разнообразие эоблаттид: из девяти нижнеказанских семейств четыре вымирают. Из верхнеказанского Китяка известны четыре семейства *Eoblattida* (*Atactophlebiidae*, *Ideliidae*, *Permotermopsidae* и *Megakhosaridae*). Разнообразие *Cnemidolestida* остается низким – найдены представители двух семейств (*Sylvestriidae* и *Protombiidae*). В верхнеказанском Калтане эоблаттиды также представлены четырьмя семействами (*Mesorthopteridae*, *Ideliidae*, *Euriptilonidae* и *Megakhosaridae*), кнемидолестиды не найдены.

Уржумские *Eoblattida* и *Cnemidolestida* малоразнообразны и известны из Чепанихи и Каргалы. Из Чепанихи описаны эоблаттиды *Megakhosaridae* и представители двух семейств кнемидолестид – *Protombiidae* и *Sylvestriidae*. Из Каргалы только эоблаттиды – *Megakhosaridae* и *Ideliidae*. Из уржумского местонахождения Белый Яр описана кнемидолестиды *Neraphidiidae*.

Из северодвинских местонахождений Ново-Александровка и Кульчумово описаны кнемидолестиды *Protombiidae* и эоблаттиды *Mesorthopteridae*. В отличие от остальных верхнеказанских-верхневятских местонахождений только Исады имели прибрежноморской генезис. В этом местонахождении *Eoblattida* представлены восемью

семействами (Protophasmatidae, Cacurgidae, Mesorthopteridae, Permotermopsidae, Bardapteridae, Megakhosaridae, Blattogryllidae и Soyanopteridae). Отряд Cnemidolestida представлен только Sylvabestiidae. Из северодвинского Бор-Тологоя известно по одному семейству Eoblattida (Ideliidae) и Cnemidolestida (Protambiidae).

Из чаньсиньского (нижневятского) Моой Ривер, расположенного в умеренном поясе, и вятского Аристово, расположенного в семиаридном поясе, известны только эоблаттиды Megakhosaridae. Из северодвинского Караунгира в семиаридном поясе описаны Eoblattida (Mesorthopteridae) и Cnemidolestida (Protambiidae). Из верхневятских местонахождений Балымотиха, Недуброво (семиаридный пояс), Анакит-3 и Бабий Камень (умеренный пояс) описаны Megakhosaridae, из Бабьего Камня кроме них Blattogryllidae.

В целом кнемидолестиды не демонстрируют особой связи ни с климатическим поясом, ни с палеоландшафтом. В течение всей перми их разнообразие находится примерно на одном низком уровне (одно-два семейства). Единственный пик разнообразия (пять семейств) приходится на Чекарду, не отличающуюся ни по климату, ни по генезису от малоразнообразной Сояны. В Эльмо (аридные внутриконтинентальные условия) и в Сояне (семиаридные прибрежноморские) разнообразие одинаково низкое. Одинаково низкое оно и во внутриконтинентальной Воркуте и прибрежноморском Тюлькино.

В отличие о кнемидолестид, разнообразие эоблаттид в течение перми заметно меняется. Пики разнообразия эоблаттид приходятся на семиаридные местонахождения прибрежноморского генезиса. Низкое разнообразие характерно для аридных внутриконтинентальных местонахождений ассельского-нижнекунгурского веков. С верхов кунгурского века по низы казанского местонахождения семиаридные и, за исключением Воркуты, прибрежноморские. В это время разнообразие растет с пяти семейств в Чекарде до девяти в Сояне. Несколько более низкое разнообразие отмечено только в прибрежноморском Тюлькино. Во внутриконтинентальных семиаридных местонахождениях верхнеказанского – низов северодвинского веков разнообразие снижается. По сравнению с Сояной (девять семейств) разнообразие в верхнеказанское время более чем в два раза ниже (четыре семейства). В уржумском - низах северодвинского века разнообразие снижается до одного-двух семейств. Пик разнообразия приходится на прибрежноморские верхнесеверодвинские Исады (восемь семейств). Вятские внутриконтинентальные местонахождения как семиаридные (Балымотиха, Недуброво), так и умеренные (Анакит, Бабий Камень) включают по одному-два семейства.

Возможно, аридность климата влияла на состав фаун примитивных гриллоновых сильнее, чем континентальность. В аридном кунгурском Эльмо найдены представители

только двух семейств *Cnemidolestida* и одно *Eoblattida*. В немного более молодой семиаридной Чекарде по пять семейств каждого отряда. Правда, следует отметить, что Эльмо было внутриконтинентальным, а Чекарда прибрежноморской. С другой стороны, семиаридные одновозрастные местонахождения Воркута и Тюлькино не отличаются по соотношению примитивных гриллоновых. И во внутриконтинентальной Воркуте и в прибрежноморском Тюлькино найдено по одному семейству *Cnemidolestida* и по четыре *Eoblattida*.

В случае с Эльмо и Чекардой трудно сказать, что было причиной более высокого разнообразия в последней (при том, что в Чекарде собрано почти втрое меньше материала). Вероятнее всего, это объясняется близостью к морю – наиболее разнообразные пермские местонахождения (Чекарда, Сояна и Исады) прибрежноморские. Правда следует оговориться, что эти местонахождения являются и крупнейшими пермскими местонахождениями. Хотя на примере Эльмо, самого крупного пермского местонахождения, видно, что объем материала не всегда определяет разнообразие.

Таким образом, оптимальными для примитивных гриллоновых были семиаридные, прибрежноморские условия. Аридные или семиаридные внутриконтинентальные местонахождения бедны. То есть на фауны влиял не сколько сам климатический пояс, сколько его континентальность. При этом *Eoblattida* были более чувствительны к климату и его континентальности, чем *Cnemidolestida*.

Карбоновые элементы в пермских фаунах.

Карбон-пермская фауна примитивных гриллоновых Южной Америки состоит только из карбоновых кнемидолестидовых и эоблаттидовых. Пермские элементы в этих фаунах отсутствуют, по составу примитивным гриллоновым она более всего сходна с касимовской фауной России.

Среди кнемидолестиновых нижней перми карбоновые реликты найдены в основном в умеренных широтах семиаридного пояса. Если в карбоне семейства *Cnemidolestidae* и *Spanioderidae* известны как из низких (Мэзон Крик: 4.6° юпш - Сяхэнь: 12° спш), так и из умеренных широт (Чуня: 45.7°, Изыхские Копи: 43.0° спш), то в конце карбона и в ранней перми *Cnemidolestidae* описаны лишь из умеренных широт Северного и Южного полушарий. Представители этого семейства найдены в карбон-пермских местонахождениях Южной Америки (Боитува: 50° юпш, Бахо де Велиз: 49° юпш, Дураснал: 54° юпш) и кунгурской Кедровке (44° спш). Карбон-пермские представители семейства *Spanioderidae* обитали в умеренных широтах Южного Полушария (Анитаполис: 53° юпш, Дураснал: 54° юпш). Пермские же представители *Spanioderidae* обитали в низких (Карризо Арройо: 0,2° юпш). Иной тип распространения демонстрирует семейство

Neraphidiidae: его представители найдены в умеренных широтах и в карбоне (Изыхские Копи), и в перми (Белый Яр, уржумский ярус, 47° спш), но в перми они известны и из низких широт (Чекарда, кунгур: 31° спш).

Семейство *Protophasmatidae* (Eoblattida), в карбоне известное из низких широт, в конце карбона-ранней перми приурочено как к низким широтам Северного Полушария (Нидермошель: 3° спш), так и к умеренным широтам Южного (Боитува и Тайо: 50° юпш). В поздней перми протофасматиды известны только из низких широт (Исады: 33° спш). Семейства *Cacurgidae* и *Idelinellidae* в перми известны только из низких широт (соответственно Кастрл Холлоу: 0,1° спш, Чекарда, Исады, и Чекарда и Сояна: 33° спш). В карбоне все перечисленные семейства известны из приэкваториальных местонахождений.

В умеренно- и высокоширотных местонахождениях со второй половины казанского века по конец перми (Калтан: 44° спш, Тунгуска: 60° спш, Бабий Камень: 49° спш, Моой Ривер: 67° юпш, Бельмонт: 66.5° юпш и др.) карбоновые примитивные гриллоновые не найдены. Таким образом, карбоновые эоблаттидовые известны в перми, как и в карбоне, преимущественно из низких широт. Исключение составляют только некоторые *Protophasmatidae*, известные из умеренных широт.

В перми карбоновые тропические семейства кнемидолестидовых известны почти исключительно из умеренных широт. При этом некоторые из них известны из местонахождений как Северного, так и из Южного Полушарий. Биполярный ареал характерен только для пермских *Snemidolestidae*. Это семейство было найдено в карбон-пермских Боитува и др. (49-54° юпш) и кунгурской Кедровке (44° спш). В ассельских-нижнекунгурских приэкваториальных местонахождениях *Snemidolestidae* не найдены. В карбоне это семейство было известно как из низких (4,6° юпш – 12° спш), так и из умеренных широт (43-45,7° спш). Причиной образования такого дизъюнктивного ареала трудно считать прямое влияние климата. *Snemidolestidae* в самом конце карбона и в нижней перми обитали только в высоких широтах как при максимальном похолодании, так и при максимальном потеплении. На сакмарский век приходится максимум оледенения, кунгурский век, напротив, был самым теплым в нижней перми (Чумаков, Жарков, 2002). Причиной могло быть вытеснение карбоновых *Snemidolestidae* в нижней перми в высокие широты (теория отесненных реликтов: Еськов, 1984). Вероятно, они были вытеснены прямокрылыми. Для примитивных *Orthoptera* реконструируется образ жизни фитофильных хищников (Горохов, 1995). Другие фитофильные хищники или еще не появились (богомолы, титаноптеры подотряда *Mesotitanina*) или уже были крайне редки (титаноптеры подотряда *Gerarina*: Горохов, 2004). Отчасти, только для перми, сходно изменение распространения кнемидолестидовых *Spanioderidae*. В конце карбона

или самом начале перми они известны из умеренных широт (Анитаполис и Дураснал, стефанский или ассельский века), позднее из низких (Карризо Арройо, ассельский век). В карбоне спаниодериды известны как из низких (Мэзон Крик, Сяхэнь, Райтлингтон и др.), так и из умеренных широт (Чуня). Общих закономерностей в распространении других карбоновых семейств кнемидолестидовых в перми не наблюдается. *Neraphidiidae* известны в карбоне из умеренных (Изыхские Копи), в перми и из низких широт (Чекарда) и из умеренного пояса (Белый Яр). *Parmapterigidae* известны из низких широт и в карбоне (Сяхэнь, Мэзон Крик) и в перми (Чекарда).

5.3. Динамика разнообразия примитивных гриллоновых в палеозое.

Говоря о динамике разнообразия как об изменении количества семейств и их роли в фауне, следует учитывать, что этот показатель во многом зависит от объема материала и от степени его изученности. Зависимость от объема выборки можно сгладить путем использования нормированного числа семейств (число семейств, деленное на логарифм числа собранных экземпляров). Следует отметить, что наша попытка использовать эту методику (Rasnitsyn et al., 2013; 2015) для описания динамики пермских примитивных гриллоновых дала результаты (рис. 5.3, б, г), мало отличающиеся от кривых, построенных просто по числу семейств (рис. 5.3, а, в). Это сравнение позволяет принять в первом приближении, что график, построенный по числу семейств, пригоден для описания динамики разнообразия группы. Это важный вывод, позволяющий значительно расширить область применения данного метода, поскольку объем коллекций, необходимый для расчета нормированного числа семейств, не известен для карбоновых и некоторых пермских коллекций примитивных гриллоновых.

Другим обстоятельством, требующим обязательного учета при анализе динамики разнообразия, является разная изученность фаун. Пики разнообразия полученных кривых часто приходится на наиболее изученные местонахождения (Чекарда: Рис. 5.2: 11, Сояна: Рис. 5.2: 14 и др.). Сколько-нибудь надежные объективные методы нивелирования искажений, вызванных этим фактором, нам не известны, поскольку простое нормирование по объему изученного материала, как уже сказано, проблемы не решает.

Динамика разнообразия примитивных гриллоновых нами оценивалась по изменению числа семейств (в исходном и в нормированном виде) как в локальных комплексах (рис. 5.3, а), так и в их группах. В последнем случае разнообразие суммировалось для геологических веков (рис. 4.3, б). На второй график меньше влияют и особенности местонахождений, не связанные с возрастом (тафономические и климатические условия) и объем материала, но детальность кривых, естественно, оказывается ниже.

Как видно из рис. 5.3, графики эти различны, особенно для конца средней и верхней перми. Суммированный график нивелирует влияние мелких (слабо изученных) комплексов и поэтому сглаживает кривые, выявляя основные тенденции. Этот график обобщает изменения разнообразия для определенных отрезков времени (веков) и показывает общую тенденцию этих изменений.

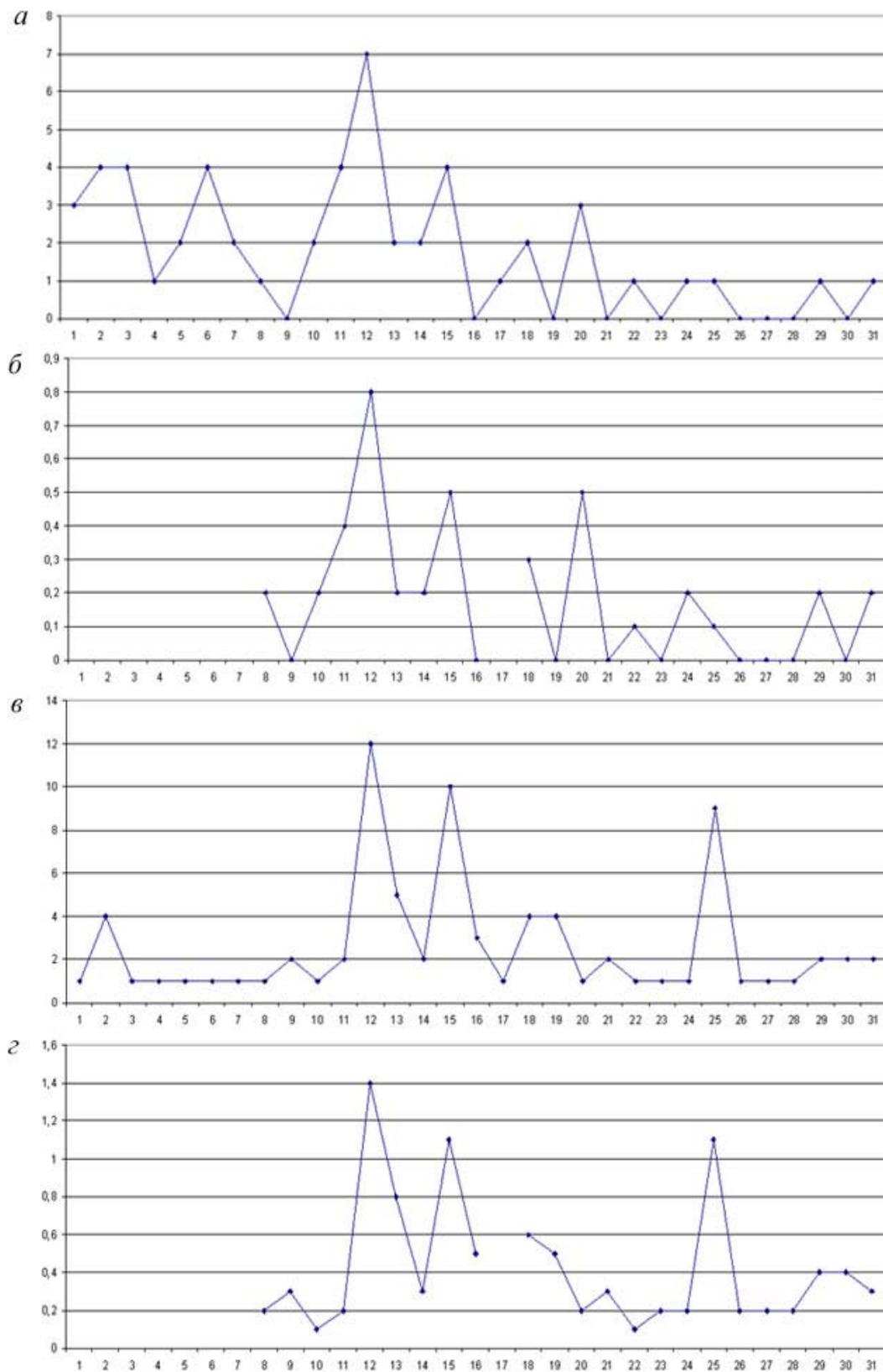


Рис. 5.3. Динамика разнообразия примитивных гриллоновых гриллоновых в палеозое. *а, б* – отряд Snemidolestida; *в, г* – отряд Eoblattida. *а, в* – количество семейств, *б, г* – нормированное количество семейств. В графиках *б* и *г* не отражены карбоновые местонахождения, Лодев и Кульчумово, для которых не известно количество материала. Обозначения см. Табл. 4.3.

График «по векам» имеет некоторые недостатки. Он не отражает, например, «катастрофического» падения разнообразия в середине казанского века средней перми. В соответствии с этим графиком, снижение разнообразия происходит только в уржумском веке (а не в верхнеказанском и уржумском). Аналогичным образом локальное увеличение разнообразия в местонахождении Исады (что имеет палеогеографическое объяснение) распространяется на весь северодвинский век. Хотя в действительности в это время разнообразие в остальных местонахождениях низкое.

С другой стороны, вполне катастрофическое снижение разнообразия в ассельском и сакмарском веках перми отражено на первом графике (по местонахождениям) не так ярко. Хотя в действительности на это время приходится вымирание многих карбоновых семейств примитивных гриллоновых. Причем это вымирание не сопровождается ни сменой типов захоронений, ни климатическими изменениями. Местонахождения и конца карбона и начала перми были расположены в низких широтах и имели внутриконтинентальный генезис. В данном случае речь идет, вероятно, о реальном вымирании карбоновых примитивных гриллоновых.

Таким образом, при описании динамики разнообразия лучше использовать оба эти графика как взаимодополнительные. Еще одним критерием, позволяющим оценивать динамику разнообразия, является оценка фаун по соотношению «древних» и «молодых» семейств. В данной работе нами оценивались только пермские фауны, содержащие обе эти группы семейств. К первой группе в данном случае относятся карбоновые семейства, найденные в перми, ко второй – семейства, возникшие в перми и переходящие в мезозой (Rasnitsyn et al., 2013; 2015). Речь в данном случае идет об эоблаттидовых: кнемидолестидовые – почти исключительно палеозойская группа, в мезозой переходит только одно семейство *Psoropterae*.

Из графиков (рис. 5.3) видно, что фауна нижней перми до середины кунгурского века в значительной степени состоит из карбоновых элементов (убывающих в числе с ассельского века). В кунгурское-нижнеказанское время наблюдается резкий рост разнообразия. В частности, в это время появляются все семейства эоблаттидовых (*Ideliidae*, *Mesorthopterae*, *Megakhosaridae* и *Blattogryllidae*), которые составляют мезозойскую фауну примитивных гриллоновых. Собственно говоря, все изменения фауны примитивных гриллоновых со второй половины казанского века представляют собой вымирание остальных примитивных гриллоновых. На первую половину казани приходятся фактически последние появления в этой группе. Единственное семейство кнемидолестид, появившееся после нижней казани – триасово-юрские *Juraperlidae*

(Aristov, 2016). Среди эоблаттидовых после этого времени появляется только современное семейство Grylloblattidae.

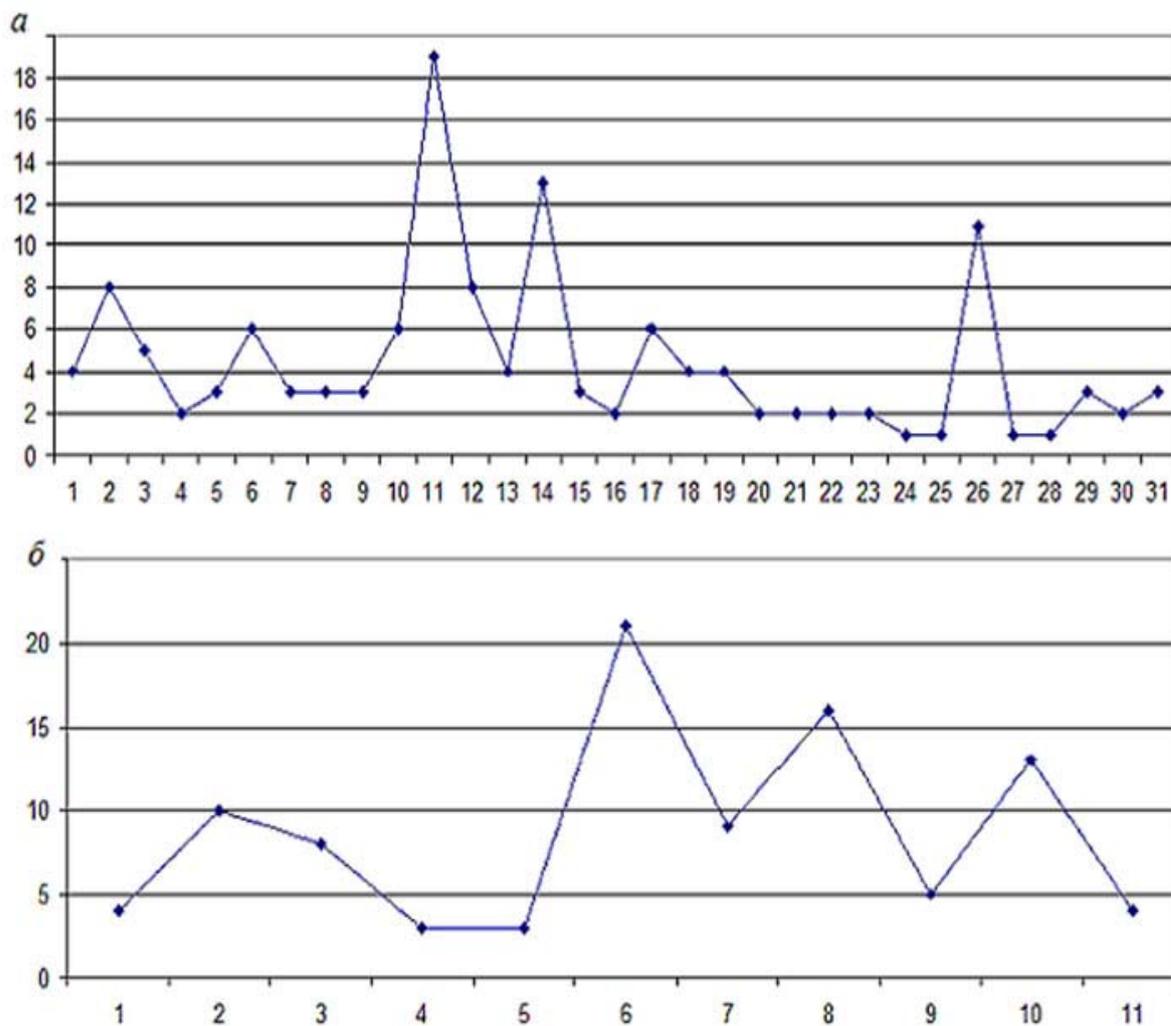


Рис. 5.4. Разнообразие (число семейств) примитивных гриллоновых в палеозое: *а* – по местонахождениям, *б* – по векам. Обозначения на *а*: 1 – Хаген Ворхалле и Сяхознь; 2 – Мэзон Крик; 3 – Рэдсток, Писберг; 4 – Монсо-ле-Мин; 5 – Комментри, Ломоватка; 6 – Чуня и др.; 7 – Боитува, Тайо и др; 8 – Карризо Арройо, Нидермошель, Лейбах; 9 – Обора; 10 – Эльмо, Мидко, Кастл Холлоу; 11 – Чекарда и др.; 12 – Воркута; 13 – Тюлькино, Колва; 14 – Сояна; 15 – Тихие Горы; 16 – Лодев; 17 – Китяк; 18 – Калтан, Тёш; 19 – Чепаниха, Костоваты, Белый Яр; 20 – Каргала; 21 – Бор-Тологой; 22 – Караунгир; 23 – Ново-Александровка, Кульчумово; 24 – Суриекова; 25 – Моой Ривер; 26 – Исады; 27 – Аристово; 28 – Вязники; 29 – Недуброво, Залазна; 30 – Бабий Камень; 31 – Анакит. Обозначения на *б*: 1 – намюрский, 2 – вестфальский, 3 – стефанский, 4 – ассельский, 5 – сакмарский, 6 – кунгурский, 7 – уфимский, 8 – казанский, 9 – уржумский, 10 – северодвинский, 11 – вятский яруса.

Начиная с верхней казани, местонахождения насекомых становятся внутриконтинентальными. Вероятно, вследствие этого фауны примитивных гриллоновых приобретают мезозойский облик. С конца уржумского века большинство фаун эоблаттидовых уже не отличаются от триасовых фаун Вогез (Аристов и др., 2011) или

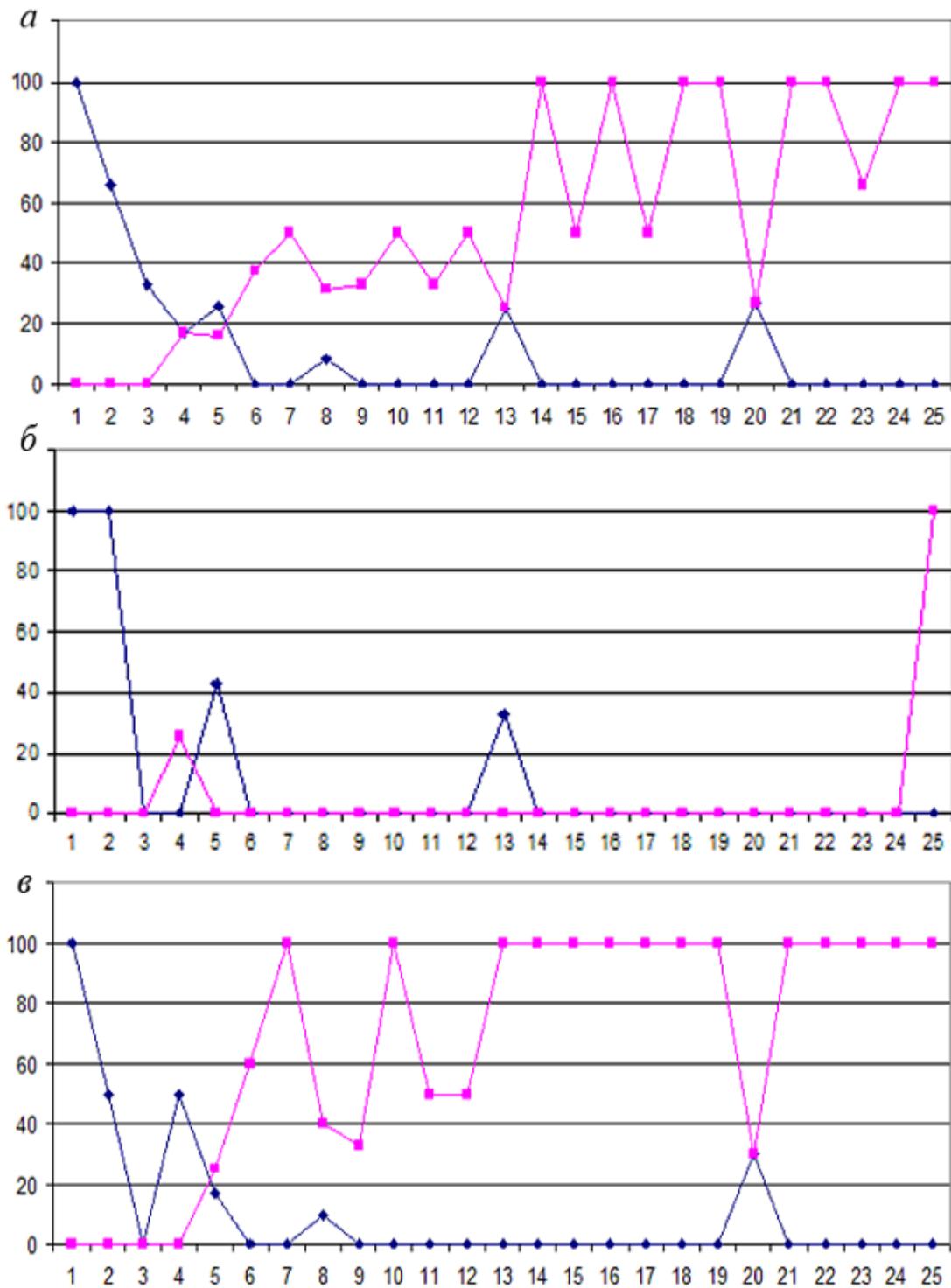


Рис. 5.5. Доля палеозойских (карбон-пермских, синяя кривая) и постпалеозойских (пермь-мезозойских, красная кривая) семейств в перми: а – доля указанных семейств от всех примитивных гриллоновых; б – от кнемидолестидовых, в – от зоблаттидовых. Обозначения: 1 – Боитува и др.; 2 – Карризо Арройо и др.; 3 – Обора; 4 – Эльмо и др.; 5 – Чекарда и др.; 6 – Воркута; 7 – Тюлькино, Колва; 8 – Сояна; 9 – Тихие Горы; 10 – Лодев; 11 – Китяк; 12 – Калтан, Тёш; 13 – Чепаниха и др.; 14 – Каргала; 15 – Бор-Тологой; 16 – Караунгир; 17 – Ново-Александровка, Кульчумово; 18 – Суриекова; 19 – Исады; 20 – Аристово; 21 – Вязники; 22 – Недуброво; 23 – Бабий Камень; 24 – Анакит, 25 – Залазна.

Мадыгена (Стороженко, 1998). Единственным исключением является фауна северодвинских Исад, содержащая нижнепермские и даже карбоновые элементы. Эта архаичность Исад может объясняться их прибрежноморским генезисом (как у Чекарды и Сояны). В вятском же веке состав фаун примитивных гриллоновых полностью мезозойский.

Таким образом, с верхнеказанского времени по первую половину уржумского века происходит смена состава примитивных гриллоновых. Эта смена приводит к формированию в конце средней и в верхней перми фаун мезозойского облика. Для этих фаун характерно доминирование эоблаттидовых *Megakhosaridae* и *Blattogryllidae* и отсутствие кнемидолестидовых в большинстве комплексов. В некоторых местонахождениях найдены единичные пермские кнемидолестидовые *Sojanoraphidiidae* и *Sylvabestiidae* или пермо-триасовые *Psoropteridae*. Подобный состав (только без соянорафидиид и сильвабестиид) характерен для анизийских и ладинских фаун примитивных гриллоновых.

Возможно, карбоновые и нижнепермские примитивные гриллоновые были более распространены в конце средней и верхней перми, на что может указывать их наличие в прибрежноморских Исадах: почти все прочие местонахождения этого времени внутриконтинентальные, и там карбоновые и нижнепермские примитивные гриллоновые, в отличие от Исад, отсутствуют, вероятно по палеоэкологическим причинам. Действительно, «палеозойские» (не переходящие в мезозой) эоблаттидовые и кнемидолестидовые были приурочены в основном к прибрежноморским обстановкам (Чекарда, Сояна, Исады). Однако, они действительно вымирают в интервале вятский-оленекский века. В достаточно репрезентативных прибрежноморских анизийских фаунах Франции и Германии (Аристов и др., 2011; Bashkuev et al., 2012) эти «палеозойские» семейства уже отсутствуют.

Основываясь только на наблюдаемом разнообразии, можно сказать, что смена палеозойских фаун на мезозойские в основном произошла в конце уржумского века средней перми. На границе же перми и триаса никаких существенных изменений не происходит – вятские фауны в целом по составу не отличаются от анизийских. Исключением является только Залазна с последним представителем пермских кнемидолестидовых *Tylliardembiiidae* (не опубликованные данные автора).

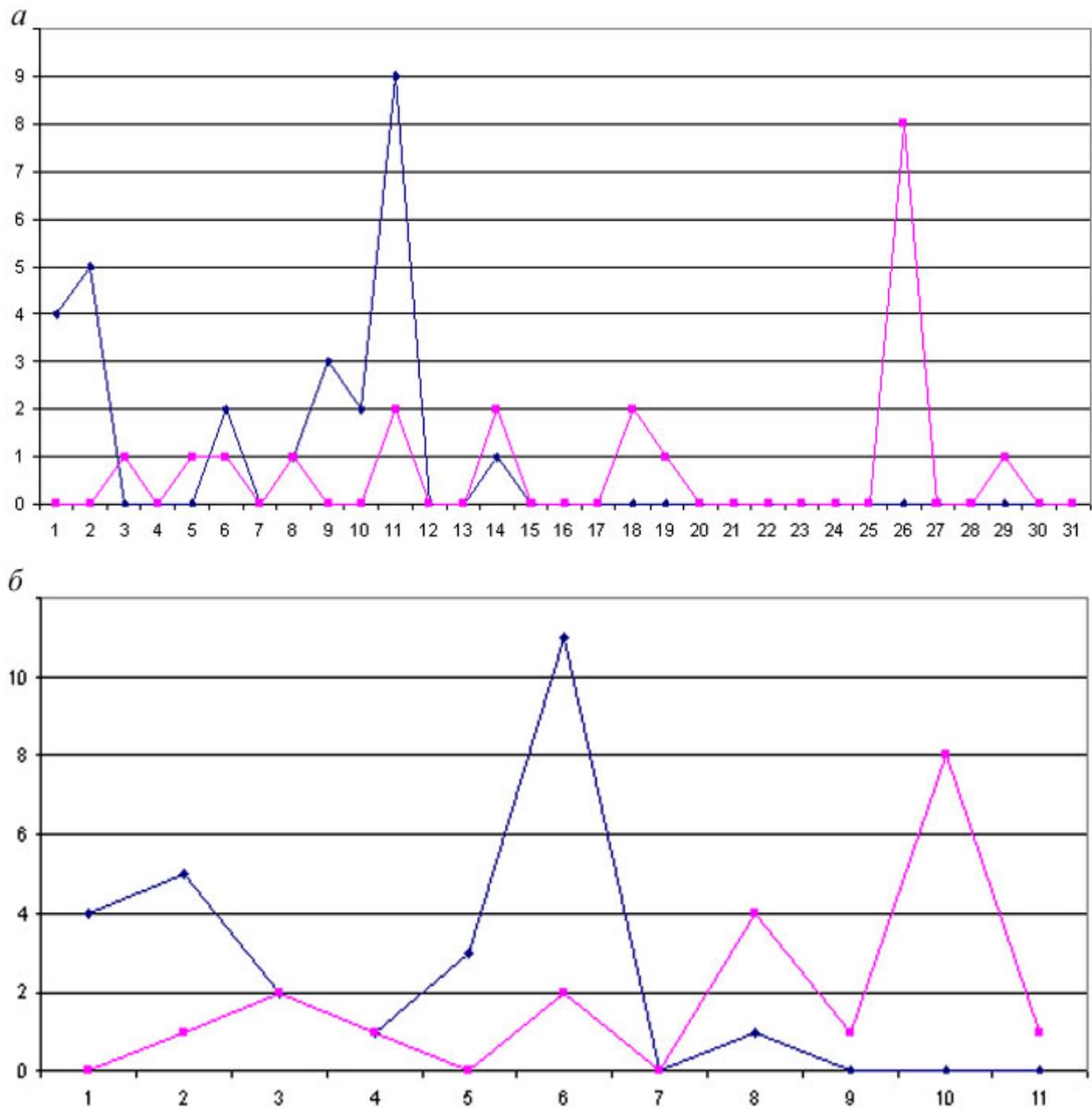


Рис. 5.6. Соотношение первых (синяя кривая) и (красная кривая) последних находок примитивных гриллоновых в палеозое: *a* – количество находок по местонахождениям; *б* – тоже по ярусам. Обозначения см. на рис. 5.5

Еще одним критерием, используемым для описания динамики разнообразия, является индекс обновления фауны, т.е. отношение числа первых и последних находок семейств в каждом комплексе (Rasnitsyn et al., 2013). Собственно такой индекс для рассматриваемых нами локальных комплексов неприменим из-за большого количества нулевых значений (следствие относительно небольшого количества семейств примитивных гриллоновых в целом). Особенно много таких значений будет при рассмотрении отдельных отрядов (см. раздел 2.2). Даже при оценке разнообразия по векам шесть значений из одиннадцати будут нулевыми.

Однако, в общем оценить направления изменений в фауне для всех примитивных гриллоновых по векам по этому критерию возможно. По соотношению первых и последних находок палеозойскую историю примитивных гриллоновых можно разделить на два основных этапа. Первый из них продолжается с намюрского века карбона по кунгурский век перми включительно (рис. 5.6, б). Для этого этапа характерно преобладание первых находок над последними (или их равное количество для стефанского и ассельского веков). В уфимском веке нет ни первых, ни последних находок, что возможно является следствием небольшого объема соответствующих коллекций. С казанского века по конец перми количество последних находок превышает первые, в древнейших репрезентативных насекомоносных триасовых отложениях (для примитивных гриллоновых это анизий) первые и последние находки отсутствуют. Т.е. для карбона и нижней перми характерна положительная или нейтральная динамика разнообразия, для средней и верхней – отрицательная.

Смена тенденции в динамике на отрицательную происходит одновременно с приобретением фауны мезозойского облика (см. выше). Со второй половины казанского века вымирание карбоновых и нижнепермских форм продолжается. С этого же времени останавливается формообразование. Не появляются ни пермские, ни постпалеозойские семейства.

Основные рубежи изменения разнообразия примитивных гриллоновых в палеозое

В палеозое можно выделить три этапа развития фауны примитивных гриллоновых. Первый этап длится с намюрского века верхнего карбона по низы кунгурского века нижней перми. Вторым этапом является верхнекунгурский – верхнесеверодвинский, третьим – вятско-мезозойский. Внутри каждого этапа можно выделить границы изменения разнообразия.

Верхнекарбоновый – нижнекунгурский этап.

С намюрского по раннекунгурский века разнообразие примитивных гриллоновых (как кнемидолестид, так и зоблаттид) низкое. Пик разнообразия только один и приходится на вестфальский век верхнего карбона (местонахождение Мэзон Крик). На одной из основных позднепалеозойских границ – рубеже карбона и перми существенных изменений разнообразия на уровне семейств не происходит. Фауны конца карбона (стефанские местонахождения Европы и касимовские местонахождения России) мало чем отличаются от вестфальских. Среди кнемидолестидовых в это время одно семейство эндемичное, одно найдено в первый и одно в последний раз (*Stenoptilidae*, *Neraphidiidae* и *Gegaroptiridae*, соответственно). На границе карбона и перми изменений в составе фауны

не происходит. Сходная ситуация и у эоблаттидовых. В конце карбона появляется только одно семейство *Daldubidae*, одно, *Eoblattidae*, вымирает. С ассельского по низы кунгурского века разнообразие примитивных гриллоновых остается низким.

В целом в течение этого этапа разнообразие по местонахождениям колеблется на невысоком уровне, вымирания компенсируются появлениями (рис. 5.6, *а*). Обобщенный график по векам (рис. 5.6, *б*) демонстрирует рост разнообразия в вестфальском веке и последующее снижение с минимумом в сакмарском веке (хотя разнообразие остается низким и в низах кунгурского века). Низкое наблюдаемое разнообразие может являться следствием низкоширотного положения большинства местонахождений этого времени. Следует отметить, что на графиках резких изменений кривой на границе карбона и перми не отражено. Тем не менее, нижнепермская фауна по составу заметно отличается от верхнекарбоновой. Многие карбон-пермские семейства в этом интервале временно исчезают из захоронений и их место занимают появляющиеся пермские семейства. За счет этого, по наблюдаемому разнообразию фауна от асселя до нижнего кунгура типично пермская.

Верхнекунгурский – верхнесеверодвинский этап.

В середине кунгурского века наблюдается резкий рост разнообразия как за счет появления новых семейств, так и за счет повторного появления некоторых карбоновых семейств, не найденных в более древних пермских комплексах. Рост разнообразия примитивных гриллоновых происходит в основном за счет эоблаттидовых, среди которых появляется семь новых семейств. За этот счет общее разнообразие группы остается высоким до конца северодвинского века. Однако, наблюдаемое разнообразие в течение этого этапа дважды падает – в уфимском веке и в интервале с верхнеказанского по нижнесеверодвинский. Такое временное падение разнообразия можно объяснить внутриконтинентальным генезисом местонахождений этого времени и/или недостатком материала из этих местонахождений. Начало падения приходится на границу, не слишком отчетливо отраженную на графиках, но весьма важную. В середине казанского века происходит резкая смена состава фауны – разнообразие кнемидолестидовых резко сокращается, доминирующей группой становятся эоблаттидовые (рис. 5.7, *б*). Причиной этого, возможно, является смена типов местонахождений (с прибрежно-морских на внутриконтинентальные), приходящаяся на это время.

Вятско-мезозойский этап.

После верхнесеверодвинского пика разнообразие группы падает и далее уже не восстанавливается. Последнее относительное увеличение разнообразия группы за счет эоблаттидовых (три семейства) приходится на средний триас (местонахождение Мадыген

в Кыргызстане). Это небольшое увеличение связано, вероятно, с большим объемом сборов в Мадыгене. Прimitивные гриллоновые сохраняются в палеонтологической летописи до конца юры. В современной фауне эта группа относительно бедна.

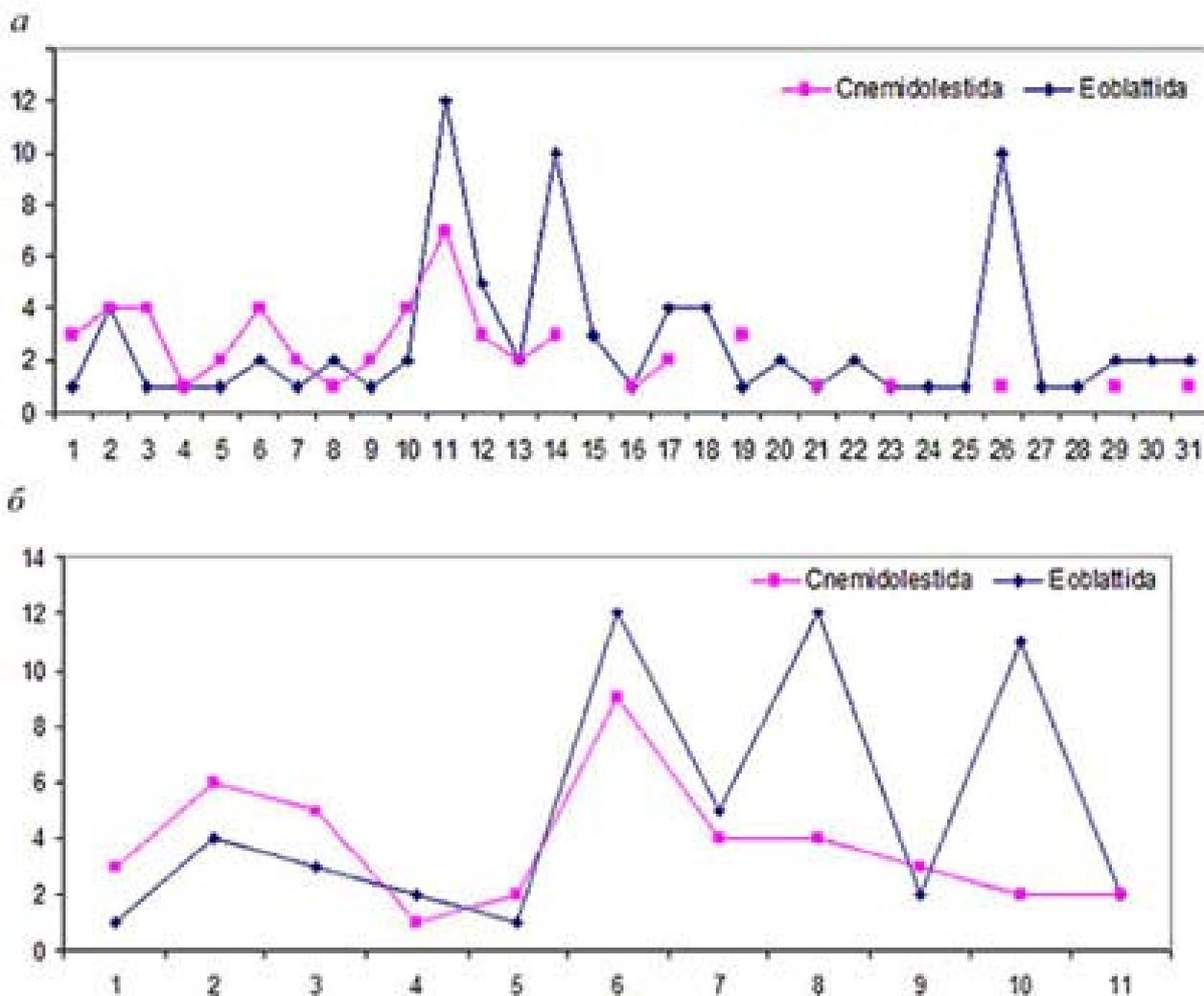


Рис. 5.6. Разнообразие (количество семейств) примитивных гриллоновых в палеозое: а – по местонахождениям, б – по векам. Обозначения на а: 1 – Хаген Ворхалле и Сяхознь; 2 – Мэзон Крик; 3 – Рэдсток, Писберг; 4 – Монсо-ле-Мин; 5 – Комментри, Ломоватка; 6 – Чуня и др.; 7 – Боитува, Тайо и др; 8 – Карризо Арройо, Нидермошель, Лейбах; 9 – Обора; 10 – Эльмо, Мидко, Кастл Холлоу; 11 – Чекарда и др.; 12 – Воркута; 13 – Тюлькино, Колва; 14 – Сояна; 15 – Тихие Горы; 16 – Лодев; 17 – Китяк; 18 – Калтан, Тёш; 19 – Чепаниха, Костоваты, Белый Яр; 20 – Каргала; 21 – Бор-Тологой; 22 – Караунгир; 23 – Ново-Александровка, Кульчумово; 24 – Суриева; 25 – Моой Ривер; 26 – Исады; 27 – Аристово; 28 – Вязники; 29 – Недуброво, Залазна; 30 – Бабий Камень; 31 – Анакит. Обозначения на б: 1 – намюрский, 2 – вестфальский, 3 – стефанский, 4 – ассельский, 5 – сакмарский, 6 – кунгурский, 7 – уфимский, 8 – казанский, 9 – уржумский, 10 – северодвинский, 11 – вятский яруса.

Таким образом, у примитивных гриллоновых в палеозое наблюдаются два коротких периода резкого роста разнообразия и два следующих за ними плавных его снижения (на рис. 5.6, б). Первый интервал приходится на намюрский - вестфальский века (разнообразие кнемидолестидовых увеличивается вдвое, эоблаттидовых вчетверо). За ним

следует спад разнообразия, продолжающийся до сакмарского века. В кунгурском веке происходит второй очень резкий рост разнообразия. Число семейств кнемидолестидовых увеличивается в 4,5 раза, эоблаттидовых в 12 раз (в том числе за счет повторных появлений). С кунгурского века по конец перми наблюдается постепенное снижение разнообразия примитивных гриллоновых до сакмарского уровня.

С карбона по кунгурский век у примитивных гриллоновых наблюдается в целом положительная или нейтральная динамика разнообразия (рис. 4.5). Только в стефанском и ассельском веках количество первых находок равно количеству последних. При этом после пика формообразования в вестфальском веке наблюдается спад, продолжающийся до асселя. В сакмарское время начинается рост разнообразия, заканчивающийся пиком в кунгурском веке. С уфимского века по конец перми только одно новое семейство появляется в казанском веке. Количество последних находок более или менее плавно возрастает к северодвинскому веку и резко снижается в вятском.

Начиная с намюрского века карбона, доля примитивных гриллоновых от всех насекомых колеблется, снижаясь с почти 20 до 12% в начале кунгура (рис. 5.6а). Затем следует рост до 18% в уфимском веке и плавное снижения до 8% в вятском. Локальный пик в ассельском веке (20%) объясняется, вероятно, недостаточной изученностью фаун этого времени. Крупные ассельские фауны насекомых на сегодняшний день не известны. Недостатком материала может объясняться и максимум в уфимском, и минимум в вятском веке. С другой стороны, имеющаяся кривая может и не целиком зависеть от объема материала. В северодвинском веке, несмотря на большой объем материала, доля примитивных гриллоновых остается низкой. В целом, доля палеозойских примитивных гриллоновых от остальных насекомых плавно снижается с карбона по конец перми с небольшими подъемом в интервале кунгур-уржум и падением в вятском веке. Небольшой пик в ассельском веке является, вероятнее всего, результатом неравномерной изученности разных отрядов насекомых.

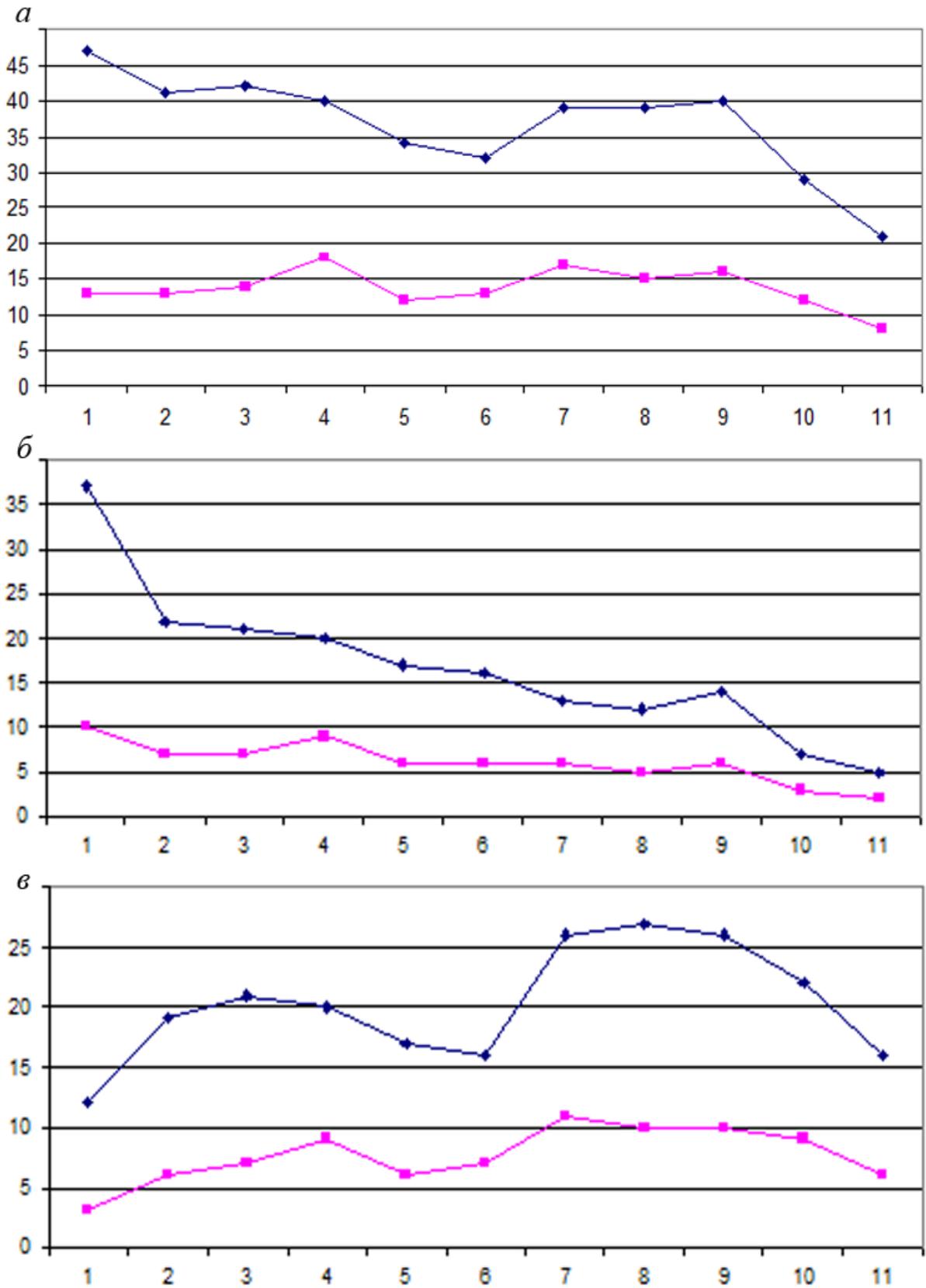


Рис 5.6. Изменение доли семейств примитивных гриллоновых от всех семейств Gyllones (верхняя кривая) и от всех семейств Insecta (нижняя кривая): а – все примитивные гриллоновые, б- отряд Sminidolestida, в – отряд Eoblattida. Обозначения см. рис. 5.4.

Изменение доли примитивных гриллоновых от остальных гриллоновых выглядит сходным образом, но с более резким общим падением в палеозое и более резким подъемом в интервале кунгур-уржум (рис. 5.6а). С намюрского века карбона по низы кунгурского века наблюдается снижение доли примитивных гриллоновых с 60% до 30%. Такое снижение происходит, вероятно, в основном за счет появления новых семейств других гриллоновых (Orthoptera, Forficulida). Кроме того, некоторые семейства в сакмарско-нижнекунгурское время временно исчезают из захоронений. С верхов кунгурского по уржумский века доля остается стабильной и составляет 38-40%. В верхней перми наблюдается резкое падение доли (до 29% в северодвинском и 22% в вятском веках) примитивных гриллоновых. Снижение доли в северодвинском веке может объясняться активизацией формообразования среди других гриллоновых. Снижение же доли на северодвинской-вятской границе обусловлено резким вымиранием в этой группе. Семь из десяти северодвинских семейств не известны из более молодых отложений.

Таким образом, в течение конца палеозоя доля примитивных гриллоновых снижается. Снижение доли с карбона по низы кунгурского века объясняется скорее ростом разнообразия других групп насекомых. Падение же доли вблизи границы перми и триаса связано скорее с вымиранием палеозойских семейств эоблаттидовых.

Доля кнемидолестидовых и эоблаттидовых в конце палеозоя меняется не одинаково. Доля кнемидолестидовых (рис. 5.6, б) и от всех насекомых, и от гриллоновых максимальна в намюрском веке карбона (10 и 37%, соответственно). С вестфальского века карбона (7 и 22%) наблюдается почти линейное снижение показателей до вятского века перми (2 и 5%). В графике изменения доли кнемидолестидовых наблюдается два небольших пика. Они приходятся на ассельский и уржумский века. На оба эти века не приходится крупных местонахождений.

Для эоблаттидовых насекомых в намюрском веке характерен палеозойский минимум разнообразия (рис. 5.6, в). Далее их доля от гриллоновых растет до конца карбона (21% в стефанском веке), рост доли от всех насекомых продолжается до начала перми (9% в ассельском веке). На сакмарский и начало кунгурского века приходится сильное падение доли эоблаттидовых (6 и 5% от всех насекомых, 17 и 12% от гриллоновых). В позднекунгурское время наблюдается рост разнообразия (9% от всех насекомых, 23% от гриллоновых). После уфимско-казанского максимума начинается снижение доли эоблаттидовых, продолжающееся до конца перми. За это время доля от гриллоновых и от всех насекомых падает почти вдвое (27 и 16% в казанском веке, 10 и 6% в вятском). В целом график изменения разнообразия эоблаттидовых в палеозое выглядит как двугорбая кривая с минимумами в начале, середине (ранний кунгур) и в конце.

Кроме уфимско-казанского максимума, изменение доли эоблаттидовых отличается от такового кнемидолестидовых за счет наличия сакмарско-нижнекунгурского минимума. У кнемидолестидовых существенного колебания доли в это время не происходит. Этот минимум соответствует низкоширотным местонахождениям и глобальному потеплению. Кунгурский век был самым теплым в перми (см. Главу 4.2). Это, при выраженной климатической зональности, сказалось на разнообразии низкоширотного Эльмо, но не отразилось на разнообразии Чекарды, расположенной в средних широтах.

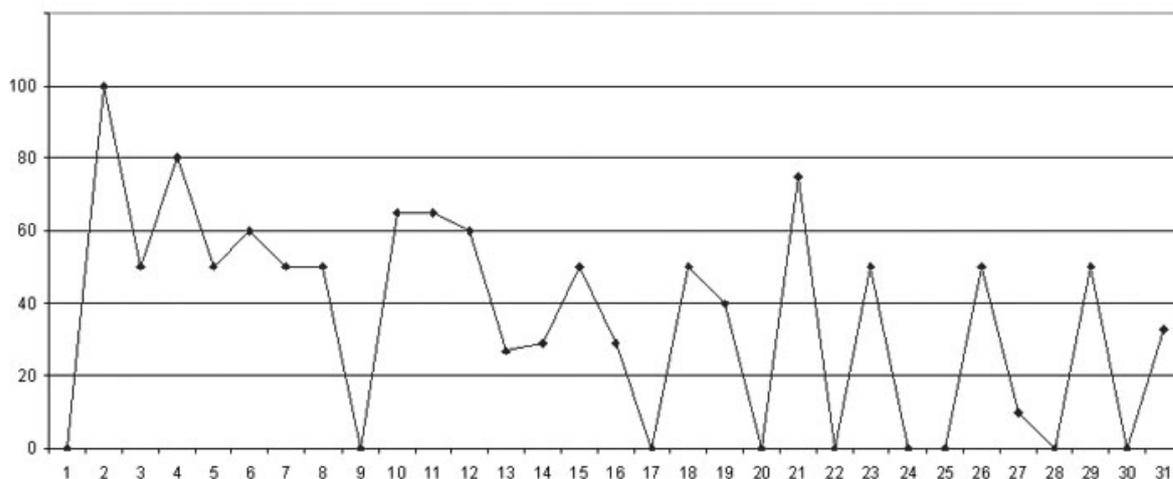


Рис. 5.7. Доля кнемидолестидовых от примитивных гриллоновых (*Cnemidolestida* *Eoblattida*). Обозначения см. на рис. 5.4.

Соотношение количества семейств примитивных гриллоновых в палеозое менялось в направлении уменьшения разнообразия *Cnemidolestida* и увеличения *Eoblattida* (рис. 5.7). В низкоширотных местонахождениях с карбона и почти до конца ранней перми кнемидолестиды, за редким исключением (Хаген-Ворхале, Нидермошель), доминировали или демонстрировали сходное с эоблаттидами разнообразие. С конца ранней перми (уфимского века) доминирование переходит к *Eoblattida*, лишь в некоторых небольших местонахождениях кнемидолестид больше (Чепаниха и Ново-Александровка) или разнообразие обоих отрядов равно (Бор-Тологой и Караунгир).

Таким образом, примитивные гриллоновые в карбоне и перми (кроме самого конца периода) составляют около 15% всех насекомых и около 40% гриллоновых. Более менее постоянная их роль в это время сохраняется на фоне постепенного вытеснения кнемидолестидовых эоблаттидовыми.

5.4. Распространение мезозойских примитивных гриллоновых

Многие местонахождения примитивных гриллоновых, ранее считавшихся раннетриасовыми, на сегодняшний день рассматриваются как терминально пермские. К перми отнесены отложения вохминского горизонта (Лозовский и др., 2014), к которому относится местонахождение Недуброво (Aristov, 2013a). Пермскими считаются также местонахождения в лебедевском и хунгтукунском горизонтах Тунгусского бассейна (Bashkuev, 2013). С лебедевским горизонтом коррелируется мальцевская свита Кузнецкого бассейна (Могучева, Кругловых, 2009). В Тунгусском бассейне примитивные гриллоновые найдены в местонахождении Анакит (Аристов, 2011в), в Кузнецком бассейне в Бабьем Камне (неопубликованные данные автора).

Древнейшие мезозойские примитивные гриллоновые найдены в нижнеанизийских (вифинских и эгейских) отложениях Европы. В местонахождении Гаммельбург (Германия, Бавария; вифинский ярус, свита Röt) найден представитель кнемидолестидовых из Psoropterae (Aristov, 2014a). В одновозрастных отложениях Франции (группа местонахождений Вогезы: местонахождения Арцвиллер в департаменте Мозель в Лотарингии, Готтенхаус и Бюст в департаменте Нижний Рейн в Эльзасе; эгейский ярус, свита Gres of Voltzia) найдены зоблаттидовые Mesorthopterae, Megakhosaridae и Blattogryllidae (Аристов и др., 2011). В местонахождении Порт де Эстелленц (Испания, о. Майорка; эгейский ярус, свита Son Serralta) найдены Blattogryllidae (Aristov, Zessin, 2009).

Более молодые примитивные гриллоновые найдены в среднетриасовом местонахождении Мадыген (Кыргызстан, Баткенская обл.; ладинский ярус, мадыгенская свита: Shcherbakov, 2008). Зоблаттидовые представлены семействами Mesorthopterae, Ideliidae, Megakhosaridae, Blattogryllidae и Daldubidae (Aristov, 2015a). Кнемидолестидовые представлены только Juraperlidae (Aristov, 2016). В верхнетриасовых местонахождениях найдены зоблаттидовые Ideliidae (Кендерлык: Казахстан, тологойская свита: Аристов, 2005) и Mesorthopterae (Кызыл-Там: Казахстан, кольжатская свита; Флэтчер: ЮАР, свита Мольтено; Бэкон Хилл: Австралия, Hawkesbury Sandstone Series; Квинсленд: Австралия, ипсвическая серия: Storozhenko, 1998).

В юре примитивные гриллоновые представлены только зоблаттидовыми семейства Blattogryllidae (Storozhenko, Aristov, 2014). Блаттогриллиды найдены в нижнеюрских местонахождениях Брауншвейг и Макленбург (Германия, тоар), Согюты (Кыргызстан, джилская свита), ниже или среднеюрском Сагуле (Кыргызстан, согульская свита). В средней юре Blattogryllidae и неописанные Mesorthopterae найдены в местонахождении Даохугоу (Китай, свита Jiulongshan) и в средне или верхнеюрском Бахаре (Монголия,

бахарская серия). Верхнеюрские *Blattogryllidae* найдены в Каратау (Казахстан, карабастауская свита) и Хоутиин-Хотгоре (Монголия; уланэрегская свита). Возможно к современному семейству *Grylloblattidae* относятся пока неописанные формы из Даохугоу.

Меловые и кайнозойские примитивные гриллоновые не найдены.

В современной фауне эблаттидовые представлены единственным семейством *Grylloblattidae*. Гриллоблаттиды описаны из умеренных широт Азии и Северной Америки (Стороженко, 1998; Aristov, 2015a).

Глава 6. ЭКОЛОГИЯ ПРИМИТИВНЫХ ГРИЛЛОНОВЫХ

6.1. Отряд Paoliida

Для малоразнообразного карбонового отряда Paoliida строение тела известно только для единичных представителей единственного семейства (Rasnysyn, 2002; Aristov, 2015a). Для паолиид были характерны крупные размеры, немодифицированная (в отличие, например, от вытянутой клювообразной головы многих гипоперлид) голова с крупными глазами и очень длинными (возможно длиннее тела) антеннами, пронотум без параноталий, отсутствие компактного складывания крыльев и очень длинные, прицепные (на отпечатках направленные голенью вперед) ноги с развитым аролием на лапках. Передние ноги не были увеличены по сравнению со средними и не несли вооружения. Крылья паолиид имели округлотреугольную форму и полимеризованное жилкование со «слепыми» ветвями, заканчивающимися среди архидиктия. Такие крылья, вероятно, были мало приспособлены для совершенного полета. Описанный набор признаков мог быть характерен для облигатного фитофила, питающегося содержимым спорагниев. Возможно, паолииды вели образ жизни, сходный с таковым современных палочников. Строение и образ жизни преимагинальных стадий развития паолиидовых не известен.

6.2. Отряд Cnemidolestida

Cnemidolestida выделяются среди других палеозойских гриллоновых насекомых комплексом адаптаций, связанных с факультативной фитофилией и переходом к активному хищничеству. По-видимому, изначально кнемидолестиды были хищниками, охотящимися на растениях, а при опасности были способны прятаться в подстилке. Такой образ жизни характерен для примитивных Orthoptera (Горохов, 1995), от которых кнемидолестиды отличаются отсутствием комплекса адаптаций для прыжка (Горохов, 2004). Кнемидолестиды были экологически отчасти сходны с современными богомолами, хотя и были в большинстве своем менее специализированными хищниками. Самые примитивные по жилкованию Ctenoptilidae и Spanioderidae были хищниками-засадниками с преимущественно фитофильным образом жизни. На хищный образ жизни указывают прогнатная голова с крупными глазами, мандибулы с длинными зубцами на резцовом крае, отсутствие параноталий на часто вытянутом пронотуме, обеспечивающее большую подвижность головы, хватательные передние ноги, иногда с шипиками на внутренних поверхностях бедер и голеней. Наиболее высокоспециализированными (богомолообразными) хищниками были представители семейства Cnemidolestidae. Представители этого семейства обладали сильно увеличенными хватательными передними ногами (Аристов, 2012a). Хватательное вооружение на не увеличенных

передних ногах описано для *Ctenoptilus elongatus* (Brongniat, 1893) из Ctenoptilidae (Béthoux, 2009) и *Miamia maimai* из Spanioderidae (Béthoux et al., 2012). У остальных карбоновых кнемидолестид ноги не несут явных адаптаций для удержания жертвы.

Адаптацией для жизни на растениях являются наличие аролия и пульвилл на лапках и прицепные (направленные голенью вперед) средние и задние ноги. Такое строение ног обеспечивает подтягивающее движение фитофила, а не опорное движение герпетобионта. Адаптацией к подобному движению служит и смещение кокс (по крайней мере передних) вперед у Ctenoptilidae и Cnemidolestidae. Судя по строению средних и задних ног, специализированными фитофилами были Ctenoptilidae, Cnemidolestidae, Emphylopteridae и род *Miamia* из Spanioderidae. На фитофильный образ жизни указывает и наличие криптической (расчленяющей) окраски у некоторых Cnemidolestidae и Spanioderidae (Аристов, 2012б; Béthoux et al., 2012; Gu et al., 2014).

У Ctenoptelidae, рода *Longzhua* из Spanioderidae (Gu et al., 2011) и нескольких других карбоновых кнемидолестид, например *Aetophlebia* и *Carbonokata* из Cnemidolestidae (Gu et al., 2014; Аристов, 2013), анальная область переднего крыла преобразована в клавус. Такая структура облегчает деформацию уплотненного крыла при проникновении в тесные щели (Горохов, 2004) и способствует фиксации крыльев в сложенном состоянии. Еще одной адаптацией для передвижения в крупнокважинном субстрате являются прекостальное поле и его аналог – костальная лопасть. При адаптации к стратобионтному образу жизни выпуклое основание костального поля или сглаживается, или отгибается вниз. Место сгиба представляет собой дополнительное ребро жесткости и может укрепляться дополнительной выпуклой жилкой, так называемой ложной костью (“С”, ScA). Такое строение прекостального поля характерно в основном для надотряда Gryllidea (Горохов, 2004). У некоторых других гриллоновых насекомых “С” не развита и расширенный участок в основании костального поля отделен от остального поля складкой, образуя костальную лопасть. Основание SC, расположенное под ней, часто изогнуто и утолщено. Прекостальное поле или костальная лопасть выполняют ту же функцию, что и параноталии, защищая крылья при передвижении в подстилке. Модификации основания костального поля известны у некоторых карбоновых и большинства пермских семейств Cnemidolestida.

Такое сочетание признаков позволяет для примитивных кнемидолестид реконструировать образ жизни фитофильного хищника, способного, в случае опасности, прятаться в характерную для карбона крупномерную растительную ветошь (макроподстилку), значительно поднимавшуюся над землей. Роль укрытия, возможно, могли выполнять и крупные щели под корой палеозойских коропадных растений. У

Stenoptilidae и спаниодериды *Miamia bronsoni* Dana, 1864 прицепные ноги сочетаются с прекостальным полем (костальной лопастью у *Miamia*) и клавусом (Béthoux, Nel, 2005; Béthoux, 2008a). Для некоторых *Cnemidolestidae* и *Spanioderidae* был характерен более фитофильный образ жизни. На это указывают отсутствие модификаций основания костального поля и клавуса. Криптическая окраска этих насекомых позволяла им прятаться в растительности, не прибегая к укрытиям. Большинство же карбоновых кнемидолестид вели образ жизни, сходный с *Stenoptilus*. Другие, например спаниодериды рода *Longzhua*, судя по строению головы и пронотума, также были хищниками, но их средние и задние ноги не были прицепными (голени направлены назад), костальная лопасть и клавус развиты. Такие формы были связаны с растениями в меньшей степени или были полностью стратобионтными.

В перми эволюция кнемидолестид пошла двумя путями. Часть (семейство *Sylvabestiidae*) остались фитофильными хищниками. Для *Sylvabestia* характерны сильно увеличенные хватательные передние ноги, а также тонкие и длинные средние и, особенно, задние ноги (Aristov, 2000) приспособленные для перемещения по растениям. Для остальных семейств (*Tillyardembiidae*, *Prygidae* и *Neraphidiidae*) характерно вытянутое, гибкое тело с укороченными ногами, приспособленное для обитания в подстилке или под корой. Из-за небольших размеров (5-6 мм) к этой же группе, вероятно, следует отнести и *Psoropteridae*. *Prygidae* судя по мощным мандибулам с длинным зубцом на резцовом крае были хищниками. У *Tillyardembiidae* мандибулы изогнутые, узкие в дистальной части, с заостренной вершиной. Эти насекомые могли быть хищниками или полифагами (Вилесов, Новокшенов, 1993). Для *Tillyardembiidae* известно факультативное питание пыльцой (Krasilov, Rasnitsyn, 1999). Тильярдембииды вероятно не были специализированными палинофагами, т.к. пыльца найдена всего у нескольких экземпляров при общем их количестве более 300. Они, как и некоторые современные насекомые, могли питаться пыльцой, скопившейся, например, на поверхности луж.

В эволюции отряда *Cnemidolestida* выделяются два довольно четко разграниченных этапа – карбоновый и пермский (с незначительным заходом в триас). В карбоновый комплекс входят шесть семейств (*Cnemidolestidae*, *Spanioderidae*, *Gerapompidae*, *Сyменophlebiidae*, *Emphylopteridae* и *Stenoptilidae*), преимущественно крупных насекомых, чаще обитателей растений и/или, реже, скоплений их крупномерных остатков («макроподстилка»), с адаптациями подстерегающих и, возможно, активных хищников. Лишь два из этих семейств, *Cnemidolestidae* и *Spanioderidae*, сохраняются в перми в качестве реликтов. Собственно пермский комплекс (*Tillyardembiidae*, *Psoropteridae*, *Sylvabestiidae*, *Prygidae* и *Neraphidiidae*) зарождается еще в карбоне (*Neraphidiidae*) и

включает почти исключительно относительно мелких обитателей подстилки с соответствующими адаптациями. Только *Sylvabestiidae* сохранили относительно крупные размеры и характерный образ жизни своих карбоновых предков – подстерегающее хищничество на растениях.

Дальнейшая специализация кнемидолестид семейства *Prugidae* или сходных с ним форм в качестве стратобионтов привела к появлению примитивных *Forficulida* подотряда *Protelytrina* (Аристов, Расницын, 2014). Эта специализация выразилась в появлении параноталий, элитризации переднего крыла с незначительной модификацией жилкования (олигомеризация жилкования, переход вершины SC с R на C, удлинение обводящей жилки и т.д.) и увеличении заднего крыла с появлением его характерного поперечного подгибания.

К кнемидолестидам может относиться нимфа *Permedax effertus* Aristov, 2004 из Чекарды. У этой нимфы длинное веретеновидное тело с короткими ногами. Средние и задние голени направлены назад. Такое тело характерно для стратобионтов. *P. effertus* описан как *Tylliardembiidae* (Aristov, 2004), однако демонстрирует габитуальное сходство и с семейством *Protembiiidae*. Кишечник *P. effertus* плотно набит неорганическим материалом, что может свидетельствовать о питании у уреза воды (см. ниже).

Околоводный образ жизни был свойственен нимфам *Sylvalitoralis calcomessor* (Aristov, 2004) и *S. curculianicus* (Aristov, 2004) из Чекарды. Средние и задние голени этих нимф направлены назад (что свидетельствует о наземном образе жизни). В полости тела этих нимф обнаружены довольно крупные песчинки. На поверхности раскола рядом с отпечатком такие песчинки отсутствуют. Это может свидетельствовать о питании нимф с поверхности субстрата и обитании у уреза воды. Появление песчинок в кишечнике у полностью наземных нимф трудно объяснимо (Новокшенов и др., 2000; Аристов и др., 2006). Отсутствие параноталий и трехчлениковая лапка (если, конечно, речь не идет о ее постепенном расчленении) позволяет предположить принадлежность этих нимф к *Cnemidolestida*. Трехчлениковая лапка не свойственна, за единичными исключениями, ни *Eoblattida*, ни *Reculida*, пронотум обоих отрядов с параноталиями.

С определенной уверенностью можно реконструировать экологию для нимф вероятных эоблаттид *Gurianovella* и *Sylvonympha*. Для них характерно уплощенное тело, расширенное за счет выростов на тергитах, и пронотум с глубокой вырезкой на переднем крае. Края этой вырезки закрывают голову с боков, делая тело более обтекаемым. Такая уплощенная форма тела позволяет эффективнее бороться с течением. Для этой же цели служат прицепные ноги с широко расставленными коксами и направленными вперед голеними, что, помимо фитофилов, характерно и для реофилов. Такое положение ног

ориентирует нимфу, как флюгер, вдоль течения, уменьшая сопротивление воде. Для лучшего «прилипания» ко дну служили и ряды щетинок на ногах у *Sylvonympha*. Коксальные жабры однозначно свидетельствуют о водном образе жизни.

Менее очевидна экология таких нимф как *Kirkorella*, *Tataronympha*, *Sylvalitoralis* и *Permedax*. Эти нимфы не имеют явных реофильных адаптаций: средние и задние голени направлены назад, жабры отсутствуют. *Kirkorella* вероятно вела околоводный или амфибиотический образ жизни, но что указывает, прежде всего, обилие этих нимф в захоронении (полторы сотни нимф и их фрагментов). Достаточно многочисленны и фрагменты *Tataronympha*. Вероятность попадания в захоронение, особенно массово, нелетающих наземных насекомых невелика. Значительная часть экземпляров *Kirkorella* представляет собой недеформированные (не высохшие) экзувии. Такая сохранность экзувиев может объясняться линькой в воде или в непосредственной близости от нее. Однако ноги этой нимфы опорные (с голени назад), а не реофильные (с голени вперед). Вершины голеней с вооружением, что для водных нимф не характерно. Так же для водных нимф, по крайней мере, палеозойских, не характерна маскировочная окраска, свойственная *Kirkorella*.

Нимфы *Sylvalitoralis* и *Permedax* редки и имеют типично сухопутный облик. У *Sylvalitoralis* развит не характерный для водных нимф аролий. Вытянутое, с короткими ногами тело *Permedax* типично для стратобионта. Однако тип питания этих нимф и *Kirkorella* свидетельствует об околоводном образе жизни. В кишечнике некоторых *Kirkorella* и всех *Sylvalitoralis* и *Permedax* встречаются неорганические частицы, в случае *Sylvalitoralis* довольно крупные, расположенные на фоне темных пятен органики. Причем на поверхности раскола рядом с нимфами песчинки отсутствуют. Такие частицы могут появиться в кишечнике наземной нимфы только при детритофагии и питании на литорали с колеблющимся уровнем воды (Новокшонов и др., 2000; Паньков, 2010). Таким образом, эти нимфы вели вероятно наземный, но околоводный образ жизни.

6.3. Отряд Eoblattida.

На сегодняшний день строение тела известно лишь для небольшого количества карбоновых Eoblattida. Для них характерна прогнатная голова и кольцо параноталий, не закрывающих голову сверху. Такие параноталии (в отличие от двулопастных параноталий Dictyoneuridea) служат для защиты крыльев при передвижении в крупноскважинном субстрате (макропостилке или под корой). Адаптацией к обитанию в подстилке является и развитие клавуса в передних крыльях. Клавус представляет собой обособленную, чаще более или менее ланцетовидную анальную область, отделенную глубокой складкой, по

которой проходит CuP. Такая структура облегчает деформацию уплотненного крыла при проникновении в тесные щели (Горохов, 2004) и способствует фиксации крыльев в сложенном состоянии. Еще одной адаптацией для обитания в подстилке является развитие на вершинах голеней характерных шпиков – шпор. Такие шпоры характерны для Eoblattidae и Euryptilonidae. Вместе с тем, параноталии не закрывают голову полностью (как у тараканов), обеспечивая достаточный обзор и указывая на достаточно открытый образ жизни эоблаттид. Кроме того, строение ног карбоновых эоблаттид имеет ярко выраженный фитофильный характер. Ноги могут быть очень длинные (у Sacurgidae), а средние и задние ноги направлены на отпечатках голени вперед. Такое положение характерно для прицепных ног, обеспечивающих подтягивающее движение фитофила, а не опорное герпетобионта. По всей видимости эоблаттиды изначально были фитофилами, способными в случае опасности прятаться в подстилке или под корой, такой образ жизни свойственен многим современным Orthoptera (Горохов, 1995).

В перми часть эоблаттид не утратили связи с растениями. Хотя ноги Ideliidae, Mesorthopteridae и Blattogryllidae не прицепные, строение лапки (наличие крупного аролия и пульвилл) говорит о посещении ими растений. Другая часть, как и тараканы, но в меньшей степени, специализировались как стратобионты (Euryptilonidae, Idelinellidae, Soyanopteridae, Grylloblattidae). Для этой группы характерно увеличение параноталий, закрывающих голову с боков (но все-таки оставляющих ее открытой сверху за счет вырезки на переднем крае паранотального кольца) или же, наоборот, их сильная редукция вместе с крыльями у современных форм: у Grylloblattidae параноталии сохранились в виде полосы вдоль заднего края пронотума. Ноги у этих форм укорочены (Idelinellidae, Soyanopteridae) или на вершинах голеней появляются шпоры (Euryptilonidae, Grylloblattidae). Первоначально Eoblattida были, вероятно, фитофагами, питающимися спорангиями, возможно, сочетая этот тип питания с сапрофагией. Палинофагия (облигатная или факультативная) осталась характерной для пермских Ideliidae. Кишечник некоторых экземпляров, найденных в кунгурском местонахождении Чекарда в Пермском крае, заполнен пылью (Rasnitsyn, Krasilov, 1996). Стратобионтные формы перешли к сапрофагии, некоторые открытоживущие (Megakhosaridae, Blattogryllidae), судя по строению ротового аппарата, были неспециализированными хищниками. Их потомки – современные Grylloblattidae – хищники, питающиеся мелкими членистоногими (Стороженко, 1998).

Таким образом, изначально эоблаттиды были факультативными фитофилами, сходными по образу жизни с хищными кнемидолестидами (см. выше), но отличающимися

от последних по типу питания (палино- и, возможно, сапрофагия). Впоследствии представители отряда перешли к обитанию в подстилке и сапрофагии.

Eoblattida являются единственным отрядом примитивных гриллоновых, для которых достоверно известны нимфальные стадии. Нимфы пермских атактофлебиид *Kirkorella mira* и, вероятно, *Tataronympha kamensis* обитали на суше, вблизи уреза воды. Для них характерны “опорные” ноги с вооружением на голенях. Средние и задние голени направлены назад: такое положение голеней на отпечатке характерно для наземных (или нереофильных водных) насекомых. При таком положении голеней вес насекомого распределяется максимально равномерно. Направленные вперед средние и задние голени обеспечивают не опорное, а подтягивающее движение (Новокшенов и др., 2000; Аристов и др., 2006). Вооружение вершин голеней не характерно для водных насекомых, поэтому массовый характер захоронения нимф атактофлебиид и в Чекарде и в Тихих Горах указывает видимо лишь на околководный, но не водный образ жизни этих нимф. Не предполагая околководности нимф атактофлебиид, едва ли удастся объяснить их массовое попадание в захоронение.

Gurianovella sylphidoides и *Sylvonympha tshekardensis* отнесены к эоблаттидам на основании сходства с *K. mira*. Однако, в отличие от предыдущего вида эти нимфы известны по одному-двум отпечаткам и не могут быть с уверенностью отнесены к какому-либо семейству *Eoblattida*. Образ жизни *G. sylphidoides* и *S. tshekardensis* был иным, чем у *Kirkorella mira* и нимф современных *Grylloblattidae*. Для них характерно уплощенное тело с длинными выростами на тергитах брюшка, направленные вперед “прицепные” средние и задние ноги с бахромой из щетинок (*S. tshekardensis*), или вперед направлены только задние голени, а щетинки отсутствуют (*G. sylphidoides*). Для обоих видов характерны коксальные жабры (Аристов и др., 2006). Эти адаптации указывают на образ жизни облигатного реофила. По типу питания нимфы эоблаттид были сапрофагами.

Нимфы современных эоблаттид семейства *Grylloblattidae* ведут образ жизни, сходный с имаго (Стороженко, 1998).

Глава 7. ФИЛОГЕНИЯ НАДОТРЯДОВ И ОТРЯДОВ GRYLLONES И ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ИНФРАКЛАССА В ПАЛЕОЗОЕ

7.1. Взгляды разных авторов на филогению примитивных гриллоновых

Представления о родственных отношениях и историческом развитии примитивных гриллоновых, также как и о их систематике (см. главу 1.2), далеки от устоявшихся и существенно различны не только у разных исследователей, но и часто у одного и того же в разное время.

По мнению А.В. Мартынова (1938) предками надотряда Orthopteroidea (отряды Orthoptera-Saltatoria и Phasmatodea) являлись представители Protorthoptera s.str. К этому отряду Мартынов относил семейства Oedischiidae и Stenaropodidae. Отряд Paraplecoptera был назван предком Plecopteroidea (веснянки Plecoptera и эмбии Embioidea) и Dermapteroidea (уховертки Dermaptera и Hemimeroidea). От параплекоптер произошли также Grylloblattodea, Нурперлиды, Надентомоиды, Протембииды, Миомоптеры и Протелитроптеры. Предками Blattopteroidea (тараканы Blattodea, богомолы Mantodea и термиты Isoptera) были представители отряда Protoblattoidea (Мартынов, 1938). Состав отрядов Protoblattoidea, Paraplecoptera рассматривается в главе 1.2.

А.Г. Шаров (1968) выводил всех Polyneoptera от отряда Protoptera (= Paoliida, см. главу 1.2). Его потомки, отряд Protoblattodea (включая Paraplecoptera) относились к Plecopteroidea и были предками других веснянкообразных (Plecoptera и Embioptera) и отряда Protorthoptera. Последний включал семейство Stenaropodidae (=Geraridae: Горохов, 2004), относился к надотряду Orthopteroidea и был предком Orthoptera, Phasmatodea и Titanoptera. Остальные гриллоновые были потомками тараканов Blattodea и относились к надотрядам Blattopteroidea (Blattodea, Mantodea, Isoptera, Grylloblattodea и Zoraptera) и Dermapteroidea (Protelytroptera и их потомки Dermaptera).

Ф.М. Карпентер относил всех гриллоновых к Eхopterigota (Neoptera), не уточняя филогенетических отношений между ними (Carpenter, 1992, fig. 10).

В соответствии с точкой зрения А.П. Расницына предками примитивных гриллоновых (и всех остальных насекомых) являлся отряд Paoliida. Отряд был отнесен в качестве надотряда к Scarabaeones (Расницын, 1980), или рассматривался как отряд неясного положения в пределах подкласса Scarabaeona (Rasnitsyn, 2002). От паолиидовых в карбоне отделились отряды Eoblattida, Grylloblattida, Gryllida (Orthoptera) и Gerarida (Расницын, 1980). Эоблаттидовые (часть карбоновых представителей наших Eoblattida и Cnemidolestida) дали начало тараканам и далее термитам и богомолам. От гриллоблаттидовых, куда были включены в основном пермские представители наших Eoblattida, Cnemidolestida и Reculida, произошли веснянки, эмбии и предки ухове́рток

протелитроптеры. Отряды Grylloblattida, Perlida, Embiida, Protelytrida и Forficulida представляют собой надотряд веснянкообразных насекомых (Perilidea). Кроме тараканов и гриллоблаттидовых, от паолиид произошли прямокрылые Gryllida (Orthoptera), ставшие предками палочников Phasmida (эти два отряда составляли надотряд Gryllidea), и не оставивший потомков отряд Gerarida. Туда были включены карбоновые ископаемые, объединенные А.Г. Шаровым (1962) в надсемейство Gerraroidea и соответствующие части наших Eoblattida и Cnemidolestida (Расницын, 1980).

Позднее (Rasnitsyn, Quicke, 2002) схема была существенно изменена. Предками всех гриллоновых были указаны произошедшие от паолиидовых эоблаттидовые. Отряд Eoblattida не был отнесен к какому-либо надотряду, и в его состав вошли еще и прежние Geraridea. От эоблаттидовых произошли тараканы, вместе с термитами и богомолами составляющие надотряд Blattidea. Независимо от них, от эоблаттидовых произошел отряд Grylloblattida приблизительно того же состава, что и ранее у Расницына (1980), ставший предком остальных веснянкообразных насекомых. К ним, кроме гриллоблаттид, были отнесены веснянки, ухвертки (включая Protelytrida) и эмбии. Прямокрылообразные насекомые (Gryllidea) происходили от включенных в отряд Eoblattida гераридовых и объединяли Orthoptera с их потомками – палочниками Phasmatida и титанооперами Mesotitanida. Позднее А.В. Горохов (2004) перенес гераридовых в титанооптер, что сделало отряд Titanoptera предками остальных прямокрылообразных – Orthoptera и Phasmatida.

Д.Гримальди и М.Энгель выводили большую часть Polyneoptera из отряда Protorthoptera, а тех, в свою очередь, из паолиидовых. Часть полинеоптер отнесена к Dictioptera (Blattaria, Isoptera и Mantodea) и представляет собой отдельную ветвь (Grimaldi, Engel, 2005).

7.2. Используемые филогенетические методы.

Взамен чисто интуитивного метода, использовавшегося в прошлом, во второй половине 20-го века было предложено несколько более четких, но существенно различающихся между собой подходов, из которых более актуальны кладистика, теоретически близкая к ней, но для палеонтолога не актуальная молекулярная филогенетика, и филетика (Расницын, 2002; Rasnitsyn, 2006). При всей критике, которой подвергается кладистика (см. цитированные работы в разделе 7.3), значимость одного из центральных ее положений, понятия синапоморфии как эволюционной новации, сопровождавшей отделение группы от ее предка, не вызывает сомнения. Выявление синапоморфий (рис. 7.1), пусть не всегда в явном и формализованном виде, составляет неременный компонент наших реконструкций филогенеза (рис. 7.1).

С другой стороны, поскольку идентификация синапоморфии всегда в той или иной мере гипотетична, в целях взаимного контроля нами использовался метод прослеживания эволюционных последовательностей во времени, опирающийся на палеонтологическую презумпцию для групп согласно классификации Расницына (2002). Примеры такого прослеживания (происхождение эмбий, уховертков и прямокрылых) приведены ниже.

7.3. Ранний филогенез гриллоновых

Основная дифференциация гриллоновых насекомых приходится на верхний карбон (пенсильваний). Из отложений этого времени известны представители всех четырех надотрядов гриллоновых и большинство входящих в них палеозойских отрядов. Надотряд Paoliidea представлен отрядом Paoliida, Blattidea включают Eoblattida, Blattida и Reculida, Perlidea – Snemidolestida, Gryllidea – Orthoptera и Titanoptera. В пермь переходят все перечисленные отряды, кроме Paoliida, появляются веснянки (Perlida), уховертки (Forficulida) и палочники (Phasmatida). Расхождение таракано- и веснянкообразных гриллоновых приходится на намюрский век карбона. Позднее, в вестфальском веке, от веснянкообразных обособляются примитивные прямокрылообразные (рис. 7.1).

Наиболее примитивными крылатыми насекомыми считаются карбоновые (намюрские и вестфальские) представители отряда Paoliida. Предполагается, что этот отряд произошел от первичнобескрылых щетинохвосток (отряд Machilida =^oArchaeognata, включая Monura) и был предком остальных крылатых насекомых (Расницын, 1976; Rasnitsyn, 2002). Отряд Paoliida отнесен нами к надотряду Paoliidea инфракласса Gryllones (Rasnitsyn, Aristov, 2016). Паолииды были крупными фитофильными насекомыми, питающимися содержимым спорангиев. Голова паолиид субпрогнатная, подвижная (за счет отсутствия параноталий на пронотуме) с очень длинными антеннами. Ноги также очень длинные, средняя и задняя пара ног прицепная, на отпечатках направленная голенью вперед, лапки длинные, с крупным аролием и, возможно, плантулами на 1-4 члениках. Такое положение голеней характерно для прицепных ног, обеспечивающих подтягивающее движение фитофила, а не опорное, с голенью, направленными назад, как у герпетобионтов. Этот комплекс признаков является адаптацией к обитанию на растениях. Крылья низкокрышевидно складывающиеся, с примитивным жилкованием. Прекостальное поле отсутствует, SC впадает в R, RS начинается в базальной трети крыла, чаще с передними ветвями в интеррадиальном поле. M начинает ветвиться у середины крыла за основанием RS, M₅ впадает в CuA до ее разделения на ветви. CuA гребенчатая назад, не разделена на CuA₁ и CuA₂, иногда с передними ветвями в медиальном поле и всегда с задними ветвями в интеркубитальном поле. CuP чаще простая. Заднее крыло сходно с передним, анальная область задних крыльев не увеличена и не подгибается.

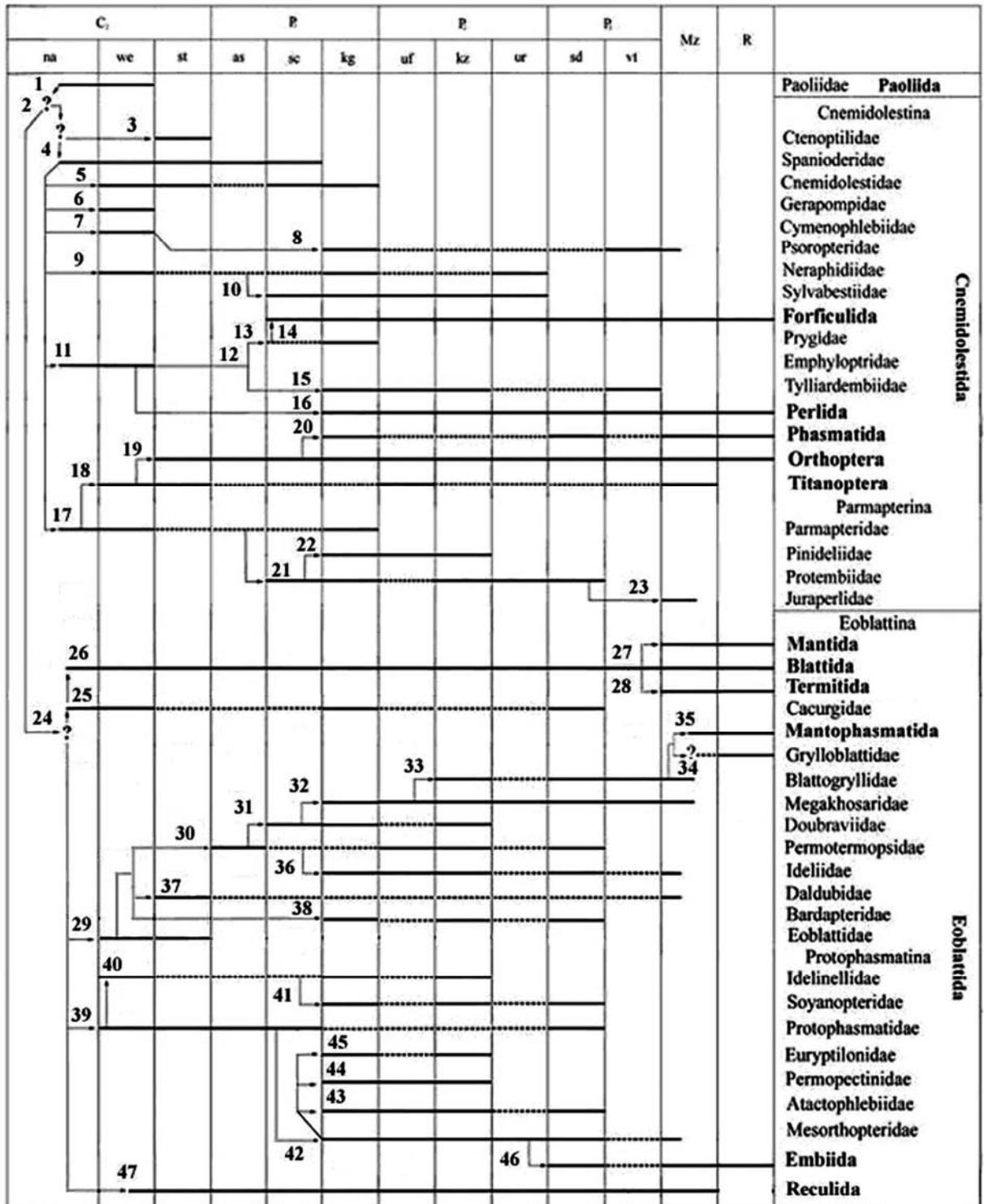


Рис. 7.1. Филогения примитивных гриллоновых

Рис. 7.1 Филогения гриллоновых насекомых.

Условные обозначения:

- 1 – Появление крыльев.
- 2 – Появление в задних крыльях анальной области, подворачивающейся по линии, проходящей перед второй анальной жилкой.
- 3 – Полимеризация CuA.
- 4 – Редукция задних ветвей CuA.
- 5 – Редукция MP.
- 6 – Смещение первого развилка CuA к ее основанию.
- 7 – Появление анастомоза M+CuA.
- 8 – Смещение первого развилка CuA к анастомозу M+CuA.
- 9 – Смещение первого развилка M в базальную треть крыла.
- 10 – Редукция развилка на вершине SC.
- 11 – Редукция ветвей CuA.
- 12 – Появление анальной петли в передних крыльях.
- 13 – Смещение основания RS в дистальную половину крыла.
- 14 – Элитризация передних крыльев, появление параноталий.
- 15 – Смещение первого развилка M к середине крыла.
- 16 – Появление излома на RS (“X-образная структура”), адаптация нимф к водной среде.
- 17 – Появление анастомоза M₅+CuA₁.
- 18 – Появление прекостального поля и ветвления CuP.
- 19 – Редукция ветвей CuP, адаптации к прыжку.
- 20 – Появление жилкования субпараллельного краю крыла.
- 21 – Анастомоз оснований M и CuA.
- 22 – Появление ветвления CuA₂.
- 23 – Смещение RS к середине крыла.
- 24 – Появление параноталий пронотума.
- 25 – Переход вершины SC на C.
- 26 – Появление клавуса.
- 27 – Синапоморфий не найдено.
- 28 – Смещение первого развилка M в базальную треть крыла.
- 29~~31~~ – Сокращение количества ветвей CuA.
- 30~~33~~ – Разделение CuA на CuA₁ и CuA₂.
- 31 – Сужение костального поля.
- 32 – Слияние оснований M и CuA.
- 33 – Редукция крыльев.
- 34 – Полная редукция параноталий, появление крупного аролия и простых церков.
- 35 – Частичная редукция параноталий и глаз.
- 36 – Появление гребня CuA, меняющегося с заднего на передний.
- 37 – Переход M₅ со ствола M на MP.
- 38 – Хаотичное ветвление CuA.
- 39 – Редукция задних ветвей CuA в переднем крыле.
- 40 – Редукция M₅.
- 41 – Расширение интеррадиального поля.
- 42 – Редукция M₅, смещение первого развилка M базальнее основания RS.
- 43 – Смещение первого развилка MP к ее основанию.
- 44 – Появление тонких, с изломами ветвей MP и CuA.
- 45 – Анастомоз оснований M и CuA.
- 46 – Редукция параноталий и анального веера заднего крыла, появление синусов.
- 47 – Появление разделения CuA на CuA₁ и CuA₂ при редукции M₅.
- 48 – Появление закрывающих голову параноталий и клавуса.
- 49 – Появление хватательных передних ног.
- 50 – Редукция параноталий, укорочение SC и R в передних крыльях, социальность.

Paoliida, вероятно, были малоподвижными специализированными обитателями растительности, питающимися содержимым спорангиев (палинофагами). Такой образ жизни можно реконструировать исходя из наличия адаптаций облигатного фитофила и отсутствия адаптаций хищника. К первым относятся субпрогнатная голова с очень длинными антеннами и длинные, прицепные ноги. Ко вторым – прогнатная голова и хватательные (сильно увеличенные или вооруженные) передние ноги.

Потомок паолиид, ставший общим предком всех остальных гриллоновых, на сегодняшний день не известен. От паолиид он должен был отличаться в основном наличием подгибающейся анальной области заднего крыла, поскольку большая часть других известных признаков паолиид была унаследована базальными эоблаттидовыми семейства *Cacurgidae* (общий облик и примитивное жилкование) и кнемидолестидовыми семейства *Stenoptilidae* (отсутствие параноталий). Соответственно указанные семейства не могли быть предками друг друга и должны выводиться непосредственно от указанного общего предка. Обособление последнего от паолиид, сопровождавшееся расширением и подгибанием анальной области заднего крыла, могло быть связано с совершенствованием полета. Увеличение полезной площади крыла для таких крупных и тяжелых насекомых, какими были паолииды, должно было повышать их летные качества. Обсуждаемый предок был, вероятно, как и паолииды, палинофагом, питающимся содержимым спорангиев. Этот тип питания был унаследован примитивными эоблаттидовыми.

По отсутствию параноталий общий предок был, вероятно, больше сходен с кнемидолестидовыми, однако по жилкованию он был более близок к какургидам, за исключением вершины SC, заканчивающимся у него на R. Тем не менее, если эта предковая группа будет найдена, по сочетанию переднеспинки без параноталий и подворачивающейся анальной области заднего крыла ее формально придется отнести к кнемидолестидовым.

Примитивные какургиды сходны с паолиидами и отличались от общего предка с ктеноптилидами только наличием параноталий. Последнее могло бы указывать на их переход в более тесные пространства, скорее всего в скважины макроподстилки (относительно крупномерного опада карбоновых лесов): в этих скважинах параноталии при движении будут защищать крылья и глаза. Однако фитофильный облик какургид, унаследованный от паолиид, и форма параноталий, более похожая на таковые палеодиктиоптер, чем тараканов, делает это предположение сомнительным. Скорее их параноталии служили, как и у палеодиктиоптер, защитой уязвимого основания крыла при столкновении с препятствием при полете. Удар по более дистальной части менее опасен из-за меньшей силы инерции и грозит лишь изгибом переднего края крыла. А удар по

основанию чреват надломом или даже обрывом крыла. Кроме того, переднегрудные параноталии могли быть полезны и как дополнительная, пусть и пассивная, летная поверхность. Впоследствии переднегрудные параноталии были удачно использованы для защиты крыла и, в той или иной степени, головы при переходе к наиболее характерному для надотряда образу жизни в крупнокваженном субстрате (в лесной подстилке, под отставшей корой деревьев и т.п.). Заднее крыло *Casurgidae* известно плохо, но, судя по сохранившемуся фрагменту (Béthoux, 2006), CuP в заднем крыле у *Casurgus* заканчивалась у середины крыла. При такой длинной CuP анальная область была крупной и, вероятнее всего, подворачивалась в покое.

Как и паолииды, какургиды обладали адаптациями фитофила и при этом не имели адаптаций к хищничеству. Вероятно, какургиды, как и их предки, питались содержимым спорангиев.

Примитивные гриллоновые, предковые для остальных кнемидолестидовых, были менее специализированными фитофилами (ноги и антенны гораздо короче), чем паолииды и какургиды. Жилкование же их переднего крыла более специализированное (ветвление RS и M сокращено, CuA гипертрофирована). Переход от генерализованного жилкования паолиид к достаточно специализированному у ктеноптилид вероятно было связано с усилением из подвижности как на субстрате (на растениях, а возможно и на подстилке), так и в воздухе. Это увеличение подвижности было связано с переходом к хищному образу жизни. На хищничество указывает прогнатная подвижная голова с мандибулами, несущими острые зубцы.

7.4. Эволюция отряда *Cnemidolestida*

В намюрском веке (формация Тупо в Китае: местонахождение Сяхэнь, см. главу 6.3) появляются первые, наиболее примитивные веснянкообразные насекомые – отряд *Cnemidolestida*. Наиболее примитивными кнемидолестидовыми является семейство *Ctenoptilidae* (*Cnemidolestida*: *Cnemidolestina*). От своих предков, общих с эоблаттидами (см. выше), они унаследовали фитофильные адаптации в строении тела (отсутствие параноталий и прицепные ноги) и архаичные черты в жилковании (передние ветви RS в интеррадиальном и задние ветви CuA в интеркубитальном полях). От предполагаемого предка гриллоновых примитивные *Ctenoptilidae* отличаются, прежде всего, доминированием CuA в переднем крыле. Одной из особенностей *Ctenoptilidae* является наличие прекостального поля (при отсутствии остальных апоморфий ортоптероидов). Вероятно, этот признак возникает у ктеноптилид независимо от *Gryllidea*. У предков прямокрылообразных кнемидолестидовых *Parmapteridae* прекостальное поле отсутствует. Сходным образом, нормальное для прямокрылообразных прекостальное поле независимо

возникает в одном из верхнепермских родов семейства Chaulioditidae (Аристов, 2013). Ни у других представителей этого семейства, ни у других семейств отряда Reculida, к которому относятся хаулиодитиды, этот признак не известен (Aristov, 2015a).

Кнемидолестидовые произошли от общего с зоблаттидовыми предка (см. выше), перейдя к хищничеству. При этом большинство, по крайней мере карбоновых, кнемидолестидовых сохранили связь с растениями и вели образ жизни, сходный с современными богомолами. Изменение типа питания повлекло за собой появление ряда адаптаций к более активному, чем у паолиид, образу жизни. Наиболее примитивными представителями кнемидолестидовых (после Stenoptilidae) вероятно является карбон-пермское семейство Spanioderidae. Жилкование крыльев примитивных намюрских представителей этого семейства в целом сходно с паолиидами, отличаясь в основном отсутствием слепых ветвей RS и CuA и доминированием последней при сокращении M. В результате совершенствования полета крыло кнемидолестидовых становится костализованным и приобретает более «летную», не сужающуюся к вершине, форму, жилкование олигомеризуется и упорядчивается. На хищный и фитофильный образ жизни указывает подвижная голова (пронотум без параноталий, иногда вытянутый), хватательные передние ноги у некоторых представителей отряда (с вооружением или без него, но тогда сильно увеличенные) и прицепные (с направленными вперед голеньями) средние и задние ноги. Вероятно, не все карбоновые кнемидолестидовые были облигатными фитофилами. У некоторых представителей выражены незамкнутое прекостальное поле, клавус и неприцепные средние и задние ноги. Эти признаки свойственны обитателям макроподстилки.

Эта тенденция продолжилась в перми. За единичными исключениями пермские кнемидолестидовые приобретают адаптации стратобионтов. Тело уменьшается в размерах, становится вытянутым, ноги укорачиваются. Функцию защиты крыльев при передвижении в щелях (при отсутствии параноталий) берет на себя увеличенная голова и пронотум и/или костальная лопасть. Лишь у некоторых групп (преимущественно представители подотряда Parmapterina) сохраняются адаптации к фитофилии или к открытому образу жизни.

В намюрском веке карбона от Stenoptilidae или форм, сходных с ними (Stenoptilidae известны только из стефанских отложений), появляются первые представители Spanioderidae. От своих предков ктеноптилид спаниодериды отличаются редукцией прекостального поля и задних ветвей CuA. Спаниодериды были предками всех остальных кнемидолестидовых. Основная масса палеозойских Cnemidolestida появляется в вестфальском веке. В это время появляются первые Cnemidolestidae, представители

которого обособились от спаниодерид за счет характерной CuA, образующей два направленных друг к другу гребня. Кроме того, в отличие от спаниодерид, для кнемидолестид характерна частичная или полная редукция MP и тенденция к смещению основания RS к вершине крыла. Для Gegaromptidae, кроме этой же тенденции, характерна декостализация крыла и увеличенная по сравнению с предками, гребенчатая назад CuA. Для других Cnemidolestina, напротив, характерна редукция CuA. Смещение первого развилка CuA к заднему краю крыла и слияние основания M с CuA характерно для карбоновых Cumenophlebiidae и их потомков пермских Psoroptera. Псороптериды отличаются от цименофлебиид костализованным крылом и олигомеризованным RS. Такое же смещение первого развилка CuA характерно для представителей Neraphidiidae, особенно пермских представителей этого семейства. Эта тенденция (вплоть до полной редукции ветвей CuA) сохраняется и у потомков нерафидиид Sylvabestiidae. У последних, кроме того, вершина SC переходит на C.

В намюрском веке от спаниодерид произошли намюрско-вестфальские Emphyloptera. Для последних характерна редукция ветвей CuA, становящейся меньше RS. Этот признак нетипичен для гриллоновых насекомых (Rasnitsyn, 2002) и характерен для этого семейства, Cumenophlebiidae, Pterygidae и некоторых Sylvabestiidae. Одним из этих потомков является раннекунгурское семейство Pterygidae, предок ухверток (Аристов, Расницын, 2014). Пteryгиды отличаются от эмфилоптерид появлением в жилковании черт, характерных для примитивных ухверток Protelytroptera. У Pterygidae уменьшается и укорачивается RS, редуцируется развилка M, появляется обводная жилка вдоль заднего края крыла. Кнемидолестидовые Pterygidae отличаются от примитивных ухверток главным образом отсутствием параноталий и увеличенной, клавишообразной анальной областью переднего крыла. От эмфилоптерид, параллельно с веснянками (см. ниже), произошли и Tillyardembiidae, отличающиеся смещением вперед развилка M и полимеризацией CuA.

В намюре от Spanioderidae обособляются Parmapteridae (Parmapterina). У пармаптерид появляется разделение CuA на CuA₁ и CuA₂, место впадения M₅ смещается со ствола CuA на CuA₁. От пермских Parmapteridae в сакмарском веке перми происходят Protembiiidae и позднее, в кунгурском веке, Pinideliidae. Для протембиид характерна тенденция к уменьшению размеров и образованию анастомозов RS+M и/или M+CuA. Для единственной протембииды, сохранившей свободную M (род Tsherkardembia: рис. 5-27, к), как и для всех пармаптерин, характерно впадение M₅ в CuA₁. Pinideliidae обособляются от Parmapteridae за счет перехода вершины SC на C и появлению ветвления задней ветви CuA. Первые мезозойские (среднетриасовые) Juraperlidae были потомками пермских Pinideliidae. Прекостальная лопасть последних была преобразована в прекостальное поле

за счет появления короткой у триасовых форм ложной кости (Aristov, 2016, fig. 5), развилок на CuA_2 редуцирован. Вершина SC вторично образовала развилок на C и R.

7.5. Происхождение других отрядов веснянкообразных (надотряд Perlidea).

В ранней перми появляются остальные представители веснянкообразных насекомых – веснянки и уховертки. Древнейшие веснянки известны с кунгурского века нижней перми (Sinitshenkova, 2002). Наиболее вероятным предком этого отряда являются намюрско-вестфальские кнемидолестидовые Emphylopteridae (Aristov, 2014). И по жилкованию и по известным деталям строения тела эмфилоптериды очень близки к Perlida, и один из родов этого семейства был даже описан как древнейшая веснянка (Béthoux et al., 2011). Однако, по жилкованию передних крыльев они отличаются от веснянок выпуклой после основания SC, прямому RS и раннему, в базальной трети крыла, первому развилку M, который расположен ближе к основанию RS, чем к вершине SC. У веснянок SC вогнутая по всей длине, RS с изломом в местах впадения мощных поперечных r-rs и rs-m, M ветвится у середины крыла, на значительном расстоянии от M_5 , чаще ближе к вершине SC, чем к основанию RS (Синиченкова, 1987). По строению заднего крыла Emphylopteridae также ближе к Cnemidolestida, чем Perlida. RS у эмфилоптерид свободный, без излома, образует задний гребень ветвей, переходящий в передний у вершины крыла (Bethoux et al., 2011, fig. 2A). У веснянок (кроме Perlopseidae: Расницын, 1980, рис. 79) RS заднего крыла слит с M, а само основание RS редуцировано. Гребенчатая вперед передняя ветвь RS характерна для передних и задних крыльев некоторых Cnemidolestidae, передних крыльев Spanioderidae и Tillyardembiidae, но не для Perlida. Значительных различий в строении тела между эмфилоптеридами и веснянками не наблюдается. Однако, следует отметить, что средние и задние ноги Emphylopteridae прицепные (с голенью направленными вперед). Этот признак характерен для реофильных нимф веснянок и лишь для некоторых имаго (Синиченкова, 1987). Еще одним аргументом в пользу отнесения эмфилоптерид к кнемидолестидовым служит отсутствие в докунгурских отложениях водных нимф, которых можно было бы отнести к веснянкам. Наличие таких нимф является одной из основных апоморфий отряда Perlida (Sinitshenkova, 2002)

Древнейшие уховертки из подотряда Protelytrina известны с сакмарского века нижней перми (Shcherbakov, 2002). Наиболее вероятным предком Forficulida являются кнемидолестидовые семейства Pnygidae (Расницын, Аристов, 2014). Это семейство демонстрирует сходство с отрядами Cnemidolestida и Forficulida (подотряд Protelytrina). По строению тела Pnyg absurdus Rasnitsyn et Aristov, 2014 наиболее сходен с Kungurembia

pallida Aristov, 2004 из кунгурско-казанского семейства Tillyardembiidae (Cnemidolestida). Оба этих вида с длиной тела менее сантиметра, с крупной головой, небольшим пронотумом без параноталий, передними ногами вдвое короче задних, широко расставленными задними коксами, мощным, длинным яйцекладом и длинными церками (Aristov, 2004). *P. absurdus* отличается более толстыми антеннами, мелкими глазами и мощными бедрами на задних ногах, вероятно имевших прыгательную функцию. Судя по положению бедер, задние голени прыгид были направлены вперед. Если первые два признака известны у некоторых кнемидолестидовых (Protelmiidae: Aristov, Rasnitsyn, 2011), то расширение задних бедер для них уникально. Строение тела протэлитрин изучено в меньшей степени, чем у зоблаттид, и известно для семейств Archelytridae, Protelytridae, Blattelytridae (Carpenter, Kukalová, 1964; Kukalová, 1965) и Bardocoleidae (Shcherbakov, 2002). Система подотряда приводится по Д.Е. Щербакову (Shcherbakov, 2002). От всех протэлитрин Pterygidae отличаются отсутствием параноталий. В остальном, это семейство сходно с представителями Bardocoleidae из Чекарды. Задние голени бардоколеид на отпечатке направлены вперед и наружу (Расницын, Аристов, 2014). Такое положение голеней свидетельствует или о подтягивающей (реофилы и специализированные фитофилы), или о прыгательной функции ног. Голени, направленные назад и внутрь, характерны для ходильных и бегательных ног насекомых. Возможно, задние ноги Bardocoleidae, как и Pterygidae, несли прицепную или даже прыгательную функцию, хотя и не имели типично прыгательных бедер. У бардоколеид известен так же довольно длинный мощный яйцеклад (Расницын, Аристов, 2014). По жилкованию передних крыльев Pterygidae сходны как с зоблаттидами, так и с протэлитринами. Среди зоблаттид наиболее сходно с Pterygidae семейство Tillyardembiidae, особенно уфимская *Kamamica promota* Rasnitsyn et Aristov, 2014. Этот вид отличается по жилкованию от остальных тильярдембиид слитым с CuA основанием M и близок по этому признаку к прыгидам. В остальном Pterygidae отличаются от Tillyardembiidae в основном более сильной олигомеризацией жилкования, смещением основания RS к середине крыла, и смещением вершины CuP в дистальную треть крыла. Среди протэлитрин Pterygidae сходны с Archelytridae по SC, впадающей в R, ветвящемуся RS и CuA, особенно с родом *Megelytron* Tillyard, 1931 из Эльмо по слитым основаниям M и CuA. От последнего Pteryg отличается не элитризованным крылом, короткой обводной жилкой вдоль заднего края крыла (не слитой с CuP) и меньшим количеством анальных ветвей.

Следует отметить, что жилкование переднего крыла Pteryg в некоторых деталях выглядит более специализированным, чем жилкование наиболее примитивной архэлитриды – *Archelytron* Carpenter et Kukalova, 1964 из сакмарского местонахождения

Обора в Чехии. У последнего основания М и CuA не слиты, а соединены М₅, CuA с многочисленными окончаниями, анальных жилок пять, поля между ними не расширены (Расницын, Аристов, 2014). Следует отметить, что некоторые признаки превращения переднего крыла в надкрылье (его элитризации), столь характерного для уховерток (включая протэлитриновых), появляются уже у Tillyardembiidae и Pterygidae. В частности, у них происходит ослабление крылового гофра в результате постепенного перехода изначально вогнутых жилок SC и CuP в выпуклое состояние. У Tillyardembiidae и Pterygidae по крайней мере вершина CuP выпуклая, а у Tillyardembiidae сверх того и SC выпуклая за базальной третью крыла. У спаниодерид SC и CuP вогнутые. В целом, несмотря на сходство с некоторыми Protelytrina, прыгиды были отнесены к кнемидолестидовым на основании отсутствия параноталий, не элитризованных передних и коротких (не длиннее передних) задних крыльев (Расницын, Аристов, 2014; Aristov, 2014). От остальных семейств отряда, прежде всего от наиболее близкого семейства Tillyardembiidae, Pterygidae отличаются, в основном, сочетанием поздно начинающегося RS, очень длинного клавуса и прыгательных задних ног. Наличие параноталий у протэлитриновых является вторичным признаком, следствием адаптации к обитанию в подстилке. Жилкование Pterygidae может выводиться из такового Tillyardembiidae за счет сокращения числа окончаний RS, М, CuA и смещения вперед основания RS, вершин CuP и анальных жилок. Вероятно прыгиды произошли от неизвестных пока сакмарских или более древних тильярдембиид или сходных с ними форм.

7.6. Происхождение прямокрылообразных (надотряд Gryllidea)

От кнемидолестидовых берут свое начало и прямокрылообразные насекомые. По мнению А.В. Горохова (2004), наиболее примитивным отрядом прямокрылообразных являются Gerarida. В качестве предков этого отряда указаны Eoblattida *sensu* Rasnitsyn, 2002, а основной апоморфией была названа ветвящаяся CuP переднего крыла. Кроме этого, для герарид, как и для остальных прямокрылообразных, характерно отделенное ложной костью прекостальное поле, SC, заканчивающаяся на С, смещенные к середине крыла основание RS и первый развилок М и разделение CuA на CuA₁+M₅ и CuA₂ (Горохов, 2004). R и CuA₁+M₅ у Gerarina выпуклые, RS и М резко вогнуты. Большинство перечисленных признаков характерно для карбоновых Cheliphlebiidae (Aristov, 2014), которые отличаются от герарид только наличием задних ветвей CuA в интеркубитальном поле и простой CuP. Сходство это таково, что делает хелифлебиид более сходными с гераридами, чем с другими примитивными гриллоновыми. В связи с этим предпочтительнее рассматривать Cheliphlebiidae как Gryllidea ordinis incertis.

По отдельности все выше перечисленные апоморфии прямокрылообразных известны у нескольких семейств примитивных гриллоновых (Parmapteridae, Protrembiidae и Jurapterlidae), отнесенных к подотряду Parmapterina отряда Cnemidolestida (Aristov, 2016). Для семейства Parmapteridae характерен анастомоз M_5+CuA_1 . Для рода Parmaptera, кроме того, известно смещение к середине крыла основания RS и первого развилка M, а для одного из видов Heterologus – короткий развилок на CuP. У Heterologus R, M базальнее M_5 , сама M_5 и CuA_1 резко выпуклые, RS и M вогнутые. У некоторых Protrembiidae выражен анастомоз M_5+CuA_1 и костальная лопасть (участок в основании костального поля, отделенный складкой, функциональный аналог прекостального поля). Для всех Jurapterlidae характерна типичная ложная коста, для Ferganomadygenia – впадение M_5 в CuA_1 и короткий развилок на CuP, для Jurapterla – смещение основания RS к середине крыла. У последнего рода M_5 впадает в CuA перед самым ее развилком. Общим отличием перечисленных семейств от прямокрылообразных является SC, заканчивающаяся на R или развилком на R и C. Параноталии пронотума у перечисленных семейств, как и у герарид, отсутствуют. Таким образом, вероятно, герариды являются потомками карбоновых пармаптерин, сходных с Parmapteridae, у которых вершина SC перешла на C, появилось прекостальное поле (строение основания костального поля Parmapteridae не известно) и раннее ветвление CuP. Для пармаптерин, по крайней мере для Parmaptera, можно предположить образ жизни хищного фитофила. Для этого насекомого характерны ряды шипиков на длинных, вероятно хватательных, передних бедрах и отсутствие параноталий, указывающее на фитофилию. Для титаноптер и примитивных прямокрылых также реконструируется образ жизни малоспециализированных фитофильных хищников, способных при опасности прятаться в подстилке (Горохов, 1995; 2004).

7.7. Эволюция отряда Eoblattida

Основным направлением ранней эволюции тараканообразных насекомых первоначально был переход к скрытому образу жизни в макроподстилке и смена палинофагии на сапрофагию или хищничество. К тараканообразным насекомым мы относим отряд Eoblattida (включая упоминавшихся Casurgidae), их потомков тараканов и произошедших от последних богомолы и термитов. Ниже обсуждается происхождение от эоблаттидовых также рекулидовых и мантофасматид с эмбиями (Aristov, 2015; Aristov, 2017).

Для Eoblattida было характерна прогнатная или субпрогнатная голова и параноталии, образующие полное кольцо, но за редкими исключениями не закрывающее голову сверху. Ноги иногда с развитыми шпорами, задняя пара обычно прицепная в карбоне и всегда опорная в перми. У примитивных представителей отряда в передних крыльях развит

клавус. Клавус представляет собой обособленную, чаще более или менее ланцетовидную, анальную область, отделенную глубокой складкой, по которой проходит CuP. Такая структура облегчает деформацию уплотненного крыла при проникновении в тесные щели (Горохов, 2004) и способствует фиксации крыльев в сложенном состоянии. Строение лапки с очень крупным аролием у пермских эоблаттид *Ideliidae* указывает на то, что они, как и карбоновые *Casurgidae*, не потеряли связи с растениями. В перми эта связь выражена слабее, чем в карбоне – прицепные «фитофильные» задние ноги у пермских эоблаттид не известны. Тем не менее, некоторые эоблаттиды все же посещали растения и питались на них (кишечник некоторых пермских *Ideliidae* заполнен пылью: Rasnitsyn, Krasilov, 1996). В целом можно сказать, что палеозойские эоблаттиды были адаптированы к обитанию в подстилке, но облигатными стратобионтами в большинстве своем не были. По всей видимости, эоблаттиды изначально были фитофилами (тамнобионтами), способными в случае опасности прятаться в подстилке или под корой: такой образ жизни свойственнее многим современным Orthoptera (Горохов, 1995).

Другая часть эоблаттид в перми, подобно тараканам, но в меньшей степени, специализировались как стратобионты (*Euryptilonidae*, *Idelinellidae*, *Soyanopteridae*, *Grylloblattidae*). Для этой группы характерно увеличение параноталий, закрывающих голову с боков (но все-таки оставляющих ее открытой сверху за счет вырезки на переднем крае паранотального кольца) или же, наоборот, их сильная редукция вместе с крыльями у современных форм. Ноги у специализированных стратобионтов укорачиваются (*Idelinellidae*, *Soyanopteridae*), на вершинах голеней появляются шпоры (*Euryptilonidae*, *Grylloblattidae*). Первоначально *Eoblattida* были, вероятно, фитофагами, питающимися содержимым спорангиев. Их стратобионтные потомки перешли к сапрофагии, некоторые открытоживущие (*Megakhosaridae*, *Blattogryllidae*), судя по строению ротового аппарата, были неспециализированными хищниками. Их потомки – современные *Grylloblattidae* – хищники, питающиеся мелкими членистоногими (Стороженко, 1998). Таким образом, изначально эоблаттидовые были фитофилами, сходными по образу жизни с хищными кнемидолестидовыми, но отличающимися от последних палинофагией. От других карбоновых гриллоновых они отличались облигатной фитофилией.

К современным представителям отряда *Eoblattida* мы относим семейство *Grylloblattidae* Walker, 1914 (Aristov, 2015). Для этого семейства первоначально был выделен отряд *Grylloblattida* Walker, 1914 (типифицированно: Родендорф, 1977) (=°*Notoptera* Crampton, 1915; =°*Grylloblattaria* Bruner, 1915; =°*Grylloblattoidea* Brues et Melander, 1915). Позднее была продемонстрирована связь *Grylloblattidae* с ископаемым семейством *Blattogryllidae*, и в *Grylloblattida* были перенесены большинство

представителей *Protoblattodea sensu Sharov, 1968* (Rasnitsyn, 1976). В настоящее время родство *Blattogryllidae* и *Grylloblattidae* не вызывает сомнений у большинства авторов (Rasnitsyn, 1980; Storozhenko, 2002; Grimaldi, Engel, 2005; Huang et al., 2008; Cui, 2012; Wipfler et al., 2014; Storozhenko, Aristov, 2014). Упомянутые семейства объединяет прогнатная голова с “хищным” ротовым аппаратом (Huang et al., 2008; Wipfler et al., 2011), мидстернальный шов (дискримен) на птеротораксе (Aristov & Rasnitsyn, 2013; Storozhenko, Aristov, 2014), крупные коксы, сближенные в дистальной части, ассиметричные половые органы самца (Storozhenko, 1998) и ряд менее существенных признаков (Wipfler et al., 2014).

В соответствии с другой точкой зрения семейство *Grylloblattidae* (отряд *Notoptera*) и *Embioptera* представляют собой голофилетический таксон *Idioprothoraca*. Этот таксон характеризуется наличием уникальных псевдоплевритов на переднегруди, двучлениковыми церками у личинки первого возраста и исходно гомономными крыльями (Kluge, 2012). Автор утверждает, что из-за различного строения груди (“prothorax is not elongated”; Kluge, 2012: p. 375) ископаемые семейства *Blattogryllidae* к *Notoptera* не относятся. Учитывая перечисленный выше комплекс признаков *Blattogryllidae* и *Grylloblattidae*, строение плеврального отдела пронотума (почти никогда не сохраняющегося в ископаемом состоянии) не кажется нам достаточным основанием для отрицания родства *Blattogryllidae* и *Grylloblattidae*. Ранее нами демонстрировалась родственная преимственность *Eoblattidae-Cacurgidae-Daldubidae-Megakhosaridae-Blattogryllidae-Grylloblattidae* (Аристов, 2012; Aristov, Rasnitsyn, 2013). Ниже в эту последовательность внесены изменения. Семейство *Daldubidae* не может рассматриваться как предок *Megakhosaridae*. Для далдубид характерна уникальная M_5 , отходящая от MP , а возвращение M_5 у мегахозарид обратно, как у *Cacurgidae*, на ствол M маловероятно. Различия между остальными семействами (*Megakhosaridae-Blattogryllidae-Grylloblattidae*) настолько невелики, что нет возможности провести отрядную границу внутри этой последовательности. *Cacurgidae* отличаются от *Eoblattidae* в основном SC , заканчивающейся на C , а не на R . *Daldubidae* и *Megakhosaridae* отличаются от *Cacurgidae* только более базальным первым развилком M (Аристов, 2012). *Blattogryllidae* отличаются от *Megakhosaridae* только характером анастомоза $M+CuA$, а отличия *Grylloblattidae* от *Blattogryllidae* сводятся в основном к редукции крыльев у первых (Storozhenko, Aristov, 2014). Соответственно, нами было предложено считать *Eoblattidae* и *Grylloblattidae* представителями одного отряда, который по принципу приоритета следует называть *Eoblattida Handlirsch, 1906* (Aristov, 2015a).

Предками всех эоблаттидовых, вероятно, являются представители семейства Eoblattidae из подотряда Eoblattina (рис. 6.2). Намюрские представители этого семейства на сегодняшний день не известны (древнейшие Eoblattidae известны со стефанского века). Намюрские примитивные Eoblattidae должны были, судя по их потомкам какургидам, обладать более ярко выраженными фитофильными адаптациями и архаичным жилкованием (системы RS, M и CuA примерно одной величины, RS с передними ветвями в интеррадиальном поле, CuA с передними ветвями в медиальном, и задними в интеркубитальных полях). Потомки примитивных Eoblattidae намюрские Casurgidae по строению тела и по жилкованию переднего крыла близки к Paoliidae. В частности род Kochopteron (рис. 5-04) отличается от паолиид наличием параноталий, а по жилкованию переднего крыла – SC, заканчивающейся на C (у паолиид параноталии отсутствуют, SC в переднем крыле заканчивается на R). От своих предков Casurgidae отличаются прежде всего переходом вершины SC на C (этот признак, SC, впадающая в C, сохраняется у всех эоблаттиновых, кроме Bardapteridae). Еще одним потомком Eoblattidae является пермское семейство Bardapteridae. Это семейство в отличие от остальных эоблаттиновых сохранило от своих предков Eoblattidae SC, заканчивающуюся развилком на C и R, отличаясь от них смещением первого развилка M к основанию RS и редукцией M₅.

Развитие остальных представителей Eoblattina приходится в основном на пермь. В карбоне от Casurgidae отделились Daldubidae, основным отличием которых, как уже упоминалось, является уникальная M₅, отходящая от MP. Предками большинства пермских эоблаттиновых были Permotermpsidae. От своих предков, карбоновых Casurgidae, они отличались смещением первого развилка M базальнее основания RS. CuA у карбоновых Casurgidae и Permotermpsidae начинала ветвиться у своей середины или в конце своей базальной трети. От пермотермпсид с рано ветвящейся CuA берут свое начало Ideliidae и Doubraviidae. Для иделиид характерно появление уникальной CuA, гребень ветвей которой меняется с заднего на передний. У дубравиид появляется разделение CuA на CuA₁ и CuA₂. От представителей последнего семейства (рода Doubravia или сходных с ним по широкому костальному полю и не сближенным M₅ и первым развилком M) происходят Megakhosaridae за счет сужения костального поля. Более продвинутое семейство этого ряда, Blattogryllidae, отличается появлением анастомоза оснований M и CuA (Aristov, Storozhenko, 2014). От последнего семейства современные Grylloblattidae отличающиеся полной редукцией крыльев и почти полной редукцией параноталий.

Наиболее примитивным представителем второго подотряда эоблаттидовых, Protophasmatina, является карбоновое семейство Protophasmatidae. Оно отделилось от

своих предков Eoblattidae за счет редукции задних ветвей CuA в переднем крыле. В заднем же крыле протофасматид слепые ветви сохраняются (Rasnitsyn, 2002, fig. 359; Bethoux, Schneider, 2010, fig. 2). В карбоне от Protophasmatidae произошли Idelinellidae, отличающиеся редукцией M_5 и смещением первого развилка M к основанию RS или базальнее. Потомки иделинеллид, Soyanopteridae, отличались уникальным очень широким, пересеченным задними ветвями R интеррадиальным полем. Наиболее примитивным представителем другой ветви протофасматиновых, произошедших от Protophasmatidae, являются Mesorthopteridae. Примитивные мезортоптериды сохраняют задние ветви CuA в заднем крыле (Аристов, 2014) и отличаются от Protophasmatidae вершиной SC, перешедшей на C, смещением первого развилка M базальнее основания RS и редукцией M_5 у большинства представителей. От Mesorthopteridae берут свое начало Euryptilonidae, отличающиеся появлением задних ветвей R и анастомоза основания M и CuA. Потомками мезортоптерид являются также Atractophlebiidae и Permopectinidae. Первые отличаются появлением развилка в основании MP, делающего медиану трехствольной. Для пермопектинид характерно ослабление ветвей гребенчатых назад MP и CuA. За счет изломов в местах впадения поперечных жилок ветви MP и CuA образуют характерную сетку.

Непосредственными предками отряда тараканов (Blattida), вероятно, являлись неизвестные пока намюрские Eoblattidae (это семейство известно с вестфальского века: Aristov, 2015) или близкие к ним формы, адаптировавшиеся к жизни в подстилке. Это семейство еще сходно со своими предками Sacurgidae по не закрывающим голову параноталиям и наличию прицепных ног. Eoblattidae были, вероятно, первым семейством тараканообразных, анальная область переднего крыла которого превратилась в клавус (см. выше), характерный для тараканов.

7.8 Происхождение других отрядов тараканообразных (надотряд Blattidea).

В результате адаптации древнейших эоблаттид как стратобионтов в ?намюрском веке (местонахождение Сяхэнь в Китае, формация Тупо: см. главу 4.1) появляются первые тараканы. В ходе адаптации к жизни в подстилке прогнатная или субпрогнатная голова эоблаттид у тараканов становится гипогнатной, параноталии пронотума расширяются и преобразуются в щит, закрывающий голову сверху, задние ноги становятся опорными (на отпечатках направлены голеньями назад). Переднее крыло тараканов на ранних этапах их эволюции декостализуется и превращается в жесткое надкрылье за счет полимеризации жилкования и дезорганизации радиальной системы (основание RS смещается к середине крыла, R_1 теряет обособленность, обильно ветвится и становится ординарной ветвью радиальной системы). В переднем крыле вершина SC

переходит с R на C, исчезают M₅ и задние ветви CuA. Известные нам Eoblattidae не могут быть непосредственными предками тараканов из-за очень большой (занимающей около половины ширины крыла и идущей параллельно его заднему краю) CuA: у примитивных тараканов CuA больше похожа на таковую Paoliida (небольшую, гребенчатую назад и подходящую к заднему краю крыла под углом около 45°). Не определенные до семейства тараканы из позднеамюрского Сяхэнь в Китае (Bethoux et al., 2011; Wei et al., 2013) и вестфальские Archimylacrididae уже приобретают характерный облик, в целом не изменившийся до современности. Для тараканов характерна гипогнатная голова, пронотум с широким кольцом параноталий, закрывающих большую часть головы или всю ее целиком. Птероторакс без стернального шва, передняя пара ног самая короткая, задняя самая длинная. Коксы крупные, с расставленными основаниями, голени с вооружением, лапка пятичлениковая без пульвилл, с аролием и коготками. Переднее крыло жесткое, с полимеризованным жилкованием. У палеозойских тараканов крыло сильно декостализовано, прекостальное поле или его аналоги (за редкими исключениями) отсутствуют, SC короткая, заканчивается на C. R с очень длинными передними ветвями, RS начинается в базальной половине крыла, R и RS плохо дифференцированы. M₅ выражена очень редко, M начинает ветвиться у середины крыла, за основанием RS. CuA без задних ветвей в интеркубитальном поле, начинает ветвиться у своего основания, образует правильный задний гребень ветвей, подходящий к заднему краю крыла под углом около 45°. CuP простая, арковидно изогнута, расположена в глубокой складке, отделяющей ланцетовидный клавус. Яйцеклад длинный, гениталии самца симметричные, церки короткие, членистые. Однако некоторые карбоновые представители Archimylacridae все же сохраняют архаичные признаки в строении тела и в жилковании. Для *Miroblatta costalis* Laurentaux-Viera et Laurentaux, 1987 из местонахождения Рьё-дю-Кёр (вестфальский ярус А Бельгии) была характерна вырезка на переднем крае параноталий (Bethoux et al., 2011). У некоторых карбоновых форм была выражена костальная лопасть (Wei et al., 2013). SC, заканчивающаяся на R далеко за серединой крыла, известна для *M. costalis* и *Archimylacris johnsoni* (Woodward, 1887) из местонахождения Косли (вестфальский ярус В-С Великобритании). Следует отметить, что признак этот не стабильный и в правом и левом крыле одного экземпляра SC может впадать и в C, и в R (Bethoux et al., 2011; Bolton, 1921; Schneider, 1983). У *M. costalis* сохраняется индивидуализированный R, несущий лишь слабые передние веточки. Для таракана неясного положения *Qilianiblattea namurensis* Zhang et al., 2012 из Сяхэнь характерна M₅ и рудиментарные задние ветви CuA в интеркубитальном поле (Wei et al., 2013). Следует отметить, что M₅ у тараканов, если выражена (*Miroblatta*), всегда впадает в CuA после ее

первого или второго развилков. Эти же признаки известны у некоторых других тараканов (Bethoux, 2008; Bethoux et al., 2011). Однако все перечисленные примитивные признаки не встречаются вместе.

В конце намюра от Eoblattida обособляются представители отряда Reculida, последние представители которого известны из верхней юры (Ponomarenko et al., 2014) и нижнего мела (неопубликованные данные автора). Наиболее примитивными Reculida являются представители семейства Sinonamuropteridae (Cui et al., 2011; Cui, Ren, 2013). Для этого семейства характерна SC, впадающая в C или R (признак подвержен индивидуальной изменчивости), M_5 и более или менее развитый клавус (отчетливо вогнуто только основание CuP). При этом у синонамюроптерид уже развито очень характерное для Reculida разделение CuA на CuA_1 и CuA_2 с M_5 , впадающей в CuA базальнее ее разделения на ветви. У остальных рекулид SC всегда впадает в C, M_5 , за редкими исключениями, исчезает, клавус не выражен. Sinonamuropteridae могли произойти от эоблаттид, сходных с Cargugidae или от них самих, в результате адаптации к наземному, более или менее открытому образу жизни, уменьшения размеров и обеднения жилкования. При этом первый развилок M сместился дистально, к основанию RS, а CuA приобрела разделение на CuA_1 и CuA_2 . Большинство рекулид вели более открытый образ жизни, чем тараканы. У рекулид параноталии не закрывали голову, прекозальное поле отсутствует (кроме одного, явно аберрантного, пермского представителя Chaulioditidae: Аристов, 2013), козальная лопасть не выражена у большинства представителей отряда, клавус отсутствует, ноги у некоторых представителей отряда (Lemmatophoridae: Аристов, Storozhenko, 2010) могут быть очень длинными, а на пятом членике лапки может быть развит довольно крупный аролий (только у пермских Sylvaphlebiidae). Однако, прицепные ноги, характерные для фитофилов, у рекулид не известны.

Еще одним отрядом, относимым нами к тараканообразным, являются эмбии (Аристов, 2017). Древнейшие эмбии Alexarasniidae известны из верхнепермских отложений (Shcherbakov, 2015). Это семейство наиболее сходно с пермско-юрским семейством эоблаттид Mesorthopteridae. Мезортоптериды отличаются от алексарасниид в основном широким козальным полем или обильно ветвящимся RS. По отдельности у мезортоптерид встречаются все признаки алексарасниид, кроме радиального синуса и гомономных крыльев. Это делает Mesorthopteridae вероятными предками Alexarasniidae, перешедшими к скрытому образу жизни и потерявшими параноталии пронотума, увеличенную анальную область заднего крыла и яйцеклад (Аристов, 2016). Сближают эоблаттид и эмбий ассиметричные гениталии самца. Этот признак характерен для эмбий и некоторых семейств эоблаттид (Storozhenko, Аристов, 2014; Аристов, 2015a).

Потомком эоблаттид также является предположительно известный с юры (Huang et al., 2008) отряд Mantophasmatida (= Mantophasmatodea: Klass et al., 2002). Отряд представлен преимущественно современными представителями. Как по данным кладистического анализа, так и по молекулярным данным (Beutel et al., 2013; Misof et al., 2014; Wipfler et al., 2015) мантофасматиды сближаются с современным семейством Grylloblattidae (Eoblattida: Aristov, 2015). Отряд Mantophasmatodea имеет с гриллоблаттидами несколько синапоморфий – редукция простых глазков, полная или частичная редукция параноталий, наличие псевдоплейрита (паракоксального отростка), отсутствие дорзальных цервикалий на пронотуме и редукция крыльев (Wipfler et al., 2015). И для гриллоблаттид и для мантофасматид характерен плезиомозфный стернальный шов на птеротораксе (у других современных гриллоновых этот признак не известен). Мантофасматиды отличаются от гриллоблаттид крупными глазами и аролием (что обусловлено различным образом жизни – фитофилией в первом случае и геофилией во втором). Кроме того, для мантофасматид характерны одночлениковые церки, укороченный яйцеклад, нерасчлененный 9-й стернит брюшка и редукция гоностил у самцов (Klass et al., 2002). Это, вместе с молекулярными данными, позволяет рассматривать мантофасматид как тараканообразных насекомых, родственных современным эоблаттидам семейства Grylloblattidae. В связи с этим сходством возникает вопрос о самостоятельности отряда Mantophasmatodea. Перечисленных выше различий, на наш взгляд, недостаточно для выделения этих насекомых в отдельный отряд. Однако, систематика современных гриллоновых выходит за рамки данной работы и мы сохраняем для мантофасматид ранг отдельного отряда в составе тараканообразных гриллоновых насекомых.

Полученные нами результаты можно сопоставить с результатами молекулярного анализа филогении гриллоновых, выполненных на современном материале. Прямое сравнение здесь невозможно из-за недоступности данных по структуре ДНК ископаемых, тем более палеозойских, каковыми являются огромное большинство примитивных гриллоновых. Но у них есть современные потомки, и редуцировав полученную кладограмму (рис. 7.2) до современных таксонов, легко сравнить ее с молекулярными кладограммами последних. Несмотря на все свои проблемы (см. например, Расницын, 2010), молекулярная филогенетика дает заслуживающие внимания результаты. Если взять только публикации последних 10-12 лет (Terry, Whiting, 2005, fig.1; Yoshizawa, Johnson, 2005, fig.1; Kjer et al., 2006, fig.1-2; Whitfield, Kjer, 2008, fig. 2; Ishizawa et al., 2011, fig.1-2; Letsch, Simon, 2013; Wang et al., 2013, fig. 2; Misof et al., 2014, fig.1; многие из них сведены у Beutel et al., 2013, fig.3), то практически везде увидим монофилумы Plecoptera +

Dermaptera (наши Perlida + Forficulida), Grylloblattodea + Mantophasmatodea и Embioptera + Phasmatodea. Однако их отношения друг с другом и с остальными монофилиумами (Orthoptera и Dictyoptera = Blattidea), равно как и с некоторыми другими группами насекомых варьируют от схемы к схеме едва ли не хаотически. Но если проанализировать три устойчивых монофилума, то мы увидим, что два из них, Perlida + Forficulida и Grylloblattodea + Mantophasmatodea, в точности совпадают с нашими, а третий, объединяющий палочников с эмбиями, не имеет ничего общего ни с нашими результатами, ни даже с кладистическими, построенными по морфологическим признакам до того, как была показана молекулярная монофилия этой пары (сведено, например, у Klass, 2007, fig. 1-7; см. также Wheeler et al., 2001, fig.10). При этом особенно важно, что практически все молекулярные кладограммы (кроме одной из самых ранних, Terry, Whiting, 2005) показывают эмбий с палочниками наиболее близкими к различным тараканообразным, а не к прямокрылым. Иными словами, предлагается перенести не эмбий в прямокрылообразных, что еще можно было бы как-то допустить, а наоборот, палочников в тараканообразных, чему кажется нет никаких морфологических и биологических аргументов. Выяснение причин парадоксального молекулярного сходства палочников с тараканообразными вероятно следует оставить специалистам по молекулярной филогенетике. Здесь же можно только повторить, что прослеживание сходства эмбий с более древними гриллоновыми выводит нас на архаичных эмбий семейства Alexarasniidae и далее на эоблаттидовых семейства Mesorthopteridae. А древние палочники, как показали Шаров (1968) и Горохов (1994), вглубь времен становятся все более и более сходными с древними прямокрылыми.

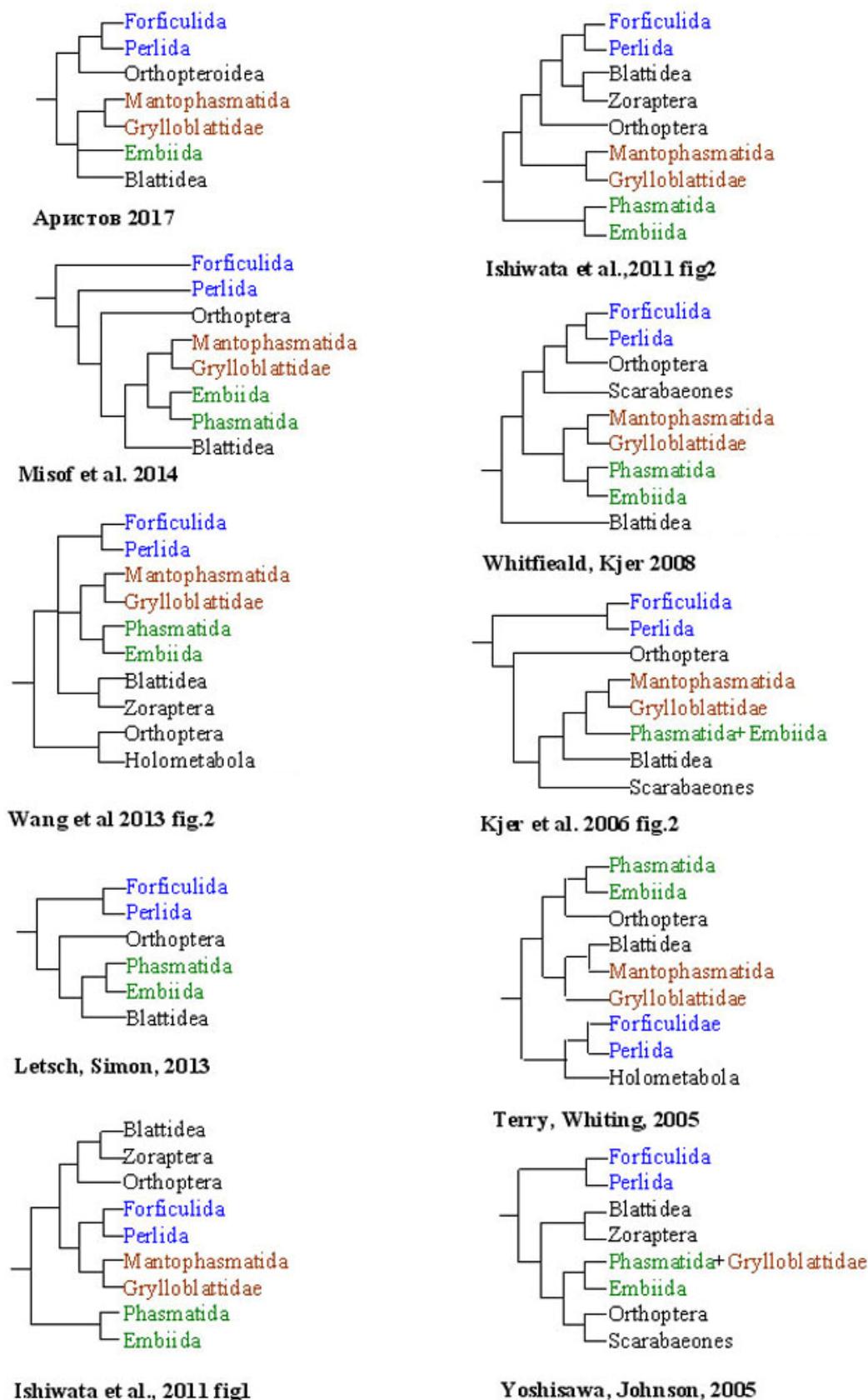


Рис. 7.2. Кладогаммы на основе молекулярных данных

Заключение

К примитивным гриллоновым относятся три отряда: Paoliida (надотряд Paoliidea; одно семейство с 11 родами и 12 видами), Snemidolestida (надотряд Perlidea: 11 семейств с 51 родом и 71 видом) и Eoblattida (надотряд Blattidea: 17 семейств с 106 родами и 175 видами). Они были довольно обычны в палеозое, представлены почти во всех крупных палеозойских местонахождениях. Примитивные гриллоновые составляли 10 % всех палеозойских семейств насекомых. В течение палеозоя их доля колебалась от 8 до 18 % семейств. Примитивные гриллоновые занимали различные экологические ниши. Паолиидовые были фитофильными фитофагами (аналог современных палочников), кнемидолестидовые – фито- и геофильными хищниками (первая группа аналог богомолов, вторая – жуков-стафилинид). Эоблаттидовые были в основном геофильными сапрофагами (аналог современных тараканов). Некоторые эоблаттидовые, вероятно, были амфибиотическими насекомыми с водными нимфами. Нимфы большей же части примитивных гриллоновых экологически не отличались от имаго. Индивидуальное развитие примитивных гриллоновых проходило только по типу гемиметаболии, однако, у некоторых из них отмечены рудименты археметаболии – постепенное увеличение количества члеников лапки. Гриллоновые являются наиболее примитивными крылатыми насекомыми. Их представители паолиидовые были предками как гриллоновых, так и скарабеоновых насекомых. Потомки паолиидовых - отряд Snemidolestida был предком остальных гриллоновых. Непосредственно от Snemidolestida произошли гриллоновые надотряда Perlidea (веснянки и уховертки) и предки Orthopteridea – примитивные титаноapterы Gerarina (предки прямокрылых и палочников). Произшедшие от кнемидолестидовых Eoblattida были предками эмбий, мантиофазматид и тараканов, от которых произошли остальные представители надотряда Blattidea.

В данной работе монографически описаны палеозойские примитивные гриллоновые (таксоны от отряда до рода). В описание включены ревизованные автором синонимика, диагнозы (от отряда до семейства), определительные таблицы (от семейства до рода), состав и распространение. Даны описания трех отрядов, четырех подотрядов (все установлены автором) и 29 семейств (шесть установлено автором). 10 семейств сведено в синонимы, четыре семейства исключены из состава примитивных гриллоновых. Изучены и ревизованы 157 родов, из них 55 установлено автором.

Выводы

1. К примитивным гриллоновым относятся три отряда: Paoliida (надотряд Paoliidea), Cnemidolestida (надотряд Perlidea) и Eoblattida (надотряд Blattidea). Отнесение паолиидовых к Gryllones делает этот инфракласс предковым для инфракласса Scarabaeones.

2. Гриллоновые насекомые надотряда Paolioidea включают отряд Paoliida. Тараканообразные (надотряд Blattidea) насекомые включают отряды Eoblattida, Reculida, Blattida, Termitida, Mantida, Embiida и Mantophasmatida. Веснянкообразные (Perlidea) – Cnemidolestida, Perlida и Forficulida.

3. Примитивные гриллоновые являются в основном палеозойской группой. Несмотря на довольно высокое разнообразие в целом, в отдельных комплексах гриллоновых этого времени доля семейств примитивных гриллоновых отрядов чаще невелика. Динамика разнообразия примитивных гриллоновых в целом состоит из двух этапов – палеозойского (с намюрского века карбона по кунгурский век перми) и постпалеозойского (с уфимского века перми по современность). Для первого этапа характерен рост разнообразия, для второго – его медленное и плавное угасание. В палеозое можно выделить три более кратких этапа. На позднекарбонном – раннекунгурском этапе разнообразие по местонахождениям колеблется на невысоком уровне, вымирания компенсируются появлениями. На позднекунгурский – позднесеверодвинский этап приходится рост разнообразия. В начале вятско-мезозойского этапа происходит падение разнообразия. Собственно на границе перми и триаса почти никаких изменений не происходит – древнейшие мезозойские (анизийские и ладинские) фауны почти не отличаются по составу от вятских.

4. Из примитивных гриллоновых для карбона были характерны паолиидовые и кнемидолестидовые, а далее до середины перми – кнемидолестидовые и эоблаттидовы. Со второй половины перми примитивные гриллоновые представлены преимущественно эоблаттидовыми. Пики разнообразия примитивных гриллоновых совпадают с умеренными морскими климатическими условиями. Смена облика фаун с палеозойского на мезозойский приходится на конец средней перми.

5. Предок всех крылатых насекомых, отряд Paoliida, относится к примитивным гриллоновым. Его потомки, отряды Cnemidolestida и Eoblattida, являются предками остальных представителей инфракласса. От кнемидолестидовых произошли представители надотрядов Perlidea и Orthopteridea. Эоблаттидовы были предками надотряда Blattidea.

6. Примитивные гриллоновые были экологически пластичной группой, освоившей растительный ярус, подстилку и, на преимагинальных стадиях развития, водную среду.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев, А.С. Двучленное деление каменноугольной системы. 2006. С. 527-539. В: С.В. Рожнов (ред). Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А. Ю. Розанова. Москва, 600 с.
- Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г. Эволюция таксономического разнообразия. М.: ГЕОС, 2001. 126 с. (Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 5).
- Аристов Д.С. О постэмбриональном развитии палеозойской гриллоблаттиды (Insecta: Grylloblattida: Atactophlebiidae) *Gurianovella silphidoides* G.Zal. // Материалы региональной научной конференции "Геология западного Урала на пороге 21 века" Перм. ун-т. Пермь, 1999. С. 179-180.
- Аристов Д.С. Гриллоблаттиды семейства Megakhosaridae (Insecta: Grylloblattida) из нижней перми Чекарды. // Палеонтол. журн. 2000а. № 2. С. 69-71.
- Аристов Д.С. Новые насекомые отряда Grylloblattida (Insecta) из нижней перми Среднего Урала. // Палеонтол. журн. 2000б. № 5. С. 48-50.
- Аристов Д. С. Гриллоблаттиды семейства Ideliidae (Insecta: Grylloblattida) из нижней перми Урала (Чекарда) // Палеонтол. журн. 2002. № 1. С. 47-50.
- Аристов Д.С. Фауна гриллоблаттидовых насекомых (Grylloblattida) конца поздней перми и начала триаса // Палеонтол. журн. 2004. № 5. С. 45-52.
- Аристов Д.С. Новые представители семейства Megakhosaridae (Insecta; Grylloblattida) из перми России // Палеонтол. журн. 2008. № 3. С. 45-49.
- Аристов Д.С. Новые гриллоблаттиды (Insecta; Grylloblattida) из местонахождения Исады (северодвинский ярус Вологодской обл.) // Russian Entomol. J. 2009а. Vol. 18. N 1. P. 17-22.
- Аристов Д.С. Обзор стратиграфического распространения пермских Grylloblattida (Insecta) с описанием новых таксонов // Палеонтол. журн. 2009б. № 6. С. 37-45.
- Аристов Д. С. Обзор гриллоблаттидовых насекомых (Insecta; Grylloblattida) из соликамских отложений Пермского края // Палеонтол. журн. 2010. № 5. С. 28-36.
- Аристов Д.С. Новые и малоизвестные Blattogryllidae (Insecta; Grylloblattida) из перми и триаса России, Казахстана и Кыргызстана // Палеонтол. журн. 2011а. № 1. С. 59-65.
- Аристов Д.С. Ревизия семейства Epideigmatidae (Insecta; Grylloblattida) // Палеонтол. журн. 2011б. № 4. С. 41-48.
- Аристов Д. С. Новые и малоизвестные Grylloblattida (Insecta) из межтрапповых отложений Тунгусского бассейна Сибири // Палеонтол. журн. 2011в. № 5. С. 61-68.

- Аристов Д.С. Морфология некоторых пермских Grylloblattida (Insecta) из местонахождения Чекарда (Пермский край) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. М.: ПИН РАН, 2011г. С. 25-34.
- Аристов Д.С. Объем и распространение семейства Cacurgidae (Insecta; Grylloblattida) // Палеонтол. журн. 2012а. № 3. С. 29-36.
- Аристов Д.С. Представители рода Narkemina Mart. (Insecta; Eoblattida: Cnemidolestidae) из карбона Сибири // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. М.: ПИН РАН, 2012б. С. 37-48.
- Аристов Д.С. Новые Grylloblattida (Insecta) из верхней перми и нижнего триаса Европейской России и верхней перми Казахстана // Палеонтол. журн. 2013а. № 1. С. 48-56
- Аристов Д.С. Новые и малоизвестные Eoblattida (Insecta) из палеозоя России // Палеонтол. журн. 2013б. № 3. С. 39-48.
- Аристов Д.С. Новые Mesorthopteridae (Insecta; Grylloblattida) из перми России // Палеонтол. журн. 2014. № 5. С. 38-49.
- Аристов Д.С. Членистоногие. В: Жужгова Л.В., Пономарёва Г.Ю., Аристов Д.С., Наугольных С.В. Чекарда – местонахождение пермских ископаемых насекомых и растений // Перм. гос. нац. исслед. ун-т - Пермь, 2015. С. 59-111.
- Аристов Д.С., Гравожель-Стамм Л., Маршал-Папье Ф. Новые гриллоблаттиды (Insecta; Grylloblattida) из вольциего песчаника Вогез (средний триас Франции) // Палеонтол. журн. 2011. № 2. С. 39-45.
- Аристов Д. С., Вапплер Т., Расницын А.П. Новые и малоизвестные Geinitziidae (Insecta; Grylloblattida) из триаса и юры Европы, Средней Азии, Монголии и Южной Африки // Палеонтол. журн. 2009. № 4. С. 59-65.
- Аристов Д.С., Новокшенов В.Г., Паньков Н.Н. Систематика нимф гриллоблаттидовых насекомых (Insecta; Grylloblattida) // Палеонтол. журн. 2006. № 1. С 75-85.
- Аристов Д.С., Расницын А.П. Ревизия семейства Idelinellidae с обзором пермских Eoblattida (Insecta) // Палеонтол. журн. 2012. № 1. С. 48-59.
- Аристов Д.С., Расницын А.П. Новые эоблаттиды из нижней перми США и России и происхождение уховерток (Insecta: Eoblattida, Forficulida) // Палеонтол. журн. 2014. № 4. С. 66-71.
- Аристов Д.С., Расницын А.П. 2015. Насекомые в палеозое: этапы большого пути. Природа №5, с. 65-67.]
- Голубев В.К., Щербаков Д.Е., Аристов Д.С., Сукачева И.Д., Макарова О.В., Силантьев В.В. Тихие Горы. Местонахождение насекомых, рыб и растений казанского яруса //

- Ларочкина И.А., Силантьев В.В. (ред.). Геологические памятники природы Республики Татарстан. Казань: Акварель-Арт, 2007. С.223-229.
- Горохов, А.В. Систематика и эволюция прямокрылых подотряда Ensifera (Orthoptera). Ч. 1, 2 // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 260. 1995. 224 + 212 с.
- Горохов А.В. Примитивные Titanoptera и ранняя эволюция Polyneoptera // Лекции памяти Н.А. Холодковского. 2004. Вып. 57. № 1. С. 1-54.
- Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г. Ещё раз о кривых разнообразия // Палеонтологический журнал. 2009. № 2. С. 102-105.
- Еськов К.Ю. Дрейф континентов и проблема исторической биогеографии / В: Ю.И. Чернов (ред.). Фауногенез и филоценогенез // М.: Наука. 1984. С. 24-92.
- Жень Д., Аристов Д.С. Новый вид *Plesioblattogryllus* Huang, Nel et Petrulevičus (*Grylloblattida*: *Plesioblattogryllidae*) из средней юры Китая // Палеонтол. журн. 2011. № 3. С. 36-37.
- Залесский М.Д. О новых насекомых из пермских отложений бассейнов рек Камы, Вятки и Белой // Тр. о-ва естествоиспыт. при Казанском гос. ун-те. 1929. Т. 52, вып. 1. С. 3-30.
- Залесский Ю.М. Пермские насекомые бассейна р. Сылвы и вопросы эволюции в классе насекомых. III. Новые представители *Protohymenoptera*, *Homoptera*, *Hemiseoptera*, *Psocoptera*, *Protoperlaria*, *Isoptera* и *Protoblattodea* // Проблемы палеонтологии. 1939. Т. 5. С 33-66.
- Залесский Ю.М. Представитель новой группы насекомых из пермских отложений Урала // Докл. АН СССР. 1944. Т. 44. № 8. С. 370-372.
- Залесский Ю.М. Пермские насекомые бассейна р. Сылвы и вопросы эволюции в классе насекомых. IV. Новые представители группы *Eriembioidea* и эволюция эмбий // Проблемы палеонтологии. 1950. Т. 1. С. 41-60.
- Лозовский В.Р., Балабанов Ю.П., Пономаренко А.Г., Новиков И.В., Буслович А.Л., Морковин Б.И., Ярошенко О.П. Стратиграфия, палеомагнетизм и петромагнетизм нижнего триаса Московской синеклизы. Статья 1. Бассейн р. Юг // Бюлл. МОИП. Отд. геол, 2014. Т. 89. № 2. С. 61–72.
- Мартынов А.В. О двух основных типах крыльев насекомых и их значении для общей классификации насекомых// Труды I Всероссийского съезда зоологов, анатомов и гистологов в Петрограде 15-21.XII. 1922 г. 1923. С. 88-89.
- Мартынов А.В. Пермские ископаемые насекомые северо-восточной Европы // Тр. Геологического музея АН СССР. 1928. Т. 4. С. 1-118.

- Мартынов А.В. Permian fossil insects from Tikhije Gory. Order Miomoptera. Pt. I. The new fam. Atactophlebiidae and its relations // Изв. АН СССР, Отд. физ-мат. наук. 1930а. Т. 9. С. 951-975.
- Мартынов А.В. Permian fossil insects from Tikhie Gory. Order Miomoptera. Pt. 1. The new family Atactophlebiidae and its relations. Pt. 2. The family Lemmatophoridae and Paleomateidae // Изв. АН СССР. Отд. физ-мат. наук. 1930б. Т. 9. С. 1115-1134.
- Мартынов А.В. Класс Insecta. Насекомые / в: Циттель К., Основы палеонтологии (Палеозоология) // М.-Л.: Горгеонефтеиздат, 1934. С. 986-1026.
- Мартынов А.В. О крыльях термитов в связи с вопросом филогении это и соседних групп насекомых // Академику Н.В. Насонову к восьмидесятилетию со дня рождения и шестидесятилетию научной деятельности. М.: Изд-во АН СССР. 1937а. С. 83-180.
- Мартынов А.В. Пермские насекомые Каргалы и их отношения // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1937б. Т. 7. Вып. 2. С. 8-91.
- Мартынов А.В. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (Pterigota). Часть I. Palaeoptera и Neoptera-Polyneoptera // М.: Изд-во АН СССР. 1938. 149 с. (Тр. Палеонт. ин-та АН СССР. Т. 7).
- Мартынов А.В. Пермские ископаемые насекомые Чекарды // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1940. Т. 11. Вып. 1. С. 5-62.
- Мартынова О.М. Пермские сетчатокрылые СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1952. Т. 40. С. 197-237.
- Могучева Н.К., Кругловых В.В. Новые данные к стратиграфической схеме триасовых отложений Тунгусской синеклизы и Кузнецкого бассейна // Стратигр. Геол. корреляция. 2009. Т. 17. № 5. С. 60–68.
- Молостовская И.И. Экскурс Казанского моря на Русскую плиту в северодвинский век // В: Иванов А.В. (ред.). Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии: сборник трудов Всероссийской научной конференции, посвященной памяти профессора Виталия Георгиевича Очева / Саратов. Кузница рекламы, 2014. С. 112.
- Наугольных С.В. Пермские флоры Урала // Тр. Геол. Ин-та. 2007. В. 524. 322 с.
- Новокшенов В.Г. Новые таксоны ископаемых насекомых из нижней перми Среднего Урала // Палеонтол. журн. 1997а. № 4. С. 39-44.
- Новокшенов В.Г. Новый Бармалей из верхней перми Архангельской обл. (Insecta; Gryllobattida: Tillyardembiidae) // Вестник Пермского Университета. Сер. Биол. 1997б. № 3. С. 202–205.

- Новокшенов В.Г., Аристов Д.С. Новые и малоизвестные пермские насекомые (Grylloblattida; Orthoptera) из местонахождения Чекарда (Средний Урал) // Палеонтол. журн. 2002. № 6. С. 73-77.
- Новокшенов В.Г., Паньков Н.Н., Аристов Д.С. Замечания к происхождению веснянок (Plecoptera) // Фауна, проблемы экологии, этологии и физиологии амфибиотических и водных насекомых России. Материалы VI Всероссийского трихотерологического симпозиума, I Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. - Воронеж, 2000. С. 43-46.
- Мартынова О.М. Отряд Raphidioptera. Верблюдки / В: Родендорф Б.Б. (ред). Основы палеонтологии. Членистоногие, трахейные и хелицеровые // М.: АН СССР. 1962. С. 270-272.
- Расницын А. П. Гриллоблаттиды – современные представители отряда протоблаттод // Докл. АН СССР. 1976а. Т. 228. № 2. С. 502-504.
- Расницын А. П. О ранней эволюции насекомых и происхождении Pterigota // Журн. общ. биол. 1976б.Т. 37. № 4. С. 543-555.
- Расницын А. П. Происхождение и объем класса насекомых. Инфракласс Gryllones Laicharting, 1781 // В: Родендорф Б.Б., Расницын А.П. (ред.) Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука. Тр. Палеонтол. ин-та. 1980. Т. 178. С. 134-171.
- Расницын А.П. Стратегии эволюционного успеха насекомых // Природа. 2015. № 2. С. 14-20.
- Расницын А.П., Сукачева И.Д., Аристов Д.С. Пермские насекомые воркутской серии Печерского бассейна и их стратиграфическое значение // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 63-75.
- Родендорф Б.Б. Отряд. Palaeodictioptera. Палеодиктиоптеры // В: Родендорф Б.Б. (ред). Основы палеонтологии. Членистоногие, трахейные и хелицеровые. М.: АН СССР. 1962. С. 50-53.
- Родендорф Б.Б. О рационализации названий таксонов высокого ранга в зоологии // Палеонтол. Журн. 1977. № 3. С. 14-22.
- Сидорин А.Н., Бакаев А.С. Местонахождения среднепермской флоры на территории Удмуртской Республики // Палеострат 2016. 73-74.
- Синиченкова Н.Д. Историческое развитие веснянок // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1987. Т. 221. С. 1–143.
- Синиченкова Н.Д., Аристов Д.С. О систематическом положении семейства Oecanthoperlidae (Insecta) из нижнего мела России // Актуальные проблемы

- экологии и сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран, Владикавказ. 2012. Вып. 8. С. 100-103.
- Стороженко С.Ю. Отряды Blattoptera, Mantoptera, Isoptera, Embioptera, Grylloblattida, Phasmatoptera, Orthoptera, Dermaptera // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 1. Первичнобескрылые, древнекрылые, с неполным превращением. Л.: Наука. 1986. С. 162-171, 234-323.
- Стороженко С.Ю. Новые и малоизвестные мезозойские гриллоблаттиды (Insecta) // Палеонтол. журн. 1988. № 4. С. 48-54.
- Стороженко С.Ю. Новые ископаемые гриллоблаттидовые насекомые (Insecta, Grylloblattida: Blattogryllidae, Geinitziidae) из перми и мезозоя Азии // Палеонтол. журн. 1990. № 4. С. 57-65.
- Стороженко С.Ю. Гриллоблаттидовые насекомые верхней перми Восточного Казахстана // Палеонтол. журн. 1991. № 2. С. 110-114.
- Стороженко С.Ю. Ревизия семейства Megakhosaridae (Grylloblattida) // Мезозойские насекомые и остракоды Азии. М.: Наука. Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 1993. Т. 252. С. 100-112.
- Стороженко С.Ю. О происхождении и историческом развитии семейства Grylloblattidae (Insecta: Grylloblattida) // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. VI. Владивосток: Дальнаука, 1996. С. 13-20.
- Стороженко С.Ю. Систематика, филогения и эволюция гриллоблаттидовых насекомых (Insecta: Grylloblattida) // Владивосток: Дальнаука. 1998. 207 с.
- Сукачева И.Д., Аристов Д.С. Новые насекомые (Insecta: Trichoptera, Eoblattida, Reculida) из нижней перми Пермского края России // Палеонтологический журнал. 2016. № 4. С. ...-...
- Чумаков Н.М., Жарков М.А. Климат во время пермо-триасовых биосферных перестроек. Статья 1. Климат ранней перми // Стратиграфия и геологическая корреляция. 2002. Т.10. №. 6. С. 62–81.
- Чумаков Н.М., Жарков М.А. Климат во время пермо-триасовых биосферных перестроек. Статья 2. Климат поздней перми и раннего триаса: общие выводы // Стратиграфия и геологическая корреляция. 2003. №. 4. С. 55–70.
- Шаров А.Г. Типы метаморфоза насекомых и их взаимоотношения (по сравнительно-онтогенетическим и палеонтологическим данным) // Эн- томол. обозрение. 1957. Т. 36, вып. 3. С. 569-576.

- Шаров А.Г. Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна. Отряды Protoblattodea, Paraplecoptera. М.: АН СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1961. Т. 85. С. 157-234.
- Шаров А.Г. Отряды Protoblattodea, Paraplecoptera // В: Родендорф Б.Б. (ред). Основы палеонтологии. Членистоногие, трахейные и хелицеровые. М.: АН СССР. 1962. С. 116-134.
- Шаров А.Г. Филогения ортоптероидных насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1968. Т. 118. С. 1-217.
- Ariño A., Engel M.S. Rock Crawlers in Baltic Amber (Notoptera: Mantophasmatodea) // Amer. Mus. Nov. 2006. № 3539. P. 1–10.
- Aristov D.S. A new family of Early Permian grylloblattids (Insecta: Grylloblattida) from Ural Mountains // Far Eastern Entomologist. 2000. № 85. P. 1-4.
- Aristov D.S. The Fauna of Grylloblattid Insects (Grylloblattida) of the Lower Permian Locality of Tshekarda // Paleontol. J. 2004. 38 (Suppl.2): 80-145.
- Aristov D.S. A new Grylloblattida (Insecta) from the Middle and Upper Permian of the Russia // Far Eastern Entomologist. 2008. № 188. P. 1-7.
- Aristov D.S. 2.6. New Grylloblattids (Insecta: Grylloblattida) from the Upper Permian of the Vologda Region // In: Aristov D.S. (ed.) Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia. Paleontological Journal. 2013. V. 47. № 7. P. 751-766.
- Aristov D.S. Classification of the order Cnemidolestida (Insecta; Perlidea) with description of new taxa // Far Eastern Entomologist. 2014a. No 277. С. 1-46.
- Aristov D.S. Order Grylloblattida // In: Ponomarenko A.G. et al. Upper Jurassic Lagerstätte Shar Teg, Southwestern Mongolia // Paleontol. J. 2014b. Vol. 48. No 14. P. 1626.
- Aristov D.S. Classification of order Eoblattida (Insecta; Blattidea) with description of new taxa // Far Eastern Entomologist. 2015a. № 301. P. 1-56.
- Aristov D.S. A new gryllones insects (Insecta: Gryllones) from the Permian of the Russia // Paleontol. J. 2015b. V. 49. № 12. P. 1310–1333.
- Aristov D.S. New suborder of the Paleozoic-Mesozoic order Cnemidolestida (Insecta: Gryllones) // Far Eastern Entomologist. 2016. № 311. P. 13-22.
- Aristov D.S., Rasnitsyn A.P. The family Tillyardembiidae Zalesky, 1938 and the system of the plecopteroid insects // Russian Entomol. J. 2009. V. 18. № 3. P. 257-264.
- Aristov D.S., Rasnitsyn A.P. A review of the family Protembiidae (Insecta: Eoblattida) // Russian Entomol. J. 2011a. V. 20. № 2. P. 119-127.
- Aristov D. S., Rasnitsyn A.P. A new eoblattids (Insecta: Eoblattida) from the Permian of Russia // Far East. Entomol. 2011b. № 230. P. 1-12.

- Aristov D.S., Rasnitsyn A.P. Tracing affinities of ice crawlers, stoneflies, earwigs and webspinners // Abstract book of the 6th International Congress on Fossil Insects, Arthropods and Amber. 2013, Byblos, Lebanon 14-18 April: 24 p.
- Aristov D.S., Rasnitsyn A.P. New insects from the Kungurian of Tshekarda fossil site in Permian Territory of Russia // Russian Entomol. J. 2015. Vol. 24. No 1. P. 17–35.
- Aristov, D.S., Rasnitsyn, A.P. 2015. Dynamics of insect diversity in the Paleozoic. XVIII International Congress on the Carboniferous and Permian. August 11–15, 2015, Kazan, Russia. Abstract volume. Kazan Federal University, Institute of Geology and Petroleum Technologies, Kazan, 2015. P. 31.
- Aristov D.S., Storozhenko S.Yu. Review of the Permian family Permulidae nomen novum pro Aliculidae Storozhenko, 1997 (Grylloblattida). In: Shcherbakov D.E., Engel M.S., Sharkey M.J. (Eds) Advances in the Systematics of Fossil and Modern Insects: Honouring Alexandr Rasnitsyn // ZooKeys. 2011a. N 130. P. 111–130.
- Aristov D.S., Storozhenko S.Yu. The taxonomic position of the genus *Parablattogryllus* Storozhenko, 1988 (Insecta) from the Cretaceous of Russia // Far Eastern Entomologist. 2011b. № 236. P. 14-16.
- Aristov D.S., Storozhenko S.Yu. A new genus of the family Mesorthopteridae (Grylloblattida) from the Triassic of Kyrgyzstan // Far Eastern Entomologist. 2013. № 264. P. 7–12.
- Aristov D., Zessin W. *Mallorcagryllus hispanicus* n. gen. et sp. – eine neue Grylloblattide (Insecta: Grylloblattida: Blattogryllidae) aus dem Unteren Buntsandstein der Insel Majorca, Spanien // Virgo, Mitteilungsblatt des Entomologischen Vereins Mecklenburg. 2009. Vol. 12. No 1. P. 30-33.
- Asahina S. Grylloblattodea // Systematic Zoology. 1971. Tokyo: Nakayama Shoten. P. 195-204.
- Bashkuev A.S. New Mecoptera from end-Permian intertrappean deposits of the Tunguska Basin // Russian Entomological Journal. 2013. V. 22. № 1. P. 1-4.
- Beckemeyer R. J. The Permian insect fossils of Elmo, Kansas // The Kansas School Naturalist. 2000. V. 46. P. 1-16.
- Beckemeyer R.J., Hall J.D. The entomofauna of the Lower Permian fossil insect beds of Kansas and Oklahoma, USA // African Invertebrates. 2007. V. 48. № 1. P. 23–39.
- Béthoux O. *Protophasma dumasii* Brongniart 1879, a link between Orthoptera and the ‘dictyopterid’ orders? // Journal of Orthoptera Research. 2003. V. 12. № 1. P. 57-62.
- Béthoux O. Cnemidolestodea (Insecta): an ancient order reinstated // Journal of Systematic Palaeontology. 2005a. V. 3. № 4. P. 403-408.

- Béthoux O. Reassigned and new basal Archaeorthoptera from the Upper Carboniferous of Mazon Creek (IL, USA) // *Journal of Orthoptera Research*. 2005b. V. 14. № 2. P. 121-126.
- Béthoux O. Revision of *Cacurgus* Handlirsch, 1911, a Basal Pennsylvanian Archaeorthoptera (Insecta: Neoptera) // *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*. 2006. V. 47. № 1–2. P. 29–35.
- Béthoux O. Original assignment of genus *Tococladus* Carpenter, 1966 (Insecta: Archaeorthoptera) // *Alavesia*. 2007. № 1. P. 3.
- Béthoux O. Revision and philogenetic affinities of the lobeattid species *bronsoni* Dana, 1864 and *sylvatica* Laurentiaux et Laurentiaux-Vieira, 1980 (Pennsylvanian; Archeorthoptera) // *Artropod Systematics & Phylogeni*. 2008a. V. 66. № 2. P. 145-163.
- Béthoux O. Groundplan, nomenclature, homology, phylogeny, and the question of the insect wing venation pattern // *Alavesia*, 2008b. № 2. P. 219-232.
- Béthoux O. Head and leg morphology of *elongata* Brongniart, 1893: 433 (Late Carboniferous, Archaeorthoptera): phylogenetic and palaeoecological implications *Annales Zoologici (Warszawa)* 2009. V. 59. № 2. P. 141–147.
- Béthoux O., Beckmeyer R.J. New and rare insect species from the Wellington Formation (Orthoptera, Grylloblattodea; Lower Permian, USA) // *Alavesia*. 2007. № 1. P.49-61.
- Béthoux, O., Cui, Y., Kondratieff, B., Stark, B., Ren, D. At last, a Pennsylvanian stem-stonefly (Plecoptera) discovered // *BMC Evolutionary Biology*. 2011. V. 11. P. 248.
- Béthoux O., Grossmann C. *Sumixam maximus* gen. et sp. nov., a new Pennsylvanian species of Archeaorthoptera (Neoptera; Indiana, USA) // *Acta Geologica Sinica (English edition)*. 2011. V. 85. № 3. P. 515-520.
- Béthoux O., Gu J-J., Ren D. *Miamia maimai* n.sp., a new Pennsylvanian stem- orthopteran insect, and a case study on the application of cladotypic nomenclature // *Fossil Record*, 2012. V. 15. № 2. P. 103–113.
- Béthoux O., Grossmann C. *Sumixam maximus* gen. et sp. nov a New Pennsylvanian species of Archaeorthoptera // *Acta Geologica Sinica (English edition)*. 2011. V. 85. № 3. P. 515-520.
- Béthoux O., Jarzembowski E.A. New basal neopterans from Writhlington (UK, Pennsylvanian) // *Alavesia*. 2010. № 3. P. 87-96.
- Béthoux O., Nel A. Venational pattern and revision of Orthoptera sensu nov. and sister groups. Phylogeny of Palaeozoic and Mesozoic Orthoptera sensu nov. // *Zootaxa*. 2002. V. 96. P. 1-88.

- Béthoux O., Nel A. Some Palaeozoic 'Protorthoptera' are 'ancestral' orthopteroids: major wing braces as clues to a new split among the 'Protorthoptera': corrigendum. // *Journal of Systematic Palaeontology*. 2005. № 3. P. 223.
- Béthoux O., Nel A., Lapeyrie J., Gand G. New data of Paleozoic grylloblattid insects (Neoptera) // *J. Paleont.* 2005. V. 79. № 1. P. 125-138.
- Béthoux O. Poschmann M. A new lobeattid insect from the Permo-Carboniferous of Niedermoschel, southwestern Germany (Archaeorthoptera) // *Journal of Orthoptera Research* 2009. V. 18. № 2. P. 139-143.
- Béthoux O., Schnider J. Description of a hind wing of a new basal Archaeorthoptera (Mazon Creek, IL; Pennsylvanian) // *Alavesia*. 2010. № 3. P. 81-85.
- Béthoux O., Schneider J.W., Klass K.-D. Redescription of the holotype of *Phylloblatta gaudryi* (Agnus, 1903) (Pennsylvanian; Commeny, France), an exceptionally well-preserved stem-dictyopteran // *Geodiversitas*. 2011. V. 33. № 4. P. 625–635.
- Beutel R.G., Wipfler B., Gottaro M., Dallai R. Polyneoptera or “lower Neoptera” – new light on old and difficult phylogenetic problems // *Atti Accademia Nazionale Italiana di Entomologia*. 2013. V. LXI. P. 133–142.
- Bolton, H. A monograph of the fossil insects of the British coalmeasures. Part II // London, UK: Palaeontographical Society. 1921., V. LXXIV. 154 p.
- Boudreaux H.B. Arthropod phylogeny with special reference to insects // John Willey & sons. New York, Chichester, Brisbane, Toronto. 1979. P. 1–320.
- Brauckmann C. Weitere neue Insekten (Palaeodictyoptera; Protorthoptera) aus dem Namurium B von Hagen-Vorhalle // *Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins in Wuppertal*. 1984. V. 37. P. 108–115.
- Brauckmann C. Arachniden und Insekten aus dem Namurium von Vorhalle-Schichten (Ober-Karbon, West-Deutschland) // *Veröffentlichungen aus dem Fuhlrott-Museum*. 1991. V. 1. P. 1–275.
- Brauckmann C. Die Insekten in Permokarbon des Saar-Nahe Beckens // In: Schindler T., Hentke U.H.J. (eds) *Kohlesümpfe Seen und Haldwüsten*. Pollichia Sonderöffentlichung. 2007. № 10. P. -196
- Brauckmann C., Willmann R. Insekten aus dem Permo-Silesium der Bohrung Weiterstadt 1 (Blattodea, "Protorthoptera"; Oberrheinische Tiefebene, SW-Deutschland) // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*. 1990. № 8. P 470-478.
- Brauckmann C., Herd K.J. Insekten-Funde aus dem Westfalium D (Ober-Karbon) des Piesberges bei Osnabrück (Deutschland). Teil 2: Neoptera // *Osnabrücker Natur- wissenschaftliche Mitteilungen*. 2005. V. 30/31. P. 19–65.

- Brongniart C. Les insectes fossiles des terrains primaires // Bull. Soc. Rouen. 1885. P. 50-68.
- Brongniart C. Recherches pour servir a l'histoire des insectes fossiles des temps primaires precedees d'une etude sur la nervation des ailes des insectes. Bulletin de la Societe d'Industrie Minerale de Saint-Etienne. 1893. V. 3. № 7. P. 124–615.
- Brues C.T., Melander A.L. Key to the families of North American insects // Private published, Boston, Massachusetts. 1915. 140 p.
- Brues C.T., Melander A.L. Classification of insects: A key to the known families of insects and other terrestrial arthropods // Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. 1932. V. 73. P. 1-672.
- Brues C.N., Melander A.L., Carpenter F.M. Classification of insects // Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. 1954. V. 108. P. 1-917.
- Bruner L. Preliminary catalogue of the orthopteroid insects of the Philippine Islands // University Studies, Nebraska. 1915. V. 15. P. 195–281.
- Burnham L. Studies on Upper Carboniferous Insects: 2. The Spaniorderidae (Order Protorthoptera) // Unpublished D. Phil. Thesis. Cornell University. 1986. xi + 178 pp.
- Carpenter F.M. The Lower Permian Insects of Kansas: Part 7. Order Protoperlaria // Proc. Am. Acad. Arts Sci. 1935. V. 70. № 4. P. 103–146.
- Carpenter F.M. Carboniferous insects from the vicinity of Mazon Creek, Illinois // Illinois State Museum, Scientific Papers. 1944. V. 3. № 1. P. 1–20.
- Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas. Pt. 10. The order Protoperlaria: the family Liomopteridae and its relatives // Proc. Amer. Acad. Arts and Sci. 1950. V.78. № 4. P. 183-219.
- Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas. Pt. 11. The orders Protorthoptera and Orthoptera // Psyche. 1966. V. 73. № 1. P. 46-88.
- Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas. Part 12. Protorthoptera (continued), Neuroptera, additional Palaeodictyoptera, and families of uncertain position // Psyche. 1976. V. 83. P. 336–376.
- Carpenter F.M. Superclass Hexapoda // in Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R: Arthropoda 4, 3/4, Boulder, Colorado: Geol. Soc. Am., Univ. Kansas, 1992. pp. 1–655.
- Carpenter, F.M., Kukalová, J. The structure of the Protelytroptera, with description of a new genus from Permian strata of Moravia // Psyche. 1964. V. 71. № 4. P. 183-197.
- Caudell A.N., King J.L. A new genus and species of the notopterous family Grylloblattidae from Japan // Proc. ent. Soc. Washington. 1924. V. 26. P. 53-60.
- Chen S.H., Types of insect metamorphosis and a new system of insect classification // Acta Entomologica Sinica. 1962. V. 11. № 1. P. 1-15.

- Cockerell D.T.A. Two interesting insects in Burmese amber // *The Entomologist*. 1919. V. 52. P. 193–195.
- Comstock J.H. An introduction to entomology // New-York, 1920. 1064 p.
- Coty D., Háva J., Procop J., Roques P., Nel A. New archaeorthopteran insects from the Late Carboniferous of the Nord and Pas-de-Calais basins in northern France (Insecta: Cnemidolestodea, Panorthoptera) // *Zootaxa*. 2014. V. 3878. № 5. P. 462–470
- Crampton G.C. The thoracic sclerites and the systematic position of *Grylloblatta campodeiformis* Walker, a remarkable annectant, "orthopteroid" insect // *Entomological News*. 1915. V. 26. P. 337–350.
- Crampton G.C. The phylogeny and classification of the insects // *Journal of Entomology and Zoology*. 1924. V. 16. P. 33-47.
- Crampton G.C. The interrelationships and lines of descent of living insects // *Psyche*. 1938. V.45. №.4. P. 165–181.
- Cui, Y. New data on the Blattogryllidae-Plesioblattogryllidae-Grylloblattidae complex (Insecta: Grylloblattida: Blattogrylloptera tax. n.) // *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 2012. V. 70. № 3. P. 167–180.
- Cui Y., Béthoux O., Shih C. Ren. D. A new species of the family Juraperlidae (Insecta: Grylloblattida) from the Middle Jurassic of China // *Acta Geologica Sinica*. 2010. V. 84. № 4. P. 710-713.
- Cui Y., Béthoux O., Ren D. Intraindividual variability in *Sinonamuropteridae* forewing venation (Grylloblattida; Late Carboniferous): taxonomic and nomenclatural implications. *Systematic Entomology* // 2011. V. 36. P. 44–56.
- Cui Y., Ren D. Neotype designation for *Sinonamuropteris ningxiaensis* Peng, Hong et Zhang, 2005 (Grylloblattida: *Sinonamuropteridae*) // *Zootaxa*. 2013. V. 3694. № 6. P. 596–599.
- Dana J.D. On fossil insects from the Carboniferous formation in Illinois // *American Journal of Science and Arts*. 1864. V. 2. № 37. P. 34–35.
- Davydov V.I., Korn D., Schmitz M.D. With contributions from F.M. Gradstein and O. Hammer. Chapter 23. The Carboniferous Period // In: *The Geologic Time Scale 2012*. Gradstein F.M. et al. eds. Elsevier BV, 2012. V. 2. P. 603-651.
- Dmitriev, V.Yu. and Ponomarenko, A.G., Dynamics of Insect Taxonomic Diversity, History of Insects, Rasnitsyn, A.P. and Quicke, D.L.J., Eds., Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002, pp. 325–331].
- Du S., Béthoux O., Gu J.-J., Ren D. *Protomiamia yangi* gen. et sp. nov. (Early Pennsylvanian; Xiaheyan, China), a sexually dimorphic Palaeozoic stem-Orthoptera // *Journal of Systematic Palaeontology*. 2016. DOI: 10.1080/14772019.2016.1154899.

- Engel M.S., Grimaldi D.A., Singh H., Nascimbene N.S. Webspinners in Early Eocene amber from the Western India // *ZooKeys*. 2011. V. 148. P. 197–208.
- Engel M. S., Huang D., Breitkreuz L.C.V. et al. Two new species of mid-Cretaceous webspinners in amber from northern Myanmar (Embiodea: Clothodidae, Oligotomidae) // *Cret. Res.* 2016. V. 58. P. 118–124.
- Fukushima G. Study of Grylloblattidae // *Nature and Insects* (Tokyo). 1969. V. 4, № 2. P. 29-34.
- Gorochov A.V. A new, enigmatic family for new genus and species of Polyneoptera from the Upper Permian of Russia // *ZooKeys*. 2011. V. 130. P. 131–136.
- Grimaldi, D.A., Engel, M.S. *Evolution of the insects* // New York: Cambridge University Press. 2005. xv+755 p.
- Gu J.-J., Béthoux O., Ren, D. *Longzhunia locustata* n. gen. n. sp. one of the most completely documented Pennsylvanian Archaeorthoptera (Insecta; Ningxia, China) // *Journal of Paleontology*. 2011. V. 85. № 2. P. 303–314.
- Gu J.-J., Béthoux O., Ren D. A new cnemidolestiidean stem-orthopteran insect from the Late Carboniferous of China // *Acta Paleontologica Polonica*. 2014. V. 59. № 3. P. 689-696.
- Guan, Z., Prokop, J., Roques, P., Lapeyrie, J., and Nel, A. Revision of the enigmatic family Anthracoptilidae enlightens the evolution of Palaeozoic stem-dictyopterans // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2016. V. 61. № ... P. ...–...
- Gurney A.B. The taxonomy and distribution of the Grylloblattidae (Orthoptera) // *Proc. ent. Soc. Washington*. 1948. V. 50. P. 86-102.
- Gurney A.B. Recent advances in taxonomy and distribution of the Grylloblatta (Orthoptera: Grylloblattidae) // *J. Wash. Acad. Sci.* 1953. V. 42. P. 325- 332.
- Gurney A.B. Further advances in the taxonomy and distribution of the Grylloblattidae (Orthoptera) // *Proc. biol. Soc. Washington*. 1961. V. 74. P. 64-76.
- Hamilton, K.G.A. Cnemidolestodea: an ancient insect order resurrected // *Biodiversity*. 2003. V. 4. № 2. P. 22–24.
- Handlirsch A. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen // Wilhelm Engelmann, Leipzig. 1906. 1430 p.
- Handlirsch A. New paleozoic insects from the Vicinity of Mazon Creek, Illinois // *American Journal of Science*. 1911. V. 31. P. 297-377.
- Handlirsch A. Revision der Paläozoischen Insekten // *Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Klasse*. 1919. Bd 96. P. 1-82.
- Handlirsch A. Paläontologie, Phylogenie, Systematik // In: C. Schröder (ed.). *Handbuch der Entomologie*. V. III. 1920. Fisher. Jena. P. viii + 1-1202.

- Handlirsch A. Fossilium Catalogus. I: Animalia. Pars 16: Insecta palaeozoica // W. Junk. Berlin. 1922. 230 p.
- Handlirsch A. Palaontologie, Phylogenie, Systematik // Handbuch der Entomologie, T. 3. Jena. 1925. 1202 pp.
- Handlirsch, A. Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten mit Ergänzungen und Nachträgen sowie Ausblicken auf phylogenetische, palaeogeographische und allgemein biologische Probleme. I Teil // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. 1937. V. 48. P. 1–140.
- Hay A.A. Taxonomy of Mazon Creek fauna / in Shabica C.W., Hay A.A. Ricardson's guide to the fossil fauna of Mazon Creek // Northeastern Illinois University. 1997. P. 184-194.
- Hebard M. The Orthoptera of Alberta // Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1930. V. 82. P. 377-403.
- Hörschemeyer T. Fossil insects from the Lower Permian of Niedermoschel (Germany)// Proc. First Intern. Palaeoentomol. Conf. Moscow. 1998. Bratislava: AMBA projects, 1999. P. 57–60.
- Huang, Di-Ying, Nel, A. A new Middle Jurassic "grylloblattodean" family from China (Insecta: Juraperlidae fam. n.) // European Journal of Entomology. 2007. V. 104. P. 837–840.
- Huang D.-y., Nel A., Petrulevičius J.F. New evolutionary evidence of Grylloblattida from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, north-east China (Insecta, Polyneoptera) // Zoological Journal of the Linnean Society. 2008. V. 152. № 1. P. 17-24.
- Huang D.-y., Nel A., Zompro O., Waller A. Mantophasmatodea now in the Jurassic // Naturwissenschaften. 2008. V. 95. P. 947–952.
- Jarvis K.J., Whiting M.F. Phylogeny and biogeography of ice crawlers (Insecta: Grylloblattodea) based on six molecular loci: Designating conservation status for Grylloblattodea species // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2006. V. 41. P. 222–237.
- Ilger, J.-M. 2011. The Neoptera of the key-Lagerstätte Hagen-Vorhalle Paleo-environmental history, taphonomy, systematics, and the exploration of new Lagerstätten // Doctoral Thesis Clausthal-Zellerfeld. x + 75 pp.
- Ilger J.-M., Brauckmann C. Evidence for prothoracic winglets in *Kochopteron hoffmannorum* from Hagen-Vorhalle ("basal Neoptera"; early Late Carboniferous; Germany) // Entomologia Generalis. 2008. V. 31. P. 279–285.
- Kevan D.K.McE. The higher classification of the orthopteroid insects: a general view. Suprafamilial classification of "orthopteroid" and related insects: a draft scheme for discussion and consideration // Mem. Lyman Ent. Mus. Res. Lab. 1977. Vol. 4, Spec. Publ. 12. P. 1-31, (1)-(26).

- Klass, K.-D., Zompro O., Kristensen N.P., Adis J. Mantophasmatodea: a new insect order with extant members in the Afrotropics // *Science*. 2002. V. 296. P. 1456–1459.
- Kluge N. J. General system of Neoptera with description of a new species of Embioptera // *Russian Entomol. J.* 2012. V. 21. № 4. P. 371–384.
- Kukalová J. Paoliidae Handlirsch (Insecta, Protorthoptera) aus dem Oberschlesischen Steinkohlenbecken // *Geologie*. 1958. № 7. P. 935–959.
- Kukalová J. Permian insects of Moravia. Pt. 2. Liomopteridae // *Sbor. geol. ved. paleontol.* 1964. T. 3. P. 39-118.
- Kukalová, J. Permian Protelytroptera, Coleoptera and Protorthoptera (Insecta) of Moravia // *Sbornik geologických věd*. 1965. № 6. P. 61-98.
- Kukalová-Peck J., Brauckmann C. Most Paleozoic Protorthoptera are ancestral hemipteroids: major wing braces as clues to a new phylogeny of Neoptera (Insecta) // *Can. J. Zool.* 1992. V. 70. P. 2452-2473.
- Labandeira C.C. The fossil record of insect extinction: new approaches and future directions. *Am Entomol.* 2005; 51: 14–29. doi: 10.1093/ae/51.1.14
- Laicharting J. N. E. Verzeichniß und Beschreibung der Tyroler-Insecten. I. Theil. Käferartige Insecten. 1781. Bd I. P. 1-248.
- Lameere A. Revision sommaire des Insectes foss. du Stephanien de Commeny // *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*. 1917. V. 23. P. 141-200.
- Lameere A. *Precis de zoologie*. Tome VI. Fasc. 1. // *Publications de l'Institut Zoologique Torley-Rousseau / Université Libre de Bruxelles*. 1936. 468 p.
- Langiaux J., Parriat H. Faune entomologique du bassin de Blanzey-Montceau // 'La Physiophile', Société d'Etude des Sciences, Naturelles et Historique de Montceau-les-Mines. 1974. V. 81. P. 62–74.
- Latreille P.A. Histoire naturelle, générale et particulière, des crustacés et des insectes. 3. Familles naturelles des genres // Paris. F. Dufart. 1802. xii + 467 p.
- Latreille P.A. Considérations générales sur l'ordre naturel des animaux composant les classes des crustacés, des arachnides, et des insectes; avec un tableau méthodique de leurs genres, disposés en familles. Paris. F. Schoell. 1810. 444 p.
- Laurentiaux D. Les insectes carbonifères du Limbourg hollandais // *Mededelingen van de Geologische Stichting (N.S.)* 1950. № 4. P. 13–22.
- Laurentiaux D. Classe de Insectes / In: J. Piveteau (ed.). *Traite de Paleontologie*. Paris, Masson et C^{ie}, 1953. V. 3. P. 397-527.

- Laurentiaux D., Laurentiaux-Vieira F. Un type singulier d'Insecte protorthoptéroïde du Westphalien supérieur du Pas-de-Calais // *Annales de la Société Géologique du Nord*. 1980. V. 99. P. 407–413.
- Laurentiaux-Vieira F., Laurentiaux. D. Présence du genre *Zdenekia* Kuk. (Protorthoptères Paoliides) dans le Westphalien inférieur de Belgique. *Annales de la Société Géologique du Nord*. 1986. V. 105. P. 195-201.
- Martins-Neto R.G., Gallego O.F., Brauckmann C., Cruz J.L. A review of the South American Palaeozoic entomofauna Part I: the Ischnoneuroidea and Cacurgoidea, with description of new taxa // *African Invertebrates*. 2007. V. 48. № 1. P. 87–101.
- Nel A., Roques P., Nel P., Prokin A.A., Bourgoïn T., Prokop J., Szwedó J., Azar D., Desutter-Grandcolas L., Wappler T., Garrouste R., Coty D., Huang D., Engel M.S., Kirejtshuk A.G. The earliest known holometabolous insects // *Nature*. 2013. V. 503. P. 257-261
- Misov B., Liu S., Meusemann K. et al., Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution // *Science*. 2014. V. 346, № 6210. P. 763–767.
- Müller A.B., Strauss H., Hartkopf-Fröder C., Littke R. Reconstructing the evolution of the latest Pennsylvanian–earliest Permian Lake Odernheim based on stable isotope geochemistry and palynofacies: A case study from the Saar-Nahe Basin, Germany // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2006. V. 240. P. 204–224.
- Newell A.J., Sennikov A.G., Benton M.J., Molostovskaya I.I., Golubev V.K., Minikh A.V., Minikh M.G. Disruption of playa–lacustrine depositional systems at the Permo-Triassic boundary: evidence from Vyazniki and Gorokhovets on the Russian Platform // *Journal of the Geological Society, London*. 2010. V. 167. P. 695–716.
- Nicholson DB, Mayhew PJ, Ross AJ (2015) Changes to the Fossil Record of Insects through Fifteen Years of Discovery. *PLoS ONE* 10(7): e0128554. doi:10.1371/journal.pone.0128554
- Novokshonov V.G., Storozhenko S.Yu. New genus of the family Sojanoraphidiidae (Grylloblattida) from Lower Permian of Ural // *Far Eastern Entomologist*. 1996. N 33. P. 1-4.
- Peng D., Hong Y., Zhang Z. Namurian insects (Diaphanopteroidea) from Qilianshan Mountains, China // *Geol. Bull. China*. 2005. V. 24. P. 219–234.
- Pinto I.D. A new Upper Carboniferous paraplecopteran insect from South Brazil // *Pesquisas. Inst. Geociencias. U.F.R.G.P. Porto Alegre*. 1990. V. 17. № 1-2. P. 7–10.
- Pinto I.D. Carboniferous Insects from Argentina. V. Narkeminidae Pinto et Ornellas, 1991 – Ordo Paraplecoptera // *An. Acad. Bras. Ci.* 1992. T. 64. N 3. P. 289-292.

- Pinto I.D., Adami-Rodrigues K. A New Upper Carboniferous Insect from Itararé sub- group, Parana Basin, Brazil // *Pesquisas*. 1995. V. 22. P. 53-57.
- Pinto I.D., Adami-Rodrigues K. A revision of South American Paleozoic insects // *Proceeding of the First Paleoentomological Conference, Moscow. AMBA/AM/PFICM 98/1*. 99. 1999. C. 117-124.
- Pinto I.D., Ornellas L.P. Carboniferous insects (Protorthoptera and Paraplecoptera) from the Gondwana (South America, Africa and Asia) // *Pesquisas. Inst. Geociencias. U.F.R.G.P. Porto Alegre*. 1978. V. 11. P. 305–321.
- Pinto I.D., Ornellas L.P. Upper carboniferous insects from Argentina. II. Familia Narkemocacurgidae (Paraplecoptera) // *Boletin Academia Nacional de Ciescae, Cordoba*. 1980. V. 53. № 3-4. P. 278-291.
- Pinto I.D., Ornellas L.P. Substitute Names for the Extint Insecta Families Narkemocacurgidae Pinto & Ornellas, 1978 and Cacurgonarkemina Pinto, 1990 // *Pesquisas. Inst. Geociencias. U.F.R.G.P. Porto Alegre*. 1991. V. 18. № 1. P. 93.
- Prokop J., Krzeminski W., Krzeminska E., Wojciechowski D. Paoliida, a putative stem-group of winged insects: Morphology of new taxa from the Upper Carboniferous of Poland // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2012. V. 57. P. 161–173.
- Prokop, J., Roques, P., Nel, A. New non-holometabolous insects from the Pennsylvanian of the Avion locality in Pas-de-Calais, France (Insecta: 'Exopterygota') // *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*. 2014a. V. 38. Issue 2. P. 155-169.
- Prokop J., Krzeminski W., Krzeminska E., T. Hörnschemeyer, Ilger J.-M., Brauckmann C., Grandcolas P., Nel A. Late Palaeozoic Paoliida is the sister group of Dictyoptera (Insecta: Neoptera) // *Journal of Systematic Palaeontology*. 2014b. V. 12. № 5. P. 601–622.
- Prokop J., Nel A. An enigmatic Palaeozoic stem-group: Paoliida, designation of new taxa from the Upper Carboniferous of the Czech Republic (Insecta: Paoliidae, Katerinkidae fam. n.) // *African Invertebrates*. 2007. V. 48. P. 77–86.
- Prokop, J. Szwedó J., Lapeyrie J., Garrouste R., Nel A. New Middle Permian insects from Salagou Formation of the Lodeve Basin in southern France (Insecta: Pterygota) // *Annales de la Societe Entomologique de France*. 2015. V. 51. № 1. P. 14–51.
- Prokop J., Pecharová M., Nel A., Hörnschemeyer T., Krzemińska E., Krzemiński W., Engel M.S. Paleozoic Nymphal Wing Pads Support Dual Model of Insect Wing Origins // *Current Biology*. 2017. V.27. P. 1–7.
- Pruvost P. La faune continentale du terrain houiller du Nord de la France // *Mem. P. serv. à l'expl. de la Carte géol. France*. 1919. 584 p.

- Pruvost P. La faune continentale du terrain houlier de la Belgique // Mem. Mus. Roy. Hist. Nat. de Belgique. 1930. V. 44. P. 153-156.
- Rafael J.A., Godoi F.S.P. Engel M.S. A new species of *Zorotypus* from eastern Amazonia, Brazil (Zoraptera: Zorotypidae) // Transactions of the Kansas Academy of Science. 2008. V. 111. № 3/4. P. 193–202.
- Rasnitsyn A.P. Infraclass Gryllones Laicharting, 1781. Order Eoblattida Handlirsch, 1906 Superorder Perlidea Latreille, 1802 // Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.Q. / History of Insects. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. 2002. P. 254-260, 276-278.
- Rasnitsyn A.P., Aristov D.S. New Eoblattida (Insecta) from the Permian of Russia // Russian Entomol. J. 2010. V. 19. № 1. P. 13-20.
- Rasnitsyn A.P., Aristov D.S. New Fossil Insects (Insecta: Caloneurida, Hypoperlida, Palaeomanteida, Jurinida) from the Middle and Upper Permian of European Russia // In: Aristov D.S. (ed.) Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia. Paleontological Journal. 2013. Vol. 47. No 7. P. 678-704.
- Rasnitsyn A.P., Aristov D.S. Revision of the Paleozoic order Paoliida (Insecta) // Far Eastern Entomologist. 2016. № 309. P. 1-13.
- Rasnitsyn A.P., Aristov D.S., Gorochov A.V., Rowland J.M., Sinitshenkova N.D. Important new insect fossils from Carrizo Arroyo and the Permo-Carboniferous faunal boundary // Bulletin New Mexico Museum Natural History & Science. 2004. V. 25. P. 215-246.
- Rasnitsyn A.P., Aristov D.S., Rasnitsyn D.A. Insects of the Permian and Early Triassic (Urzhumian–Olenekian Ages) and the Problem of the Permian–Triassic Biodiversity Crisis // In: Aristov D.S. (ed.) Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia. Paleontological Journal. 2013. Vol. 47. No 7. P. 793-823.
- Rasnitsyn A.P., Aristov D.S., Rasnitsyn D.A. Dynamics of the taxonomic diversity of insects in the Early and Middle Permian // Paleontological Journal. 2015. Vol. 49. No 12. P. 1282-1309.
- Rasnitsyn A.P., Bashkuev A.S., Kopylov D.S., Lukashevich E.D., Ponomarenko A.G., Popov Yu.A., Rasnitsyn D.A., Ryzhkova O.V., Sidorchuk E.A., Sukatsheva I.D., Vorontsov D.D. 2016. Sequence and scale of changes in the terrestrial biota during the Cretaceous (based on materials from fossil resins). Cretaceous Research 61: 234-255.
- Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.Q. (Eds.) History of Insects // Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. 2002. 517 p.
- Rasnitsyn A.P., Krassilov, V.A. *Sojanidelia floralis* sp. nov. (Insecta: Grylloblattida: Ideliidae) - one more pollen consumer of the Permian Gymnosperm // Paleontol. J. 1996. V. 30. № 6. P. 716-722.

- Retallack G.J. Permian and Triassic greenhouse crises // *Gondwana Research*. 2013. V. 24(1). P. 90-103.
- Ricetti J.H.Z., Schneider J.W., Iannuzzi R., Weinschütz L.C. *Anthracoblattina mendesi* Pinto et Sedor (Blattodea, Phylloblattidae): the most completely preserved South American Palaeozoic cockroach // *Rev. bras. paleontol.* 2016. V. 19. № 2. P. 181-194.
- Riek E.F. Triassic insects from Bookvale, N.S.W. (orders Orthoptera Saltatoria, Protorthoptera, Perlaria) // *Rec. Australian Mus.* 1954. Vol. 23, N 4. P. 161-168.
- Riek E.F. A re-examination of the mecopteroid and orthopteroid fossil (Insecta) from the Triassic beds at Denmark Hill, Queensland, with description of further specimens // *Ausrt. J. Zoology*. 1956. V. 4, № 1. P. 98-110.
- Sawin, R. S., Franseen, E. K., West, R. R., Ludvigson, G. A., & Watney, W. L. 2008. Clarification and changes in Permian stratigraphic nomenclature in Kansas. In: *Current Research in Earth Sciences: Kansas Geological Survey*, 254(2) [available online: <http://www.kgs.ku.edu/Current/2008/Sawin/index.html>].
- Schlüter T. Fossil insects in Gondwana – localities and palaeodiversity trends // *Acta zoologica cracoviensia*. 2003. V. 46 (suppl.– Fossil Insects). P. 345-371.
- Schoville S.D., Graening G.O. Updated checklist of the ice-crawlers (Insecta: Grylloblattodea: Grylloblattidae) of North America, with notes on their natural history, biogeography and conservation // 2013. *Zootaxa*. V. 3737. № 4. P. 351–378.
- Scudder S.H. Palaeodictyoptera: on the affinities and classification of Paleozoic Hexapoda // *Memoirs of the Boston Society of Natural History*. 1885. № 3. P. 319–351.
- Sharov A.G. On the system of the orthopterous insects // *Verhandl. XI Internat. Kongr. Entomol.* Wien. 1960. Bd I. S. 296-298.
- Sharov A.G. *Basic Arthropodan stock with special reference to insects* // Pergamon Press. 1966. 271 p.
- Shcherbakov, D.E. Order Forficulida Latreille, 1810. The earwigs and protelytropterans. P. 288–291. In: Rasnitsyn, A.P & Quicke, D.J (Eds.). *History of Insects*. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. 2002. 517 p.
- Shcherbakov D.E. Madygen, Triassic Lagerstätte number one, before and after Sharov // *Alavesia*. 2008. №. 2. P. 113–124.
- Shcherbakov D.E. New and little-known families of Hemiptera Cicadomorpha from the Triassic of Central Asia - early analogs of treehoppers and planthoppers // *Zootaxa*. 2011. № 2836. P. 1–26.
- Shcherbakov D.E. Permian and Triassic ancestors of webspinners (Embioidea) // *Russian Entomological Journal*. 2015. V. 24. № 3. P. 187-200.

- Schneider J. Die Blattodea (Insecta) des Palaeozoikums. Teil 1: Systematik, Oekologie und Biostratigraphie // Freiburger Forschungshefte. 1983. V. 382. P. 106–146.
- Silvestri F. Notes on *Grylloblatta campodeiformis* and a description of a new variety (*Grylloblattidae*) // Trans. Amer. ent. Soc. 1931. V. 57. P. 291-295.
- Sinitshenkova N.D. Order Dictyoneurida Handlirsch, 1906 // in History of Insects, Ed. by Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (eds). Kluwer Academic, Dordrecht. 2002. P. 116–120.
- Smith S.I. Notice of a fossil insect from the Carboniferous Formation of Indiana // American Journal of Science and Arts. 1871. Series 3. № 1. P. 44-46
- Storozhenko S. The annotated Catalogue of living Grylloblattida (Insecta) // Articulata. 1986. Bd II, Folge 9. P. 279-292.
- Storozhenko S. A review of the family Grylloblattidae (Insecta) // Articulata. 1988a. Bd III, Folge 5. P. 167-181.
- Storozhenko S.Yu. Permian fossil insects of North-East Europe: revision of the family Atactophlebiidae (Insecta: Gerarida: Atactophlebiidae) // Dtsch. ent. Z. 1990. Bd 37. H. 4-5. P. 407-412.
- Storozhenko S. A new family of Triassic Grylloblattids from Central Asia (Insecta, Grylloblattida) // SPIXIANA. 1992a. Bd 15. № 1. P. 67-73.
- Storozhenko S.Yu. Permian fossil insects of North-East Europe: new and little-known Ideliidae (Insecta, Plecopteroidea, Grylloblattida) // Entomol. Fennica. 1992b. V. 3. P. 21-39.
- Storozhenko S.Yu. Permian fossil insects of North-East Europe: new Atactophlebiidae, Ideliidae and Megakhosaridae (Grylloblattida) // Zoosyst. Rossica. 1994. Vol. 3. P. 49-52.
- Storozhenko S.Yu. New Upper Carboniferous grylloblattids (Insecta: Grylloblattida) from Siberia // Far Eastern Entomologist. 1996a. № 26. P. 18-20.
- Storozhenko S.Yu. New Triassic Mesorthoptera (Insecta, Grylloblattida) // Spixiana. 1996b. Bd 19, № 1. P. 115-127.
- Storozhenko S.Yu. Classification of order Grylloblattida (Insecta) with description of new taxa // Far East. Entomol. 1997a. № 42. P. 1-20.
- Storozhenko S.Yu. Order Grylloblattida Walker, 1914 // Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.Q. (eds.). History of Insects. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. 2002. P.278-281.
- Storozhenko S.Yu., Aristov D.S. Review of the Paleozoic and Mesozoic families Megakhosaridae and Blattogryllidae (Insecta: Grylloblattida) // Far Eastern Entomologist. 2014. № 271. P. 1-28.
- Storozhenko S.Yu., Novokshonov V.G. Revision of the Permian family Sojanoraphidiidae (Grylloblattida) // Russian Entomol. J. 1994 (1995). N 3-4. P. 37-39.

- Storozhenko S.Yu., Novokshonov V.G. To the knowledge of the fossil family Permosialidae (Insecta: Miomoptera) // *Far East. Entomol.* 1999. № 76. P. 1-5.
- Storozhenko S.Y., Park J.K. A new genus of the ice crawlers (Grylloblattida: Grylloblattidae) from Korea // *Far East. Entomol.* 2002. № 114. P. 18–20.
- Storozhenko S.Yu., Vršanski P. New fossil family of the order Grylloblattida (Insecta; Plecopteroidea) from Asia // *Far Eastern Entomologist.* 1995. № 19. P. 1-4.
- Szumik C.A. Phylogenetic systematics of Archembiidae (Embiidina, Insecta) // *Syst. Entomol.* 2004. V. 29. P. 215–237.
- Terry M.D., Whiting M.F. Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects // *Cladistics.* 2005. V. 21. P. 240–257.
- Tillyard R.J. Mesozoic and Tertiary Insects of Queensland and N.S.W. // *Queensland Geol. Survey Publ.* 1916. № 253. P. 11-47.
- Tillyard R.J. Mesozoic insects of Queensland. No. 9. Orthoptera, and additions to the Protorthoptera, Odonata, Hemiptera and Planipennia // *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 1922. V. 47. № 4. P. 447-470.
- Tillyard R.J. Kansas Permian insects. Part 10. The new order Protoperlaria: a study of typical genus Lemmatophora Sellards // *Amer. J. Sci.* 1928. V. 16. P. 185-220
- Tillyard R.J. Kansas Permian insects. Part 18. The order Embiaria // *Amer. J. Sci.* 1937a. V. 33. P. 241-251.
- Tillyard R.J. Kansas Permian insects. Part 19. The order Protoperlaria (Continued). The family Probnisidae // *Amer. J. Sci.* 1937b. Vol. 33. P. 401-425.
- Trümper S., Schneider J.W., Béthoux O., Ren D., Linnemann U. The Qilianshan entomofauna (Xiaheyan, China): A new type of insect Lagerstätte formed in lower delta plain to prodelta deposits // *in press...*
- Vickery V.R., Kevan D.K.McE. A monograph of the Orthopteroid insects of Canada and adjacent regions. Vol. 1. Quebec. 1983. 679 p.
- Walker E.M. A new species of Orthoptera, forming a new genus and family // *Canad. Ent.* 1914. V. 46. P. 93-99.
- Wei D., Béthoux O., Guo Y., Schneider J.W., Ren D. New data on the singularly rare ‘cockroachoids’ from Xiaheyan (Pennsylvanian; Ningxia, China) // *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology.* 2013. V. 37(4). P. 547-557.
- Wipfler B., Machida R., Muller B., Beutel R. On the head morphology of Grylloblattodea (Insecta) and the systematic position of the order, with a new nomenclature for the head muscles of Dicondylia *Systematic Entomology.* 2011. V. 36. P. 241–266.

- Wipfler B., Bai M., Schoville S., Dallai R., Uchifune T., Machida R., Cui Y., Beutel R.G. Ice Crawlers (Grylloblattodea) – the history of the investigation of a highly unusual group of insects // *Journal of Insect Biodiversity*. 2014. V. 2. № 2. P. 1-25.
- Wipfler B., Klug R., Gea S.-Q. et al. The thorax of Mantophasmatodea, the morphology of flightlessness, and the evolution of the neopteran insects // *Cladistics*. 2015. V. 31. P. 50–70.
- Würdig N.L., Pinto I.D., Adami-Rodrigues K. South American Paleozoic faunulae and two new insects. Chronological, paleogeographical and systematic interpretation // *Proceeding of the First Paleoentomological Conference, Moscow. AMBA/AM/PFICM 98/1. 99. 1999.* P. 177-184.
- Zalessky G.M. Les nouveaux insectes permien de l'ordre Emboidea // *Ann. Soc. Geol. Nord.* 1938. V. 63. P. 62-81.
- Zalessky M.D. Sur un nouveau Protortoptere du Permien de Kama // *Ann. Soc. Geol. Du Nord.* 1928. Vol. 53. P. 330-306.
- Zhang Z., Schneider J.W., Hong, Y. The most ancient roach (Blattida): A new genus and species from the earliest Late Carboniferous (Namurian) of China, with discussion on the phylomorphogeny of early blattids // *Journal of Systematic Palaeontology*. 2012. V. 11. P. 27–40.