

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
Научный совет по проблемам палеобиологии  
и эволюции органического мира  
Палеонтологический институт

*В.Г. НОВОКШОНОВ*

РАННЯЯ  
ЭВОЛЮЦИЯ  
СКОРПИОННИЦ

(Insecta: Panorpida)



МОСКВА "НАУКА"

1997

ББК 28.1  
Н 74  
УДК 562/569

Ответственный редактор  
доктор биологических наук *А.П. Расницын*

Рецензенты:  
доктор биологических наук *Г.М. Длусский*,  
кандидат биологических наук *В.В. Жерихин*

**Новокшенов В.Г.**

Н74 Ранняя эволюция скорпионниц (Insecta: Panorpida). – М.:  
Наука, 1997. – 140 с.: ил.  
ISBN 5-02-001910-0

Книга содержит сводку пермских насекомых скорпионниц – группы, массовой в палеозое и мезозое, важной стратиграфически и занимающей одну из центральных позиций в эволюции насекомых с полным превращением. Сводка выполнена в мировом объеме, но базируясь преимущественно на отечественных коллекциях. Пересмотрена система пермских и отчасти более поздних скорпионниц. Проведен анализ геологической истории и эволюции группы с более подробным рассмотрением происхождения и ранней эволюции современных семейств скорпионниц, а также дочернего отряда ручейников.

Для энтомологов, палеонтологов и геологов-стратиграфов.

**ББК 28.1**

**Novokshonov V.G.**

Early evolution of scorpionflies (Insecta: Panorpida). – М.: Nauka,  
1997. – 140 pp.: ill.  
ISBN 5-02-001910-0

The monograph is a synopsis of the Permian scorpionflies, that was an abundant and stratigraphically important insects group in the Paleozoic and Mesozoic, as well as one of the key groups in the Holometabola evolution. The synopsis is completed in a global scale, but mainly on the base of the native collections. The system of Mecoptera is revised. The geological history and evolution of the order is analysed with the particular consideration of the origin and early evolution of the extant scorpionfly families as well as of the caddisflies.

For the entomologists, paleontologists and stratigraphists.

ISBN 5-02-001910-0

© В.Г. Новокшенов, 1997  
© Б.М. Рябьшев, художественное оформление, 1997  
© Российская академия наук, 1997

## ВВЕДЕНИЕ

Скорпионницы (*Panorpida* = *Mecoptera*) – наиболее примитивный, предковый отряд мекоптероидов, появившийся в начале перми. Среди современных насекомых отряд занимает скромное положение – известно около 500 видов из девяти семейств. Однако вымершие скорпионницы были гораздо более разнообразными, так что число только описанных ископаемых видов сопоставимо с таковым в рецентной фауне, а число семейств, найденных лишь в ископаемом состоянии, превышает число современных примерно вдвое. И это, судя по всему, далеко не предел.

Получение максимально возможного представления об объеме, филогении и разнообразии отряда *Panorpida* с учетом ископаемых таксонов само по себе является важной задачей, но к этому нужно добавить, что именно скорпионницы стоят в основании мощного филогенетического древа, породившего такие отряды как ручейники, бабочки и двукрылые, которые по числу видов и роли, которую они играют в современной фауне, занимают ведущие позиции. Поскольку уже известно, что ни ручейники с бабочками, ни двукрылые, не взяли свое начало от каких-либо доживших доныне групп скорпионниц, то их предков необходимо искать среди более примитивных, вымерших *Panorpida*.

Современные семейства скорпионниц известны со второй половины триасового периода. Это позволяет предполагать, что расхождение основных филогенетических направлений произошло раньше. Однако насекомые первой половины триаса практически неизвестны, поэтому ответ на многие вопросы может дать лишь изучение пермских скорпионниц. Известно к тому же, что филогенетическая ветвь, приведшая к ручейникам и бабочкам, отделилась еще в ранней перми, так что и в этом случае наиболее полезным оказывается изучение именно пермских скорпионниц.

Как раз сейчас появилась уникальная возможность обсудить особенности строения древнейших скорпионниц и еще раз попытаться представить себе их происхождение, раннюю эволюцию и связь с некоторыми близкими отрядами насекомых. Речь идет о богатейших коллекциях скорпионниц, собранных за несколько десятилетий из разных местонахождений на территории бывшего СССР и Монголии и хранящихся в Палеонтологическом институте РАН.

Также показалось необходимым подробно рассмотреть и пермских

ручейников. Поначалу их нередко помещали в отряд *Panorptida*, поэтому морфологические исследования позволили еще раз вернуться к вопросу об их систематическом положении. Более того, знание особенностей строения первых ручейников помогает воссоздать облик их ближайших предков – древнейших скорпионниц семейства *Kaltanidae*, до сих пор известных только по крыльям.

Кроме того, в предлагаемой работе на палеонтологическом материале удалось проследить происхождение большинства современных семейств скорпионниц, подчас значительно изменив существующие представления об их архетипе и очередности отхождения от общего ствола.

Автор не ставил своей задачей целиком пересмотреть систему отряда скорпионниц. Это желание было ограничено главным образом тем, что значительная часть мезозойских скорпионниц все еще не описана. Их ревизия и описания представляют собой отдельное большое исследование.

Основная часть данной работы выполнена в Лаборатории артропод Палеонтологического института РАН под руководством ее заведующего А.П. Расницына, которому я глубоко признателен за постоянное внимание и помощь. Особое значение при работе с ископаемыми имели для меня советы и замечания Д.Е. Щербакова (Палеонтологический институт РАН). Автор также очень признателен В.Ю. Дмитриеву, И.Л. Доброхотовой, В.В. Жерихину, А.Г. Пономаренко, И.Д. Сукачевой (Палеонтологический институт РАН) за предоставленные сведения и консультации и В.Д. Иванову (С.-Петербургский государственный университет) за критические замечания и обсуждение морфологии и эволюции ручейников. Завершающий этап работы был бы невозможен без своевременной технической помощи со стороны С.Л. Есюнина и В.Е. Ефимика (Пермский государственный университет).

## Глава 1

### ПЕРВЫЕ МЕКОПТЕРОИДЫ (PAPILIONIDEA = MECOPTEROIDEA)

В современной фауне надотряд *Papilionidea* представляет одну из крупнейших групп насекомых с полным превращением, лишь незначительно уступая по числу видов жукам и перепончатокрылым. Но подавляющее большинство здесь составляют чешуекрылые (примерно 140 тыс. видов) и двукрылые (примерно 100 тыс. видов), тогда как ручейников насчитывается всего около 9 тыс. видов, блох – 2 тыс. видов, а скорпионниц и того меньше. Древнейшие мекоптероиды известны с ранней перми, где представлены ручейниками и скорпионницами (Tillyard, 1926a; Мартынов, 1940; Сукачева, 1976; Kukulova-Peck, Willmann, 1990). Остальные отряды мекоптероидов в палеозойских отложениях не обнаружены. Тут нужно добавить, что включение в состав *Papilionidea* блох может оказаться неверным (Rasnitsyn, 1992).

*Papilionidea* близки к сетчатокрылообразным (*Mugmeleontidea*=*Neuropteroidea*) и, вероятно, происходят от каких-то примитивных представителей этого надотряда (Мартынова, 1957, 1959; Расницын, 1980б). Наибольшее сходство в строении крыльев с древнейшими мекоптероидами показывают собственно сетчатокрылые (*Mugmeleontida*). Все другие представители этого надотряда имеют специализированное жилкование и об их связи с древнейшими мекоптероидами говорить не приходится. Так, глосселитродеи (= *Jurinida*) характеризуются своеобразным строением крыльев, имеющих ракеткообразную форму (Пономаренко, 1980), и даже примитивная *Permoberothes Till.* с легкостью идентифицируется как представитель именно этого отряда. Пермские вислоккрылки, известные в палеозое по одному семейству *Parasialidae* Ропот., имеют обедненное жилкование и показывают частичное слияние *MP* и *SuA* в передних крыльях, у них расширена анальная область и потерян развилка из *SuA* в задних крыльях (Пономаренко, 1977; Novokshonov, 1993e). Все эти признаки крайне не характерны для первых мекоптероидов. Описанный в отряде *Palaeomanteida* (= *Miomoptera*) род *Tychtodelopterus* O. Mart. принадлежит не к миомоптерам (Мартынова, 1958) и не к вислоккрылым (Пономаренко, 1977), а к скорпионницам *Permochoristidae* (Новокшонов, 1995a). Из пермских насекомых, рассматриваемых в отряде верблюдов (Пономаренко, 1980), *Letopalopteridae* O. Mart. обладают модифицированным жилкованием, так что даже принадлежность этого семейства к скарабеиформным (= *Holometabola*) вызывает сомнение, а *Sojanographidiidae* O. Mart., как выяснилось, вообще относятся к *Grylloblattida* (Storozhenko, Novokshonov, 1995).

Представляется актуальным, не вдаваясь в особенности морфологии современных форм, которые к тому же обсуждались А.П. Расницыным (1980а), сравнить доступные для анализа признаки архаичных ископаемых *Papilionidea* и *Mymeleontida* как между собой, так и с их предполагаемыми ближайшими общими предками. В идеале это позволит выделить те морфологические особенности мекоптероидов, которые возникли на самых ранних этапах их эволюции. Подобная работа недавно проделана Р. Вильманом (Willmann, 1989а), но в его распоряжении были в основном только рисунки ранних авторов, в большинстве своем неполные или неточные, что не могло не отразиться на результатах анализа. Так, не только из состава скорпионниц, но и вообще из *Papilionidea* оказались исключенными *Kaltanidae* (s.l.), у которых якобы еще не возникло временного слияния *CuP* и *Al* в задних крыльях. По той же причине убрана из мекоптероидов и часть родов *Pemphochoristidae* (s.l.). Двухветвистая *CuA* ручейников вслед за Р.Д. Тильярдом (Tillyard, 1935) рассматривается Вильманом как вторичный признак, возникший в результате принятия в состав изначально простой *CuA* задней ветви медианы. Это мнение укрепилось у него потому, что у предложенных им предков мекоптероидов *CuA* всегда простая (Willmann, 1989а). На самом же деле эти предполагаемые предки (*Pemphoranoptidae* s.l.) являются скорпионницами, имеющими все известные для них синапоморфии и уже потерявшими развилку на *CuA*.

К настоящему времени подробное сравнение древнейших мекоптероидов и сетчатокрылых можно провести почти исключительно по крыльям. Достоверные личинки обеих групп в пермских отложениях пока не обнаружены (в нижней перми Чекарды попадают неописанные червеобразные личинки, но их принадлежность к любому из двух надотрядов не доказана), а строение тела подробно изучено лишь у ручейников *Protomeropidae* Tillyard, 1926 (см. ниже) и скорпионниц *Pemphochoristidae* Tillyard, 1917 (Новокшенов, 1994б). Наиболее примитивные скорпионницы *Kaltanidae* O. Martynova, 1958 известны только по крыльям, их тела до сих пор не найдены. Тут, впрочем, можно оговориться, что морфологические различия между двумя их предположительно ближайшими и притом независимыми потомками – *Protomeropidae* и *Pemphochoristidae* – очень невелики, так что не должны были сильно отличаться от них и сами *Kaltanidae*. Тела пермских сетчатокрылых описаны совсем недавно (Вилесов, 1995), но среди них нет отпечатков достаточно хорошей сохранности. Пока можно констатировать лишь, что общий облик пермских мекоптероидов и сетчатокрылых был весьма сходным: стройное тело, умеренно длинные ноги, вытянутые конусовидные тазики, наклоненный плевральный отдел, овальная в профиль голова, сравнительно короткая переднеспинка, округлые сверху средне- и заднеспинка; крылья складывались крышевидно и несли на продольных жилках обильное опушение.

Среди важнейших отличий в строении крыльев мекоптероидов указывается полная редукция основания *MA*, перешедшей на *RS* (у сетчатокрылых в задних крыльях основание *MA* сохраняется в виде длинной

изогнутой жилки), а также раннее и обильное ветвление МА (Расницын, 1980б). Только недавно выяснилось, что основание МА остается и в задних крыльях древнейших Papilionidea, но выглядит так как короткая поперечная жилка r-m (Новокшенов, 1992б). Что касается характера ветвления МА, то действительно у первых мекоптероидов она ветвится раньше и, как правило, сильнее (рис. 1, а). Исключение составляет, пожалуй, лишь *Moravochorista carolina* Kukalova-Peck et Willmann, 1990, включенная предположительно в семейство Kaltanidae (Новокшенов, 1994а), у которой, судя по рисунку в первоописании, развилки МА простой и укороченный (рис. 2, а). Однако этот вид и в других отношениях весьма своеобразен (см. ниже диагноз рода). Он не может служить эталоном пермских Papilionidea, а тем более претендовать на роль самой архаичной формы. У большинства сетчатокрылых МА ветвится поздно и мало, так что RS + МА выглядит гребенчатой, а не дихотомирующей (Расницын, 1980б). Но и здесь бывают исключения. Так, у *Permopsychops kargaungirensis* Vilesov et Novokshonov, 1994 жилка МА ветвится рано и обильно (рис. 2, б), что, впрочем, хочется объяснить индивидуальным уклонением данного экземпляра. У пермских сетчатокрылых вообще нередко можно наблюдать нарушение строгой гребенчатости RS + МА, когда на разных ее ветвях вдруг возникают aberrантные развилки (рис. 1, б; а также: Вилесов, 1995). На эту особенность ранних сетчатокрылых указывает и А.Г. Пономаренко (1980). Тем не менее, в норме они имеют слаборазвитую систему МА.

Передние крылья первых мекоптероидов отличаются от большинства сетчатокрылых простыми ветвями SC. Если у Kaltanidae и Protomeropidae развилки на ветвях SC являются редким исключением, встречаясь при этом на отдельных единичных жилках (*Cyclorista convexicosta* O. Mart.; *Megachorista khalfini* O. Mart.; *Altajoranorpa brevis* O. Mart.; некоторые экземпляры Protomeropidae из нижней перми Чехии), то у пермских сетчатокрылых они зачастую обильно ветвятся, иногда имеют сильный наклон, между ними появляются поперечные жилки (рис. 1, б; 3, а, б). Есть среди них, конечно, и виды с простыми слабонаклоненными ветвями SC (рис. 1, в; 2, д).

У всех известных на сегодня пермских сетчатокрылых, кроме, возможно, и без того необычного *Elmothone* Carp., SC в конце своей длины сливается с R (Новокшенов, 1996). Точно так же она ведет себя и у большинства Protomeropidae (рис. 2, г), но по крайней мере у некоторых раннепермских представителей этого семейства SC самостоятельно выходит на передний край крыла (рис. 2, в; а также: Залесский, 1946). Для Kaltanidae соединение SC и R очень нехарактерно, а имеющиеся примеры дистального сближения этих жилок (*Megachorista khalfini*) или даже временного слияния (*Altajoranorpa brevis*) выглядят случайными. Другие виды этих родов не обнаруживают тенденции к соединению SC и R.

Практически у всех пермских сетчатокрылых, кроме единственного рода *Sauropsychops* Novoksh. (рис. 2, д), можно наблюдать сильное сгу-

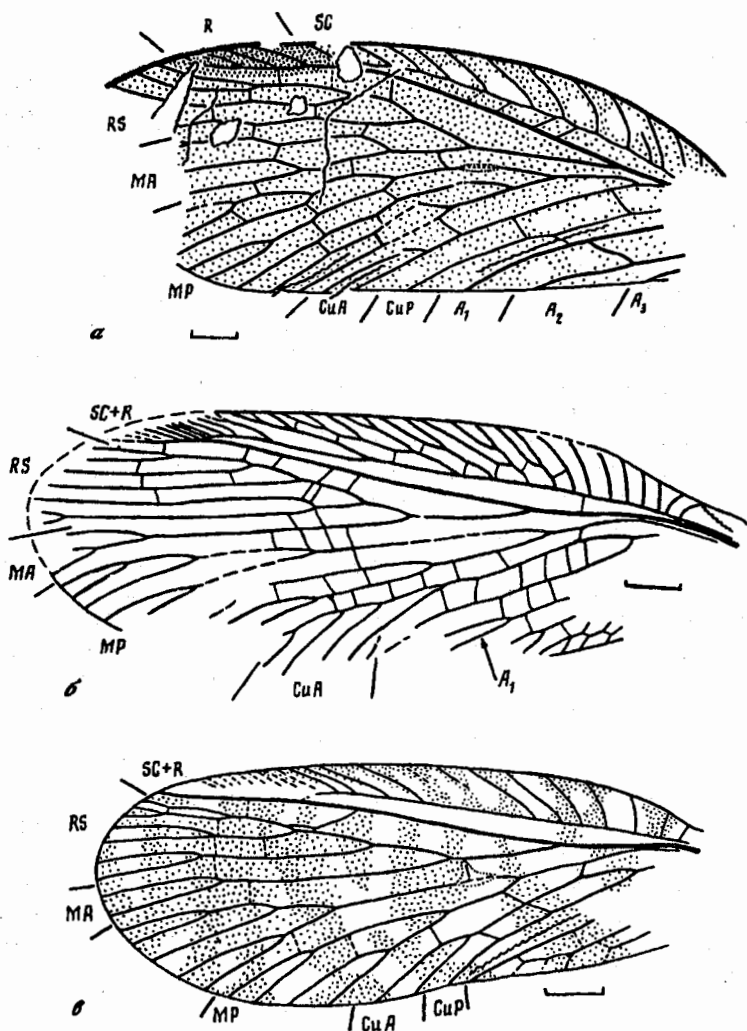


Рис. 1. Передние крылья пермских скорпионниц и сетчатокрылых  
 а - *Cycloptera autumnalis* (O. Mart.) из верхней перми Кузбасса (голотип);  
 б - *Permerobius latibasis* (O. Mart.) из верхней перми Кузбасса; в - *Permosisyra*  
*raugvenosa* (O. Mart.) из верхней перми Архангельской обл. (а - ориг.; б - в -  
 из Новокшонова, 1996)

Длина масштабной линейки здесь и далее 1 мм



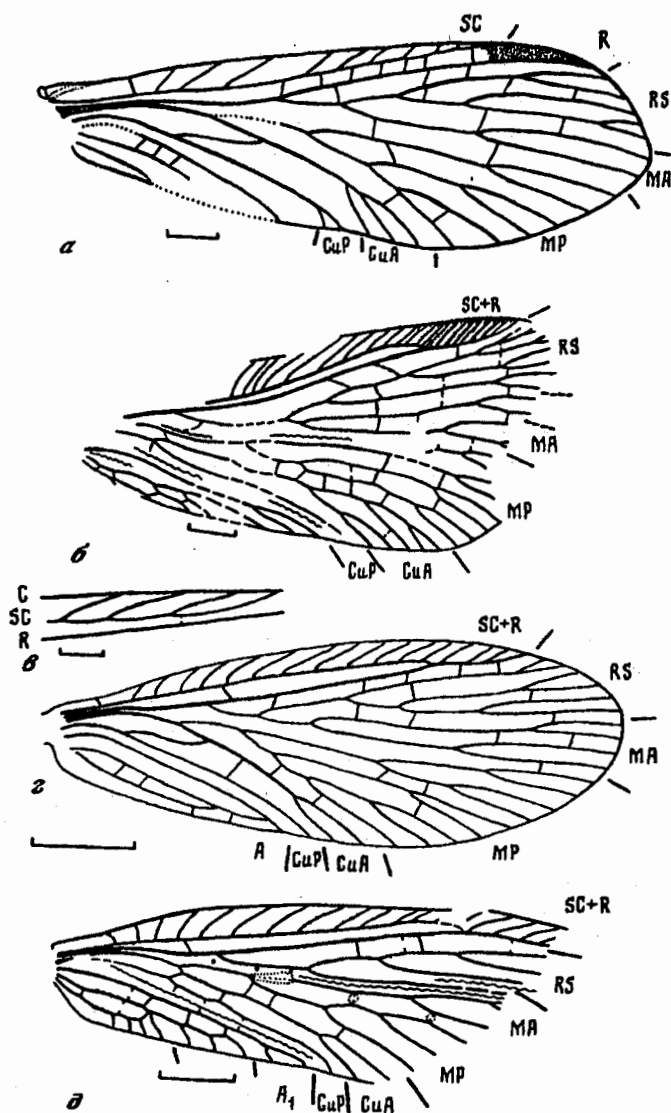


Рис. 2. Передние крылья пермских скорпионниц, сетчатокрылых и ручейников

*a* – *Mogavochorista carolina* Kukulava-Peck et Willm. из нижней перми Чехии; *б* – *Pertmorsychoops karaungirensis* Viles. et Novoksh. из верхней перми Восточного Казахстана; *в* – *Marimerobius* sp. из нижней перми Среднего Урала (экз. № 1/445); *з* – *Platychorista venosa* Till. из нижней перми Северной Америки; *д* – *Saugropsychoops kazakhstanensis* Viles. et Novoksh. из верхней перми Восточного Казахстана (*a* – из Kukulova-Peck, Willmann, 1990; *б*, *д* – Из Вилесова, Новокшонова, 1994; *в* – ориг.; *з* – из Carpenter, 1930)

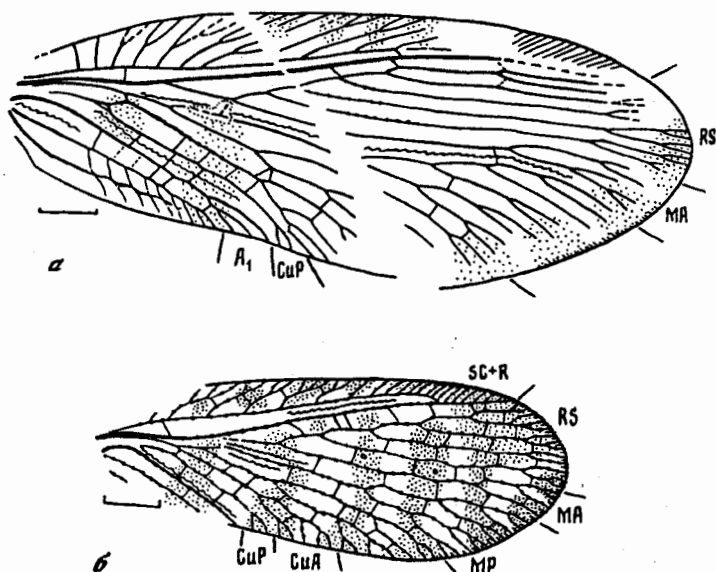


Рис. 3. Передние крылья пермских сетчатокрылых

*a* – *Permithonopsis ivensis* Mart. из верхней перми Архангельской обл.; *б* – *Palaemeroobius proavitus* Mart. из верхней перми Татарстана (из Новокшонова, 1996)

щение ветвей SC на участке SC + R, создающее подобие птеростигмы. Довольно поздний возраст *Saugorsychnops* (татарские отложения Восточного Казахстана) позволяет предполагать у него вторичность этого состояния. У протомеропид указанного сгущения не происходит, зато наблюдается слабое затемнение мембраны крыла, хотя собственно птеростигма, которая имела бы четкие границы, вероятно не развита. У калтанид отсутствует сам участок SC + R, но, как правило, прекрасно выражена птеростигма: мембрана здесь бугристая и утолщенная, под R хорошо заметен четкий нижний край (рис. 1, *a*).

Для сетчатокрылых пока не отмечались многочисленные поперечные жилки между SC и R. Не обнаружены они автором и у протомеропид, хотя и изображаются для ряда форм из Чехии (Kukalova-Peck, Willmann, 1990). Эти поперечные определенно развиты у некоторых калтанид (рис. 1, *a*; 2, *a*; а также род *Megachorista*).

Очевидно, уже у пермских сетчатокрылых вдоль края крыла развиваются трихозоры – короткие интеркалярные утолщения мембраны, придающие крылу специфический облик. У мекоптероидов они не обнаружены.

Только у скорпионниц *Kaltanidae* имеются случаи редукции RS до двух окончаний (виды *Tomiochorista* O. Mart. и *Pinnachorista ovata* Novoksh.). У протомеропид и сетчатокрылых RS не меньше, чем с тремя окончаниями.

Практически у всех просмотренных пермских *Myrmeleontida* обнару-

жена десклеротизация базального участка  $MP_{1+2}$ . Среди мекоптероидов она найдена у *Cyclopteryna autumnalis* (O. Mart.), *Pseudochorista maculata* Novoksh. и *Ps. mongolica* Novoksh. Что-то похожее обнаружено и у скорпионниц *Belmontiidae* Till.

У калтанид  $CuA$  в подавляющем большинстве случаев всего с двумя окончаниями и лишь у *Moravochorista carolina* и *Pseudochorista kovbasiinae* Novoksh. с тремя;  $CuP$  везде (кроме *M. carolina*?) простая. Протомеропиды нередко имеют трехветвистую (иногда и более)  $CuA$ ;  $CuP$  простая. У пермских сетчатокрылых часто можно встретить обильно ветвящуюся  $CuA$  и ветвящуюся, но в меньшей степени,  $CuP$  (см. рис. 3), хотя обычны и формы с двухветвистой  $CuA$  и простой  $CuP$ .

Замечено, что некоторые пермские сетчатокрылые, причем относящиеся к разным родам, демонстрируют тенденцию к появлению примитивной анальной петли (рис. 1, в; 2, д; 3, а), которая, конечно, очень далека от петли ручейников. У калтанид анальные жилки не модифицированы.

Задние крылья пермских сетчатокрылых (по единичным неполным отпечаткам они достоверно известны для четырех видов: *Sialidopsis similis* Mart.; *Permithonopsis grandis* O. Mart.; *Permorapisma fragmentata* Viles. et Novoksh.; *Permopsychope saurensis* Novoksh. et Viles.), помимо длинного основания и позднего ветвления  $MA$ , отличаются от мекоптероидов еще несколькими признаками. От  $M_5$  у них остается только основание (известно лишь для последнего вида), теряющееся при приближении к  $CuA$ , а перед  $CuA$  проходит явственный, но несклеротизованный прекубитальный валик (рис. 4, а; табл. I, фиг. 1). У протомеропид  $M_5$  тоже сближается с  $CuA$ , но не пропадает, а продолжается в виде прекрасно развитой жилки, исчезая лишь перед выходом на край крыла (рис. 4, б; табл. I, фиг. 3). У известных на сегодня калтанид прекубитальный валик склеротизован, пусть в меньшей степени, чем у протомеропид, так что и здесь можно подозревать остаточное (?) присутствие  $M_5$  (рис. 4 в; табл. I, фиг. 2). У сетчатокрылых  $CuP$  свободная, хотя может соединяться с  $A1$  поперечной жилкой. У протомеропид и калтанид  $CuP$  рано сливается с первой анальной жилкой, но дистальнее вновь с ней расходится, самостоятельно впадая в край крыла (табл. II, фиг. 2). Для сетчатокрылых характерно широкое анальное поле, с подгибанием части анальных жилок под крыло (Вилесов, Новокшонов, 1994). Пермские мекоптероиды, как правило, не имеют расширенной анальной области, но даже если таковая и наблюдается (Регмогере из Караунгира), анальные жилки не подворачиваются. Задние крылья самцов калтанид и протомеропид несут на ветвях  $SC$  своеобразные карпентеровы органы (Новокшонов, 1994б; табл. II, фиг. 1), что тоже отличает их от сетчатокрылых.

Общим предком всех насекомых с полным превращением предлагают считать вымерший отряд *Palaeomanteida* = *Miomoptera* (Расницын, 1980а, б). Это выглядит правдоподобным, поскольку имаго миомоптер по многим признакам (наружный яйцеклад; развитые, подчас длинные церки; некоторые особенности строения крыльев и др.)

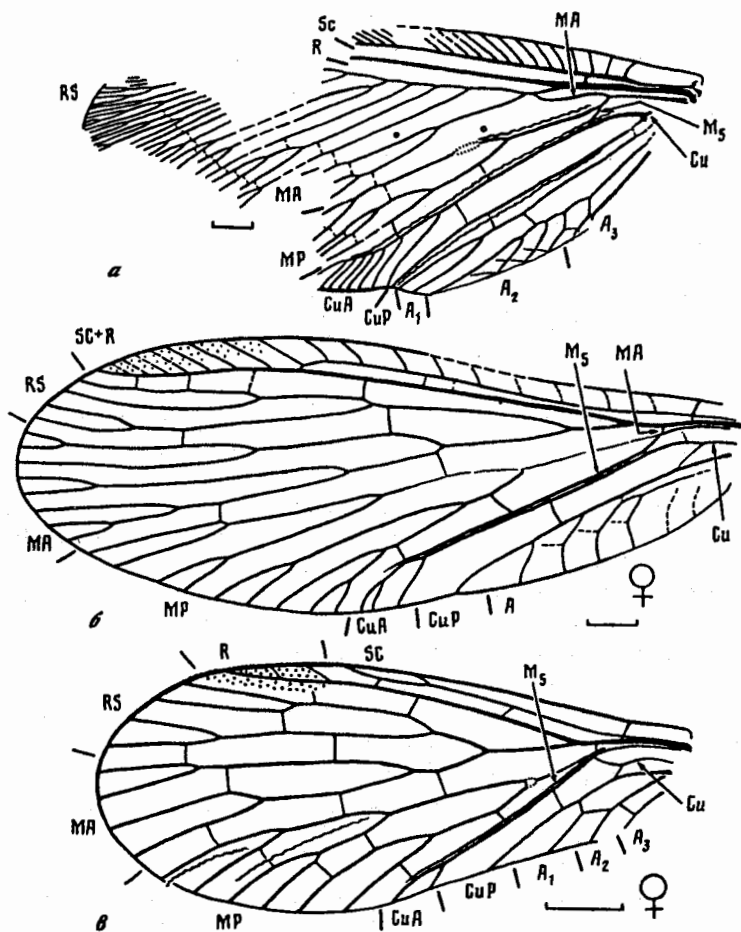


Рис. 4. Задние крылья пермских сетчатокрылых, ручейников и скорпионниц  
 а - *Permopsychops saurensis* Novoksh. et Viles. из верхней перми Восточного Казахстана; б - *Marimerobius* sp. из нижней перми Среднего Урала (экз. № 1700/3202); в - *Altajoranoгра* sp. из верхней перми Кузбасса (экз. № 600/333) (а - из Вилессова, Новокшионова, 1994; б - в - ориг.)

действительно примитивнее всех других скарабеиформных, а других реальных претендентов на эту роль пока неизвестно (Расницын, l.c.). По мнению А.Г. Пономаренко (1980), среди известных до сих пор *Palaeomanteida*, по-видимому, нет форм, которые могли бы быть предками сетчатокрылообразных.

Не исключено, однако, что ближайший общий предок сетчатокрылообразных и мекоптероидов строением крыльев более всего походил на представителей семейства *Permosialidae* Martynov, 1928. Миомоптеры двух других семейств демонстрируют апоморфные признаки, не свойственные первым мекоптероидам и сетчатокрылым. Так,

в семействе Palaeomantiscidae Rasnitsyn, 1977 для типового рода Palaeomantisca Mart. характерны прыгательные задние ноги и четырехчлениковая лапка (Расницын, 1980а), а у Palaeomantina A. Rasp. жилка CuA сливается с MP задолго до начала M<sub>5</sub>. Кроме того, у единственного вида этого рода P. pentamera A. Rasnitsyn, 1977 жилка CuA в заднем крыле выпуклая, тогда как у архаичных сетчатокрылых и мекоптероидов она явственно вогнутая. В переднем крыле этого вида имеется четкая анальная петля (A<sub>2</sub> впадает в A<sub>1</sub>, строение A<sub>3</sub> неизвестно). В семействе Palaeomanteidae основание CuA короткое и выглядит поперечной жилкой, основание M<sub>5</sub> в большинстве случаев редуцировано (CuA временно сливается с MP или касается ее в одной точке), а SC укорочена и не имеет передних ветвей. Интересно, правда, отметить, что у представителей этого семейства в передних крыльях иногда тоже возникает подобие анальной петли, как это, кстати, имеет место и у некоторых пермских сетчатокрылых. Лапка палеомантеид всего четырехчлениковая (Расницын, l.c.).

Среди Permosialidae род Epimastax Mart. характеризуется укороченной SC, ранним слиянием MP и CuA, сильноразвитой (в ущерб M) системой RS, а род Permonka Riek появляется довольно поздно (поздняя пермь Южной Африки) и уже демонстрирует плоское складывание крыльев (Riek, 1973). У Permonia Kukal. и Permonikia Kukal. жилка CuA сливается с MP проксимальнее начала M<sub>5</sub>, а SC довольно короткая (Kukalova, 1963). Остается род Permosialis Mart., имеющий длинную многоветвистую SC, впадающую в передний край крыла. Системы RS и M у него развиты примерно одинаково, так что в случае общей тенденции к полимеризации легко может быть получен тип жилкования, свойственный древним сетчатокрылым и мекоптероидам. Наконец, именно у Permosialis сохраняется нормально развитое свободное основание M<sub>5</sub>. Среди других миомоптер такой признак встречается лишь у рода Permonka, но типичен для всех архаичных сетчатокрылых и мекоптероидов. Задние крылья Permosialis имели сравнительно длинную многоветвистую SC, оканчивающуюся на переднем крае крыла, и отличались от передних крыльев главным образом вогнутой CuA и более широкой анальной лопастью. Развитая в виде жилки M<sub>5</sub>, правда, отсутствовала, но слабый прекубитальный валик имелся. RS + MA начиналась немного ближе к основанию крыла, анальные жилки не подгибались под крыло. Вполе возможно, таким образом, что общий предок сетчатокрылообразных и мекоптероидов обладал жилкованием, которое мы находим у этого рода миомоптер.

Какие крыловые признаки мог унаследовать от пермосиалид этот гипотетический предок? Наиболее вероятными, наверное, надо считать следующие: 1) переднее крыло овальное, сравнительно широкое; 2) SC длинная, с несколькими умеренно наклоненными передними ветвями, впадающая в передний край крыла; 3) птеростигма затемнена, но без четких границ; 4) системы RC и M одинаково слабо развиты; 5) свободные основания M<sub>5</sub> и CuA одинаково хорошо развиты (возможно, основание CuA чуть длиннее); 6) CuA с простым развилком,

CuP простая; 7) три анальные жилки; 8) в задних крыльях RS начинается немного проксимальнее, чем в передних; 9) анальная область в задних крыльях слабо расширена, без подворачивания части анальных жилок под крыло; 10) CuA вогнутая; 11)  $M_5$  десклеротизована на большей части своей длины (характер основания этой жилки неизвестен). Мнение А.Г. Пономаренко (1980), что кубитальные жилки первичных сетчатокрылообразных (в частности CuA) были простыми, вряд ли может быть разделено, так как двуветвистая CuA характерна для всех низших скарабеиформных. Представление о неветвящейся CuA древнейших сетчатокрылообразных опиралось на данные об аналогичном ее устройстве у пермских вислокрылок и жуков (Пономаренко, 1972, 1977). Но выше уже упоминалось, что в случае с *Tychodelopterus* O. Mart. произошла ошибка и этот род должен рассматриваться в отряде скорпионниц. Что касается вислокрылок *Parasialidae* Ponom., то там простая CuA обнаружена лишь в задних крыльях, тогда как в передних она с нормальным развилком. Такая же ситуация, вероятно, имела место и у пермских жуков. Сходное упрощение отдельных жилок, выходящих на задний край крыла, наблюдается у пермских скорпионниц, а также у мезозойских и современных ручейников. У них в задних крыльях, как правило, на одну ветвь MP меньше, чем в передних. Редукции подвергается, конечно, не развилка CuA, а ближайшая к нему жилка —  $MP_4$ .

Первичной специализацией сетчатокрылых и мекоптероидов была, по-видимому, некоторая полимеризация жилкования, затронувшая главным образом SC, RS и M. Вероятно, тогда же произошел переход передней части медианы на сектор радиуса, если только этого не случилось еще на уровне миомоптер, поскольку у некоторых из них такая тенденция явно прослеживается (*Miomatoneurella* O. Mart.: *Palaeomantidae*; *Permonia* Kukal.: *Permosialidae*; задние крылья *Palaeomantina* A. Rasn.: *Palaeomantiscidae*; и др.). Синапоморфный характер такого перехода для сетчатокрылообразных, жуков и мекоптероидов предположительно указан А.П. Расницыным (1980б). Возможно, в это же время развивается десклеротизованный участок на  $MP_{1+2}$ . По крайней мере у некоторых ископаемых и современных сетчатокрылых это место на MP в передних крыльях пересекается наискось сильной складкой, а в задних складка вплотную подходит к жилке, ослабляя ее на коротком отрезке (*Palaeomobius proavitus* Mart.; *Sisyga fuscata* Burm.). Похожая модификация жилок имеется и у современных вислокрылок *Sialidae*. У большинства скорпионниц и ручейников десклеротизованный участок впоследствии исчезает.

Обособление сетчатокрылых сопровождалось замыканием SC на R, развитием трихозор и сгущением ветвей на SC + R, значительным расширением анальной области задних крыльев с подворачиванием части анальных жилок при складывании крыльев.

В филогенетической ветви *Panorpidae* + *Phryganeidae* жилка MA еще более полимеризуется и продолжает дихотомировать в ущерб RS. Основание MA в задних крыльях сдвигается базально и превращается

в короткую поперечную жилку g-m, происходит частичное слияние CuP и A<sub>1</sub>, а у самцов на ветвях SC развиваются карпентеровы органы. Функциональное значение последних не нашло еще достаточно убедительного объяснения, так как эти органы уникальны не только для мекоптероидов, но, похоже, и для всех других крылатых насекомых. Вряд ли это аппарат сцепки заднего крыла с передним, поскольку они занимают резко вогнутое положение, а кроме того, имеются только у самцов. Их вогнутость можно было бы объяснить тем, что они фиксируют или контролируют на теле положение сложенных крыльев, но и в этом случае непонятно, почему они развиты лишь у одного пола. В действительности это могут быть и стридуляционные органы, и пахучие железы, или приспособление к удерживанию крыльев самки, если при спаривании крылья обоих партнеров располагались крест-накрест (у самца сверху), как это происходит у современных Papoptidae.

Поскольку слияние CuP и A<sub>1</sub> в задних крыльях считается синапоморфией мекоптероидов (Willmann, 1989a; и др.), имеет смысл напомнить, что, по мнению В.Д. Иванова (1985), здесь возможно иное распределение жилок. Он предполагает полную редукцию CuP в задних крыльях ручейников. То, что обычно принимают за CuP, на самом деле может быть A<sub>1</sub> (= PCu), а дистальный свободный участок A<sub>1</sub> вместе с поперечной a<sub>1</sub>-a<sub>2</sub>, таким образом, — передней ветвью двуветвистой A<sub>2</sub> (= 1A). Но строение кубитоанальной системы примитивных ручейников (Rhyacophilidae) практически полностью соответствует кубитоанальной области скорпиониц Kaltanidae, а отсюда следует, что синапоморфия мекоптероидов может заключаться не в слиянии CuP и A<sub>1</sub>, а в редукции задней ветви кубитуса и развитии глубокого развилка на втором анальном стволе. К контраргументации Д.Л. Гродницкого (1991), отстаивающего традиционное понимание этих жилок, добавим, что на ископаемых остатках древних мекоптероидов пока не встречены следы рудимента CuP, которые можно было бы ожидать у архаичных форм. В связи с этим хочется усомниться и в правильности интерпретации жилок в задних крыльях аберрантных современных ручейников, у которых встречается теряющееся в мембране якобы основание заднекубитальной жилки (Иванов, 1985). Десклеротизация и исчезновение CuP предполагается для задних крыльев некоторых сетчатокрылых (Мартынов, 1931, 1933; и цитированная там литература), но пока нет оснований думать, что это имело место и в ветви Papilionidea. Само слияние CuP и A<sub>1</sub> мекоптероидов не уникально среди скарабеиформных. Оно параллельно развивается в задних крыльях некоторых современных Raphidioptera (Willmann, 1989a), а у некоторых сетчатокрылых Osmylidae обе жилки на длительном участке тесно соприкасаются друг с другом, расходясь перед выходом на край крыла (наблюдение автора).

Выделение из состава первичных Papilionidea отряда ручейников подробно освещено в специальной главе (см. главу 6), поэтому здесь кратко остановимся на двух вопросах, требующих уточнения. Во-первых, можно ли допустить, что ручейники и сетчатокрылые синапо-

морфны по тенденции к формированию анальной петли в передних крыльях и замыкании SC на R? Думается, что нет. Оба признака независимо возникают в разных отрядах, причем, как уже говорилось, у некоторых из древнейших протомеропид SC впадала в передний край крыла. Зачаточная петля пермских сетчатокрылых, где она имелась, могла способствовать фиксации сложенных на спине крыльев. Напомним, что анальные жилки скорпионниц *Kaltanidae* всегда свободно выходят на край крыла, а петля, пусть даже в порядке индивидуального уродства, не обнаружена ни на одном из многочисленных отпечатков. Выводить же ручейников от сетчатокрылых независимо от калтанид вряд ли разумно (см. главу 6). К тому же тенденция формирования петли характерна только для ряда сетчатокрылых, большинство же их имеет нормальное строение анальных жилок.

Второй вопрос состоит в том, унаследована ли развитая в виде настоящей жилки  $M_5$  в задних крыльях протомеропид непосредственно от каких-то неизвестных нам *Protoptera*? Вероятно, тоже нет. Ее восстановление в полноценную жилку могло быть связано с полетом, и в частности, с необходимостью формирования жесткого уступа на мембране между  $M_5$  и CuA. Похожая структура, образованная близкими системами жилок, имеется в обеих парах крыльев современных плохо летающих ширококрылых сетчатокрылых *Osmylidae* и триасовых скорпионниц *Thaumatomeropidae* Willm. Несклеротизованная выпуклая складка перед вогнутой CuA развита у ряда других насекомых (Пономаренко, Расницын, 1974).

Оставшиеся после отделения ручейников мекоптероиды, вероятно, были очень близки к скорпионницам семейства *Kaltanidae*, а скорее всего, без особых натяжек могли быть включены в это семейство. Пермские калтаниды показывают лишь одну видимую синапоморфию — более или менее очерченную птеростигму. Но эта синапоморфия достаточно шатка, ведь нам практически неизвестны нижнепермские представители семейства. В остальном, судя по многочисленным остаткам крыльев, калтаниды сохраняли архаичные признаки первых мекоптероидов. Расширенное в первой половине длины костальное поле у *Megachorista*, сходное с таковым у пермских сетчатокрылых, возможно, вторично.



## Глава 2

### ПЕРМСКИЕ НАСЕКОМЫЕ, ВОЗМОЖНО ОТНОСЯЩИЕСЯ К МЕКОПТЕРОИДАМ

Из пермских отложений известны еще несколько остатков насекомых, главным образом отдельных крыльев, которые легче всего ассоциируются с крыльями Papilionidea. Помещению их в этот надотряд мешают как некоторые особенности жилкования, так и недостаток необходимых для анализа признаков. При идентификации пермских папилионидей и сетчатокрылообразных (на уровне семейств и родов), как правило, достаточно одного крыла, будь оно задним или передним. Но это касается в общем обычных форм. Когда попадает отдельное крыло, имеющее непривычный набор признаков, подчас бывает нелегко установить даже отрядную принадлежность, если крылья в этих отрядах имеют близкий тип жилкования. Аналогичная ситуация возникает, когда от насекомого известно несколько крыльев, но ни одно из них не сохранилось полностью. Ниже приведены диагнозы и описания проблематичных таксонов пермских насекомых, могущих иметь отношение к мекоптероидам. В ряде случаев, где это показалось необходимым, дано сравнение с другими пермскими отрядами скарабейформных. Систематическое положение и филогенетические связи обсуждаются отдельно для каждого семейства.

#### FAMILIA INCERTAE SEDIS

##### С Е М Е Й С Т В О ANORMOCHORISTIDAE TILLYARD, 1926

Типовой род — Anormochorista Tillyard, 1926; нижняя пермь; Северная Америка.

Д и а г н о з. Тело неизвестно. Переднее (?) крыло умеренно вытянутое, с сильно выпуклым передним краем, закругленной вершиной и прямым задним краем (рис. 5). Костальное поле шире субкостального. SC чуть укорочена, без передних ветвей, впадает в R в области птеростигмы. Птеростигма затемнена и, возможно, имеет четкие границы. RS (+MA?) начинается довольно рано; RS (?) с одним глубоким развилком, MA (?) простая. M (MP?) дихотомирующая, четырехветвистая; ствол MP (?)<sub>1+2</sub> редуцирован. Основание M<sub>5</sub> очень короткое, намного короче основания CuA. CuA простая (?); CuP тоже простая. Три анальные жилки.

С о с т а в. Один род и вид.

С р а в н е н и е. От скорпионниц отличается строением RS (+MA?), когда задняя ветвь этой системы не несет развилка. От рода Miomesa

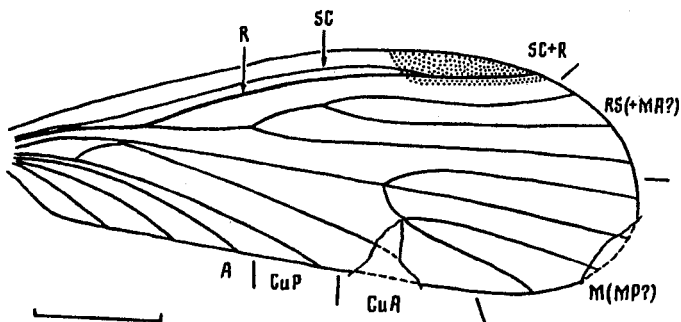


Рис. 5. Переднее? крыло *Anormochorista oligoclada* Till. из нижней перми Северной Америки (из Tillyard, 1926a)

*Novoksh.* (*Permochoristidae*) отличается формой крыла, неветвящейся и впадающей в R субкостой, а также упрощенной медианой. От отряда *Palaeomanteida* отличается длинной неветвящейся SC и четырехветвистой медианой, а также, возможно, четко очерченной птеростигмой и простой CuA.

**З а м е ч а н и я.** Единственный известный представитель семейства – *Anormochorista oligoclada* Till. очень своеобразен, но обсуждение связей этого семейства вряд ли будет разумным, пока голотип остается не переизученным. Ф. Карпентер, ревизовавший описание Р. Тильярда, писал, что в изучаемой им коллекции типовой экземпляр *A. oligoclada* не обнаружен (Carpenter, 1930). Сейчас нельзя быть уверенным, что здесь мы имеем дело с *Papilionidea*. По крайней мере, из всех проблематичных семейств, сближаемых с мекоптероидами, анормохористиды занимают наиболее обособленное положение. С другой стороны, изучение фотографии в первоописании (Tillyard, 1926a; Fig. 3) наводит на мысль, что мы имеем дело с деформированным и потому не совсем точно изображенным задним крылом *Permochoristidae*.

#### С Е М Е Й С Т В О PERSONIDAE NOVOKSHONOV, 1995

Типовой род – *Persona* Novokshonov, 1995; нижняя пермь; Урал.

**Д и а г н о з.** Переднее крыло умеренно вытянутое, его вершина закругленная (рис. 6). SC длинная, многоветвистая, практически до конца своей длины параллельна R. Костальное поле явственно шире субкостального. Птеростигма затемнена. R длинный, дистально изгибается кзади. Ствол RS + MA короткий; RS + MA дихотомирующая, четырехветвистая; RS и MA каждая с одним довольно глубоким развилком. MP дихотомирующая, четырехветвистая. Основание  $M_3$  хорошо развитое, но немного короче основания CuA. CuA простая, плавно изгибается перед выходом на край крыла. CuP простая. Задние крылья, похоже, незначительно отличаются от передних. Свободная  $M_5$ , по-видимому, отсутствует. Поперечные жилки редкие. Волоски на продоль-

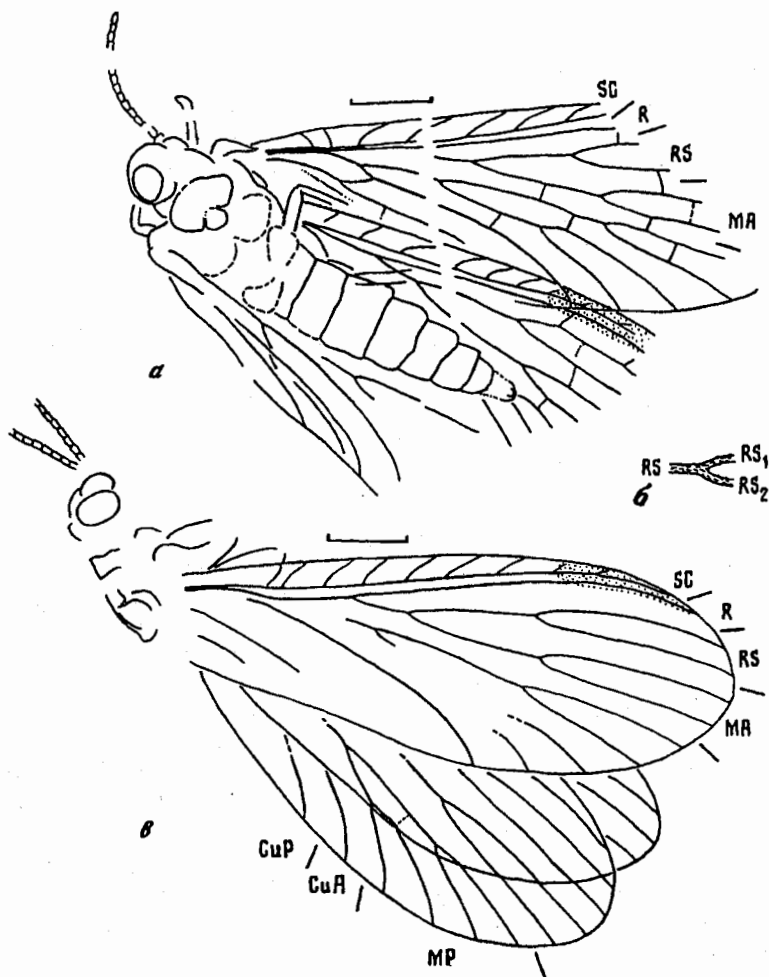


Рис. 6. Представители пермского семейства Personidae

*a-a* – *Persona incognita* Novoksh. из нижней перми Среднего Урала: *a* – общий вид насекомого; *б* – опушение продольных жилок; *в* – общий вид насекомого (из Новокшонова, 19956)

ных жилах мелкие, расположены хаотически. Усики сравнительно короткие, состоят примерно из 15 члеников. Глаза округлые, довольно крупные. Переднеспинка узкая; среднеспинка поперечная, скутеллумы торчащие назад. Брюшко умеренно стройное, не длиннее половины длины крыла.

**С о с т а в.** Один род и вид.

**С р а в н е н и е.** От пермских сетчатокрылых резко отличается дихотомизирующей *RS* + *MA*, отсутствием развилки на *CuA*, впадением *SC* в передний край крыла и редукцией мелких конечных развилков на

продольных жилках. От ручейников Protomeropidae отличается простой CuA и редукцией мелких конечных развилков продольных жилок. От большинства скорпионниц хорошо отличается многоветвистой SC при обедненном остальном жилковании; от скорпионниц Kaltanidae простой CuA и всего четырехветвистой MP.

**З а м е ч а н и я.** Систематическое положение и родственные связи этого семейства остаются неизвестными. Наиболее вероятно речь идет о представителе мекоптероидов, возможно даже скорпионниц, но ни один из признаков, могущих это подтвердить, у Personidae не сохранился (Новокшенов, 1995б). Если же принять последнее предположение за истину, то надо думать, что персониды взяли начало от скорпионниц Kaltanidae вместе с Permoranopidae и Permochoristidae после редукции развилка на CuA, после чего почти сразу обособились, сохранив многоветвистую SC и потеряв конечные развилки продольных жилок.

#### С Е М Е Й С Т В О KARAUNGIRIDAE NOVOKSHONOV, FAM. NOV.

**Типовой род** – Karaungira Novokshonov et Sukatcheva, 1993; верхняя пермь Восточный Казахстан.

**Д и а г н о з.** Заднее крыло и тело неизвестны. Переднее крыло овальное, с закругленной вершиной (рис. 7). Задний край крыла более выпуклый, чем передний. SC укорочена, впадает в R немного дистальнее середины длины крыла, имеет пять передних ветвей. Птеростигма, возможно, не выражена. От SC + R отходит одна передняя ветвь (= SC?). RS с одним глубоким развилком. MA в норме тоже с одним глубоким развилком. MP дихотомирующая, четырехветвистая; в районе первого развилка слабо десклеротизована. Основание  $M_5$  хорошо развито, но вдвое короче основания CuA. Развилка на CuA простой, довольно широкий. CuP, вероятно, простая.  $A_1$  простая. Окончание  $A_2$  очень слабое, выглядит исчезающим. Дистальная поперечная жилка между этими анальными наклоненная, по толщине не уступающая продольным стволам. Строение третьей анальной жилки неизвестно. Поперечные жилки между ветвями RS + MA образуют вертикальный ряд.

**С о с т а в.** Один род и вид.

**С р а в н е н и е.** От пермских сетчатокрылых отличается дихотомирующей RS + MA, а также редукцией большей части ветвей SC и мелких конечных развилков на продольных жилках. От ручейников Protomeropidae отличается редукцией большинства ветвей SC и конечных развилков продольных жилок, а главное, практически не развитой анальной петлей. От большинства скорпионниц четко отличается развилком на CuA и впадением SC в R; от скорпионниц Kaltanidae впадением SC в R и зачаточной анальной петлей, а также всего четырехветвистой MP.

**З а м е ч а н и я.** Единственный представитель этого семейства – Karaungira shcherbakovi Novoksh. et Sukatch. изначально был описан как ручейник из семейства Protomeropidae (Novokshonov, Sukacheva, 1993a). Действительно, характер окончания SC, расположение поперечных

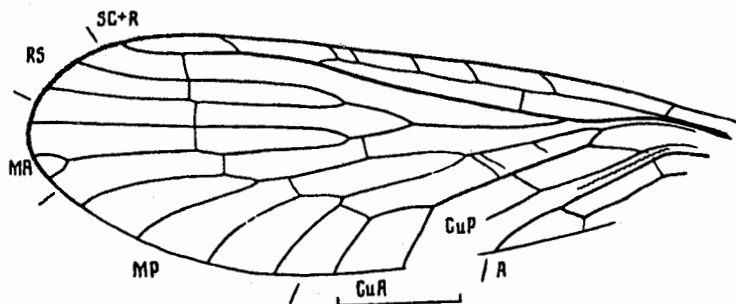


Рис. 7. Переднее крыло *Karaungira shcherbakovi* Novoksh. et Sukatch. из верхней перми Восточного Казахстана (по Новокшонову, 1992б, с изменениями)

Жилок между ветвями RS + MA и тенденция к формированию анальной петли могут рассматриваться в качестве синапоморфий с протомеропидами, особенно если допустить, что петля, возможно, была неустойчива у раннепермских Protomeropidae из Чехии (Kukalova-Peck, Willmann, 1990). Однако сейчас очень трудно представить, чтобы такая примитивная петля сохранилась у столь поздней (татарский век), продвинутой в других отношениях формы.

С другой стороны, именно такую недоразвитую петлю мы видим у некоторых пермских сетчатокрылых. В первоописании сказано, что от *Mugmeleontida* новый род отличается отсутствием клавальной складки, но это указание ошибочно. Гораздо более принципиальное отличие заключается в строении RS + MA. Очень глубокий развилок на MA не может быть случайным, как это, вероятно, произошло у сетчатокрылого *Permopsychops karaungirensis* Viles. et Novoksh. (рис. 2, б). Но крыло последнего, в отличие от *Karaungira*, полимеризовано, а в таком случае легко можно ожидать существенные индивидуальные нарушения жилкования. Маленький терминальный развилок на MA<sub>2</sub> у *K. shcherbakovi*, скорее всего, не характерен для других особей этого вида.

Двухветвистый RS у *Karaungira*, иногда встречающийся у скорпионниц *Kaltanidae*, вряд ли может однозначно свидетельствовать за включение этого рода в отряд *Rapograda*, поскольку редукция жилкования нередко оказывается сомнительной синапоморфией.

Систематическое положение и филогенетические связи нового семейства, таким образом, неизвестны, хотя общий тип жилкования более всего соответствует таковому у мекоптероидов. Подтвердить это можно будет только после того, как будут найдены задние крылья.

#### С Е М Е Й С Т В О TSHEKARCHIEREIDAE NOVOKSHONOV, FAM. NOV.

Типовой род – *Tshekarchiereus* gen. nov.; нижняя пермь; Урал.

Диагноз. Переднее крыло и тело неизвестны. Заднее крыло овальное, с закругленной вершиной (рис. 8). Передний край крыла слабовыпуклый, задний более прямой. SC длинная, многоветвистая, впадает в передний край крыла. Птеростигма не выражена. RS + MA

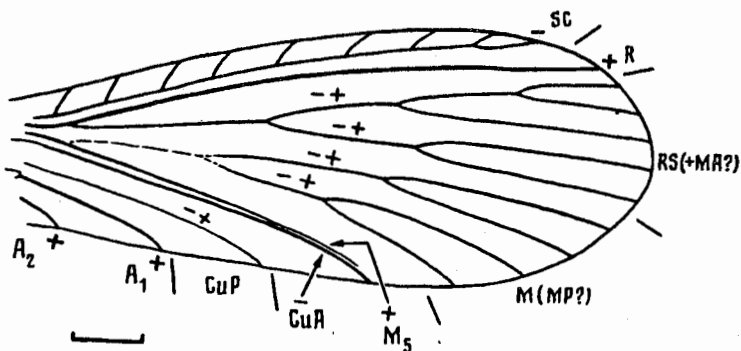


Рис. 8. Заднее крыло *Tshekarchiereus gasnitsyni* sp. nov. из нижней перми Урала (голотип № 1700/4447)

берет начало близко к основанию крыла. RS гребенчатый, с тремя ветвями; MA двуветвистая. Ствол MP десклеротизован; MP дихотомизирующая, четырехветвистая. M<sub>5</sub> не сливается с CuA, параллельна ей, только немного не доходит до заднего края крыла; на всем протяжении достаточно четкая, но не склеротизованная. CuA вогнутая, простая; CuP тоже простая. Имеется, по крайней мере, две простые анальные жилки. Слияние CuP и A<sub>1</sub> не обнаружено. Поперечные жилки не обнаружены; продольные жилки без изломов.

С о с т а в. Один род и вид.

С р а в н е н и е. От пермских сетчатокрылых и вислоккрылых отличается развитой M<sub>5</sub>, не расширенным анальным полем; от древнейших сетчатокрылых дополнительно свободным окончанием SC и простой CuA. От ручейников Protomeropidae простой CuA, гребенчатым RS, обедненным жилкованием, не сближенной и не сливающейся с R субкостой. От большинства скорпионниц отличается свободной M<sub>5</sub> и многоветвистой SC; от скорпионниц Kaltanidae простой CuA, более выраженной M<sub>5</sub>, четырехветвистой MP, возможно также отсутствием ясной птеростигмы. От мекоптероидов в целом отличается свободными на всем протяжении CuP и A<sub>1</sub>. От отряда Palaeomanteida простой CuA, четырехветвистой MP, дихотомизирующей RS + MA, не сливающейся с CuA жилкой M<sub>5</sub>. От семейства Personidae выпрямленным R, гребенчатым RS, более ранним началом RS + MA, развитой M<sub>5</sub>.

З а м е ч а н и я. В основании A<sub>1</sub> при боковом освещении заметен маленький излом, но уверенности в том, что это не случайный дефект, нет. Поэтому данный признак в диагнозе не указывается. Во всяком случае это не результат очень базального анастомоза CuP и A<sub>1</sub>. Отсутствие слияния между указанными жилками, многоветвистая SC и развитая M<sub>5</sub> позволяют, казалось бы, зачислить это семейство в группу наиболее реальных ближайших предков мекоптероидов. Этому препятствует простая CuA. Систематическое положение и филогенетические отношения этого семейства остаются неизвестными.

## Род *Tshekarchiereus* Novokshonov, gen. nov.

Название рода от Чекарды и *archiereus* (греч.) – главный жрец.

Типовой вид – *Tsh. rasnitsyni* sp. nov.; нижняя пермь; Урал.

Диагноз. SC по всей длине параллельна переднему краю крыла; ветви SC имеют почти одинаковый наклон. Развилки на MA, MP<sub>1+2</sub> и MP<sub>3+4</sub> глубокие, примерно одинаковой длины. CuA без изломов, плавно изгибается к заднему краю крыла.

Видовой состав. Типовой вид.

### *Tshekarchiereus rasnitsyni* Novokshonov, sp. nov.

Табл. II, фиг. 3

Название вида в честь палеоэнтомолога А.П. Расницына.

Голотип – ПИН, № 1700/4447, прямой и обратный отпечатки заднего крыла хорошей сохранности; Чекарда; нижняя пермь, кошелевская свита.

Описание (рис. 8). Дистальный отрезок SC со слабым, но явственным изломом в сторону R. Ствол RS, ствол RS<sub>1+2</sub> и развилка RS<sub>1+2</sub> одинаковой длины. Ствол MA короче развилка, но длиннее ствола RS.

Размеры, мм: длина крыла – 9,0; ширина – 3,6.

Материал. Голотип.

**ОЧЕРК ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ  
ПЕРМСКИХ СКОРПИОНИЦ**

Первая пермская скорпионница была описана А. Гандлиршем из казанского местонахождения Тихие Горы на реке Каме (Handlirsch, 1904). Но тогда она не была идентифицирована как представитель отряда *Panorpida* и была включена в отряд богомолы. Отсюда и ее необычное название – *Petromantis rossica* Handl. (*Mantis* – современный род богомолы). Позднее оказалось, что в пермских отложениях *Petromantis* является одним из самых обычных родов, но почти не встречается за пределами современной Евразии.

В 1906–1908 гг. вышел двухтомник Гандлирша, где были рассмотрены все известные на то время ископаемые насекомые, включая скорпионниц. Но другие пермские скорпионницы, за исключением *Petromantis rossica*, все еще оставались неизвестными. Так продолжалось еще почти 10 лет, пока австралийский энтомолог Р. Тильярд не начал описывать остатки скорпионниц из верхней перми Австралии (Tillyard, 1917; 1919; 1922). Именно он установил семейство *Permochoristidae* Tillyard, 1917, оказавшееся впоследствии самым разнообразным и массовым из всех пермских *Panorpida*. Немногим позднее Тильярд обработал коллекцию скорпионниц из нижней перми Канзаса в Северной Америке (1926а) и одновременно продолжал описание панорпид из перми Австралии (1926б; 1929).

Примерно в это время в палеоэнтомологию пришел русский энтомолог А.В. Мартынов, который помимо других ископаемых насекомых, большей частью собранных им лично, немалое внимание уделял пермским скорпионницам. Так, он первый заподозрил, что под названием *Petromantis* скрывается вовсе не богомол, а представитель отряда *Panorpida* (Мартынов, 1927а). В короткий срок им обрабатываются коллекции скорпионниц из местонахождения Тихие Горы и ряда точек по р. Сояна в Архангельской области (1928; 1931; 1933).

В 1930 г. молодой американец Ф. Карпентер публикует статью о нижнепермских скорпионницах Канзаса, где описывает новых представителей и ревизует описания Тильярда (Carpenter, 1930). Его работа получила высокую оценку со стороны А.В. Мартынова (1931). Появляются и палеоэнтомологические работы, не посвященные специально скорпионницам, где их единичные остатки описаны вместе с насекомыми из других отрядов (Залесский, 1929; G. Zalessky, 1933).

В период с 1935 по 1938 г. уходит из жизни целый ряд палеоэнтомологов: А. Гандлирш, Р. Тильярд, А.В. Мартынов. После смерти Гандлирша вышла его большая работа, посвященная дополнительному



исследованию ископаемых насекомых, в которой он приводит новую систему пермских *Panorpida* (Handlirsch, 1937). В посмертной работе Мартынова, посвященной насекомым Чекарды, немало места уделяется новоописаниям и морфологии пермских скорпионниц, а также высказаны критические замечания по системе Гандлирша (Мартынов, 1940).

Последующие полтора десятилетия, в сравнении с интенсивным изучением пермских скорпионниц конца двадцатых – начала тридцатых годов, наблюдалось относительное затишье. Изучением скорпионниц после А.В. Мартынова стала заниматься его вдова О.М. Мартынова. Ею были описаны несколько видов из верхнепермского местонахождения Каргала в Оренбургской обл. (Мартынова, 1942), проведена ревизия остатков скорпионниц из местонахождения Сояна (Мартынова, 1948а), из перми Кузнецкого бассейна по единственному отпечатку описан род *Altajorpanorpa* (Мартынова, 1948б), который впоследствии оказался первой находкой многочисленного пермского семейства *Kaltanidae* O. Martynova, 1958.

В 1953 г. вышла обширная ревизия верхнепермских австралийских скорпионниц, где помимо полного переизучения материалов Тильярда (кроме *Pergmotipulidae*), описано много новых представителей отряда (Riek, 1953). Чуть позднее О.М. Мартынова приступила к обработке крупной коллекции верхнепермских скорпионниц из разных точек Кузнецкого бассейна, результатом чего явился ряд работ, самой крупной из которых может считаться сводка по палеозойским скорпионницам Кузбасса (1961). Годом позднее ею были сведены основные палеонтологические данные по ископаемым скорпионницам, критически пересмотрена система пермских панорпид (1962). В последующие годы появились еще две короткие публикации австралийца Е. Рика, относящиеся к некоторым необычным верхнепермским панорпидам Австралии (1968а; 1977). Кроме того, хотя и по единичным остаткам, стали наконец известны пермские скорпионницы Африки (Riek, 1973, 1976) и Южной Америки (Pinto, 1972).

В 1978 г. был опубликован прекрасный каталог ископаемых скорпионниц, в котором были обобщены все накопившиеся в литературе описания вымерших панорпид, а в ряде случаев даны критические замечания, касающиеся таксономического положения некоторых родов и видов (Willmann, 1978). Потом наступил десятилетний перерыв в изучении пермских скорпионниц. И только сравнительно недавно Р. Вильман опубликовал большую монографию о системе и филогении отряда *Panorpida* (Willmann, 1989а), в которой попытался учесть все известные данные о палеозойских панорпидах.

В 1990 г. вышла работа, касающаяся насекомых мекоптероидного комплекса из нижней перми Чехии, среди которых описано переднее крыло древнейшей скорпионницы (Kukalova-Peck, Willmann, 1990). Связь скорпионниц и ручейников на основе изучения их крыльев рассмотрена автором (Новокшенов, 1992б). В это же время появилась сводка, включающая все описанные до 1983 года ископаемые роды насекомых (Carpenter, 1992), но поскольку в период с 1962 по 1983 г.

среди пермских панорпид не устанавливались таксоны выше видо-  
вого ранга, то глава о скорпионницах в основном повторяет дан-  
ные О.М. Мартыновой (1962). И, наконец, совсем недавно была опи-  
сана и ревизована коллекция нижнепермских панорпид из Чекарды  
(Novokshonov, 1993c), переописаны Kalkanidae О.М. Мартыновой из  
Кузбасса (Новокшонон, 1994а), изучено строение скорпионниц *Pegmo-  
choristidae* (Новокшонон, 1994б), описаны новые пермохористиды из  
разных местонахождений России, Казахстана и Монголии (Новок-  
шонон, 1995а).

СПИСОК МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ  
ПЕРМСКИХ СКОРПИОННИЦ

К настоящему времени скорпионницы обнаружены в пермских отложениях всех континентов, за исключением Антарктиды. Однако лишь в Евразии их местонахождения широко распространены географически и стратиграфически. Здесь известно почти два десятка местонахождений пермских скорпионниц. Почти все они находятся на территории бывшего СССР, но расположены в различных геоструктурных районах и имеют в основном позднепермский возраст. Большая часть материала, за небольшим исключением, хранится в коллекциях ПИН РАН. Прочие пермские скорпионницы учтены по литературным данным.

Местонахождения пермских скорпионниц перечислены в алфавитном порядке по географическим регионам. Роды перечисляются в порядке убывания количества их остатков в местонахождении.

## ЕВРАЗИЯ

**Белощелье.** Колл. ПИН № 3121. Архангельская обл., правый берег р. Мезень у д. Белощелье. Верхняя пермь, татарский ярус, белощельский горизонт. *Permochoristidae* – 1 крыло (*Mezena*).

**Бор-Тологой.** Монголия, Южно-Гобийский аймак. Верхняя пермь, казанский ? ярус, цанхинская свита. 160 остатков крыльев. Из них 5% *Kaltanidae* (*Pinnachorista*, *Pseudochorista*), остальные *Permochoristidae* (*Parageta*, *Asiachorista*, *Mesochorista* ?, *Petromantis* ?, *Ovomezena* ?; большинство остатков из-за плохой сохранности не определяется даже до рода).

**Воркута.** Колл. ПИН № 1631. Республика Коми, Воркутинский угольный бассейн. Юньягинское месторождение, скв. ЮК-21. Верхняя пермь, воркутинская серия, рудницкая подсвита. *Permochoristidae* – 6 остатков крыльев (*Petromantis*, *Protoranorpa*).

**Калтан.** Колл. ПИН № 504, 600, 746, 966, 1197. Кемеровская обл., Новокузнецкий район, правый берег р. Кондомы у нижней окраины д. Калтан. Верхняя пермь, кузнецкая свита, уфимский (казанский ?) ярус. Всего 406 остатков крыльев; из них *Kaltanidae* около 20% (*Altajoranorpa*, *Pinnachorista*, *Tomiochorista*, *Kaltanochorista*, *Cyclorista*), остальные *Permochoristidae* (*Petromantis*, *Asiachorista*, *Mesochorista*, *Parageta*, *Pseudonannochochorista*, *Ovomezena*, *Miomeca*, *Tychtopsyche*, *Calliethera*).

**Караунгир-II.** Колл. ПИН № 3495, 2781. Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский район, хр. Саур, правый берег р. Караунгир в 400–500 м ниже ручья Майчат. Верхняя пермь, татарский ярус, акколканская свита. Всего 124 остатка крыльев (и только одно тело); из них

Kaltanidae – 6 (Pseudochorista, Pinnachorista, Altajopanorpa), остальные Permochoristidae (Mesochorista, Tatarakara, Archepetromantis, Permеса, Kazachopanorpa).

**Каргала.** Колл. ПИН № 199. Оренбургская обл., Сакмарский район, отвалы Каргалинских медных рудников. Верхняя пермь, татарский ярус, большекинельская или аманакская свита. Permochoristidae – 6 (из них один Petromantis, остальные до рода не определяются из-за плохой сохранности).

**Китяк.** Колл. ПИН № 1366. Кировская обл., Малмыжский район, берег р. Китяк напротив с. Б. Китяк. Верхняя пермь, казанский ярус, балебевская свита. Permochoristidae – 73 остатка крыльев (Petromantis, Malmuzha, Parageta, Agetopanorpa).

**Минусинский бассейн.** Колл. ПИН № 2610. Скважина 1311/110а. Нижняя пермь?, нарылковская свита. Robinjohniidae – 1 крыло (Minusinia).

**Нгэсанкан.** Колл. ПИН № 3298. Красноярский край, правый берег р. Кербо, выше устья реки Нгэсанкан. Верхняя пермь, татарский ярус, пеляткинская или дегалинская свита. Всего 5 остатков крыльев. Kaltanidae – 1 (Pseudochorista), остальные Permochoristidae (до рода не определяются из-за плохой сохранности).

**Обора.** Чехия, Моравия. Возраст местонахождения определяется как низы верхнего отена, что по недавним данным (Kukalova-Peck, Willmann, 1990) соответствует артинскому ярусу. Найдено единственное крыло предположительно Kaltanidae (Moravochorista).

**Сарбала-II.** Колл. ПИН № 503, 598, 746. Кемеровская обл., Кузедеевский район, правый берег р. Калтан у д. Сарбала. Верхняя пермь, кузнецкая свита, уфимский (казанский?) ярус. 58 остатков крыльев. Из них около 20% Kaltanidae (Pinnachorista, Tomiochorista), остальные Permochoristidae (Petromantis, Asiachorista, Mesochorista, Agetopanorpa).

**Соколова-II.** Колл. ПИН № 503, 598, 746. Кемеровская обл., Прокопьевский район, левый берег р. В. Тыхта против д. Соколова. Верхняя пермь, татарский ярус, ерунаковская свита. 186 остатков крыльев Permochoristidae (Mesochorista, Agetopanorpa, Angustichorista, Tychtopsychе).

**Сояна.** Колл. ПИН № 94, 117, 3353, 2455, 2334. Архангельская обл., Мезенский район, правый берег р. Сояна. Верхняя пермь, казанский ярус, ивагорские слои. 713 остатков (редко с телами) крыльев Permochoristidae (Agetopanorpa, Petromantis, Oochorista, Gigantoageta, Protopanorpa); 12 остатков Permopanorpidae (Martynopanorpa); 1 крыло Permocentropidae (Permocentropus).

**Суриково-I.** Колл. ПИН № 674, 675. Кемеровская обл., Кузнецкий район, левый берег р. Томь выше устья р. Суриково. Верхняя пермь, казанский ярус, ильинская свита, казанково-маркинская подсвита. 211 остатков крыльев. Из них около 5% Kaltanidae (Altajopanorpa, Pinnachorista, Cycloperina); 1 остаток крыла Permotipulidae (Permila); остальные Permochoristidae (Mesochorista, Asiachorista, Petromantis, Petrochorista, Stigmarista).

**Тихие Горы.** Татарстан, правый берег р. Кама у с. Тихие Горы. Верхняя пермь, нижнеказанский подъярус. Около 10 остатков крыльев *Permochoristidae* (*Petromantis*, *Petrochorista*).

**Тюлькино.** Колл. ПИН № 3474. Пермская обл., Соликамский район, опорный разрез на р. Белой у с. Тюлькино. Верхняя пермь, уфимский ярус, соликамский горизонт. Одно крыло *Permochoristidae* (*Tjulkinella*).

**Чекарда.** Колл. ПИН № 99, 118, 168, 212, 1700; колл. Пермского университета № 1, 2. Пермская обл., Суксунский район, левый берег р. Сылвы у деревни Чекарда. Нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита. Около 150 экземпляров, причем большую часть остатков составляют целые насекомые, изолированные крылья редки. Все принадлежат одному семейству *Permochoristidae* (*Agetoranopra*, *Protoranopra*, *Phipoides*, *Petromantis*, *Uraloageta*, *Pulcheripanopra*, *Seniorita*, *Tshekardoranopra*, *Sylvoranopra*).

**Чепаниха.** Колл. ПИН № 3286/6. Удмуртия, Завьяловский р-н, правобережье р. Камы в 2 км восточнее деревни Чепаниха: скважина 109-К, глуб. 8,0–16,90 м. Верхняя пермь, татарский ярус, *Permochoristidae* – 1 крыло (*Xenochorista*).

#### СЕВЕРНАЯ АМЕРИКА

**Эльмо.** США, штат Канзас. Возраст отложений (формация Веллингтон) сопоставим с верхами артинского-низами кунгурского ярусов Приуралья. Около 50 остатков скорпионниц. Из них 90% *Petmoranorpidae* (*Petmoranopra*, *Lithoranopra*), оставшиеся *Permochoristidae* (*Protoranopra*, *Agetoranopra*).

#### АВСТРАЛИЯ

**Бельмонт.** Австралия, Новый Южный Уэльс, близ г. Ньюкасл, Бельмонт и Уорнерс Бей. Верхняя пермь, татарский ярус. Более сотни отпечатков крыльев скорпионниц (очень редко с телами). Около 95% составляют *Permochoristidae* (*Mesochorista*, *Mesoranorpedes*, *Xenochorista*, *Phipoides*, *Agetoranopra*, *Neopetromantis*, *Nannochoristella*, *Neochoristella*). Остальные семейства редки – *Belmontiidae* (*Belmontia*), *Permotanyderidae* (*Permotanyderus*, *Choristotanyderus*), *Parachoristidae* (*Parachorista*), *Robinjohniidae* (*Robinjohnia*), *Permotipulidae* (*Permotipula*).

#### ЮЖНАЯ АФРИКА

**Наталь.** Южно-Африканская Республика, южная половина провинции Наталь. Верхняя пермь, татарский ярус, средняя часть серии Бофорт. Единичные остатки *Permochoristidae* (*Mesochorista*, *Agetoranopra*).

#### ЮЖНАЯ АМЕРИКА

**Риу-Гранди-ду-Сул.** Бразилия, штат Риу-Гранди-ду-Сул, юговосточный край впадины Парана. Верхняя пермь, серия Паса-Дойс, свита Ирати. Единичные остатки *Permochoristidae* (*Petromantis*, *Asiachorista*).

**ПЕРМСКИЕ СКОРПИОНИЦЫ  
(PANORPIDA=MECOPTERA)**

Несмотря на значительное число работ, посвященных пермским скорпионницам (см. гл. 3), единое представление о их семейственной структуре отсутствует. Оценка разными авторами одной и той же группы варьирует от рода до семейства. В данной работе предлагается различать в перми девять семейств скорпионниц: Kaltanidae, Permo-panorpidae, Permochoristidae, Belmontiidae, Permocentropidae, Permotipulidae, Robinjohniidae, Permotanyderidae, Parachoristidae. Аргументация этому частично имеется в работе Новокшенова (1994а), но главным образом приведена ниже, отдельно по семействам.

СЕМЕЙСТВО KALTANIDAE O. MARTYNOVA, 1958

Kaltanidae: Мартынова, 1958; с. 79.

Cycloristidae: Мартынова, 1958; с. 84.

Cyclopteridae: Мартынова, 1958; с. 84.

Tomiochoristidae: Мартынова, 1958; с. 85.

Типовой род — *Altajoranogra* M. Martynova, 1948 (= *Kaltana* O. Martynova, 1958) из верхней перми Кузбасса.

Д и а г н о з. Переднее крыло с более или менее выпуклым передним краем; форма крыла от широкоовальной до довольно узкой; вершина закругленная, иногда слабо заостренная. Костальное поле более или менее широкое; SC впадает в передний край крыла, но у абберрантных экземпляров может в дистальной части временно сливаться с R. От SC на передний край крыла отходит более четырех ветвей (не считая основного ствола и гумеральной жилки). R в дистальной части образует до четырех ответвлений (не считая основного ствола). Птеростигма как правило хорошо заметна, с четким нижним краем. RS + MA отходит от R близ первой трети длины крыла, ветвится дистальнее MP. RS имеет два-шесть окончаний. MA тоже два-шесть. Максимальное число окончаний RS + MA — двенадцать. У абберрантных экземпляров развилки RS + MA могут сливаться друг с другом. MP имеет от четырех до десяти окончаний. Свободное основание  $M_5$  в большинстве случаев сохраняется, но иногда  $CuA$  сливается с MP базальнее отхождения  $M_5$ . Основание  $CuA$  короткое или длинное;  $CuA$  имеет два, очень редко три окончания;  $CuP$  простая (кроме *Mogavochorista*?).  $A_1$  простая,  $A_2$  иногда с развилком,  $A_3$  простая. Количество поперечных жилок напрямую

зависит от числа продольных стволов. Заднее крыло со слабо выпуклым передним краем. SC имеет от одной до нескольких ветвей, сравнительно длинная, иногда сливается с R; у самцов имеются карпентеровы органы. Продольное жилкование иногда немного беднее, чем в передних крыльях. В некоторых случаях заметно слабое основание MA. CuA может временно сливаться с MP, хотя обычно это слияние происходит более дистально, на уровне начала  $M_5$ . Жилка  $M_5$  выглядит как склеротизованная складка, тесно сближенная с CuA. Поперечная  $a_1-a_2$  во всех известных случаях находится либо в точке расхождения  $A_1$  и CuP, либо дистальнее его. Строение тела калтанид неизвестно, но почти наверняка не отличалось существенно от такового у ручейников Protomeropidae и скорпионниц Permochoristidae (см. ниже).

**С о с т а в.** Десять родов: Cyclopterina, Moravochorista, Altajopanorpa, Pinnachorista, Megachorista, Cyclorista, Tomiochorista, Kaltanochorista, Pseudochorista.

**С р а в н е н и е.** От других семейств отличается развилком на CuA; дополнительно от Permochoristidae отличается многоветвистой SC, а от всех других семейств наличием карпентеровых органов.

**З а м е ч а н и я.** При выделении практически всех родов этого семейства использованы формальные признаки, в большинстве своем предложенные еще О.М. Мартыновой (1958, 1961, 1962). Система калтанид, построенная исключительно на неустойчивых крыловых признаках, очевидно в большой степени паратаксономична.

Включение в это семейство раннемелового вида Cretacochorista qilianshanensis Hong, Yan et Wang, 1989, ошибочно. В данном случае речь идет о таракане (устное сообщение В.В. Жерихина).

### **Р о д Cyclopterina Carpenter, 1987**

Cycloptera: Мартынова, 1958; с. 85 (nom. preocc.).

Cyclopterina: Carpenter, 1987; с. 375.

**Т и п о в о й в и д** – Cycloptera autumnalis O. Martynova, 1958; верхняя пермь, уфимский ярус; Кузбасс.

**Д и а г н о з.** Передний край переднего крыла сильно выпуклый; задний край прямой. Ветвей SC не менее десяти. Между SC и R серия косых поперечных жилок. Ветвей RS + MA около десяти, MP около восьми. Основание CuA слабое, выглядит поперечной жилкой;  $M_5$  не делает излома в точке слияния с CuA. Ствол  $MP_{1+2}$  на коротком участке десклеротизован. Мембрана крыла темная. Задние крылья неизвестны. Длина передних крыльев около 15 мм.

**В и д о в о й с о с т а в.** Типовой вид (рис. 1, а).

**С р а в н е н и е.** От Cyclorista отличается крупными размерами и более богатым жилкованием; от других родов сильно выпуклым передним краем крыла. Кроме того, от большинства калтанид отличается наличием десклеротизованного участка на  $MP_{1+2}$ .

## Род *Moravochorista* Kukalova-Peck et Willmann, 1990

*Moravochorista*: Kukalova-Peck et Willmann, 1990; с. 466.

**Типовой вид** — *M. carolina* Kukalova-Peck et Willmann, 1990; нижняя пермь Чехии.

**Диагноз.** Передний край переднего крыла сравнительно прямой, вершина крыла приострена. SC совершенно прямая, длинная, вероятно заходит в область птеростигмы; ветвей SC около десяти. Между SC и R серия вертикальных поперечных жилок. RS с пятью окончаниями. MA ветвится поздно, так что длина развилка примерно равна длине ствола; MA имеет всего два окончания. MP шестиветвистая, причем  $MP_{1+2}$  всего с двумя окончаниями  $M_5$  с длинным основанием; CuA тоже с длинным основанием, трехветвистая. CuP с двумя (?) окончаниями. Задние крылья неизвестны. Длина передних крыльев около 11 мм.

**Видовой состав.** Типовой вид (рис. 2, а).

**Сравнение.** От других родов отличается прямой SC, поздним и бедным ветвлением MA (при нормальном ветвлении RS), приостренной вершиной крыла, трехветвистой CuA и двуветвистой? CuP.

**Замечания.** Род *Moravochorista* весьма своеобразен, отличаясь от других родов семейства сильнее, чем каждый из этих родов друг от друга. Возможно, что правильнее было бы выделить его в отдельное подсемейство или даже семейство, но этого не хочется делать без просмотра голотипа. Несмотря на то, что *Moravochorista* является древнейшей находкой калтанид, она не обязательно представляет собой самую архаичную форму этого семейства. Прямая SC, заходящая в птеростигму, и приостренная вершина крыла говорят об определенной специализации.

## Род *Altajopanorpa* O. Martynova, 1948

*Altajopanorpa*: Мартынова, 1948б; с. 114.

*Kaltana*: Мартынова, 1958; с. 80.

**Типовой вид** — *A. kaltanica* O. Martynova, 1948; верхняя пермь, уфимский ярус; Кузбасс.

**Диагноз.** Передний край переднего крыла слабо выпуклый. Ветвей SC не более семи; RS + MA обычно шесть — семь; MP не больше шести, причем  $MP_{3+4}$  по-видимому всегда не больше, чем с двумя окончаниями. В заднем крыле SC редко длинная, чаще рано сливается с R, имеет одну переднюю ветвь. Поперечная  $a_1-a_2$  расположена дистальнее временного слияния  $A_1$  и CuP. Длина переднего крыла около 6–7 мм.

**Видовой состав.** Кроме типового (рис. 9) есть десять видов. Восемь из уфимского яруса Кузбасса: *A. pilosa* (O. Martynova, 1958) =? *A. kaltanica*; *A. brevis* O. Martynova, 1961; *A. rhombica* O. Martynova, 1961; *A. cellulosa* O. Martynova, 1961; *A. elegans* O. Martynova, 1961; *A. nigronervosa* O. Martynova, 1961; *A. grandis* O. Martynova, 1961; *A. postrema* Novokshonov, 1994; один вид из казанского яруса Кузбасса:



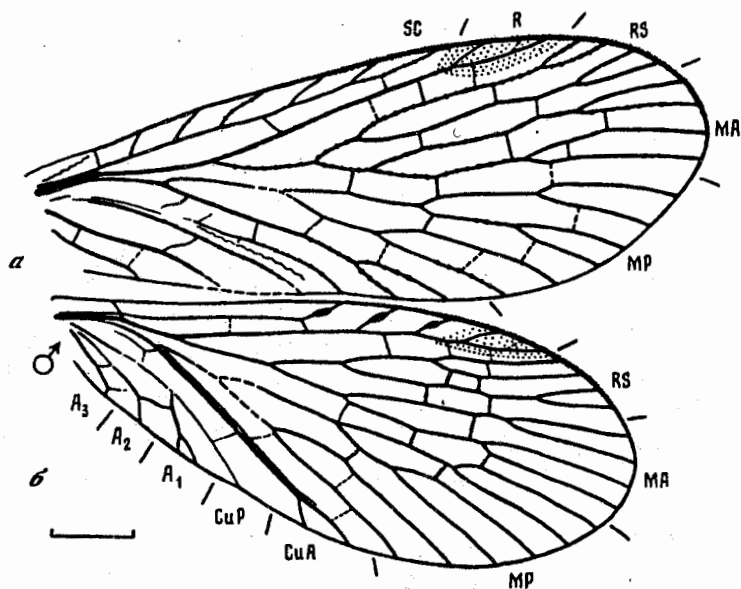


Рис. 9. Крылья *Altajoranogra pilosa* (O. Mart.) из верхней перми Кузбасса  
 а – переднее крыло (экз. № 504/50 + фотография обратного отпечатка); б – заднее крыло (экз. 600/154 (155)); (ориг.)

*A. iljinskiensis* O. Martynova, 1961; и еще один вид из татарского яруса Восточного Казахстана: *A. karaungirica* Novokshonov, 1994.

**С р а в н е н и е.** От *Cyclorista* и *Cyclopterina* отличается меньшей выпуклостью переднего края крыла, от большинства других родов простыми  $MP_3$  и  $MP_4$ . От *Pseudochorista* мелкими размерами, более бедным ветвлением  $RS + MA$ , отсутствием дисклеротизованного участка на  $MP_{1+2}$ .

### Р о д *Pinnachorista* O. Martynova, 1958

*Pinnachorista*: Мартынова, 1958; с. 80.

**Т и п о в о й в и д** – *P. sarbalensis* O. Martynova, 1958; верхняя пермь, уфимский ярус; Кузбасс.

**Д и а г н о з.** Передний край переднего крыла слабо выпуклый. Ветвей  $SC$  очень редко пять (*P. problematica* Novoksh.), обычно около девяти. Ветвей  $RS + MA$  пять – десять,  $MP$  более семи. Задние крылья неизвестны. Длина передних крыльев около 6–7 мм.

**В и д о в о й с о с т а в.** Кроме типового (рис. 10,а), еще десять видов. Восемь из уфимского яруса Кузбасса: *P. imitabilis* O. Martynova, 1961; *P. rotundipennis* O. Martynova, 1961; *P. migdisovi* O. Martynova, 1961; *P. latipennis* O. Martynova, 1961; *P. cubitalis* O. Martynova, 1961; *P. fausta* O. Martynova, 1961; *P. suchanovi* (O. Martynova, 1961); *P. ovata* Novokshonov, 1994 (в первоописании неправильно – *ovalis*); *P. problematica* Novo-

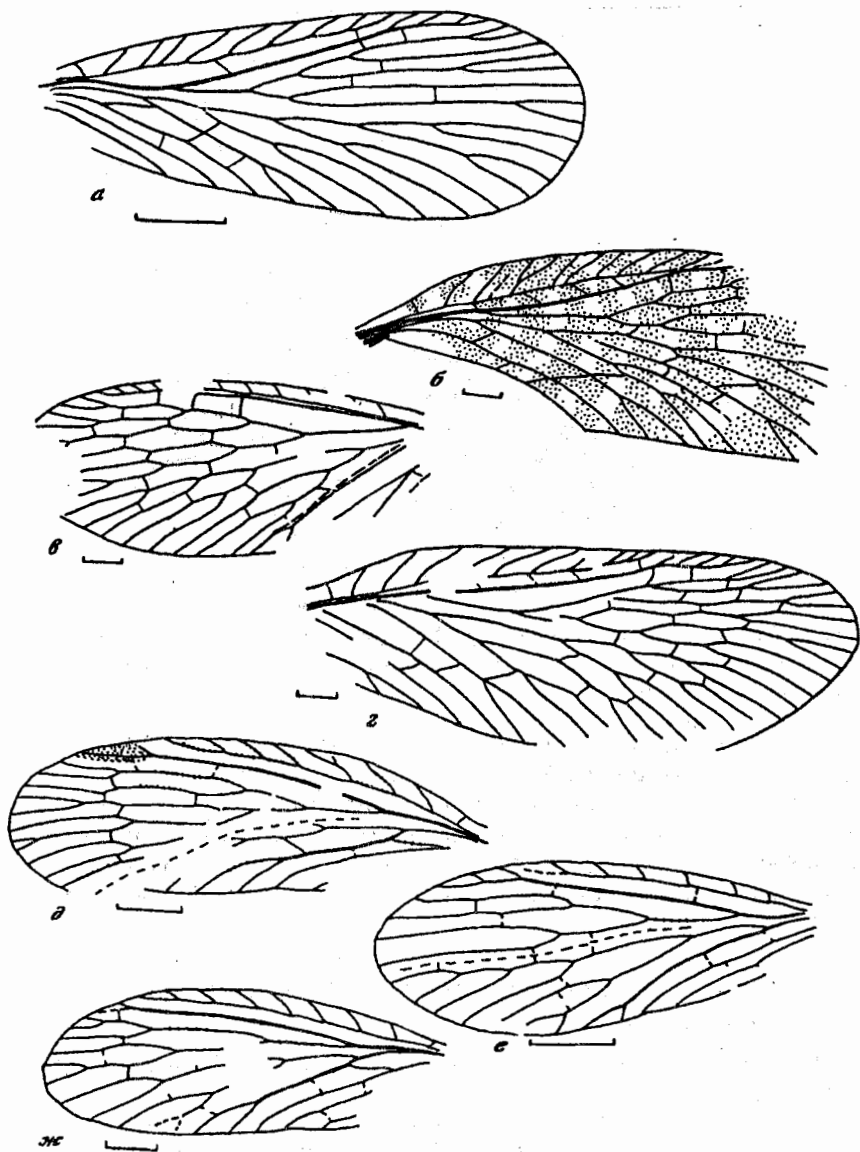


Рис. 10. Крылья скорпионниц семейства Kalkanidae из верхней перми Кузбасса  
 а – *Pinnachorista sarbalensis* O. Mart.; б – *Megachorista khalfini* O. Mart.; в-г – *Megachorista basilica* O. Mart.; д – *Cyclorista convexicosta* O. Mart.; е – *Tomiochorista nubila* O. Mart.; ж – *Kaltanochorista grjasevi* O. Mart. (а – по Мартыновой, 1958, с изменениями; остальные из Новокшнонова, 1994а)

kshonov, 1994 из татарских отложений Восточного Казахстана; *P. indistincta* Novokshonov, 1994 из казанских? отложений Монголии.

**С р а в н е н и е.** От большинства родов отличается одинаково богатым жилкованием RS + MA и MP. Дополнительно от *Cycloptерina* отличается меньшей выпуклостью переднего края передних крыльев, от *Megachorista* гораздо меньшими размерами.

### Р о д *Megachorista* O. Martynova, 1958

*Megachorista*: Мартынова, 1958; с. 81.

**Т и п о в о й в и д** – *M. khalfini* O. Martynova, 1958; верхняя пермь, уфимский ярус; Кузбасс.

**Д и а г н о з.** Передний край крыла прямой или слабо выпуклый. Костальное поле в передних крыльях вторично (?) расширено на уровне начала RS + MA. Ветвей SC не менее десяти. Между SC и R серия косых поперечных жилок. Окончаний RS + MA не менее девяти, MP не менее восьми. R с тремя-четырьмя передними ветвями. В задних крыльях SC длинная, имеет не менее шести ветвей. Поперечная  $a_1$ – $a_2$  расположена в точке расхождения  $A_1$  и CuP. Длина передних крыльев около 15 мм.

**В и д о в о й с о с т а в.** Кроме типового вида (рис. 10,б) еще два: *M. basilica* (O. Martynova, 1961), казанский ярус, Кузбасс (рис. 10,в, г); *M. gigantea* (O. Martynova, 1961), уфимский ярус, Кузбасс.

**С р а в н е н и е.** От всех родов отличается расширенным костальным полем. Дополнительно от *Cycloptерina* O. Mart. отличается слабой выпуклостью переднего края переднего крыла, от *Pseudochorista* Novoksh. одинаково богатым жилкованием RS + MA и MP, от остальных родов крупными размерами.

### Р о д *Cyclorista* O. Martynova, 1958

*Cyclorista*: Мартынова, 1958; с. 84.

**Т и п о в о й в и д** – *Cyclorista convexicosta* O. Martynova, 1958; верхняя пермь, уфимский ярус; Кузбасс.

**Д и а г н о з.** Передний край переднего крыла значительно выпуклый. Ветвей SC пять – семь. Между SC и R одна две поперечные жилки. Ветвей RS + MA шесть – восемь, MP около шести. Задние крылья неизвестны. Длина передних крыльев 5–7 мм.

**В и д о в о й с о с т а в.** Кроме типового вида (рис. 10,д) еще один – *C. simplex* Novokshonov, 1994 из уфимского яруса Кузбасса.

**С р а в н е н и е.** От *Cycloptерina* отличается мелкими размерами и более бедным жилкованием; от *Tomiochorista* более богатым ветвлением RS + MA; от *Kaltanochorista* проксимальным ветвлением RS и MA, более богатым ветвлением MP. От других родов сильно выпуклым передним краем крыла.

### Р о д *Tomiochorista* O. Martynova, 1958

*Tomiochorista*: Мартынова, 1958; с. 85.

**Т и п о в о й в и д** — *Tomiochorista nubila* O. Martynova, 1958; верхняя пермь, уфимский ярус; Кузбасс.

**Д и а г н о з.** Переднее крыло выпуклое кпереди; SC имеет пять ветвей. R в дистальной части образует два ответвления. RS с двумя окончаниями, MA тоже с двумя, MP с шестью—семью окончаниями (развилки на  $MP_1$  и  $MP_4$ ). Задние крылья неизвестны. Длина передних крыльев около 5 мм.

**В и д о в о й с о с т а в.** Кроме типового (рис. 10,е), еще два вида из уфимского яруса Кузбасса: *T. skoki* O. Martynova, 1961 и *T. prodigialis* O. Martynova, 1961.

**С р а в н е н и е.** Отличается прежде всего четырехветвистой RS + MA.

### Р о д *Kaltanochorista* O. Martynova, 1958

*Kaltanochorista*: Мартынова, 1958; с. 86.

**Т и п о в о й в и д** — *K. grjasevi* O. Martynova, 1958; верхняя пермь, уфимский ярус; Кузбасс.

**Д и а г н о з.** Переднее крыло выпуклое спереди и слабо вогнутое сзади. SC длинная, образует не менее семи ветвей. RS с тремя окончаниями, MA с тремя. Ствол RS много длиннее развилка, ствол MA равен по длине развилку. MP образует четыре—пять окончаний. Основание  $CuA$  мощное, гораздо длиннее основания  $M_5$ . Задние крылья неизвестны. Длины переднего крыла около 8 мм.

**В и д о в о й с о с т а в.** Типовой вид (рис. 10,ж).

**С р а в н е н и е.** Хорошо отличается от всех других родов короткими конечными развилками на RS + MA.

### Р о д *Pseudochorista* Novokshonov, 1994

*Pseudochorista*: Novokshonov, 1994; с. 67.

**Т и п о в о й в и д** — *P. maculata* Novokshonov, 1994; верхняя пермь, татарский ярус; Восточный Казахстан.

**Д и а г н о з.** Передний край переднего крыла слабо выпуклый. SC образует более пяти ветвей. RS + MA с десятью—двенадцатью окончаниями, MP с пятью—шестью. Обычно ствол  $MP_{1+2}$  на коротком участке десклеротизован. В задних крыльях SC длинная, иногда имеет до четырех передних ветвей.  $CuA$  сливается с MP на коротком участке или только касается ее в одной точке. Поперечная  $a_1$ — $a_2$  расположена на уровне расхождения  $CuP$  и  $A_1$  или немного дистальнее его. Длина переднего крыла 10—14 мм.

**В и д о в о й с о с т а в.** Кроме типового вида (рис. 11,а—в) еще три: *P. kovbasinae* Novokshonov, 1994 из верхней перми Красноярского края (рис. 11,з); *P. mongolica* Novokshonov, 1994 из верхней перми Монголии (рис. 11,д) и *P. excusabunda* sp. nov. из верхней перми Восточного Казахстана.

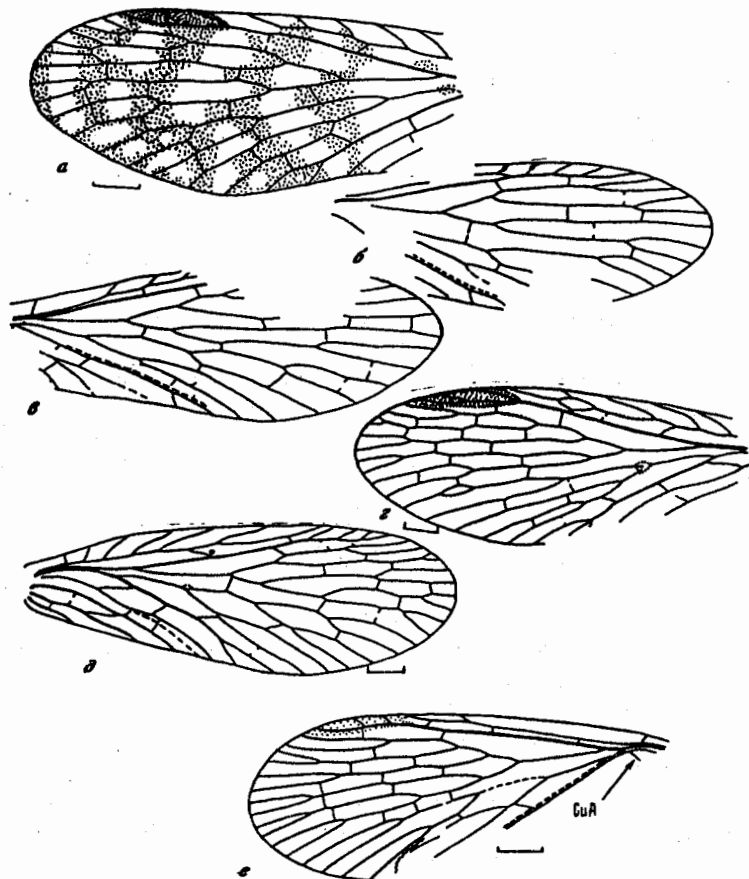


Рис. 11. Крылья скорпионниц рода *Pseudochorista* Novoksh.

*a* – *b* – *P. maculata* Novoksh. из верхней перми Восточного Казахстана; *z* – *P. kovbasinae* Novoksh. из верхней перми Красноярского края; *д* – *P. mongolica* Novoksh. из верхней перми Монголии (из Новокшонов, 1994а); *e* – *P. excusabunda* sp. nov. из верхней перми Восточного Казахстана (голотип № 2495/22 = 2495/30)

**С р а в н е н и е.** От большинства других родов отличается богатым жилкованием RS + MA при заметно обедненном MP; отличие от *Altajranogra* см. выше.

*Pseudochorista excusabunda* Novokshonov, sp. nov.

**Н а з в а н и е** вида от *excusabundus* (лат.) – извиняющийся.

**Г о л о т и п** – ПИН, № 2495/22 (=2495/30), прямой и обратный отпечатки заднего крыла хорошей сохранности (без анальной части); Караунгир-II; верхняя пермь, татарский ярус, акколканская свита.

**О п и с а н и е** (рис. 11, *e*). SC длинная, почти достигает птеростигмы;

имеет всего одну переднюю ветвь. RS + MA с двенадцатью окончаниями, MP с шестью. CuA сливается с MP проксимальнее начала M<sub>5</sub>.

**Размеры**, мм: длина заднего крыла – 9,5.

**Сравнение**. Отличается более богатым ветвлением RS + MA; дополнительно от типового вида отличается ранним слиянием CuA и MP, а также маловетвистой SC.

**Материал**. Голотип.

#### СЕМЕЙСТВО PERMOPANORPIDAE TILLYARD, 1926

Permopanorpidae: Tillyard, 1926a; с. 139.

Lithopanorpidae: Carpenter, 1930; с. 95 (syn. nov.).

Martynopanorpidae: Willmann, 1989a; с. 37 (syn. nov.).

**Диагноз**. Крылья вытянутые, нередко очень узкие (рис. 12). Передний край переднего крыла слабо, но явно вогнут. SC в передних крыльях с одной передней ветвью, короткая, доходящая лишь до середины длины крыла. Костальное поле узкое. R с двумя–пятью ветвями. Птеростигма хорошо выражена. RS + MA и MP дихотомирующие; RS + MA не менее, чем с шестью (четырьмя?) окончаниями; MP дихотомирующая, минимум с шестью окончаниями, причем MP<sub>3+4</sub> обычно с двумя окончаниями. Основание CuA как правило длиннее основания M<sub>5</sub>, всегда наклонное, никогда не похоже на поперечную жилку. CuA простая. В задних крыльях SC короче, чем в передних, сливается с R. CuP и A<sub>1</sub> сливаются полностью или расходятся перед выходом на край крыла. Тело легкое, стройное (рис. 12,а). Головная капсула не модифицирована: вытянутый рострум отсутствует, сохраняется ясный клипеолабральный шов (рис. 12,б). Переднеспинка с двумя поперечными швами. Прескутумы длинные, скутеллумы торчащие назад. Плевральный отдел умеренно высокий, слабонаклоненный. У самок имелись трехчлениковые церки; основания церок расставленные. Гениталии самца известны плохо.

**Состав**. Два (три?) рода. Permopanора Tillyard, 1926 и, предположительно, Lithopanора Carpenter, 1930 из нижней перми Северной Америки. Martynopanора Willmann, 1989 из верхней перми Архангельской обл.

**Сравнение**. От большинства пермских семейств отличается узкими языковидными крыльями. От наиболее близкого семейства Permochoristidae дополнительно отличается короткой SC.

**Замечания**. Род Lithopanора выделяется среди пермопанорпид редуцированным до четырех окончаний RS + MA и развилком на MP<sub>4</sub>. Но именно этими признаками он очень напоминает представителей Permochoristidae. Однако семейственную принадлежность трудно установить потому, что до сих пор не совсем ясно, по переднему или заднему крылу описан типовой вид – Lithopanора pusilla (Till.). Вильман пишет (Willmann, 1989a), что в крыле этого вида имеется временное слияние CuP и A<sub>1</sub> (признак только задних крыльев!). Но изучение фотографии отпечатка (Carpenter, 1930: Pl. 3; fig. 4) позволяет усомниться в этом, поскольку не видно, чтобы CuP и A<sub>1</sub> действительно

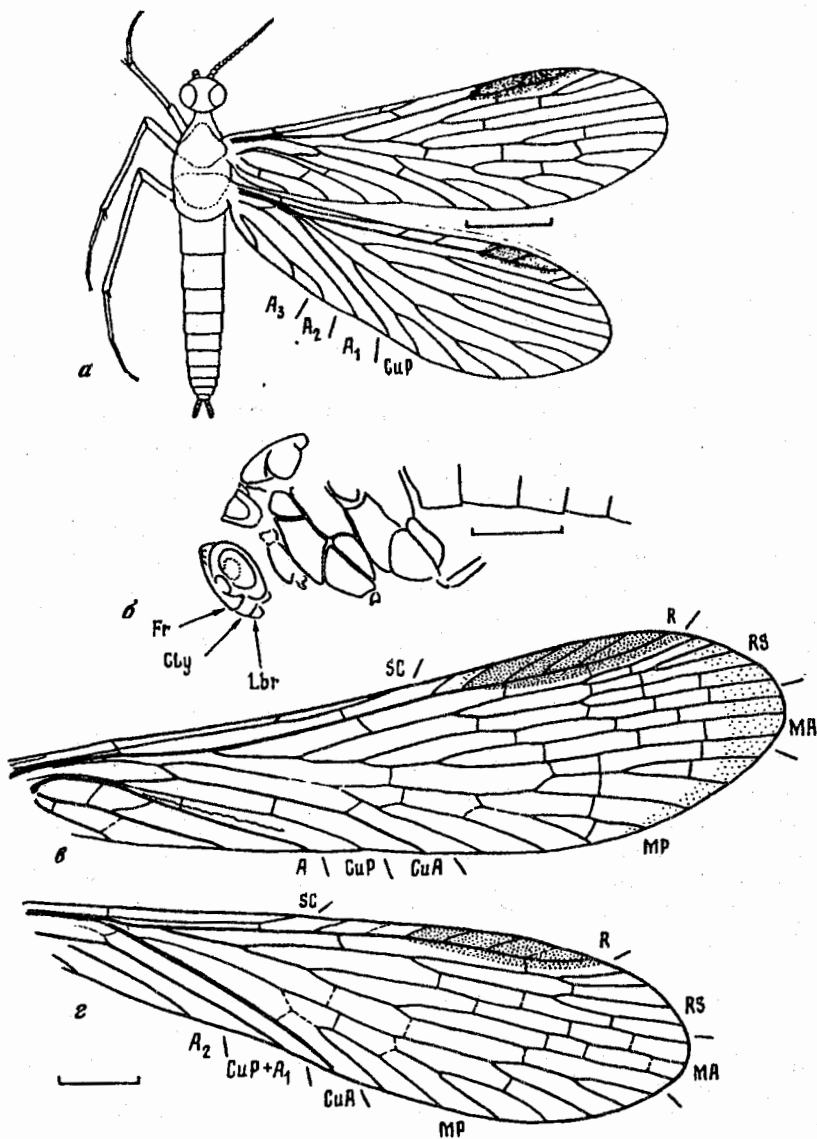


Рис. 12. Представители пермских скорпионниц семейства *Perronopogridae*

*a* - *Perronopogra inaequalis* Till. из нижней перми Северной Америки; *б* - *Martynopogra* sp. из верхней перми Архангельской обл. (экз. № 3353/1043; крылья не изображены); *в* - *г* - *Martynopogra angustata* (Mart.) из верхней перми Архангельской обл.; *в* - переднее крыло (голотип + паратип № 2695/117), *г* - заднее крыло (экз. № 3353/941) (*a* - из Carpenter, 1930; *б-г* - ориг.)

расходились от единого ствола. Возможно, что базальные участки обеих жилок попросту тесно сближены между собой из-за усилившейся при захоронении клавальной складки. Слабый излом  $A_1$  чуть проксимальнее поперечной  $a_1-a_2$  объясняется в таком случае прикреплением поперечной  $cup-a_1$ . Заметим, что если речь идет действительно о представителе *Permoranopridae*, то сравнительно длинная SC с дополнительной передней ветвью и позднее начало RS + MA тоже свидетельствуют о переднем крыле. Включение *Lithoranopra* в семейство *Permochoristidae*, как это предлагалось (Мартынова, 1962; и др.), представляется менее обоснованным, так как у пермохористид SC в передних крыльях гораздо более длинная. В задних крыльях пермохористид RS + MA начинается проксимальнее, а кроме того, у форм с обедненным общим жилкованием (типа *Lithoranopra*) никогда не бывает развилка на  $MP_{3+4}$ . Таким образом, исходя из предположения, что мы имеем дело с передним крылом, кажется ненужным сохранять семейство *Lithoranopridae*, включив род *Lithoranopra* в семейство *Permoranopridae*. Рисунок типового вида (Carpenter, 1930: Pl. 6, fig. 3) не приводится здесь сознательно, поскольку есть подозрение, что там допущены неточности. По той же причине опущен диагноз этого рода.

Систематическое положение второго вида рассматриваемого рода — *Lithoranopra kuznetskiensis* Martynova, 1961 из верхней перми Кузбасса, описанного по дистальной части крыла, неизвестно. Возможно, что это вообще не скорпионница.

Виды *Permoranopra* из Архангельской области недавно были выделены в новый род *Martynoranopra* Willm., для которого было установлено отдельное семейство (Willmann, 1989a). Родовой статус архангельских видов несомненен, однако сохранение семейства *Martynoranopridae* показалось излишним. *Permoranopra* и *Martynoranopra* имеют много синапоморфий, прекрасно отличающих их от других скорпионниц. Различия же между этими родами не больше, чем у двух современных представителей одного семейства *Meropidae*: *Merope* и *Austromerope*.

На фотографии заднего крыла *P. inaequalis* Till. в работе Ф. Карпентера (Carpenter, 1930: Pl. 3, fig. 2) видно, как  $CuP$  и  $A_1$  расходятся от общего ствола. Каждая из них самостоятельно выходит на край крыла. У *Martynoranopra* указанные жилки после слияния уже не расходятся, вместе достигая заднего края крыла, как это бывает у некоторых *Bittacidae*. Надо полагать, что в обоих случаях такая ситуация объясняется тенденцией к сужению крыльев. Род *Martynoranopra* по сравнению с *Permoranopra* является более продвинутым, а его полимеризованное жилкование вторично.

### Р о д *Permoranopra* Tillyard, 1926

*Permoranopra*: Tillyard, 1926a; с. 139.

Типовой вид — *Permoranopra formosa* Tillyard, 1926; нижняя пермь; Северная Америка.

Д и а г н о з. Крылья вытянутые, но не узкие (рис. 12,а). В переднем



крыле R с двумя-тремя ветвями. RS + MA с пятью-шестью окончаниями. MP с шестью окончаниями: развилки на  $MP_1$  и  $MP_2$ . Основание CuA равно или длиннее основания  $M_5$ . В задних крыльях CuP и  $A_1$  расходятся перед выходом на край крыла, поперечная  $a_1$ - $a_2$  расположена дистальнее слияния CuP и  $A_1$ .

**Видовой состав.** Кроме типового, два вида из нижней перми Северной Америки (Carpenter, 1930; Willmann, 1978): *P. inaequalis* Tillyard, 1926 и *P. schucherti* Tillyard, 1926.

**Сравнение.** От *Martynopanogra* отличается обедненным жилкованием и расходящимися после слияния CuP и  $A_1$  в задних крыльях.

### Род *Martynopanogra* Willmann, 1989

*Martynopanogra*: Willman, 1989a; с. 37.

**Типовой вид** – *Permpanogra angustata* Martynov, 1933; верхняя пермь; Архангельская обл.

**Диагноз.** Крылья вытянутые, узкие (рис. 12, в, г; табл. III, фиг. 2, 3). В переднем крыле R с пятью ветвями. RS + MA с семью-восемью окончаниями. MP с семью окончаниями:  $MP_1$  с тремя окончаниями  $MP_2$  с двумя. Основание CuA вдвое длиннее основания  $M_5$ . CuP и  $A_1$  после слияния уже не расходятся, единым стволом выходя на задний край крыла.

**Видовой состав.** Кроме типового вида, из того же местонахождения еще два: *M. tenuis* (Martynov, 1933) и *M. zekkeli* (O. Martynova, 1948).

**Сравнение.** См. сравнение к роду *Permpanogra*.

### СЕМЕЙСТВО PERMOCHORISTIDAE TILLYARD, 1917

Permochoristidae: Tillyard, 1917; с. 732.

Mesopanorpididae: Tillyard, 1918; с. 436.

Mesochoristidae: Tillyard, 1926b; с. 267.

Idelopanorpididae: M. Zalesky, 1929; с. 18.

Agelopanorpididae: Carpenter, 1930; с. 97.

Caenoptilonidae: G. Zalesky, 1933; с. 141.

Protopanorpididae: Handlirsch, 1937; с. 129.

Petromantidae: Handlirsch, 1937; с. 129.

Protochoristidae: Handlirsch, 1937; с. 130.

Eosetidae: Tindale, 1945; с. 43.

Xenochoristidae: Riek, 1953; с. 69.

Tychtopsyichidae: Мартынова, 1958; с. 91 (syn. nov.).

Tychtodelopteridae: Пономаренко, 1977; с. 83 (syn. nov.).

Petrochoristidae: Willmann, 1989a; с. 40 (syn. nov.).

**Типовой род** – *Permochorista*, Tillyard, 1917 из верхней перми Австралии.

**Диагноз.** Передние крылья от широкоовальных до очень узких. Костальное поле широкое или узкое. SC длинная (рис. 13), с одной-тремя передними ветвями. R плавно изогнутый, может иметь на конце до двух передних ветвей. Птеростигма хорошо выражена. RS + MA + MP включает шесть – семнадцать окончаний, при этом минимальное

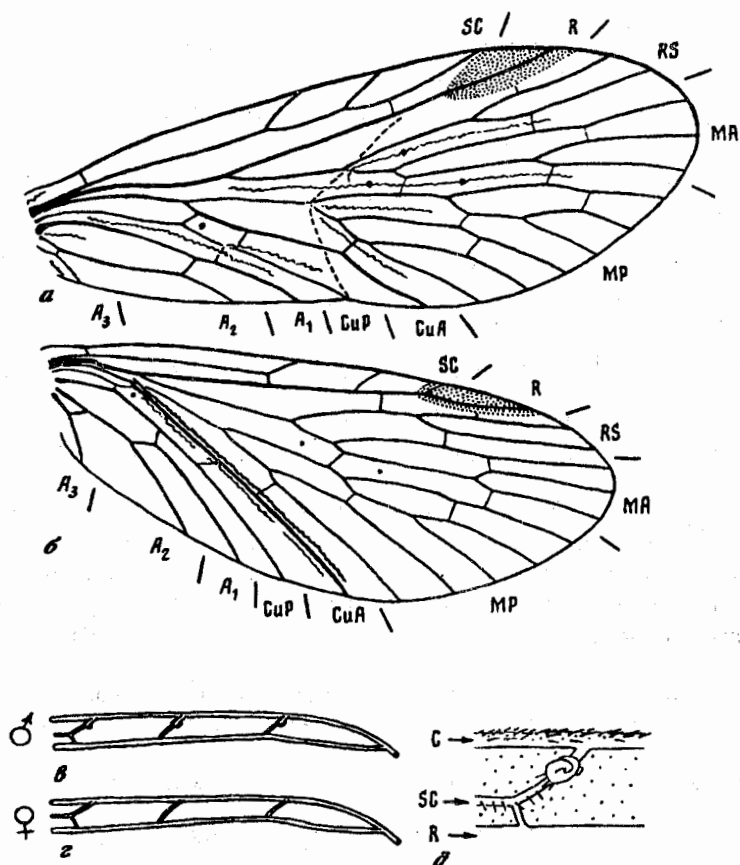
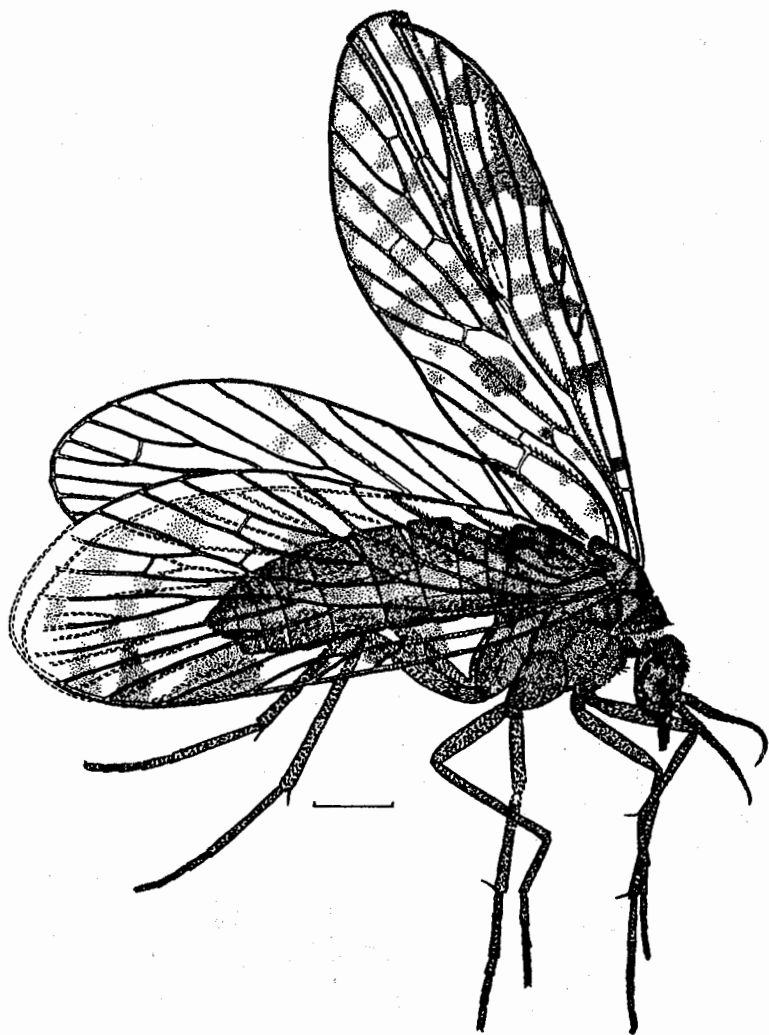


Рис. 13. Детали строения крыльев скорпионниц семейства Perlchoristidae на примере рода *Agetoranogra* Carp.

*a* – *б* – переднее и заднее крылья (обобщенная схема); *в*–*г* – передняя дистальная часть задних крыльев с карпентеровыми органами у самцов (*в*) и без таковых у самок (*г*); *д* – строение одного карпентерова органа (из Новокшонова, 1994б)

количество у RS + MA – три, максимальное – десять; минимальное у MP – три, максимальное – десять. Основания CuA и M<sub>5</sub> обычно хорошо развиты, но основание CuA нередко длиннее основания M<sub>5</sub>, иногда (у некоторых поздних представителей) основание M<sub>5</sub> полностью утрачивается и CuA сливается с MP базальнее отхождения M<sub>5</sub>. CuA простая, с изломом в точке прикрепления поперечной mp-cua. анальных жилочек три. На продольных жилках сидят крепкие щетинки. В задних крыльях SC короткая, заканчивается на R близ середины длины крыла, ветвей MP обычно меньше, чем в переднем крыле. У самцов имелись карпентеровы органы. M<sub>5</sub> развита слабо, выглядит как складка. CuA сливается с M<sub>5</sub> либо чуть дистальнее начала последней, либо заметно



*Рис. 14.* Общий вид самки *Agetopanogra permiana* (O. Mart.) из нижней перми Среднего Урала: (из Novokshonov, 1993c)

проксимальнее этой точки. Рисунок на крыльях часто имеется. Длина передних крыльев от 3,5 до 24 мм. Тело стройное, легкое (табл. III, фиг. 1; рис. 14). Клипеолабральный шов, возможно, имеется. Вытянутый рostrum отсутствует. Простые глазки расположены единой группой (рис. 15). Переднеспинка и среднеспинка несут довольно крупные щетинки. Волоски на ногах, где это известно, расположены хаотически, во всяком случае не образуют поперечных колец. Членики брюшка короткие, поперек явственно шире, чем в длину. У самцов

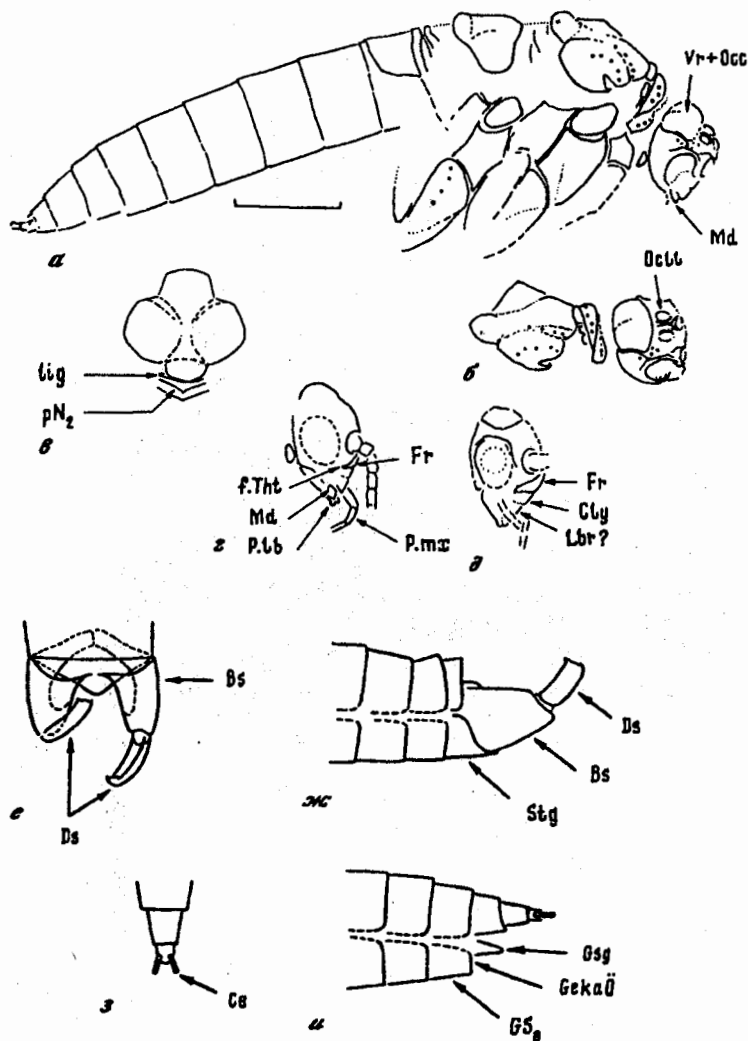


Рис. 15. Детали строения тела скорпионниц семейства Permochoristidae на примере родов *Petromantis* Handl. и *Agetoranorpa* Carp.

*a* – общий вид насекомого сбоку; *б* – голова и среднеспинка латеродорсального; *в* – среднеспинка сверху; *г* – *д* – голова сбоку; *е* – *ж* – обобщенные схемы гениталий и конца брюшка: *е* – *ж* – самцы, *з* – *и* – самки (из Новокшонова, 1994б)

гонокситы не слиты в капсулу. У самок основания церок расставленные, половое отверстие находится позади восьмого стернита брюшка.

**С о с т а в.** Четыре подсемейства: *Permochoristinae*, *Agetoranorpiniae*, *Sylvoranorpiniae* subfam. nov.; *Pseudonannochoristinae*.

**С р а в н е н и е.** От большинства других скорпионниц, кроме *Kaltanidae*, отличаются наличием карпентеровых органов (неизвестно для

Pseudonannochoristinae). От семейства Kaltanidae отличается простой CuA и меньшим числом ветвей SC; дополнительно от Belmontiidae отличаются положением тиридиума в развилке MP; от Permocentropidae ровным передним краем крыла, явственным изломом CuA в точке прикрепления поперечной  $mp-cua$ ; от Permotipulidae длиной SC, большим числом анальных жилок, не зауженным основанием крыльев; от Robinjohniidae длиной SC, не зауженным основанием крыльев; от Permotanoderidae меньшей костализацией крыла, сохранением ветвей на SC, более длинным основанием CuA (по сравнению с основанием  $M_5$ ); от Parachoristidae дихотомирующим RS (гребенчатый RS у пермохористид встречается как исключение).

**З а м е ч а н и я.** Поскольку строение тела известно для большинства представителей семейства (кроме Pseudonannochoristinae), сочтено правомерным ввести эти признаки в диагноз семейства.

В 1926 году из нижней перми Северной Америки Р. Тильярдом в составе Permopanorpidae был установлен род Protochorista (Tillyard, 1926a), включающий два вида – *P. tetraclada* Tillyard, 1926 (типовой) и *P. pentaclada* Tillyard, 1926. Оба вида описаны по задним крыльям, что не позволяет уверенно определить их систематическое положение. Однако *P. pentaclada* почти наверняка относится к Agetopanopra, тем более, что там же найдено переднее крыло этого рода. Что касается *P. tetraclada*, то несомненно лишь его принадлежность к Permochoristidae, но в Канзасе нет предних крыльев пермохористид с четырехветвистой RS + MA. Возможно, поэтому, что выделение Protochorista tetraclada в отдельный род правомерно, хотя подобные формы очень обычны в пермских отложениях Евразии и Австралии. При этом некоторые роды пермохористид встречаются на разных континентах (Agetopanopra, Protopanopra, Phipoides и т.д.). Ниже, при перечислении состава семейства, род Protochorista не указывается. Систематическое положение *P. tetraclada* неизвестно, пока не будут найдены передние крылья.

А.Г. Пономаренко (1977) для отряда вислоккрылок установил новое семейство Tychtodelopteridae из верхней перми Кузбасса. До этого типовой род семейства Tychtodelopterum O. Martynova, 1958 был описан и рассматривался в составе отряда Miomoptera (=Palaeomanteida) (O. Мартынова, 1958, 1961, 1962). Изучение голотипа показало, что речь идет о представителе отряда Panorpida (Новокшенов, 1995а).

Внутри семейства Permochoristidae традиционно выделялось два подсемейства: Protochoristinae Handl. и Permochoristinae Till. (Мартынова, 1962). Главное отличие первого подсемейства заключается в более богатом ветвлении RS + MA (не менее пяти окончаний, тогда как у пермохористин всегда четыре). Р. Вильман (1978) оставил два подсемейства, но изменил название Protochoristinae на приоритетное Agetopanoprinae Carp. Недавно было описано третье подсемейство – Pseudonannochoristinae (Новокшенов, 1994а). Ниже установлено еще одно, четвертое подсемейство – Sylvoranoprinae subfam. nov.

При обсуждении состава Permochoristidae сознательно опущены все постпалеозойские роды. Последние представители этого семейства

встречаются в триасовых и юрских отложениях, но при этом значительная часть остатков пока не описана, что не позволяет провести полноценную ревизию мезозойских пермохористид.

ПОДСЕМЕЙСТВО SYLVOPANORPINAЕ NOVOKSHONOV, SUBFAM. NOV.

Типовой род – *Sylvopanorpa* Martynov, 1940; нижняя пермь; Средний Урал.

Диагноз. Передние крылья всегда сравнительно широкие, костальное поле тоже широкое. Ветвей SC обычно три, реже две, ветвей RS + MA шесть – десять, MP семь – восемь.

Состав. Три нижеследующих рода из нижней перми Урала.

Сравнение. От других подсемейств отличается обильным жилкованием, но без следов вторичной полимеризации.

Род *Sylvopanorpa* Martynov, 1940

*Sylvopanorpa*: Мартынов, 1940; с. 42.

Типовой вид – *S. carpenteri* Martynov, 1940; нижняя пермь; Средний Урал.

Диагноз. В переднем крыле костальное поле широкое на всем протяжении. Ветвей SC три, все они сильно наклонены; проксимальная

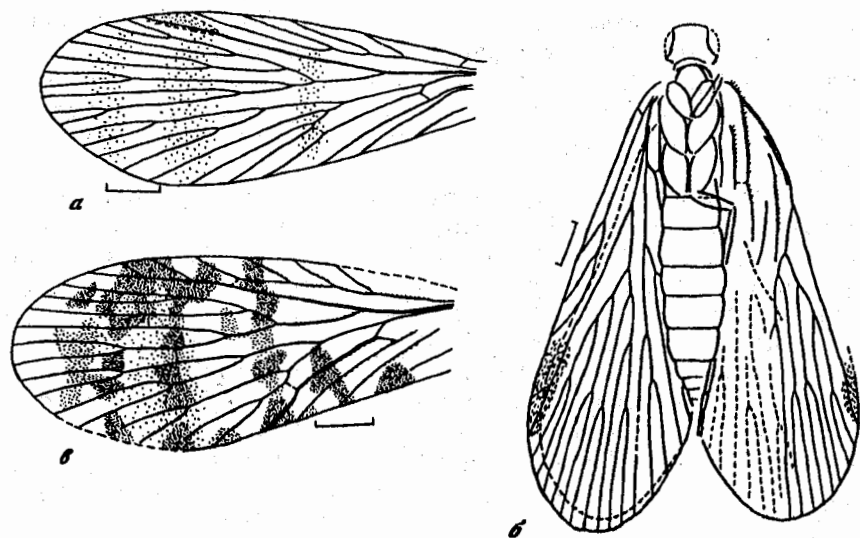


Рис. 16. Представители семейства Permochoristidae (*Sylvopanorpinae*) из нижней перми Среднего Урала

*a* – *Sylvopanorpa carpenteri* Mart.; *б* – *Pulcheripanorpa aliena* Novoksh.; *в* – *Uraloageta archaica* Novoksh. (из Novokshonov, 1993с)

ветвь SC находится базальнее начала RS + MA. RS и MA имеют по пять окончаний, MP дихотомизирующая, с семью окончаниями. Основания CuA и M<sub>5</sub> короткие. Окраска, видимо, имеется. Длина переднего крыла около 10 мм.

**Видовой состав.** Типовой вид (рис. 16, а).

**Сравнение.** От наиболее близкого рода *Pulcheripanogra* отличается широким костальным полем и трехветвистой SC; от *Uraloageta* отличается заметно более богатым ветвлением RS + MA и сильным наклоном ветвей SC.

### **Род *Pulcheripanogra* Novokshonov, 1993**

*Pulcheripanogra*: Novokshonov, 1993 c; c. 75.

**Типовой вид** – *P. aliena* Novokshonov, 1993; нижняя пермь; Средний Урал.

**Диагноз.** В переднем крыле костальное поле узкое в базальной половине. SC с двумя сильнонаклоненными ветвями. Базальная ветвь SC расположена дистальнее начала RS + MA. R с одной передней ветвью. RS и MA имеют по пять окончаний. Основание CuA короче основания M<sub>5</sub>. Длина передних крыльев около 10 мм.

**Видовой состав.** Типовой вид (рис. 16, б).

**Сравнение.** От *Uraloageta* отличается заметно более богатым ветвлением RS + MA и двуветвистой SC.

### **Род *Uraloageta* Novokshonov, 1993**

*Uraloageta*: Novokshonov, 1993 c; c. 73.

**Типовой вид** – *U. archaica* Novokshonov, 1993; нижняя пермь; Средний Урал.

**Диагноз.** В переднем крыле костальное поле сравнительно широкое. Базальная ветвь SC отходит проксимальнее начала RS + MA. Ветвей SC три, их длина лишь немного превышает ширину костального поля. R дистальнее окончания SC дает две веточки. RS с тремя окончаниями; MA с тремя; MP<sub>1+2</sub> с четырьмя; MP<sub>3+4</sub> с четырьмя. Длина передних крыльев 6–8 мм.

**Видовой состав.** Типовой вид (рис. 16, в).

**Сравнение.** См. сравнение в двух предыдущих родах.

### **ПОДСЕМЕЙСТВО AGETOPANORPINAЕ CARPENTER, 1930**

**Типовой род** – *Agetopanora* Carpenter, 1930; нижняя пермь; Северная Америка.

**Диагноз.** Передние крылья узкие или широкие, ветвей SC две – три (одна у *Mezema*). Костальное поле широкое или узкое. Ветвей RS + MA пять – восемь; MP в большинстве случаев шесть (MP<sub>1</sub> и MP<sub>3</sub> простые, MP<sub>2</sub> и MP<sub>4</sub> двуветвистые), редко (род *Gigantoageta*) девять.

**Состав.** Одиннадцать нижеследующих родов из перми Северной Америки, Африки, Евразии и Австралии.

**С р а в н е н и е.** От *Sylvoropogrinae* отличается менее обильным жилкованием; от других подсемейств главным образом более богатым жилкованием RS + MA.

### Р о д *Agetopanorpa* Carpenter, 1930

*Agetopanorpa*: Carpenter, 1930; с. 97.

*Agetochorista*: Martynov, 1933; с. 24 (syn. nov.).

*Neoageta*: Riek, 1953; с. 67; (syn. nov.).

*Agetochoristella*: Riek, 1953; с. 68 (syn. nov.).

**Т и п о в о й в и д** – *A. maculata* Carpenter, 1930; нижняя пермь; Северная Америка.

**Д и а г н о з.** Переднее крыло (рис. 13; рис. 18, е) со слабо выпуклым передним краем, широкое или слегка вытянутое, основание крыла иногда довольно широкое. SC с двумя сравнительно длинными, одинаково наклоненными ветвями; редко проксимальная ветвь короче дистальной. RS с двумя окончаниями, развилка на RS короче развилка на MA. MA с тремя окончаниями (MA<sub>2</sub> с развилком). MP с шестью окончаниями. Окраска имеется, часто довольно густая. Длина передних крыльев 5,5–14 мм.

**В и д о в о й с о с т а в.** Кроме типового вида, из нижней перми Среднего Урала пять видов: *A. tillyardi* (Martynov, 1940), *A. intermedia* (Martynov, 1940), *A. permiana* (O. Martynova, 1942), *A. punctata* (Novokshonov, 1993), *A. kungurica* (Novokshonov, 1993). Из верхней перми Архангельской области: *A. ornata* (Martynov, 1933) (= *A. splendida* Martynov, 1933 = *A. umbrata* Martynov, 1933), *A. fasciata* (Martynov, 1933), *A. dubia* (Martynov, 1933), ?*A. tillyardiana* (O. Martynova, 1948), *A. letopalae* (O. Martynova, 1948). Из верхней перми Кузбасса: *A. sarbalensis* (O. Martynova, 1961), *A. mica* (O. Martynova, 1961) и *A. breviscula* (O. Martynova, 1961). Из верхней перми Кировской области *A. obsoleta* (Novokshonov, 1995). Из верхней перми Австралии *A. elongata* (Riek, 1953) и *A. adscita* (Riek, 1953). Из верхней перми Африки *A. similis* (Riek, 1973).

**С р а в н е н и е.** От большинства родов отличается характером ветвления RS + MA. От рода *Stigmarista* отличается широким костальным полем, не прямым дистальным участком SC.

**З а м е ч а н и я.** По-видимому, нет оснований считать *Agetochorista* Mart. отдельным родом. Единственным отличием его от *Agetopanorpa* Carp. можно считать характер рисунка, состоящего у последнего из мелких округлых пятен. Но это не может считаться родовым признаком, особенно учитывая разнообразный рисунок у агетопанорпид из Чекарды. Отсутствие у *A. maculata* Carp. основания CuA кажущееся. Дело в том, что у ряда видов оно слабо склеротизовано, а потому на отпечатках может не сохраняться.

Очень сходное с *Agetopanorpa* строение имеют *Neoageta* Riek и *Agetochoristella* Riek из Австралии. Их жилкование настолько похоже на типичное для рода, что вопрос о выделении вероятно не возник бы, будь они найдены на территории Северной Америки или Евразии. Оба



рода уже были синонимизированы с *Agetochorista* (Мартынова, 1962). Позднее был описан вид *Agetochoristella similis* (Riek, 1973); его тоже предлагается рассматривать в составе *Agetopanorpa*.

При описании *A. umbrata* (Mart.) были допущены неточности, позднее исправленные (Мартынова, 1948а). И этот вид, и *A. splendida* (Mart.), описанные по очень плохим отпечаткам, очевидно являются синонимами *A. ornata* (Mart.). Их выделение было возможным до того, как стала известна индивидуальная изменчивость агетопанорп по размерам и форме развилков.

Голотип *A. tillyardiana* O. Mart. находится в музее ВСЕГЕИ (Санкт-Петербург) и не был изучен автором. Судя по рисунку в работе О. Мартыновой (1948а), речь может идти о представителе рода *Parageta Novoksh*. Конечно не исключено, что развилки на ветвях RS могут быть случайными, тем более, что для агетопанорп известны вариации по числу ветвей RS и, возможно, даже MA (Мартынова, 1948а). Не исключено, поэтому, что часть отпечатков *Agetopanorpa* ошибочно рассматривается в составе *Petromantis*, и наоборот. Однако такие случаи должны быть редки. Во-первых, подобной асимметрии не обнаружено на большом материале из Чекарды, где насекомые захороняются практически всегда целиком, а во-вторых, ошибочно указание О. Мартыновой (1948а: с. 22), что эта асимметрия замечена ею сразу на двух экземплярах. На самом деле это отпечаток и противотпечаток.

Возможно, что *Ag. sarbalensis* (O. Mart.) на самом деле представитель рода *Asiachorista*, на что указывает короткая базальная ветвь SC и равная длина развилков RS и MA.

Сохранность голотипа *A. mica* (O. Martynova, 1961) плохая, поэтому нет никаких оснований считать, что у этого вида всего одна ветвь SC.

### Р о д *Oochorista* Martynov, 1933

*Oochorista*: Мартынов, 1933; с. 32.

Типовой вид — *O. gunderseni* Martynov, 1933; верхняя пермь; Архангельская область.

Д и а г н о з. Переднее крыло овальное, довольно широкое. SC с двумя одинаково наклоненными ветвями. RS с тремя окончаниями (RS<sub>2</sub> с развилком). MA с тремя окончаниями (MA<sub>2</sub> с развилком). MP с шестью окончаниями. Окраска довольно густая, состоит из вертикальных полос размытых очертаний. Длина передних крыльев около 12 мм.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид (рис. 17, а).

С р а в н е н и е. От других родов отличается характером ветвления RS + MA.

З а м е ч а н и я. Голотип *O. gunderseni* в коллекции Палеонтологического института не обнаружен.

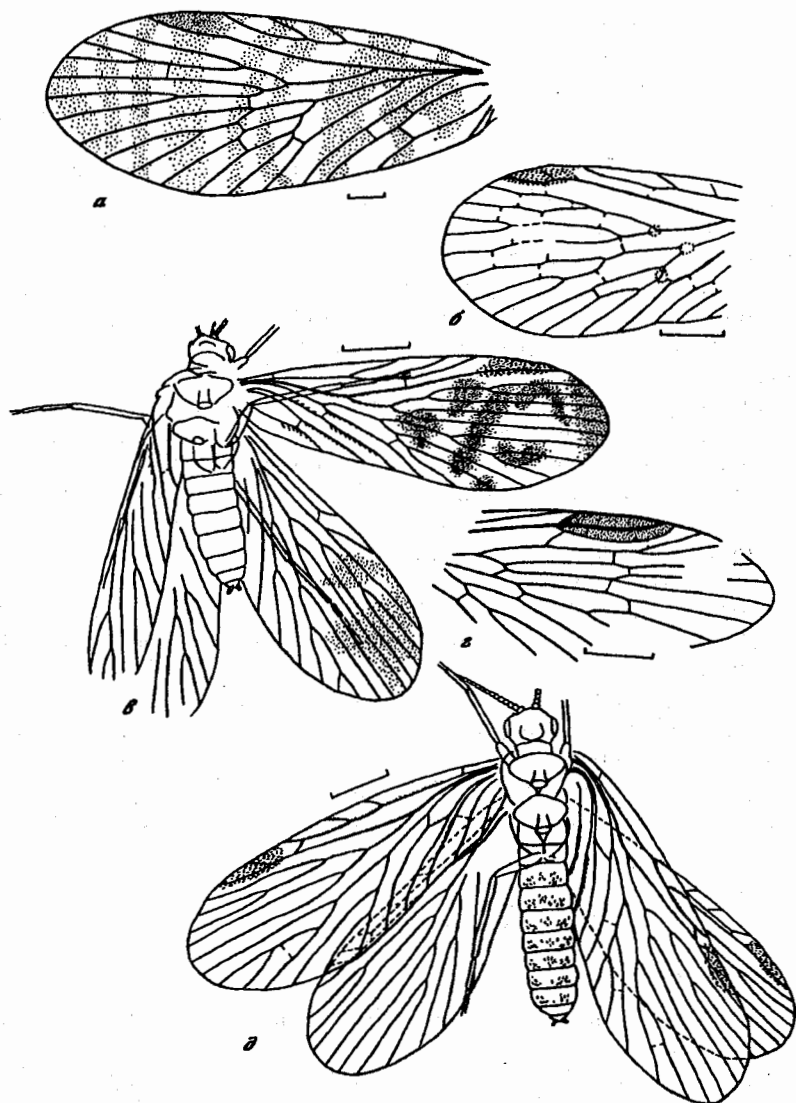


Рис. 17. Представители семейства Pterochoristidae (Agetoropgrinae)

*a* – *Oochorista gunderseni* Mart. из верхней перми Архангельской обл.; *б* – *Ovomezena lata* Novoksh. из верхней перми Кузбасса; *в* – *Phipoides ornatus* Novoksh. из нижней перми Среднего Урала; *г* – *Stigmarista cartiosa* O. Mart. из верхней перми Кузбасса; *д* – *Protoranopgra media* (Novoksh.) из нижней перми Среднего Урала (*a* – из Мартынова, 1933; *б* – из Новокшонова, 1995а; *в*, *д* – из Novokshonov, 1993с; *г* – ориг.)

## Р о д *Ovomezema* Novokshonov, 1995

*Ovomezema*: Новокшонов, 1995а; с. 66.

**Типовой вид** – *O. lata* Novokshonov, 1995; верхняя пермь; Кузнецкий бассейн.

**Диагноз.** Переднее крыло широкое, с округлой вершиной. SC имеет не менее двух умеренно длинных передних ветвей. RS с двумя окончаниями, MA с тремя окончаниями (развилка на MA<sub>1</sub>). MP с шестью окончаниями. Длина переднего крыла около 6,0 мм.

**Видовой состав.** Типовой вид (рис. 17, б).

**Сравнение.** От большинства родов отличается характером ветвления RS + MA. От рода *Mezema* отличается широкими крыльями, двуветвистой SC.

**Замечания.** К этому роду может принадлежать экз. № 4305/422 (плохой сохранности) из верхней перми Монголии (Бор-Тологой).

## Р о д *Phipoides* Riek, 1953

*Phipoides*: Riek, 1953; с. 66.

**Типовой вид** – *Ph. elegans* Riek, 1953; верхняя пермь; Австралия.

**Диагноз.** Крыло овальное, слегка вытянутое. SC с двумя одинаково наклоненными ветвями. Жилка sc-g вертикальная, короткая. RS с тремя окончаниями (RS<sub>1</sub> с длинным развилком). MA с двумя окончаниями, MP с шестью окончаниями. Основание M<sub>5</sub> четче основания CuA, иногда редуцировано. Окраска иногда сохраняется. Длина передних крыльев 4,5–8 мм.

**Видовой состав.** Кроме типового вида, *Ph. ornatus* Novokshonov, 1993 (рис. 17, в) и *Ph. pusillus* Novokshonov, 1993 из нижней перми Среднего Урала.

**Сравнение.** От большинства родов отличается характером ветвления RS + MA. От рода *Seniorita* отличается более широкими крыльями, двуветвистой SC.

**Замечания.** Род *Phipoides* был объединен с родом *Parachorista* Till. (Мартынова, 1962). Это не представляется правильным, поскольку *Parachorista*, помимо развитого гребенчатого RS (обычно более богатого, чем у *Phipoides*), обладает еще одной важной апоморфией – потерей или значительным укорочением базальной ветви SC.

## Р о д *Stigmarista* O. Martynova, 1958

*Stigmarista*: Мартынова, 1958; с. 87.

**Типовой вид** – *S. captiosa* O. Martynova, 1958; верхняя пермь; Кузнецкий бассейн.

**Диагноз.** Переднее крыло довольно узкое, с приостренной вершиной. Свободный дистальный участок SC совершенно прямой, проходит под очень острым углом к С, сливается с ней на уровне начала птеростигмы. Поперечная жилка pt-rs сильно изогнута, расположена

на уровне окончания SC. RS с двумя окончаниями, развилки на RS короткий. MA с тремя окончаниями ( $MA_2$  с развилком). MP с шестью окончаниями. Длина переднего крыла около 7 мм.

**Видовой состав.** Типовой вид (рис. 17, г).

**Сравнение.** От большинства родов отличается характером ветвления RS + MA. Сравнение с родом *Agetoranorpa* смотри выше.

### **Род *Protopanorpa* Tillyard, 1926**

*Protopanorpa*: Tillyard, 1926; с. 151.

*Protopanorpoidea*: Мартынова, 1962; с. 262 (syn. nov.).

**Типовой вид** – *P. permiana* Tillyard, 1926; нижняя пермь; Северная Америка.

**Диагноз.** Переднее крыло овальное, более или менее вытянутое. SC с двумя наклонными ветвями. R дистальнее окончания SC образует один–два ответвления. RS с тремя окончаниями ( $RS_2$  с развилком). MA с двумя окончаниями. MP с шестью. Основания  $CuA$  и  $M_5$  сравнительно длинные, четкие. Длина переднего крыла 4,5–6,5 мм.

**Видовой состав.** Кроме типового вида, из верхней перми Архангельской области *P. elongata* Mart., из нижней перми Урала *P. media* (Novokshonov, 1993) (рис. 17, д) и *P. minuta* (Novokshonov, 1993). Кроме того, в коллекции Палеонтологического института имеется один отпечаток заднего крыла из Воркутинского бассейна.

**Сравнение.** От большинства родов отличается характером ветвления RS + MA.

**Замечания.** Развилки на  $MP_3$  у голотипа *P. permiana* Till. скорее всего является индивидуальным отклонением, так же, как асимметричный развилки в левом переднем крыле голотипа *P. media* Novoksh.

### **Род *Gigantoaeta* Novokshonov, 1993**

*Gigantoaeta*: Novokshonov, 1993; с. 71.

**Типовой вид** – *G. perforata* Novokshonov, 1993; верхняя пермь; Архангельская обл.

**Диагноз.** Переднее крыло продолговато-овальное. Базальная ветвь SC отходит проксимальнее начала RS + MA. Ветвей SC две, они вытянуты вдоль края крыла, их длина в четыре–пять раз превышает ширину костального поля. Ветвей RS – четыре, MA – четыре,  $MP_{1+2}$  три–четыре,  $MP_{3+4}$  – пять. RS + MA и MP ветвятся на одном уровне. Длина переднего крыла около 20 мм.

**Видовой состав.** Типовой вид (рис. 18, а).

**Сравнение.** От всех родов прекрасно отличается крупными размерами, пятиветвистой гребенчатой  $MP_{3+4}$ .

**Замечания.** Гребенчатая, а не дихотомирующая MP свидетельствует о вторичной полимеризации, связанной, очевидно, с укрупнением крыльев.

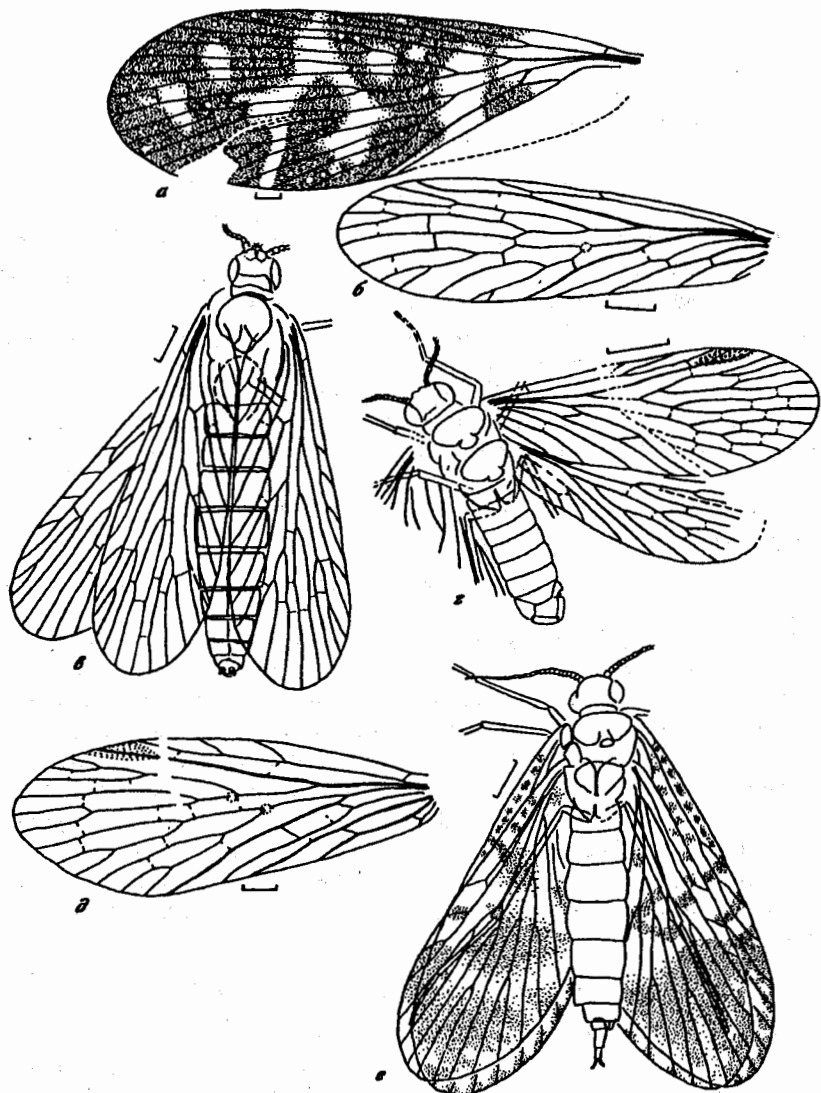


Рис. 18. Представители семейства Мегачористиды (Агетораноприны)

*a* – *Gigantoageta perforata* Novoksh. из нижней перми Среднего Урала; *б* – *Mezena alba* Novoksh. из верхней перми Архангельской обл.; *в* – *Seniorita gratiosa* Novoksh. из нижней перми Среднего Урала; *г* – *Tshekardoranopra tagasa* Novoksh. из нижней перми Среднего Урала; *д* – *Parageta parachoristoides* Novoksh. из верхней перми Кузбасса; *е* – *Agetoranopra punctata* (Novoksh.) из нижней перми Среднего Урала (*a, в, г, е* – из Novokshonov, 1993с (*в* – с изменением); *б, д* – из Новокшнова, 1995а)

## Р о д *Mezena* Novokshonov, 1995

*Mezena*; Новокшонов, 1995а; с. 64.

**Типовой вид** – *M. alba* Novokshonov, 1995; верхняя пермь; Архангельская обл.

**Д и а г н о з.** Передний край переднего крыла выпуклый; крыло узкое: длина превышает ширину более, чем в 3,5 раза. SC с одной короткой передней ветвью. RS с двумя окончаниями: развилок на RS почти вдвое короче ствола. MA с тремя окончаниями (развилок на MA<sub>1</sub>). MP с шестью окончаниями, причем развилок на MP<sub>4</sub> очень маленький. M<sub>5</sub> не образует уступа в точке слияния с CuA, ее основание мощнее основания CuA. CuA мощная, по толщине не уступает R. Длина переднего крыла около 9 мм.

**В и д о в о й с о с т а в.** Типовой вид (рис. 18, б).

**С р а в н е н и е.** От большинства родов отличается характером ветвления RS + MA. Сравнение к роду *Ovomezena* см. выше.

## Р о д *Seniorita* Novokshonov, 1993

*Seniorita*; Novokshonov, 1993 с.; с. 75.

**Типовой вид** – *S. gratiosa* Novokshonov, 1993; нижняя пермь; Средний Урал.

**Д и а г н о з.** Передний край переднего крыла почти прямой, само крыло узкое. Ветвей SC три, их длина лишь немного превышает ширину костального поля. Базальная ветвь SC отходит чуть дистальнее начала RS + MA. R дистальнее окончания SC дает одну переднюю ветвь. RS с тремя окончаниями, гребенчатый; MA с двумя; MP с шестью. В заднем крыле R дистальнее окончания SC дает три ветви. Основание CuA короткое, едва длиннее основания M<sub>5</sub>. Длина передних крыльев около 10 мм.

**В и д о в о й с о с т а в.** Типовой вид (табл. IV, фиг. 1; рис. 18, в).

**С р а в н е н и е.** От всех родов отличается узкими крыльями и трехветвистой SC.

## Р о д *Tshekardopanorpa* Novokshonov, 1993

*Tshekardopanorpa*; Novokshonov, 1993 с.; с. 89.

**Типовой вид** – *T. magasa* Novokshonov, 1993; нижняя пермь; Средний Урал.

**Д и а г н о з.** Переднее крыло овальное; ветвей SC две; дистальная ветвь явственно наклонена, ее длина в два–три раза превышает ширину костального поля. R дистальнее окончания SC дает одну переднюю ветвь. RS дихотомирующий, с четырьмя окончаниями. MA с двумя окончаниями; MP с шестью. Продольные жилки с явственными изломами в местах прикрепления поперечных жилок. Основание CuA крепкое, длиннее M<sub>5</sub>. Длина передних крыльев около 6 мм.

**В и д о в о й с о с т а в.** Типовой вид (рис. 18, г).

**С р а в н е н и е.** От других родов отличается характером ветвления RS + MA.

## Р о д *Parageta* Novokshonov, 1995

*Parageta*: Новокшонов, 1995а; с. 67.

**Типовой вид** – *P. parachoristoides* Novokshonov, 1995; верхняя пермь; Кузнецкий бассейн.

**Д и а г н о з.** Передний край переднего крыла выпуклый. Торнус хорошо заметный. Крыло сильно расширяющееся дистальнее середины, основание крыла довольно узкое. Костальное поле широкое, SC с двумя умеренно наклоненными передними ветвями. RS гребенчатый, с тремя окончаниями. MA с тремя окончаниями (развилка на MA<sub>2</sub>). MP с шестью окончаниями. Основание M<sub>5</sub> толще основания CuA. Длина передних крыльев более 10 мм.

**В и д о в о й с о с т а в.** Кроме типового вида (рис. 18, д), еще два: *P. mongolica* Novokshonov, 1995 из верхней перми Монголии и *P. kitjakensis* Novokshonov, 1995 из верхней перми Кировской обл.

**С р а в н е н и е.** От других родов отличается характером ветвления RS + MA.

**З а м е ч а н и я.** К этому роду могут принадлежать некоторые отпечатки из местонахождения Сояна (более подробно см. в замечаниях к роду *Agetopanorpa*).

### ПОДСЕМЕЙСТВО PERMOCHORISTINAE TILLYARD, 1917

**Типовой род** – *Pemnochorista* Tillyard, 1917; верхняя пермь; Австралия.

**Д и а г н о з.** Передние крылья узкие или широкие; ветвей SC одна – две (три только у *Archeperotromantis*). Костальное поле часто узкое. Ветвей RS две, MA две, MP четыре – шесть. Свободное основание M<sub>5</sub> в большинстве случаев сохраняется, но иногда редуцировано.

**С о с т а в.** Восемнадцать нижеследующих родов из перми Евразии, Африки, Северной и Южной Америки, Австралии.

**С р а в н е н и е.** От *Sylvopanorpinae* и *Agetopanorpinae* отличается обедненным жилкованием, от *Pseudopannochoristinae* ветвящейся RS.

## Р о д *Petromantis* Handlirsch, 1904

*Petromantis*: Handlirsch, 1904; с. 5.

*Idelopanorpa*: М. Залесский, 1929; с. 18.

*Martynoviella*: Handlirsch, 1937; с. 109.

**Типовой вид** – *P. rossica* Handlirsch, 1904; верхняя пермь; Тартарстан.

**Д и а г н о з.** Переднее крыло со слабо выпуклым передним краем, овальное, широкое или слабо вытянутое. Костальное поле сравнительно широкое. SC с двумя одинаково сильно наклоненными ветвями (рис. 19, а). Положение ветвей SC относительно начала RS + MA варьирует, однако свободный дистальный участок SC всегда длиннее расстояния между ветвями SC. RS с двумя окончаниями, MA тоже с двумя окончаниями. Развилки на RS и MA длинные, обычно примерно

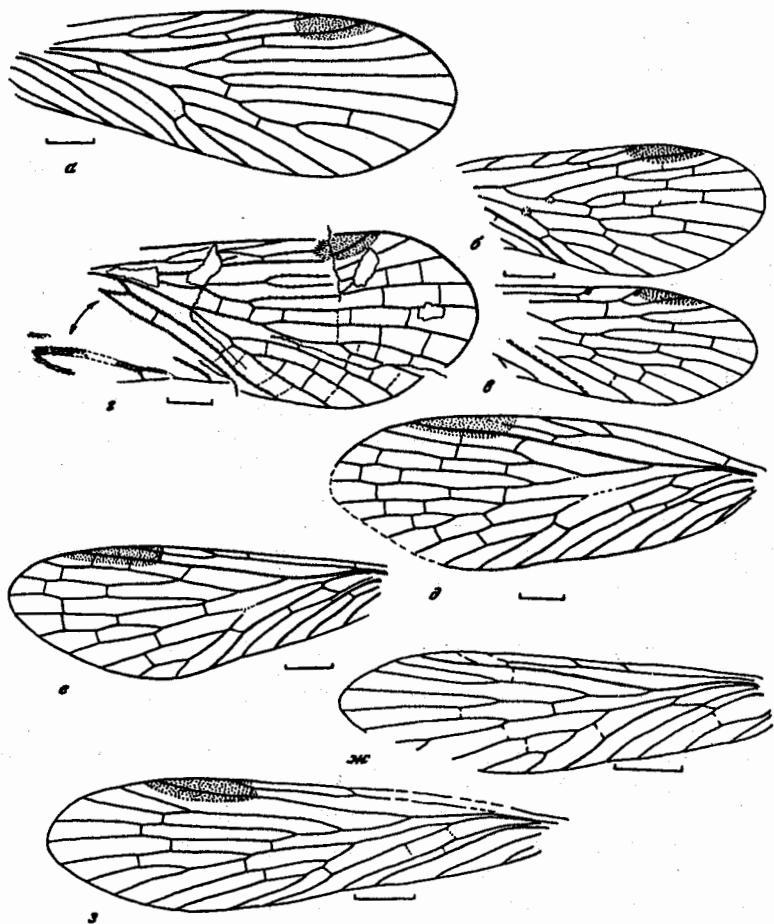


Рис. 19. Крылья скорпионниц семейства Permochoristidae (Permochoristinae)

*a* – *Petromantis sarbalensis* O. Mart. из верхней перми Кузбасса; *б* – *в* – *Archepetromantis martynovi* Novoksh. из верхней перми Восточного Казахстана; *г* – *Echinopetromantis unicolor* (O. Mart.) из верхней перми Кузбасса; *д* – *Asiachorista neuburgae* O. Mart. из верхней перми Кузбасса; *е* – *Calliethera khalfini* O. Mart. из верхней перми Кузбасса; *ж* – *Tjulkinella silantjevi* Novoksh. из верхней перми Северного Урала; *з* – *Angustichorista novožilovi* (O. Mart.) из верхней перми Кузбасса (*a* – из Мартыновой, 1961; *б* – *в*, *ж* – *з* – из Новокшонова, 1995а; остальные ориг.)

одинаковой длины, реже развилок RS короче развилка MA. Иногда развилки RS и MA укорочены, но всегда длиннее своих стволы. MP с шестью окончаниями. Основание CuA четкое, обычно длиннее основания M<sub>5</sub>. Окраска нередко имеется. В заднем крыле MP пятиветвистая. Длина передних крыльев 4,5–13,5 мм.

Видовой состав. Кроме типового *P. rossica* Handl. (= *P. borealis* Martynov, 1928 = *P. similis* Martynov, 1928 = *P. kamensis* Martynov, 1928 = *P. major* Martynov, 1931), из того же местонахождения



*P. martynovi* Willmann, 1978 (= *Permochorista rossica* Martynov, 1931) и *P. elegans* (M. Zalesky, 1929) (= *Idelopanorpa elegans* M. Zalesky, 1929). Из нижней перми Среднего Урала один вид *P. sylvaensis* (Martynov, 1940) (= *Permochorista sylvaensis* Martynov, 1940). Из верхней перми Архангельской области *P. robusta* Martynov, 1933 (= *P. variolosa* O. Martynova, 1948); *P. rossica* Handl. (= *P. punctata* Martynov, 1933 = *P. angustipennis* O. Martynova, 1948); *P. maculipennis* (Martynov, 1933) (= *P. nigromaculata* Martynov, 1933 = *P. venosa* Martynov, 1933); *P. dubia* (= *Petrochorista dubia* Martynov, 1933). Из верхней перми Южного Урала (Каргала) два вида: *P. stigma* O. Martynova, 1942 и *P. mirabilis* (= *Permochorista mirabilis* O. Martynova, 1942). Из верхней перми Кузбасса 9 (10?) видов, описанных О. Мартыновой (1961): *P. karpenkoeae* (= *P. pana* O. Martynova, 1961), *P. oreshnikovae*, *P. kaltanica*, *P. prona* (= *Petrochorista prona* O. Martynova, 1961), *P. grandis*, *P. sarbalensis*, *P. latimargo* (= *P. opinabilis* O. Martynova, 1961), *P. grandiloqua*, *P. sibirica*. Из перми Южной Америки два вида: *P. riekii* Pinto, 1972 и *P. evansi* Pinto, 1972. Кроме этого, два неописанных вида имеются из местонахождения Китяк (Кировская обл.), причем один из них, возможно, *P. rossica*. Один обломок крыла известен из верхней перми Воркутинского бассейна, и еще один, менее надежно, из местонахождения Бор-Тологой в Монголии.

**С р а в н е н и е.** От большинства родов с четырехветвистой RS + MA и шестиветвистой MP отличается двумя сильно наклоненными ветвями SC. Сравнение к *Archeperetromantis* gen. nov. см. ниже.

**З а м е ч а н и я.** В 1904 г. А. Гандлирш описал из местонахождения Тихие Горы (Татарстан) род *Petromantis* и поместил его в отряд богомолы (Handlirsch, 1904). Позднее А.В. Мартынов (1928) описал из того же местонахождения еще ряд видов, включенных им в этот род, а перед этим (1927 а) указал, что *Petromantis* должен рассматриваться в отряде скорпионниц. Гандлирш (1937) согласился с Мартыновым, что *Petromantis* относится к *Mesoptera*, но отметил, что у описанного им рода MP семиветвистая (MP<sub>3</sub> несет дополнительный развилок), а потому выделил описанные позднее виды, все имеющие шестиветвистую MP, в отдельный род *Martynoviella*. По этому поводу О.М. Мартынова (1948а) считает, что в рисунке (Handlirsch, 1908; Табл. 34, рис. 39) допущена ошибка, развилка на MP<sub>3</sub> является артефактом. Р. Вильман (1978) возражает, говоря, что развилка на MP<sub>3</sub> может существовать, но принимая во внимание индивидуальную изменчивость, отмечавшуюся у австралийских пермохористид (Riek, 1953), предлагает не придавать этому признаку серьезного значения.

В 1929 г. из того же, что и *Petromantis rossica*, местонахождения, М.Д. Залесский описал новый род *Idelopanorpa* (М. Залесский, 1929) на том основании, что CuA у него якобы ветвится. Уже в 1931 г. А.В. Мартынов указал, что в данном случае допущена ошибка — MP<sub>4</sub> была принята за переднюю ветвь CuA, и предположил, что речь идет об уже известном виде *Petromantis kamensis* Mart. Однако и после этого род *Idelopanorpa* долгое время сохранялся, пока Вильман (Willmann, 1978) не синонимизировал его с *Petromantis*, оставив в качестве само-

стоятельного вида, что и принимается в данной работе. Его синонимизация невозможна без изучения голотипа.

Из местонахождения Тихие Горы, помимо *Petromantis rossica* и *Ideloranopra elegans*, Мартыновым (1928, 1931) были описаны еще четыре вида *Petromantis*: *P. borealis*, *P. similis*, *P. kamensis* и *P. major*. Различия между ними настолько ничтожны, что в настоящей работе они рассматриваются как один вид *P. rossica* Handl. Надо заметить, что *P. similis* уже был сведен к *P. borealis* (Мартынова, 1948а).

Кроме того, из Тихих Гор была описана *Permochorista rossica* (Мартынов, 1931). Р. Вильман (Willmann, 1978) выразил сомнение, что этот вид относится к *Permochorista*, и со знаком вопроса перенес его в род *Petromantis*. Поскольку эпитет *rossica* уже был использован в названии типового вида рода, он предложил новое название — *P. martynovi*. Действительно, у *P. martynovi* обе ветви SC длинные и наклоненные, так что, несмотря на короткий развилок RS и изогнутость  $RS_1$  (возможно с маленьким развилком на конце), правильнее рассматривать этот вид в составе *Petromantis*.

Целый ряд видов, изначально включенных в *Petromantis*, известен из местонахождения Сояна. Однако более или менее надежно из них удается различить всего два: *P. rossica* и *P. robusta* Martynov, 1933. Вид *P. punctata* Martynov, 1933 уже был сведен к *P. borealis* (Мартынова, 1948 а), а сомнение по поводу самостоятельности *P. angustipennis* O. Martynova, 1948 высказывал Вильман (1978). Что касается *P. variolosa* O. Martynova, 1948, то для него указывались (Мартынова, 1948а) два отличия от *P. robusta*: ствол MA в два раза короче ствола RS; развилок  $MP_2$  сравнительно короткий и равен по длине стволу. В первом случае произошло недоразумение, для обоих видов характерен короткий ствол MA, длина же развилка  $MP_2$  не может рассматриваться в качестве видового признака. К слову сказать, окраска у обоих видов одинаковая и состоит из округлых пятен, густо покрывающих мембрану переднего крыла. В качестве паратипа к *P. variolosa* указан экземпляр № 117/1538. Базальная ветвь SC у этого экземпляра очень короткая, а сама SC делает в этом месте уступообразный излом. Очень возможно поэтому, что речь идет о представителе рода *Asiachorista*, многочисленного в верхней перми Кузбасса. Вообще говоря, граница между *Petromantis* и *Asiachorista*, особенно учитывая уклоняющиеся с той и с другой стороны экземпляры (виды), нечеткая. Тем не менее, сохраняется стойкое впечатление, что речь идет о двух разных группировках скорпионниц, а большинство остатков крыльев легко распределяются по этим родам.

Помимо этого, из местонахождения Сояна известен ряд видов, отличающихся от тихогорских и соянских *Petromantis* более коротким развилком на RS. Все они были включены в род *Permochorista* Till. (Мартынов, 1933): *P. maculipennis*, *P. nigromaculata*, *P. venosa*, *P. stigmata*, *P. dubiosa*. Непонятно, почему они сразу не были включены в род *Petromantis*, особенно при сравнении их с изображением *Petromantis robusta* (Martynov, 1933; рис. 16), у которого развилок на RS тоже короткий. Три первых вида представлены передними крыльями, обе

ветви SC сильно наклонены, и, видимо, следует, согласиться с Вильманом (Willmann, 1978), который перенес их в род *Petromantis*. Нужно добавить, что все три вида скорее всего представляют собой единственный вид, для которого оставляется приоритетное название — *maculipennis*. Наиболее отличается среди них, казалось бы, *P. venosa*, обладающий, как следует из описания, узким и крупным крылом. Однако изучение голотипа показало, что форма крыла на рисунке искажена, на самом деле она почти не отличается от *P. maculipennis*, а в указание размеров вкралась ошибка — длина крыла не 14, а 8,5 мм. *P. stigmata* и *P. dubiosa* известны по задним крыльям, но и они, очевидно, являются *P. maculipennis*.

К *Petromantis* же принадлежит и соянская *Petrochorista dubia* Мартунов, 1933, на возможность чего указывал Вильман (1978). Изучение голотипа показало, что обе ветви SC наклонены сильнее, чем это изображено в первоописании.

В 1942 г. из местонахождения Каргала (Оренбургская обл.) была описана *Permochochista mirabilis* O. Mart. (Мартынова, 1942). Изучение голотипа показало, что на отпечатке заднее крыло наложено на переднее, отчего  $MP_2$  в переднем крыле ошибочно нарисована без развилка. Помимо этого, проксимальная ветвь SC на самом деле находится дистальнее, примерно на середине ствола RS + MA, и наклонена сильнее. По-видимому, и в этом случае речь идет о *Petromantis*.

Из четырех близких географически и стратиграфически местонахождений Кузбасса были описаны 11 видов *Petromantis* (Мартынова, 1961). Из них *P. pana* O. Mart. по-видимому является синоним *P. karpenkoae* O. Mart., а *P. opinabilis* O. Mart. синонимом *P. latimargo* O. Mart., тем более, что указание для последнего большого числа поперечных жилок ошибочно. Видовой статус *P. grandiloqua* и *P. sibirica* вызывает сомнение, но в обоих случаях обломки крыльев недостаточны для более детального анализа.

Не имеет отношения к *Petromantis* кузбасский вид *P. unicolor* O. Martynova, 1961. Мощное опушение (на анальных жилках в несколько рядов!) не известно пока ни для одного рода пермохористид. Ниже этот вид выделен в отдельный род *Echinopetromantis*.

К *Petromantis* относится и *Petrochorista prona* O. Martynova, 1961, особенно учитывая, что дистальная ветвь SC наклонена сильнее, чем это указано в описании.

Разнообразие остатков, объединенных в составе *Petromantis*, заставляет думать, что на самом деле речь идет о нескольких родах, не различимых с уверенностью по крыльям.

### Р о д *Archepetromantis* Novokshonov, 1995

*Archepetromantis*: Новокшонов, 1995а; с. 65.

Т и п о в о й в и д — *A. martynovi* Novokshonov, 1995; верхняя пермь; Восточный Казахстан.

Д и а г н о з. Переднее крыло со слабо выпуклым передним краем,

овальное. Имеется три умеренно длинные передние ветви SC, причем базальная ветвь расположена проксимальнее начала RS + MA. Ветвей RS две, MA две, MP шесть. В заднем крыле SC оканчивается дистальнее развилка RS + MA; MP с пятью окончаниями (сохраняется развилка на MP<sub>2</sub>). Карпентеровых органа два. Длина передних крыльев около 8 мм.

**Видовой состав.** Типовой вид (рис. 19, б, в).

**Сравнение.** От других родов отличается трехветвистой SC.

### **Род *Echinopetromantis* Novokshonov, gen. nov.**

**Название рода** от *echinatus* (лат.) – колючий и рода *Petromantis*.

**Типовой вид** – *Petromantis unicolor* O. Martynova, 1961; верхняя пермь; Кузбасс.

**Диагноз.** Передний край переднего крыла довольно прямой. Обе ветви SC длинные. RS + MA с четырьмя окончаниями, MP с шестью. На продольных жилках имеются основания мощных щетинок, особенно крупные на CuA. Анальные жилки утолщенные (особенно A<sub>2</sub>), с несколькими рядами оснований крупных щетинок. A<sub>2</sub> с развилком. Длина передних крыльев около 10 мм.

**Видовой состав.** Типовой вид (табл. IV, фиг. 2; рис. 19, з).

**Сравнение.** От всех родов четко отличается сильно утолщенными анальными жилками, несущими несколько рядов щетинок.

### **Род *Asiachorista* O. Martynova, 1958**

*Asiachorista*: Martynova, 1958; с. 87.

**Типовой вид** – *A. neuburgae* O. Martynova, 1958; верхняя пермь; Кузбасс.

**Диагноз.** Передний край переднего крыла выпуклый (рис. 19, д). Крыло овальное, обычно слегка вытянутое, вершина округлая. Костальное поле сравнительно широкое. SC с двумя (у аберрантных экземпляр с тремя) четкими ветвями, но дистальная ветвь вытянута, а проксимальная короткая. SC в точке, где отходит проксимальная ветвь, обычно образует хорошо заметный излом. RS с двумя окончаниями, MA тоже с двумя окончаниями. Развилки на RS и MA примерно одинаковой длины. MP обычно с шестью окончаниями, реже с пятью. Окраска иногда сохраняется. Длина передних крыльев около 7–9 мм.

**Видовой состав.** 12 видов из верхней перми Кузбасса, описанные О. Мартыновой (1961), кроме *A. permiana* (O. Martynova, 1961), перенесенного в род *Tychtopsycha*. Кроме того, два вида из Кузбасса (*A. bimembris* и *A. major*), изначально описанные О. Мартыновой (1961) в роде *Calliethaira* O. Mart., а также *A. beckermigdisovae* Pinto, 1972 из перми Южной Америки. Возможно, имеется еще по одному неопisanному виду из верхней перми Восточного Казахстана (Караунгир) и Монголии (Бор-Тологой).

**С р а в н е н и е.** От наиболее близкого рода *Callietheira* отличается широким костальным полем. От *Petromantis* короткой базальной ветвью SC.

**З а м е ч а н и я.** К *Asiachorista* возможно относится один экземпляр из верхней перми Архангельской области (см. замечания по роду *Petromantis*), а также *Agetopanoгра sarbalensis* (см. замечания по роду *Agetopanoгра*).

*Asiachorista permiana* O. Mart. представлен не задним, как указано в описании, а передним крылом, и не принадлежит к этому роду (см. замечания к роду *Tychtopsyche*).

### **Р о д *Callietheira* O. Martynova, 1958**

*Callietheira*: Мартынова, 1958; с. 90.

**Типовой вид** – *C. khalfini* O. Martynova, 1958; верхняя пермь; Кузбасс.

**Д и а г н о з.** Передний край переднего крыла сравнительно прямой. Костальное поле узкое (рис. 19, e). Базальная ветвь SC выглядит как поперечная жилка. Угол между наружным и задним краем крыла четко выражен. МР с пятью ветвями (развилка на четвертом стволе). Основание CuA длиннее основания М<sub>5</sub>. Длина передних крыльев около 7 мм.

**В и д о в о й с о с т а в.** Типовой вид.

**С р а в н е н и е.** От других родов отличается узким костальным полем и прекрасно выраженным торнусом.

**З а м е ч а н и я.** Два других вида этого рода из Кузбасса (Мартынова, 1961) из-за широкого костального поля и более овальной формы крыльев перенесены в род *Asiachorista*.

### **Р о д *Tjulkinella* Novokshonov, 1995**

*Tjulkinella*: Новокшенов, 1995а; с. 68.

**Типовой вид** – *T. silantjevi* Novokshonov, 1995; верхняя пермь; Пермская область.

**Д и а г н о з.** Переднее крыло узкое, его передний край почти прямой; вершина крыла приострена. Имеется две короткие ветви SC. RS с двумя окончаниями, MA тоже с двумя окончаниями. Стволы RS и MA равной длины. МР с шестью окончаниями. Основание CuA длиннее основания М<sub>5</sub>. CuA едва достигает середины длины крыла. Основание крыла не заужено. Длина передних крыльев около 6 мм.

**В и д о в о й с о с т а в.** Типовой вид (рис. 19, ж).

**С р а в н е н и е.** От других родов отличается равномерно узким крылом с приостренной вершиной.

### **Р о д *Angustichorista* Novokshonov, 1995**

*Angustichorista*: Новокшенов, 1995а; с. 71.

**Типовой вид** – *Mesochorista novojilovi* O. Martynova, 1961 из верхней перми Кузбасса.

**Д и а г н о з.** Переднее крыло очень узкое (рис. 19, з), его передний край слабо выпуклый. Костальное поле узкое. Число ветвей SC точно не известно, вероятно одна—две. RS с двумя окончаниями, MA тоже с двумя окончаниями. Развилка RS вдвое короче развилка MA. MP с шестью окончаниями. Длина переднего крыла 5,5–8,5 мм.

**В и д о в о й с о с т а в.** Кроме типового вида, из верхней перми Кузбасса *A. tychtensis* (O. Martynova, 1961) и *A. sokolovensis* (O. Martynova, 1961).

**С р а в н е н и е.** От других родов отличается экстремально узкими крыльями.

### Р о д *Mesochorista* Tillyard, 1916

*Mesochorista*: Tillyard, 1916; с. 29.

?*Permochorista*: Tillyard, 1917; с. 732.

?*Caenoptilon*: G. Zalessky, 1933; с. 141.

*Eoses*: Tindale, 1945; с. 39.

**Т и п о в о й в и д** – *Mesochorista proavita* Tillyard, 1916; триас; Австралия.

**Д и а г н о з.** Передний край переднего крыла обычно заметно выпуклый. Костальное поле сравнительно узкое. SC с одной – двумя коротким ветвями, без явственного излома в точке отхождения проксимальной ветви. Эта ветвь SC расположена дистальнее начала SC + MA. Развилка RS примерно вдвое короче развилка MA. MP с шестью окончаниями (редко с пятью). Основание  $M_5$  обычно короче основания  $CuA$ , нередко редуцировано, иногда (у двух видов)  $CuA$  на некотором отрезке сливается с MP. Длина передних крыльев 4–10 мм.

**В и д о в о й с о с т а в.** Кроме типового вида *M. proavita* (= *Eoses triassica* Tindale, 1945), из верхней перми Кузбасса: *M. vasjuchitshevi* O. Martynova, 1961; *M. javorskyi* O. Martynova, 1961; *M. wolbromae* O. Martynova, 1961; *M. fedotovi* O. Martynova, 1961; *M. obsoleta* O. Martynova, 1961 (= *M. inexpectata* O. Martynova, 1961); *M. blanda* O. Martynova, 1961; *M. strictoptera* O. Martynova, 1961; *M. stigmophylla* O. Martynova, 1961 (= *M. perlonga* O. Martynova, 1961); *M. bucera* O. Martynova, 1961; *M. veteratoria* O. Martynova, 1961; *M. rohdendorfi* O. Martynova, 1961; *M. intercalaris* O. Martynova, 1961. Из верхней перми Архангельской области один вид – *M. pana* O. Martynova, 1948. Из верхней перми Австралии, возможно, *M. australica* (Tillyard, 1917) и *M. rhipa* Riek, 1953. Из верхней перми Восточного Казахстана (Караунгир) три неописанных вида (один из них очень близок с *M. fedotovi* O. Mart.). Из перми Африки *M. aff. australica* (Riek, 1976). Возможно к этому роду принадлежит ряд неописанных отпечатков из триасовых местонахождений Джаялоучо (Средняя Азия) и Кендерлык (Восточный Казахстан).

**С р а в н е н и е.** От близкого рода *Petromantis* отличается более короткими ветвями SC; от другого близкого рода *Asiachorista* разной длиной развилков RS и MA.

**З а м е ч а н и я.** Род *Mesochorista* был описан Р. Тильярдом из триасовых отложений Австралии (Tillyard, 1916). Немногим позднее из перми Австралии им был описан род *Permochorista* (Tillyard, 1917). Далее род *Permochorista* (рис. 20, а, б) был синонимизирован с *Mesochorista* (Riek, 1953), что и было принято в последующих публикациях (Мартынова, 1962; Riek, 1976; Willmann, 1978; Carpenter, 1992). Изучение оригинальных фотографий отпечатков *Permochorista* типовой серии (пермь Австралии) из картотеки ПИН РАН показали, что такая синонимизация недостаточно обоснована. На всех отпечатках дистальная ветвь SC сильно наклонена, а проксимальная либо сильно десклеротизована, либо исчезла вовсе. От рода *Asiachorista* O. Mart. эти скорпионницы отличаются десклеротизацией проксимальной ветви SC и явственно различающейся длиной развилков RS и MA. От триасовых австралийских *Mesochorista* они отличаются более вытянутыми крыльями, значительным наклоном дистальной ветви SC и десклеротизацией проксимальной ветви SC. Похоже, что в род *Mesochorista* объединены достаточно разнородные насекомые, особенно учитывая разнообразие остатков из перми Кузбасса, которых невозможно разделить, имея в распоряжении только крылья.

При описании *M. bucera* O. Mart. и *M. vasjuchitshevi* O. Mart. из Кузбасса (Мартынова, 1961) были допущены некоторые неточности. У первого вида не отмечена короткая проксимальная ветвь SC, расположенная на уровне начала RS + MA; у второго вида проксимальная ветвь SC, наоборот, отсутствует, так что *M. vasjuchitshevi* (учитывая и остальные признаки) наиболее близок к *M. australica*.

На голотипах *M. blanda* O. Mart. и *M. inexpectata* O. Mart. (младший синоним к *M. obsoleta* O. Mart.) также обнаружена вторая, проксимальная ветвь SC.

*M. intercalaris* O. Mart. имеет нормальную, шестиветвистую MP, а не четырехветвистую, как это указано О.М. Мартыновой (1961).

Ряд видов из перми Кузбасса, описанных О.М. Мартыновой (1961) и включенных ею в *Mesochorista*, не поддаются диагностированию: *M. prospera*, *M. pinnigera*, *M. tomiensis*, *M. ignota*, *M. inverrucosa* и *M. pudica*. Голотипы всех этих видов представлены обломками, их видовой статус сомнителен, в списке видов к роду они не указываются.

Включение австралийской *M. phipa* Riek, 1953 в этот род вызывает сомнение. Единственная ветвь SC сдвинута проксимально, как у рода *Kazachorapanogra*. Статус этого вида не ясен.

Совершенно необоснованно включение в состав *Mesochorista* трех видов из верхнепермского местонахождения Каргала: *M. minuta* (G. Zalessky, 1933), *M. kargalensis* O. Martynova, 1942 и *M. ingloria* O. Martynova, 1942 (Мартынова, 1942). Сохранность отпечатков не позволяет с уверенностью отнести их к какому либо роду. Каргалинская *Permochorista mirabilis* O. Martynova, 1942 относится к роду *Petromantis*.

Нижнепермский вид *Permochorista sylvagensis* Martynov, 1940 перенесен в род *Petromantis*.

## Р о д *Kazachopanora* Novokshonov, 1995

*Kazachopanora*: Новокшонов, 1995а, с. 71.

Типовой вид – *K. terminata* Novokshonov, 1995; верхняя пермь; Восточный Казахстан.

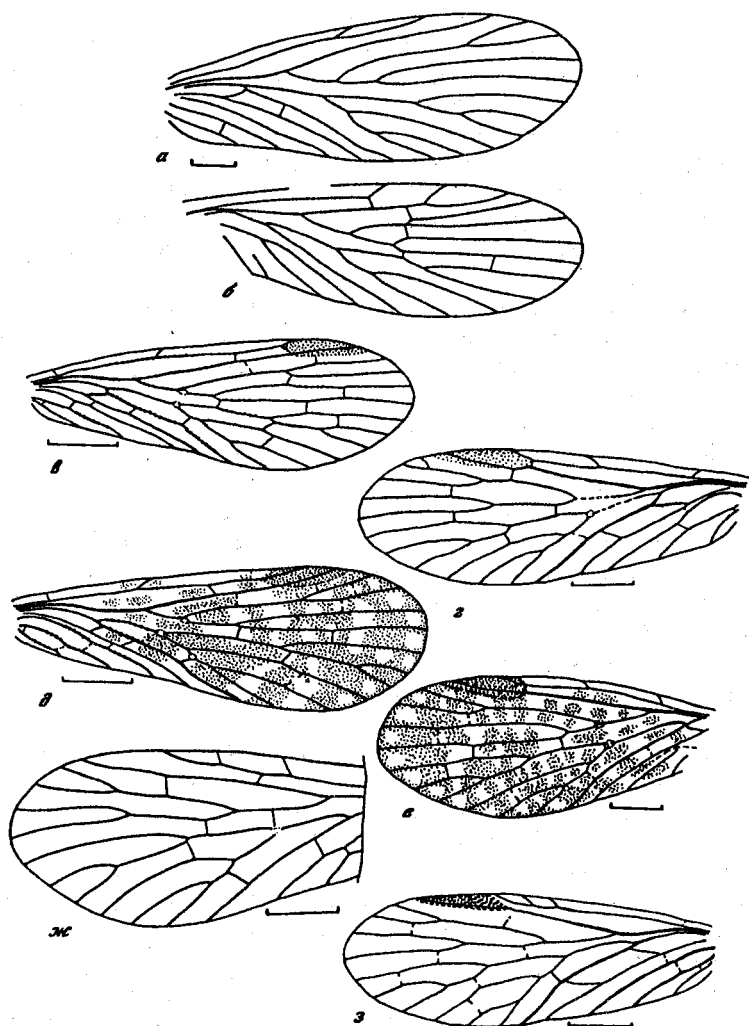


Рис. 20. Крылья скорпионниц семейства Pernochoeristidae (Pernochoeristinae)

а – б – *Mesochorista australica* Till. из верхней перми Австралии; в – *Kazachopanora terminata* Novoksh. из верхней перми Восточного Казахстана; г – *Petrochoerista elegantula* Mart. из верхней перми Татарстана; д – *Pernicesa tatarica* Novoksh. из верхней перми Восточного Казахстана; е – *Tatarakara maculata* Novoksh. из верхней перми Восточного Казахстана; ж – *Neopretromantis australis* Riek из верхней перми Австралии; з – *Malmuzha incompta* Novoksh. из верхней перми Кировской обл. (а – б, ж – из Willmann, 1989а; остальные из Новокшонова, 1995а)



**Д и а г н о з.** Переднее крыло вытянутое, его передний край слабо выпуклый; вершина округлая, но не тупо закругленная; дистальное середины своей длины крыло заметнее расширяется, хотя торнус выражен слабо. SC с одной короткой передней ветвью, расположенной между началом RS + MA и его развилком, реже на уровне начала RS + MA. Поперечная sc-г вертикальная, расположена немного дистальнее развилка MA. RS с двумя окончаниями, MA тоже с двумя окончаниями; развилка RS много короче развилка MA. MP с шестью окончаниями. Основание  $M_3$  сохраняется, хотя возможно, что у ряда видов редуцировано (см. замечания). Длина переднего крыла: 5,5–9,5 (?) мм.

**В и д о в о й с о с т а в.** Кроме типового вида (рис. 20, в) еще три: *K. oblonga* (O. Martynova, 1961) из верхней перми Кузбасса и, возможно, *K. jucunda* (Tillyard, 1926) и *K. dubia* (Riek, 1953) из верхней перми Австралии.

**С р а в н е н и е.** От большинства других родов отличается единственной передней ветвью SC. От родов с одной передней ветвью SC отличается формой крыла или более богатым ветвлением MP.

### **Р о д *Petrochorista* Martynov, 1931**

*Petrochorista*: Мартынов, 1931; с. 182.

*Petrochoristella*: Willmann, 1989a; с. 51 (syn. nov.).

**Т и п о в о й в и д** – *P. elegantula* Martynov, 1931; верхняя пермь; Татарстан.

**Д и а г н о з.** Передний край переднего крыла сравнительно прямой, крыло овальное. Основание крыла широкое. SC с одной слабо наклоненной передней ветвью. RS с двумя (у aberrantных экземпляров с тремя) окончаниями, MA тоже с двумя окончаниями. Стволы RS и MA одинаково длинные: RS и MA ветвятся примерно на одном уровне. MP с шестью окончаниями, реже с пятью. Свободное основание  $M_3$  короче свободного основания  $CuA$ , либо редуцировано вовсе. Длина переднего крыла 3,6–6,5 мм.

**В и д о в о й с о с т а в.** Кроме типового вида (рис. 20, г) еще три: *P. parvula* Martynov, 1931 и *P. minuta* Martynov, 1931 из верхней перми Татарстана, а также возможно *P. recta* O. Martynova, 1961 из верхней перми Кузбасса.

**С р а в н е н и е.** От других родов отличается единственной ветвью SC и широким основанием крыла.

### **Р о д *Permesa* Novokshonov, 1995**

*Permesa*: Новокшонов, 1955a; с. 70.

**Т и п о в о й в и д** – *P. tatarica* Novokshonov, 1995 из верхней перми Восточного Казахстана.

**Д и а г н о з.** Основание переднего крыла довольно узкое, крыло равномерно расширяющееся по направлению к вершине; вершина тупо закругленная. Костальное поле узкое. SC с одной слабо наклоненной

передней ветвью, расположенной примерно на середине длины SC, на уровне начала RS + MA. Поперечная sc-г наклоненная, расположена проксимальнее развилка MA. RS с двумя окончаниями, MA тоже с двумя окончаниями. Развилка RS много короче развилка MA. MP с шестью окончаниями. Основание  $M_5$  сохраняется. Окраска довольно густая. Длина переднего крыла около 6 мм.

**Видовой состав.** Типовой вид (рис. 20, д).

**Сравнение.** От большинства родов отличается языковидной формой крыла (как в отряде Jurinida); кроме того, от ряда родов отличается единственной передней ветвью SC, причем расположенной базально.

### **Род Tatarakara Novokshonov, 1995**

Tatarakara: Новокшононов, 1955а; с. 68.

**Типовой вид** – *T. maculata* Novokshonov, 1995; верхняя пермь; Восточный Казахстан.

**Диагноз.** Передние крылья овальные, с выпуклым или довольно прямым передним краем. Костальное и субкостальное поля узкие. Имеется две короткие передние ветви SC, из которых первая расположена проксимальнее начала RS + MA. RS с двумя окончаниями, MA тоже с двумя окончаниями; развилка RS вдвое короче развилка MA. RS с двумя, MA тоже с двумя окончаниями, MP с шестью окончаниями. CuA сливается с  $M_5$  в точке отхождения последней от ствола MP, т.е. основание  $M_5$  редуцировано. Длина переднего крыла около 7 мм.

**Видовой состав.** Типовой вид (рис. 20, е).

**Сравнение.** От других родов отличается узкими костальным и субкостальным полями при широком крыле, проксимальным положением первой ветви SC, редукцией основания  $M_5$ .

### **Род Neopetromantis Riek, 1953**

Neopetromantis: Riek, 1953; с. 67.

**Типовой вид** – *N. australis* Riek, 1953; верхняя пермь; Австралия.

**Диагноз.** Переднее крыло овальное. SC с двумя короткими ветвями, дистальная из которых сдвинута к окончанию SC. RS с двумя окончаниями, MA тоже с двумя окончаниями. Развилки на RS и MA короткие, начала развилков лежат примерно на одном уровне. MP с шестью окончаниями. Основание  $M_5$  редуцировано: CuA на некотором протяжении слита с MP. Длина переднего крыла около 6 мм.

**Видовой состав.** Типовой вид (рис. 20, ж).

**Сравнение.** От других родов отличается характерным расположением ветвей SC и проксимальным положением основания CuA.

## Р о д *Malmyzha* Novokshonov, 1995

*Malmyzha*: Новокшонов, 1995а; с. 69.

**Типовой вид** – *M. incompta* Novokshonov, 1995; верхняя пермь; Кировская область.

**Диагноз.** Переднее крыло овальное, его передний край сравнительно прямой. Основание крыла широкое. SC с двумя короткими передними ветвями, смещенными к ее вершине. Ветвей RS две, MA две, развилки RS и MA укороченные; развилка на RS обычно короче развилка на MA. Ветвей MP шесть. Основание  $M_5$  намного короче основания CuA, иногда редуцировано вовсе. В заднем крыла костальное и субкостальное поля очень узкие, SC достигает середины длины крыла, MP с пятью окончаниями (развилка на  $MP_2$ ). Длина переднего крыла около 6 мм.

**Видовой состав.** Типовой вид (рис. 20, з).

**Сравнение.** От большинства родов отличается формой переднего крыла; от наиболее похожего рода *Petrochorista* отличается двумя сдвинутыми дистально ветвями SC.

**Замечания.** В местонахождении Китяк обнаружена целая серия передних крыльев со смещенными к вершине крыла ветвями SC. Это позволяет предполагать, что указанный признак у *Malmyzha* не является случайным и может быть использован для систематики.

## Р о д *Xenochorista* Riek, 1953

*Xenochorista*: Riek, 1953; с. 69.

**Типовой вид** – *X. splendida* Riek, 1953; верхняя пермь; Австралия.

**Диагноз.** Переднее крыло овальное, вытянутое, основание крыла обычно широкое. SC с двумя ветвями. Окончаний RS два, MA два; длина развилков непостоянна. MP с четырьмя окончаниями. Основание  $M_5$  короче основания CuA. Длина крыла около 10 мм.

**Видовой состав.** Кроме типового вида из того же местонахождения *X. sobrina* Riek, 1953 и из верхней перми Удмуртии *X. borealis* sp. nov.

**Сравнение.** От большинства родов отличается четырехветвистой MP; от родов с четырьмя окончаниями MP отличается формой крыла и двумя ветвями SC.

*Xenochorista borealis* Novokshonov, sp. nov.

**Название вида** от boreas (греч.) – север.

**Голотип** – ПИН, № 3286/6; прямой отпечаток целого переднего крыла удовлетворительной сохранности; Удмуртия, местонахождение Чепаниха; верхняя пермь, татарский ярус.

**Описание** (рис. 21, а). Основание крыла широкое. Проксимальная ветвь SC вдвое короче дистальной. Развилки на RS и MA примерно одинаковой длины. Основание  $M_5$  только немного короче основания CuA.

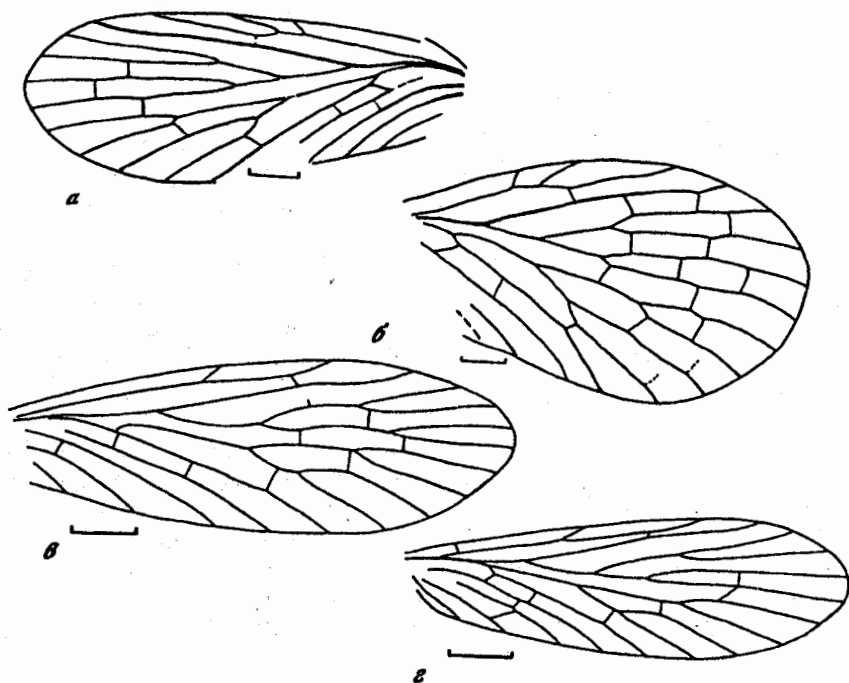


Рис. 21. Передние крылья скорпионниц семейства Permochoristidae (Permochoristinae)

*a* – *Xenochorista borealis* sp. nov. из верхней перми Удмуртии (голотип № 3286/6);  
*б* – *Tychtopsyche beljanini* O. Mart. из верхней перми Кузбасса; *в* – *Mesopanoropes belmontensis* Riek из верхней перми Австралии; *г* – *Prochoristella megaloprepia* Riek из верхней перми Австралии (*б* – из Новокшонова, 1995а; *а* – *г* – из Willmann, 1989а)

**Р а з м е р ы**, мм: длина переднего крыла – 9,0; ширина – 3,5.

**С р а в н е н и е**. От двух других видов отличается короткой базальной ветвью SC и равной длиной стволос RS и MA.

**М а т е р и а л**. Голотип.

### Р о д *Tychtopsyche* O. Martynova, 1958

*Tychtopsyche*: Мартынова, 1958; с. 91.

*Tychtodelopterum*: Мартынова, 1958; с. 70.

**Т и п о в о й в и д** – *T. beljanini* O. Martynova, 1958; верхняя пермь; Кузбасс.

**Д и а г н о з**. Переднее крыло широкоовальное, с выпуклым передним краем (рис. 21,б). SC с двумя ветвями, дистальная из которых сильно наклонена, а проксимальная почти перпендикулярная SC. RS с двумя окончаниями, MA тоже с двумя окончаниями. MP с четырьмя окончаниями. Длина переднего крыла 3,5–6,7 мм.

**Видовой состав.** Кроме типового вида *T. permiana* (O. Martynova, 1961) и *T. relictata* (O. Martynova, 1958) из верхней перми Кузбасса.

**Замечания.** В 1961 году в составе рода *Asiachorista* O. Martynova, 1958 был описан вид *A. permiana* O. Mart. (Мартынова, 1961). Переизучение голотипа показало, что проксимальная ветвь SC отходит от субкосты под гораздо большим углом и выглядит, как поперечная жилка. Учитывая это, а также принимая во внимание широкоовальную форму крыла и редукцию MP до четырех ветвей, представляется правильным включение этого вида в род *Tychtopsycha*.

В 1958 г. был описан монотипический род *Tychtodeloptera* O. Mart., и помещен в отряд *Miomoptera* (Мартынова, 1958). Позднее род перенесли в отряд *Megaloptera* (Пономаренко, 1977). Переизучение голотипа показало, что SC у этого вида практически не сохранилась, но нет никаких оснований считать ее сильно укороченной. Округлая форма крыла позволила синонимизировать этот род с *Tychtopsycha* (Новокшинов, 1995а).

### Род *Mesopanorpes* Tillyard, 1918

*Mesopanorpes*: Tillyard, 1918; с. 435.

**Типовой вид** — *Mesopanorpa wianamattensis* Tillyard, 1917; верхняя пермь; Австралия.

**Диагноз.** Переднее крыло овальное, вытянутое. SC с одной наклоненной ветвью, расположенной примерно на уровне середины длины ствола RS + MA (рис. 21, в). RS и MA каждая с одинаково неглубоким развилком. MP с четырьмя окончаниями. Основание  $M_2$  короче основания  $CuA$ , часто редуцировано вовсе. Длина переднего крыла 8–10 мм.

**Видовой состав.** Кроме типового вида, из того же местонахождения *M. belmontensis* Riek, 1953 и *V. robustus* Riek, 1953.

**Сравнение.** От наиболее близкого рода *Prochoristella* Riek, 1953 отличается коротким развилком MA, примерно равным по длине развилку RS. От других родов с четырехветвистой MP отличается единственной ветвью SC и короткими развилками на RS и MA.

### Род *Prochoristella* Riek, 1953

*Prochoristella*: Riek, 1953; с. 71.

**Типовой вид** — *P. megaloprepia* Riek, 1953; верхняя пермь; Австралия.

**Диагноз.** Переднее крыло овальное, вытянутое. SC с одной наклоненной ветвью, расположенной примерно на уровне середины длины ствола RS + MA (рис. 21, г). RS и MA каждая с двумя

окончаниями, причем, развилок MA заметно более глубокий, чем развилок RS. MP с четырьмя окончаниями. Основание  $M_5$  короче основания CuA. Длина переднего крыла 4–7 мм.

**Видовой состав.** Кроме типового вида из того же местонахождения еще пять видов *P. anagaura* Riek, 1953; *P. belli* (Tillyard, 1926); *P. concinna* Riek, 1953; *P. exilis* Riek, 1953; *P. pusilla* Riek, 1953 (Riek, 1953). Из верхней перми Африки, возможно, еще два вида: *P. channingi* Riek, 1976 и *P. hartmani* (Riek, 1976).

**Сравнение.** Сравнение с наиболее близким родом *Mesopanoropes* Riek, 1953 см. выше. От других родов с четырехветвистой MP отличается единственной ветвью SC.

#### ПОДСЕМЕЙСТВО PSEUDONANNOCHORISTINAE NOVOKSHONOV, 1994

**Типовой род** – *Pseudonannochorista* Novokshonov, 1994; верхняя пермь, Кузбасс.

**Диагноз.** Передние крылья овальные, вытянутые. Передний край крыла слабо выпуклый или почти прямой. SC с двумя (иногда одной?) ветвями (проксимальная ветвь короткая и слабая). R простой, RS тоже простой, MA с одной – двумя ветвями. MP пятиветвистая, иногда редуцирована до четырех и даже трех ветвей.

**Состав.** Четыре нижеследующих родов из верхней перми Кузбасса и Австралии.

**Сравнение.** От других подсемейств четко отличается простым RS.

#### **Род *Pseudonannochorista* Novokshonov, 1994**

*Pseudonannochorista*: Новокшенов, 1994а; с. 73.

**Типовой вид** – *P. willmanni* Novokshonov, 1994; верхняя пермь, уфимский ярус; Кузбасс.

**Диагноз.** Передний край переднего крыла слабо выпуклый. SC длинная, ее дистальная ветвь четкая, слабо наклоненная, проксимальная десклеротизована; в первой половине своей длины SC проходит близко к костальному краю, в дистальной плавно изгибается кзади. Короткий участок RS + MA перед развилком десклеротизован. MA с двумя окончаниями, которые плавно изгибаются кзади. MP с пятью окончаниями (развилок на  $MP_2$ ). Небольшой участок MP в районе развилка десклеротизован. В заднем крыле MP тоже пятиветвистая, CuA скорее вогнутая, чем нейтральная. Длина переднего крыла около 4–5 мм.

**Видовой состав.** Типовой вид (рис. 22, а, б).

**Сравнение.** От *Nannochoristella* и *Neochoristella* отличается пятиветвистой MP и изгибом ветвей MA; от *Miomesa* развилком на MA.

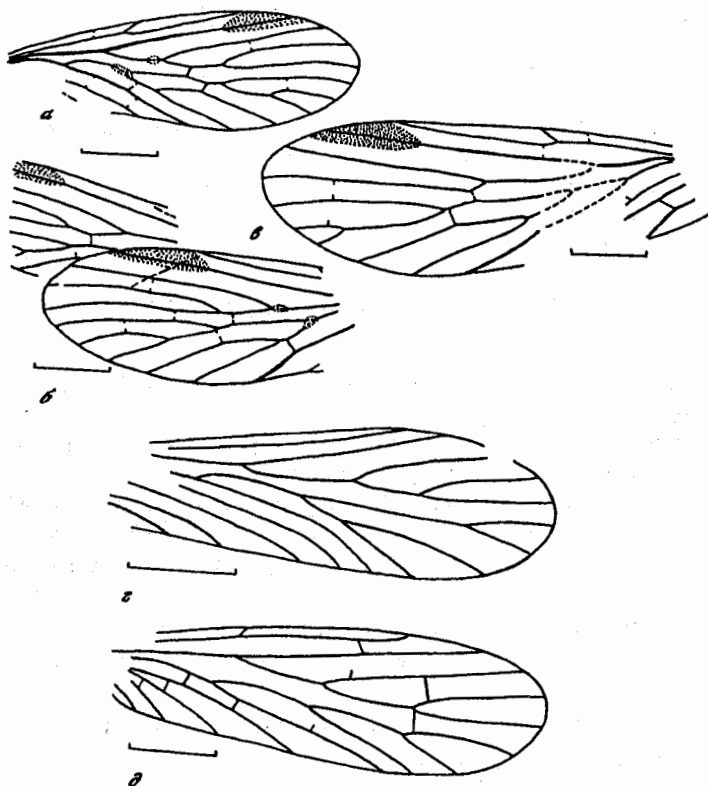


Рис. 22. Крылья скорпионниц семейства Permochoristidae (Pseudonannochoristinae)

*a, б* – *Pseudonannochorista willmanni* Novoksh. из верхней перми Кузбасса; *в* – *Miomesa reducta* Novoksch. из верхней перми Кузбасса; *г* – *Neochoristella optata* Riek; *д* – *Nannochoristella reducta* Riek из верхней перми Австралии: (*a–в* из Новокшнонова, 1994а (*a* – с изменением); *г, д* – из Carpenter, 1992)

### Р о д *Miomesa* Novokshonov, 1994

*Miomesa*: Новокшнонов, 1994а; с. 74.

Типовой вид – *M. reducta* Novokshonov, 1994; верхняя пермь; Кузбасс.

Диагноз. Передний край переднего крыла довольно прямой. Дистальная ветвь SC четкая, слабо наклоненная, проксимальная более короткая и слабая. МА простая. МР пятиветвистая (развилка на МР<sub>2</sub>). Длина переднего крыла около 5–6 мм.

Видовой состав. Типовой вид (рис. 22, в).

Сравнение. Отличается прежде всего простой МА.

## Род *Neochoristella* Riek, 1953

*Neochoristella*: Riek, 1953; с. 74.

**Типовой вид** — *N. optata* Riek, 1953; верхняя пермь; Австралия.  
**Диагноз.** Задний и передний края переднего крыла почти прямые. Развилка RS+MA только немного длиннее ствола. MA с развилком; окончания MA прямые. MP с четырьмя окончаниями.

**Видовой состав.** Типовой вид (рис. 22, з).

**Сравнение.** От всех родов отличается четырехветвистой MP.

## Род *Nannochoristella* Riek, 1953

*Nannochoristella*: Riek, 1953; с. 74.

**Типовой вид** — *N. reducta* Riek, 1953; верхняя пермь; Австралия.

**Диагноз.** Передний край переднего крыла слабо выпуклый. SC с одной (?) ветвью, расположенной на уровне начала RS+MA. Ствол RS+MA вдвое короче развилка. MA с развилком; окончания MA прямые. MP с тремя окончаниями (MP<sub>3+4</sub> простая). CuA сливается с MP проксимальнее отхождения M<sub>5</sub>. Поперечная cu-a—cup находится намного дистальнее развилка MP+M<sub>5</sub>.

**Видовой состав.** Типовой вид (рис. 22, д).

**Сравнение.** От всех родов отличается трехветвистой MP.

## СЕМЕЙСТВО BELMONTIIDAE TILLYARD, 1919

Belmontiidae: Tillyard, 1919; с. 234.

Parabelmontiidae: Tillyard, 1922; с. 284.

**Типовой род** — *Belmontia* Tillyard, 1919 из верхней перми Австралии.

**Диагноз.** Передние крылья крупные (длина около 20 мм), с прямым передним краем и выпуклым задним. SC длинная, с двумя-тремя передними ветвями, положение которых непостоянно. RS+MA с шестью-семью окончаниями, MP с четырьмя-пятью. RS+MA близ первого развилка с десклеротизованным участком, положение которого непостоянно. Ствол MP<sub>1+2</sub> близ основания на коротком отрезке десклеротизован. Основания CuA и M<sub>5</sub> одинаково хорошо развиты. CuA простая. Анальных жилок три. Поперечные жилки немногочисленные, их положение непостоянно. Задняя ветвь MP может временно сливаться с CuA, отчего на последней возникает ложный развилок. Строение задних крыльев неизвестно.

**Состав.** Один род и вид (рис. 23) — *Belmontia mitchelli* Tillyard, 1919 (= *Parabelmontia permiana* Tillyard, 1922).

**Сравнение.** От других семейств хорошо отличается крупными крыльями и десклеротизованным участком на MP<sub>1+2</sub>. От *Kaltanidae*, дополнительно, простой CuA.

**Замечания.** В семейство Belmontiidae Р. Тильярдом выделены формы с необычными крупными крыльями (Tillyard, 1919). Позднее



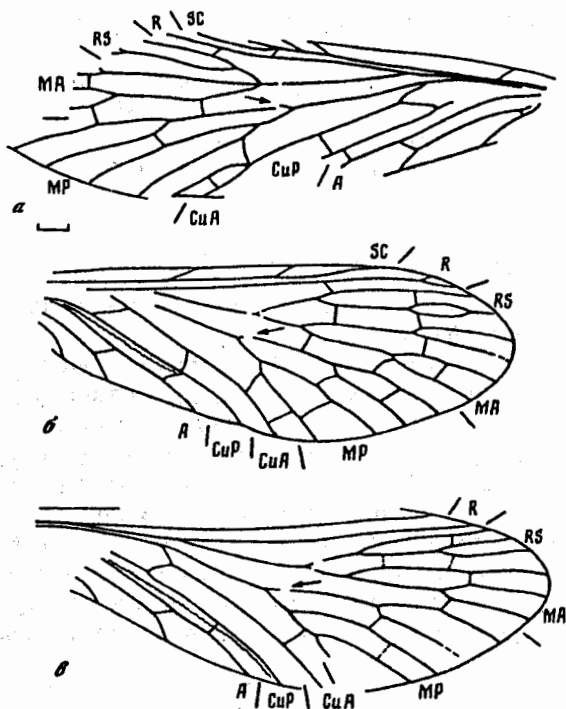


Рис. 23. Передние крылья *Belmontia mitchelli* Till. (a–в) из верхней перми Австралии (по Riek, 1953, с изменениями по оригинальным фотографиям из фототеки ПИН РАН; стрелками указан десклеротизованный участок на MP)

(Tillyard, 1922) он описал из того же местонахождения еще одно семейство – *Parabelmontiidae*, которое впоследствии было синонимизировано с *Belmontiidae* (Riek, 1953). По еще более поздним данным (Riek, 1968, b) оба типовых таксона – *Belmontia mitchelli* Till. и *Parabelmontia perthiana* Till., представляют собой единственный вид.

Крылья бельмонтиид демонстрируют большую изменчивость жилкования (изучено по фотографиям оригиналов в картотеке ПИН РАН). Известно всего три отпечатка передних крыльев, из которых в одном случае MP4 временно сливается с CuA, отчего на последней появился ложный развилок (голотип *B. mitchelli*). У этого же экземпляра развилки на MA становятся сидячими. Варьируют число и форма других жилок, так что даже уровень ветвления RS+MA оказывается не привязанным к линии отгиба вершины крыла: на голотипе *B. mitchelli* эта линия проходит проксимальнее развилки; на втором экземпляре этого вида дистальнее его; на голотипе *P. perthiana* (= *B. mitchelli*) на уровне развилки. Бельмонтииды приобретают одну очень редкую апоморфию – у них тиридиум (короткий десклеротизованный участок в первом развилке MP) сдвигается дистальнее точки ветвления

MP, располагаясь на стволе  $MP_{1+2}$  (конвергенция к древнейшим мекоптероидам).

Мнение Рика (Riek, 1953) о том, что тип *Parabelmontia* может быть задним крылом *Belmontia*, обосновательно. Изучение фотографий показало, что все три отпечатка представлены передними крыльями: длинная SC, развитые основания  $M_5$  и CuA, выпуклая CuA, свободные CuA и CuP.

#### СЕМЕЙСТВО PERMOCENTROPIDAE MARTYNOV, 1933

Типовой род – *Permocentropus* Martynov, 1933 из верхней перми Архангельской обл.

Диагноз. Мелкие насекомые – длина переднего крыла около 6 мм. Переднее крыло вытянутое, с закругленной вершиной. Костальный край дистальнее середины длины крыла с явственной выемкой. SC впадает в передний край крыла; имеется одна передняя ветвь SC. R с очень четкой передней ветвью. RS дихотомирующая, с четырьмя окончаниями; развилки на RS и MA примерно одинаковой длины.  $MP_{1+2}$  дихотомирующая, с четырьмя окончаниями;  $MP_{3+4}$  с двумя окончаниями. Основание CuA намного более слабое, чем основание  $M_5$ ; CuA простая, плавно изгибается перед выходом на край крыла, без излома в точке прикрепления поперечной жилки  $mp-cuA$ . Анальных жилок три.

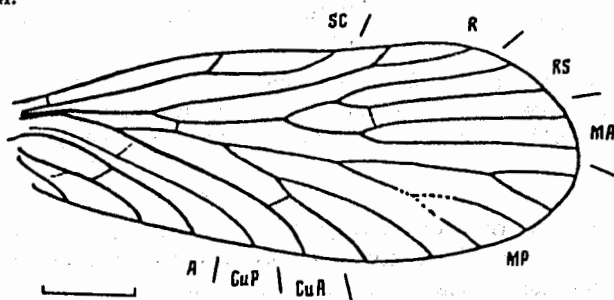


Рис. 24. Переднее крыло *Permocentropus philopotamoides* Mart. из верхней перми Архангельской обл. (по Мартынову, 1933, с изменением)

Состав. Один род и вид – *Permocentropus philopotamoides* Martynov, 1933 (рис. 24).

Сравнение. От других семейств отличается явственной выемкой на переднем крае крыла, четырехветвистой  $MP_{1+2}$  при двухветвистой  $MP_{3+4}$ , укороченной SC.

#### СЕМЕЙСТВО PERMOTIPULIDAE TILLYARD, 1929

Permotipulidae: Tillyard, 1929; с. 779.

Permilidae: Willmann, 1989a; с. 6 (syn. nov.).

Типовой род – *Permotipula* Tillyard, 1929 из верхней перми Австралии.

**Д и а г н о з.** Крылья мелкие (около 4–5 мм). Передний край крыла прямой, задний выпуклый; вершина закругленная. SC едва достигает середины длины крыла, в конце распадается на короткие переднюю и заднюю ветви. Птеростигма имеется. RS+MA берет начало сравнительно близко от основания крыла. RS простой, MA с развилкой. MP четырехветвистая, дихотомирующая. CuA простая, плавно изгибается при приближении к краю крыла, без излома в точке прикрепления поперечной  $tr-cu_a$ . CuA сливается с MP проксимальнее начала  $M_5$ . Имеется по крайней мере одна анальная жилка. Основание крыла у типового рода стебельчатое (для *Permila* не известно). Поперечные жилки редкие.

**С о с т а в.** Два монотипических рода. Кроме типового (рис. 25, а, б) предположительно еще один – *Permila* Willmann, 1989 из верхней перми Кузнецкого бассейна (табл. II, фиг. 4; рис. 25, в).

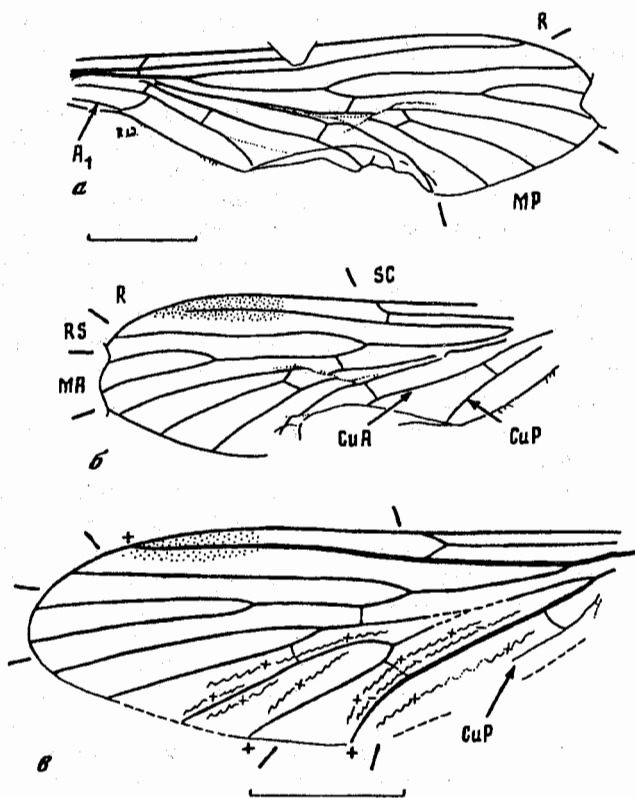


Рис. 25. Крылья скорпионниц семейства *Permotipulidae* Till.

а-б – рисунок с прямого и обратного отпечатков *Permotipula patricia* Till. из верхней перми Австралии; в – *Permila borealis* (O. Mart.) из верхней перми Кузбасса (а-б из Willmann, 1989b; в – ориг.)

**С р а в н е н и е.** От других семейств отличается короткой SC и обедненным жилкованием, а также, возможно, узким основанием крыльев.

**З а м е ч а н и я.** Долгое время голотип *P. patricia* Till. считался утерянным (Riek, 1953), но недавно был обнаружен в Музее естественной истории (Лондон) и переописан Вильманом (1989b). Оказалось, что Тильярдом допущена важная неточность: на самом деле складка позади CuA, отмеченная в первоописании (Tillyard, 1929: рис. 1) как сильно ослабленная CuP, отсутствует. Таким образом, за CuP должна быть принята следующая по счету жилка (1A Тильярда).

Второй род семейства – *Permila* Willm. установлен для *Permotipula borealis* O. Martynova, 1961 из верхней перми Кузнецкого бассейна (Willmann, 1989a). Переизучение автором голотипа *P. borealis* показало, что дистальный участок MP ослаблен, а потому сохранился плохо, поэтому первый развилочный MP может находиться проксимальнее, чем это изображено в первоописании (Мартынова, 1961: рис. 356). Кроме того, жилка, сближенной с CuA и отмеченной в качестве CuP, на самом деле не существует. За нее была принята выпуклая складка мембраны крыла. О том, что это не CuP, свидетельствует четкая поперечная жилка, отходящая от CuA и соединяющая ее с настоящей CuP. Эта поперечная жилка, как и в случае с *P. patricia*, не десклеротизована, а потому есть основания полагать, что складка у живого насекомого была слабой, усилившейся при захоронении. К слову сказать, крыло *P. borealis* частично смято вдоль, а потому вдоль жилок образовалось большое количество подобных складок. Похоже, что позади CuP, близ основания крыла, прослеживается короткая жилка, связанная с CuP поперечной. Задний край крыла позади окончания CuA по-видимому не сохранился. На рисунке прерывистой линией изображена граница, дальше которой мембрана крыла не прослеживается. У *P. patricia* задний край крыла окаймлен довольно четкой жилкой, но поскольку на голотипе *P. borealis* край крыла не заметен, наличие узкого основания у этого вида не доказано.

Возможно, что голотип *P. borealis* представлен задним крылом. За такую трактовку свидетельствуют некоторые признаки, не характерные для передних крыльев скорпионниц, но обычные для задних: SC короткая, едва ли достигает середины длины крыла, расщепляется на две короткие ветви; RS+MA берет начало недалеко от основания крыла (установлено не очень надежно, так как основание крыла не сохранилось). Длительная десклеротизация MP тоже больше характерна для задних крыльев палеозойских *Panorptida*. Но короткая SC не может однозначно свидетельствовать о заднем крыле, поскольку подобное укорочение встречается и в передних крыльях некоторых пермских семейств – *Permopanorptidae*, *Robinjohniidae*, а также у более поздних скорпионниц – *Bittacidae* и др. CuA у *Permila borealis* явственно выпуклая, и это можно рассматривать как аргумент против интерпретации голотипа в качестве заднего крыла. Действительно, выпуклое положение CuA не характерно для задних крыльев пермских скорпионниц. Но этот признак независимо возникает в разных, более

поздних семейства – Bittacidae, Panorpidae + Panorpididae + (?)Choristidae. Похоже, что CuA задних крыльев скорпионниц переходит в выпуклое положение при тенденции к сужению крыльев. Показательно в этом отношении, что у биттацид и панорпид CuA в задних крыльях такая же мощная и выпуклая, как в передних. Отсюда следует, что если все же допускать для *P. borealis* зауженное основание крыла, то выпуклая CuA не будет однозначно указывать на переднее крыло.

Свободное основание CuA на голотипе не обнаружено. Поперечная жилка *cu-a*–*cup* вряд ли является им, так как расположена очень дистально. Кроме того, непонятно, куда в таком случае девается настоящая поперечная, развитая у всех скорпионниц. Остается допустить, что основание переднего кубитуса находилось проксимальнее начала  $M_5$ , в разрушенной на отпечатке части крыла. Подобное раннее слияние CuA и MP наблюдается как в передних, так и задних крыльях многих скорпионниц.

На голотипе *P. borealis* видно, что  $MP_4$  явственно выпуклая. Такое же положение эта жилка занимает и в задних крыльях скорпионниц семейств Bittacidae и Panorpidae, что достигнуто ими явно независимо друг от друга. У огромного большинства пермских скорпионниц (Kaltanidae, Permochoristidae)  $MP_4$  нейтральна в обоих крыльях.

Род *Permila* не имеет аутапоморфных признаков, которые противоречили бы его родству с *Permotipula*, поэтому в данной работе они продолжают рассматриваться в составе одного семейства.

#### С Е М Е Й С Т В О ROBINJOHNIIDAE O. MARTYNOVA, 1948

Типовой род – *Robinjohnia* O. Martynova, 1948 из верхней перми Австралии.

**Д и а г н о з.** Крылья мелкие (длина около 5 мм), овальные, вытянутые, узкие в основании; SC едва достигает середины длины крыла, впадает в передний край крыла. В передних крыльях имеется одна передняя ветвь SC. Птеростигма имеется. На RS сохраняется очень короткий развилок. Развилок на MA более глубокий, равен или длиннее своего ствола. MP дихотомирующая, с четырьмя окончаниями. В передних крыльях CuA очень рано сливается с MP, в задних, судя по рисунку в работе Рика (Riek, 1968a), наоборот, поздно, примерно на уровне начала  $M_5$ . Жилка CuA простая, плавно изгибается перед выходом на край крыла, без излома в точке прикрепления поперечной *tr-cua*; либо CuA почти прямая. Анальных жилок примерно три. Поперечные жилки редкие.

**С о с т а в.** Два монотипических рода. Кроме типового (рис. 26, а, б) предположительно еще один – *Minusinia* Novokshonov, 1994 (рис. 26, в).

**С р а в н е н и е.** От большинства других семейств отличается короткой SC, узким основанием крыльев и обедненным жилкованием. От *Permotipulidae* главным образом отличается сохранением развилка на RS и большим (?) числом анальных жилок.

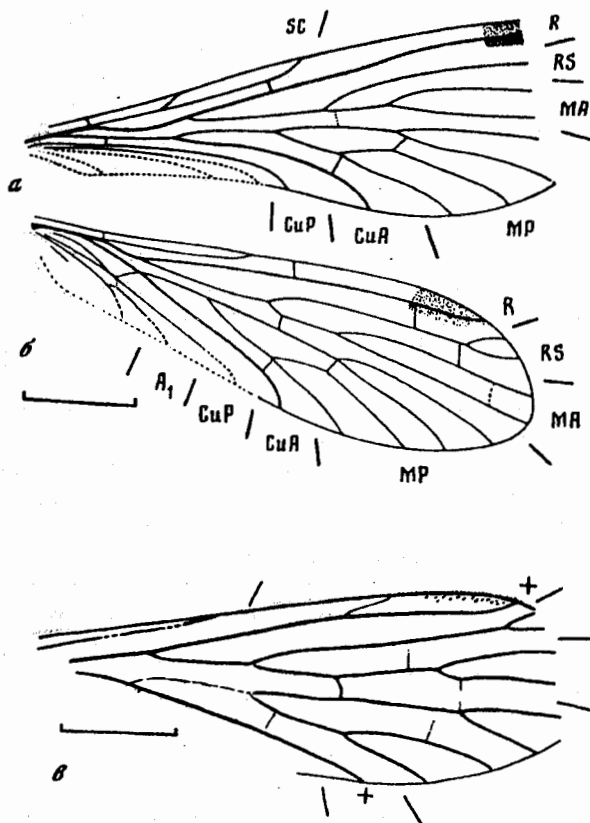


Рис. 26. Крылья скорпионниц семейства Robinjohniidae O. Mart.

а-б — переднее и заднее крылья *Robinjohnia tillyardi* O. Mart. из верхней перми Австралии; в — *Minusinia martupovae* Novoksh. из нижней? перми Южной Сибири (а-б — из Riek, 1968a; в — из Новокшонова, 1994a)

#### СЕМЕЙСТВО PERMOTANYDERIDAE RIEK, 1953

Тивовой род — *Permotanyderus* Riek, 1953 из верхней перми Австралии.

**Д и а г н о з.** Передние крылья мелкие (4–5 мм), слабо вытянутые, с приостренной вершиной и явственным углом между наружным и задним краем. Костализация хорошо выражена; SC без передних ветвей. Птеростигма развитая. RS + MA четырехветвистая, развилок на RS вдвое короче развилка MA. MP с четырьмя окончаниями. Основание  $M_2$  либо изогнутое, длинное, а основание CuA короткое, либо основания обеих жилок одинаково хорошо развиты. Имеется три анальных жилки. Задние крылья, вероятно, во всех случаях заметно укороченные, с модифицированным, обедненным жилкованием. Строение тела до сих пор не изучено. Нигм две (три?).

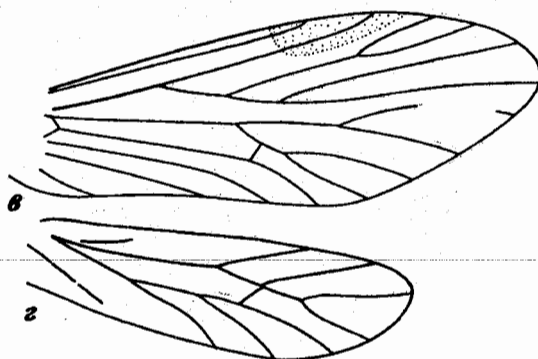
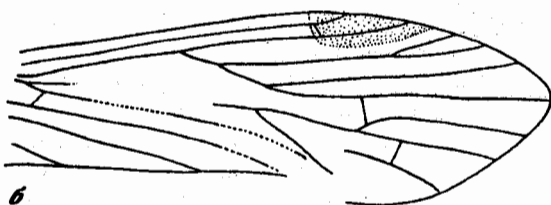
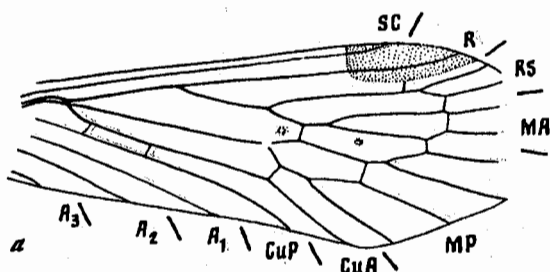


Рис. 27. Крылья скорпионниц семейства *Permotanyderidae* Riek, 1953 из верхней перми Австралии

*a* – переднее крыло *Permotanyderus* Riek; *б-з* – *Chorisotanyderus* Riek (*б-в* – передние крылья; *з* – заднее); (из Riek, 1977 и Willmann, 1989a)

**С о с т а в.** Два монотипических рода. Кроме типового (рис: 27, *a*) отсюда же еще один – *Chorisotanyderus* Riek, 1953 (рис. 27, *б-з*).

**С р а в н е н и е.** От других семейств отличается костализованными передними крыльями, формой передних крыльев, укороченными задними крыльями с измененным жилкованием.

С Е М Е Й С Т В О PARACHORISTIDAE HANDLIRSCH, 1937

Parachoristidae: Handlirsch, 1937; с. 110.

Neoparachoristidae: Willmann, 1978; с. 53 (syn. nov.).

Triassochoristidae: Willmann, 1989a; с. 117 (syn. nov.).

Choristopanorpidae: Willmann, 1989a; с. 129 (syn. nov.).

Типовой род – *Parachorista* Tillyard, 1926 из верхней перми Австралии.

Д и а г н о з. Насекомые средних размеров – дл. передних крыльев 10–25 мм. Передние крылья довольно широкие или сравнительно вытянутые. SC длинная, с одной-двумя передними ветвями; при этом дистальная ветвь наклонена (обычно сильно наклонена), а проксимальная, если она есть, короткая, перпендикулярна SC. Минимальное число ветвей RS + MA пять: RS обязательно гребенчатый (рис. 28); MA с тремя и более окончаниями. MP не менее, чем с пятью ветвями. Очень обычна тенденция к полимеризации. Основания CuA и  $M_5$  либо одинаково хорошо развиты, либо CuA сливается с MP на некотором отрезке. Анальных жилок три, из них последняя иногда ветвится. Количество поперечных жилок зависит от числа продольных стволов. В задних крыльях SC укорочена, число ветвей MP сокращено на одну-две.

С о с т а в. Два подсемейства: номинативное *Parachoristinae* Handlirsch, 1937 (= *Choristopanorpidae* Willmann, 1989, syn. nov) и *Neoparachoristinae* Willmann, 1978, stat. nov. (= *Triassochoristidae* Willmann, 1989, syn. nov.). В первом подсемействе два рода: *Parachorista* Till. и *Choristo-*

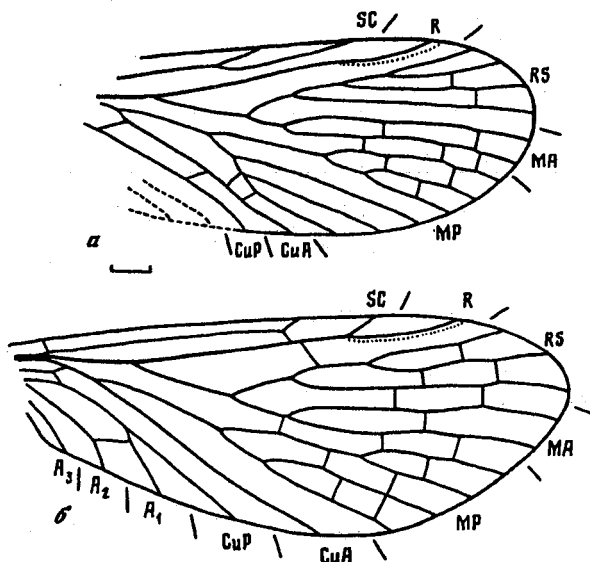


Рис. 28. Крылья скорпионниц семейства Parachoristidae Handl. из верхней перми Австралии

*a* – переднее крыло *Parachorista pincombeae* Till.; *б* – заднее крыло *P. splendida* Till. (из Riek, 1953 и Willmann, 1989a)



рапогра Riek (пермь – триас Австралии и Средней Азии); во втором подсемействе тоже два рода: Neoparachorista Riek и Triassochorista Willmann. (триас Австралии и Средней Азии).

**С р а в н е н и е.** От всех других пермских семейств отличается ярко выраженной тенденцией к развитию гребенчатости RS.

**З а м е ч а н и я.** Более подробно это семейство обсуждается далее, в главе о происхождении современных семейств скорпионниц. Это показалось более логичным, поскольку приведенные там рассуждения и новоописания имеют прямое отношение к вопросу о становлении Bittacidae, Panorpidae и ряда других семейств.

### РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ ПЕРМСКИХ СКОРПИОННИЦ

Самым примитивным семейством скорпионниц можно считать Kaltanidae, обладающее наиболее полным набором плезиоморфий (многоветвистая SC, многочисленные окончания продольных жилок, а главное – развилка на CuA). У самцов калтанид имелись карпентеровы органы. Долгое время представление о наибольшей архаичности калтанид не было подкреплено палеонтологическими данными, поскольку их остатки отсутствовали в нижней части перми, что на фоне многочисленных нижнепермских Permochoristidae и Permopanorpidae выглядело по меньшей мере странным. Только недавно из нижней перми Чехии описали первого представителя Kaltanidae – Moravochorista carolina, который пока является также и самой древней известной скорпионницей (Kukalova-Peck, Willmann, 1990).

Следующим этапом развития скорпионниц (представления автора о родственных взаимоотношениях пермских семейств отображены на рис. 29) можно считать появление семейства Permochoristidae, которое отличается от калтанид немногими признаками – редукцией развилка на CuA и уменьшением числа ветвей SC до трех. В остальном примитивные пермохористиды (наиболее показателен род Uraloageta) сохраняют облик Kaltanidae.

Похоже, что очень рано от пермохористид отделилось семейство Permopanorpidae. Об этом говорит примитивное дихотомическое ветвление RS + MA и MP, не несущее у более древнего рода Permopanogra следов вторичной полимеризации. Пермопанорпиды имеют сильно укороченную SC, чем хорошо отличаются от пермохористид. Их связь с любыми другими скорпионницами, за исключением предков – пермохористид, не обнаружена.

Пока кажется более правильным вывести от примитивных пермохористид и семейство Permocentropidae. Несмотря на далеко зашедшую редукцию всего жилкования, пермоцентропиды сохраняют дихотомическое ветвление MP. Если считать пермоцентропид потомком более продвинутых пермохористид, то придется допустить, что они полностью утратили характернейшую шестиветвистую MP (MP<sub>1</sub> и MP<sub>3</sub> простые, MP<sub>2</sub> и MP<sub>4</sub> с развилками), после чего MP вновь частично полимеризовалась, вернувшись к исходному дихотомическому ветвлению. Во-первых, аналогичные случаи автору не известны, а во-вторых,

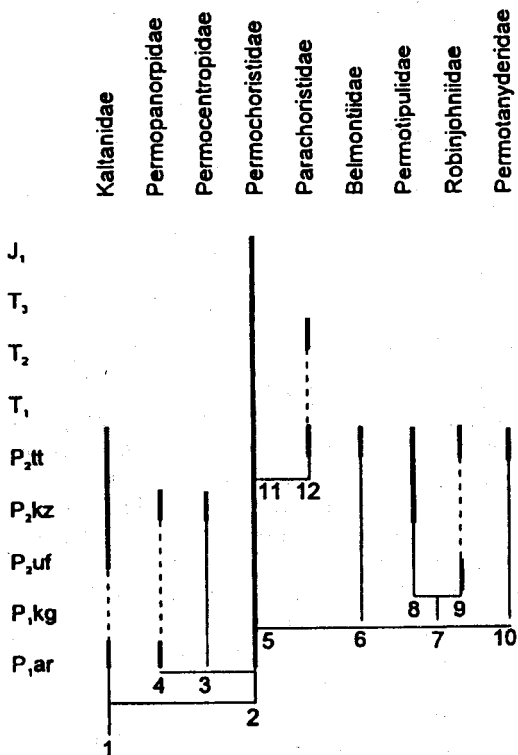


Рис. 29. Схема родственных связей пермских скорпионид

Жирные линии соответствуют палеонтологически подтвержденному интервалу существования семейства, тонкие изображают родственные связи, пунктир – предполагаемое существование. Цифрами показан комплекс синапоморфий соответствующей ветви (цифра в основании тонкой горизонтальной линии обозначает синапоморфии, приобретенные какими-то, обычно не известными членами предкового таксона, давшими начало соответствующей ветви).

Комплексы синапоморфий: 1 – в обоих парах крыльев MA полимеризована (RS + MA дихотомизирующий, а не гребенчатый); в задних крыльях: основание MA сдвинуто базально и превращено в короткую поперечную жилку, CuP и A<sub>1</sub> слиты на коротком отрезке, у самца развиты карпентеровы органы; возможно, в обоих крыльях птеростигма; 2 – в передних крыльях 3 передних ветви SC (не считая гумеральной жилки); CuA простая; 3 – передний край переднего крыла с выемкой; SC с одной передней ветвью; RS + MA с 4 окончаниями; 4 – обе пары крыльев сужены, с SC, достигающей лишь середины длины крыла; 5 – MP с 6 окончаниями: M<sub>1</sub> и M<sub>3</sub> простые, M<sub>2</sub> и M<sub>4</sub> с развилком; 6 – размеры крупные; в передних крыльях тиридий сдвинут дистально (на ствол M<sub>1+2</sub>); жилкование (длина и форма развилков и ветвей SC) дестабилизировано; 7 – SC достигает лишь середины длины переднего крыла; RS + MA и MP каждая с 4 ветвями; CuA плавно изогнута перед вершиной, без излома у поперечной tr-cua; основания обеих пар крыльев сужены; 8 – RS простая; в заднем (?) крыле CuA резко выпуклая; в переднем крыле SC без передней ветви; 9 – в переднем крыле CuA слита с MP на большом расстоянии; 10 – в переднем крыле костальное поле очень узкое; SC без передней ветви, торнус четкий, верхина пристрена; заднее крыло достигает лишь середины длины переднего; 11 – опущение голени образует четкие поперечные кольца; 12 – RS гребенчатый, с тенденцией к полимеризации

трудно ожидать полимеризации МР, когда все другое жилкование, наоборот, обедняется. Поскольку пермоцентропиды обладают некоторыми необычными признаками, то вряд ли можно говорить об их прямой (не через пермохористид) связи с какими-либо мезозойскими скорпионницами.

Семейство *Belmontiidae* без особых перестроек может быть получено из пермохористид, но пока неясно, к какому из двух подсемейств, *Sylvoranoargrinae* или *Agetoranoargrinae*, они более близки. В пользу агетопанорпин может свидетельствовать позднее появление бельмонтиид (терминальная пермь Австралии), тогда как известно, что сывопанорпины не переходят в позднюю пермь. *Agetoranoargrinae* же многочисленны и разнообразны и в конце ранней, и в поздней перми.

При рассмотрении бельмонтиид обычно обсуждается их возможная связь с мезозойским семейством *Mesopsychidae* (Riek, 1956; Willmann, 1989a). Действительно, крупные размеры и общий характер жилкования в обеих группах в общем сходны. Но уже говорилось, что бельмонтииды имеют свою апоморфию – необычное положение тиридиума, так что не могут быть прямыми предками мезопсихид, у которых тиридиум занимает нормальное положение (в первом развилке МР). Пока нет оснований считать, что у них был общий предок, отличный от пермохористид, поэтому резоннее выводить их из *Permochoristidae* независимо друг от друга.

Семейства *Permotipulidae* и *Robinjohniidae* показывают две апоморфии – SC укорачивается; CuA плавно изгибается перед выходом на край крыла, без явственного уступа в точке прикрепления поперечной *tr-cuA*. В настоящей работе принимается, что в обоих случаях речь идет о синапоморфии указанных семейств. Это филогенетическое направление могло взять начало от продвинутых пермохористид – подсемейства *Permochoristinae*, часть которых демонстрирует значительную редукцию жилкования. И пермотипулиды, и робинджонииды не имеют признаков, которые бы однозначно указывали на их прямую связь с мезозойскими скорпионницами. Но они могут входить в группу, давшую двукрылых, хотя вряд ли являются их непосредственными предками. Для робинджониид, кроме того, указывалась возможность родства с семейством *Bittacidae* (Мартынова, 1948). Но, несмотря на их определенное сходство, это предположение должно быть отвергнуто, поскольку примитивные биттациды имеют длинную SC, гребенчатый RS и шестиветвистую МР.

Семейство *Permotanyderidae*, очевидно, сформировалось на базе пермохористид, причем их предками могли быть достаточно продвинутые представители подсемейства *Permochoristinae*, сохраняющие в то же время архаичное слияние CuA и M<sub>5</sub>, когда основание последней не редуцировано. По характеру слияния этих жилок более примитивным должен быть род *Choristotanyderus*, демонстрирующий одинаковую длину и толщину оснований CuA и M<sub>5</sub>. Пермотанидериды не являются предками двукрылых, как это считал Рик (Riek, 1977), но, возможно, имеют родство с мезозойским семейством *Liassophilidae*.

Видимо, уже в поздней перми какие-то пермохористиды приобрели важную апоморфию – волоски на ногах стали располагаться не хаотически, а образовывать поперечные кольца. Помимо ряда современных семейств, поперечная кольчатость обнаружена у двух вымерших мезозойских семейств – *Aneuretopsychidae* (Расницын, Козлов, 1990) и *Pseudopolycentropodidae* (об "*Orthophlebiidae*" см. главу 7). Сейчас нет оснований считать, что все скорпионницы с поперечной кольчатостью ног берут начало от какого-то предка, не являющегося представителем *Permochoristidae*. По крайней мере, крылья примитивных *Meropidae* еще очень похожи на крылья пермохористид, но кольчатое опушение развито у их обоих современных родов. Можно добавить, что и *Pseudopolycentropodidae* по жилкованию еще весьма мало отличаются от *Permochoristidae* и, вероятно, являются их непосредственными потомками. Логичнее, таким образом, допустить, что этот признак возник у пермохористид еще в перми, и был унаследован от них целым рядом производных семейств. Ему придается большое значение, поскольку мы не имеем данных, что он легко возникает параллельно в разных группах скорпионниц. Кольчатое расположение волосков у других мекоптероидов автору не известно.

Представители последнего, девятого по счету, пермского семейства *Parachoristidae* обнаружены в верхах верхней перми Австралии. Есть основания считать, что оно является основоположником богатой монофилетической группы, многие представители которой дожили доныне – *Bittacidae*, *Eomeropidae*, *Apteropanorpidae*, *Choristidae*, *Panorpidae* и *Panorpodidae* (см. ниже). Пермские *Parachoristidae* сохраняют многие плезиоморфии переднего крыла пермохористид: 1) примитивное слияние  $CuA$  и  $M_5$ , когда основания обеих жилок равной длины и толщины; 2) шестиветвистая  $MP$  ( $MP_1$  и  $MP_3$  простые,  $MP_2$  и  $MP_4$  с развилками); 3) передняя дистальная ветвь  $SC$  значительно наклонена; 4) само крыло широкое. Но они имеют важную синапоморфию с *Orthophlebiidae* –  $RS$  становится гребенчатым. Правда, такая ситуация встречается и у некоторых пермохористид, но там  $RS$  включает не более трех окончаний, т.е. не демонстрирует тенденции к полимеризации. У неопарохористид эта тенденция хорошо заметна.

Таким образом, как показывают палеонтологические данные, расхождение основных филогенетических направлений произошло уже в перми, а ближайшим общим предком может считаться семейство *Permochoristidae* (Новокшенов, 1994, б).

**ПЕРВЫЕ РУЧЕЙНИКИ**  
**(PHRYGANEIDA = TRICHOPTERA)**

Если пермские скорпионницы описывались чуть не с начала нашего столетия (Handlirsch, 1904), то палеозойские ручейники – Phryganeida (= Trichoptera) долгое время оставались неизвестными. И это не объясняется их редкостью в перми, поскольку позднее они были обнаружены почти в каждом сравнительно богатом местонахождении того времени. Просто насекомые, в дальнейшем отнесенные к ручейникам, поначалу включались в отряд *Panorpida*. Это в равной степени относится ко всем трем пермским семействам ручейников: первые представители *Cladochoristidae* были описаны Р. Тильярдом среди скорпионниц (Tillyard, 1926b) и только в 1953 году Е. Рик (Riek, 1953), обнаружив у них анальную петлю, перенес их к ручейникам; семейство *Protomeropidae* после функционального объяснения появления анальной петли у ручейников, было перенесено в отряд Phryganeida еще позднее (Сукачева, 1976). Семейство *Microptysmatidae* сразу было описано в составе ручейников, но при этом не обратили внимания, что первые микроптиматиды уже были известны, но находились в отряде скорпионниц. Позднее эта ошибка была исправлена (Сукачева, 1976; Новокшенов, 1992а).

Три перечисленные семейства составляют самый примитивный, ныне вымерший подотряд *Protomeropina* (= *Pernmotrichoptera*) (Сукачева, 1980б, 1982). Включение туда юрского семейства *Prosepididontidae* (Сукачева, 1980б, 1982) скорее всего неправильно. Единственный вид этого семейства – *Prosepididontus calopterys* Handl., вероятно, описан по переднему крылу самца, имеющего модифицированное жилкование и относящегося к одному из современных подотрядов.

Древнейшие представители Phryganeida происходят из нижнепермских отложений Чехии, где найдены *Protomeropidae* и *Microptysmatidae* (Kukalova-Peck, Willmann, 1990). Оба семейства очень обычны в перми, хотя микроптиматиды пока не обнаружены за пределами современной Евразии. В самых верхах перми, в Австралии, обнаружено третье семейство – *Cladochoristidae*. В мезозойских отложениях микроптиматиды и протомеропиды уже не встречаются, а в триас переходят одни кладохористиды. В отложениях среднего–позднего триаса, вместе с последними кладохористидами, начинают попадаться первые *Prothyasophiliidae* и *Necrotauliidae* (Riek, 1955; Сукачева, 1973), положение которых в системе ручейников остается неизвестным. Указание для триаса современного семейства *Philopotamidae* (Сукачева, 1973) не верно. Переизучение голотипа *Prophilopotamus asiaticus* Sukatch. показало,

что в крыле имеется многоветвистая SC, так что речь несомненно идет о представителе семейства Cladochoristidae.

Палеонтологические данные сведены О.М. Мартыновой (1962) и И.Д. Сукачевой (1982). Палеозойский этап эволюции ручейников и их связь с отрядом скорпионниц уже рассматривались автором ранее (Новокшенов, 1992б; Novokschonov, Sukatcheva, 1993b), но эти работы основывались исключительно на крыловых признаках.

Наиболее близкое родство показывают пермские скорпионницы семейства Kaltanidae и ручейники семейства Protomeropidae. Их объединяет ряд плезиоморфных признаков: многоветвистая SC; большое число окончаний продольных жилок; развилки на CuA; в задних крыльях сохраняется более или менее выраженная  $M_5$  и основание MA. Прямых указаний на то, что протомеропиды происходят от калтанид, найти не удалось. Причем надо заметить, что калтаниды по строению заднего крыла (где это известно) несколько продвинутое протомеропид: CuA сливается с M более проксимально, чем у примитивных протомеропид;  $M_5$  тесно сближена с CuA; основание MA не всегда выражено. С другой стороны, задние крылья известны лишь у позднепермских калтанид, поэтому не удивительно, что они оказываются сравнительно прогрессивными. В любом случае, их дивергенция не выходит за пределы Papilionidea, т.к. в обоих семействах обнаружены все те синапоморфии мекоптероидов, которые удалось выявить на палеонтологическом материале (см. выше главу о первых мекоптероидах). Более того, крылья калтанид, насколько сейчас можно судить, не имеют своих аутапоморфий, а потому пока нет оснований не считать их предками ручейников.

Передние крылья протомеропид хорошо отличаются от калтанид наличием анальной петли, когда  $A_2$  и  $A_3$  не выходят самостоятельно на край крыла, а сливаются друг с другом и далее вместе впадают в  $A_1$ . И хотя у них еще остаются рудиментарные окончания  $A_2$  и  $A_3$ , выглядят они скорее слабыми поперечными жилками, не нарушая сколько-нибудь серьезно самой структуры петли. У современных ручейников она обеспечивает плотное смыкание крыльев на спине, отчего тело насекомого не смачивается при погружении в воду для откладки яиц (Мартынова, 1957) и выходе из куколки под водой (Сукачева, 1976), а также способствует фиксации сложных крыльев (Расницын, 1980а). По мнению А.К. Бродского и В.Д. Иванова (1983), петля является приспособлением для сцепки переднего и заднего крыльев во время полета. Однако полностью удовлетворительного объяснения изначальной причины возникновения петли у первых ручейников пока нет (Гродницкий, 1991). У некоторых из древнейших протомеропид анальная петля, возможно, была очень несовершенна, но их описание (Kukalova-Peck, Willmann, 1990) не сопровождается фотографиями, что не позволяет получить в этом полную уверенность.

Крылья Protomeropidae, с большей или меньшей детальностью, изображались довольно часто, тогда как строение тела до сих пор изучено весьма недостаточно. Впервые Ф. Карпентер в общих чертах

описал брюшко самки *Platychorista venosa* Till. (Carpenter, 1930: Табл. 4; фиг. 2), но из его комбинированного рисунка следовало, что карпентеровы органы не связаны с полом насекомого. Представитель рода *Marimerobius* G. Zal., как оказалось, был изображен О.М. Мартыновой (1942: рис. 2), но сочтен скорпионницей *Agetochorista* sp., причем самцовые гениталии ошибочно приняты за принадлежащие самке. Очень схематичный рисунок *Marimerobius splendens* G. Zal. приводится в первоописании Ю.М. Залесского (1946: рис. 1). Р. Вильман, просматривая коллекцию протомеропид из Канзаса, обнаружил один отпечаток самки *Platychorista venosa* Till., имеющей, как ему кажется, тонкий, торчащий за конец брюшка яйцеклад (Willmann, 1989a: рис. 21). И, наконец, рисунок *Pseudomeropre oborana* Kukal. – P. et Willm. в работе Кукаловой-Пек и Вильмана (1990) к сожалению мало что дал, т.к. выполнен с единственного и очень неполного отпечатка.

Накопившийся в коллекциях Палеонтологического института РАН и Пермского госуниверситета богатый материал по протомеропидам позволяет весьма подробно изучить этих насекомых. Для протомеропид характерен общий облик, сходный с таковым сетчатокрылых и скорпионниц: легкое и стройное тело, крышевидно складывающиеся крылья с обильным жилкованием (рис. 30, а, в; табл. IV, фиг. 3; табл. V). У представителей нижнепермского рода *Marimerobius* имелись длинные пятичлениковые челюстные щупики, у которых два первых членика были очень короткими, второй и третий длинными, а пятый лишь слегка удлинненным, приостренным на конце (рис. 31, а, б). По предположению А.П. Расницына (1980а), этим "хоботком" насекомое могло извлекать пыльцу из генеративных органов голосеменных растений. Более подробное строение ротового аппарата не известно. Глаза довольно крупные, овальные, простые глазки расположены близко друг к другу (рис. 32). Антенны длинные, состоящие из вытянутых члеников. Грудь не модифицирована, в целом не отличается от таковой у пермских скорпионниц. Ноги без мощных шипов (шпор), волоски расположены хаотически (рис. 30, б). У раннепермских форм ветвление RS+MA более богатое, чем у позднепермских.

У протомеропид из Караунгира обнаружен необычный половой диморфизм в строении задних крыльев. У самцов они отличаются не только наличием карпентеровых органов, но и поведением R после его слияния с SC: жилка SC+R не идет параллельно переднему краю крыла, постепенно сближаясь с ним, а наоборот, загибается кзади, выглядит сильно утолщенной, и только в конце своей длины резко поворачивает к переднему краю крыла (рис. 33).

Брюшко без каких-либо выступов и выростов. Базистили самцов состоят из двух вытянутых лопастей, широких сбоку и более узких сверху. Они соединяются друг с другом посредством двух нижних выростов, хотя между ними остается мощный шов (31, в–е). Имеются и сходящиеся тонкие верхние выросты, обрамляющие слабый мостик (рис. 30, е). Внутренние структуры гениталий по-видимому слабо склеротизованы, поскольку между базистилиями какие-либо другие

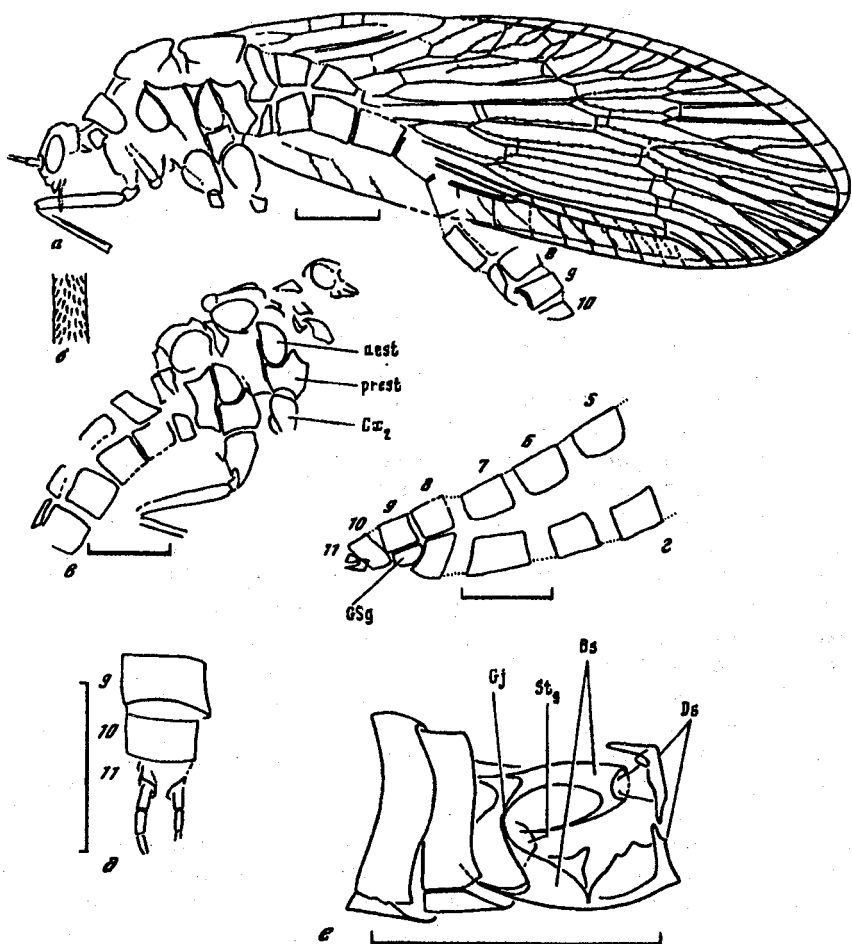


Рис. 30. Детали строения пермских ручейников семейства Protomeropidae Till. из верхней перми Восточного Казахстана

a-z, e - *Permeropere* sp.: a - общий вид самки (№ 2718/328); б - опушение ног (№ 2781/328); в - грудь с фрагментами брюшка и головы (№ 2781/325); г - конец брюшка самки сбоку (№ 2781/326); e - гениталии самца латеродорсально (№ 2781/331); д - *Permeropere karaungirica* Sukatch., конец брюшка самки с церками (голотип № 2495/4); (все ориг.)

структуры достоверно не обнаружены. Дистистили у *Marimerobius* короткие, без явственных выростов, девятый тергит сравнительно узкий, стернит длинный. У *Permeropere* Till. из Караунгира девятый тергит и стернит не слитые, между ними хорошо виден шов; дистистили хорошо развитые, с несколькими довольно крупными отростками.

У самок, если смотреть сбоку, между восьмым и девятым стернитом имеется уступ (рис. 30, г), так что по аналогии с пермскими скорпион-



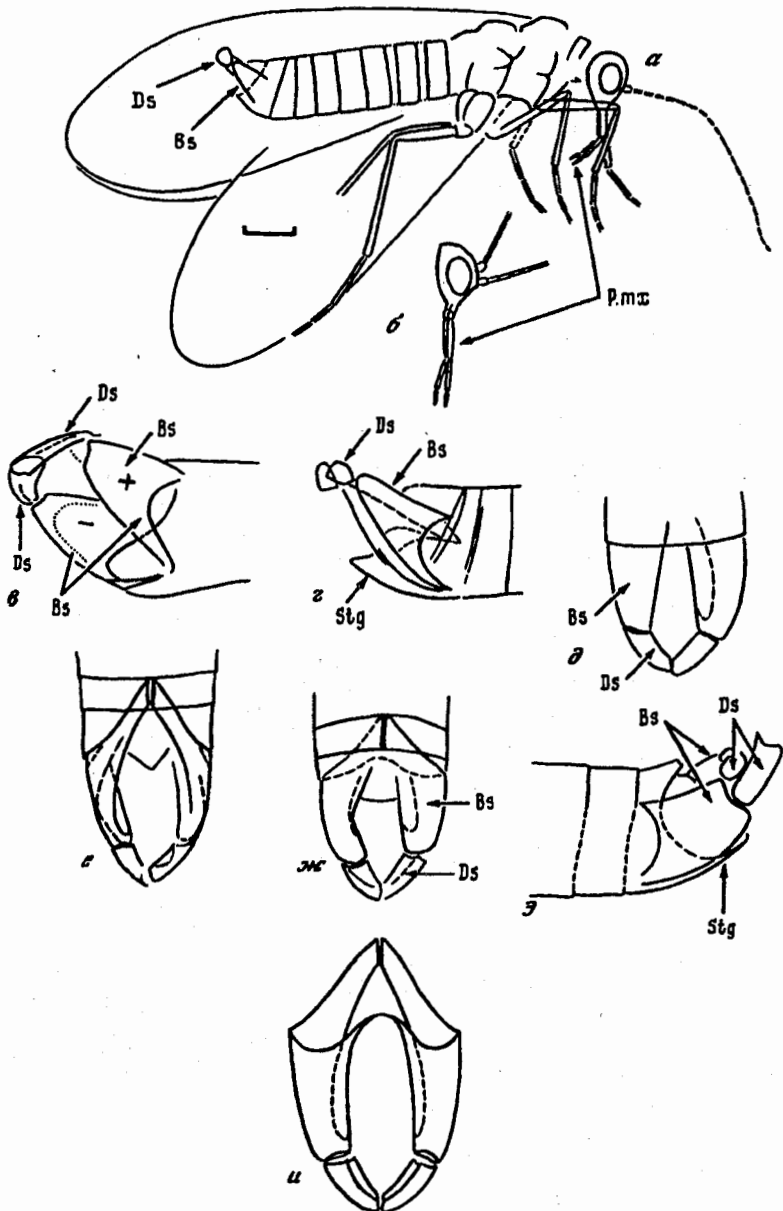


Рис. 31. Детали строения пермских ручейников семейства Protomeropidae Till. из нижней перми Среднего Урала

а-з - *Marimerobius* sp.: а - общий вид самца (№ 1700/2332); б - голова с длинными челюстными щупиками (№ 1700/2249); в-з - гениталии самцов (вне масштаба); в - № 2/306, з - № 1700/2239; д - № 118/119; е - № 1700/2081; ж - 1/447; з - № 1/445; и - обобщенный тип скелета бази- и дистистилей *Marimerobius* G. Zal. (все ориг.)

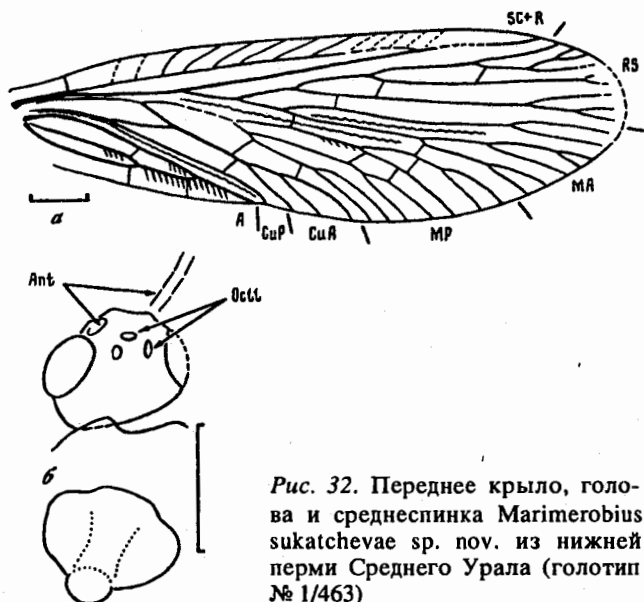


Рис. 32. Переднее крыло, голова и среднеспинка *Margimerobius sukatchevae* sp. nov. из нижней перми Среднего Урала (голотип № 1/463)

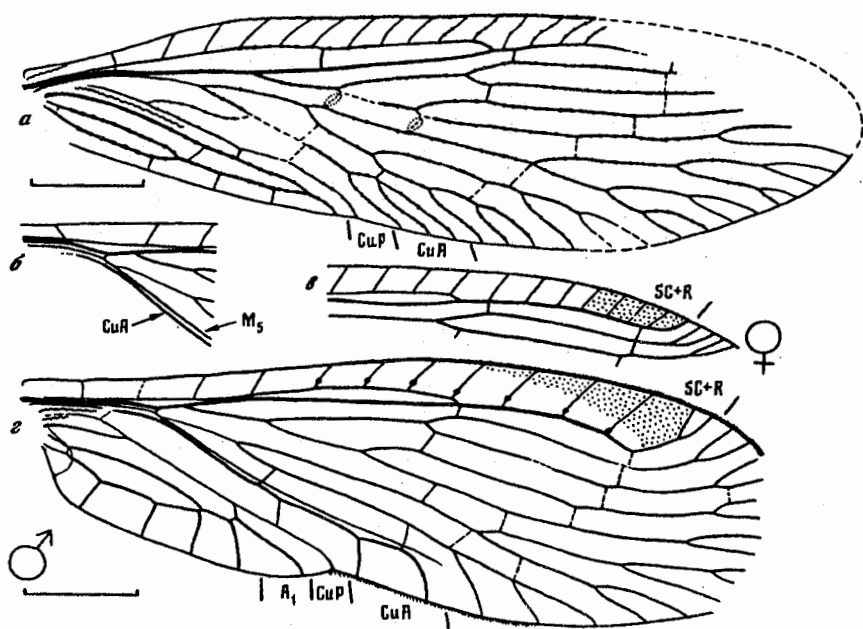


Рис. 33. Крылья ручейника *Permeroperis gamosa* Sukatch. из верхней перми Восточного Казахстана

*a* – переднее крыло (голотип № 2495/3); *б-в* – фрагмент основания (рис. с прямого отпечатка) и передней дистальной части заднего крыла (голотип); *z* – заднее крыло (экз. № 2781/268); (все ориг.)

ницами возможно предположить, что позади восьмого сегмента находилось половое отверстие. Церки состоят из трех вытянутых члеников; основания церков расставленные (рис. 30, д). Яйцеклад не удалось увидеть ни на одном отпечатке как в караунгирской, так и в чеккардинской коллекции, так что большие сомнения вызывает и обнаружение его у североамериканских протомеропид Вильманом (Willmann, 1989 а).

Итак, попробуем сравнить протомеропид со скорпионницами и современными ручейниками. Поскольку тела их предполагаемых предков – скорпионниц Kaltanidae пока не известны, то в этой ситуации можно использовать хорошо изученных скорпионниц Permochoristidae. Тем более, что это семейство, как вероятно и протомеропиды, является ближайшим потомком калтанид.

Семейства Protomeropidae и Permochoristidae сохраняют в строении тела много общих примитивных признаков. Так, простые глазки у них расположены единой группой, что свойственно скорее скорпионницам, включая большинство современных семейств. У рецентных ручейников оцелли расползаются в стороны или редуцируются вовсе. Автору известен только один вид – *Stenopsyche marmorata* Nav., у которого глазки находятся довольно близко друг к другу, но и там, в сравнении с протомеропидами, они выглядят расставленными.

У протомеропид не обнаружены и волосистые бородавки, столь характерные для головы, передне- и среднеспинки нынешних ручейников. Скutelлумы далеко торчат назад, округлой формы. Плевральный отдел кажется менее наклоненным, а тазики более широкими. На ногах вообще нет типичных для ручейников предвершинных шпор.

Гениталии самцов протомеропид до деталей (на отпечатках!) совпадают с гениталиями скорпионниц пермохористид. У самок сохраняются трехчлениковые церки, что свойственно почти всем скорпионницам, но лишь в исключительных случаях встречаются у ручейников, хотя даже у них (некоторые Glossosomatidae) в составе церок остается всего два членика (Иванов, 1988).

Подводя итог, можно сказать, что морфологически протомеропиды еще очень незначительно отличались от скорпионниц, по крайней мере походили гораздо больше на них, чем на ручейников.

Рассмотрим теперь особенности морфологии ручейников из семейства Microptysmatidae. Их строение уже изучалось на примере *Kampanora rotundipennis* Mart. из местонахождения Сояна (Иванов, 1988). Из этого исследования, выполненного на высоком уровне, следовало, что микроптиматиды, помимо анальной петли в передних крыльях, имеют еще целый ряд признаков, объединяющих их с современными ручейниками: простые глазки расположены по краям головы, на голове имеются прекрасно развитые бородавки, переднеспинка тоже с бородавками, ноги с крупными апикальными и субапикальными шпорами, церки только двучлениковые. Переизучение материала однако показывает, что сходство микроптиматид с ручейниками оказывается не столь уж значительным. Так, выпуклая структура на темени у *K. rotundipennis*, принятая за бородавки, может быть проинтер-

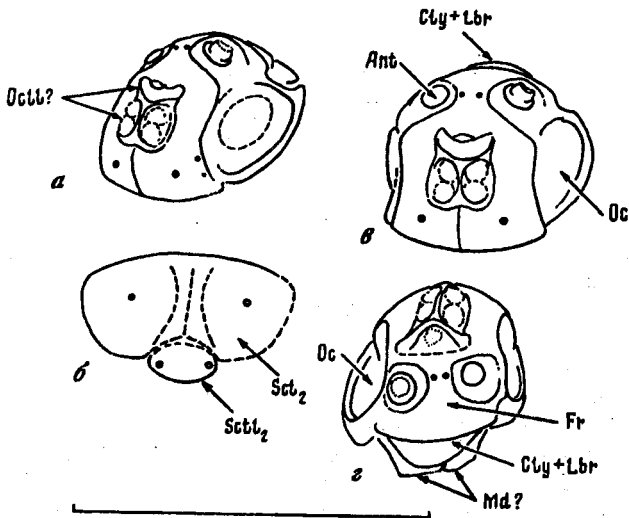


Рис. 34. Голова и среднеспинка ручейника *Kamoranogra rotundipennis* Mart. из верхней перми Архангельской обл.: а – голова латеродорсально; б – среднеспинка сверху; в – голова сверху; г – голова спереди (экз. № 3353/1031): (все ориг.)

претирована и как три простых глазка, расположенных единой приподнятой группой (рис. 34; табл. VI, фиг. 1–3). Тут нужно отметить, что по аналогии с *K. rotundipennis* сходная фигура на голове нижнепермского вида *K. uralensis* (Mart.) ранее принималась за бородавки и самим автором (Новокшионов, 1992 а). Конечно, предложенное понимание обсуждаемой структуры тоже не бесспорно, так как уж очень необычную форму имеют два задних глазка, состоящие каждый из двух половинок. Однако на теменные бородавки она похожа еще в меньшей степени. Две широко расставленные плоские бородавки на затылке у *K. rotundipennis* не обнаружены, но затылок по бокам с редкими ямками – основаниями крупных щетинок. Структуры, обозначенные как простые глазки, не обнаружены. Верхняя губа (в обозначении Иванова) на самом деле не цельная, она разделена примерно посередине и состоит из двух половинок. Учитывая это обстоятельство, а также нехарактерное для верхней губы очень раннее начало, можно предполагать, что речь идет о хорошо развитых мандибулах. Бородавки на переднеспинке не обнаружены, поскольку сама переднеспинка на отпечатках плохо сохранилась. Не найдены с уверенностью и апикальные и субапикальные шпоры. К достаточно подробному описанию В.Д. Иванова можно добавить, что между основаниями антенн имеются две ямки – основания крупных щетинок; аналогичные парные ямки имеются на скутуме и скутеллуме среднеспинки.

Недавно был детально описан другой, сходный с микроптизматидами пермский ручейник – *Uraloptysma maculata* Ivanov, 1992 из

местонахождения Чекарда (Иванов, 1992). Поскольку у него обнаружилась многоветвистая SC, было установлено новое семейство *Uraloptysmatidae*, так как считалось, что у микроптизматид SC лишь с одной-двумя ветвями (Сукачева, 1982). Когда оказалось, что многоветвистая SC хорошо заметна на многих крыльях микроптизматид (рис. 35, а) и "пропадает" только на отпечатках плохой сохранности, уралоптизматиды были синонимизированы с *Microptysmatidae* (Novokschonov, 1993 d). Описание *Uraloptusma maculata* (= *Камораногра uralensis* (Martynov, 1940)) сделано весьма тщательно, однако переизучение голотипа все же выявило некоторые неточности: челюстной щупик не сужающийся к концу, на самом деле он более длинный и расширенный в дистальной части (табл. VI, фиг. 4); не обнаружены с уверенностью субапикальные и апикальные шпоры на передних голених; ощущение массивного эдеагуса с придатками возникло из-за наложившихся друг на друга краев базистилей. Жилкование кубитоанальной области заднего крыла было изучено только по противоотпечатку, отчего восстановлено, как кажется, не совсем правильно.

Характерное для микроптизматид жилкование передних крыльев в течение всей перми изменялось очень незначительно, чего нельзя сказать о их задних крыльях. Наибольшим образом здесь модифицируется анальная область. Если у нижнепермских чекардинских микроптизматид все анальные жилки самостоятельно выходят на край крыла, демонстрируя только слабую тенденцию к формированию петли, то у верхнепермских (татарских) караунгирских видов две последние анальные жилки сливаются друг с другом, а их общее окончание может теряться в мембране крыла, далеко не достигая его края (рис. 35, б-в). Странно, что до некоторой степени сходная тенденция наблюдается и в семействе *Protomeropidae* – у позднепермских форм в задних крыльях тоже развивается нечто похожее на анальную петлю (рис. 33, г).

Одно из возможных объяснений появления анальной петли в задних крыльях протомеропин (для *Cladochoristidae* неизвестно) уже приводилось в литературе (Новокшонов, 1992 б): необходимость стабилизации петли в передних крыльях привела к чрезмерному укреплению ее закладки в онтогенезе, с вовлечением в процесс и задних крыльев. Можно также рассматривать петлю в задних крыльях, как адаптацию к полету, и это в особенности относится к протомеропидам из Караунгира, имеющим расширенное анальное поле, пересеченное рядом крепких, перпедикулярных заднему краю крыла жилок. Но в таком случае остается непонятным, почему, раз возникнув и будучи при этом полезной, петля пропадает у более поздних ручейников.

Строение гениталий обоих полов микроптизматид можно рассмотреть на примере *Камораногра uralensis* (Mart.) из Чекарды. Стройное брюшко самцов было снабжено на конце двучлениковыми придатками, форма и устройство которых не отличались от таковых у *Magimerobius*: базистили сбоку заметно более широкие, чем сверху; дистистили вытянутые, без выростов, складывались в направлении вверх и внутрь (рис. 35, а-в). Внутренние структуры гениталий вероятно слабо склеротизованные. Характер сочленения базистилей

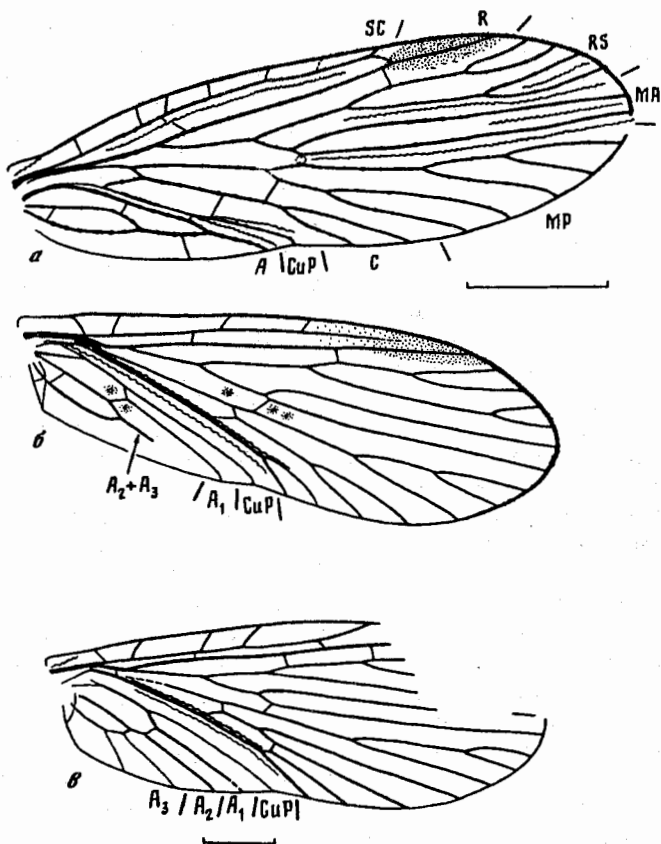


Рис. 35. Крылья ручейников рода Камораногра Mart.

*а-б* – переднее и заднее крылья Камораногра *pritykinae* (Sukatch.) из верхней перми Восточного Казахстана (№№ 2781/261 и 2781/265); *в* – заднее крыло Камораногра *uralensis* (Mart.) из нижней перми Среднего Урала (экз. № 1700/1829): (все ориг.)

разглядеть не удалось. Брюшко самок сравнительно толстое, вершина его заостренная, вытянутая, с членистыми (похоже, что с трехчлениковыми) церками (рис. 36, 2). Внутри последних сегментов располагались длинные аподемы (они прекрасно сохранились и у *K. rotundipennis*: Иванов, 1988).

Основные отличия микропозиматид от имаго современных ручейников заключаются в отсутствии бородавок и предвершинных шпор, прекрасно развитых мандибулах, необычном строении простых глазков (если это именно они!), богатом жилковании крыльев и, что может оказаться очень важным, иным расположением нигм (= фасеточных органов). Они обнаружены только на одном отпечатке заднего крыла Камораногра *pritykinae* Sukatch. (рис. 35, б): три нигмы находятся между МА и МР, одна-две между первой и второй анальными жилками. У

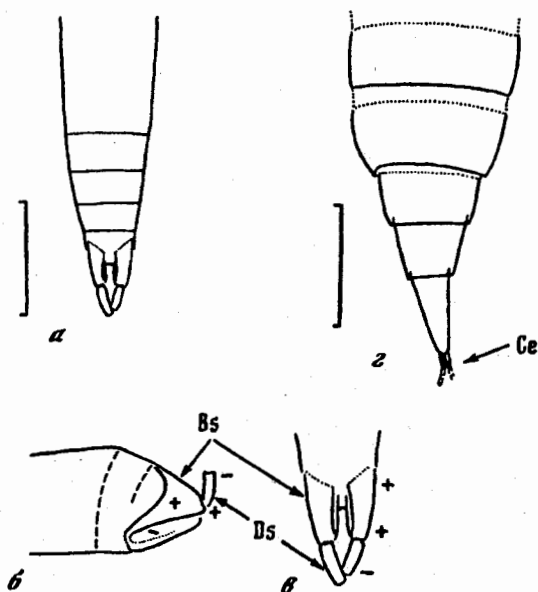


Рис. 36. Строение брюшка у *Cameroperla uralensis* (Mart.) из нижней перми Среднего Урала

*a* – конец брюшка самца вентрально (экз. № 1/146); *б-в* – базистили и дистистили (вне масштаба): сбоку (экз. № 1700/2216), снизу (экз. № 1/146); *z* – конец брюшка самки с церками (экз. № 1700/1830): (все ориг.)

современных ручейников, имеющих примитивный полный набор развилков, в передних и задних крыльях сохраняется максимум по две нигмы: одна в развилке MA, другая между MP и CuA.

Представители семейства Cladochoristidae до сих пор известны лишь по передним крыльям, которые хорошо отличаются от крыльев современных ручейников многоветвистой субкостой. Среди других протомеропин они выделяются редукцией мелких конечных развилков, так что число ветвей RS+MA и MP становится таким же, как у примитивных рецентных форм.

Микропtizматиды и кладохористиды представляют собой более продвинутых потомков протомеропид, однако неизвестно, отделились они каждый самостоятельно или общим корнем, так как частичная редукция жилкования совсем не обязательно является синапоморфией. Решению этого вопроса препятствует полное отсутствие задних крыльев и остатков тел Cladochoristidae.

Пока неясно, какое из трех семейств подотряда Protomeropina дало начало современным ручейникам. Предполагалось, что такой предковой группой являются микропtizматиды (Сукачева, 1980б, 1982). Это мнение опиралось на ошибочное представление о редукции у них, подобно современным формам, большей части ветвей SC. Но обнаруженная многоветвистая SC и анальная петля в задних крыльях поздне-

пермских микроптитизматид делают сомнительной их роль прямых предков поздних ручейников. Правда, ветви SC могли редуцироваться, а анальная петля в задних крыльях есть и у некоторых современных ручейников – многих Hydroptilidae, отдельных видов Molannidae, Beraeidae, Lepidostomatidae и Ecnomidae. Однако перечисленные таксоны имеют значительно модифицированное жилкование, петля у них выглядит по разному, а это позволяет предполагать, что она приобрелась ими независимо. Гораздо большие затруднения вызывает положение нигм в крыльях микроптитизматид. Если принять за установленный факт, что у всех представителей этого семейства фасеточные органы располагались так же, как у *K. pritykinae*, то совершенно непонятно, каким образом они могли переместиться в положение, свойственное современным ручейникам. Допустим, что нигмы у древнейших ручейников Protoemeropidae были многочисленными, как это имеет место у пермских скорпионниц (Новокшенов, 1994б). Далее они подверглись значительной редукции, так что у рецентных форм их остается в лучшем случае две, причем находятся они в развилке MA и позади MP. У микроптитизматид же мы тоже застаем лишь остатки нигм, но их редукция уже прошла не по типу современных ручейников. Последующее их перемещение в другие системы жилок кажется очень маловероятным.

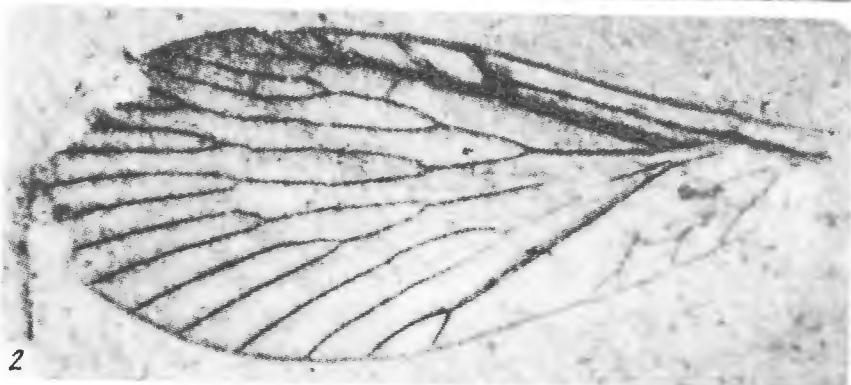
Р. Вильман, рассматривая возможную связь кладохористид с поздними ручейниками, пришел к выводу, что многоветвистая SC появилась у них вторично, так что, учитывая редукцию остального жилкования, именно они могут быть наиболее близки к корням современных Phryganeida (Willmann, 1989a). Возможность вторичной полимеризации SC он подтверждает тем, что аналогичная ситуация наблюдается и у современного ручейника *Perissoneura paradoxa* McL. Не считая подобную параллель бесспорной, отметим, что кладохористиды выдвигались на роль предков и самим автором (Новокшенов, 1992 б; Novokshonov, Sukatcheva, 1993 b), хотя сейчас и эта точка зрения не выглядит абсолютно убедительной.

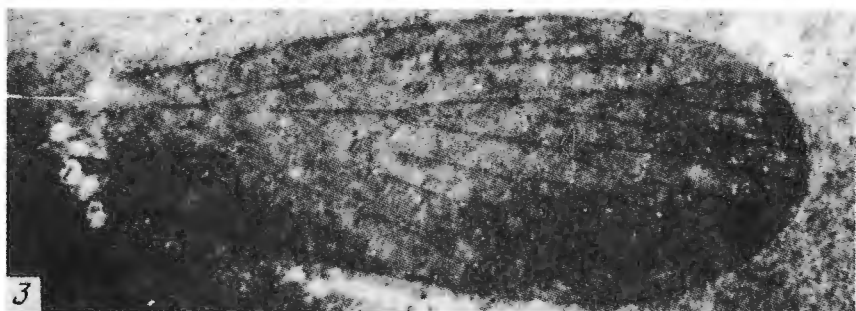
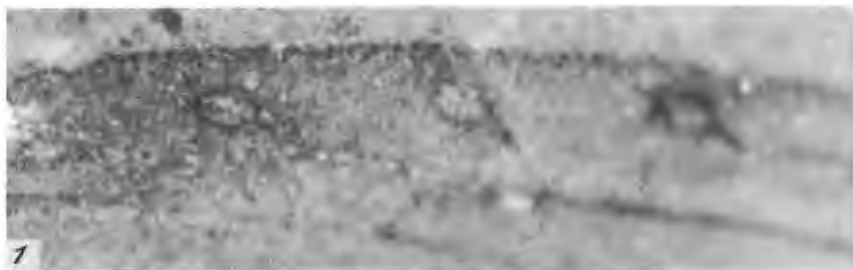
Приходится признать, что окончательное решение вопроса, кто из протомеропин, кладохористиды или микроптитизматиды, дали начало современным ручейникам, еще невозможно.

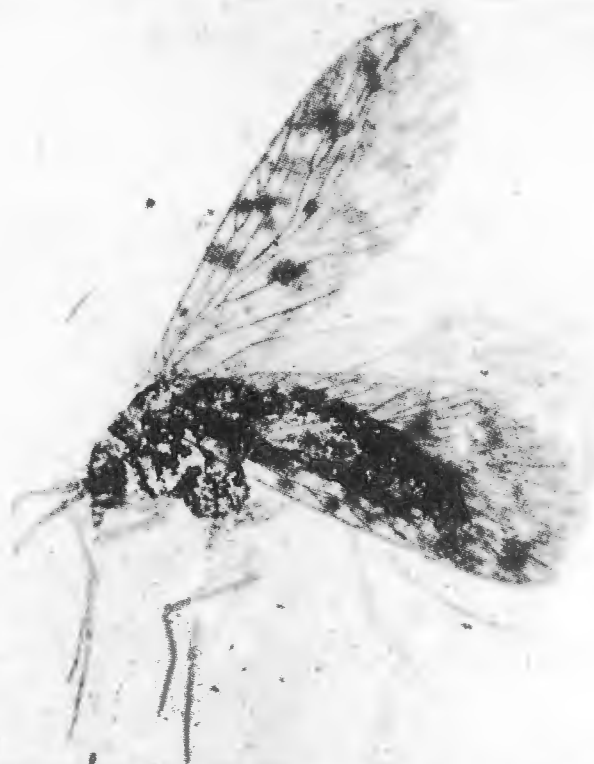
Осталось обсудить систематическое положение пермских ручейников. Выявленное значительное морфологическое сходство протомеропин со скорпионницами, и одновременно столь же сильное различие с нынешними ручейниками, неизбежно ставит вопрос о их таксономическом положении: считать протомеропин действительно ручейниками или же еще скорпионницами?

Современные ручейники имеют водную личинку, которая достаточно хорошо отличается от личинок скорпионниц. Только ручьевые личинки Nannochoristidae в общем похожи на личинок ручейников, но это семейство появляется гораздо позднее, в мезозое. Поэтому, если бы удалось обнаружить в перми личинок, напоминающих обликом ручейников, можно было бы отождествить их с какой-либо группой Protoemeropina. Но они отсутствуют в многочисленных и разнообразных

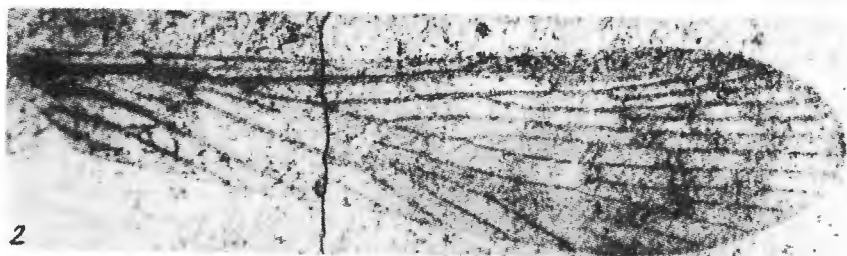




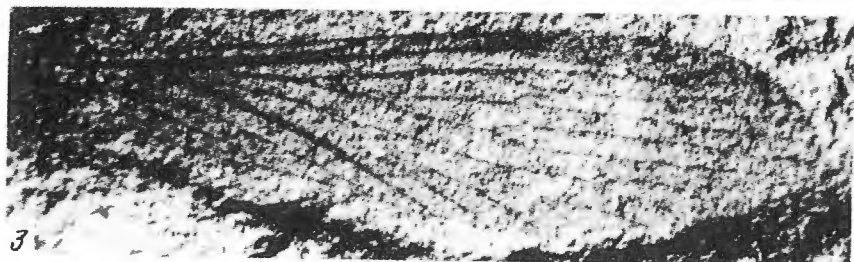




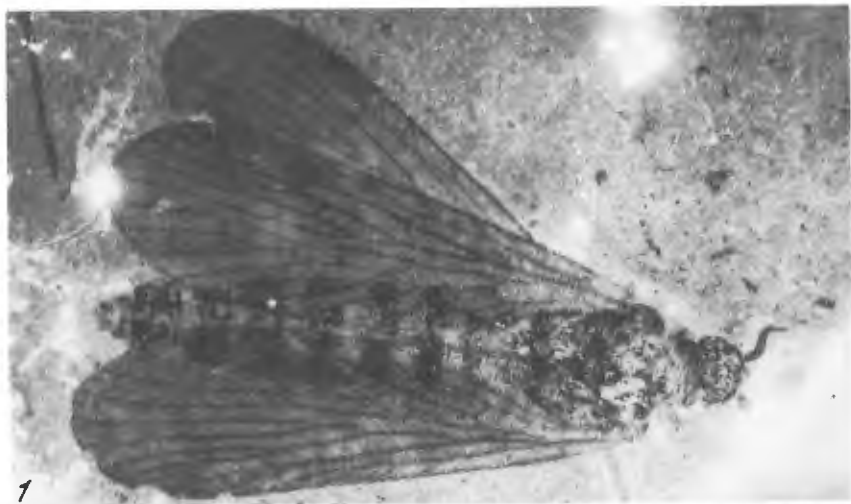
1

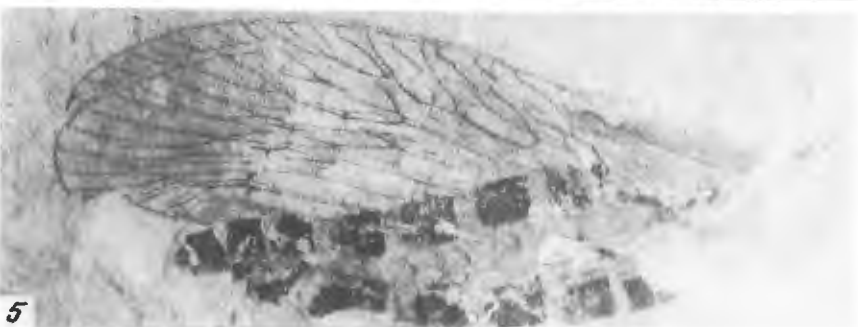
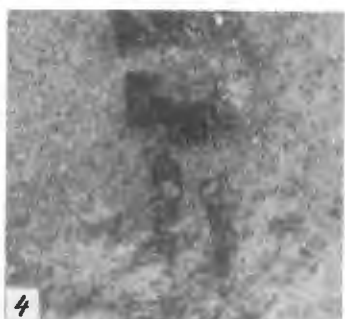
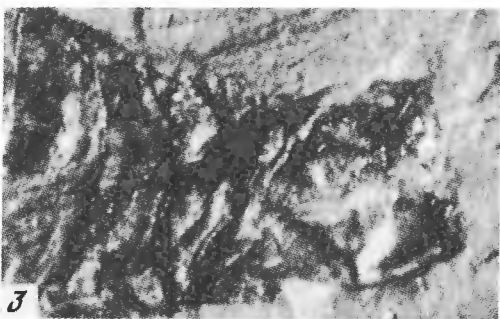
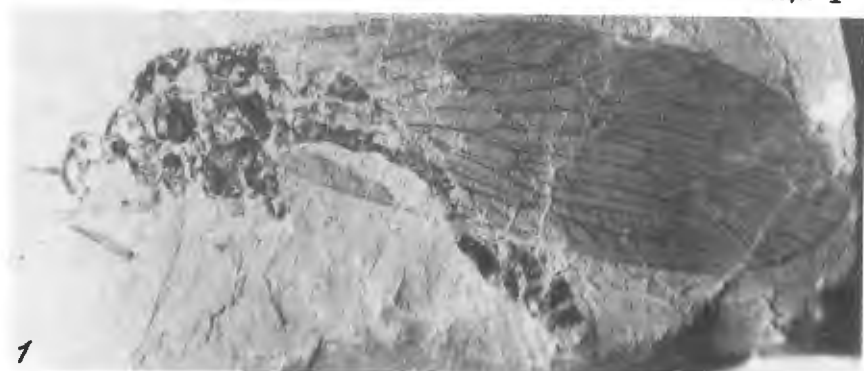


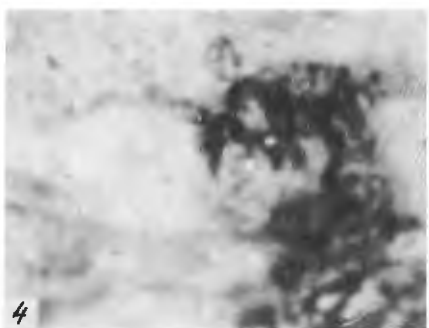
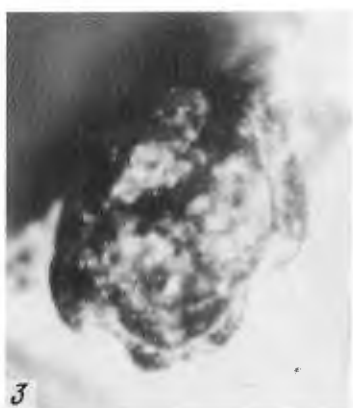
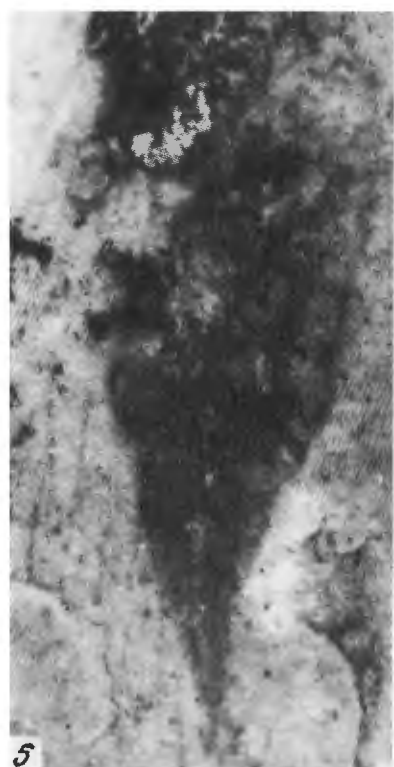
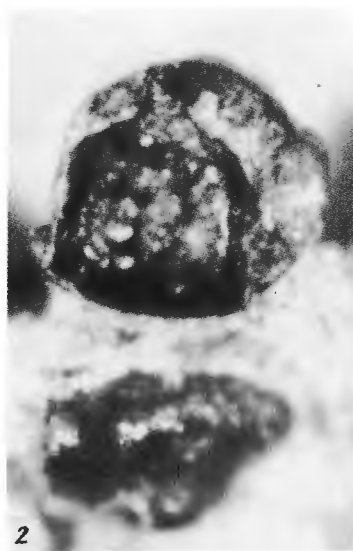
2

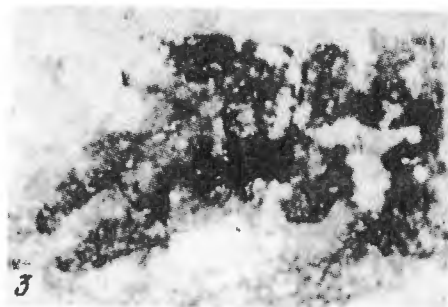
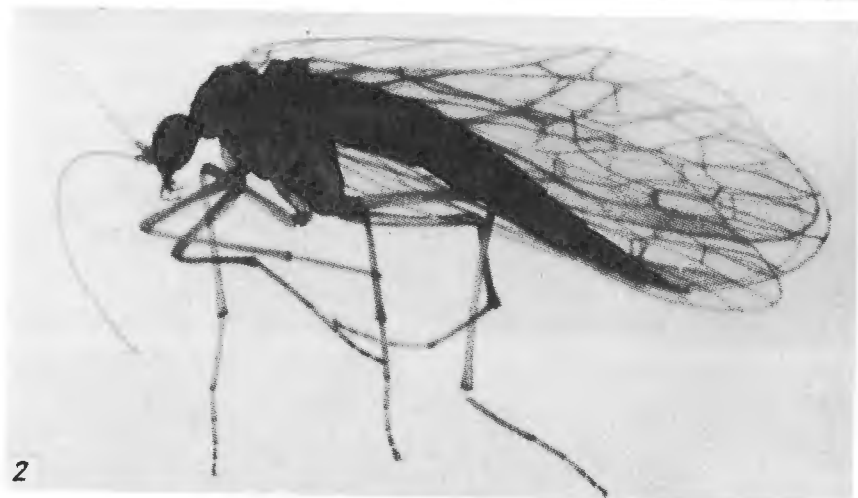


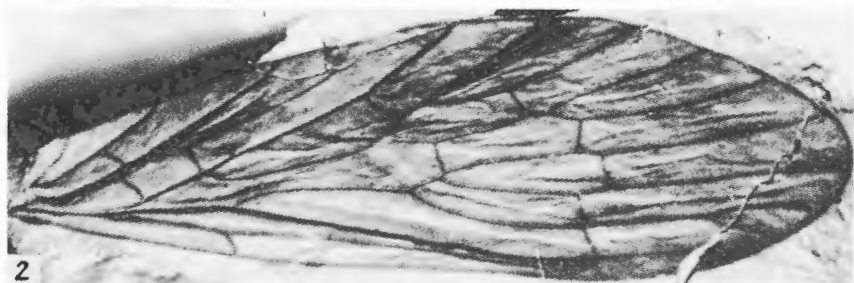
3



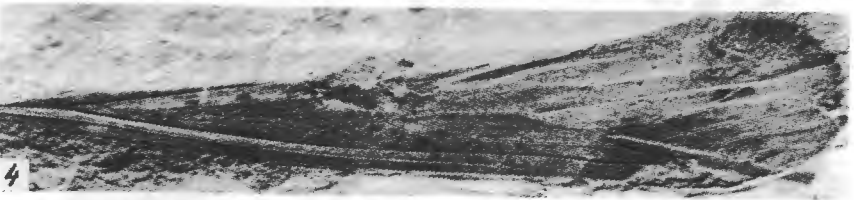
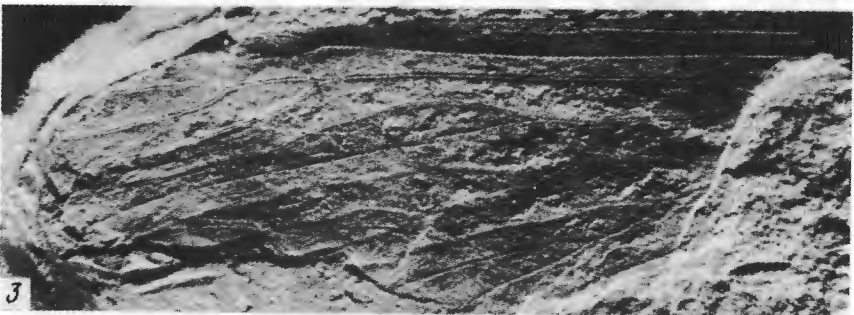
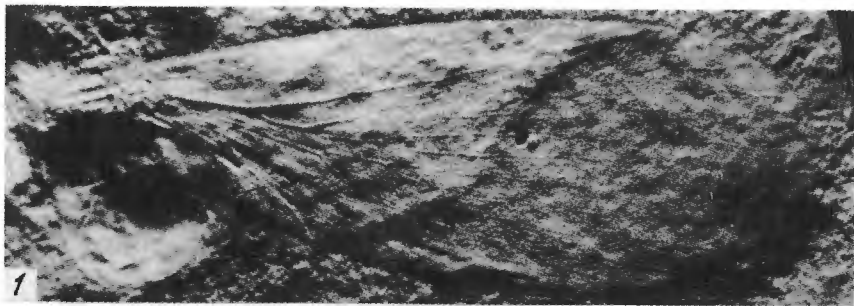


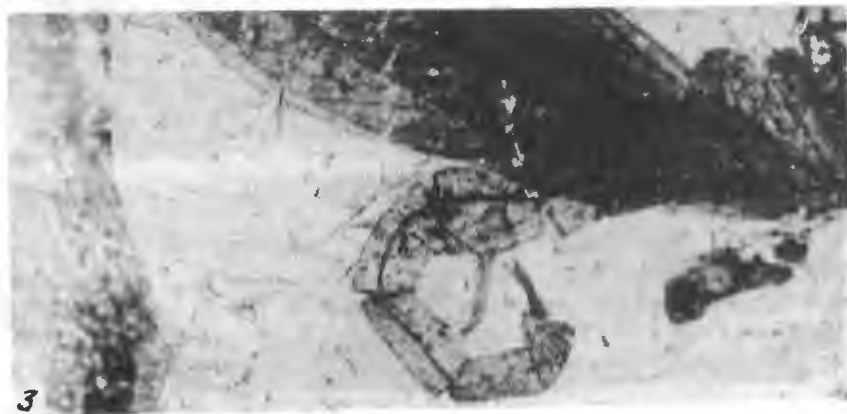
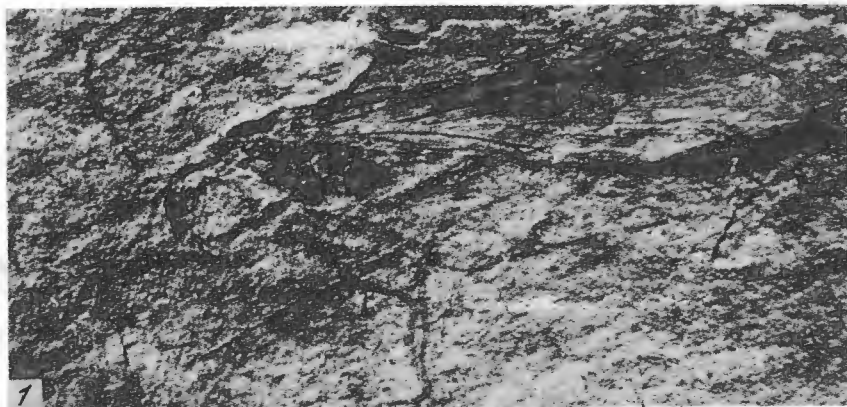












пермских захоронениях, отсутствуют несмотря на то, что остатки имаго протомеропин там обычны. Похоже, поэтому, что пермские ручейники развивались не в воде, а на суше, возможно близ водоемов, среди растительных остатков. Кроме того, чешуекрылые, взявшие начало от ранних *Phryganeida*, представлены в настоящее время почти исключительно сухопутными формами (есть водные, но явно вторично). Автору известна лишь одна синапоморфия(?) гусениц бабочек и личинок ручейников – шелкоотделение лабиальных желез, но эта способность достаточно свободно развивается параллельно в разных группах насекомых. Таким образом, пусть на основе только косвенных данных, поскольку строение имаго ничего не дает в плане установления образа жизни личинок, можно предполагать, что ручейники *Protomeropina* экологически оставались скорпионницами.

С другой стороны, нет оснований думать, что петля в передних крыльях протомеропин приобретена ими независимо от поздних ручейников. Структура петли у них совершенно одинаковая и четко отличается от петли в других отрядах насекомых-перепончатокрылых, равнокрылых и др. Скорее всего они на самом деле представляют группу, давшую современных ручейников. Поэтому предлагается пока не исключать протомеропин из отряда *Phryganeida*, и вслед за Сукачевой (1989б, 1982) считать их самым архаичным подотрядом ручейников.

По-видимому только в триасе осуществляется переход личинок к обитанию в воде, происходит дивергенция на современные подотряды. Но триасовые отложения крайне бедны остатками ручейников, их относительное количество даже в богатых местонахождениях никогда не достигает среднего палеозойского уровня. Лишь со второй половины юры ручейники начинают попадаться довольно часто и представлены там несколькими семействами и обоими современными подотрядами (Сукачева, 1980б, 1982).

#### С Е М Е Й С Т В О PROTOMEROPIDAE TILLYARD, 1926

##### Р о д *Marimerobius* G. Zalesky, 1946

##### *Marimerobius sukatchevae* Novokshonov, sp. nov.

Название вида в честь палеознтомолога Сукачевой И.Д.

Голотип – ПУ, № 1/163, прямой и обратный отпечаток целого насекомого (самка); Чекарда; нижняя пермь, кошелевская свита.

Описание (рис. 32). Передний край переднего крыла почти прямой. SC длинная, оканчивается намного дистальнее середины длины крыла. RS и MA ветвятся примерно на одном уровне. Передняя ветвь RS и задняя ветвь MA с длинными развилками, обильно дихотомирующими перед выходом на край крыла. RS+MA с шестнадцатью окончаниями, MP значительно более обедненная, всего с семью окончаниями. Основания CuA и M<sub>5</sub> хорошо развиты, примерно одинаковой длины. CuA с тремя окончаниями. Дистальный участок из трех слившихся анальных жилок довольно длинный, равен A<sub>2</sub>+A<sub>3</sub>.

**Размеры**, мм: длина переднего крыла – 11,2.

**Сравнение.** От типового вида отличается гораздо меньшими размерами и, возможно, впадением SC в R.

**Замечания.** В работе Ю. Залесского (1946) с описанием типового вида *Magimerobius splendens* допущена неточность. В диагнозе рода указана длина передних крыльев – 19 мм, а при характеристике вида – 10 мм. Правильной следует считать первую цифру (промеры автора по двум синтипам Залесского в коллекции МГРИ).

**Материал.** Кроме голотипа из того же местонахождения паратип № 1/444.

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ СОВРЕМЕННЫХ СЕМЕЙСТВ СКОРПИОННИЦ ПО ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ

В рецентной фауне известно девять семейств скорпионниц (Kaltenbach, 1978). Вопросы происхождения современных семейств *Panorpida* занимались разные авторы, однако схемы, в которую бы одинаково хорошо укладывались результаты палеонтологических исследований и данные по морфологии рецентных форм, до сих пор не создано. Первые заслуживающие внимания филогенетические деревья (Мартынова, 1959; Hennig, 1969) базировались на анализе жилкования ныне живущих и отчасти ископаемых скорпионниц, причем не включали бескрылые таксоны (*Boreidae* и *Apteropanorpidae*). Считалось, что среди рецентных семейств наиболее обособленное положение занимают *Eomeropidae* и *Meropidae*, т. е. семейства с многожилковыми крыльями. *Choristidae* и *Nannochoristidae* представляли собой вторую обособленную группу. Отдельные, чуть более молодые ветви образовывали *Bittacidae* и *Panorpidae* + *Panorpodidae*. Позднее Н. Пенни (Penny, 1975), используя некоторые особенности морфологии имаго и личинок, несколько модифицировал схему, внес туда бореид и аптеропанорпид, и впервые предположил близость *Eomeropidae* не к *Meropidae*, а к *Panorpidae*. Пенни, к сожалению, крайне недостаточно использовал палеонтологический материал, что несколько не удивительно, ведь имевшиеся к тому времени описания ископаемых скорпионниц нередко были иллюстрированы малоподробными или же не очень точными рисунками. Слабые места предложенной им филогении указаны И.Д. Сукачевой (1980а). Более правдоподобные, как потом оказалось, результаты были получены при изучении и сравнении брюшка самок в разных современных семействах скорпионниц (Mickoleit, 1978). Именно тогда стало выясняться, что наннохористиды, похоже, являются наиболее примитивным рецентным семейством. Выводы Г. Миколайта были подтверждены после детального изучения самцовых гениталий ныне живущих скорпионниц (Willmann, 1981а). Так возникла схема, наглядно показывающая последовательность отхождения современных семейств от общих предков (Willmann, 1983): *Nannochoristidae*, *Bittacidae*, *Meropidae*, *Boreidae*, *Eomeropidae*, *Apteropanorpidae*, *Choristidae*, *Panorpodidae*, *Panorpidae*. Несмотря на тщательность проделанной работы, предложенная Вильманом реконструкция филогенеза, на наш взгляд, кое-где уязвима в морфологическом отношении. Например, сомнительной показалась синапоморфия, отделяющая ряд современных семейств от наннохористид и биттацид – удлинение у самцов тергита и стернита девятого сегмента. По крайней мере для *Nanno-*

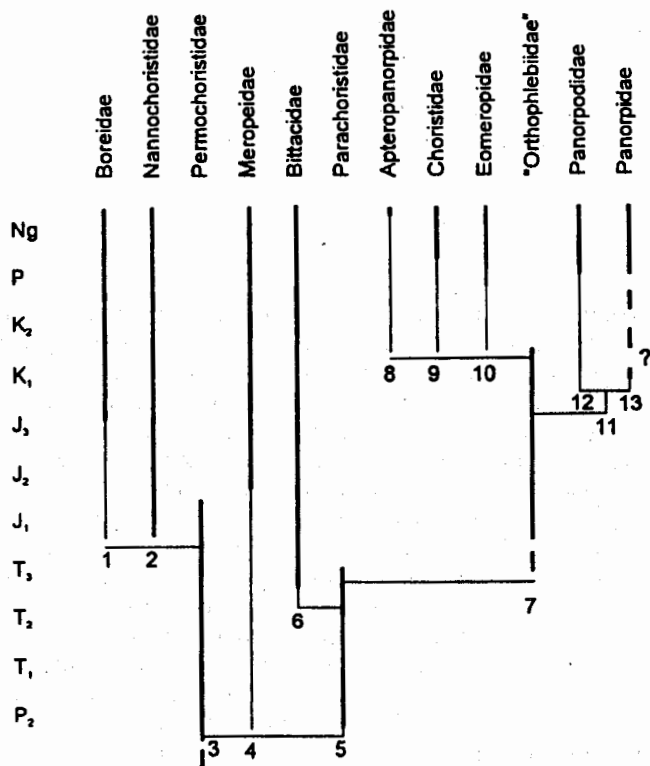


Рис. 37. Схема родственных связей современных семейств скорпионниц

Условные обозначения как на рис. 29. Комплексы синапоморфий (приведены подтвержденные на палеонтологическом материале, кроме таксонов, не известных в ископаемом состоянии):

1 – брюшко самки короткое и толстое; самка без крыльев, у самца крылья сильно редуцированы, соответственно упрощен скелет птероторакса; 2 – CuA в передних крыльях слита с MP на большом расстоянии; поперечная сиа-сип сдвинута базально на уровень развилка MP + CuA; базистили самца слиты в пузыревидную капсулу; антенны удлинены; скутеллумы укорочены; 3 – волоски на голених образуют четкие поперечные кольца; 4 – крылья тяжелые с бугорчатой мембраной и толстыми жилками; С с густыми поперечными кольцами, SC многоветвистая; 5 – RS гребенчатый; волоски на бедрах образуют четкие поперечные кольца; 6 – крылья узкие, со стебельчатым основанием; CuA в переднем крае временно сливается с MP; MA<sub>2</sub> выпуклая; ствол MA + MA<sub>1</sub> с характерным изгибом к переднему краю крыла; в заднем крыле CuA выпуклая; 7 – костальное поле переднего крыла узкое; MP с 5 ветвями; свободное основание M<sub>5</sub> десклеротизовано до слабой прозрачной жилки, CuA без излома при слиянии с M<sub>5</sub>; 8 – у обоих полов крылья полностью редуцированы; 9 – в переднем крыле костальное поле в базальной половине расширено, CuA укорочена и слита с MP в точке отхождения M<sub>5</sub>; 10 – жилкование полимеризовано до густой сети; R, RS + MA и MP в основании тесно сближены, затем расходятся, образуя "трезубец"; 11 – в обоих крыльях MP четырехветвистая; в заднем крыле CuA выпуклая; тергит и стернит 7 самца слиты в кольцо; 12 – в переднем крыле R с резким изломом у вершины; M<sub>4</sub> без излома в основании; в заднем крыле поперечная a<sub>1</sub>-a<sub>2</sub> сдвинута базально, на уровень CuP + A<sub>1</sub>; 13 – тергит и стернит 6 самца слиты в кольцо

choristidae было бы правильнее, наоборот, допустить вторичное укорочение девятого стернита. Самки большинства бореид имеют сильно измененный конец брюшка (развивается "яйцеклад"), так что каудальное смещение полового отверстия у них могло произойти независимо от других семейств.

После обработки обширных коллекций Палеонтологического института РАН оказалось возможным более или менее существенно уточнить корни большинства рецентных семейств. Их происхождение подробно (насколько это сейчас возможно!) разбирается отдельно для каждого семейства, за исключением *Arteropanopridae*, которые не известны в ископаемом состоянии. Представления автора о родственных взаимоотношениях современных *Panoprida* отражены на рис. 37.

#### С Е М Е Й С Т В О NANNOCHORISTIDAE TILLYARD, 1917

Наннохористиды – единственная современная группа скорпионниц, имеющая водных личинок. В нынешней фауне насчитывается менее десятка видов двух родов, а распространение рецентных представителей семейства ограничено Южным полушарием (юг Австралии, Тасмания, Новая Зеландия, юг Южной Америки). Обычно считают, что древнейшие наннохористиды известны уже из палеозоя. К этому семейству традиционно относят два рода: *Nannochoristella* Riek и *Neochoristella* Riek из поздней перми Австралии (Riek, 1953; Сукачева, 1980 а; Willmann, 1989 а). Столь раннее их появление показалось тем более правдоподобным, когда было показано, что наннохористиды по строению гениталий примитивнее всех других ныне живущих скорпионниц (Mickoleit, 1978; Willmann, 1981 а). В результате наннохористиды оказались самым древним из доживших до наших дней семейством скорпионниц. Сочетание особенностей распространения современных и ископаемых форм, а также палеозойский возраст первых находок позволяли рассматривать это семейство в качестве несомненного реликта Гондваны (McAlpin, 1972 и др. – цит. по. Еськов, 1984). Лишь недавно наннохористиды были обнаружены в нижне- и среднеюрских отложениях Бурятии (Сукачева, 1985) и нижнем мелу Якутии (Sukacheva, 1993), причем из Бурятии известны как имаго, так и характерные для семейства личинки.

Просмотр обширных коллекций мезозойских скорпионниц, хранящихся в Палеонтологическом институте РАН и собранных в различных регионах бывшего СССР и Монголии показал, что в юре и отчасти в мелу семейство *Nannochoristidae* было более разнообразным, чем в настоящее время. При этом большинство мезозойских представителей демонстрируют примитивные признаки, не встречающиеся или очень нехарактерные для современных наннохористид (рис. 38): SC нередко сохраняет две передние ветви (рис. 39, б, г; 40) и впадает в передний край крыла (последнее, правда, случается и у некоторых рецентных форм: Willmann, 1989 а); на RS часто остается развилка (рис. 39, б, в; 40); конечные развилки более глубокие; костальное поле между гумеральной жилкой и передней ветвью SC не расширенное.

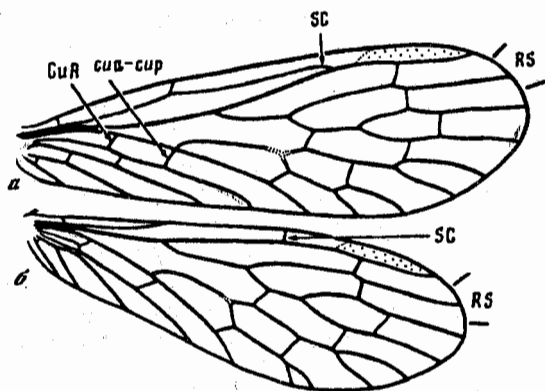


Рис. 38. Крылья рецентной *Nannochorista neotropica* Navas (а-б): (из Willmann, 1989а)

Поэтому крылья многих мезозойских наннохористид внешне напоминают крылья продвинутых *Permochoristidae* (например: *Xenochorista* Riek; *Mesopanoropes* Till.; *Austrochoristella* Willm.). Но такое сходство при ближайшем рассмотрении оказывается во многом мнимым и объясняется общей тенденцией к редукции жилкования. Принципиально крылья наннохористид отличаются от таковых пермохористид характером слияния CuA и MP (табл. VIII). У пермохористид, несмотря на наблюдающуюся у ряда форм склонность к слиянию указанных жилок, поперечная жилка *cuA-cup* всегда оказывается намного дистальнее точки расхождения CuA и MP. У наннохористид, кроме того, отсутствует точечный десклеротизованный участок в основании MA, характерный для пермохористид и ряда производных семейств.

Количество ветвей SC и окончаний RS, строго определенное у рецентных наннохористид, у ископаемых представителей подвержено различным вариациям. Наряду с формами, почти не отличающимися от современных (рис. 39, а), попадаются крылья с одной ветвью SC, но с развилком на RS (рис. 39, в); либо с простым RS, но двумя ветвями SC (рис. 39, г). Длина развилка на RS крайне не выдержана, так что он может быть и сидячим, и в той или иной степени стебельчатым. Создается впечатление, что в мезозое часть крыловых признаков у этой группы скорпионниц еще не устоялась. Задние крылья мезозойских наннохористид, где они известны, уже демонстрируют свойственное этому семейству укорочение SC. При этом на RS нередко сохраняется развилок. Строение тела ископаемых наннохористид, когда таковые сохранились, не противоречит включению их в это семейство: короткий роstrum, расширенные последние членики нижнегубных щупиков, хаотическое опушение ног, строение самцовых гениталий, являются типичными для семейства (рис. 40, в; табл. VII).

В более древних мезозойских отложениях (триасовых) пока нет остатков, которые можно было бы с уверенностью отождествить с



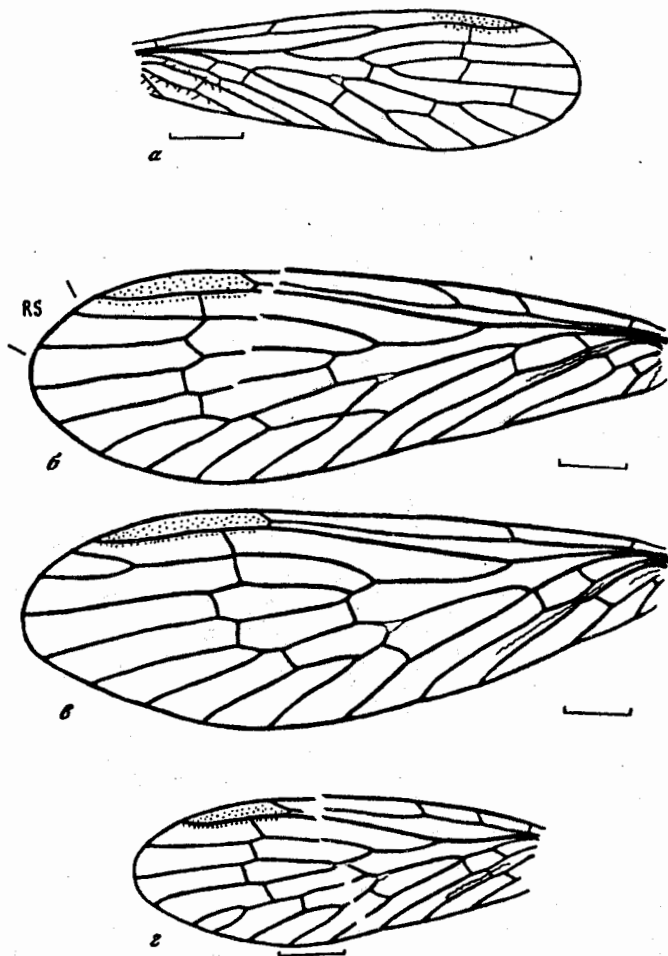


Рис. 39. Передние крылья мезозойских скорпионниц семейства Nannochoristidae  
 а – *Dahurochorista scita* Sukatch. из нижней или средней юры Забайкалья (голотип);  
 б-г – из средней юры Красноярского края; б – *Itaphlebia jeniseica* sp. nov. (голотип  
 № 1255/1547); в – *I. reducta* sp. nov. (голотип № 1255/1551); г – *Tarantogus sibiricus* sp. nov.  
 (голотип № 1255/1546): (а – ориг.)

нанохористидами. Они неизвестны и среди очень представительной неописанной коллекции триасовых скорпионниц их местонахождения Джайлоучо (Киргизия).

Большие сомнения, в связи с вышесказанным, вызывает отнесение к нанохористидам позднепермских австралийских *Neochoristella* и *Nannochoristella*, которые выглядят более прогрессивно, чем большинство юрских и раннемеловых нанохористид, а *Nannochoristella*, кроме того, даже продвинутое всех рецентных форм, поскольку обладает всего трехветвистой МР. В то же время у этого рода поперечная

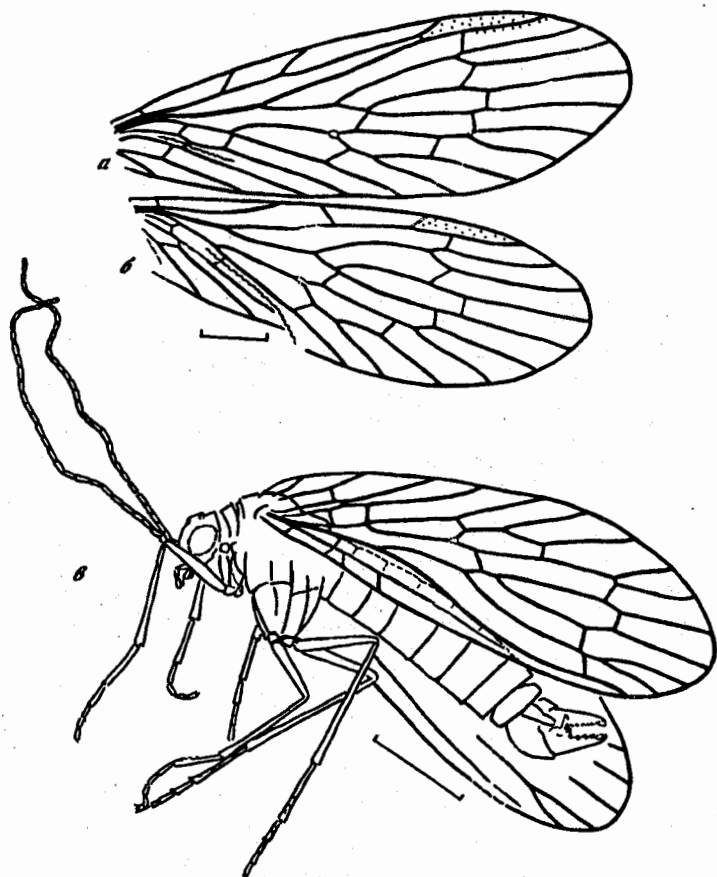


Рис. 40. Мезозойские скорпионницы семейства Nannochoristidae

а-б – переднее и заднее крылья *Itaphlebia multa* sp. nov. из средней юры Красноярского края (голотип № 1255/1555(1556)); в – общий вид *I. shagovi* sp. nov. из верхней юры Казахстана (№ 2239/1816)

сиа-сир остается в дистальном положении, что несвойственно наннохористидам (для *Neochoristella* положение указанной поперечной не установлено). В действительности ни редукция части окончаний MP, ни слияние CuA и MP, ни даже потеря развилка на RS не могут однозначно рассматриваться в качестве синапоморфий с наннохористидами. Первые два признака нередки среди скорпионниц, встречаясь в самых разных таксонах и вариантах: некоторые *Permochoristidae*, *Bittacidae*, *Meropeidae*, *Panorpididae* + *Panorpidae*. Простой RS возникает хотя и реже, но тоже независимо у разных скорпионниц: некоторые *Permochoristidae*, *Bittacidae*, *Permotipulidae*. Очень похоже, таким образом, что *Nannochoristella* и *Neochoristella* демонстрируют лишь поверхностное сходство с наннохористидами, основанное исключительно на конвергенции.

Из верхнепермских отложений Южной Африки известен еще один отпечаток крыла, предположительно ассоциированного Риком с наннохористидами (Riek, 1976). К сожалению это насекомое не было ни названо, ни изображено, а крайне недостаточное словесное описание не позволяет учитывать его при обсуждении вопроса о происхождении наннохористид.

Истинные наннохористиды начинают попадаться только с юры и берут начало от пермохористид, еще сохраняющих две передние ветви на SC и развилки на R. В то же время это были в определенном отношении продвинутые Permochoristidae, поскольку для них обычно характерна шестиветвистая MP, а CuA сливается с M<sub>3</sub> дистальнее начала последней (основание M<sub>3</sub> не редуцировано).

Помимо крыловых признаков можно указать на другие морфологические особенности наннохористид, проверенные на ископаемом материале и предположительно являющиеся апоморфными по отношению к пермохористидам: слитые в пузыревидную капсулу базистели, удлинённые антенны и укороченные скутеллулы.

Даже предполагая близкие родственные связи пермохористид и наннохористид, очевидно неверным было бы считать, что последние унаследовали водную личинку от своих предков. Несмотря на огромные по количеству остатков и числу местонахождений сборы имаго пермохористид, в пермских и триасовых отложениях пока не обнаружены личинки, сходные с наннохористидами. Сейчас можно допускать лишь околородное развитие пермохористид.

Переходя к собственно систематической части раздела, добавим, что после изучения автором типов некоторых ранее описанных мезозойских скорпионниц в семейство Nannochoristidae включены следующие роды: *Itaphlebia* Sukatch. (изначально род описан в семействе Mesoragnoptodidae – Сукачева, 1985); *Tarantogus* Sukatch. – (изначально род описан в сем. Mesopsychidae – Сукачева, 1985); *Undisca* Sukatch. (изначально род описан в сем. Mesopsychidae – Сукачева, 1990). Такому переносу во многом способствовали более поздние обширные сборы скорпионниц из тех же или близких местонахождений. Часть отпечатков из коллекции ПИН РАН, представляющих новые таксоны наннохористид, пока остается неопианной.

Учитывая вероятную значительную изменчивость мезозойских наннохористид по форме крыльев, количеству и длине развилков, числу ветвей на SC, нужно полагать, что системы ископаемых представителей семейства в определенной степени формальна.

### Р о д *Itaphlebia* Sukatcheva, 1985

*Itaphlebia*: Сукачева, 1985; с. 96.

Т и п о в о й в и д – *I. completa* Sukatcheva, 1985; средняя юра; Сибирь.

Д и а г н о з. Переднее крыло более или менее овальное, его передний край слабовыпуклый. SC с одной – двумя передними ветвями, впадает в передний край крыла. RS всегда с двумя окончаниями,

развилка сидячий или стебельчатый. Задние крылья в общем сходны с передними, отличаясь теми же признаками, что и у современных представителей семейства. Базистили самцов слиты в единую капсулу, дистистили с зубчиками по внутреннему краю. У самок церки трехчлениковые, с расставленными основаниями.

**С о с т а в.** Кроме типового, четыре нижеследующих вида.

**С р а в н е н и е.** От современных и большинства ископаемых родов отличается развилком на RS; от *Undisca Sukatch.* отличается не вытянутыми передними крыльями.

*Itaphlebia jeniseica* Novokshonov, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1

**Н а з в а н и е** вида от р. Енисей.

**Г о л о т и п** – ПИН, № 1255/1547, отпечаток и противоотпечаток переднего крыла хорошей сохранности; Красноярский край, Емельяновский район, левый берег р. Енисей, в 1,5–2 км от с. Кубеково; средняя юра, итатская свита.

**О п и с а н и е** (рис. 39, б). SC с двумя наклоненными ветвями; развилка на RS сидячий, немного короче ствола. Поперечная *tr-cua* длинная, сильно наклоненная. Поперечная *cua-cup* находится чуть дистальнее начала *CuA + M<sub>2</sub>*. Задний край крыла слабо выпуклый.

**Р а з м е р ы**, мм: длина переднего крыла – 9,5; ширина – 3,0.

**С р а в н е н и е.** От *I. reducta* sp. nov. отличается сидячим развилком RS, двумя ветвями на SC и менее выпуклым задним краем крыла; от других видов крупными размерами.

**М а т е р и а л.** Голотип.

*Itaphlebia reducta* Novokshonov, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 2

**Н а з в а н и е** вида от *reductus* (лат.) – отдаленный.

**Г о л о т и п** – ПИН, № 1255/1551, отпечаток и противоотпечаток переднего крыла; Красноярский край, Емельяновский район, левый берег р. Енисей, в 1,5–2 км от с. Кубеково; средняя юра, итатская свита.

**О п и с а н и е** (рис. 39, в). SC с одной ветвью, находящейся на уровне начала RS + MA; развилка на RS стебельчатый, в три раза короче ствола. Поперечная *cua-cup* находится базальнее начала *CuA + M<sub>2</sub>*. Задний край крыла сильно выпуклый.

**Р а з м е р ы**, мм: длина переднего крыла – 9,5; ширина – 3,1.

**С р а в н е н и е.** От *I. jeniseica* sp. nov. отличается стебельчатым развилком RS, единственной ветвью SC и более выпуклым задним краем крыла; от других видов крупными размерами.

**З а м е ч а н и я.** Учитывая неустойчивость крыловых признаков у мезозойских наннохористид, нельзя исключить, что *I. reducta* представляют собой уклоняющийся экземпляр *I. jeniseica*.

**М а т е р и а л.** Голотип.

*Itaphlebia multa* Novokshonov, sp. nov.

Название вида от *multus* (лат.) – многочисленный.

Голотип – ПИН, № 1255/1555 (=1556), отпечаток и противотпечаток переднего и заднего крыльев хорошей сохранности, вероятно принадлежащих одному насекомому; Красноярский край, Емельяновский район, левый берег р. Енисей, в 1,5–2 км от с. Кубеково; средняя юра, итатская свита.

Описание (рис. 40, а, б). SC с двумя наклоненными ветвями; развилка на RS всегда сидячий, примерно равен по длине стволу. Поперечная *cu-cup* находится либо на уровне начала *CuA* + *M*<sub>5</sub>, либо базальнее. В заднем крыле имеется отрезок *CuP* + *A*<sub>1</sub>.

Размеры, мм: длина переднего крыла – 7,4; ширина – 2,5.

Сравнение. От *I. completa* Sukatch. отличается большими размерами; от *I. jenseica* sp. nov. мелкими размерами; от других видов сидячим развилком RS.

Материал. Кроме голотипа, из того же местонахождения паратипы NN 1255/1548, 1255/1552, 1255/1554 и еще около 10 экземпляров.

*Itaphlebia sharovi* Novokshonov, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1

Название вида в память о палеоэнтомологе А.Г. Шарове.

Голотип – ПИН, № 2239/1816, отпечаток целого насекомого хорошей сохранности (самец); Казахстан, Чимкентская обл., Чаянский р-н, урочище Аулиэ у с. Михайловка; верхняя юра.

Описание (рис. 40, в). Развилка на RS стебельчатый (редко сидячий). Число передних ветвей SC точно неизвестно (на паратипах две). Антенны длинные, состоящие из вытянутых члеников. Ротовые органы не вытянуты. Нижнегубные щупики с расширенным последним члеником. Базистили слиты в единую капсулу. На дистистилиях длинные зубцы находятся близ основания, в вершинной части имеются ряды мелких зубчиков. Стилярные органы имеются.

Размеры, мм: длина тела (без усиков) – 4,3; длина переднего крыла самцов – 4,5, самок – 5,5–6,0.

Сравнение. От *I. completa* Sukatch. отличается как правило стебельчатым развилком RS, более сильным изгибом R в передних крыльях; от других видов отличается мелкими размерами.

Замечания. Жилкование крыла восстановлено с помощью паратипов.

Рисунок, сделанный с голотипа *I. sharovi*, уже приводился в литературе как *Pseudopolycentropus* sp. (*Pseudopolycentropidae*): Сукачева, 1980; с. 102; рис. 53, б.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения паратипы NN 2066/1285, 2784/2223 (самки), 2066/1289 (самец).

## Род *Tarantogus* Sukatcheva, 1985

*Tarantogus*: Сукачева, 1985; с. 113.

**Типовой вид** – *T. oriparus* Sukatcheva, 1985; средняя юра; Сибирь.

**Диагноз.** Переднее крыло овальное, несколько вытянутое. SC с двумя передними ветвями, оканчивается на R либо впадает в передний край крыла. RS без развилка.

**Состав.** Кроме *T. oriparus* Sukatch. 1985 (= *T. obscurus* Sukatch. 1985), еще один – *T. sibiricus* sp. nov.

**Сравнение.** От *Dahurochorista* Sukatch., *Namdygus* Sukatch. и современных родов отличается двумя ветвями SC на переднем крыле; от других ископаемых родов отличается простым RS.

**Замечания.** В составе рода были известны два вида: *T. oriparus* Sukatch. и *T. obscurus* Sukatch. Переизучение отпечатка и противотпечатка голотипа *T. oriparus* показало, что SC у этого вида оканчивается на R, а кроме того, имеет две передние ветви. Вид *T. obscurus* описан по заднему крылу, не отличающемуся принципиально от типового вида. В данной работе он рассматривается в качестве младшего синонима *T. oriparus*.

*Tarantogus sibiricus* Novokshonov, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 3

**Название вида** от Сибири.

**Голотип** – ПИН, № 1255/1546, отпечаток переднего крыла; Красноярский край, Емельяновский район, левый берег р. Енисей, в 1,5–2 км от с. Кубеково; средняя юра, итатская свита.

**Описание** (рис. 39,2). Передние ветви SC короткие. Первая поперечная жилка  $m_1-m_2$  сильно наклонена. Развилка на  $MP_{1+2}$  маленький, втрое короче ствола. Поперечная  $cu_a-cu_b$  расположена на уровне начала  $CuA + M_1$ .

**Размеры**, мм: длина переднего крыла – 6,0; ширина – 2,0.

**Сравнение.** От типового вида отличается впадением SC в передний край крыла, косой  $m_1-m_2$ .

**Материал.** Голотип.

## СЕМЕЙСТВО BOREIDAE LATREILLE, 1816

Скорпионницы Boreidae в настоящее время обитают лишь в Северном полушарии. В современной фауне насчитывается около тридцати видов трех родов. Род *Hesperboreus* Penny, 1977 с двумя видами и монотипический род *Sauginus* Russell, 1979 известны из Северной Америки, и только номинативный род *Boreus* Latreille, 1816 широко распространен в Голарктике. Крылья самцов бореид утратили летательную функцию и превратились в узкие хватательные придатки, обеспечивающие удержание самки при спаривании, а у самок в лучшем случае имеют вид коротких слабых лепестков. Имаго бореид ведут

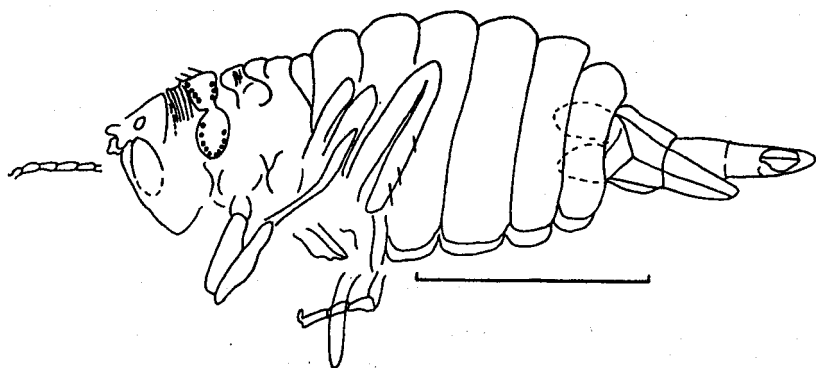


Рис. 41. Ископаемая самка бореид *Palaeoboreus zherichini* Sukatch. et A. Rasn. из верхней юры Монголии (из Сукачевой, Расницына, 1992)

скрытый, тафономически неблагоприятный образ жизни, и тем не менее, два ископаемых представителя этого семейства недавно были обнаружены в верхней юре Монголии и нижнем мелу Забайкалья (Сукачева, Расницын, 1992). Они отнесены к одному вымершему роду *Palaeoboreus* Sukatch. et A. Rasn., который хорошо отличается от родов *Boreus* и *Hesperoboreus* прежде всего коротким широким роостром и менее длинными (в особенности задними) ногами (Сукачева, Расницын, 1992). Несмотря на сходство по этим признакам с родом *Sauginus* (*Saurininae* Russell, 1979), ископаемый род включен в состав подсемейства *Boreinae* из-за характерного "яйцеклада" у самок (рис. 41; табл. VIII, фиг. 4). Самцы *Palaeoboreus* еще неизвестны.

Палеонтологические данные по бореидам, таким образом, очень фрагментарны, но все же, пока не будут сделаны новые находки, есть основания считать, что недоразвитый роострум и короткие ноги у *Palaeoboreus* лучше рассматривать как плезиоморфные состояния. Длинный роострум в подсемействе *Boreinae* вероятно развился позднее, возможно в связи с необходимостью выедать трупы насекомых изнутри, через узкое отверстие в покровах жертвы.

*Saugininae* могли отделиться очень давно от бореид (или их общих предков) с примитивным ротовым аппаратом и не развитым "яйцекладом". Допускать для них вторичную редукцию "яйцеклада" менее надежно, поскольку конец брюшка самок *Sauginus* сохраняет архаичные детали, полностью исчезнувшие в подсемействе *Boreinae* (Russell, 1979; Willmann, 1989 а).

Происхождение бореид пока не совсем ясно, хотя сегодня есть некоторые аргументы за то, чтобы считать его потомком каких-то *Permochoristidae*. Тут прежде всего надо отметить строение самцовых гениталий бореид. Из всех современных семейств только у них сохраняется зачаточное слияние базистилей и тот способ складывания дистистилей, которые мы находим у пермохористид. Сюда же нужно добавить характер опушения ног, волоски на которых расположены не

ровными поперечными кольцами, а хаотически (Новокшенов, 1994 б). Этот признак тоже типичен для *Permochoristidae*, а из современных скорпионниц остается еще и у *Nannochoristidae*. Со сказанным неплохо согласуется и короткий роstrum ископаемых бореид, так как головная капсула пермохористид была не модифицирована. У современных бореид <sup>сильно</sup> редуцированы простые глазки, что, вероятно, произошло на самых ранних этапах их эволюции в связи с отказом от полета и переходом к скрытому образу жизни.

#### С Е М Е Й С Т В О MEROPEIDAE KILLINGTON, 1838

Семейство представлено в современной фауне всего двумя видами: *Merope tuber* Newman, 1838 из восточной части Северной Америки и *Austromerope poultoni* Killington, 1933 из юго-западной Австралии. Ископаемые представители этого семейства не были известны буквально до последнего времени. Правда еще в начале века из третичных отложений Северной Америки был описан вид *Eomerope tortriciformis* Cock., помещенный изначально на правах подсемейства в семейство *Meropeidae* (Cockerell, 1909). Впоследствии, однако, выяснилось (Carpenter, 1972), что речь идет о представителе другого семейства – *Notiothaumidae* Esben-Petersen, 1915, которое в результате пришлось переименовать в *Eomeropidae*. Кроме того, из триаса Киргизии были описаны два рода (*Thaumatomerope* и *Vlattomerope*) и включены в *Meropeidae* (Пономаренко, Расницын, 1974). Позднее высказывались сомнения по поводу правильности такого отнесения, поскольку у ископаемых таксонов отсутствует маленькая лопастишка в заднебазальной части крыла, способствующая фиксации сложенных крыльев (Расницын, 1980 а; Сукачева, 1980 а). Р. Вильман считает, что эти триасовые скорпионницы должны рассматриваться в составе семейства *Eomeropidae* (Willmann, 1978). Но вероятнее всего они представляют совершенно отдельное семейство (Новокшенов, 1994 б).

Истинным, как кажется, ископаемым представителем меропеид является лишь *Vogeomerope antiqua* Novoksh. (рис. 42, а; табл. IX, фиг. 1, 2) из средней юры Сибири. О принадлежности его к этому семейству, помимо значительной полимеризации жилкования, случающейся, впрочем, в разных группах скорпионниц, свидетельствует строение костальной жилки, которая опоясана многочисленными склеротизованными колечками (Novokshonov, 1995). Это аутапоморфия меропеид: склеротизованные участки являются местами прикрепления волосков, правильными поперечными рядами отходящих от переднего края крыла. Судя по отпечатку, само крыло было сравнительно тяжелым, с широкими продольными жилками и утолщенной мембраной. Именно такое крыло характерно для современных *Meropeidae*.

Вряд ли можно сказать с определенностью, к какому из двух современных родов ближе эта ископаемая форма. Сильнонаклоненные ветви SC и редуцированное основание  $M_5$  объединяют *Vogeomerope* и *Austromerope*, хотя нет никакой уверенности в синапоморфном характере обоих признаков, поскольку они нередко возникают параллельно



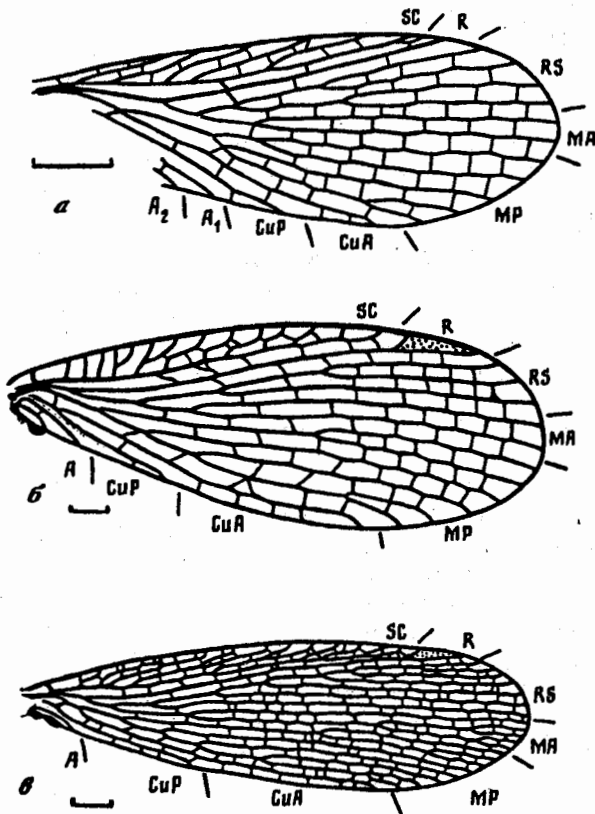


Рис. 42. Передние крылья ископаемых и современных скорпионниц семейства *Megeleidae*

*a* – *Boegeomege antiqua* Novoksh. из средней юры Красноярского края; *б-в* – рецентные: *б* – *Megele tuber* Newm. и *в* – *Austromegele poultoni* Killing. (*a* – из Novokshonov, 1995; *б-в* – из Willmann, 1989a)

в разных группах скорпионниц. Сравнительно слабое ветвление жилок у *Boegeomege* и *Megele* тем более не говорит о их большей близости, поскольку тут мы имеем дело с симплезиоморфией.

Оба современных рода демонстрируют несколько апоморфных (синапоморфных?) признаков (рис. 42, *б, в*): *R* делает плавный, но явный изгиб, повторяя изгиб переднего края крыла; *RS + MA* начинается очень близко от основания крыла; *RS<sub>2</sub>* простой (т.е. *RS* стал гребенчатым!); отсутствует точечный десклеротизованный участок в основании *MA*; отсутствует тиридиум (десклеротизованный участок в развилке *MP*); *MP<sub>3+4</sub>* имеет более трех окончаний; *CuP* укорочена, далеко не достигает середины длины крыла, причем проходит почти параллельно заднему краю крыла; анальные жилки сильно укорочены. Тем не менее, разделение меропсид на два подсемейства – *Megeleinae* и *Boegeomegeinae*, пока преждевременно.

Примитивный характер жилкования *Vogeomegore* позволяет более или менее надежно указать предков меропеид. Прямой R, десклеротизованный участок в основании MA, дихотомирующая (а не гребенчатая!) RS, сохраняющийся тиридиум, пятиветвистая MP (с развилкой на MP<sub>4</sub>) свойственны скорпионницам семейства *Pemphochoristidae*. Думается, что дихотомирующий RS у *Vogeomegore* не вторичного происхождения. Будь это так, меропеид следовало бы выводить из скорпионниц *Parachoristidae* (см. ниже). Но у всех просмотренных автором современных потомков неопарахористид волоски на бедрах и голеньях расположены правильными поперечными кольцами (неизвестно для *Arteropogonidae*; вторично нарушено у *Eomegopidae*), тогда как по крайней мере у рода *Megore* кольчатость опушения развита на голеньях, но не заходит на бедра (наблюдения автора).

#### С Е М Е Й С Т В О BITTACIDAE HANDLIRSCH, 1906

В современной фауне это второе по численности семейство скорпионниц, включающее около 150 видов из полутора десятков родов. Распространены очень широко, хотя более разнообразны в Южной Америке, Африке и Восточной Азии (Penny, Yuers, 1979). Это легкие стройные насекомые, внешне напоминающие комаров-долгоножек. В некоторых случаях крылья редуцированы. *Bittacidae* впервые попадают в триасовых отложениях Австралии (Riek, 1955), являясь, таким образом, несомненно самой ранней ископаемой находкой современного семейства скорпионниц. В палеонтологической летописи они далее весьма обычны, причем в юре их родовой состав был богаче, чем ныне (даже с учетом того, что часть этих родов, по-видимому, является синонимами).

Всех мезозойских биттацид традиционно считали самостоятельным семейством *Neorthophlebiidae* Handlirsch, 1925, от которого в свое время взяли начало собственно *Bittacidae* Handlirsch, 1906. Но когда было обнаружено, что строением тела мезозойские неортофлебииды практически не отличаются от рецентных биттацид, статус *Neorthophlebiidae* был понижен до подсемейства, вошедшего в состав *Bittacidae* (Сукачева, 1985). Р. Вильман не согласился с этим, но анализируя строение крыльев ископаемых форм, пришел к выводу, что уже в мезозое, наряду с *Neorthophlebiidae* существовали настоящие *Bittacidae* (Willmann, 1989 a). В последнее семейство он более или менее уверенно перенес позднеюрский род *Probittacus* Mart. из Каратау (рис. 44, б). В качестве главного отличия между двумя семействами Р. Вильман предлагает считать положение основания CuA в передних крыльях, которое у неортофлебиид наклонено, а у биттацид строго вертикально. Число ветвей MP, по его мнению, может варьировать в обоих семействах от четырех до пяти, и не является важным систематическим признаком (Willmann, 1989 a). Но по наблюдениям автора, четкого хиатуса в положении основания CuA нет. Оно демонстрирует плавные переходы от строго вертикального до наклонного как среди мезозойских, так и среди рецентных форм. Можно сказать лишь, что

на ископаемых крыльях наклоненное основание CuA встречается чаще. Именно поэтому показалось более правильным полностью синонимизировать семейство Neorthophlebiidae с Bittacidae, не сохраняя для первого даже подсемейственного статуса (Novokschonov, 1993 b).

До этого речь шла о вполне обычных ископаемых биттацидах. Однако имеется еще несколько единичных находок, которые, как кажется, очень важны для выяснения корней этого семейства. Очень необычная скорпионница *Cimbrophlebia bittaciformis* Willm. описана из нижнего эоцена Дании (Willmann, 1977 b). Сохранившиеся детали тела этого насекомого наводят на мысль, что мы имеем дело с несомненным представителем Bittacidae. Действительно, если вытянутый рострум, короткий плевральный отдел и кольчатое опушение ног встречаются и у других скорпионниц, то хватательные ноги с видоизмененной лапкой являются атрибутом только этого семейства. Более того, узкие крылья, характерный изгиб MA, а также тесно сближенные CuA и CuP типичны именно для биттацид. Но все остальные признаки не укладываются в существующие нормы, резко выделяя *Cimbrophlebia bittaciformis* среди всех известных Bittacidae. Прежде всего смущает гребенчатый трех-четырёхветвистый RS (на паратипе, правда, двуветвистый, но это может быть случайностью), форма и длина конечных развилков которого не выдержаны, различаясь даже в разных крыльях одного насекомого. Очень необычно поведение кубитальных жилок, которые экстремально длинные, причем CuA в конце своей длины резко поворачивает к заднему краю крыла (Cu<sub>1</sub> Вильмана возможно представляет собой MP<sub>4</sub>), а окончание CuP либо просто пропадает, либо делает такой же поворот. Совершенно фантастически для биттацид устроена анальная система, когда простая A<sub>1</sub> заходит далеко за середину длины крыла, а A<sub>2</sub> обильно ветвится, выходя на край крыла шестью (!) окончаниями. Очень раннее основание (базальнее даже, чем у *Cretobittacus* Novoksch.) и начало ветвления RS + MA тоже уникальны для Bittacidae. Не менее странной выглядит мембрана крыла, которая пересечена густыми поперечными морщинами. Для *Cimbrophlebia bittaciformis* было установлено отдельное семейство *Cimbrophlebiidae* Willmann, 1977.

Недавно из нижнемеловых отложений Китая в составе Bittacidae (Neorthophlebiinae) был описан новый род и вид – *Telobittacus fragosus* Zhang, 1993, который демонстрирует все те уникальные признаки, которыми характеризуется *Cimbrophlebia bittaciformis*, возможно отличаясь от последнего только чуть более короткой SC (если крыло, на котором это видно, не заднее). Оба вида очень близки друг к другу и похоже, что их следует рассматривать в составе одного рода.

Несмотря на всю свою необычность, эти две находки не могли сколько-нибудь существенно повлиять на представления об архетипе биттацид. Их достаточно поздний возраст, с одной стороны, и значительно модифицированное жилкование, с другой, позволяет рассматривать этих насекомых скорее как видоизмененных потомков ранних Bittacidae.

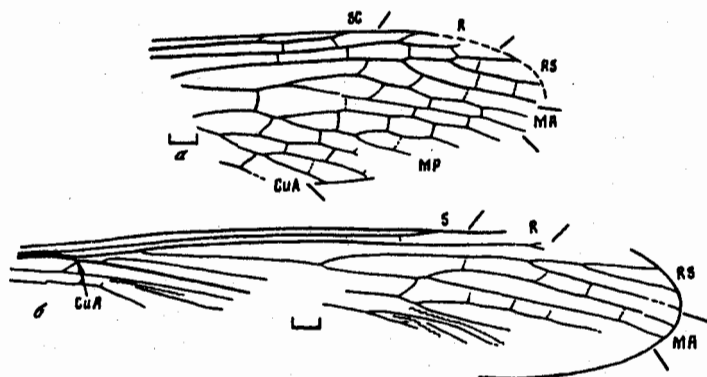


Рис. 43. Передние крылья ископаемых скорпионниц семейства Bittacidae (Plesiobittacinae) из нижней-средней юры Средней Азии

а – дистальная половина крыла *Plesiobittacus martynovi* sp. nov. (голотип № 3073/419);  
 б – *P. primigenius* sp. nov. (голотип № 3073/359)

Последнее предположение подтверждается находением в нижней-средней юре Средней Азии отпечатков двух отдельных крыльев, по всей видимости принадлежащих каким-то неизвестным архаичным биттацидам (рис. 43). Семейственная принадлежность доказывается следующими признаками: крылья вытянутые, со стебельчатым основанием (известно на одном экземпляре); MA с характерным изгибом; MA<sub>2</sub> на прямом отпечатке явно выпуклая; CuA временно сливается с MP. В то же время, гребенчатый RS и шестиветвистая MP (развилки на второй и четвертой ветвях) крайне не характерны для биттацид, но типичны для скорпионниц вымершего семейства Parachoristidae (см. ниже). Можно ли, в таком случае, предположить, что первые биттациды взяли свое начало не от скорпионниц с двуветвистым RS и пятиветвистой MP (типа Permochoristidae), а от их потомков – Parachoristidae? Вероятно, да. Дело в том, что в целом оба обсуждаемых крыла имеют наиболее полный среди биттацид набор плезиоморфий. Это и длинная SC, и не изгибающийся ковшеобразно R, и отсутствие своеобразного "креста" в жилковании, и наклоненное основание CuA. Особого внимания заслуживают две аутоплезиоморфии: шестиветвистая не видоизмененная MP и точечный десклеротизованный участок в основании MA.

Кольчатость опушения прекрасно выражена у современных Bittacidae не только на голенях, но и на бедрах, что тоже подтверждает связь этого семейства с парахористгидами. Более того, для некоторых парахористид как раз характерно раннее слияние MP и CuA (Неопарахористинае – см. ниже), такое же, как в семействе Bittacidae.

К сожалению, сейчас отсутствуют данные, каким был RS у триасовых биттацид (Riek, 1955), но даже если у австралийского *Archebittacus* Riek он окажется не гребенчатым, это не будет оконча-

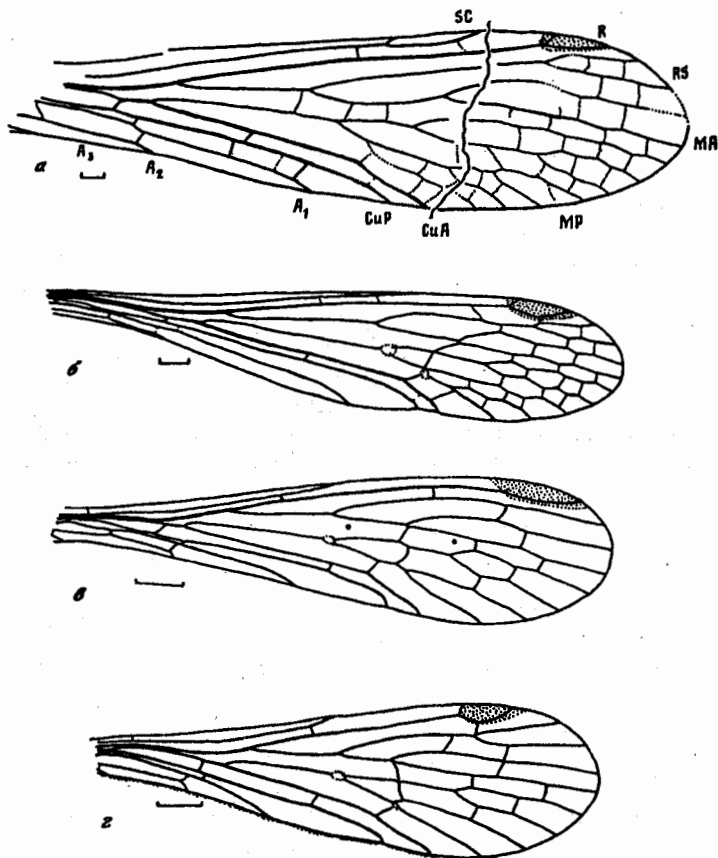


Рис. 44. Передние крылья ископаемых скорпионниц семейства Bittacidae (Bittacinae)

*a* – *Orthobittacus abshiricus* (O. Mart.) из нижней-средней юры Средней Азии; *б-г* – из верхней юры Казахстана; *б* – *Probittacus avitus* Mart.; *в* – *Orobittacus antiquus* Novoksh.; *г* – *Prohylobittacus sorosi* Novoksh. (из Novokschonov, 1993b)

тельно означать неправильность приведенных рассуждений, поскольку этот род имеет пятиветвистую MP, а значит более продвинул, чем новые среднеазиатские находки.

Последние предлагается выделить в самостоятельное подсемейство *Plesiobittacinae* subfam. nov. Кроме него, в состав семейства Bittacidae на правах подсемейства должны войти *Cimbrophlebiinae* Willmann, 1977, stat. nov., являющиеся, вероятно, независимыми потомками *Plesiobittacinae*.

В поздней юре впервые попадает современный род *Orobittacus* Villegas et Vuers (рис. 44, *г*), но на самом деле число доживших донные родов в юре могло быть и большим. Просто род *Orobittacus* имеет редкий набор признаков, отчего сравнительно легко идентифицируется

даже по остаткам крыльев (Novokshonov, 1993 a, b). В тех же отложениях встречаются крылья, которые ничуть не архаичнее многих современных родов (рис. 44, z).

#### ПОДСЕМЕЙСТВО PLESIOBITTACINAE NOVOKSHONOV, SUBFAM. NOV.

**Д и а г н о з.** SC длинная, впадает в передний край крыла примерно на уровне начала развилка MA или дистальнее его. Иногда имеется передняя ветвь SC. Радиус с двумя окончаниями, но главный его ствол не делает в конце своей длины выраженного ковшеобразного изгиба. Между SC и R одна-две слабые поперечные жилки, между R и RS несколько поперечных жилок. RS + MA ветвится на уровне середины длины крыла; RS гребенчатый, с тремя окончаниями. В основании MA имеется точечный десклеротизованный участок. MP шестиветвистая (развилки на второй и четвертой ветви). CuA в дистальной части параллельна MP<sub>4</sub>. Основание CuA наклоненное. Поперечные жилки многочисленны.

**С о с т а в.** — *Plesiobittacus* gen. nov. из нижней-средней юры Средней Азии.

**С р а в н е н и е.** От номинативного подсемейства отличается более длинной SC, наличием точечного десклеротизованного участка в основании MA, а главное, трехветвистым RS и шестиветвистой MP; от *Cimbrophlebiinae* Willm. более дистальным началом RS + MA, ровной мембраной крыла, не модифицированными MP, Cu и анальными жилками.

**З а м е ч а н и я.** Не исключено, что к этому же подсемейству относятся *Orthobittacus abshiricus* (O. Martynova, 1951). У этого вида SC тоже заходит дистальнее развилка MA, а MP имеет более пяти окончаний (рис. 44, a). В таком случае многоветвистая MP не должна считаться апоморфией этого рода, что предполагалось ранее (Novokshonov, 1993 b). Включению *Orthobittacus* в состав *Plesiobittacinae* пока препятствует двуветвистый RS. Кроме того, есть подозрение, что система MP у типового экземпляра (вида?) имеет нарушенное жилкование.

#### Р о д *Plesiobittacus* Novokshonov, gen. nov.

**Н а з в а н и е** рода от *plesios* (греч.) — близкий.

**Т и п о в о й** вид — *Plesiobittacus martynovi* sp. nov. из нижней-средней юры Киргизии.

**Д и а г н о з.** SC после отхождения ее передней ветви (если таковая имеется) делает изгиб в сторону R. Развилки на RS примерно вдвое короче развилка на MA. Развилки на RS<sub>1</sub> длиннее своего ствола. Стволы RS, RS<sub>1+2</sub> и передняя ветвь развилка RS<sub>1+2</sub> расположены по одной прямой. Первая поперечная жилка та-тр самая мощная. Развилки на второй и четвертой ветвях MP длиннее своих стволов.

**В и д о в о й** с о с т а в. Кроме типового вида, *P. primigenius* sp. nov. из того же местонахождения.

*Plesiobittacus martynovi* Novokshonov, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 3

Название вида в память палеоэнтомолога А.В. Мартынова.

Голотип – ПИН, № 3073/419, отпечаток дистальной половины переднего крыла хорошей сохранности; Киргизия, Ошская обл., Баткенский р-н, местонахождение Сай-Сагул; нижняя-средняя юра, согульская свита.

Описание (рис. 43, а). SC заходит далеко за начало развилка МА. Жилки развилка RS слегка утолщенные. Передняя конечная ветвь этого развилка с изломом в основании. RS<sub>2</sub> дугообразно изогнута. Поперечная ma-mp в общем вертикальная.

Размеры, мм: длина обломка на отпечатке – 15,0.

Сравнение. От *P. primigenius* отличается более длинной SC, утолщенными жилками развилка RS и иным изгибом жилок в этом развилке.

Материал. Голотип.

*Plesiobittacus primigenius* Novokshonov, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 4

Название вида от *primigenius* (лат.) – первоначальный.

Голотип – ПИН, № 3073/359, прямой отпечаток переднего крыла со смятым задним краем; Киргизия, Ошская обл., Баткенский р-н, местонахождение Сай-Сагул, нижняя-средняя юра, согульская свита.

Описание (рис. 43, б). SC оканчивается на уровне развилка МА. Жилки развилка RS тонкие. Передняя конечная ветвь этого развилка прямая. RS<sub>2</sub> прямая. Поперечная ma-mp косая.

Размеры, мм: длина переднего крыла – 23,5.

Сравнение. См. сравнение к предыдущему виду.

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО EOMEROPIDAE COCKERELL, 1909

В современной фауне семейство представлено всего одним видом – *Notiothauma reedi* McLachlan, 1877 из Южной Америки (рис. 45). Внешне это насекомое более всего напоминает тараканов, сходство с которыми достигается за счет очень густого жилкования, опистогнатной головы и шипастых ног. Впервые ископаемый представитель этого семейства – *Eomeropre tottrificiformis* Cockerell, 1909 описан из верхнего олигоцена Северной Америки (Cockerell, 1909; Carpenter, 1972). Позднее из палеогена Приморья были описаны еще два вида *Eomeropre* (Пономаренко, Расницын, 1974). Эти несколько остатков, тем не

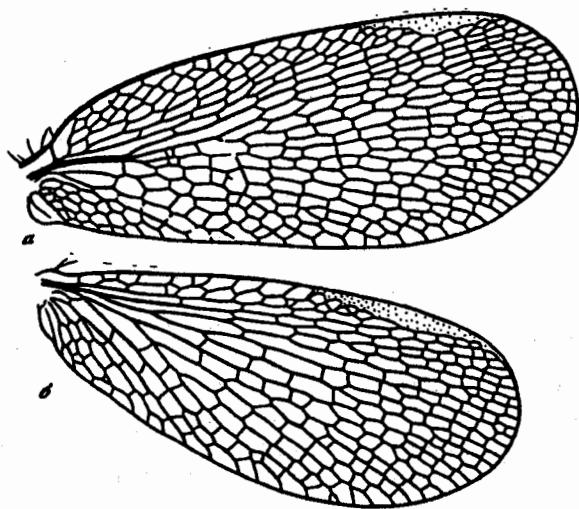


Рис. 45. Крылья современной *Notiothauma reedi* McLachl. (а-б): (из Mickoleit, 1971 и Willmann, 1989а, с упрощением)

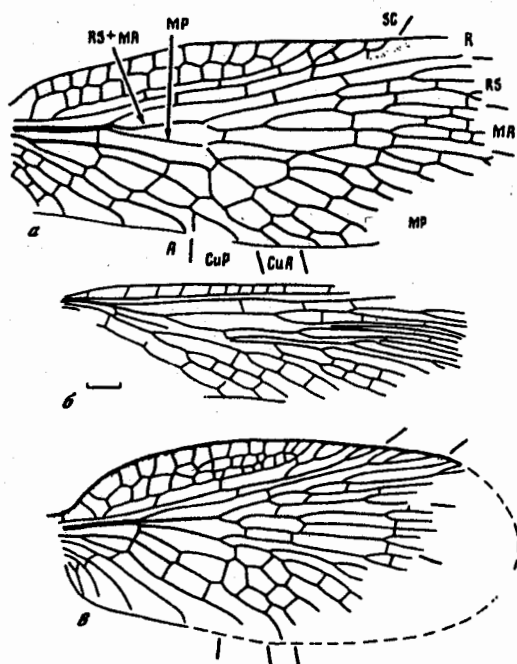


Рис. 46. Крылья ископаемых скорпионниц семейства Eomeropidae (род Eomeropere) из кайнозоя Приморья  
а, в – передние крылья; б – заднее (из Пономаренко, Расницына, 1974, а – с изменениями)



менее, достаточно правдоподобно рассказали о происхождении семейства Eomeropidae. Похоже, что эомеропиды берут начало от трудно расчленимой пока группы скорпионниц, объединяемых в семейство "Orthophlebiidae". Среди ортофлебиид имеется немало форм с полимеризованным жилкованием, некоторые из которых доживают до кайнозоя (Riek, 1952; и неописанные остатки из коллекции ПИН РАН). Вероятно, к таким эомеропидным предкам с наибольшей вероятностью может быть отнесен олигоценый вид *Dinoranoгра megasche* Cockerell, 1924 (*Dinoranoграidae*) из Приморья, известный, правда, по единственному заднему крылу. Несколько поперечных жилок в костальном поле хорошо отличают его от ортофлебиид, но зато придают значительное сходство с задними крыльями Eomeropae (Пономаренко, Расницын, 1974). Этому способствует также гребенчатый многоветвистый RS и увеличенное число поперечных жилок. При этом *Dinoranoгра* все же сохраняет много общих черт и с типичными *Orthophlebiidae* (Carpenter, 1972).

Будучи сравнительно маложилковыми, ископаемые эомеропиды уже демонстрируют важную аутапоморфию этого семейства – R, RS + MA и MP в основании крыла на некотором расстоянии очень тесно сближены друг с другом, далее расходятся все одновременно, образуя фигуру, напоминающую трезубец (рис. 46). Как у ископаемых, так и у современных Eomeropidae в передних крыльях сохраняется точечный десклеротизованный участок в основании MA, но у *Notiothauma* он сдвигается чуть дистально.

Итак, несмотря на кажущуюся архаичность и обособленность этого семейства скорпионниц, по палеонтологическим данным они сформировались довольно поздно, уже в кайнозое, и взяли свое начало от каких-то ортофлебиоидных предков. Их вытянутый рострум, по-видимому, первичен.

Несколько иной точки зрения на формирование Eomeropidae придерживается Р. Вильман (Willmann, 1989 а). Он предполагает, что крылья первых эомеропид были похожи на таковые ортофлебиид, но сам процесс становления семейства реконструирует иначе. Включив в это семейство три триасовых рода из Киргизии (*Thaumatomeropae* A. Rasn., *Blattomeropae* A. Rasn., *Pronotiothauma* Willm.: Willmann, 1978), он был вынужден допустить, что наиболее древние эомеропиды уже имели сильно полимеризованное жилкование (Willmann, 1981 б). Построенная им схема родственных связей внутри семейства, вероятно справедливая для триасовых форм, в целом, как кажется, принципиально неправильна. У него получилось, что ископаемый род Eomeropae имеет вторично обедненное жилкование, что, конечно, крайне маловероятно. Вряд ли можно согласиться и с его интерпретацией отдельных жилок у вышеперечисленных триасовых родов. По крайней мере, клавальная складка не может находиться между первым и вторым кубитусом, что получилось у Вильмана. Эти триасовые роды не имеют отношения к Eomeropidae (Новокшенов, 1994 б).

Семейство известно только из Австралии, где обитает восемь видов трех родов. Наиболее древние ископаемые хористиды (*Chorista* sp.) отмечены для нижнего мела Австралии (Riek, 1970). Но поскольку далее об этой находке ничего не известно, указание на меловой возраст семейства следует считать преждевременным. Речь шла о *Cretachorista* Jell et Duncan (Jell, Duncan, 1986), то это не Choristidae, а представитель группы "Orthophlebiidae" (Новокшенов, 1994 б). Действительно, гребенчатый RS крайне не характерен для хористид, а характер слияния CuA и M<sub>2</sub> на отпечатке не виден. Пятиветвистая MP является плезиоморфией, обычной к тому же для "Orthophlebiidae".

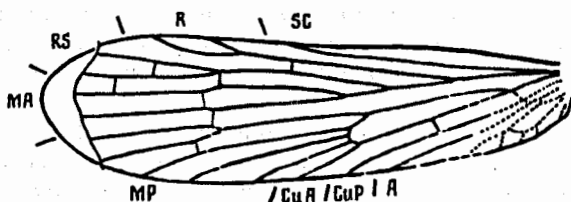


Рис. 47. Переднее крыло *Chorista sobrina* Riek из третичных отложений Австралии (из Riek, 1952)

Единственная находка настоящей хористиды (*Chorista sobrina* Riek) происходит из третичных отложений Австралии (Riek, 1952) и не отличается принципиально от современных представителей семейства (расширенное костальное поле, двуветвистый RS, пятиветвистая MP, точечное касание CuA и MP: рис. 47). Родственные связи современных родов Choristidae, на основе анализа их крыльев, подробно рассмотрены Р. Вильманом (Willmann, 1989 а).

Происхождение Choristidae остается неизвестным, но пока можно выводить их от каких-то маложилковых "Orthophlebiidae". Подобные формы обитали в меловое время в Австралии (Jell, Duncan, 1986), так что вполне допустимо и собственно австралийское возникновение этого семейства. Редукция гребенчатого RS до двух ветвей допускается для хористид Р. Вильманом (Willmann, 1989 а), и почти с очевидностью имела место у скорпионниц *Panoprodidae* (*Brachurpanopra*) и *Muchoriidae* Willm. Предполагать родство этого семейства со скорпионницами *Perthochoristidae*, как нередко считалось из-за их двуветвистого RS, вероятно неправильно. К целому ряду генитальных признаков, объединяющих хористид с потомками парахористид (Willmann, 1983), нужно добавить, что кольчатость опушения у них прекрасно развита как на голених, так и на бедрах. Точечный десклеротизованный участок в основании MA передних крыльев у хористид может сдвигаться дистально, на уровень развилка MA (род *Chorista*), или разрастается, затрагивая ствол RS (род *Neochorista*). Выпуклое положение CuA в задних крыльях хористид, возможно, стоит рассматривать в качестве синаноморфии с *Panoprodidae* + *Panopridae*, хотя данный признак достаточно легко возникает параллельно в разных группах скорпионниц.

Рецентные панорподиды включают около полутора десятков видов двух родов: *Brachypanoгра* Carpenter, 1931 из Северной Америки и *Panoрpodes* MacLachlan, 1875 из Японии и Кореи (Penny, Byers, 1979). В ископаемом состоянии известны с эоцена (балтийский янтарь), где обнаружены два вида рода *Panoрpodes* (Willmann, 1978). *Panoрpodidae* синапоморфны с семейством *Panoрpidae* по редукции МР в передних крыльях до четырех окончаний (Willmann, 1989 а) и потере десклеротизованного участка в основании ствола МА, и, вероятно, берут начало от маложилковых "*Orthophlebiidae*".

Пока кажется более правильным предполагать довольно позднее, а именно кайнозойское возникновение семейства *Panoрpodidae*, поскольку среди богатейших сборов мезозойских скорпионниц до сих пор не обнаружены формы, которые можно было бы отождествить с панорподидами. Юрская *Muchoria reducta* Sukatch., отдаленно напоминающая представителя *Brachypanoгра*, имеет укороченную SC, экстремально короткий развилок на МА и ряд других апоморфий и, думается, не может входить даже в сестринскую группу к *Panoрpodidae*.

Передние крылья более архаичного рода *Panoрpodes* MacLachlan, 1875 очень похожи на таковые у *Panoрpidae*, но хорошо отличаются от них сильным изломом R в конце его длины и прямой в основании МР<sub>4</sub>. В задних крыльях поперечная а<sub>1</sub>-а<sub>2</sub> сдвинута базально, на уровень отрезка CuP + A<sub>1</sub> (Willmann, 1989 а).

#### СЕМЕЙСТВО PANORPIDAE LATREILLE, 1805

Это самое многочисленное семейство современных скорпионниц (около 300 видов), которые благодаря своеобразному строению брюшка самцов, поверхностно напоминающего "хвост" скорпиона, дали название всему этому отряду. В семействе выделяют три рода, из которых лишь номинативный род *Panoгра* Linnaeus, 1758 встречается исключительно в Северном полушарии, где наиболее разнообразен в Северной Америке и Восточной Азии (Penny, Byers, 1979). Ископаемые представители семейства довольно обычны в кайнозойских отложениях Европы и Северной Америки (Willmann, 1978). Включение в *Panoрpidae* третичного вида *Austropanoгра australis* Riek, из Австралии (Riek, 1952), по-видимому, ошибочно (Willmann, 1977 а).

Предковой для *Panoрpidae* традиционно считают группу мезозойских скорпионниц, объединяемых в семейство *Orthophlebiidae* Handlirsch, 1906. Долгое время от последних были известны в основном только крылья, очень схожие между собой и отличающиеся от *Panoрpidae* пятиветвистой МР (с развилком на МР<sub>4</sub>). Но постепенно накапливались данные о строении их тела (Martynov, 1927 b; Сукачева, 1980 а, 1985), которые показали, что уже мезозойские ортофлебииды очень похожи на современных скорпионниц *Panoрpidae*. Они имели длинный рострум, кольчатое опушение ног, а главное — "скорпионный" хвост у самцов. Все это привело к тому, что семейство "*Orthophlebiidae*" синоними-

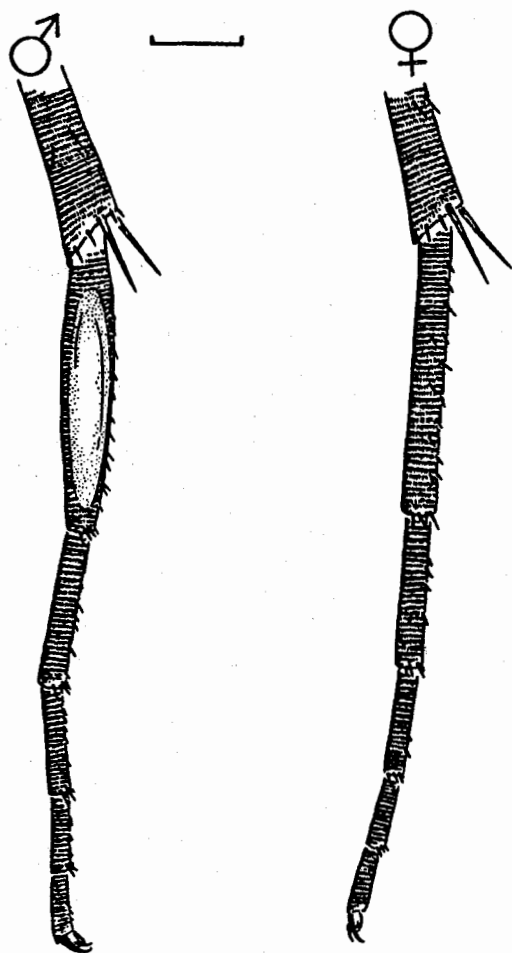


Рис. 48. Вершина задней голени и задняя лапка самца и самки *Orthophlebia grandis* Mart. (вид с внутренней стороны): частично схематизированный рисунок по экз. № 2997/2814 и 2066/1215; Казахстан (Каратау), верхняя юра (ориг.)

зировали с *Panopridae*, оставив за ним ранг подсемейства (Сукачева, 1985). С возможностью включить в *Panopridae* хотя бы часть юрских ортофлебиид согласился и автор (Новокшенов, 1994 б). Однако Р. Вильман, хорошо знающий строение современных скорпионниц, уже высказывал предположение, что сходство самцовых гениталий ортофлебиид и панорпид на самом деле может быть поверхностным (Willmann, 1989 а).

Действительно, при ближайшем рассмотрении выяснилось, что хотя у всех немногих известных на сегодня самцов ортофлебиид VI–VIII сегменты брюшка вытянуты и загнуты кверху (табл. X, фиг. 2, 3), а

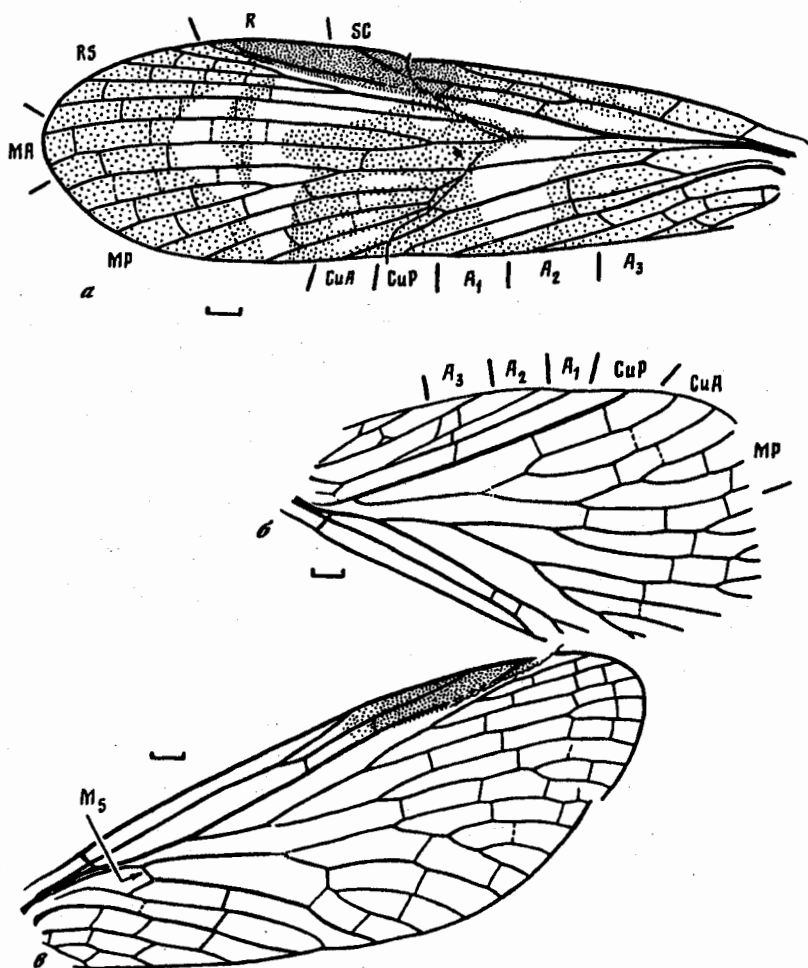


Рис. 49. Крылья скорпионниц семейства Parachoristidae Till. из среднего или верхнего триаса Средней Азии

*a* – переднее крыло *Parachorista asiatica* sp. nov. (голотип № 2555/2017); *б-в* – заднее и переднее крыло *P. multivena* sp. nov. (голотип № 2555/1941)

дистистили преобразованы в длинные острые щипцы, среди них есть таксоны, сохраняющие крайне нехарактерные для *Panorpidae* примитивные признаки. Так, у одного самца из верхнеюрского местонахождения Каратау прекрасно видно, что только на восьмом сегменте брюшка тергит и стернит слиты в единое кольцо, тогда как тергиты и стерниты шестого – седьмого сегмента еще раздельны (табл. X, фиг. 3). У современных же *Panorpidae* в кольцо слиты тергиты и стерниты с шестого по восьмой сегмент (Willmann, 1981 а). Помимо этого, у другого самца из того же местонахождения обнаружена очень свое-

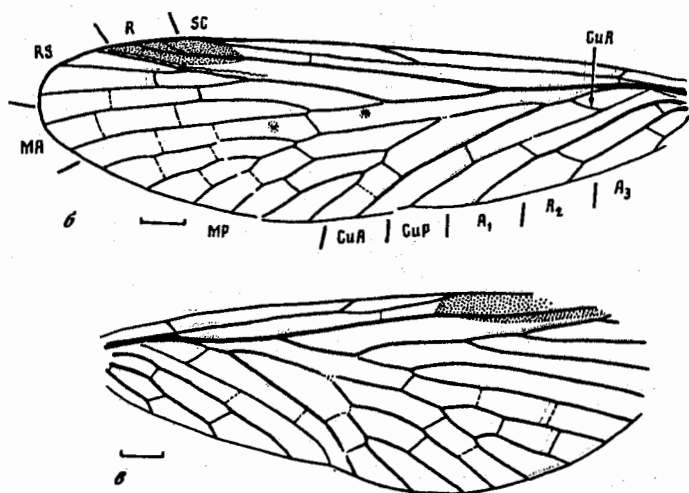
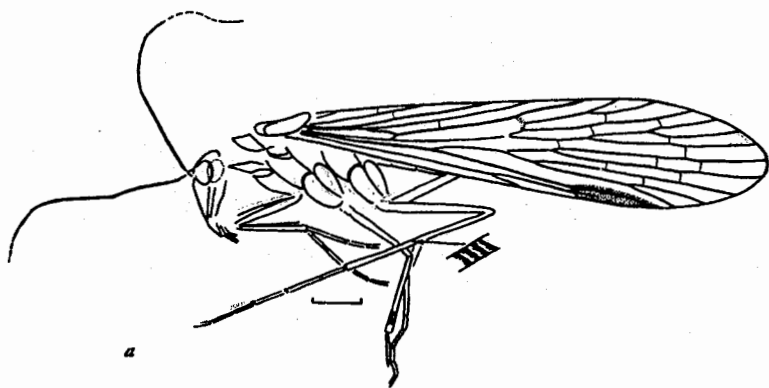


Рис. 50. Скорпионницы семейства Parachoristidae Till. из среднего или верхнего триаса Средней Азии

*a* – общий вид *Parachorista comica* sp. nov. (голотип № 2240/2724); *б-в* – передние крылья *Triassochorista kirgizica* sp. nov.: *б* – голотип № 2555/1835; *в* – паратип № 2785/3793

образная аутапоморфия – первый членик лапки задних ног утолщенный, с продолговатым окошечком, на которое не заходят волоски, покрывающие лапку (рис. 48). Назначение и распространенность этого приспособления у ортофлебиид остались неизвестными.

Следует ли из сказанного, что подобные юрские формы нельзя считать представителями *Panorpidae*? Может быть, именно они и должны быть оставлены в составе самостоятельного семейства *Orthorhlebiidae*? Здесь, впрочем, существует одна трудность. Находки целых, хорошо сохранившихся самцов мезозойских ортофлебиид весьма и

весьма редки, а это не позволяет широко применять перечисленные признаки для диагностики этих скорпионниц. Кроме того, современные *Parachoristidae*, несмотря на сравнительно большое для скорпионниц число видов, все же являются реликтовой группой (всего три рода!), и не удивительно, поэтому, что они демонстрируют обедненный набор признаков. Не совсем правильным, в таком случае, было бы переносить морфологический стандарт рецентных панорпид на ископаемые формы. Может быть лучше будет, наоборот, расширить диагноз семейства, включив туда, как предполагает И. Д. Сукачева (1985), всех ортофлебиид.

К сожалению, систематика и морфология ортофлебиид остается слабо изученной. Значительное число описаний, сделанных по малоинформативным отдельным крыльям, а также большое количество необработанных остатков в коллекции Палеонтологического института РАН, пока не позволяют однозначно решить вопрос о положении этой группы скорпионниц. Границы ее четко не очерчены, поэтому при упоминании семейства латинское название заключено в кавычки.

Сами *Orthophlebiidae* берут начало от пермотриасового семейства *Parachoristidae*, Handlirsch, 1937. Однако в отличие от семейства *Vittacidae*, имеющего, как думается, предков среди паракористид с редуцированным основанием  $M_5$  (типа маложиловкового рода *Triassochorista* Willmann, 1989), ортофлебииды происходят от паракористид с нормально развитым основанием  $M_5$  (типа номинативного рода *Parachorista* Tillyard, 1926; рис. 49). Хиатус между паракористидами и ортофлебидами нечеткий, но в совокупности последние отличаются более узким костальным полем, обедненной системой  $MP$  и десклеротизованным основанием  $M_5$  в передних крыльях ( $CuA$  не делает явственного излома в точке слияния с  $M_5$ ). Триасовые *Parachoristidae* уже имели вытянутый рострум (рис. 50, а; см. также: Riek, 1950).

## С Е М Е Й С Т В О PARACHORISTIDAE HANDLIRSCH, 1937

### ПОДСЕМЕЙСТВО PARACHORISTINAE HANDLIRSCH, 1937

#### Р о д *Parachorista* Tillyard, 1926

#### *Parachorista asiatica* Novokshonov, sp. nov.

Название вида от Азии.

Голотип – ПИН, № 2555/2017; прямой и обратный отпечатки переднего крыла хорошей сохранности (форма крыла искажена деформацией включающей породы); Киргизия, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Мадыген, местонахождение Джэилоучо; средний-верхний триас, мадыгенская свита.

О п и с а н и е (рис. 49, а). Дистальная передняя ветвь  $SC$  длинная, сильно наклоненная; базальная короткая, выглядит поперечной жилкой.  $RS$  с четырьмя окончаниями, его ветви без коротких конечных развилков.  $MA$  с двумя окончаниями;  $MP$  с шестью (развилки на второй и четвертой ветвях). Поперечная  $mp-cua$  прикрепляется к задней ветви  $MP_4$ .

Размер, мм: длина – 23,0; ширина – 7,0.

Сравнение. От других видов отличается более крупными размерами и двумя передними ветвями SC.

Материал. Голотип.

*Parachorista multivena* Novokshonov, sp. nov.

Название вида от *multus* и *vena* (лат.) – многожилковая.

Голотип – ПИН, № 2555/1941, прямой отпечаток переднего крыла и обратный отпечаток заднего крыла одного насекомого хорошей сохранности (форма крыльев искажена деформацией включающей породы); Киргизия, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Мадыген, местонахождение Джыйлоучо; средний-верхний триас, мадыгенская свита.

Описание (рис. 49, б, в). Единственная передняя ветвь SC в переднем крыле длинная, сильно наклоненная. RS с четырьмя основными стволами (задняя ветвь с коротким конечным развилком). MA с тремя окончаниями (задняя ветвь с коротким конечным развилком). MP с семью окончаниями. Базальная поперечная *tr-sua* прикрепляется к стволу MP<sub>4</sub>. В заднем крыле MP пятиветвистая (развилка на второй ветви).

Размеры, мм: длина переднего крыла – 20,0; ширина – 7,5.

Сравнение. От других видов отличается мелкими конечными развилками на продольных жилках.

Материал. Голотип.

*Parachorista comica* Novokshonov, sp. nov.

Табл. X, фиг. 1

Название вида от *comicus* (греч.) – смешной.

Голотип – ПИН, № 2240/2724, прямой и обратный отпечатки целого насекомого удовлетворительной сохранности (форма тела и крыльев искажена деформацией включающей породы); Киргизия, Ошская обл., Баткенский р-н. урочище Мадыген, местонахождение Джыйлоучо; средний-верхний триас, мадыгенская свита.

Описание (рис. 50, а). Дистальная передняя ветвь SC наклоненная, умеренно длинная. RS с тремя окончаниями, его ветви без коротких конечных развилков. MA с двумя окончаниями; MP с шестью (развилки на второй и четвертой ветвях). Поперечная *tr-sua* прикрепляется к стволу MP<sub>4</sub>; развилка на MP<sub>4</sub> много короче ствола. Основание *SuA* весьма длинное. Рострум хорошо развит. Опушение ног кольчатое.

Размеры, мм: длина переднего крыла на отпечатке – 10,0.

Сравнение. От других видов отличается мелкими размерами и трехветвистым RS.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения паратип (переднее крыло) № 2240/2479.



Род *Triasschorista* Willmann, 1989

*Triassochorista kirgizica* Novokshonov, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 5

Название вида от Киргизии.

Голотип – ПИН, № 2555/1835, прямой и обратный отпечатки переднего крыла хорошей сохранности (форма крыла возможно искажена деформацией включающей породы); Киргизия, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Мадыген, местонахождение Джайлоучо; средний-верхний триас, мадыгенская свита.

Описание (рис. 50, б). Передняя ветвь SC наклоненная. RS с тремя (редко с четырьмя) окончаниями. MA с двумя окончаниями: MP с шестью (развилки на второй и четвертой ветвях). Базальная поперечная тр-суа прикрепляется к стволу MP<sub>4</sub>.

Размеры, мм: длина – 14,5.

Сравнение. От типового вида отличается шестиветвистой MP.

Материал. Кроме голотипа, из того же местонахождения паратипы №№ 2785/3793 (рис. 50, в), 2240/2359, 2240/2605, 2240/2676, 2555/2045, 2555/2052.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты работы можно кратко сформулировать следующим образом.

Первые мекоптероиды (Papilionidea) известны с ранней перми и близки к сетчатокрылообразным насекомым, причем наибольшее сходство с древнейшими мекоптероидами демонстрируют собственно сетчатокрылые (Mugmeleontida). Общим предком обеих групп были какие-то представители вымершего отряда Palaeomanteida. Среди последних род *Permosialis* Mart. обладает теми признаками строения крыльев, которые предположительно имелись у гипотетического предка Papilionidea + Mugmeleontidea.

Среди мекоптероидов самое архаичное жилкование сохраняется у скорпионниц семейства *Kaltanidae*. От них не позднее ранней перми взяли начало первые ручейники (*Phryganeida*), представленные в перми тремя семействами. Два из них, *Protomeropidae* и *Microptysmatidae*, морфология которых изучена сравнительно подробно, сохраняют многие признаки пермских скорпионниц. Помимо анальной петли в передних крыльях, они не имеют других видимых синапоморфий с современными таксонами ручейников. Учитывая это, а также принимая во внимание отсутствие в пермских отложениях личинок, сходных с личинками ручейников, надо думать, что развитие пермских ручейников проходило на суше, а не в воде.

В ранней перми от калтанид обособились *Permochoristidae*, ставшие самым многочисленным и разнообразным пермским семейством скорпионниц (более 30 родов; для сравнения, калтанид известно 9 родов). Общее направление эволюции пермохористид – редукция части жилкования – в течение всей перми нарушается редко.

Пермохористиды предположительно являются родоначальниками семи других пермских семейств скорпионниц: *Permopanorpidae*, *Belmontiidae*, *Permocentropidae*, *Permotipulidae*, *Robinjoniidae*, *Permotanyderidae* и *Parachoristidae*. Все они малоразнообразны (лишь *Permopanorpidae* представлены тремя родами, в остальных же по одному-два рода и вида), а их находки локальны. Из девяти пермских семейств в триас переходят только пермохористиды и парохористиды. Остатки последних пермохористид единично встречаются в юрских отложениях, а парохористиды, по-видимому, не переходят рубеж юры.

Современные семейства скорпионниц известны со второй половины триасового периода, откуда описаны *Vittacidae*. Широко распространенное представление о палеозойском возрасте *Nannochoristidae* оказалось

ошибочным: первые наннохористиды в действительности известны из нижней юры Сибири. Тем не менее проведенное изучение морфологии древнейших наннохористид подтвердило наибольшую примитивность *Nannochoristidae* среди современных семейств скорпионниц. По строению тела и крыльев ископаемые наннохористиды еще очень незначительно отличаются от своих предков пермохористид.

От примитивных пермохористид вероятно берут начало и *Boreidae*. Строение самцовых гениталий, а также хаотическое опушение ног, не образующее правильных поперечных колец, позволяет предположить, что бореиды могли отделиться от пермохористид непосредственно после наннохористид.

В поздней перми – первой половине триаса одна из ветвей пермохористид приобрела филогенетически важный признак – волоски на ногах стали располагаться четкими поперечными кольцами. От таких пермохористид отошли *Meropidae*, причем их ископаемые представители еще сохраняли дихотомирующий *RS*.

Для трех перечисленных семейств можно предполагать непосредственное происхождение от *Permochoristidae*: семейства, переходные между ними и пермохористидами, пока не известны. Что касается шести оставшихся современных семейств *Bittacidae*, *Eomeropidae*, *Apterorapnidae*, *Choristidae*, *Panoprodidae* и *Panopidae*, то их общим предком вероятно является непосредственный потомок пермохористид семейства *Parachoristidae*, еще в перми приобретшее общий с ними апоморфный признак – гребенчатый *RS*, причем с явной тенденцией к полимеризации. Часть потомков парахористид донесла этот признак до нашей дней.

Для ряда современных семейств, распространение которых ныне носит ярко выраженный реликтовый характер (*Nannochoristidae*, *Meropidae*, *Eomeropidae*), показано, что их ареал в мезозое и кайнозое был гораздо более широким.

Таким образом ближайшим общим предком современных семейств скорпионниц следует считать вымерших *Permochoristidae*, а расхождение основных филогенетических направлений, приведших к современным формам, приходится на позднюю пермь – первую половину триаса. Большинство других пермских семейств, кроме *Kaltanidae*, давших ручейников, и *Parachoristidae*, ставших родоначальником большой монофилетической группы рецентных семейств скорпионниц, оказались бесплодными.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бродский А.К., Иванов В.Д.* Функциональная оценка строения крыльев насекомых // Энтомологическое обозрение. 1983. Т. 62, № 1. С. 48–64.
- Вилесов А.П.* Пермские ископаемые сетчатокрылые насекомые (Insecta: Mymeleoptida) из местонахождения Чекарда Пермской области // Палеонтологический журнал. 1995. № 2. С. 95–105.
- Вилесов А.П., Новокишинов В.Г.* Новые ископаемые насекомые (Mymeleoptida, Jurinida) из верхней перми Восточного Казахстана // Там же. 1994. № 2. С. 66–74.
- Городницкий Д.Л.* О жилковании крыльев ручейников и бабочек (Phryganeida, Papilionida) // Зоологический журнал. 1991. Т. 70, вып. 6. С. 77–87.
- Еськов К.Ю.* Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // Фауногенез и филоценогенез. М.: Наука, 1984. С. 24–91.
- Залесский М.Д.* О новых насекомых из пермских отложений бассейнов рек Камы, Вятки и Белой // Тр. Казан. ун-та. 1929. Т. 52. С. 3–30.
- Залесский М.Д.* Новый представитель пермских сетчатокрылых // Докл. АН СССР. 1946. Т. 60, № 7. С. 541–542.
- Иванов В.Д.* Строение и эволюция крылового сочленения ручейников. 1. Исходный тип строения // Вестн. ЛГУ. Биология. 1985. Т. 10. С. 3–12.
- Иванов В.Д.* Строение палеозойских ручейников семейства Microptysmatidae (Insecta) // Палеонтологический журнал. 1988. № 3. С. 64–69.
- Иванов В.Д.* Новое семейство ручейников из перми Среднего Урала (Insecta, Trichoptera) // Там же. 1992. № 4. С. 31–35.
- Мартынов А.В.* Пермские ископаемые насекомые северо-востока Европы // Тр. Геол. музея АН СССР. 1928. Т. 4. С. 1–118.
- Мартынов А.В.* О новых ископаемых насекомых Тихих Гор // Там же. 1931. Т. 8. С. 149–212.
- Мартынов А.В.* Пермские ископаемые насекомые из Архангельской области. 1. Отряд Месортега. 2. Сетчатокрылые, вислоккрылые и жуки с приложением описания двух новых жуков из Тихих Гор // Тр. ПИН АН СССР. 1933. Т. 2. С. 23–96.
- Мартынов А.В.* Пермские ископаемые насекомые из Чекарды // Там же. 1940. Т. 11, вып. 1. С. 1–62.
- Мартынова О.М.* Пермские Месортега из Чекарды и Каргалы // Изв. АН СССР. Отд-ние биол. наук. 1942. № 1/2. С. 133–149.
- Мартынова О.М.* Материалы по эволюции Месортега // Тр. ПИН АН СССР. 1948а. Т. 14, вып. 1. С. 1–76.
- Мартынова О.М.* Два новых вида пермских насекомых из Кузнецкого бассейна // Докл. АН СССР. 1948б. Т. 60, № 1. С. 113–114.
- Мартынова О.М.* Филогения отрядов насекомых с полным превращением // Тр. III Всесоюз. съезда энтомолог. о-ва. Л.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 113–115.
- Мартынова О.М.* Новые насекомые из пермских и мезозойских отложений СССР // Материалы к "Основам палеонтологин". 1958. Вып. 2. С. 69–94.
- Мартынова О.М.* Филогенетические взаимоотношения насекомых мекоптероидного комплекса // Тр. Ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцова. 1959. Т. 27. С. 221–230.
- Мартынова О.М.* Отряд Месортега // Тр. ПИН АН СССР. 1961. Т. 85. С. 590–598.

- Мартынова О.М.* Отряд Mecoptera: Скорпионицы; Отряд Trichoptera: Ручейники // Основы палеонтологии: Членистоногие, трахейные и хелицеровые. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 283–302.
- Новокишинов В.Г.* Ручейники рода Kamoranorpa (Trichoptera, Microptysmatidae) из кунгурских отложений местонахождения Чекарда (Пермская область) // Палеонт. журн. 1992а. № 3. С. 106–110.
- Новокишинов В.Г.* Ранняя эволюция ручейников (Trichoptera) // Зоол. журн. 1992б. Т. 71, вып. 12. С. 58–68.
- Новокишинов В.Г.* Пермские скорпионицы (Insecta, Panorpida) семейств Kalkanidae, Permochoristidae и Robinjohniidae // Палеонт. журн. 1994а. № 1. С. 65–76.
- Новокишинов В.Г.* Скорпионицы Permochoristidae – ближайшие общие предки современных скорпионид (Insecta, Panorpida-Mecoptera) // Зоол. журн. 1994б. Т. 73, вып. 7/8. С. 58–70.
- Новокишинов В.Г.* Пермские скорпионицы (Insecta, Panorpida) семейства Permochoristidae // Палеонтол. журн. 1995а. № 1. С. 64–75.
- Новокишинов В.Г.* Новые ископаемые насекомые (Insecta) из кунгурских отложений Чекарды (Пермская область) // Там же. 1995б. № 3. С. 61–67.
- Новокишинов В.Г.* Систематическое положение некоторых позднермских сетчатокрылых (Insecta; Murgmeleontida-Neuroptera) // Там же. 1997. № 1. С. 65–71.
- Пономаренко А.Г.* О номенклатуре жилкования крыльев жуков (Coleoptera) // Этомол. обозрение. 1972. Т. 51, № 4. С. 768–775.
- Пономаренко А.Г.* Палеозойские представители вислокрылок (Insecta, Megaloptera) // Палеонтол. журн. 1977. № 1. С. 78–86.
- Пономаренко А.Г.* Надотряд Murgmeleontida: Сетчатокрылообразные // Тр. ПИН АН СССР. 1980. Т. 175. С. 84–99.
- Пономаренко А.Г., Расницын А.П.* Новые мезозойские и кайнозойские Protomecoptera // Палеонтол. журн. 1974. № 4. С. 59–72.
- Расницын А.П.* Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Тр. ПИН АН СССР. 1980а. Т. 174. С. 1–190.
- Расницын А.П.* Надотряд Papilionidea // Там же. 1980б. Т. 175. С. 99–101.
- Расницын А.П., Козлов М.В.* Новая группа ископаемых насекомых: Скорпионица с адаптациями цикад и бабочек // Докл. АН СССР. 1990. Т. 310, № 4. С. 973–976.
- Родендорф Б.Б.* Историческое развитие двукрылых насекомых // Тр. ПИН АН СССР. 1964. Т. 100. С. 1–311.
- Сукачева И.Д.* Новые ручейники (Trichoptera) из мезозоя Средней Азии // Палеонтол. журн. 1973. № 3. С. 100–107.
- Сукачева И.Д.* Ручейники подотряда Permotrachoptera // Там же. 1976. № 2. С. 94–105.
- Сукачева И.Д.* Отряд Panorpida. Скорпионицы. Отряд Phyganeida. Ручейники // Тр. ПИН АН СССР. 1980а, б. Т. 175. С. 101–110.
- Сукачева И.Д.* Историческое развитие отряда ручейников // Там же. 1982. Т. 197. С. 1–110.
- Сукачева И.Д.* Юрские скорпионицы Южной Сибири и Западной Монголии // Там же. 1985. Т. 211. С. 96–114.
- Сукачева И.Д.* Скорпионицы. Panorpida // Там же. 1990. Т. 239. С. 88–94.
- Сукачева И.Д., Расницын А.П.* Первые представители семейства Boreidae (Insecta; Panorpida) из верхней юры Монголии и нижнего мела Забайкалья // Палеонтол. журн. 1992. № 1. С. 126–129.
- Carpenter F.M.* The Lower Permian insects of Kansas. Pt. I. Mecoptera // Bull. Mus. Comp. Zool. 1930. Vol. 70. P. 69–101.
- Carpenter F.M.* The affinities Eomerope and Dinopanorpa (Mecoptera) // Psyche. 1972. Vol. 79, N 1/2. P. 79–87.
- Carpenter F.M.* Order Mecoptera // Treatise on invertebrate paleontology. N.Y., 1992. Pt. R: Arthropoda, vol. 4. P. 380–395.
- Cockerell T.D.A.* Descriptions of Tertiary insects // Amer. J. Sci. 1909. Vol. 27. P. 381–387.
- Handlirsch A.* Über einige Insektenreste aus der Permformation Russland // Mem. Acad. Imp. Sci. Petersbourg. Ser. 8. 1904. S. 1–8.

- Handlirsch A.* Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig. 1906–1908. 1433 S.
- Handlirsch A.* Neue Untersuchungen über die Fossilen Insecten // *Ann. naturhist. Mus. Wien.* 1937. Bd. 48. S. 1–140.
- Hennig W.* Die Stammesgeschichte der Insekten. Frankfurt a. M., 1969. 436 S.
- Hong Youchong, Yan Dunshi, Wang Darui.* Discovery of Early Cretaceous *Cretacochoista* gen. nov. Insecta: Mecoptera from Jiuquan Basin Gansu Province // *Mem. Beijing Natur. Hist. Mus.* 1989. N 44. P. 1–9.
- Jell P., Duncan R.* Order Mecoptera // *Plants and invertebrates from the Lower Cretaceous Koonwarra Fossil Bed, South Gippsland, Victoria.* Sydney, 1986. P. 157–164.
- Kaltenbach A.* Mecoptera // *Handb. Zool.* 1978. Bd. 4, N 2. S. 1–111.
- Kukalova J.* Permian insects of Moravia. Pt 1. Miomoptera // *Sb. geol. ved. Paleontol.* 1963. Sv. 1. S. 7–52.
- Kukalova-Peck J., Willmann R.* Lower Permian "mecopteroid – like" insects from Central Europe (Insecta, Endopterygota) // *Canad. J. Sci.* 1990. Vol. 27. P. 459–468.
- Martynov A.V.* Über eine neue Ordnung der fossilen Insekten, Miomoptera nov. // *Zool. Anz.* 1927a. Bd. 72. S. 99–109.
- Martynov A.V.* Jurassic fossil Mecoptera and Partrichoptera from Turkestan and Ust-Balei (Siberia) // *Изв. АН СССР.* 1927b. T. 21. С. 651–666.
- Mickoleit G.* Das Exoskelet von *Notiothauma reedi* // *Ztschr Morphol. Tiere.* 1971. Bd. 69. S. 318–362.
- Mickoleit G.* Die phylogenetischen Beziehungen der Schnabelfliegen – Familien aufgrund morphologischer Ausprägungen der weiblichen Genital- und Postgenitalsegmente // *Entomol. germ.* 1978. Bd. 4. S. 258–281.
- Novokschonov V.G.* Die interessante Bittacidenreste (Mecoptera Insecta) aus dem Jura von Eurasien // *Russ. Entomol. J.* 1993a. Vol. 2, N 1. P. 57–62.
- Novokschonov V.G.* Mückenhafte aus dem Jura, Kreide und Paläogen von Eurasien und ihre phylogenetischen Beziehungen // *Ibid.* 1993b. Vol. 2, N 1. P. 75–86.
- Novokschonov V.G.* New and little known permian scorpion flies (Insecta, Mecoptera-Panorpida) of the family Agatopanorpidae from Perm and Arkhangel'sk Oblasts // *Paleontol. J.* 1993c. Vol. 27, N 1A. P. 70–89.
- Novokschonov V.G.* Caddis flies (Insecta, Trichoptera, Microptysmatidae) // *Ibid.* 1993d. Vol. 27, N 1A. P. 90–102.
- Novokschonov V.G.* New insects (Insecta) from the Lower Permian of Chekarda (Central Urals) // *Ibid.* 1993e. Vol. 27, N 1A. P. 172–178.
- Novokschonov V.G.* Der älteste Vertreter der Meropeidae (Mecoptera, Insecta) // *Paläontol. Ztschr.* 1995. Bd. 69, N 1/2. S. 149–152.
- Novokschonov V.G., Sukacheva I.D.* New genus of caddis flies (Insecta; Trichoptera-Phryganeida) from the Upper Permian of Kazakhstan // *Ibid.* 1993a. Vol. 27, N 1A. P. 166–168.
- Novokschonov V.G., Sukacheva I.D.* Early evolution of caddisflies // *Proc. Seventh Intern. Symp. on Trichoptera.* Umed, Sweden, 3–8 August 1992. Leiden: Backhuys Publishers 1993b. P. 95–99.
- Penny N.* Evolution of the extant Mecoptera // *J. Kans. Entomol. Soc.* 1975. Vol. 48. P. 331–350.
- Penny N., Byers G.* A check-list of the Mecoptera of the World // *Acta Amazonica.* 1979. Vol. 9, N 2, P. 365–388.
- Pinto I.D.* Permian insects from the Parana Basin, South Brasil. 1. Mecoptera // *Rev. Brasil. Geoci.* 1972. Vol. 2. P. 105–116.
- Rasnitsyn A.P.* *Strashila incredibilis*, a new enigmatic Mecopteroid insect with possible siphonapteran affinities from the Upper Jurassic of Siberia // *Psyche.* 1992, Vol. 99, N 4. P. 323–333.
- Riek E.F.* A fossil Mecopteron from the Triassic beds at Brookvale, N.S.W. // *Rec. Austral. Mus.* 1950. Vol. 22. P. 253–256.
- Riek E.F.* The fossil insects of the Tertiary Redbank Plains Series. Pt 1 // *Univ. Queensl. Dep. geol.* 1952. Vol. 4. P. 3–14.
- Riek E.F.* Fossil mecopteroid insects from the Upper Permian of New South Wales // *Rec. Austral. Mus.* 1953. Vol. 23. P. 55–87.

- Riek E.F. Fossil insects from the Triassic beds at Mt. Crosby, Queensland // Austral. J. Zool. 1955. Vol. 3. P. 654-691.
- Riek E.F. A reexamination of the mecopteroid insects and orthopteroid fossils (Insecta) from the Triassic beds at Denmark Hill, Queensland, with descriptions of further specimens // Ibid. 1956. Vol. 4. P. 98-110.
- Riek E.F. Robinjohnia tillyardi Martynova, a mecopteroid from the Upper Permian of Belmont, New South Wales // Rec. Austral. Mus. 1968a. Vol. 27. P. 299-302.
- Riek E.F. Undescribed fossil insects from the Upper Permian of Belmont, New South Wales // Ibid. 1968b. Vol. 27. P. 303-310.
- Riek E.F. Mecoptera // The insects of Australia. Melbourne: Univ. press, 1970. P. 636-646.
- Riek E.F. Fossil insects from the Upper Permian of Natal, South Africa // Ann. Natal Mus. 1973. Vol. 21. P. 513-532.
- Riek E.F. New Upper Permian insects from Natal, South Africa // Ibid. 1976. Vol. 22. P. 755-789.
- Riek E.F. Four-winged Diptera from the Upper Permian of Australia // Proc. Linn. Soc. N.S. W. 1977. Vol. 101. P. 250-255.
- Russel L. A new genus and a new species of Boreidae from Oregon (Mecoptera) // Proc. Entomol. Soc. Wash. 1979. Vol. 81. P. 22-31.
- Storozhenko S.Y., Novokschonov V.G. Revision of the Permian family Sojanoraphidiidae (Grylloblattida) // Russ. Entomol. J. 1995. Vol. 3. P. 37-39.
- Sukacheva I.D. New Mesozoic scorpion flies (Nannochoristidae, Mecoptera) from Yakutia // Paleontol. J. 1993. Vol. 27, N 1A. P. 169-171.
- Tillyard R.J. Mesozoic and Tertiary insects of Queensland and New South Wales // Queensl. Geol. Surv. Publ. 1916. N 253. P. 11-48.
- Tillyard R.J. Permian and Triassic insects from New South Wales, in the collection of Mr. John Mitchell // Proc. Linn. Soc. N. S. W. 1917. Vol. 42. P. 720-756.
- Tillyard R.J. Postscript to: Mesozoic insects of Queensland. Pt 3 // Ibid. 1918. Vol. 43. P. 417-436.
- Tillyard R.J. A fossil insect wing belonging to the new order Paramecoptera, ancestral to the Trichoptera and Lepidoptera, from the Upper Coal Measures of Newcastle, N. S. W. // Ibid. 1919. Vol. 44. P. 231-256.
- Tillyard R.J. Some new Permian insects from Belmont, N.S.W., in the collection of Mr. John Mitchell // Ibid. 1922. Vol. 47. P. 279-292.
- Tillyard R.J. Kansas Permian insects. Pt 7. The order Mecoptera // Amer. J. Sci. 1926a. Vol. 11. P. 133-164.
- Tillyard R.J. Upper Permian insects of New South Wales. Pt 2. The orders Mecoptera, Paramecoptera and Neuroptera // Proc. Linn. Soc. N.S.W. 1926b. Vol. 51. P. 265-282.
- Tillyard R.J. Permian Diptera from Warner's Bay, N.S.W. // Nature. 1929. Vol. 123. P. 778-779.
- Tillyard R.J. The evolution of the scorpion-flies and their derivatives // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1935. Vol. 28. P. 1-45.
- Tindale N.D. Triassic insects of Queensland. 1. Eoses, a probable lepidopterous insects from the Triassic beds of Mt. Crosby, Queensland // Proc. Roy. Soc. Queensl. 1945. Vol. 56. P. 37-46.
- Willmann R. Fossilium Catalogus, Animalia. Pt 124. Mecoptera. Hague, 1978. 139 S.
- Willmann R. Zur systematischen Stellung von Austropanorpa (Insecta, Mecoptera) aus dem Alttertiär Australiens // Paläontol. Ztschr. 1977a. Bd. 51. S. 12-18.
- Willmann R. Mecopteren aus dem untereozänen Moler des Limfjordes (Danemark) // Neues. Jb. Geol. und Paläontol. Mg. 12. 1977b. S. 735-744.
- Willmann R. Das Exoskelett der männlichen Genitalien der Mecoptera. 1. Morphologie. 2. Die Phylogenetischen Beziehungen der Schnabelfliegen-Familien // Ztschr. zool. Syst. Evolutionsforsch. 1981a. Bd. 19. S. 96-150, 153-174.
- Willmann R. Phylogenie und Verbreitungsgeschichte der Eomeropidae (Insecta; Mecoptera) // Paläontol. Ztschr. 1981b. Bd. 55. S. 31-49.
- Willmann R. Widersprüchliche Rekonstruktion der Phylogenie am Beispiel der Ordnung Mecoptera // Ibid. 1983. Bd. 57. S. 285-308.

- Willmann R.* Evolution und phylogenetisches System der Mecoptera (Insecta: Holometabola) // Abh. Senckenberg. Natur. Ges. 1989a. Bd. 544. S. 1–153.
- Willmann R.* Rediscovered: Permotipula patricia, the oldest known fly // Naturwissenschaften. 1989b. Bd. 76. S. 375–377.
- Zalessky G.* Sur deus nouveaux insectes permiens // Ann. Soc. Geol. Nord. 1933. Vol. 57. P. 135–144.
- Zhang Jun-feng.* A contribution to the knowledge of insects from the Late Mesozoic in Southern Shaanxi and Henan Provinces, China // Palaeoworld. 1993. Vol. 2. P. 49–56.



## ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

### Т а б л и ц а I

Фиг. 1. *Permopsychops saurensis* Novoksh. et Viles.; голотип № 2781/348, базальная половина заднего крыла (×10); Восточный Казахстан (Караунгир), верхняя пермь

Фиг. 2. *Altajoranoгра pilosa* (O. Mart.); экз. № 600/155(154), заднее крыло (×16); Кузбасс (Калтан), верхняя пермь

Фиг. 3. *Protomeropidae* gen. sp.; экз. N 2781/329, базальная половина заднего крыла (×30); Восточный Казахстан (Караунгир), верхняя пермь

### Т а б л и ц а II

Фиг. 1. *Altajoranoгра pilosa* (O. Mart.); экз. № 600/154(155), фрагмент заднего крыла с карпентеровыми органами (×50); Кузбасс (Калтан), верхняя пермь

Фиг. 2. *Altajoranoгра* sp.; экз. № 600/333; базальная половина заднего крыла с участком CuP + A<sub>1</sub> (×20); Кузбасс (Калтан), верхняя пермь

Фиг. 3. *Tshekarchiereus rasnitsyni* sp. nov.; голотип № 1700/4447; заднее крыло (×11); Средний Урал (Чекарда), нижняя пермь

Фиг. 4. *Permila borealis* (O. Mart.); голотип № 676/583,? заднее крыло (×22); Кузбасс (Суриково-1), нижняя пермь

### Т а б л и ц а III

Фиг. 1. *Agetoranoгра permiana* (O. Mart.); экз. № 1700/4476, самка (×8); Средний Урал (Чекарда), нижняя пермь

Фиг. 2, 3. *Martuporanoгра angustata* (Mart.); 2 – переднее крыло, паратип № 2695/117 (×10); 3 – заднее крыло, экз. № 3353/941 (×14); Север европейской России (Сояна), верхняя пермь

### Т а б л и ц а IV

Фиг. 1. *Seniorita gratiosa* Novoksh.; голотип № 2/17, самка (×8); Средний Урал (Чекарда), нижняя пермь

Фиг. 2. *Echinopetromantis unicolor* (O. Mart.); голотип № 503/43(42), переднее крыло (×10); Кузбасс (Сарбала-II), верхняя пермь

Фиг. 3. *Marimerobius* sp.; экз. № 1700/2332, целое насекомое (×7); Средний Урал (Чекарда), нижняя пермь

### Т а б л и ц а V

Фиг. 1–3, 5. *Permomerope* sp.: 1 – самка, экз. 2781/328 (×17); 2 – самец (общий вид без головы: ×20), 3 – гениталии того же самца (×50), экз. № 2781/331; 5 – брюшко самки сбоку, экз. № 2781/326; Восточный Казахстан (Караунгир), верхняя пермь

Фиг. 4. *Permomerope karaungirica* Sukatch.; голотип № 2495/4, конец брюшка самки с церками; Восточный Казахстан (Караунгир), верхняя пермь

#### Т а б л и ц а VI

Фиг. 1-3. *Camoranoгра rotundipennis* Mart.; экз. № 3353/1031; 1 – голова латеродорзально, среднеспинка сверху; 2 – голова дорзально; 3 – голова спереди (×80); Север европейской России (Сояна), верхняя пермь

Фиг. 4-5. *Camoranoгра uralensis* (Mart.): 4 – голова с сохранившимся челюстным щупиком (×30), экз. № 1700/2293; 5 – конец брюшка самки с церками (×30), экз. № 1700/1830; Средний Урал (Чекарда), нижняя пермь

#### Т а б л и ц а VII

Фиг. 1, 3. *Itaphlebia sharovi* sp. nov.; голотип № 2239/1816; 1 – самец (×15), 3 – гениталии того же самца латеродорзально; Казахстан (Каратау), верхняя юра

Фиг. 2, 4. *Nannochorista* sp. (современные; Южная Америка); 2 – общий вид самки, 4 – гениталии самца снизу

#### Т а б л и ц а VIII

Фиг. 1. *Itaphlebia jeniseica* sp. nov.; голотип № 1255/1547, переднее крыло (×12); Красноярский край (Кубеково), средняя юра

Фиг. 2. *Itaphlebia reducta* sp. nov.; голотип N1255/1551, переднее крыло (×12); Красноярский край (Кубеково), средняя юра

Фиг. 3. *Tarantogus sibiricus* sp. nov.; голотип № 1255/1546, переднее крыло (×18); Красноярский край (Кубеково), средняя юра

Фиг. 4. *Palaeoboreus zherichini* Sukatch. et A. Rasn.; голотип № 3688/1218, самка (×34); Монголия (Хоутийн – Хотгор), верхняя юра

#### Т а б л и ц а IX

Фиг. 1-2. *Voreomeropie antiqua* Novoksh.; голотип № 1255/184; 1 – переднее крыло (×15), 2 – увеличенный фрагмент того же крыла с дихотомирующей RS; Красноярский край (Кубеково), средняя юра

Фиг. 3. *Plesiobittacus martynovi* sp. nov.; голотип № 3073/419, дистальная часть крыла (×7,5); Средняя Азия (Сай Сагул), нижняя – средняя юра

Фиг. 4. *Plesiobittacus primigenius* sp. nov.; голотип № 3073/359, переднее крыло со смятым задним краем (×5); Средняя Азия (Сай Сагул), нижняя – средняя юра

Фиг. 5. *Triasochorista kirgizica* sp. nov.; голотип № 2555/1835, переднее крыло (×7,5); Средняя Азия (Джяйлоучо), средний – верхний триас

#### Т а б л и ц а X

Фиг. 1. *Parachorista comica* sp. nov.; голотип № 2240/2724, самка? с развитым рострумом (×7,5); Средняя Азия (Джяйлоучо), средний – верхний триас

Фиг. 2. *Orthophlebiidae*. gen. sp.; экз. 29972801, самец с "хвостом" (×4,5); Казахстан (Каратау), верхняя юра

Фиг. 3. *Orthophlebiidae*, gen. sp.; экз. 2239/1805, самец с "хвостом", но не слитыми в трубку тергитами и стернитами шестого – седьмого сегментов (×7); Казахстан (Каратау), верхняя юра

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Введение</b> .....	3
<i>Глава 1</i>	
<b>Первые мекоптероиды (Papilionidea-Mecopteroidea)</b> .....	5
<i>Глава 2</i>	
<b>Пермские насекомые, возможно относящиеся к мекоптероидам</b> .....	17
<i>Глава 3</i>	
<b>Очерк истории изучения пермских скорпионниц</b> .....	24
<i>Глава 4</i>	
<b>Список местонахождений пермских скорпионниц</b> .....	27
<i>Глава 5</i>	
<b>Пермские скорпионницы (Panorpida-Mecoptera)</b> .....	30
<i>Глава 6</i>	
<b>Первые ручейники (Phryganeida-Trichoptera)</b> .....	85
<i>Глава 7</i>	
<b>Происхождение современных семейств скорпионниц по палеонтологическим данным</b> .....	101
<b>Заключение</b> .....	130
<b>Литература</b> .....	132
<b>Объяснения к таблицам</b> .....	137

## CONTENS

<b>Введение</b> .....	3
<i>Chapter 1</i>	
<b>The earliest mecopteroids (Papilionidea = Mecopteroidea)</b> .....	5
<i>Chapter 2</i>	
<b>Permian insects possibly belonging to the mecopteroids</b> .....	17
<i>Chapter 3</i>	
<b>Historical account of researches of the Permian scorpionflies</b> .....	24
<i>Chapter 4</i>	
<b>Localities of the Permian scorpionflies</b> .....	27
<i>Chapter 5</i>	
<b>Permian scorpionflies (Panorpida = Mecoptera)</b> .....	30
<i>Chapter 6</i>	
<b>Earliest caddisflies (Phryganeida = Trichoptera)</b> .....	85
<i>Chapter 7</i>	
<b>Paleontological evidence of origin of the extant scorpionfly families</b> .....	101
<b>Conclusion</b> .....	130
<b>Literature cited</b> .....	132
<b>Explanations to plates</b> .....	137

Научное издание

**Новохионов Виктор Григорьевич**

**РАННЯЯ ЭВОЛЮЦИЯ  
СКОРПИОННИЦ  
(Insecta: Panorpida)**

*Утверждено к печати  
Научным советом  
по проблемам палеобиологии  
и эволюции органического мира  
и Палеонтологическим институтом  
Российской академии наук*

Заведующая редакцией  
"Наука – биология, химия" *Е.В. Тихомирова*  
Редактор *Е.Ю. Федорова*  
Художник *Б.М. Рябышев*  
Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*  
Технический редактор *Т.В. Жмелькова*  
Корректоры *Г.В. Дубовицкая, Н.П. Круглова*

Набор и верстка выполнены в издательстве  
на компьютерной технике

ЛР № 020297 от 23.06.1997

Подписано к печати 04.07.97  
Формат 60 × 90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Гарнитура Таймс  
Печать офсетная. Тип. зак. 320.

Издательство "Наука"  
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., 90

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН,  
199034, Санкт-Петербург, 9 лин., 12

**В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ "НАУКА"  
ГОТОВЯТСЯ К ПЕЧАТИ КНИГИ:**

*Невесская Л.А.* **Этапы развития бентоса фанерозойских морей.** Палеозой. — 1998.

Монография содержит сравнительную характеристику сообществ шельфов современных и древних морей, начиная с кембрия. Каждый очерк, посвященный бентосу определенного геологического периода, дает представление о палеогеографии, климате и гидрологии морей этого периода, характере осадконакопления на шельфах, составе фауны и флоры шельфов и биогеографии. Основная часть очерков заключает описание шельфовых сообществ отдельных морей, характерных для различных биогеографических областей и зон моря.

Для палеонтологов, геологов-стратиграфов, биологов.

*Николай Иванович Вавилов:* **Научное наследие в письмах: (Международная переписка).** Т. II. — 1988.

Во второй том включены письма Н.И. Вавилова за период с 1927 по 1930 г. Переписка свидетельствует о большой работе ученого по укреплению международного научного сотрудничества для создания фонда генетических ресурсов культурных растений, для исследований мирового земледелия, для изучения роли стран Юго-Восточной Азии в происхождении культурных растений. Идеи и мысли Н.И. Вавилова, касающиеся всех направлений биологической и сельскохозяйственной науки, представляют огромный интерес для научных и практических работников, занимающихся теоретическими и прикладными проблемами биологии, генетики и селекции.

Для биологов широкого профиля, работников сельскохозяйственной науки, историков науки.

**В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ "НАУКА"  
ВЫШЛА ИЗ ПЕЧАТИ КНИГА:**

*Невеская Л.А., Парамонова Н.П., Бабак Е.В.* **Определитель плиоценовых двустворчатых моллюсков Юго-Западной Евразии.**

Определитель двустворчатых моллюсков содержит краткий морфологический очерк, заключающий характеристику основных признаков раковин описываемых двустворчатых моллюсков, словарь употребляемых терминов при описании, краткий стратиграфический очерк плиоцена Юго-Западной Евразии и описания около 300 видов и подвидов. Для всех описанных видов приведены фотоизображения.

Для палеонтологов, геологов-стратиграфов, биологов.

**АДРЕСА КНИГОТОРГОВЫХ ПРЕДПРИЯТИЙ  
РОССИЙСКОЙ ТОРГОВОЙ ФИРМЫ "АКАДЕМКНИГА"**

**Магазины "Книга—почтой"**

117393 Москва, ул. Академика Пилюгина, 14, корп. 2  
197345 Санкт-Петербург, ул. Петрозаводская, 7

**Магазины "Академкнига" с указанием отделов "Книга—почтой"**

690088 Владивосток, Океанский проспект, 140 ("Книга—почтой")  
620151 Екатеринбург, ул. Мамина-Сибиряка, 137 ("Книга—почтой")  
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 289 ("Книга—почтой")  
660049 Красноярск, проспект Мира, 84  
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7  
117383 Москва, Мичуринский проспект, 12  
103642 Москва, Б. Черкасский пер., 4  
630200 Новосибирск, ул. Восход, 15, комн. 5086  
630090 Новосибирск, Морской проспект, 22 ("Книга—почтой")  
142292 Пушкино, Московской обл., МР "В", 1 ("Книга—почтой")  
443022 Самара, проспект Ленина, 2 ("Книга—почтой")  
191104 Санкт-Петербург, Литейный проспект, 57  
199164 Санкт-Петербург, Таможенный пер., 2  
194064 Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4  
634050 Томск, наб. реки Ушайки, 18  
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 ("Книга—почтой")  
450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49