

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

*В. Н. ВИШНЯКОВА, Г. М. ДЛУССКИЙ,  
Л. Н. ПРИТЫКИНА*

**НОВЫЕ  
ИСКОПАЕМЫЕ  
НАСЕКОМЫЕ  
С ТЕРРИТОРИИ  
СССР**



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»



АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 183

*В. Н. ВИШНЯКОВА, Г. М. ДЛУССКИЙ,  
Л. Н. ПРИТЫКИНА*

НОВЫЕ  
ИСКОПАЕМЫЕ  
НАСЕКОМЫЕ  
С ТЕРРИТОРИИ  
СССР



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
Москва 1981

Вишнякова В. Н., Длусский Г. М., Притыкина Л. Н. **Новые ископаемые насекомые с территории СССР.** — М.: Наука, 1981. 88 с.

Книга содержит три раздела, посвященных описанию новых палео-, мезо- и кайнозойских насекомых с территории СССР. Обсуждаются своеобразие наиболее обширной триасовой фауны стрекоз, морфология и систематическое положение примитивных сосущих насекомых — лофионеврид — и дается эколого-биоценотический анализ ископаемых фаунистических комплексов муравьев.

Книга рассчитана на специалистов-энтомологов, палеонтологов, изучающих триасовые и кайнозойские отложения, и для экологов.

Табл. 3. фототабл. 16, ил. 55.

Ответственный редактор

доктор биологических наук А. П. РАСНИЦЫН

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемый читателю сборник «Новые ископаемые насекомые» объединяют три работы, выходящие за уровень ординарных палеоэнтмологических исследований. Каждая из них заполняет важный пробел в наших знаниях исторического развития насекомых.

В палеоэнтмологии сложились три основных направления исследований — фаунистическое (выяснение состава конкретных фаун, проводимое со стратиграфическим уклоном), систематико-филогенетическое (изучение истории определенной группы организмов на длительном отрезке времени ее существования) и палеоэколого-биоценотическое. Границы этих направлений широко перекрываются и иные работы содержат результаты исследований, проведенных одновременно в нескольких направлениях. Однако самостоятельность этих направлений все же сохраняется. История палеоэнтмологических исследований показывает характер и смену доминирования основных стратегий исследования во времени. Первоначально и весьма долго, приблизительно до сороковых годов нашего столетия, всецело доминировал фаунистический тип работ. С именем Б. Б. Родендорфа и его школы связан переход к преимущественно систематико-филогенетическим исследованиям, которые доминировали в 50—70-е годы; другие палеоэнтмологи (F. M. Carpenter, Ю. М. Залесский, E. F. Riek, J. Kukulová) в эти же годы продолжали развивать фаунистическое направление работ. Палеоэкологии уделяли внимание, вероятно, все палеоэнтмологи во все времена, однако лишь в последние годы начинает оформляться самостоятельное эколого-биоценотическое направление палеоэнтмологических исследований. Его предварительные итоги изложены в книге «Историческое развитие класса насекомых» [1980].

Утверждение в правах новых направлений исследования не означало отказа от старых, хотя характер первого из них (фаунистического) существенно изменился. Развитие филогенетических исследований, связанное со специализацией палеоэнтмологов, работающих в пределах одного или нескольких близких отрядов, привело к сужению в тех же пределах фаунистических работ, проводимых этими специалистами. Сохранение и развитие всех трех направлений палеоэнтмологических исследований демонстрирует настоящий сборник.

Современному типу фаунистического исследования отвечает работа Л. Н. Притыкиной. Известный специалист по вымершим стрекозам, Притыкина открывает здесь для науки обширную триасовую фауну отряда, до того практически неизвестную, в противоположность фауне стрекоз пермского и юрского периодов. По своему богатству (на 100 остатков 29 видов, 16 родов, 9 семейств, 5 надсемейств и 4 инфраотряда обоих подотрядов) эта фауна сравнима лишь с самыми обширными юрскими комплексами Каратау и Зольнгофена. Поражает своеобразие и уровень эндемичности этой фауны: все виды, 14 родов, 5 семейств, 3 надсемейства и 1 инфраотряд — новые, не известные за пределами среднего—позднего триаса Ферганы, причем большинство описываемых стрекоз принадлежит эндемичному инфраотряду! Столь высокое своеобразие фауны, по-видимому, уникально и еще ожидает своего истолкования. Еще более неожиданно то, что в противоположность всем другим насекомым со сколько-нибудь изученной фауной второй половины триаса, стрекозы в это время значительно более сходны с палеозойскими, чем даже с ранне-среднеюрскими.

Другими словами, мезозойский этап эволюции стрекоз наступает с сильным запозданием относительно других групп насекомых. Это еще более важный результат исследования, требующий интерпретации с широких позиций биоценотической эволюции наземных сообществ на рубеже палеозоя и мезозоя.

Исследование В. Н. Вишняковой — типично систематико-филогенетическое; особое его значение связано с выбором объекта исследования. Семейство Lophioneuridae, рассматриваемое в полном, сильно расширенном объеме и на новом морфологическом уровне, — ключевая группа для определения места в системе своеобразного и во многом загадочного отряда трипсов. Работа Вишняковой раскрывает наконец картину происхождения трипсов. Нужно особо отметить, что лофioneвриды заполняют одновременно и морфологический, и временной hiatus между их предками — пермскими сеноедами, и потомками — настоящими трипсами, известными начиная с позднеюрской эпохи.

В отношении таксонов группы отряда Л. Н. Притыкина и В. Н. Вишнякова следуют разработанной Б. Б. Родендорфом [Палеонтол. журн., 1977, № 2, с. 14—22] и использованной в упоминавшейся выше книге «Историческое развитие класса насекомых» схеме рационализации названий этих таксонов. Причины перехода к новым, пока еще непривычным названиям приведены в указанных работах; в двух словах, цель реформы — устранить произвол в номенклатуре, распространив на старшие таксоны те же требования и правила, которые уже оправдали себя в отношении таксонов группы семейства.

Третья работа сборника (Г. М. Длусский «Миоценовые муравьи») сочетает в себе особенности и фаунистического и биоценотического исследования. Это одна из очень немногих работ, в которых на современном уровне описывается обширная фауна третичных насекомых. Обработка кайнозойских энтомофаун требует хорошего знания соответствующей группы современных насекомых. Наиболее рациональный путь осуществления подобных исследований — поручение их специалистам-неонтологам, таким, как Г. М. Длусский (один из ведущих исследователей как систематики, так и биологии муравьев). Хорошее знание современных муравьев вместе с некоторыми важными особенностями этих насекомых как объекта экологических исследований позволило фаунистической работе перерасти не только в палеонтологическую. Дело в том, что муравьи, будучи социальными насекомыми, практически не имеют конкурентов и потому в биогеоценозе существуют как автономный коадаптивный комплекс. При этом типы таких комплексов выделены и изучены самим Г. М. Длусским. Это и позволило автору не только определить и описать миоценовых муравьев и показать основные тенденции изменения их фауны в кайнозой, но и идентифицировать их миоценовые комплексы и на этой основе реконструировать особенности и характер изменений миоценовых ландшафтов.

А. РАСНИЦЫН

## НОВЫЕ ТРИАСОВЫЕ СТРЕКОЗЫ СРЕДНЕЙ АЗИИ

Л. Н. ПРИТЫКИНА

До недавнего времени сведения о стрекозах триаса были весьма скудными и основывались на единичных находках в Австралии, Западной Европе и Аргентине.

Единственный раннетриасовый род с одним видом *Triadotypus guillaumei* Grauv. et Laug. описан из отложений Франции и выделен в особое семейство Triadotypidae инфраотряда Meganeuromorpha (= Meganisoptera) (Grauvogel et Laurentiaux, 1952). По нашим данным, геологическое распространение этого семейства не ограничено только триасом. К нему относится также род *Kargalotypus* Rohdendorf, 1962 из верхнепермских отложений Южного Приуралья. При изучении типового экземпляра *Kargalotypus kargalensis* (Martynov), хранящегося в коллекциях ПИН, нами была обнаружена характерная для триадотипид триада жилок: CuP (—), MA (+, неветвистая), R<sub>5</sub> (—).

Стрекозы второй половины триаса известны несколько лучше по находкам в Австралии [Tillyard, 1918, 1922] и Аргентине [Carpenter, 1960]. Кроме того, список позднетриасовых стрекоз пополнился недавно описаниями двух родов из формации Мольено в Южной Африке [Riek, 1976].

Из верхнетриасовых отложений Австралии (местонахождение Ипсвич) описаны 5 монотипических родов стрекоз, но из-за фрагментарности остатков, по которым производилось описание, систематическое положение с уверенностью можно назвать только для двух из них. Род *Triassagrion* Till. относится к семейству Protomygmeleontidae Handl., мезозойской ветви пермского инфраотряда Kennedyomorpha (= Protozygoptera + Archizygoptera). Род *Triassolestes* Till. был выделен в особое подсемейство Triassolestinae Till. семейства Lestidae. Однако характерная для этого рода полная редукция заднего анального ствола (жилки A<sub>2+3+4</sub>) при широком кубито-анальном поле крыла и своеобразная конфигурация жилки 1A совершенно не свойственны лестидам. В то же время род *Triassolestes* по конфигурации жилок анальной системы и ряду других признаков филогенетически ближе к родам *Triassoneura* Riek, 1976 (Triassoneuridae Riek, 1976) из верхнетриасовых отложений Южной Африки, *Progonophlebia* Till., 1925 (Progonophlebiidae Till., 1925) из нижнелейасовых отложений Англии и *Triassolestodes* gen. nov. из триаса Средней Азии, чем к любым другим родам инфраотряда Heterophlebiomorpha (= Zygoptera + Anisozygoptera p. p.). Филогенетическое единство вместе с высоким уровнем структурно-функциональной обособленности этой группы родов позволяет объединить эти роды в одном семействе Triassolestidae Till., 1918.

Три других рода из Ипсвича описаны по фрагментам вершинной части крыла и мало пригодны для точной диагностики. Но все же можно предположить, что два из них — *Triassophlebia* Till. и *Mesophlebia* Till., — судя по сближенным началам ветвей RS, скорее всего также относятся к семейству Triassolestidae. Пятый род из Ипсвича — *Perissophlebia* Till. — описан по наименее удачному фрагменту вершины крыла дистальнее птеростигмы и определен как Odonata inc. sed. Однако наличие двойного ряда ячеек в первом краевом поле наводит на мысль о принадлежности рода к инфраотряду Heterophlebiomorpha.

Единственный род из верхнетриасовых отложений Аргентины *Triassothemis* Carp., по нашему мнению, принадлежит семейству Triassolestidae.

Один из двух африканских позднетриасовых родов — *Triassoneura*, выделенный

в особое семейство Triassoneuridae инфраотряда Kennedyomorpha, как уже говорилось выше, апоморфно сходен с родом *Triassolestes*, и потому включен нами в состав семейства Triassolestidae. Отнесение данного таксона к инфраотряду Kennedyomorpha совершенно не обосновано. На фотографии типа *Triassoneura regularis* Riek [Riek, 1976, с. 796, табл. 2, фиг. 4] и на оригинальном рисунке [с. 795, рис. 4] хорошо виден крыловой четырехугольник (q), т. е. замкнутая дискоидальная ячейка (dc) — важнейшая синапоморфия, объединяющая семейства инфраотряда Heterophlebiomorpha. В качестве признака, объединяющего Triassoneuridae с другими семействами Kennedyomorpha, кроме незамкнутой dc, Рик называет также «несовершенный» узелок (N), т. е. несовпадающие жилки p и sp. Однако этот признак не пригоден для диагностики таксонов высокого ранга из-за своей функциональной, приспособительной природы. Известны случаи несовпадения жилок p и sp, коррелятивно связанные с уменьшением крыла у родов в пределах одного семейства. Такие случаи отмечаются для двух юрских семейств — Oeopteridae Pritykina и Archithemistidae Handl. [Притыкина, 1980a]. У мелких представителей этих семейств узелок имеет характерный «ступенчатый» вид и напоминает узелок некоторых кеннедиоморф.

Второй монотипический южноафриканский род *Triassologus* Riek, описанный по фрагменту апикальной части крыла, отнесен к семейству Paralagidae инфраотряда Meganeuromorpha. По форме первых двух краевых полей крыла этот род действительно может быть отнесен к названному выше инфраотряду, но фрагментарность остатка не позволяет с уверенностью идентифицировать жилки, чтобы узнать, какая именно из ветвей RS вильчатая. Тем самым мы лишены единственной возможности определить семейство по данному фрагменту крыла.

Этим исчерпываются прежние сведения о стрекозах триаса. С территории СССР до сих пор триасовые стрекозы не были описаны. Настоящая статья посвящена изучению обширной фауны стрекоз из триасовых отложений Средней Азии. В нашем распоряжении было около 100 хороших отпечатков стрекоз из двух местонахождений — Джайлоучо и Мадыген, расположенных соответственно на северной и юго-западной площади урочища Мадыген, в 30 км к западу от г. Шураб Баткенского района Киргизии, в северных отрогах Туркестанского хребта. Слои с остатками разнообразных насекомых и среди них — стрекоз — лежат в верхах мадыгенской свиты. Возраст насекомоносных слоев Джайлоучо прежде считался раннетриасовым, но в последнее время исследователи склонны считать его более молодым, кейперским [Добрускина, 1970, 1974]. Данные по стрекозам в соответствии с данными по другим насекомым свидетельствуют об отсутствии большой разницы в возрасте слоев Джайлоучо и Мадыгена. Единственный отпечаток крыла стрекозы из Мадыгена принадлежит виду *Xamenophlebia ornata* sp. nov., найденному также и в Джайлоучо. Поскольку все описываемые ниже рода и виды, за исключением названного выше, происходят из одного и того же местонахождения (Джайлоучо), мы несколько упростили стандартные описания, а именно: у родов и типовых видов опущены указания на геологическое и географическое распространение (триас; Южная Фергана). Для голотипов не указывается конкретная точка сборов: Киргизская ССР, Баткенский район, местонахождение Джайлоучо; триас, верхняя часть мадыгенской свиты.

Характер сохранности остатков стрекоз указывает на захоронение в спокойных условиях. Значительная часть материала представлена отпечатками четырех крыльев, сложенных вместе характерным для стебельчатокрылых стрекоз способом (дорзальными поверхностями внутрь). Часто крылья соединены с грудью, иногда сохраняется даже голова и основание брюшка. Целые крылья встречаются чаще фрагментов и не несут следов длительной транспортировки к месту захоронения. Жилкование крыла сохраняется хорошо, но его форма и пропорции часто искажены постседиментационной деформацией вмещающей породы. Причем трудно установить, что послужило причиной искажения остатка — растяжение или сжатие. Поэтому выбор пригодных для диагностики признаков был нами строго ограничен. Как наиболее надежные использовались меристические признаки, а также пропорции, если сопоставляемые отрезки лежали на одной прямой. Учитывалось также наличие или отсутствие каких-либо морфологических образований и т. п.

Как по качеству отпечатков, так и по систематическому разнообразию фауна стрекоз из триаса Южной Ферганы сравнима лишь с самой богатой фауной стрекоз из юрских отложений Каратау и Зольнгофена. В ее составе 29 видов,



относящихся к 16 родам, 9 семействам и 5 надсемействам из четырех различных инфраотрядов стрекоз: *Meganeuromorpha*, *Kennedyomorpha*, *Heterophlebiomorpha* и *Triadophlebiomorpha infraordo* nov. Большинство таксонов новые: все виды, 14 родов, 5 семейств, 3 надсемейства и один инфраотряд. Основу фауны, самую большую ее часть составляют представители нового инфраотряда стебельчатокрылых стрекоз *Triadophlebiomorpha*. По объему (20 видов из 11 родов четырех различных семейств и трех надсемейств) новый инфраотряд не уступает преимущественно пермскому инфраотряду *Kennedyomorpha*, а по морфоэкологическому разнообразию даже превосходит его. Всех кеннедиоморф можно рассматривать как морфоэкологических аналогов современных *Coenagrionoidea* и *Lestoidea*. В составе нового инфраотряда, кроме того, есть одно семейство, по строению крыла и типу полета аналогичное современным высшим *Calopterygidae*. Это семейство *Xatempophlebiidae* fam. nov. Для него характерно значительное вторичное расширение крыла, особенно в его средней части, сопровождающееся сильной полимеризацией жилкования, благодаря которой задний край крыла равномерно укреплен. Кроме того, начало ветвления RS у этих стрекоз резко смещено базально, намного проксимальнее уровня N (узелка). В довершение конвергентного сходства мембрана крыла *Xatempophlebiidae* окрашена — признак, коррелятивно связанный у *Calopterygoidea* с густотой вторичного жилкования.

Для нового инфраотряда характерны следующие особенности жилкования: 1) наличие триад главных продольных жилок  $R_3$  (—),  $IR_3$  (+),  $R_4$  (—) и  $R_5$  (—); MA (+), CuP (—); 2) тесно сближенные CuP и MA и 3) вильчатые  $R_3$  и  $R_{4+5}$ . Те же самые особенности жилкования присущи еще одной группе стрекоз — семейству *Triadotyridae* из инфраотряда гигантских стрекоз *Meganeuromorpha*. Несомненно, что данные признаки следует рассматривать как синапоморфии между триадо-типидами и новым инфраотрядом, указывающие на филогенетическую близость и возможную преемственность этих двух групп стрекоз. Нетрудно себе представить, какие именно изменения в жилковании крыла должны сопровождать процесс мельчания триадотипид и преобразование собственного им широкого основания крыла в стебельчатое. Таковы, например, слияние жилок анального ствола с CuP, сближение оснований  $R_1$  и RS и смещение узелка в сторону основания крыла. Все эти признаки мы и находим у разнообразных представителей инфраотряда *Triadophlebiomorpha*. Наличие в его составе трех хорошо обособленных надсемейств наводит на мысль о древности инфраотряда. По всей вероятности, момент возникновения этой группы стрекоз следует отнести к началу триаса или даже к поздней перми.

Филогенетические отношения нового инфраотряда с другим древним инфраотрядом стебельчатокрылых стрекоз, *Kennedyomorpha*, не столь очевидны и нуждаются в специальном рассмотрении. По сравнению с *Triadophlebiomorpha* *Kennedyomorpha* имеют более редуцированное жилкование крыла: жилка A одноветвистая, все ветви RS простые (неветвистые), поперечные жилки редки. Правда, в отличие от триадофлебиоморф кеннедиоморфы имеют настоящую птеростигму, но судя по оригинальным описаниям и рисункам, этот признак у кеннедиоморф не постоянен. Данная структура не отмечается для рода *Solikamptilon* G. Zal. из нижнепермских отложений Урала [Залесский, 1948] и *Permolestes* Mart. из верхнепермских отложений Архангельской области [Мартынов, 1931]. А если наличие птеростигмы не является синапоморфией, объединяющей всех кеннедиоморф, то учитывая их редуцированное жилкование, казалось, можно было бы предположить, что они возникли в результате мельчания стрекоз инфраотряда *Triadophlebiomorpha*. Тогда новый инфраотряд как предковая группа составляет монофилетическое единство с *Kennedyomorpha* и может быть включен в его состав. Однако результаты детального изучения строения крыла *Kennedyomorpha*, в частности по типовым экземплярам и материалам из разных пермских местонахождений с территории СССР, убеждает нас все же в филогенетической обособленности обсуждаемых таксонов. Оказалось, что *Kennedyomorpha* имеют ряд синапоморфий с другим инфраотрядом палеозойской ветви стрекоз, а именно *Ditaxineuromorpha* (= *Protanisoptera*). Главные из них — узость и редкое жилкование первого краевого поля, идентичная конфигурация базального поля, связанная с своеобразным положением замыкающей его жилки m-cu, простые (не ветвистые) жилки  $R_3$  и  $R_{4+5}$  и т. д. Кроме того, оказалось, что разные виды родов *Permolestes* и *Solikamptilon* из местонахождения Союна

имеют хорошо развитую птеростигму. Очевидно, на типовых экземплярах, послуживших основой для описания *Solikamptilon* и *Permolestes*, эта структура не была видна из-за плохой сохранности вершины крыла. Птеростигма у стрекоз трактуется разными авторами как орган, предохраняющий крыло от флаттера. Следовательно, она не может быть новообразованием для *Kennedyomorpha*, группы стрекоз, судя по строению крыла, эволюционировавшей в направлении уменьшения скорости полета. Скорее всего, наличие птеростигмы — еще один признак родства инфраотрядов *Kennedyomorpha* и *Ditaxineuromorpha*. Последние, судя по строению крыла, были хорошими летунами, аналогами современных *Anisoptera* в пермской фауне.

По геологическому распространению исследуемая фауна подразделяется на три неравные группы. Первую и самую значительную составляют эндемики — группы, распространение которых ограничено триасом Южной Ферганы. В первую очередь, это представители инфраотряда *Triadophlebiomorpha* (20 видов, 11 родов, 4 семейства и 3 надсемейства) и семейство *Batkeniidae* fam. nov. из инфраотряда *Kennedyomorpha*. Вторая группа — пермские реликты в фауне триаса. Таковы семейства *Triadotypidae* и *Kennedyidae*, причем описываемые ниже виды рода *Kennedy* близки к видам из нижнепермских отложений Северной Америки. Третья группа — семейства, перешагнувшие границу триаса и юры. Их два — *Protomyrmeleontidae* и *Triassolestidae*. *Protomyrmeleontidae*, самая поздняя ветвь пермского инфраотряда *Kennedyomorpha*, просуществовали до раннего мела и в нашей фауне представлены родом *Terskeja* gen. nov., несравненно более архаичным из-за слабой интеграции ветвей RS, чем роды *Protomyrmeleon* Geinitz из юрских отложений Западной Европы и Казахстана и *Triassagrion* Till. из верхнетриасовых отложений Австралии. Последний представитель семейства *Triassolestidae* из инфраотряда *Heterophlebiomorpha* (мезо-кайнозойской ветви отряда), а именно род *Progonophlebia* Till. описан из нижне-лейасовых отложений Англии. В исследуемой фауне триассолестиды представлены родом *Triassolestodes* gen. nov. Возможно, к этому семейству относится также и описываемый ниже вид рода *Triassoneura* Riek, но плохая сохранность остатка, по которому проводится описание, не дает полной уверенности в правильности нашего определения.

Сравнение исследуемой фауны с другими триасовыми стрекозами затруднительно из-за скудности данных по другим местонахождениям. Однако, по общему впечатлению, мадыгенская фауна архаичнее поздне-триасовых фаун Австралии и Южной Африки. Такое впечатление создают следующие ее характерные черты. Прежде всего, только в Джаялоучо сохранились пермские реликтовые семейства *Kennedyidae* и *Triadotypidae*. Далее семейство *Protomyrmeleontidae*, общее для фаун Джаялоучо и Австралии, представлено в исследуемой фауне более примитивным родом *Terskeja*. И наконец, самый обширный (29 видов) из сравниваемых комплексов, джаялоучский, стоит на последнем месте по числу зарегистрированных таксонов (один монотипический род) семейства *Triassolestidae* — самого раннего и единственного триасового семейства мезо-кайнозойского инфраотряда *Heterophlebiomorpha*. Напротив, для фаун Австралии и Африки триассолестиды являются доминирующим семейством. В Австралии на их долю приходится три (или четыре) вида из пяти, в Африке — три вида из четырех.

В общих чертах фауна Джаялоучо имеет еще в значительной степени пермский облик. Господствуют инфраотряды палеозойского подотряда *Meganeurina* (= *Permodonata* Mart., 1927) — *Kennedyomorpha*, *Meganeuromorpha* и *Triadophlebiomorpha*. Собрано 98 остатков стрекоз из этого подотряда, что составляет 95% всех находок. К подотряду *Meganeurina* относится и большинство зарегистрированных таксонов: 3 инфраотряда, 4 надсемейства, 15 родов и 27 видов. В то же время мезо-кайнозойский подотряд *Libellulina* (= *Neodonata* Mart.) представлен четырьмя отпечатками и единственным достоверным видом *Triassolestodes asiaticus* sp. nov.

Впечатление архаичности фауны усиливается из-за упоминавшегося уже выше сходства видов рода *Kennedy* с раннепермскими видами рода. И, наконец, только два представленные здесь семейства перешагнули границу триаса и юры, в то время как для юры и мела насчитывается уже шесть общих семейств из инфраотрядов *Heterophlebiomorpha* и *Libellulomorpha* (= *Anisoptera*): *Aeshnidae*, *Petaluridae*, *Gomphidae*, *Aeschniidae*, *Karatawiidae* и *Tarsophlebiidae* [Притыкина, 1977]. Только

в юрских отложениях начинают встречаться представители рецентных семейств стрекоз (три первых из перечисленных выше).

Интересно отметить, что джйялоуская триасовая фауна стрекоз не имеет ни одного общего семейства с обширной юрской фауной Средней Азии [Притыкина, 1970, 1980а]. Это обстоятельство тем более удивительно, что местонахождения, триасовое и юрские, географически близки. Например, одно из семи юрских местонахождений стрекоз Средней Азии, Сай Сагул, датируемое лейасом-доггером, отстоит от Джйялоучо не более чем на 20—30 км.

Преобладание пермских черт в джйялоуской фауне свойственно только стрекозам. Эволюционно более молодые отряды насекомых из того же местонахождения обнаруживают больше юрских черт. Например, отдельные семейства жуков, перепончатокрылых, ручейников, прямокрылых имеют представителей даже в современной фауне [Шаров, 1968; Пономаренко, 1969; Расницын, 1969; Сукачева, 1973].

Такое отставание джйялоуских стрекоз от других насекомых по уровню эволюционных изменений обусловлено, вероятнее всего, особенностями географического распространения отряда в триасе, неравномерностью темпов его эволюции в разных географических областях. Это предположение помогает объяснить неожиданное появление в отложениях лейаса богатой фауны стрекоз из инфраотрядов мезо-кайнозойской ветви отряда. Мезо-кайнозойский подотряд *Libellulina* является не потомком, а сестринской группой палеозойского подотряда *Meganeurina* [Притыкина, 1980б] и эволюция этой группы осуществлялась, по-видимому, в других географических областях, уходя своими корнями в палеозой.

## ПОДОТРЯД MEGANEURINA HANDLIRSCH, 1906

[nom. transl. Pritykina, 1980

(ex *Meganeurinae*, Handlirsch, 1906)]

(= *Meganisoptera* + *Eomeganisoptera* + *Protanisoptera* +  
*Protozygoptera* + *Archizygoptera*)

## ИНФРАОТРЯД MEGANEUROMORPHA HANDLIRSCH, 1906

[nom. transl. Pritykina, 1980

(ex *Meganeurinae* Handlirsch, 1906)]

(= *Meganisoptera* + *Eomeganisoptera*)

## СЕМЕЙСТВО *TRIADOTYPIDAE* GRAUV. et LAUR., 1952

### Род *Triadotypus* Grauv. et Laur., 1952

*Triadotypus sogdianus* Pritykina, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1

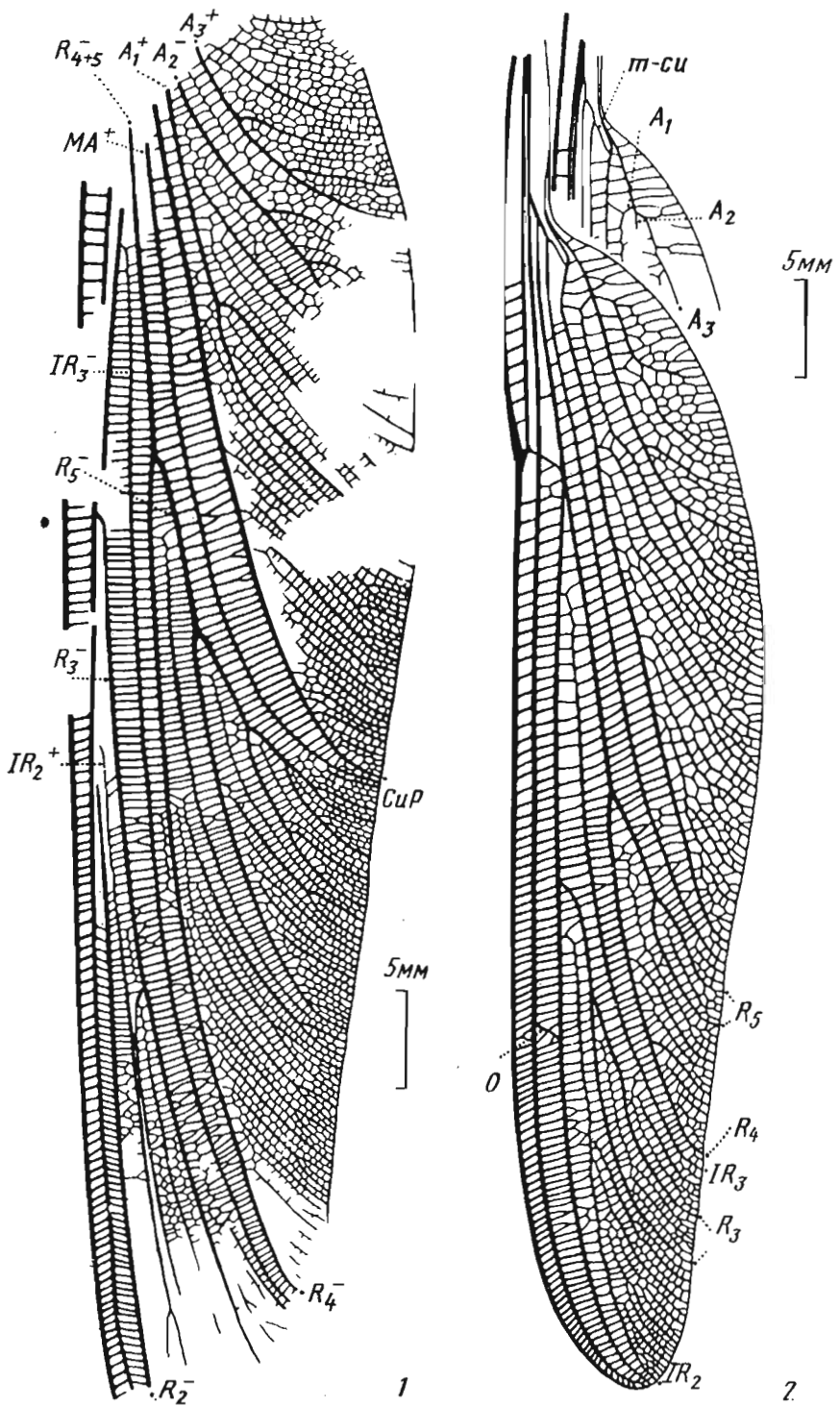
Название вида от древней страны Согд.

Голотип — ПИН, № 2785/21; прямой и обратный отпечатки неполного заднего крыла хорошей сохранности.

Описание (рис. 1). Второе краевое поле вблизи вершины крыла заметно шире первого. Поперечные жилки в этой области крыла сближены, так что ячейки между ними вдвое уже, чем в базальной части крыла. Главные продольные жилки и их ветви образуют четыре триады — две большие и две малые. Малые триады помещаются между большими —  $R_3$ ,  $IR_3$ ,  $R_4$  и  $R_5$ ,  $MA$ ,  $CuP$  и составлены ветвями жилок  $R_4$  и  $R_5$ . Жилки анальной системы триад не образуют. В апикальной половине дистальной триады имеются неправильные двойные ряды ячеек. Начала жилок  $R_3$ ,  $R_4$  и  $R_5$  простые,  $IR_2$  и  $IR_3$  — вильчатые;  $IR_3$  начинается приблизительно на уровне конца  $A_1$ ;  $R_3$  начинается на уровне начала главной интеркалярной жилки между  $R_4$  и  $R_5$ . Жилки  $R_3$ ,  $R_4$  и  $R_5$  ветвистые;  $R_5$  имеет ветви второго и третьего порядка. Точка деления  $R_{4+5}$  на  $R_4$  и  $R_5$  расположена несколько базальнее начала  $IR_3$ , приблизительно вдвое ближе к началу  $IR_3$ , чем к началу ветвления  $R_3$ . Поля, образованные триадой  $R_5$ ,  $MA$ ,  $CuP$  содержат несколько у-образных поперечных жилок. В кубито-анальном поле между  $CuP$  и  $A_1$  на край крыла выходят 35—37 жилок.  $A_1$  и  $A_2$  со многими ветвями,  $A_2$  простая.

Размеры. Длина остатка 82 мм.

Сравнение. Отличается от *T. guillaumei* Grauv. et Laur. из нижнетриасовых



Р и с. 1. *Triadotypus sogdianus* sp. nov.; голотип № 2785/21, крыло; Фергана; триас

Р и с. 2. *Triadophlebia madygenica* sp. nov.; голотип № 2240/1781, крыло; Фергана; триас

отложений Франции в основном ранним окончанием жилки  $A_1$  (у последнего вида ветви  $A_1$  занимают все кубитальное поле) и более дистальным положением начал жилок  $R_3$  и  $IR_2$ .

М а т е р и а л. Голотип.

## ИНФРАОТРЯД TRIADOPHLEBIOMORPHA PRITYKINA, INFRAORDO NOV.

О п и с а н и е. Передние и задние крылья стебельчатые, почти одинаковы по форме и величине, в покое складываются косо над брюшком дорзальными поверхностями внутрь. Длина крыла от 25 мм до 12,5 см. Ширина крыла также колеблется в значительных пределах, но обычно крылья узкие. Жилкование густое или умеренно густое, птеростигма (Pt) отсутствует, но вершина крыла все же укреплена учащенными поперечными жилками в одном из двух или обоих первых краевых полях. Во втором краевом поле одна-две утолщенные косые поперечные жилки (o), по-видимому, следы трахеации нимфального крыла.

Стебелек крыла очень узкий благодаря тесному сближению или даже слиянию оснований главных продольных жилок. Обычно в области стебелька два или три продольных ствола: Sc,  $R_1 + RS + MA$  и  $CuP + A$  или Sc +  $R_1 + RS + MA$  и  $CuP + A$ . Иногда ствол  $CuP + A$  проходит не по мембране, а по самому краю крыла. Жилка  $CuA$  имеется, такой же величины и конфигурации, что и у остальных представителей подотряда Meganeurina. Узелок (N) не имеет щели, нодальная (n) и субнодальная (sn) жилки всегда совпадают и заметно толще соседних поперечных жилок; входящие в состав узелка части жилок C и Sc сильно утолщены. В случае слияния Sc и  $R_1$  нодальная жилка отсутствует, а субнодальная утолщена и резко наклонна относительно RS.

## НАДСЕМЕЙСТВО TRIADOPHLEBIOIDEA PRITYKINA, SUPERFAM. NOV.

Д и а г н о з. Крыло заметно суживается от середины к вершине; вершина крыла заостренная. Стебелек крыла очень узкий: жилка Sc тесно сближена или слита с  $R_1$ ,  $R_1$  тесно сближена или слита с  $MA + RS$ , ствол  $CuP + A$  проходит по заднему краю крыла или очень близко к нему. Узелок массивный; жилка n короткая или отсутствует, sp очень длинная толстая, резко наклонная к RS.

Тип ветвления RS тот же, что и у семейства Triadotypidae, симметрично-дихотомический. Сначала RS делится на  $R_{2+3} (-)$  и  $R_{4+5} (-)$ , между которыми симметрично расположена  $IR_3 (+)$ . В свою очередь  $R_{2+3}$  и  $R_{4+5}$  делятся соответственно на  $R_2 (-)$ ,  $R_3 (-)$  и  $R_4 (-)$  и  $R_5 (-)$ . Центральное положение между жилками, образующими пары, занимают жилки  $IR_2 (+)$  и выпуклая интеркалярная без специального названия. Главные продольные жилки образуют две триады:  $CuP$ , MA,  $R_5$  и  $R_3$ ,  $IR_3$ ,  $R_4$ . Базальные участки триад слиты, обособление триад происходит на равном расстоянии от переднего и заднего края крыла.

Все три анальные жилки нормально развиты и расположены вдоль оси крыла. Обособление анального ствола от кубито-анального происходит очень поздно, обычно на вершине медно-базального поля или, реже, вблизи его вершины, но во всех случаях не проксимальнее начала дужки.

С о с т а в. Два описываемых ниже семейства из триаса Южной Ферганы.

## СЕМЕЙСТВО TRIADOPHLEBIDAE PRITYKINA, FAM. NOV.

Д и а г н о з. Передний край крыла в постнодальной области прямой, задний край плавно дугообразно изогнут, без заметных углублений и лопастей. Начало  $R_3$  лежит несколько дистальнее уровня начала  $R_4$  и  $R_5$  или над ним; начало  $IR_2$  сближено с началом  $R_3$ ; сектор крыла, ограниченный ветвями  $IR_2$ , равен или больше сектора, ограниченного ветвями  $R_3$ . Ветви кубитальной и анальной жилок почти параллельны продольной оси крыла. На большей части стебелька кубито-анальный ствол проходит по заднему краю крыла.

С о с т а в. Пять описываемых ниже родов из триаса Южной Ферганы.

## Род *Triadophlebia* Pritykina, gen. nov.

Название рода от trias (греч.) — три, тройка и phlebos (греч.) — жилка. Типовой вид — *T. madygenica* sp. nov.

Диагноз. Стрекозы крупные, крылья относительно широкие. Анте- и постнодальные жилки многочисленны; между  $R_1$  и  $sn$  есть поперечные жилки. Второе краевое поле в области, соответствующей птеростигме у других стрекоз, в полтора-два раза шире первого; третье — приблизительно такой же ширины, как первое или несколько уже. Присутствует одна жилка  $o$ . Начало  $IR_2$  ближе к началу  $R_3$ , чем к началу ветвления этой жилки. Вилки  $R_3$  и  $R_{4+5}$  хорошо выражены. Сектор крыла, занятый ветвями  $R_{4+5}$  больше секторов, занятых ветвями  $R_3$  и  $IR_2$ ; последние приблизительно одинаковой величины или сектор  $IR_2$  больше. В середине крыла ячейки между главными продольными жилками высокие и узкие (высота в несколько раз больше ширины).

Одна из самых характерных особенностей жилкования крыла нового инфраотряда — наличие триад жилок, гомологичных триадам триадотипид. Чаще всего триад две:  $R_3$ ,  $IR_3$ ,  $R_4$  и  $R_5$ ,  $MA$ ,  $CuP$ ; иногда кубитальная и анальные жилки также группируются в триаду. Жилки  $R_3$ ,  $R_4$  и  $R_5$  ветвистые. Передняя часть дужки ( $Agc$  anterior) лежит на одной прямой линии с  $Agc$  posterior (=  $m-cu$ ). Базальное поле благодаря косому положению дужки выходит за пределы стебелька в широкую часть крыла узким длинным отростком. Жилка  $A$  отходит от ствола  $CuP + A$  вблизи границы стебелька и вскоре разделяется на три ветви —  $A_1$ ,  $A_2$  и  $A_3$ ; ветви  $A$  обычно имеют ветви второго порядка.

Состав. Три описываемых ниже надсемейства из триаса Южной Ферганы.

Сравнение. Новый инфраотряд резко отличается от инфраотряда *Meganeuromorpha* стебельчатым основанием крыла, хорошо развитым своеобразным узелком и слиянием оснований главных продольных жилок. От инфраотряда *Ditaxineuromorpha* отличается, кроме того, отсутствием птеростигмы, более густым жилкованием крыла, ветвистыми жилками системы  $RS$  и анальной системы, наличием триад главных продольных жилок и конфигурацией  $m-cu$ . От другого древнего инфраотряда стебельчатокрылых стрекоз *Кеппедуоморфа* новый инфраотряд отличается по тем же признакам, что и от *Ditaxineuromorpha*, за исключением стебельчатого основания крыла.

Поле между  $A_2$  и краем крыла в полтора раза шире поля между  $A_2$  и  $CuP$  в области узелка; между  $A_3$  и краем крыла обычно больше одного ряда ячеек. В дистальной части кубитального поля хорошо заметны ветви  $CuP$ .

Видовой состав. 6 описываемых ниже видов из триаса Южной Ферганы.

### *Triadophlebia madygenica* Pritykina, sp. nov.

Табл. I, фиг. 2, табл. XI, фиг. I

Название вида от урочища Мадыген.

Голотип — ПИН, № 2240/1781; прямой и обратный отпечатки одного целого крыла и основания второго отличной сохранности.

Описание (рис. 2). Крылья крупные. Антенодольных жилок около 20. Жилка  $Sc$  близка к  $R_1$ , но не слита с ней; жилка  $o$  лежит заметно дистальнее начала ветвления  $R_3$ ; начало удвоения рядов ячеек между  $IR_2$  и  $R_3$  лежит над серединой дистальной ветви  $R_3$ .  $R_3$  дважды дихотомически ветвится; в полях между ветвями  $R_3$  второго порядка по два ряда ячеек. Начало  $R_4$  и  $R_5$  вдвое дальше от начала  $R_3$ , чем начало  $IR_2$ ;  $R_4$  гребенчато-ветвистая; ветвей  $R_4$  три или четыре. Жилка  $R_5$  дихотомически-ветвистая, с двумя ветвями, дистальная из которых имеет слабую веточку второго порядка. В полях между жилками, образующими триады, имеются  $u$ -образные поперечные жилки и, редко, двойные ячейки. Начало  $RS$  равно удалено от начал  $R_1$  и  $MA$ .

$CuP$  и  $A_1$  расходятся заметно проксимальнее конца медио-базального поля.  $A_1$  с двумя хорошо развитыми ветвями; начало  $A_2$  лежит на одной прямой с общим анальным стволом и выглядит как продолжение этой жилки; хорошо различимы две крупные ветви  $A_2$ ;  $A_3$  с 5—6 ветвями; между ветвями  $A_3$  по 4—6 горизонтальных рядов ячеек. Большие, хорошо развитые ветви  $CuP$  начинаются с середины этой жилки.

Размеры. Длина крыла 74 мм.

Материал. Кроме голотипа еще два экз. — № 2240/1782 и 2555/639 из того же местонахождения.

*Triadophlebia distincta* Pritykina, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1

Название вида от *distinctus* (лат.) — ясный, определенный.

Голотип — ПИН, № 2240/623; прямой и обратный отпечатки трех крыльев одного индивида, из которых наиболее полно сохранилось «заднее» (по положению на камне) крыло, но не виден только стебелек.

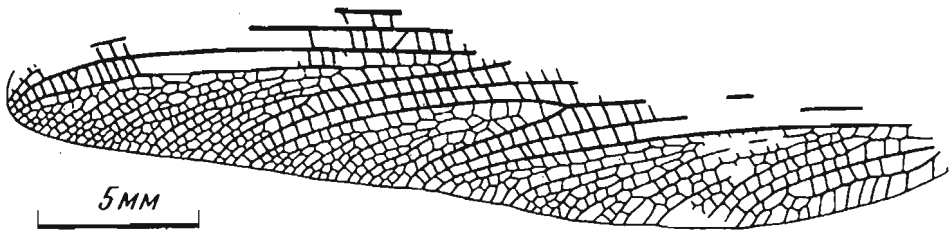
Описание (рис. 3). Субкостальная жилка до узелка слита с  $R_1$ . Жилка  $o$  одинаково удалена от начала жилки  $IR_2$  и начала ветвления  $R_3$ . Удвоение рядов ячеек между  $IR_2$  и  $R_3$  начинается ближе к началу ветвления  $R_3$ , чем к  $IR_2$ . Ветви  $R_3$  четко выраженные, но простые (неветвистые), параллельные между собой; поле между ними узкое, с двумя рядами ячеек. Благодаря такой конфигурации вилки  $R_3$  сектор крыла, занимаемый ветвями  $IR_2$  в несколько раз больше сектора  $R_3$ . Начала  $R_4$  и  $R_5$  вдвое дальше от начала  $R_3$ , чем начало  $IR_2$ ; вилка  $R_4$ — $R_5$  крупная четкая, но ветви жилок  $R_4$  и  $R_5$  неразличимы; у-образные поперечные жилки в полях между жилками, образующими триады, отсутствуют. Начало  $RS$  несколько ближе к  $R_1$ , чем к началу  $MA$ .

Жилка  $A_1$  отходит от общего кубито-анального ствола вблизи вершины медио-базального поля, близко к концу жилки  $m-cu$ ; многочисленные ветви  $A_1$  занимают почти все поле между  $CuP$  и краем крыла. Начало  $A_2$  не лежит на одной прямой с общим анальным стволом, смещено в сторону переднего края крыла;  $A_2$  лишена ветвей;  $A_3$  со многими короткими ветвями; между  $A_3$  и краем крыла один ряд ячеек.

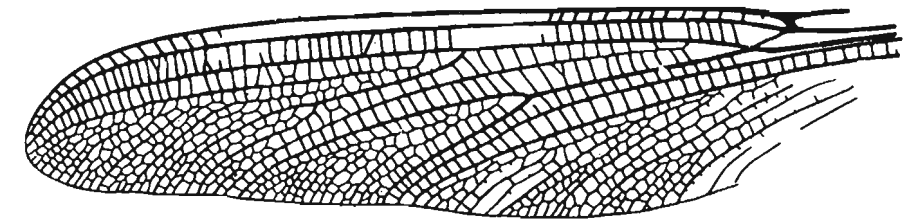
Размеры. Длина наиболее полного остатка крыла 45 мм.

Сравнение. Отличается от *T. madygenica* sp. nov. более мелкими размерами, отсутствием вторичных ветвей  $R_3$ , формой вилки  $R_3$ , отсутствием ветвей у жилок  $R_4$  и  $R_5$ , наличием только одного ряда ячеек между  $A_3$  и краем крыла и по ряду других признаков.

Материал. Голотип.



3



4

Рис. 3. *Triadophlebia distincta* sp. nov.; голотип № 2240/623, фрагменты крыльев; Фергана; триас

Рис. 4. *Triadophlebia minuta* sp. nov.; голотип № 2555/635, фрагмент крыла; Фергана; триас

*Triadophlebia minuta* Pritykina, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1

Название вида от *minutus* (лат.) — мелкий, маленький.

Голотип — ПИН, № 2555/635; прямой отпечаток неполного крыла (нет основания и вершины) хорошей сохранности.

Описание (рис. 4). Жилка о расположена намного дистальнее начала  $IR_2$  и  $R_3$ . Удвоение рядов ячеек между  $IR_2$  и  $R_3$  совпадает с началом ветвления  $R_3$ . Вилка  $R_3$  четкая, крупная; проксимальная ветвь  $R_3$  дважды дихотомически ветвится; начало  $R_3$  равно удалено от начал  $IR_2$  и вилки  $R_{4+5}$ . Вилка  $R_4-R_5$  крупная, четкая; жилка  $R_4$  простая,  $R_5$  дважды дихотомически ветвистая.

Размеры. Длина остатка 26 мм.

Сравнение. Отличается от *T. madygenica* sp. nov. и *T. distincta* sp. nov. мелкими размерами, дистальным положением жилки о, иной конфигурацией вилок  $R_3$  и  $R_4-R_5$ , более дистальным началом удвоения рядов ячеек между  $IR_2$  и  $R_3$ , характером ветвления  $R_3$  и  $R_{4+5}$  и другими признаками.

Материал. Голотип.

*Triadophlebia magna* Pritykina, sp. nov.

Табл. II, фиг. 2

Название вида от *magnus* (лат.) — большой.

Голотип — ПИН, № 2555/624; прямой и обратный отпечатки неполного крыла хорошей сохранности.

Описание (рис. 5). Стебелек крыла очень тонкий в сравнении с широкой пластинкой крыла. Жилкование очень густое: высота ячеек между главными продольными жилками в три раза больше ширины; много у-образных жилок. Антенодальных жилок около 15. Жилка о расположена над началом  $IR_2$ .  $R_1$  сильно сближена с Sc; RS сильно сближена с MA между дужкой и узелком. Удвоение рядов ячеек между  $IR_2$  и  $R_3$  начинается дистальнее начала ветвления  $R_3$ ; вилка  $R_3$  узкая длинная, ветви  $R_3$  второго порядка не различимы; начало  $R_3$  равно удалено от начала  $IR_2$  и уровня начала ветвления  $R_{4+5}$ ; начало  $R_{4+5}$  вильчатое, вторично смещенное в сторону основания крыла, о чем свидетельствует наличие двойного ряда ячеек, заканчивающегося крепкой косой жилкой у вершины вилки  $R_{4+5}$ . Вилка  $R_4-R_5$  крупная; жилки  $R_4$  и  $R_5$  со многими нечеткими ветвями. Начало RS ближе к  $R_1$ , чем к месту отхождения от дужки MA.

Жилка CuP + A проходит по краю крыла; CuP и A расходятся точно на вершине медио-базального поля. Ветвление CuP начинается рано, на уровне узелка. Жилка  $A_1$  начинается вилкой, заметно проксимальнее  $A_2$  и  $A_3$ ; ветвей  $A_1$  сравнительно мало. Начала  $A_2$  и  $A_3$  образуют вилку, симметричную относительно общего анального ствола;  $A_3$  со многими длинными ветвями; между ветвями  $A_3$  по 4—5 горизонтальных рядов ячеек.

Размеры. Длина остатка 76 мм, предполагаемая длина целого крыла 12—13 см.

Сравнение. Отличается от всех других видов рода более крупными размерами, густым жилкованием, очень тонким стебельком при широкой пластинке крыла, конфигурацией и ветвлением ветвей RS, жилки A и по другим признакам.

Материал. Кроме голотипа, экз. № 2555/645 (прямой и обратный отпечатки вершин двух крыльев) из того же местонахождения.

*Triadophlebia honesta* Pritykina, sp. nov.

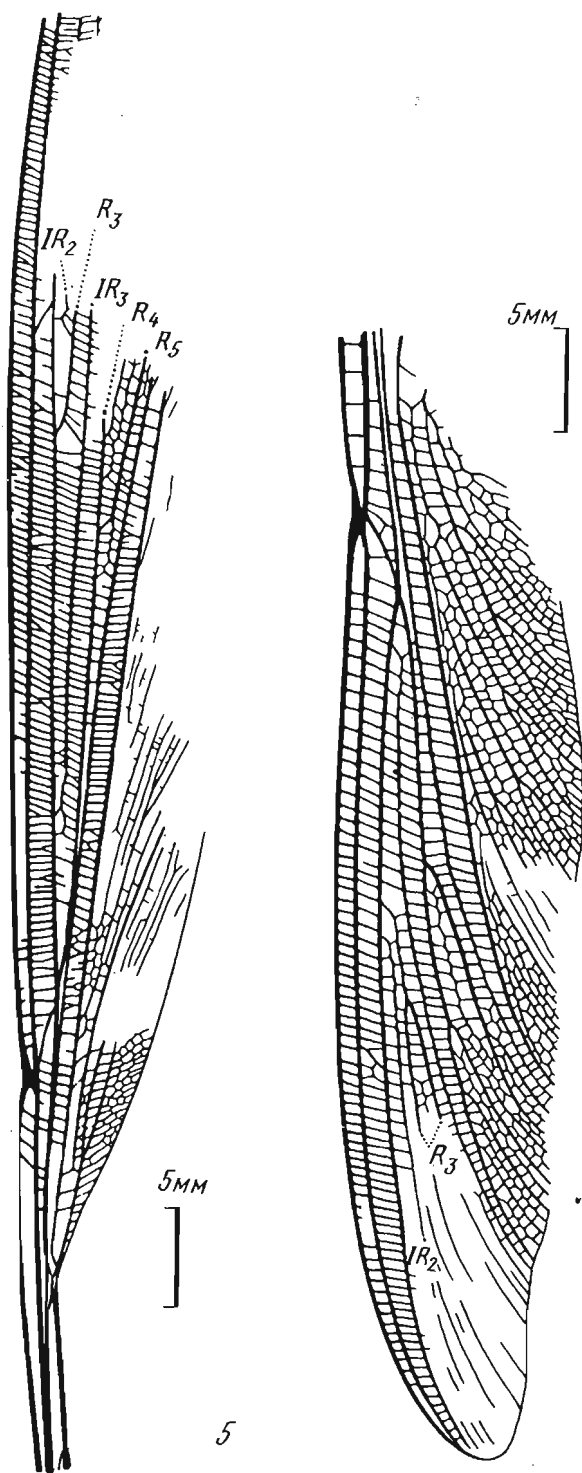
Табл. II, фиг. 3

Название вида от *honestus* (лат.) — видный, статный.

Голотип — ПИН, № 2240/1769; обратный отпечаток неполного крыла хорошей сохранности.

Описание (рис. 6). Крылья крупные, широкие; жилкование умеренно густое, высота ячеек между главными продольными жилками в центральной части крыла в полтора-два раза больше ширины. Sc проходит рядом с  $R_1$ , промежуток между этими жилками не заметен до уровня узелка. Жилка о расположена дистальнее начал  $IR_2$





Р и с. 5. *Triadophlebia magna* sp. nov.; голотип № 2555/624, фрагмент крыла; Фергана; триас

Р и с. 6. *Triadophlebia honesta* sp. nov.; голотип № 2240/1769, фрагмент крыла; Фергана; триас

и ветвления  $R_3$ , на уровне начала удвоения рядов ячеек между ветвями  $R_3$ . Начало  $R_3$  одинаково удалено от начал  $IR_2$  и ветвления  $R_{4+5}$ ; вилка  $R_{4+5}$  одинаковой длины с вилкой  $R_3$  и в два раза шире последней;  $R_4$  имеет три гребенчатые ветви,  $R_5$  — одну, дихотомическую. В полях, образованных триадами, нет у-образных жилок.

Расстояние от начала анального ствола до вершины медно-базального поля невелико, в пять-шесть раз короче жилки  $m-cu$ . Ветви анальной жилки расходятся в одной точке;  $A_2$  лежит на одной прямой с общим анальным стволом и кажется его продолжением;  $A_1$  многоветвистая, имеет ветви второго порядка;  $A_2$  с тремя длинными крепкими ветвями;  $A_3$  с четырьмя-пятью длинными ветвями, между двумя дистальными ветвями ячейки образуют 8—10 горизонтальных рядов. Жилка  $CuP$  с двумя короткими слабыми ветвями.

**Размеры.** Длина остатка 65 мм.

**Сравнение.** Отличается от *T. madygenica* sp. nov. главным образом менее густым жилкованием, более узкой вилкой  $R_3$  и близкостью начала анальной жилки к вершине медно-базального поля. От *T. distincta* sp. nov. и *T. minuta* sp. nov. отличается значительно более крупными размерами, конфигурацией и характером ветвления жилок  $R_3$ ,  $R_4$  и  $R_5$ . От *T. magna* sp. nov. отличается менее густым жилкованием, первичным положением начала  $R_5$ , характером ветвления анальной жилки и по другим признакам.

**Материал.** Кроме голотипа, экз. № 2555/646 из того же местонахождения.

### *Triadophlebia modica* Pritykina, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 2

**Название вида** от *modicus* (лат.) — средний, небольшой.

**Голотип** — ПИН, № 2555/642; прямой отпечаток неполного (без вершины и основания) крыла хорошей сохранности.

**Описание** (рис. 7). Крыло средней величины; жилкование умеренно густое.  $Sc$  и  $R_1$  сближены до уровня узелка так, что промежутка между ними не заметно. Жилка  $o$  лежит на уровне начала ветвления  $R_3$ . Начало жилки  $R_5$  вторично смещено проксимально, о чем свидетельствует наличие у вершины вилки  $R_4-R_5$  интеркалярного двойного ряда ячеек, заканчивающегося дистально утолщенной косою жилкой. Начало  $R_3$  одинаково удалено от начал  $IR_2$  и ветвления  $R_{4+5}$ . В полях, образованных жилками триад, нет у-образных жилок.

Ни одна из анальных жилок не лежит на одной прямой с общим анальным стволом. Последний сначала делится на  $A_1 + A_2$  и  $A_3$ , затем обособляются  $A_1$  и  $A_2$ .  $A_1$  с 4 крепкими ветвями;  $A_2$  имеет одну крепкую длинную ветку;  $A_3$  с 5 короткими ветвями; между ветвями  $A_3$  2—3 горизонтальных ряда ячеек.

**Размеры.** Длина остатка 27 мм.

**Сравнение.** Новый вид отличается от других видов рода значительно более мелкими размерами, вторичностью начала  $R_5$ , количеством и конфигурацией ветвей анальных жилок.

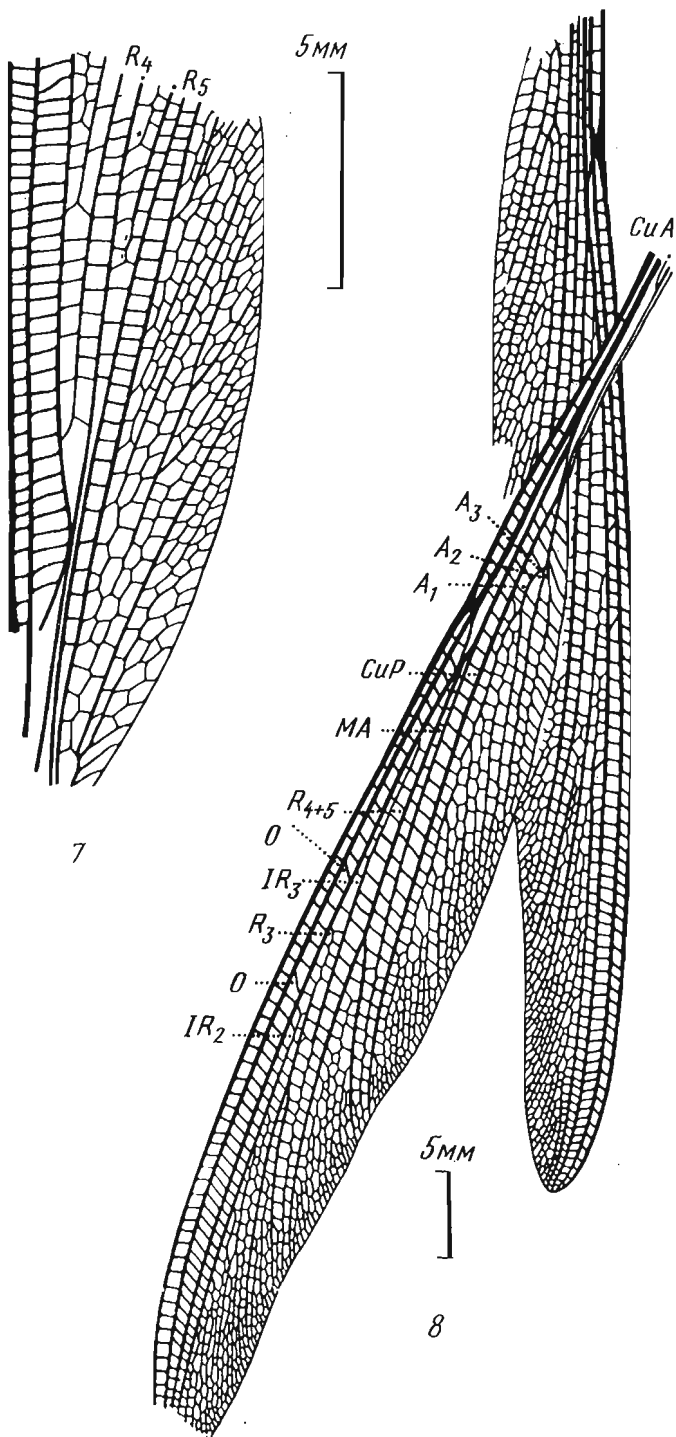
**Материал.** Голотип.

### Род *Neritophlebia* Pritykina, gen. nov.

**Название рода** от *neritos* (греч.) — неисчислимый и *phlebos* (греч.) — жилка.

**Типовой вид** — *N. elegans* sp. nov.

**Диагноз.** Крылья узкие и длинные, с густым жилкованием. Антенодальных жилок 10—15, постнодажные многочисленны; между  $RS$  и  $sp$ ,  $sp$  и  $R_1$  есть поперечные жилки. Второе краевое поле в области вершины крыла по ширине равно первому или незначительно шире его, третье краевое поле уже первого. Жилки  $o$  две: одна проксимальнее начала  $R_3$ , вторая — начала  $IR_2$ . Начало  $IR_2$  равно удалено от начала  $R_3$  и начала ветвления  $R_3$ . Вилка  $R_4-R_5$  четкая, вилка  $R_3$  нечеткая, слабая; дистальная ветвь  $R_3$  по толщине и конфигурации не отличается от ветвей  $IR_2$ . Сектор крыла, занятый ветвями  $IR_2$ , больше соответствующего сектора  $R_4-R_5$  или равен ему; сектор, занятый ветвями  $R_3$ , значительно меньше секторов  $IR_2$  и  $R_4-R_5$ . Ветви жилок



Р и с. 7. *Triadophlebia modica* sp. nov.; голотип № 2555/642, фрагмент крыла; Фергана; триас

Р и с. 8. *Nerilophlebia elegans* sp. nov.; голотип № 2785/4, два крыла; Фергана; триас

$R_4$ ,  $R_5$  и ветви второго порядка  $R_3$  почти не различимы. Высота ячеек между главными продольными жилками в середине крыла равна или в полтора раза меньше ширины.

Поле между  $A_2$  и краем крыла заметно уже, чем поле между  $CuP$  и  $A_2$  в области узелка. Ветви жилки  $A_1$  очень длинные, занимают практически все поле между  $CuP$  и  $A_2$ . Ветви  $CuP$  почти не различимы.

В и д о в о й с о с т а в. Три описываемых ниже вида из триаса Южной Ферганы.

С р а в н е н и е. Отличается от рода *Triadophlebia* gen. nov. более узким крылом, узким (относительно первого) вторым краевым полем, иной конфигурацией ветвей  $RS_2$ , наличием двух (а не одной) жилок  $o$  с иным, чем у предыдущего рода, расположением. Кроме того, новый род отличают более узкое поле между  $A_3$  и краем крыла и значительно (в два-три раза) более широкие ячейки между главными продольными жилками.

*Neritophlebia elegans* Pritykina, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1, табл. XI, фиг. 2

Название вида от *elegans* (лат.) — изящный.

Голотип — ПИН, № 2785/4; прямой и обратный отпечатки двух почти целых крыльев (переднее без стебелька), крестообразно налегающих друг на друга, хорошей сохранности.

Описание (рис. 8). Жилкование умеренно густое; антендальных жилок около 15, постнодальных 55—60. Третье краевое поле вблизи вершины крыла с одним рядом ячеек. Проксимальная жилка  $o$  расположена проксимальнее начала  $R_3$ , дистальная — между началами  $R_3$  и  $IR_2$ ; обе жилки  $o$  одинаково удалены от начала  $R_3$ .

Проксимальная ветка  $IR_2$  начинается немного дистальнее начала ветвления  $R_3$ ; обе ветви  $R_3$  двуветвистые; дистальная пара ветвей второго порядка  $R_3$  в два раза длиннее проксимальной пары. Начало жилки  $R_3$  лежит над началом  $R_4$  и  $R_5$ ; вилка  $R_4$ — $R_5$  в полтора раза длиннее вилки  $R_3$  и в два-три раза шире последней;  $R_4$  с двумя-пятью ветвями;  $R_5$  с двумя ветвями.

Начало  $MA$  одинаково удалено от начала  $R_1$  и  $CuP$ . Точка расхождения  $CuP$  и  $A$  близка к вершине медио-базального поля, во много раз ближе к последней, чем начало  $MA$ . Ни одна из анальных жилок не лежит на одной прямой с общим анальным стволом; первой от общего ствола обособляется жилка  $A_3$ , затем общим стволом начинаются  $A_1$  и  $A_2$ . Жилка  $A_1$  с 6—7 ветвями,  $A_2$  простая,  $A_3$  — с 10—12 ветвями; между  $A_3$  и краем крыла один ряд ячеек.

Размеры. Длина целого крыла 72 мм.

Материал. Кроме голотипа, экз. № 2785/3 из того же местонахождения.

*Neritophlebia vicina* Pritykina, sp. nov.

Табл. III, фиг. 2, табл. XI, фиг. 3, табл. XII, фиг. 1

Название вида от *vicinus* (лат.) — близкий, сходный.

Голотип — ПИН, № 2240/1773; прямой и обратный отпечатки четырех сложенных вместе неполных (без вершин) крыльев посредственной сохранности.

Описание (рис. 9). Жилкование умеренно густое; постнодальных жилок 50-60. Третье краевое поле вблизи вершины крыла с одним рядом ячеек. Между главных продольных жилок имеются у-образные поперечные. Проксимальная жилка  $o$  лежит дистальнее начала  $R_3$ ; дистальная — дистальнее начала  $IR_2$ ; дистальная жилка  $o$  дальше от начала  $IR_2$ , чем проксимальная. Проксимальная ветка  $IR_2$  начинается намного дистальнее начала ветвления  $R_3$ ;  $R_3$  двуветвистая; начало  $R_3$  лежит намного дистальнее начала жилок  $R_4$  и  $R_5$ ;  $R_3$ ,  $R_4$  и  $R_5$  не имеют ветвей второго порядка; вилка  $R_3$  в два с половиной или три раза уже вилки  $R_4$ — $R_5$ .

Отрезки дужки  $R_1$ — $MA$  и  $m$ - $CuP$  одинаковы. Точка расхождения жилок  $CuP$  и  $A$  близка к вершине медио-базального поля, в два — три раза ближе к последней, чем начало  $MA$ . Ни одна из анальных жилок не лежит на одной прямой с общим анальным стволом; первой отходит от общего ствола  $A_3$ , затем общее начало  $A_1$  и  $A_2$ . Жилка  $A_1$  с 4—6 ветвями,  $A_2$  — с одной,  $A_3$  — с 5—6 короткими ветвями; между  $A_3$  и краем крыла один ряд ячеек.

Длина остатка «переднего» (по положению на камне) крыла 71 мм, «заднего» — 60 мм.

Сравнение. Новый вид отличается от *N. elegans* sp. nov. главным образом по отсутствию ветвей у жилок  $R_3$ ,  $R_4$  и  $R_5$ , по значительно более дистальному положению жилок  $o$  и наличию у-образных жилок между главными продольными.

Материал. Кроме голотипа, экз. № 2240/1785 и 2785/1 из того же местонахождения.

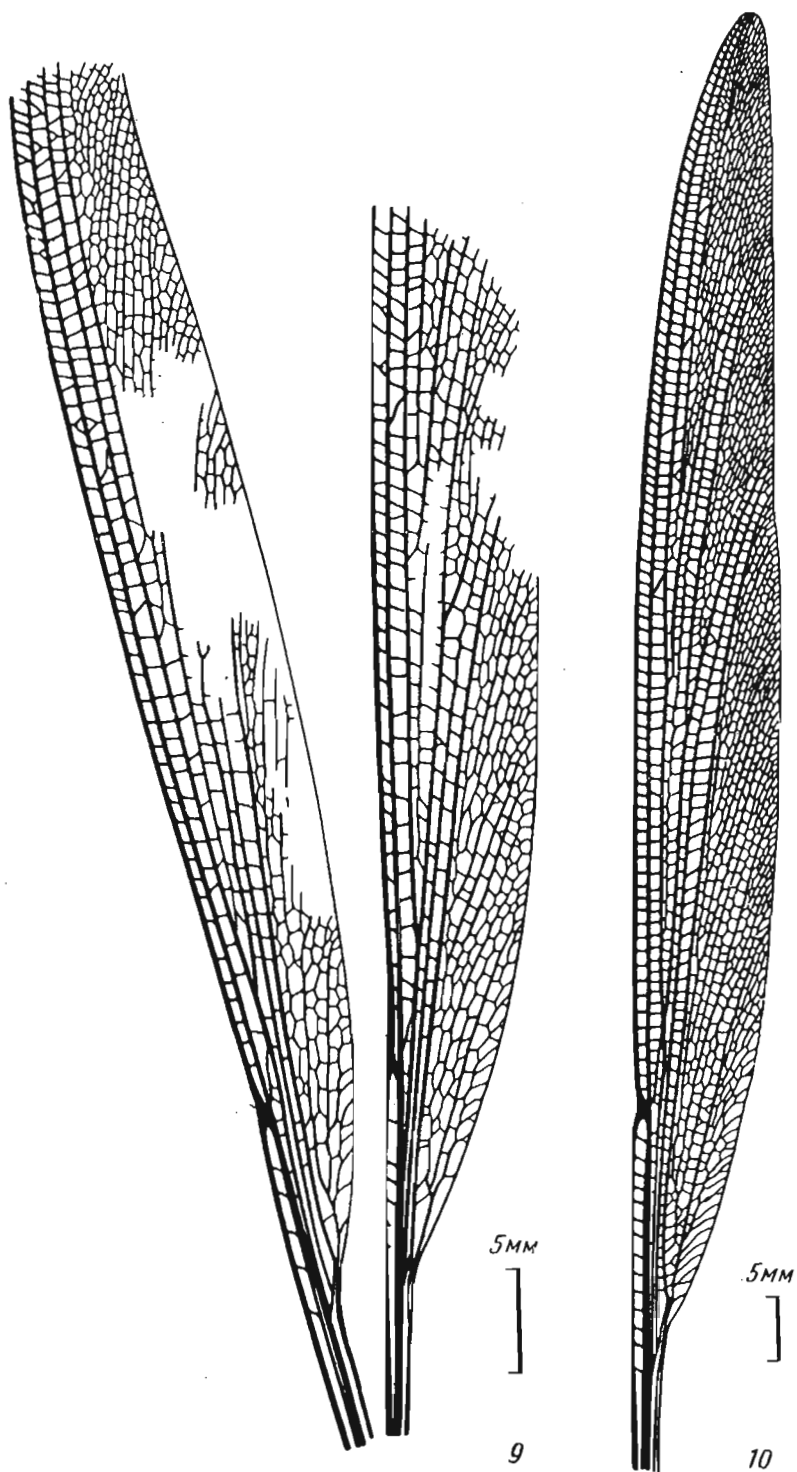


Рис. 9. *Neritophlebia vicina* sp. nov.; голотип № 2240/1773, два крыла; Фергана; триас

Рис. 10. *Neritophlebia longa* sp. nov.; голотип № 2555/614, крыло; Фергана; триас

*Neritophlebia longa* Pritykina, sp. nov.

Табл. V, фиг. 1

Название вида от *longus* (лат.) — длинный.

Голотип — ПИН, № 2555/614; прямой и обратный отпечатки целого крыла посредственной сохранности.

Описание (рис. 10). Жилкование очень густое; антенодальных жилок 15—17, постнодальных — около 90. Третье краевое поле вблизи вершины крыла с двумя рядами ячеек. Между главными продольными жилками нет у-образных поперечных. Проксимальная жилка расположена дистальнее начала  $R_3$ , дистальная — дистальнее. Проксимальная ветка  $IR_2$  начинается немного дистальнее начала ветвления  $R_3$ . Ветви  $R_4$ ,  $R_5$  и ветви второго порядка  $R_3$  неразличимы.

Отрезок дужки от  $MA$  до  $R_1$  в 3—4 раза короче  $m-cu$ . Точка расхождения жилок  $CuP$  и  $A$  близка к вершине медно-базального поля, в 10 раз ближе к последней, чем начало  $MA$ . На одной прямой линии с общим анальным стволем лежит жилка  $A_2$ ; расхождение всех трех анальных жилок происходит в одной точке. Жилка  $A_1$  с 8 очень длинными ветвями; ветви  $A_2$  неразличимы;  $A_3$  с 8 длинными простыми, кроме двух последних, ветвями. Между  $A_3$  и краем крыла один ряд узких высоких ячеек, их высота в 2—3 раза больше ширины.

Размеры. Длина крыла 12—12,5 см.

Сравнение. Новый вид отличается от *T. elegans* sp. nov. и *T. vicina* sp. nov. значительно большей длиной крыла и чрезвычайно густым жилкованием, наличием двух рядов ячеек в третьем краевом поле вблизи вершины крыла и очень длинной жилкой  $m-cu$ . От вида *T. elegans* sp. nov. отличается, кроме того, отсутствием ветвей у жилок  $R_4$  и  $R_5$  и ветвей второго порядка у жилки  $R_3$ . От вида *T. vicina* sp. nov. отличается положением и числом анальных жилок.

Материал. Кроме голотипа, экз. № 2785/24 из того же местонахождения.

**Род *Cladophlebia* Pritykina, gen. nov.**

Название рода от *clados* (греч.) — ветвь и *phlebos* (греч.) — жилка.

Типовой вид — *C. parvula* sp. nov.

Диагноз. Крыло средней величины; жилкование не густое; постнодальных жилок 17—23; ни одна поперечная жилка не соприкасается с субнодальной ( $sn$ ). Первое краевое поле вблизи вершины крыла в полтора-два раза уже второго и немного уже третьего. Жилка  $o$  только одна, расположена проксимальнее начала  $IR_2$  или над ним. Начало  $IR_2$  одинаково удалено от начала  $R_3$  и начала ветвления  $R_3$ . Сектор крыла, занимаемый ветвями  $R_3$  заметно больше секторов  $IR_2$  и  $R_4$ — $R_5$ . Жилки  $R_4$  и  $R_5$  простые,  $R_3$  двуветвистая, дистальная ветвь  $R_3$  простая или ветвистая.

Между жилками, составляющими триады, нет интеркалярных продольных жилок. Ячейки в средней части крыла низкие и широкие, их ширина в два — два с половиной раза больше высоты.

Жилка  $CuP$  с одной-двумя крупными, хорошо заметными ветвями; ветви  $CuP$  начинаются посередине расстояния от  $Agc$  до конца  $CuP$  и занимают заметную часть (треть или четверть) кубитального поля. Жилки  $A_1$  и  $A_2$  одноветвистые,  $A_3$  с 10—25 короткими ветвями; между  $A_3$  и краем крыла один ряд ячеек; жилка  $A_2$  на уровне узелка проходит посередине кубито-анального поля. Начало  $RS$  одинаково удалено от начала  $R_1$  и начала  $MA$ ;  $CuP$  и  $A$  разделяются на вершине медно-базального поля. Жилка  $CuP + A$  в области стебелька проходит по краю крыла.

Видовой состав. Два описываемых ниже вида из триаса Южной Ферганы.

Сравнение. Отличается от родов *Triadophlebia* gen. nov. и *Neritophlebia* gen. nov. главным образом мелкими размерами, иной конфигурацией и относительно небольшими размерами секторов, занимаемых ветвями жилок  $IR_2$ ,  $R_3$ ,  $R_4$  и  $R_5$  и простой (не ветвистой) жилкой  $A_1$ .

*Cladophlebia parvula* Pritykina, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 3

Название вида от *parvulus* (лат.) — мелкий.

Голотип — ПИН, № 2555/617; прямой и обратный отпечатки целого крыла хорошей сохранности.

Описание (рис. 11). Постнодальных жилок 25—23. Жилка  $o$  расположена посередине расстояния между началами  $R_3$  и  $IR_2$ . Во втором краевом поле от  $sn$  до жилки  $o$  5—6 поперечных, дистальнее жилки  $o$  16—18 поперечных. Во втором краевом поле, в области, где в других группах стрекоз, находится птеростигма, у данного вида имеются 8—10 длинных наклонных и слегка S-образно изогнутых жилок.

$IR_2$  вблизи вершины крыла намного дистальнее начала ветвления  $R_3$  делится на две короткие слабые ветви; дистальная ветвь  $R_3$  имеет две ветви второго порядка, проксимальная — простая. Жилки  $R_4$  и  $R_5$  простые, образуют длинную, узкую вилку, в полтора-два раза уже и длиннее вилки  $R_3$ ; между  $R_4$  и  $R_5$  два ряда ячеек; начала  $R_4$  и  $R_5$  лежат приблизительно на уровне начала  $R_3$ .

Жилка  $CuP$  с 2—3 длинными ветвями; жилка  $A_1$  слабая, имеет вид интеркалярной, ее начало смещено дистально относительно начала  $A_2$  и  $A_3$ ;  $A_3$  с 20—23 ветвями.

Размеры. Длина крыла 26 мм.

Материал. Кроме голотипа, еще 4 экз.: № 2069/29, 2240/1793, 2069/38 и 2555/654 из того же местонахождения.

### *Cladophlebia brevis* Pritykina, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 4

Название вида от *brevis* (лат.) — маленький.

Голотип — ПИН, № 2240/1791; прямой отпечаток двух крыльев (одно из них неполное) хорошей сохранности.

Описание (рис. 12). Постнодальных жилок 16—18. Жилка  $o$  расположена точно над началом  $IR_2$ ; во втором краевом поле от  $sn$  до жилки  $o$  — 5—6 поперечных, дистальнее жилки  $o$  — 6—8 поперечных жилок обычного строения, не удлинненных и не изогнутых; ячейки между этими жилками низкие и широкие (ширина ячеек в полтора-два раза больше высоты).

Жилка  $IR_2$  над серединой дистальной ветви  $R_3$  делится на две слабые ветви;  $R_3$  с двумя простыми ветвями.  $R_4$  и  $R_5$  простые, образуют длинную узкую вилку, почти не отличающуюся по длине и ширине от вилки  $R_3$ ; между  $R_4$  и  $R_5$  два ряда ячеек; начало  $R_4$  и  $R_5$  лежит дистальнее начала  $R_3$ , на уровне начала  $IR_2$ .

Жилка  $CuP$  с одной боковой ветвью;  $A_1$  слабая, начинается общим стволом с  $A_2$  чуть дистальнее начала  $A_3$ ;  $A_3$  с 12—14 ветвями.

Размеры. Длина крыла 22 мм.

Сравнение. Отличается от *C. parvula* sp. nov. в основном более редким жилкованием, менее широким в области птеростигмы вторым краевым полем с поперечными жилками обычного строения (неудлинненными и неизогнутыми) и низкими широкими ячейками. Кроме того, новый вид отличается иной относительной конфигурацией вилок  $R_3$  и  $R_4$ — $R_5$ , более дистальным положением жилки  $o$  и более проксимальным началом  $A_1$ .

Материал. Кроме голотипа, экз. № 2555/634 из того же местонахождения.

### Род *Paurophlebia* Pritykina, gen. nov.

Название рода от *paucos* (греч.) — небольшой и *phlebos* (греч.) — жилка. Типовой вид — *P. lepida* sp. nov.

Диагноз. Крылья небольшие; постнодальных жилок 6—14; ни одна поперечная жилка не соприкасается с субнодальной жилкой. Своеобразно строение области крыла, в которой у других групп стрекоз расположена птеростигма. В проксимальной части этой области жилки  $R_1$  и  $R_2$  сближаются с передним краем крыла, затем  $R_2$  дугообразно изгибается, так что вершина дуги обращена к заднему краю крыла, далее принимают обычное для стрекоз данного семейства положение. Таким образом, первое краевое поле в области птеростигмы сильно расширено, так что его ширина заметно больше ширины второго и третьего краевых полей. Кроме того, это поле укреплено утолщенными частями поперечными жилками. Таким образом, крыло имеет орган, аналогичный птеростигме.

Жилка одна, она расположена в области сужения первого краевого поля или слегка проксимальнее. Жилка  $R_3$  с двумя или тремя ветвями;  $R_4$  и  $R_5$  простые или со слабыми ветвями; поле между  $R_4$  и  $R_5$  узкое и длинное.

Между жилками, составляющими триады, нет интеркалярных продольных жилок. Ячейки в средней части крыла низкие и широкие: их ширина в 2—4 раза больше высоты. Жилка  $CuP$  с одной — четырьмя ветвями, занимающими значительную часть кубито-анального поля; ветви  $CuP$  начинаются ближе к дужке, чем к концу  $CuP$ . Все три анальные жилки расходятся в одной точке, причем  $A_2$  лежит на одной линии с общим анальным стволом. Жилка  $A_1$  одноветвистая,  $A_2$  с несколькими неясными ветвями, короткая  $A_3$  с 4—6 ветвями; между  $A_3$  и краем крыла один ряд ячеек. Начало  $RS$  одинаково удалено от  $R_1$  и  $MA$ ;  $CuP$  и  $A$  разделяются на вершине медиио-базального поля. Жилка  $CuP + A$  на протяжении стебелька проходит по краю крыла.

Видовой состав. Два описываемых ниже вида из триаса Южной Ферганы.

Сравнение. Резко отличается от других родов семейства наличием структуры, аналогичной птеростигме. От наиболее близкого рода *Cladophlebia* gen. nov. отличается, кроме того, иной конфигурацией и ветвлением ветвей  $RS$ .

*Paurophlebia lepida* Pritykina, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 5, табл. XII, фиг. 2

Название вида от *lepidus* (лат.) — забавный.

Голотип — ПИН, № 2785/7; прямой и обратный отпечатки целого крыла отличной сохранности.

Описание (рис. 13). Постнодальных жилок 6—7. «Птеростигма» содержит 10—12 длинных наклонных слегка S-образно изогнутых жилок; высота ячеек между этими жилками в 2—3 раза больше ширины. Высота «птеростигмы» в два раза больше высоты второго краевого поля под ней и в три раза больше высоты третьего краевого поля. Во втором краевом поле между жилками  $sp$  и  $o$  8—9 поперечных; жилка  $o$  лежит над началом  $IR_2$ . Начало  $R_3$  одинаково удалено от точки деления  $R_{4+5}$  и начала жилки  $IR_2$ . Вилка  $R_3$  очень мала, короче вилки  $R_4—R_5$  в четыре раза; дистальная ветвь  $R_3$  делится на 2—3 слабые короткие ветви вблизи края крыла; проксимальная ветвь  $R_3$  простая. Жилки  $R_4$  и  $R_5$  имеют по две слабые короткие ветви; между  $R_4$  и  $R_5$  на край крыла выходят 7—8 жилок; вилка  $R_4—R_5$  длинная и узкая.

Жилка  $CuP$  с 3—4 ветвями;  $A_2$  с 3—4 ветвями;  $A_3$  короткая, с 4—5 ветвями.

Размеры. Длина крыла 26—29 мм.

Материал. Кроме голотипа, еще два экз. № 2240/1795 и 2555/628 из того же местонахождения.

*Paurophlebia angusta* Pritykina, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 1

Название вида от *angustus* (лат.) — узкий.

Голотип — ПИН, № 2785/4097; прямой отпечаток почти целого крыла (без основания стебелька) посредственной сохранности.

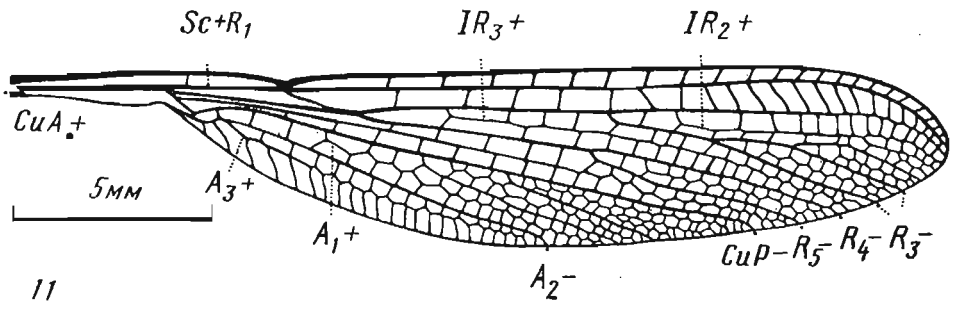
Описание (рис. 14). Постнодальных жилок до «птеростигмы» 13—14. «Птеростигма» содержит 4 длинных (сравнительно с постнодальными поперечными) крепких жилки; высота ячеек между этими жилками в два с половиной раза меньше ширины; высота «птеростигмы» немного больше высоты второго и третьего краевых полей под ней. Во втором краевом поле между жилками  $sp$  и  $o$  8—9 поперечных; жилка  $o$  лежит над началом ветвления  $R_3$ , намного проксимальнее начала  $IR_2$ . Начало  $R_3$  вдвое ближе к началу деления  $R_{4+5}$ , чем к началу жилки  $IR_2$ . Вилка  $R_3$  узкая и длинная; между ветвями  $R_3$  одна интеркалярная жилка;  $R_3$  не имеет ветвей второго порядка. Вилка  $R_4—R_5$  также узкая и длинная;  $R_4$  и  $R_5$  простые, между ними одна интеркалярная жилка; вилка  $R_4—R_5$  на треть длиннее вилки  $R_3$ .

У жилки  $CuP$  две длинные ветви и шесть-семь коротких;  $A_2$  с 3—4 неясными короткими ветвями;  $A_3$  с 8—9 короткими ветвями.

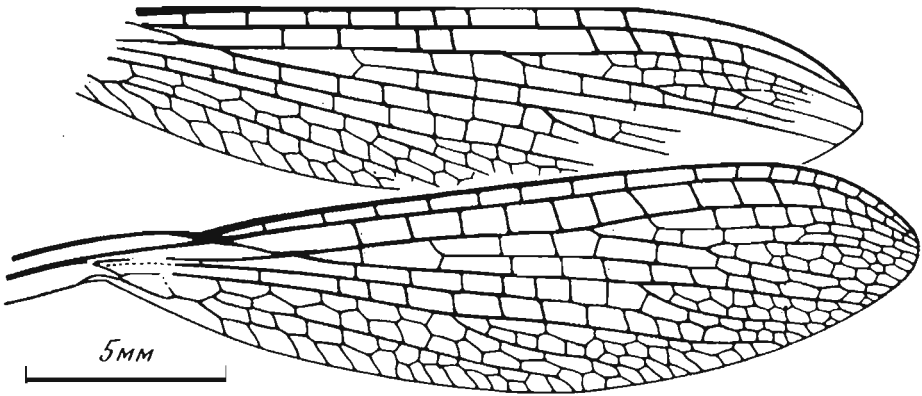
Размеры. Длина крыла 26—28 мм.

Сравнение. Новый вид отличается от *P. lepida* sp. nov. главным образом относительно более узкой и с меньшим числом жилок внутри «птеростигмой»,

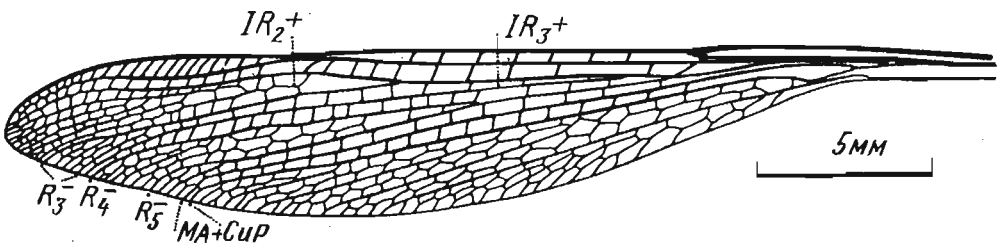




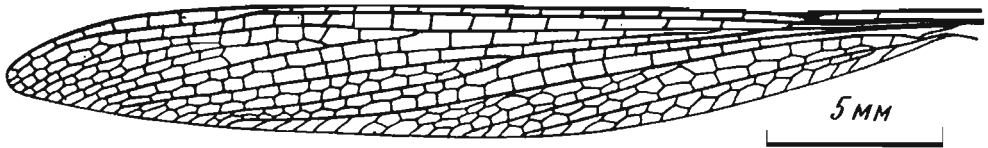
11



12



13



14

Рис. 11. *Cladophlebia parvula* sp. nov.; голотип № 2555/617, крыло; Фергана; триас

Рис. 12. *Cladophlebia brevis* sp. nov.; голотип № 2240/1791, два крыла; Фергана; триас

Рис. 13. *Paurophlebia lepida* sp. nov.; голотип № 2785/7, крыло; Фергана; триас

Рис. 14. *Paurophlebia angusta* sp. nov.; голотип № 2785/4097, крыло; Фергана; триас

иным взаимным расположением ветвей радикального сектора, более проксимальным положением жилки  $o$ , отсутствием ветвей второго порядка у жилки  $R_3$  и неветвистыми жилками  $R_4$  и  $R_5$ .

**М а т е р и а л.** Кроме голотипа, экз. № 2069/31 из того же местонахождения.

### Род *Nonymphlebia* Pritykina, gen. nov.

Название рода от *nomos* (греч.) — неизвестный и *phlebos* (греч.) — жилка.

Типовой вид — *N. venosa* sp. nov.

**Д и а г н о з.** Стрекозы средней величины, жилкование крыльев густое; ни одна поперечная жилка не соприкасается с субнодальной жилкой. Первое краевое поле вблизи вершины крыла в два раза уже второго и в полтора-два раза уже третьего. Жилка  $o$  только одна. Начало  $IR_2$  в три раза ближе к началу  $R_3$ , чем к началу ветвления  $R_3$ . Сектор крыла, занимаемый ветвями  $R_3$ , заметно меньше сектора, занимаемого ветвями  $IR_2$  и  $R_{4+5}$ . Ветви жилки  $R_3$ , жилки  $R_4$  и  $R_5$  простые (неветвистые).

Между жилками, составляющими триады, имеются длинные продольные интеркалярные жилки. Ширина ячеек в средней части крыла больше их высоты. Жилка  $A_2$  на уровне узелка проходит приблизительно посередине кубито-анального поля; между  $A_3$  и краем крыла один-два ряда ячеек. Жилки  $A_1$  и  $A_2$  одноветвистые,  $A_3$  — с 5—6 короткими ветвями. Жилка  $CuP$  с длинными ветвями; ветвление  $CuP$  начинается в 3—4 раза ближе к дужке, чем к краю крыла.

**В и д о в о й с о с т а в.** Род монотипный.

**С р а в н е н и е.** Отличается от всех родов семейства наличием интеркалярных продольных жилок и соответственно двойных рядов ячеек между жилками, составляющими триады, что делает триады нечеткими. Кроме того, от родов *Triadophlebia* gen. nov. и *Neritophlebia* gen. nov. отличается относительно более широкими вторым и третьим краевыми полями, от рода *Cladophlebia* gen. nov. — значительно более густым жилкованием, от рода *Paurophlebia* gen. nov. — отсутствием «птеростигмы».

### *Nonymphlebia venosa* Pritykina, sp. nov.

Табл. V, фиг. 2

Название вида от *venosus* (лат.) — многожилковый.

**Г о л о т и п** — ПИН, № 2555/649; прямой и обратный отпечатки трех целых крыльев одного индивида посредственной сохранности.

**О п и с а н и е** (рис. 15). Постнодальных жилок 36—41. Жилка  $o$  расположена посередине расстояния между началами  $IR_2$  и  $R_3$ . Ветвление  $IR_2$  начинается дистальнее ветвления  $R_3$ ; начало жилки  $R_3$  расположено над началом ветвления  $R_{4+5}$  и близко к началу  $IR_2$ . Начало  $RS$  одинаково удалено от  $R_1$  и начала  $MA$ . Жилки  $CuP$  и  $A$  расходятся на вершине медио-базального поля.

Жилка  $CuP$  с 5—6 ветвями. Ни одна из анальных жилок не лежит на одной линии с общим анальным стволом и не выглядит его продолжением; первой обособляется жилка  $A_3$ ,  $A_1$  и  $A_2$  начинаются коротким общим стволом.  $A_1$  и  $A_2$  одноветвистые,  $A_3$  с 5—6 короткими ветвями.

**Р а з м е р ы.** Длина «переднего» (по положению на камне) крыла 39 мм, «среднего» 41 мм, «заднего» — 43 мм.

**М а т е р и а л.** Кроме голотипа, экз. № 2555/653 из того же местонахождения.

### СЕМЕЙСТВО МИТОПЛЕБИИДЫ PRITYKINA, FAM. NOV.

**Д и а г н о з.** Жилкование крыльев густое. Передний край крыла выпуклый в той области, где у других стрекоз помещается птеростигма. Задний край крыла двуплостный благодаря значительному расширению кубито-анальной области крыла и менее значительному расширению радиальной области крыла. Двуплостность заднего края крыла подчеркивается сужением области проксимальной триады жилок —  $R_5$ ,  $MA$ ,  $CuP$ . Жилка  $R_3$  начинается на уровне начала  $R_4$  и  $R_5$ ; Начало  $IR_2$  сильно сближено с началом  $R_3$ . Сектор крыла, занятый ветвями  $IR_2$ , в 10—15 раз больше сектора  $R_3$ .

Ветви кубитальной и анальных жилок идут под углом 45—50° к продольной оси крыла. Кубито-анальный ствол на протяжении стебелька не совпадает с задним краем крыла. Все жилки анальной системы ветвисты.

С о с т а в. Один описываемый ниже род из триаса Южной Ферганы.

С р а в н е н и е. Отличается от семейства Triadophlebiidae fam. nov. главным образом двулопастным задним краем крыла и выпуклым вблизи вершины передним. Кроме того, новое семейство отличается сильным увеличением сектора крыла, занятого ветвями  $IR_2$ , относительно секторов  $R_3$  и  $R_4—R_5$  и наклонными к оси крыла ветвями кубитальной и анальных жилок.

### Род *Mitophlebia* Pritykina, gen. nov.

На з в а н и е р о д а от mitos (греч.) — нить и phlebos (греч.) — жилка.

Т и п о в о й в и д — *M. enormis* sp. nov.

Д и а г н о з. Постнодальных жилок около 60; ни одна поперечная жилка не соприкасается с субнодальной. Первое краевое поле в самой широкой своей части в полтора раза шире второго и третьего полей.

Начало  $IR_2$  в два с половиной раза ближе к началу  $R_3$ , чем к началу ветвления  $R_3$ ;  $R_4$  немного короче  $R_3$ . Вилка  $R_{4+5}$  короткая широкая и четкая; вилка  $R_3$  слабо выражена, узкая и короткая. Высота ячеек между главными продольными жилками в середине крыла равна или в полтора раза больше их ширины. Поле между  $A_2$  и краем крыла в области узелка в два раза шире поля между  $A_2$  и  $CuP$ ; между  $A_3$  и краем крыла один ряд ячеек; ветви  $CuP$  четкие длинные и занимают приблизительно четверть кубито-анального поля.

В и д о в о й с о с т а в. Род монотипный.

#### *Mitophlebia enormis* Pritykina, sp. nov.

Табл. V, фиг. 3

На з в а н и е в и д а от enormis (лат.) — неправильный, необычный.

Г о л о т и п — ПИН, № 2555/641; прямой и обратный отпечатки целого крыла хорошей сохранности.

О п и с а н и е (рис. 16). Ячейки первых двух краевых полей узкие и высокие: высота ячеек первого краевого поля в три раза превышает их ширину, второго — в два с половиной раза.

Ветвление  $IR_2$  начинается почти от самого начала этой жилки, значительно проксимальнее начала ветвления  $R_3$ . Дистальная ветвь  $R_3$  двуветвистая, проксимальная — простая. Жилки  $R_4$  и  $R_5$  простые и короткие; ширина вилки  $R_4—R_5$  вблизи края крыла значительно больше вилки  $R_3$ . Ни одна из ветвей анальной жилки не лежит на одной прямой с общим анальным стволом; первой обособляется жилка  $A_1$ , затем коротким общим стволом начинаются  $A_2$  и  $A_3$ . Жилка  $A_1$  с 4 длинными ветвями;  $A_3$  с 9 короткими ветвями,  $A_2$  с 5 короткими ветвями; ветви  $A_2$  и  $A_3$  имеют вид поперечных жилок. Жилка  $CuP$  с 4 ветвями.

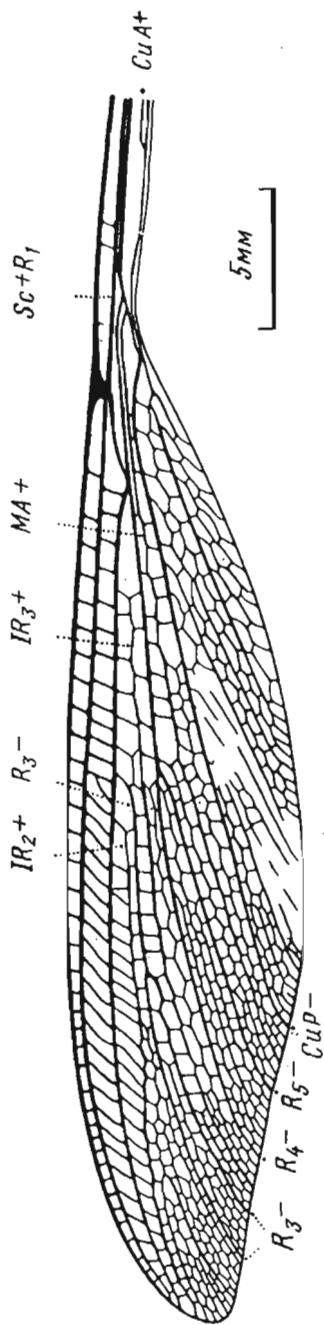
Р а з м е р ы. Длина крыла 43 мм.

М а т е р и а л. Голотип.

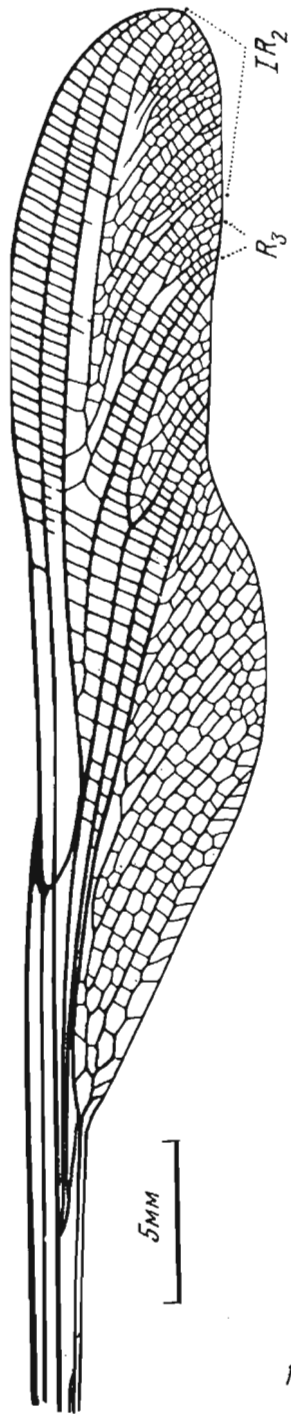
### НА Д С Е М Е Й С Т В О ZYGOPHLEBIOIDEA PRITYKINA, SUPERFAM. NOV.

Д и а г н о з. Стрекозы средней величины: длина крыла 40—65 мм. От середины к вершине крыло почти не суживается, его задний край параллелен переднему; вершина крыла закругленная. Стебелек крыла умеренно узкий: жилка  $Sc$  отдалена от  $R_1$ ; ствол  $RS$  от самого основания отделен от  $R_1$ , ствол  $CuP + A$  всегда заметно отдален от заднего края крыла. Узелок не массивный, нодальная жилка хорошо развита и лежит на одной линии с субнодальной.

Ветвление  $RS$  начинается на уровне узелка или дистальнее. Тип ветвления  $RS$  весьма своеобразен и для других стрекоз не известен. Ветви  $RS$  образуют три вилки, вложенные одна в другую. Внешняя вилка, вогнутая, образована жилками  $R_2$  (—) и  $R_{4+5}$  (—). Средняя, выпуклая — жилками  $IR_2$  (+) и  $IR_3$  (+); внутренняя вилка,



15



16

Рис. 15. *Nonymphlebia venosa* sp. nov.; голотип № 2555/649, крыло; Фергана; триас

Рис. 16. *Mitophlebia enormis* sp. nov.; голотип № 2555/641, крыло; Фергана; триас

вогнутая, образована двумя ветвями  $R_3$  (-). Начало  $R_3$  вильчатое, напоминает интеркалярную жилку.

Главные продольные жилки образуют две триады:  $CuP$ ,  $MA$ ,  $R_5$  и  $R_4$ ,  $IR_3$ ,  $R_3$ . На большем своем протяжении триады слиты и разделяются лишь вблизи края крыла. Все жилки, составляющие триады, доходят до края крыла.

Характерная особенность жилок анальной системы состоит в том, что только две

из них,  $A_1$  и  $A_2$  направлены вдоль оси крыла.  $A_3$  расположена под прямым углом к оси крыла, укорочена и утолщена, выглядит как поперечная между  $A_2$  и краем крыла. Обособление анального ствола от кубито-анального происходит очень рано (для данного инфраотряда), заметно проксимальнее дужки.

**С о с т а в.** Одно описываемое ниже семейство из триаса Южной Ферганы.

**С р а в н е н и е.** Резко отличается от надсемейства *Triadophlebioidea superfam.* пов. строением узелка, не массивного, но имеющего две хорошо развитые опорные жилки —  $p$  и  $sp$ , более широким стебельком, своеобразным, «рамочным» типом ветвления  $RS$ , а также своеобразной модификацией жилки  $A_3$  и малой обособленностью триад друг от друга.

#### СЕМЕЙСТВО ZYGOPHLEBIDAE PRITYKINA, FAM. NOV.

**Д и а г н о з.** Жилкование крыла густое или умеренно густое. Первое краевое поле в области птеростигмы заметно суживается, дистальнее ее вновь расширяется, при этом ширина первого краевого поля заметно меньше ширины второго, третьего и четвертого краевых полей. В третьем краевом поле две жилки  $o$ : перед началом  $IR_2 + R_3 + IR_3$  и перед началом  $R_3$ . Жилка  $IR_2$  неветвистая,  $R_3$  с двумя длинными изогнутыми ветвями, имеющими ветви второго порядка; жилки  $R_4$  и  $R_5$  короткие,  $R_4$  с немногими неясными ветвями или простая,  $R_5$  — простая. Сектор крыла, занимаемый ветвями  $R_3$  значительно больше сектора, занимаемого ветвями  $R_{4+5}$ .

Ветвление  $cuP$  начинается на уровне узелка или немного дистальнее. Жилка  $A_1$  простая,  $A_2$  — ветвистая. Ни одна из анальных жилок не лежит на одной прямой с общим анальным стволом; первой от анального ствола обособляется жилка  $A_1$ ;  $A_2$  и  $A_3$  начинают коротким общим стволом, лежащим на одной прямой с  $A_3$ .  $cuP$  и  $A_1$  в области вершины кубито-анального поля соединены утолщенной поперечной жилкой.

**С о с т а в.** Четыре описываемых ниже рода из триаса Южной Ферганы.

#### Род *Zygophlebia Pritykina*, gen. nov.

**Н а з в а н и е** рода от *zygon* (греч.) — распорка, перекладина и *phlebos* (греч.) — жилка.

**Т и п о в о й в и д** — *Z. ramosa* sp. nov.

**Д и а г н о з.** Жилкование крыла умеренно густое. Проксимальная из утолщенных антеннодальных жилок ближе к дужке, чем дистальная. Жилки  $p$  и  $sp$  расположены на одной прямой линии, перпендикулярно к продольной оси крыла. Жилки  $o$  лежат проксимальнее и дистальнее начала  $IR_3$ , на равном расстоянии от этой точки. Первое краевое поле в самой узкой части в два раза уже второго краевого поля и незначительно уже третьего и четвертого полей.

Ветвление  $RS$  начинается точно от субнодальной жилки. Начало ствола  $IR_2 + R_3 + IR_3$  в два раза ближе к началу ветвления  $RS$ , чем к началу  $IR_3$ ; начало  $R_3$  в два раза ближе к началу  $IR_3$ , чем к началу ветвления  $R_3$ . Обе ветви  $R_3$  имеют ветви второго порядка. Жилки  $R_4$  и  $R_5$  простые, очень короткие; сектор крыла, занимаемый жилками  $R_4$  и  $R_5$ , в четыре—пять раз меньше сектора, ограниченного ветвями  $R_3$ .

Медио-кубитальное поле в области ветвления  $RS$  с одним рядом ячеек, слегка расширено. Жилка  $A_1$  выходит на край крыла примерно посередине кубито-анального поля. Утолщенная жилка  $cu-a$  наклонна к оси крыла и не лежит на одной прямой с  $A_{2+3}$  и  $A_3$ .

**В и д о в о й с о с т а в.** Род монотипный.

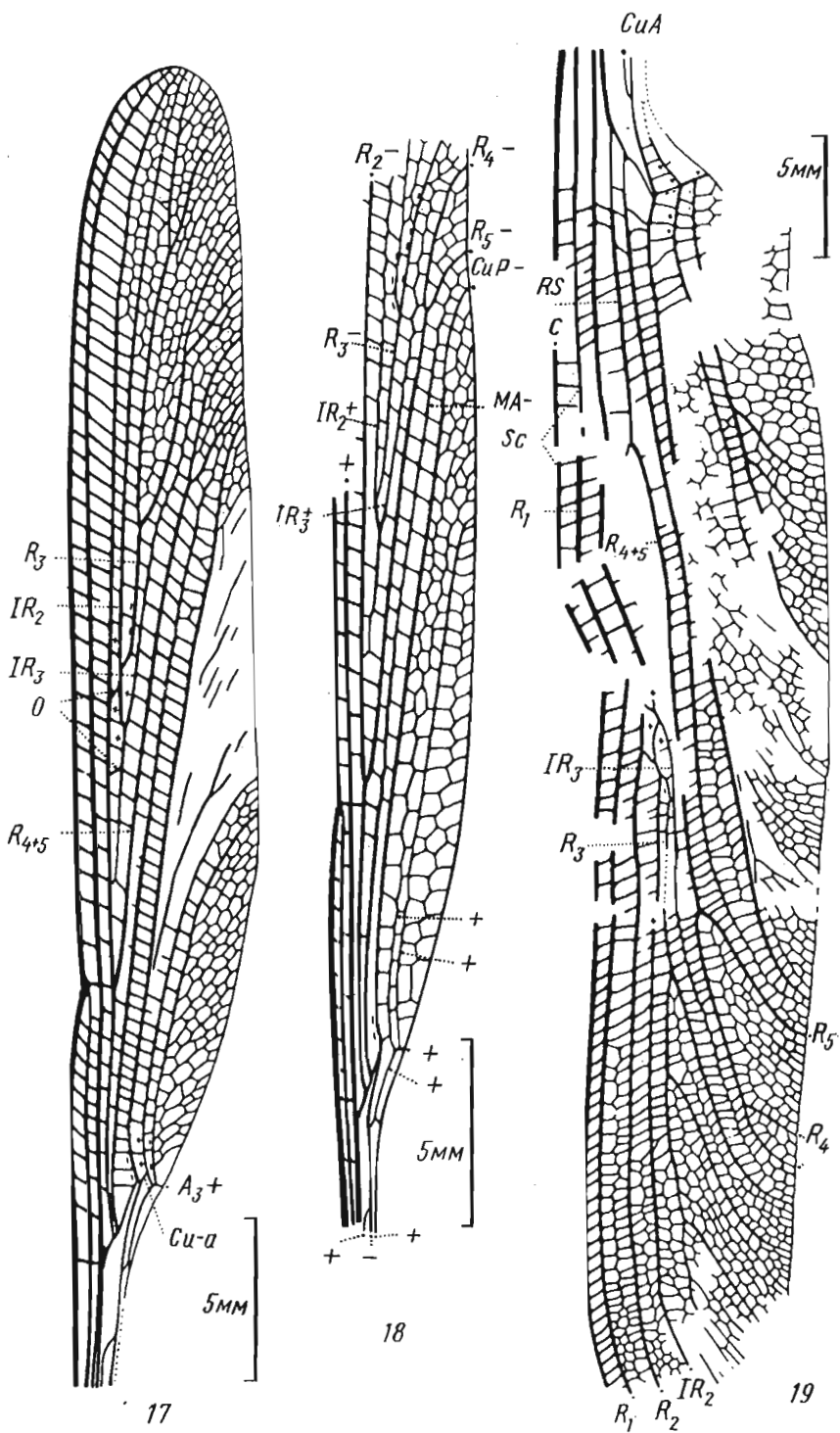
*Zygophlebia ramosa* Pritykina, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1, табл. XII, фиг. 3 и 4

**Н а з в а н и е** вида от *ramosus* (лат.) — ветвистый.

**Г о л о т и п** — ПИН, № 2785/20; прямой и обратный отпечатки двух крыльев одного индивида хорошей сохранности.

**О п и с а н и е** (рис. 17). Антеннодальных жилок 9—10. В области сужения первого краевого поля во втором краевом поле один ряд высоких ячеек, высота которых в два раза больше ширины; в третьем и четвертом полях по два ряда ячеек.



Р и с. 17. *Zygophlebia ramosa* sp. nov.; голотип № 2785/20, крыло; Фергана; триас

Р и с. 18. *Zygophlebiella curta* sp. nov.; голотип, № 2555/633, фрагмент крыла; Фергана; триас

Р и с. 19. *Mixophlebia mixta* sp. nov.; голотип № 2555/625, крыло; Фергана; триас

Проксимальная ветвь  $R_3$  с двумя длинными дихотомическими ветвями второго порядка. Дистальная ветвь  $R_3$  с двумя длинными ветвями второго порядка, дистальная из которых в свою очередь двуветвиста. Проксимальная ветвь  $R_3$  в два раза длиннее неразветвленного участка  $R_3$ . Жилки  $R_4$  и  $R_5$  простые; вершина вилки  $R_4-R_5$  лежит намного дистальнее начала ветвления  $R_3$ ;  $R_4$  вдвое короче проксимальной ветви  $R_3$ ;  $R_5$  немного больше расстояния между  $R_4$  и  $R_5$  по краю крыла.

Жилка си-а начинается от вершины медио-базального поля. Ветви  $A_2$  длинные, между ними до 8 горизонтальных рядов ячеек.

Размеры. Длина крыла 39—42 мм.

Материал. Кроме голотипа, еще три экз.: № 2555/619, 2555/656 и 2785/4101 из того же местонахождения.

### Род *Zygophlebiella* Pritykina, gen. nov.

Название рода от *Zygophlebia* gen. nov.

Типовой вид — *Z. curta* sp. nov.

Диагноз. Жилкование крыла умеренно густое. Утолщенные антенодальные жилки лежат по обе стороны дужки, на одинаковом расстоянии от нее. Жилки п и сп продолжают друг друга и лежат на одной прямой перпендикулярно к оси крыла. Начало ветвления RS не совпадает с субнодальной жилкой, лежит дистальнее. Начало ствола  $IR_2 + R_3 + IR_3$  одинаково удалено от начала ветвления RS и начала  $IR_3$ ; начало  $R_3$  в 6—7 раз ближе к началу  $IR_3$ , чем к началу ветвления  $R_3$ . Жилки  $R_4$  и  $R_5$  простые, очень короткие; сектор крыла, занимаемый жилками  $R_4$  и  $R_5$  приблизительно в два раза меньше сектора, ограниченного ветвями  $R_3$ .

Медио-кубитальное поле в области ветвления RS не расширено, с одним рядом ячеек. Жилка  $A_1$  выходит на край крыла на границе дистальной трети кубито-анального поля. Утолщенная жилка си-а наклонна к оси крыла и не лежит на одной прямой с  $A_{2+3}$  и  $A_3$ .

Видовой состав. Род монотипный.

Сравнение. Отличается от рода *Zygophlebia* gen. nov. главным образом иной конфигурацией ветвей RS, значительно меньшим относительно сектора  $R_{4+5}$  сектором  $R_3$ , узким полем между  $A_2$  и задним краем крыла и более дистальным выходом  $A_1$  на край крыла.

### *Zygophlebiella curta* Pritykina, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 2, табл. XIII, фиг. 2 и 3

Название вида от *curtus* (лат.) — укороченный, неполный.

Голотип — ПИН, № 2555/633; прямой отпечаток неполного, без вершины, крыла посредственной сохранности.

Описание (рис. 18). Антенодальных жилок около 10. Проксимальная ветвь  $R_3$  немного длиннее участка  $R_3$  от начала этой жилки до начала ее ветвления. Жилки  $R_4$  и  $R_5$  простые; вершина вилки  $R_4-R_5$  лежит на уровне начала ветвления  $R_3$ ;  $R_4$  в полтора раза короче проксимальной ветви  $R_3$ ;  $R_5$  немного короче расстояния между  $R_4$  и  $R_5$  по краю крыла.

Жилка си-а начинается от вершины медио-базального поля. Ветви  $A_2$  короткие, между  $A_2$  и краем крыла два ряда ячеек.

Размеры. Длина остатка 40 мм.

Материал. Кроме голотипа, экз. № 2555/631 из того же местонахождения.

### Род *Mixophlebia* Pritykina, gen. nov.

Название рода от *mixos* (греч.) — смешанный, перепутанный и *phlebos* (греч.) — жилка.

Типовой вид — *M. mixta* sp. nov.

Диагноз. Жилкование крыла густое. Проксимальная жилка о лежит непосредственно перед началом  $IR_3$ , дистальная — перед началом  $R_3$ . Первое краевое поле в самой узкой части в два раза уже второго, третьего и четвертого полей. Начало ветвления  $R_3$  в три с половиной раза ближе к началу  $IR_3$ , чем к началу ветвления  $R_3$ ; только дистальная ветвь  $R_3$  имеет ветви второго порядка. Жилки  $R_4$  и  $R_5$  довольно

короткие;  $R_4$  с одной небольшой веткой вблизи края крыла; сектор крыла, ограниченный жилками  $R_4$  и  $R_5$ , приблизительно в полтора раза меньше сектора, ограниченного ветвями  $R_3$ . Медио-кубитальное поле в области ветвления RS в полтора раза шире поля между  $R_{4+5}$  и MA, с двумя рядами ячеек. Жилка  $A_1$  выходит на край крыла на границе дистальной трети кубито-анального поля. Утолщенная жилка cu-a лежит под прямым углом к оси крыла, на одной прямой линии с жилками  $A_{2+3}$  и  $A_2$ , образуя с ними единую механическую систему.

Видовой состав. Род монотипный.

Сравнение. Отличается от родов *Zygophlebia* gen. nov. и *Zygophlebiella* gen. nov. более широким крылом и густым жилкованием, относительно большим сектором крыла, ограниченным жилками  $R_4$  и  $R_5$  и положением жилки cu-a на одной прямой линии с  $A_{2+3}$  и  $A_2$ . Кроме того, от рода *Zygophlebia* новый род отличается простой проксимальной ветвью  $R_3$  при ветвистой жилке  $R_4$  и наличием двойного ряда ячеек между  $R_{4+5}$  и MA. От рода *Zygophlebiella* новый род отличается еще относительно более короткой жилкой  $A_1$ .

### *Mixophlebia mixta* Pritykina, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 2, табл. XIII, фиг. 1

Название вида от *mixtus* (лат.) — смешанный.

Голотип — ПИН, № 2555/625; прямой отпечаток почти целого поломанного крыла плохой сохранности.

Описание (рис. 19). Антенодольных жилок не менее 10. В области сужения первого краевого поля во втором, третьем и четвертом полях по два ряда ячеек. Дистальная ветвь  $R_3$  с тремя длинными слегка изогнутыми ветвями; проксимальная ветвь  $R_3$  простая длинная, в два раза длиннее неразветвленного участка  $R_3$ . Вершина вилки  $R_4$ — $R_5$  находится значительно проксимальнее начала ветвления  $R_3$ ;  $R_4$  такой же длины, как проксимальная ветвь  $R_3$ ; длина  $R_5$  заметно больше расстояния между  $R_4$  и  $R_5$  по краю крыла.

Жилка cu-a начинается проксимальнее вершины медио-базального поля. Ветви  $A_2$  длинные, между ними до 8 горизонтальных рядов ячеек.

Размеры. Длина крыла 57 мм.

Материал. Кроме голотипа, экз. № 2785/8 из того же местонахождения.

### Род *Cyrtophlebia* Pritykina, gen. nov.

Название рода от *cyrtos* (греч.) — кривой и *phlebos* (греч.) — жилка.

Типовой вид — *C. sinuosa* sp. nov.

Диагноз. Жилкование крыла очень густое. Проксимальная жилка о лежит намного проксимальнее начала  $IR_3$ , дистальная — перед началом  $R_3$ . Первое краевое поле в самой узкой части в два—два с половиной раза уже второго и третьего и в полтора раза уже четвертого поля. Начало  $R_3$  в два—два с половиной раза ближе к началу  $IR_3$ , чем к началу ветвления  $R_3$ . Только дистальная ветвь  $R_3$  имеет ветви второго порядка, длинные и волнообразно изогнутые. Жилки  $R_4$  и  $R_5$  очень коротки, однако,  $R_4$  трехветвистая; сектор крыла, занимаемый жилками  $R_4$  и  $R_5$  в 6—7 раз меньше сектора, ограниченного ветвями  $R_3$ .

Медио-кубитальное поле и поле между  $IR_3$  и MA в полтора-два раза шире прилегающих к ним спереди полей; каждое из этих полей с двумя рядами ячеек.

Видовой состав. Род монотипный.

Сравнение. Отличается от родов *Zygophlebia* gen. nov. и *Zygophlebiella* gen. nov. главным образом значительно более широким крылом и густым жилкованием, наличием двойных рядов ячеек во втором краевом поле и в полях между жилками  $IR_3$ ,  $R_{4+5}$  и MA, CuP, ветвистой жилкой  $R_4$  и простой проксимальной ветвью  $R_3$ . От рода *Mixophlebia* gen. nov. отличается в основном более густым жилкованием, сильно изогнутыми ветвями дистальной ветви  $R_3$  и очень короткой и при том более ветвистой жилкой  $R_4$ , в несколько раз меньшим сектором  $R_4$ — $R_5$  и рядом других признаков.



Название вида от *sinuosus* (лат.) — извилистый.

Голотип — ПИН, № 2785/25; прямой отпечаток фрагмента двух налегающих одно на другое крыльев отличной сохранности.

Описание (рис. 20). В области сужения первого краевого поля во втором, третьем и четвертом полях по два ряда неправильных узких и высоких ячеек. Дистальная ветвь  $R_3$  с тремя—пятью сильно волнообразно изогнутыми ветвями.

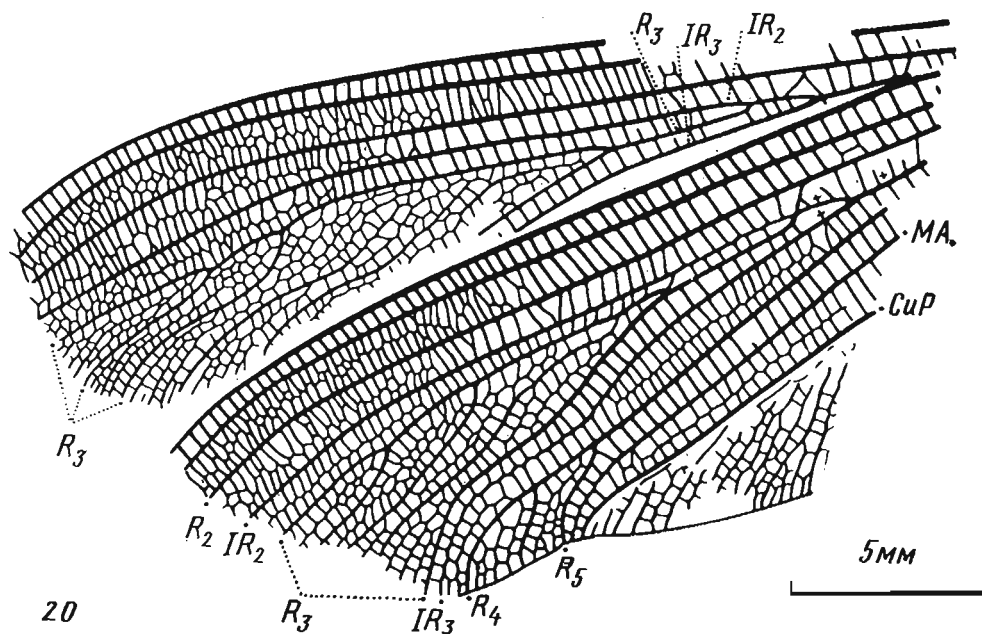


Рис. 20. *Cyrtophlebia sinuosa* sp. nov.; голотип № 2785/25, фрагменты двух крыльев; Фергана; триас

Проксимальная из них простая длинная, в три раза длиннее неразветвленного участка  $R_3$ ; вершина вилки  $R_4$ — $R_5$  находится значительно дистальнее начала ветвления  $R_3$ ;  $R_4$  в два раза короче проксимальной ветви  $R_3$ ; длина  $R_5$  несколько меньше расстояния между  $R_4$  и  $R_5$  по краю крыла.

Размеры. Наибольшая длина остатка 23 мм.

Материал. Голотип.

#### НАДСЕМЕЙСТВО ХАМЕНОФЛЕБИОИДЕА ПРИТКИНА, SUPERFAM. NOV.

Диагноз. Крылья очень широкие: при длине крыла 6—7 см его ширина достигает 2 см. Форма крыла своеобразна. Задний край крыла благодаря чередованию резко расширенных и узких участков выглядит волнистым или, скорее, «фестончатым». Закономерность в распределении широких и узких участков такова. Вершина каждого «фестона» приходится приблизительно напротив триады жилок, узкие участки — напротив вершин вилок между триадами. Вершина крыла притупленная, широко-округлая. Стебелек, по-видимому, широкий. Узелок слабый: образующие его части главных продольных жилок утолщены мало, нодальная и субнодальная жилки лежат на одной прямой линии, но по толщине практически не отличаются от соседних поперечных жилок.

Ветвление RS начинается значительно проксимальнее узелка. При этом начало проксимальной ветви RS,  $R_{4+5}$ , также удалено от N, как начало  $R_3$ . Ветви RS образуют три вилки, вложенные одна в другую. Внешняя вилка, вогнутая, образована жилками  $R_2$  (—) и  $R_{4+5}$ , средняя выпуклая — жилками  $IR_2$  (+) и  $IR_3$  (+), внутренняя, вогнутая — двумя ветвями  $R_3$  (—).

Главные продольные жилки образуют три триады: 1)  $IR_3$ ,  $R_3$ ,  $R_4$ ; 2)  $R_5$ ,  $MA$ ,  $CuP$  и 3) проксимальная ветвь  $CuP$ ,  $A_1$ ,  $A_2$ . Триады заметно удалены друг от друга. Жилки, составляющие триады, далеко не доходят до края крыла. Жилки  $A_1$  и  $A_2$  направлены вдоль оси крыла,  $A_3$ , по-видимому, перпендикулярно. Поля между триадами и задним краем крыла, а так же между соседними триадами заполнены равномерной сетью густых продольных жилок, явно вторичного происхождения.

**С о с т а в.** Одно описываемое ниже семейство из триаса Южной Ферганы.

**С р а в н е н и е.** Резко отличается от двух других надсемейств инфраотряда — *Triadophlebioidea superfam. nov.* и *Zygophlebioidea superfam. nov.* наличием трех (а не двух) триад жилок и очень широким крылом. При этом ширина крыла явно вторична, о чем свидетельствуют многочисленные равномерно чередующиеся выпуклые и вогнутые интеркалярные жилки. Со вторичным расширением крыла связаны и другие отличительные особенности нового надсемейства. Таковы раннее начало ветвления  $RS$ , заканчивающиеся далеко от края крыла триады главных жилок и волнистый задний край крыла.

Кроме того, от надсемейства *Triadophlebioidea* новое надсемейство отличается «рамочным» типом ветвления  $RS$ , слабым узелком и, по-видимому, наличием только двух ветвей  $A$ , направленных вдоль оси крыла.

### СЕМЕЙСТВО ХАМЕНОФЛЕБИИДАЕ PRITYKINA, FAM. NOV.

**Д и а г н о з.** Густота жилкования крыла крайне неравномерна: крупные ячейки в триадах и краевых полях резко контрастируют по величине с мелкими ячейками прилежащих участков крыла. Первое краевое поле в направлении к вершине крыла плавно сужается. Ширина его в области птеростигмы заметно меньше ширины второго и третьего полей и почти равна ширине четвертого. В третьем краевом поле одна жилка  $o$ , перед началом  $R_3$ .

Ветви жилок  $R_3$ ,  $R_4$  и  $R_5$  многочисленны, но неясны, слабо отличаются от интеркалярных продольных жилок между ними. Сектор крыла между  $IR_2$  и  $R_3$  равен сектору между  $R_4$  и  $R_5$ . Ветвление жилки  $CuP$  начинается значительно проксимальнее уровня узелка; проксимальная ветвь  $CuP$  входит в состав проксимальной триады. Жилка  $A_1$  простая,  $A_2$  — ветвистая.

**С о с т а в.** Один описываемый ниже род из триаса Южной Ферганы.

### Род *Xamenophlebia Pritykina*, gen. nov.

**Н а з в а н и е р о д а** от *xamēnos* (греч.) — утраченный (безвозвратно) и *phlebos* (греч.) — жилка.

**Т и п о в о й в и д** — *X. ornata* sp. nov.

**Д и а г н о з.** Крыло окрашенное. Жилка  $o$  лежит ближе к началу  $R_3$ , чем к началу  $IR_3$ . Первое краевое поле в области птеростигмы в два—три раза уже второго и в два раза уже третьего поля. Начало  $R_3$  в полтора—два раза ближе к началу  $IR_3$ , чем к началу ветвления  $R_3$ ; обе ветви  $R_3$  имеют ветви второго порядка;  $R_4$  и  $R_5$  с двумя—тремя неясными ветвями. Внутри каждой триады переднее и заднее поле не отличаются заметно по ширине; поля, ограниченные крайними жилками триад на вершинах суживаются; вершина третьей триады лежит проксимальнее уровня узелка.

**В и д о в о й с о с т а в.** Род монотипный.

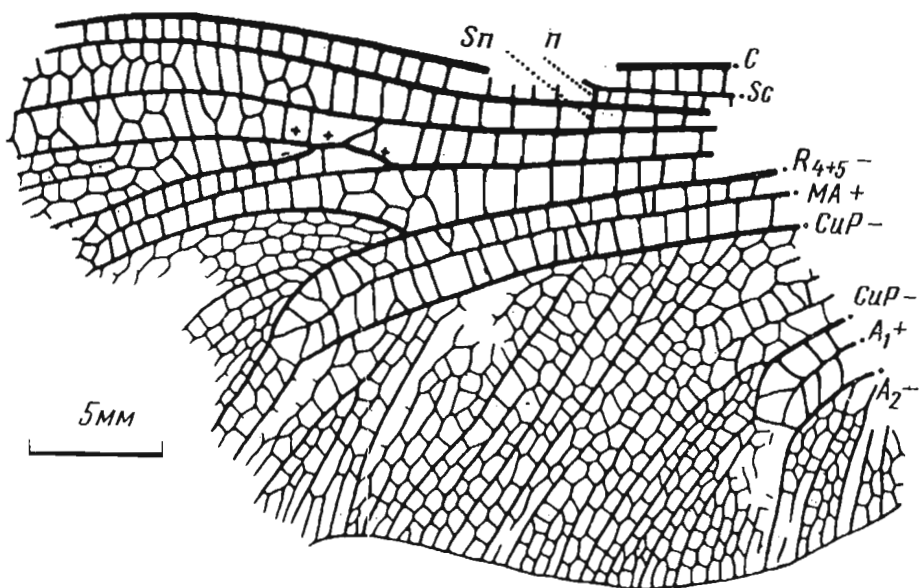
### *Xamenophlebia ornata* Pritykina, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 2, 3

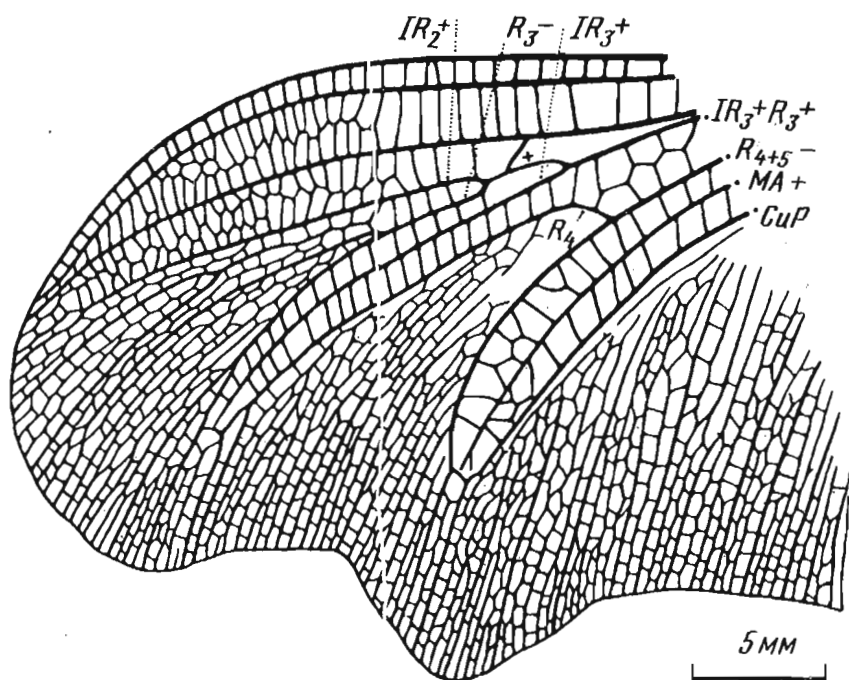
**Н а з в а н и е в и д а** от *ornatus* (лат.) — украшенный.

**Г о л о т и п** — ПИН, № 3288/1; прямой отпечаток неполного (без вершины и основания) крыла хорошей сохранности; Ошская область, Баткенский район, юго-западная площадь урочища Мадыген, местонахождение Мадыген; триас; верхняя часть мадыгенской свиты.

**О п и с а н и е** (рис. 2I, а, б). Рисунок крыла состоит из отдельных темных пятен — одно на вершине крыла и два по заднему краю. В области птеростигмы во втором и третьем краевых полях по 2—3 ряда узких высоких ячеек неправильной формы,



21a



21b

Рис. 21. *Xamenophlebia ornata* sp. nov.;

а — голотип № 3288/1, фрагмент крыла; б — экз. № 2555/2074, фрагмент крыла. Фергана; триас

в четвертом поле — два ряда невысоких ячеек. И дистальная, и проксимальная ветви  $R_3$  имеют по три-четыре неясные ветви второго порядка;  $R_4$  и  $R_5$  имеют по три неясные ветви; длина проксимальной ветви  $R_3$  до вершины триады в пять раз больше неразветвленного участка  $R_3$ . Над началом ветвления  $R_{4+5}$  6 крупных ячеек расположены в два горизонтальных ряда. Вершина вилки  $R_4-R_5$  лежит намного проксимальнее начала ветвления жилки  $R_3$ ;  $R_4$  в два раза длиннее  $R_5$ . Между продольными жилками средней триады имеются у-образные жилки и двойные ячейки. Расстояние от вершины триады до вершины соответствующего выступа заднего края крыла при-

близительно равно ширине первых трех краевых полей в их самой широкой части. Вершина средней триады в два раза ближе к вершине дистальной, чем проксимальной триады.

Размеры. Длина остатка 37 мм.

Материал. Кроме голотипа, еще два экз. из местонахождения Джэйлоучо: № 2555/2074 и 2240/1789.

## ИНФРАОТРЯД KENNEDYOMORPHA TILLYARD, 1925

[nom. transl. Pritykina, 1980  
(ex Kennedyidae Tillyard, 1925)]  
(= Protozygoptera + Archizygoptera)

### НАД СЕМЕЙСТВО KENNEDYOIDEA TILL., 1925

#### СЕМЕЙСТВО KENNEDYIDAE TILL., 1925

#### Род *Kennedyia* Till., 1925

*Kennedyia carpenteri* Pritykina, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 4, 5, табл. XIII, фиг. 4

Вид назван в честь палеоэнтомолога Ф. М. Карпентера.

Голотип — ПИН, № 2785/2; прямой и обратный отпечатки четырех, сложенных вместе крыльев и птероторакса одного индивида хорошей сохранности.

Описание (рис. 22). Нодальная (n) и субнодальная (sn) поперечные жилки лежат на одной прямой; дистальная антенодальная жилка и жилка r<sub>1</sub>-rs лежат строго на одной прямой линии. Длина птеростигмы (Pt) равна отрезку RS между началами R<sub>4+5</sub> и IR<sub>3</sub>. В первом краевом поле 6—7 постнодальных жилок, во втором — 3. Начало R<sub>4+5</sub> в четыре раза ближе к sn, чем к началу IR<sub>3</sub>; IR<sub>2</sub> начинается значительно проксимальнее уровня Pt. Все ветви RS почти прямые, выходят на край крыла на уровне дистального конца Pt, CuP — на уровне середины Pt.

Между концами A и CuP на край крыла выходят 16—17 поперечных жилок; среди этих жилок есть у-образные и соединенные по 2—4 в двойные ряды.

Размеры. Длина крыла 29—31 мм.

Сравнение. Новый вид отличается от *K. mirabilis* Till. и *K. tillyardi* Carp. из н. перм. Северной Америки совпадающими жилками n и sn и лежащими на одной прямой последней антенодальной и проксимальной r<sub>1</sub>-rs жилкой, более дистальным положением концов всех главных продольных жилок и широким кубито-анальным полем. Существенное отличие нового вида от *K. reducta* Carp. состоит в значительно более длинной Pt и менее редком жилковании. От наиболее близкого вида *K. fraseri* Carp. новый вид отличается большим числом постнодальных жилок при меньшей длине крыла и более дистальным относительно птеростигмы выходом жилки CuP на край крыла.

Материал. Кроме голотипа, еще четыре экз. из того же местонахождения: № 2069/37, 2240/1798, 2555/616 и 2785/6.

*Kennedyia gracilis* Pritykina, sp. nov.

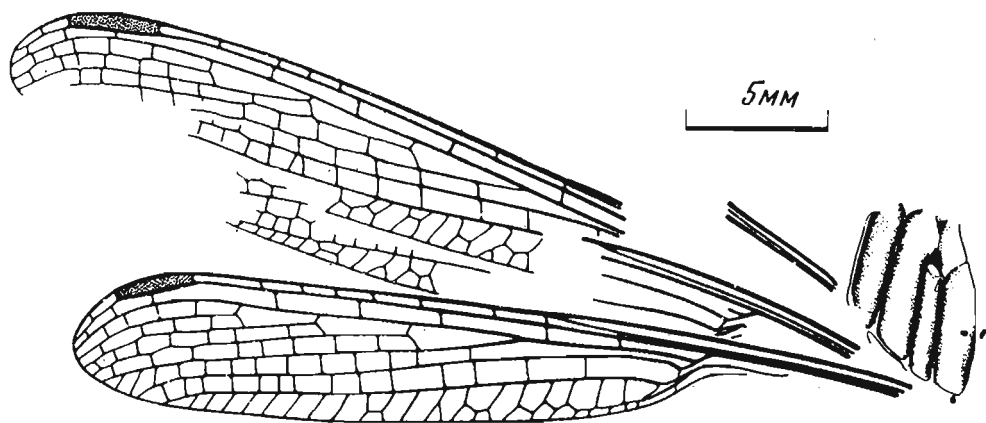
Табл. VIII, фиг. 1

Название вида от *gracilis* (лат.) — стройный, изящный.

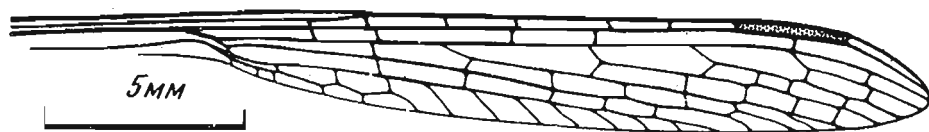
Голотип — ПИН, № 2785/23; прямой и обратный отпечатки целого крыла хорошей сохранности.

Описание (рис. 23). Жилки n и sn заметно удалены друг от друга, дистальная антенодальная жилка лежит строго на одной линии с проксимальной r<sub>1</sub>-rs. Птеростигма короче отрезка RS между началами R<sub>4+5</sub> и IR<sub>3</sub>. В первом краевом поле 4 постнодальных жилки, во втором — две. Начало R<sub>4+5</sub> в два раза ближе к sn, чем к началу IR<sub>3</sub>; IR<sub>2</sub> начинается под серединой Pt. Все ветви RS почти прямые, выходят на край крыла дистальнее Pt; MA выходит на край крыла на уровне середины Pt, CuP — на уровне проксимального конца Pt.

Размеры. Длина крыла 24 мм.



22



23

Р и с. 22. *Kennedyya carpenteri* sp. nov.; голотип № 2785/2, крылья и птероторакс; Фергана; триас

Р и с. 23. *Kennedyya gracilis* sp. nov.; голотип № 2785/23, крыло; Фергана; триас

С р а в н е н и е. Новый вид отличается от *K. carpenteri* sp. nov., *K. fraseri* Сагр., *K. tillyardi* Сагр. и *K. mirabilis* Тилл. значительно более мелкими размерами и очень редким жилкованием. От вида *K. reducta* Сагр. отличается менее редким жилкованием и более дистальным выходом на край крыла жилок RS и MA.

М а т е р и а л. Голотип.

#### СЕМЕЙСТВО PROTOMYRMELEONTIDAE HANDL., 1906

##### Род *Terskeja* Pritykina, gen. nov.

Название рода от хр. Терской.

Типовой вид — *T. paula* sp. nov.

Д и а г н о з. Стрекозы мелкие, длина крыла от 12 до 19 мм. Две антеннодальные утолщенные жилки  $Ax_1$  и  $Ax_2$  («primary antenodals» auct.) помещаются значительно проксимальнее дужки. Очень своеобразно строение нодальной области крыла. Субкоста опирается на три пары поперечных жилок. Жилки проксимальной пары  $sc-r_1$  и  $r_1-rs$ , короткие утолщенные, лежат строго на одной прямой, немного дистальнее уровня конца медио-базального поля. Жилки средней пары,  $r$  и  $sp$  простые, не совпадают друг с другом и с концом Sc. Жилки дистальной пары, соответствующие проксимальным постнодальным первого и второго краевых полей, совпадают с концом Sc, лежат на одной прямой и не обнаруживают никакой специализации. Над проксимальной парой опорных жилок субкосты передний край крыла вогнут; этот изгиб повторяют жилки Sc и в меньшей степени  $R_1$ . Постнодальных жилок мало, 6—10; птеростигма крупная, длинная.

Ветвление RS начинается на уровне или проксимальнее конца Sc, близко к концу медио-базального поля; между концом медио-базального поля и началом  $R_{4+5}$  нет поперечных жилок. Начала ветвей RS сближены, но обособлены друг от друга. Расстояние между началами  $IR_2$  и  $R_{4+5}$  равно половине расстояния от конца Sc до птеростигмы. Анальная жилка полностью редуцирована. Между  $CuP$  и краем крыла только один ряд ячеек.

В и д о в о й с о с т а в. Три описываемых ниже вида из триаса Южной Ферганы.

С р а в н е н и е. Новый род отличается от других родов семейства — *Protomyrmeleon* Geinitz и *Triassagrion* Till. меньшей величиной крыла, длинной субкостой и вогнутым костальным краем крыла проксимальнее конца субкосты, меньшим числом постнодальных жилок, обособленными (неслитыми) началами ветвей RS и узким кубитальным полем.

*Terskeja paula* Pritykina, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1

Название вида от paulus (лат.) — малый, небольшой.

Голотип — ПИН, № 2240/1774; прямой и обратный отпечатки двух целых крыльев одного индивида хорошей сохранности.

Описание (рис. 24). Расстояние между  $Ax_2$  и Agc меньше расстояния от Agc до первой опорной жилки Sc. Расстояние между средней и дистальной парой опорных жилок Sc меньше расстояния между средней и проксимальной парой. Постнодальных жилок 7—8; Pt опирается на 4 жилки. Между  $R_2$  и  $IR_2$  под Pt два ряда ячеек, разделенных вогнутой интеркалярной жилкой; между  $IR_2$  и  $R_3$  несколько рядов ячеек; ближайшая к  $IR_2$  интеркалярная жилка, кажется ветвью  $IR_2$ . Вблизи края крыла поле между  $R_2$  и  $IR_2$  в четыре раза уже поля между  $IR_2$  и  $R_3$ . Двойные ряды ячеек между  $IR_3$  и  $R_{4+5}$  начинаются значительно дистальнее уровня начала  $IR_2$ ; поле между  $IR_2$  и  $R_3$  вблизи края крыла несколько шире поля между  $IR_3$  и  $R_{4+5}$ . Начало  $R_{4+5}$  делит жилку MA от вершины медио-базального поля до края крыла в отношении 1 : 3,5; между MA и CuP вблизи края крыла один ряд ячеек. Жилка CuP выходит на край крыла дистальнее уровня начала  $IR_2$ .

Размеры, мм: длина «переднего» (по положению на камне) крыла 12, «заднего» — 14.

Материал. Голотип.

*Terskeja pumilio* Pritykina, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 2

Название вида от pumilio (лат.) — карлик.

Голотип — ПИН, № 2555/630; прямой и обратный отпечатки целого крыла посредственной сохранности.

Описание (рис. 25). Средняя пара опорных жилок субкосты лежит посередине расстояния между проксимальной и дистальной парами. Постнодальных жилок 8; Pt опирается на 5 жилок. Между  $R_2$  и  $IR_2$  один ряд ячеек; между  $IR_2$  и  $R_3$  вблизи края крыла три ряда ячеек; ближайшая к  $IR_2$  интеркалярная жилка кажется ветвью  $IR_2$ . Вблизи края крыла поле между  $R_2$  и  $IR_2$  в пять раз уже поля между  $IR_2$  и  $R_3$ . Двойные ряды ячеек между  $IR_3$  и  $R_{4+5}$  начинаются на уровне начала  $IR_2$ ; поле между  $IR_2$  и  $R_3$  вблизи края крыла несколько шире поля между  $IR_3$  и  $R_{4+5}$ . Начало  $R_{4+5}$  делит жилку MA от вершины медио-базального поля до края крыла в отношении 1 : 1. Между MA и CuP вблизи края крыла один ряд ячеек. Жилка CuP выходит на край заметно проксимальнее уровня начала  $IR_2$ .

Размеры. Длина крыла 12 мм.

Сравнение. Новый вид отличается от *T. paula* sp. nov., главным образом, отсутствием интеркалярных жилок между  $R_2$  и  $IR_2$  ранним началом удвоения рядов ячеек между  $IR_3$  и  $R_{4+5}$  и более дистальным положением начала  $R_{4+5}$  относительно вершины медио-базального поля.

Материал. Голотип.

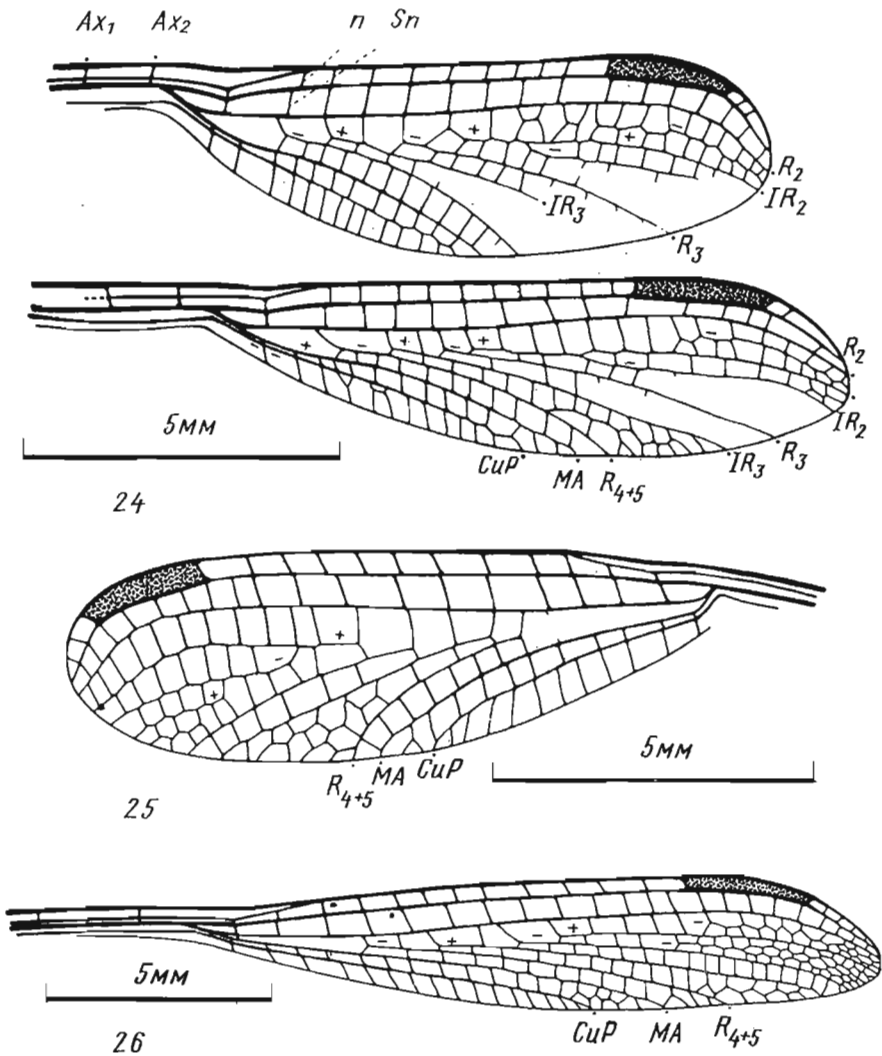
*Terskeja tenuis* Pritykina, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 3

Название вида от tenuis (лат.) — тонкий.

Голотип — ПИН, № 2555/632; прямой и обратный отпечатки целого крыла посредственной сохранности.

Описание (рис. 26). Передний конец Agc лежит на равном расстоянии от  $Ax_2$  до проксимальной опорной жилки субкосты. Средняя пара опорных жилок субкосты ближе к проксимальной паре, чем к дистальной. Постнодальных жилок 9; птеростигма



Р и с. 24. *Terskeja paula* sp. nov.; голотип № 2240/1774, два крыла; Фергана; триас

Р и с. 25. *Terskeja pumilio* sp. nov.; голотип № 2555/630, крыло; Фергана; триас

Р и с. 26. *Terskeja tenuis* sp. nov.; голотип № 2555/632, крыло; Фергана; триас

опирается на 5 жилок. Между  $R_2$  и  $IR_2$  под  $Pt$  два ряда ячеек, разделенных вогнутой интеркалярной жилкой; между  $IR_2$  и  $R_3$  несколько рядов ячеек, интеркалярные жилки не похожи на ветви  $IR_2$ . Вблизи края крыла поле между  $R_2$  и  $IR_2$  в два раза уже поля между  $IR_2$  и  $R_3$ . Двойной ряд ячеек между  $IR_3$  и  $R_{4+5}$  начинается на уровне птеростигмы, намного дистальнее уровня начала  $IR_2$ ; поле между  $IR_2$  и  $R_3$  вблизи края крыла в три раза уже поля между  $IR_3$  и  $R_{4+5}$ . Начало  $R_{4+5}$  делит жилку  $MA$  от вершины медио-базального поля до края крыла в отношении 1 : 2; между  $MA$  и  $CuP$  вблизи края крыла два ряда ячеек. Жилка  $CuP$  выходит на край крыла дистальнее уровня начала  $IR_2$ .

Размеры. Длина крыла 19 мм.

С р а в н е н и е. Новый вид отличается от *T. paula* sp. nov. и *T. pumilio* sp. nov. главным образом отсутствием интеркалярной жилки, напоминающей ветвь  $IR_2$ , более узким полем между  $IR_2$  и  $R_3$ , наличием двух рядов ячеек между  $MA$  и  $CuP$  вблизи края

крыла. От *T. pumilio* отличается, кроме того, более крупными размерами, наличием двух рядов ячеек в поле между  $R_2$  и  $IR_2$  и более проксимальным положением начала  $R_{4+5}$ .

М а т е р и а л. Голотип.

#### СЕМЕЙСТВО BATKENIIDAE PRITYKINA, FAM. NOV.

Д и а г н о з. Стрекозы мелкие, жилкование крыла редкое. Субкоста длинная, сильно сближена с  $R_1$ , выходит на край крыла почти посередине его переднего края. Узелок не выражен: конец субкосты опирается на три поперечные жилки, совпадающие или почти совпадающие с поперечными жилками нижележащего поля. Птеростигма короткая. Первые два краевые поля широкие, на уровне середины крыла составляют треть или четверть его ширины. Постнодальных жилок мало.

Начала  $R_{4+5}$  и  $IR_2$  не сближены, далеко отстоят друг от друга; все начала ветвей RS вильчатые; длинных интеркалярных жилок между главными продольными нет.

Общий ствол RS + MA (Arc anterior) очень короткий, он делится почти тот час же после отхождения от ствола  $R_1$  + RS + MA. Основание крыла очень узкое: анальная жилка полностью редуцирована, а CuP сильно укорочена и заканчивается заметно проксимальнее субкосты.

С о с т а в. Один описываемый ниже род из триаса Южной Ферганы.

С р а в н е н и е. От семейства Kenedyidae Till. новое семейство отличается более густым жилкованием при меньшей длине крыла, длинной субкостой, широкими первыми краевыми полями крыла, почти полной редуциацией Arc anterior, полной редуциацией анальной жилки и частичной — жилки CuP. От семейства Protomygmeleontidae Handl. отличается в основном менее густым жилкованием, обычным (несближенным и неслитым) положением начал ветвей RS, а кроме того, малым количеством постнодальных жилок и короткой CuP.

#### Род *Batkenia* Pritykina, gen. nov.

Н а з в а н и е р о д а от г. Баткена.

Т и п о в о й в и д — *B. pusilla* sp. nov.

Д и а г н о з. Субкоста опирается на три поперечные жилки, совпадающие или почти совпадающие с жилками нижележащего поля. Передний край крыла до конца субкосты прямой или слегка выпуклый. Ветвление RS начинается значительно проксимальнее конца Sc, на равном расстоянии от Arc и конца Sc. Начала ветвей RS попарно сближены:  $R_{4+5}$  и  $IR_3$ ,  $R_3$  и  $IR_2$ . Расстояние между началами  $IR_2$  и  $R_{4+5}$  больше расстояния от конца Sc до Pt. Жилки MA и CuP плавно дугообразно изогнуты, причем вершина дуги обращена к заднему краю крыла.

В и д о в о й с о с т а в. Один описываемый ниже вид из триаса Южной Ферганы.

#### *Batkenia pusilla* Pritykina, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 4

Н а з в а н и е в и д а от pusillus (лат.) — мелкий, крошечный.

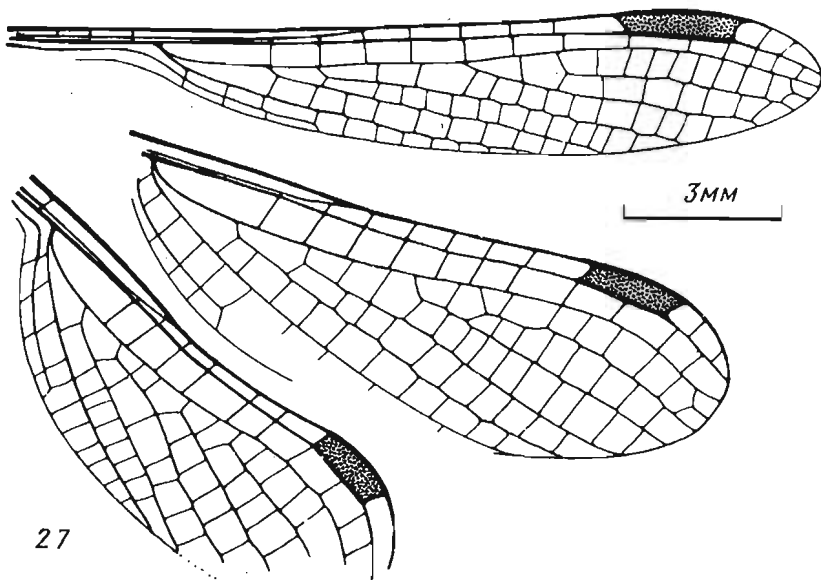
Г о л о т и п — ПИН, № 2785/22; прямой и обратный отпечатки трех крыльев, груди, головы и основания брюшка одного индивида посредственной сохранности.

О п и с а н и е (рис. 27). Расстояние между  $Ax_2$  и Arc меньше расстояния от Arc до первой опорной жилки субкосты; средняя опорная жилка субкосты одинаково удалена от проксимальной и дистальной; постнодальных жилок четыре. Птеростигма опирается на три жилки. Между  $R_2$  и  $IR_2$  короткая, длиной в одну ячейку интеркалярная жилка. Поля между всеми продольными жилками почти одинаковой ширины и содержат по одному ряду ячеек. Ветви RS выходят на край крыла на уровне или дистальнее птеростигмы. Начало  $R_{4+5}$  делит жилку MA от вершины медиобазального поля до края крыла в отношении 1 : 3. Жилка CuP дистальнее m-cu в три раза короче MA, заканчивается на уровне начала  $IR_3$ .

Р а з м е р ы, мм: длина «переднего» (по положению на камне) крыла — 15, «среднего» — 12, «заднего» — 8.

М а т е р и а л. Голотип.





Р и с. 27. *Batkenia pusilla* sp. nov.; голотип № 2785/22, три крыла; Фергана; триас

## ПОДОТРЯД LIBELLULINA LAICHARTING, 1781

[nom. transl. Pritykina, 1980  
(ex *Libelluloides* Laicharting, 1781)]  
(= *neodonata*)

## ИНФРАОТРЯД HETEROPHLEBIOMORPHA HANDLIRSCH, 1906

[nom. transl. Pritykina, hic (ex *Heterophlebiidae* Handlirsch, 1906)]

### НА Д С Е М Е Й С Т В О HETEROPHLEBIOIDEA HANDL., 1906

#### СЕМЕЙСТВО TRIASSOLESTIDAE TILL., 1918

[nom. transl. Pritykina, hic (ex *Triassolestinae*, Till., 1918)]  
(= *Triassolestinae* Till., 1918 + *Mesophlebiidae* Till., 1922,  
syn. nov. + *Progonophlebiidae* Till., 1925, syn. nov. +  
*Triassoneuridae* Riek, 1976, syn. nov.)

**Д и а г н о з.** Крылья средней величины, жилкование умеренно густое или редкое. Заднее крыло с угловатым задним краем. Узелок расположен вблизи середины переднего края крыла. Sc сближена с  $R_1$ . Птеростигма длинная, обычно только в полтора-два раза короче первого краевого поля между ней и узелком. Расстояние между началами  $IR_3$  и  $R_{4+5}$  больше или равно расстоянию между началами  $R_3$  и  $IR_2$ ; начала  $R_3$  и иногда  $IR_3$  лежат проксимальнее узелка. Жилки о нет. Дискоидальное поле к краю крыла сужается. Дискоидальная ячейка (dc) переднего крыла не замкнута, заднего — в виде простого неразделенного четырехугольника. Самый характерный признак семейства — сильная редукция жилок анальной системы и отсутствие субдискоидальной ячейки. Жилки 1A и A ( $A_{2+3+4}$ ) не соединяются между собой. У 1A хорошо различима только базальная ветвь, остальные ничем не отличаются от поперечных жилок. Жилка A редуцирована полностью или имеется ее рудимент. Этот рудимент представлен двумя изолированными элементами (в полном варианте, по-видимому, только у *Progonophlebia* Till.) — продольным и поперечным. Продольный элемент — слабая жилка, которая отходит от заднего края крыла и вскоре теряется на его мембране, не соединяясь с другими жилками. Поперечный элемент — крепкая жилка, лежащая на одной прямой с внутренней стороной  $\varphi$ , присутствует только на заднем крыле. Для переднего крыла характерно несовпадение деления кубито-анального ствола на  $CuP$  и 1A с жилкой m-cu, замыкающей медиобазальное поле. Это деление происходит дистальнее, причем базальная веточка 1A, имеющая вид утолщенной поперечной жилки, обычно отходит от  $CuP + 1A$  раньше и независимо от дистальной части 1A.

С о с т а в. Семь родов: *Triassolestes* Till., *Triassophlebia* Till. и *Mesophlebia* Till. из триаса Австралии, *Progonophlebia* Till. из лейаса Англии, *Triassoneura* Riek из триаса Южной Африки, *Triassothemis* Capr. из триаса Аргентины и новый, описываемый ниже род из триаса Южной Ферганы.

С р а в н е н и е. *Triassolestidae* отличаются от всех других семейств надсемейства *Heterophlebioidea* главным образом крайней степенью редукции жилок анальной системы и отсутствием субдискоидальной ячейки. Кроме того, от семейств *Heterophlebiidae* и *Isophlebiidae* триасолестиды отличаются незамкнутой дискоидальной ячейкой переднего крыла. Только одно семейство гетерофлебиоидов — *Oreopteridae* подобно триасолестидам не имеет жилки *o* и поперечных жилок между *A* и краем крыла. Эти два семейства имеют, кроме того, сходную форму крыла. Однако между ними имеются и существенные различия. В частности, более мелкие, чем триасолестиды, ореоптериды имеют в то же время более полное жилкование крыла: нормально развитую жилку *A* и *sq* и т. д. Ореоптерид отличается также более короткая птеростигма и большее расстояние между началами жилок  $IR_3$  и  $R_3$ .

### Под *Triassolestodes* Pritykina, gen. nov.

Н а з в а н и е р о д а от *Triassolestes* Till.

Т и п о в о й в и д — *T. asiaticus* sp. nov.

Д и а г н о з. Жилка  $Ax_2$  расположена проксимальнее узелка. Жилка *p* совпадает с *sp* и не совпадает с концом *Sc*. Между дужкой и началом  $R_{4+5}$  от *RS* отходит толстая поперечная жилка, косо направленная в сторону узелка. Расстояние между началами  $IR_2$  и  $R_{4+5}$  меньше расстояния между концом *Sc* и птеростигмой; начало  $IR_3$  лежит дистальнее *sp*, начало  $R_{4+5}$  — проксимальнее. Внешняя сторона *q* в два-три раза больше внутренней. На переднем крыле от вершины медио-базального поля к заднему краю крыла отходит базальная ветвь *IA*, короткая толстая жилка, лежащая на одной линии с дужкой. Дистальная ветвь *IA* отходит от *CuP* под первой поперечной жилкой дискоидального поля. Между *CuP* и краем крыла два ряда ячеек. Поле между *CuP* + *IA* и краем крыла проксимальнее базальной ветви *IA* свободно от жилок.

На заднем крыле жилка *IA* начинается единым стволом от постеро-дистального угла четырехугольника; имеется только поперечный рудимент *A*, соединяющий внутреннюю сторону крылового четырехугольника с задним краем крыла; проксимальнее этой жилки кубито-анальное поле свободно от жилок. Только в самом корне стебелька кубито-анальный ствол соединяет с задним краем крыла короткая жилка.

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

С р а в н е н и е. Новый род отличается от рода *Triassolestes* наличием поперечного рудимента жилки *A* на заднем крыле и отхождением жилки *IA* от *CuP* общим стволом. Главные отличия от рода *Progonophlebia* — дистальное положение начала  $IR_3$  относительно *sp*, совпадение жилок *p* и *sp*, отсутствие продольного элемента *A* на заднем крыле и проксимальное положение  $Ax_2$  относительно *Arg*. От рода *Triassoneura* новый род отличается в основном меньшими размерами, более редким жилкованием, дистальным положением начала  $IR_3$  относительно *sp* и несовпадением точки деления *CuP* + *IA* с углом *q*.

### *Triassolestodes asiaticus* Pritykina, sp. nov.

Табл. X, фиг. 1—4

Н а з в а н и е в и д а от Азии.

Г о л о т и п — ПИН, № 2240/1783; прямой и обратный отпечатки трех крыльев одного индивида, из которых целое только одно заднее хорошей сохранности.

О п и с а н и е (рис. 28). Постнодалных жилок 4—5. Птеростигма длинная, опирается на 4 жилки. Расстояния между началами соседних ветвей *RS* приблизительно одинаковы. Между  $R_2$  и  $IR_2$  вблизи края крыла короткая интеркалярная жилка;  $IR_2$  и  $R_3$  выходят на край крыла проксимальнее птеростигмы,  $IR_3$  и  $R_{4+5}$  на ее уровне. Внутренняя сторона *q* в три-четыре раза короче жилки, соединяющей ее с краем крыла.

Р а з м е р ы, мм: длина заднего крыла 22 мм, длина остатка переднего крыла 30 мм.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, два экз.: № 2240/1784 и 2555/637 из того же местонахождения.

СЕМЕЙСТВО (?) TRIASSOLESTIDAE

Род (?) *Triassoneura* Riek, 1976

*Triassoneura primitiva* Pritykina, sp. nov.

Табл. X, фиг. 5

Название вида от *primitivus* (лат.) — самый ранний.

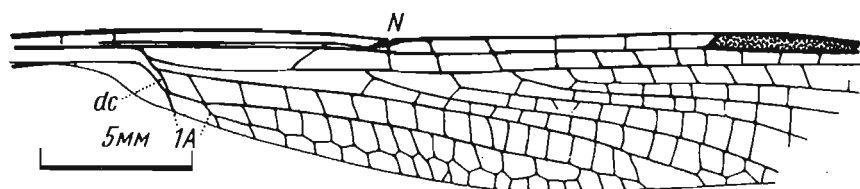
Голотип — ПИН, № 2069/18; прямой и обратный отпечатки фрагмента из середины крыла хорошей сохранности.

Описание (рис. 29). Жилкование умеренно густое. Постнодальных жилок 6. Расстояние между началами  $R_3$  и  $IR_2$  меньше расстояния между началами  $IR_3$  и  $R_{4+5}$ . В поле между  $R_1$  и  $RS$  проксимальнее  $sn$ , по крайней мере, 4 поперечные жилки; между ветвями  $RS$  под серединой птеростигмы по одному ряду ячеек. Поля между ветвями  $RS$  в середине крыла не сужены. Расстояние между началами  $IR_2$  и  $R_3$  в четыре раза короче расстояния от начала  $R_3$  до птеростигмы.

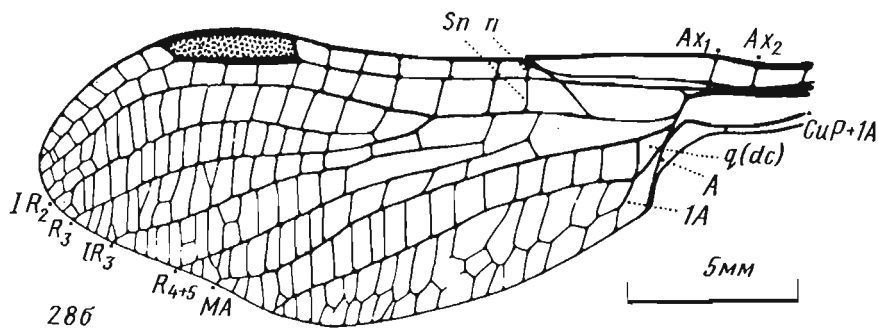
Размеры. Длина остатка 15 мм.

Сравнение. Отличается от трех других видов рода из триаса Южной Африки более мелкими размерами и менее густым жилкованием. От *T. andersoni* Riek, кроме того, отличается наличием не менее четырех жилок в поле между  $R_1$  и  $RS$  проксимальнее  $sn$ , от *T. heidiai* Riek и *T. andersoni* — одним рядом ячеек между ветвями  $RS$  под серединой  $Pt$  и широкими полями между ветвями  $RS$  в середине крыла.

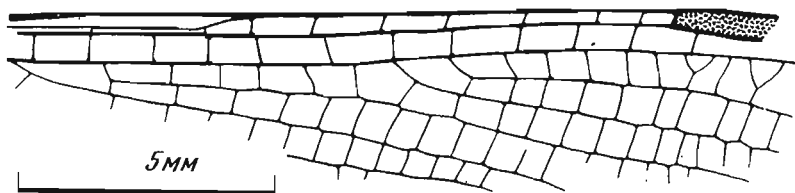
Материал. Голотип.



28a



28b



29

Рис. 28. *Triassolestodes asiaticus* sp. nov.;

а — экз. № 2240/1784; переднее крыло; Фергана; триас; б — голотип № 2240/1783; заднее крыло; Фергана; триас

Рис. 29. (?) *Triassoneura primitiva* sp. nov.; голотип № 2069/18, фрагмент крыла; Фергана; триас

## ЛИТЕРАТУРА

- Добрускина И. А. Возраст мадыгенской свиты в связи с границей перми и триаса в Средней Азии. — Сов. геол., 1970, № 12, с. 26—28.
- Добрускина И. А. Триасовые лепидофиты. — Палеонтол. журн., 1974, № 3, с. 111—124.
- Залесский Ю. М. Насекомые из пермских отложений Соликамского и Чердынского районов. — Вопр. теории и прикл. геологии, 1948, № 5, с. 44—52.
- Мартынов А. В. New permian Palaeoptera with the discussion of some probleme of their evolution. — Тр. Палеозоол. ин-та, 1931, т. 1, с. 1—44.
- Пономаренко А. Г. Историческое развитие жесткокрылых архостемат. М.: Наука, 1969, 240 с.
- Притыкина Л. Н. Стрекозы семейства Liassophlebiidae из триаса и юры Средней Азии. — Палеонтол. журн., 1970, № 1, с. 104—116.
- Притыкина Л. Н. Новые стрекозы из нижнемеловых отложений Забайкалья и Монголии. — В кн.: Фауна, флора и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М., 1977, с. 81—96.
- Притыкина Л. Н. Новые стрекозы из нижнеюрских отложений Средней Азии. — В кн.: Ископаемые насекомые мезозоя. Киев: Наукова думка, 1980а, с. 119—131.
- Притыкина Л. Н. Отряд Libellulida. — В кн.: Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980б, с. 127—134.
- Расницын А. П. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. М.: Наука, 1969 с. 196 с.
- Сукачева И. Д. Новые ручейники (Trichoptera) из мезозоя Средней Азии. — Палеонтол. журн., 1973, № 3, с. 100—107.
- Шаров А. Г. Филогения ортоптероидных насекомых. М.: Наука, 1968. 196 с.
- Carpenter F. M. A triassic Odonata from Argentina. — Psyche, 1960, vol. 67, N 3, p. 71—75.
- Grauvogel L. et D. Laurentiaux. Un Protodonate du trias des Vosges. — Ann. paléontol., 1952, t. 38, p. 121—129.
- Riek E. F. A new collection of insects from the Upper Triassic of South Africa. — Ann. Nat. Mus., 1976, vol. 22, N 3, p. 791—820.
- Tillyard R. J. Mesozoic insects of Queensland. N 3. Odonata and Protodonata. — Proc. Linn. Soc. N. S. W., 1918, vol. 43, pt. 2, p. 260—264.
- Tillyard R. J. Mesozoic insects of Queensland. N 9. Orthoptera and additions to the Protorthoptera, Odonata, Hemiptera and Planipennia. — Proc. Linn. Soc. N. S. W., 1922, vol. 47, pt. 4, p. 447—470.

# НОВЫЕ ПАЛЕОЗОЙСКИЕ И МЕЗОЗОЙСКИЕ ЛОФИОНЕВРИДЫ (THRIPIDA, LOPHIONEURIDAE)

В. Н. ВИШНЯКОВА

Первоначально монотипическое семейство Lophioneuridae Till. из верхнепермских отложений Австралии и близкое к нему, известное по двум видам семейство Cyrho-neuridae Сагр. из нижнепермских отложений Северной Америки, рассматривались в составе отряда Homoptera [Tillyard, 1921; Carpenter, 1932]. Позднее семейство Cyrho-neuridae было сведено к Lophioneuridae, и последнее вместе с монотипическим семейством Zogopsocidae Till. из верхней перми Австралии включалось в отряд Psocida (= Psocoptera) [Tillyard, 1935; Davis, 1942]. Единство этих семейств показано Е. Э. Беккер-Мигдисовой, также принимавшей Lophioneuridae (Lophioneuri-dae sensu Tillyard, 1935 + Zogopsocidae Till.) в качестве вымершего aberrантного семейства сеноедов, сближаемого по характеру жилкования крыльев с некоторыми продвинутыми группами отряда [Беккер-Мигдисова, 1961; Беккер-Мигдисова, Вишня-кова, 1962]. Генниг, также исходивший из особенностей жилкования крыльев, напротив, рассматривал семейства Lophioneuridae и Zogopsocidae как представителей боковой ветви ствола Psocoptera — Phthiraptera, считая их сходство с сеноедами конвергентным [Hennig, 1969].

Изучение хранящейся в Палеонтологическом институте АН СССР коллекции лофионеврид из разновозрастных отложений на территории СССР доставило новые факты к уточнению систематического положения семейства, принимаемого в предло-женном Е. Э. Беккер-Мигдисовой объеме и рассматриваемого в настоящее время в составе отряда Thripida (= Thysanoptera) в качестве единственного семейства архаичного вымершего подотряда Lophioneurina, который противопоставляется под-отряду Thripina (= Terebrantia + Tubulifera), включающему всех остальных пред-ставителей отряда [Жерихин, 1980].

Решающим для обособления лофионеврид от сеноедов и включения в отряд Thripida является установленное в настоящее время их синапоморфное сходство с трипсами по наличию короткого ротового конуса, образованного стилетообразными мандибулами и лациниями и удлинненной массивной нижней губой (рис. 37, 38, 45, 47, б, 48, а, б), редуцированного яйцеклада, утратившего наружные створки (рис. 37, 45, а, 46, б), и 2-члениковых лапок с присоской между коготками (рис. 48, а, в, г). В то же время лофионевриды отличаются от всех остальных трипсов слабо скошенной назад лицевой поверхностью головы, положением усиков, симметричным ротовым аппара-том, относительно широкими крыльями с полным, хотя и видоизмененным жилкова-нием, слабым развитием краевого опушения и заслуживают выделения в особый подотряд.

Наиболее архаичным по жилкованию крыльев, близким, по-видимому, к исходным для них формам можно считать род *Tshekardus* gen. nov. из верхов кунгурского яруса Урала, сохранившего плезиоморфные признаки, унаследованные от пермпсоциновых (Psocida: Pempopsocina): 2-ветвистый RS, поперечную m-cua, апикально делящийся CuA, широкие крылья и относительно крупные разчеры, но продвинутого по наличию впадающей в передний край SC, редукции ветвей M, сужению анальной области (хотя утрата 2A в данном случае, очевидно, аутапоморфна) и развитию краевого опушения, уже более длинного на заднем крае крыла (рис. 30).

Преобразование этого типа крыльев в подсемействе Zogopsocinae шло по пути сохранения опушения и поперечной m-cua, а в подсемействе Lophioneurinae — в направлении утраты опушения и базального смещения поперечной, превратившейся

в г + m-cua; при редукции основания CuA эта поперечная замещает его, вследствие чего жилкование ряда позднепермских родов подсемейства становится конвергентно сходным с некоторыми эфидоморфами (Homoptera). В обоих подсемействах параллельно развивается близкое к симметричному распределение жилок на крыловой пластинке (Zoropsocinae: некоторые виды рода *Zoropsocus* и Lophioneurinae: *Undensis* gen. nov., *Lophiocypha stanleyi* Till.), утрата 2A (соответственно *Tschekardus* и немногие виды рода *Zoropsocus* и монотипические рода *Cyphoneura* Capr., *Cyphoneurodes* B.-M., *Lophioneurodes* B.-M., *Karataocypha* gen. nov., *Undacypha* gen. nov. и *Austrocypha barretti* Till.) и иногда костализация крыла (соответственно монотипические рода *Mogsonus* gen. nov. и *Undensis*), а также сужение и укорочение крыльев. В сравнении с Zoropsocinae Lophioneurinae обнаруживают большую изменчивость формы и жилкования крыльев и более длительное существование — до середины позднего мела. Однако, вероятно, именно представители Zoropsocinae, близкие роду *Zoropsocus* Till., явились исходными для известных уже в поздней юре Phloeothripomorpha (= Terebrantia) [Шаров, 1972].

Обособление лофионеврид и отряда Thripida в целом от пермопсоциновых предков, трофически связанных с генеративными органами растений, было обусловлено дальнейшей специализацией питания — переходом к палинофагии, именно высасыванию содержимого пыльцевых зерен, и обитанием в репродуктивных органах растений, вероятно, служившим им также убежищем; это произошло, по-видимому, в конце каменноугольного периода. Становление лофионеврид сопровождалось превращением удлиненных ротовых органов пермопсоциновых, в том числе и слабо суженных мандибул, в своеобразный короткий симметричный колюще-сосущий ротовой аппарат из стилетообразных мандибул и лациний, поддерживаемых удлиненной массивной нижней губой. Одновременно уменьшились размеры насекомого, что обусловило укорочение и сужение крыльев за счет обеднения и перестройки жилкования в результате редукции, вплоть до исчезновения SC и анальных жилок, редукции M и изменения положения поперечной m-cua. Однако в сравнении с современными представителями отряда, характеризующимися развитием птилоптеригии и пассивным полетом (воздушный планктон), лофионевриды обладали, по-видимому, более активным полетом, развитым по типу невродиптеригии. Репродуктивно большинство лофионеврид, очевидно, было связано с растениями, откладывая яйца эндофитно с помощью редуцированного режущего яйцеклада (*Zoropsocus*, *Mogsonus*, *Jantardachus* gen. nov.), и лишь для некоторых с расширенными и мембранизованными вентральными створками яйцеклада можно предположить откладку яиц на субстрат (*Undacypha*) подобно современным сеноедам. Представление о тесной — трофической и репродуктивной — связи лофионеврид с растениями поддерживается также наличием у них мощной присоски между коготками лапок (*Jantardachus*).

Материалом для настоящей публикации послужили остатки 36 экземпляров лофионеврид, происходящие из 10 местонахождений на территории СССР.

1. Чекарда. Местонахождение остатков насекомых на левом берегу р. Сылвы по обе стороны от устья р. Чекарды. Суксунский р-н Пермской обл. Нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита [Мартынов, 1938; Родендорф, 1957]. Среди собранных в 1959—1961 гг. Палеоэнтомологической экспедицией ПИН 4908 остатков насекомых 2 принадлежат лофионевридам. Колл. ПИН № 1700.

2. Сояна. Одна из трех близко расположенных точек местонахождения — Летопала — на правом берегу р. Сояны, притока р. Кулой. Архангельская область. Верхняя пермь, казанский ярус, ивангорские слои [Мартынов, 1938; Родендорф, 1957]. Из найденных здесь 3738 остатков насекомых лофионевриды представлены 2 отпечатками. Колл. ПИН № 117.

3. Сурикова I. Левый берег р. Томи выше устья р. Суриковой, Кузнецкий р-н Кемеровской обл. Верхняя пермь, ильинская свита, казанково-маркинская подсвита. Из собранных в 1951 г. Палеонтологической экспедицией ПИН 670 остатков насекомых 11 принадлежит лофионевридам, большая часть которых описана Е. Э. Беккер-Мигдисовой [1961]. Колл. ПИН № 676.

4. Караунгир. Левый берег р. Караунгир (Восточный Казахстан, хр. Саур) в 400—500 м ниже устья ручья Майчат. Верхняя пермь, татарский ярус, акколканская свита. Из собранных здесь в 1965 и 1967 гг. 323 остатков насекомых 5 принадлежат лофионевридам. Колл. ПИН № 2495, 2781.

5. Новоспасское. Местонахождение остатков насекомых у д. Новоспасское

Мухор-сибирского р-на Бурятской АССР. Поздний лейас — доггер, ичетуйская свита [Скобло, 1968]. Среди собранных здесь около 3000 отпечатков насекомых 13 принадлежит лофионевридам. Колл. ПИН № 3000.

6. Могзон. Окрестности г. Могзон Читинской обл. Поздний лейас—доггер, зуннеметейская свита. Из 44 остатков насекомых один принадлежит лофионевридам. ПИН Колл. № 3084.

7. Уда. Верховья р. Уды между Улай-Майло и Ашей, Еравнинский р-н Бурятской АССР. Верхний доггер—нижняя часть мальма, удинская свита [Скобло, 1968; Расницын, 1975]. Из собранных здесь 1285 остатков насекомых один принадлежит лофионевридам. Колл. ПИН № 3053.

8. Каратау. Южная часть хр. Каратау у с. Михайловка, Чимкентская обл. Казахской ССР. Верхняя юра, карабаустаская свита [Мартынов, 1938; Геккер, 1948; Родендорф, 1957]. Из собранных здесь более чем 18 000 остатков насекомых 4 принадлежит лофионевридам. Колл. ПИН № 2066, 2904, 2997.

9. Унда. Правый берег р. Унды в 2 км выше с. Жидка, Читинская обл., Балейский р-н. Нижний мел (апт—альб?), балейская свита. Из 951 отпечатка насекомых 3 принадлежит лофионевридам. Колл. ПИН № 3031.

10. Янтардах. Правый берег р. Маймечи в 3 км выше ее устья, Хатангский р-н Таймырского автономного округа Красноярского края. Верхний мел (коньяк-сантон), хетская свита [Жерихин, 1978]. Из более чем 3000 остатков насекомых в янтарях (ретинитах) 3 принадлежат лофионевридам. Колл. ПИН № 3130, 3311.

Ниже описываются 19 новых видов лофионеврид, принадлежащих 2 устанавливаемым здесь подсемействам и 9 родам, из которых 7 (в большинстве монотипические) — новые для науки.

## ПОДОТРЯД LOPHIONEURINA TILLYARD, 1921

{nom. transl. Zherichin, 1980  
(ex Lophioneuridae Tillyard, 1921)}

**Д и а г н о з.** Головная капсула и ротовой аппарат симметричные. Усики расставленные, прикрепляются впереди между глазами. Ротовой конус не образует угла с лицевой поверхностью. Крылья гетерономные, расширенные, с основными продольными, частью ветвящимися жилками; краевое опушение крыльев слабое или не развито. Ноги стройные, тазики конические, сближенные, все лапки 2-члениковые. Брюшко из 10 сегментов, слабо склеротизованное; яйцеклад наружный, образован 2 парами створок, в покое не скрыт в вентральном желобке IX—X сегментов.

**С о с т а в.** Одно семейство.

**С р а в н е н и е.** Отличается от подотряда *Thripina*, включающего два вымерших и пять современных семейств, симметричным строением головы и ротового аппарата, положением усиков, широкими крыльями с богатым жилкованием и слабым краевым опушением.

**Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижняя пермь—верхний мел; Евразия, Сев. Америка, Австралия.

## СЕМЕЙСТВО LOPHIONEURIDAE TILLYARD, 1921

Lophioneuridae Tillyard, 1921 : 117; Cyphoneuridae Carpenter, 1932 : 122; Zoropso-cidae Tillyard, 1935 : 272.

**Т и п о в о й р о д** — *Lophioneura* Tillyard, 1921; верхняя пермь Австралии.

**Д и а г н о з.** Теменной и лобные швы имеются. Лицевая поверхность головы слабовыпуклая или слабоогнутая между клипеусом и верхней губой. Глаза с крупными фасетками. Три глазка сближены. Усики из 7—11 члеников, первый членик усиков утолщенный, остальные членики тонкие, удлиненные. Ротовой конус образован укороченной верхней губой, стилетообразными мандибулами и лациниями и утолщенной, слабо удлиненной нижней губой; нижнечелюстной щупик 4-члениковый. Передне-спинка сильно поперечная, средне- и задне-спинка явственно расчлененные. Крылья перепончатые, обычно ланцетовидные. Переднее крыло: SC редуцированная, впадает в передний край, реже отсутствует; R и M слиты в основании в общий ствол; RS и M 2-ветвистые, реже M — простая; Cu отходит от корня крыла, развилок узкий, длинный, m-cua или r + m-cua обычно имеются; анальная область узкая, 1A и 2A редуцированные, иногда 2A или обе анальные жилки отсутствуют. Заднее крыло:

SC имеется или отсутствует, RS всегда 2-ветвистый, M-вилочатая или простая, CuA и CuP, если имеется, простые, r + m-cua присутствует у некоторых Lophioneurinae. Бедрa и голени тонкие, трохантер отдален от бедра швом, претарз образован двумя простыми симметричными коготками и присоской. 8—10 сегменты брюшка обособлены друг от друга, образуют конусовидный конец брюшка. Яйцеклад образован изогнутыми вверх дорсальными и вентральными створками.

**С о с т а в.** Подсемейства Zoropsocinae с 4 родами и Lophioneurinae с 10 родами и один род неопределенного подсемейственного положения.

**З а м е ч а н и я.** Монотипические рода *Vitriala* В.-М. (? верхняя пермь Кузнецкого бассейна, о возрасте отложений см. Пономаренко, 1969) и *Psococicadellopsis* В.-М. (нижний лейас Средней Азии, о возрасте отложений см. Мартынова, 1948), известные по единственным фрагментарным отпечаткам передних крыльев с аберрантным жилкованием, здесь не рассматриваются. Монотипический род *Sinopsocus* Lin Qibin, известный по единственному отпечатку переднего крыла из (?) среднеюрских отложений провинции Жэхе [Lin Qibin, 1976], по устному свидетельству Е. Э. Беккер-Мигдисовой, вероятно, принадлежит семейству Protopsilidiidae (Homoptera). Положение в семействе монотипического рода *Surijokocypha* В.-М. неясно из-за отсутствия проксимальной части крыла.

#### О п р е д е л и т е л ь н а я т а б л и ц а п о д с е м е й с т в

1. Общий ствол R+M короткий, поперечная расположена между M и CuA (m-cua) или M и CuA соединяются в одной точке или срastaются на некотором протяжении; жилки опушенные. . . . . Zoropsocinae.
- Общий ствол R+M более длинный, поперечная между ним и CuA. (r+m-cua); иногда основание CuA не развито и поперечная кажется основанием CuA; жилки не опушенные. . . . . Lophioneurinae.

#### П О Д С Е М Е Й С Т В О ZOROPSOCINAE TILLYARD, 1935

[nom. transl. Vishniakova, hic  
(ex Zoropsocidae Tillyard, 1935)]

**Д и а г н о з.** m-cua имеется или M и CuA соединяются в одной точке или срastaются на некотором протяжении; 2A обычно развита, иногда отсутствует; жилки и край переднего крыла опушенные; M задних крыльев вилочатая; вентральные створки яйцеклада узкие.

**С о с т а в.** Четыре рода, из них три описываются как новые.

**Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижняя пермь Урала, верхняя пермь Кузнецкого бассейна и Австралии, средняя (?) юра Забайкалья, верхняя юра Казахстана.

#### О п р е д е л и т е л ь н а я т а б л и ц а р о д о в

1. m+cua имеется или M и CuA соединяются в одной точке; длина переднего крыла в 2,5—3 раза превышает ширину. . . . . 2.
- M и CuA срastaются на некотором протяжении; переднее крыло значительно уже . . . . . *Zoropsocoides* gen. nov.
2. CuA апикально с развилком; только 1A. . . . . *Tschekardus* gen. nov.
- CuA простой, 2A рудиментарная, если отсутствует, то m-cua перпендикулярна к заднему краю крыла . . . . . 3.
3. SC не достигает середины переднего края, m-cua перпендикулярна к заднему краю крыла или скошена вперед, или M и CuA соединены в одной точке; ствол M задних крыльев длиннее его развилка . . . . . *Zoropsocus* Till.
- SC длиннее половины переднего крыла; m-cua скошена назад; ствол M задних крыльев короче его развилка . . . . . *Mogsonus* gen. nov.

#### Р о д *Tschekardus* Vishniakova, gen. nov.

Р о д н а з в а н п о м е с т о н а х о ж д е н и ю Ч е к а р д а.

Т и п о в о й в и д — *T. hispidus* sp. nov.; нижняя пермь, Урал.

**Д и а г н о з.** Глаза небольшие, переднеспинка не уже основания головы. Переднее крыло ланцетовидной формы, торнальный угол явственный, SC составляет около  $1/3$  длины крыла, R + M вдвое короче R, R ветвится на уровне вершины SC, 1R достигает  $2/3$  длины крыла; развилка RS узкий, длинный; R<sub>4+5</sub> впадает в передний край



перед вершиной; М длинная, ветвится одновременно с RS; Cu рано дихотомизирует; CuA с коротким развилком. CuP значительно короче CuA; 1A имеется, 2A отсутствует; поперечная m-cua близ основания М; R, RS, М и CuA<sub>1</sub> несут редкие волоски, CuA до развилка с длинными регулярными щетинками; опушение заднего края крыла более густое и длинное, чем переднего и наружного. Задние крылья достигают  $\frac{2}{3}$  длины передних, RS и М вильчатые, развилка RS короче развилка М, CuA простой.

С о с т а в. Типовой вид.

*Tschekardus hispidus* Vishniakova, sp. nov.

Рис. 30, табл. XI, фиг. 1

На з в а н и е от *hispidus* (лат.) — щетинистоволосистый.

Г о л о т и п — ПИН № 1700/1625; Чекарда, нижняя пермь, кунгурский ярус.

О п и с а н и е. Голова сзади слабо выямчатая, глаза выступающие. Ширина переднеспинки втрое превышает ее длину. Прескутум среднегруди (psct<sub>2</sub>) крупный, клиновидный. Переднее крыло: отношение длины к ширине 2,5 : 1, торнальный угол широко округленный. SC прямая, составляет 0,3 длины крыла. IR почти прямой, достигает 0,6 длины крыла. RS в основании изогнутый, развилка составляет  $\frac{1}{2}$  его длины. М почти прямая, развилка составляет более  $\frac{1}{3}$  ее длины, заметно шире развилка RS. Cu делится немного проксимальнее основания М, CuA<sub>1</sub> апикально круто изогнут назад, впадает в задний край на уровне развилка М, длина развилка CuA вдвое превышает его ширину; CuP в 2,5 раза короче CuA, впадает в задний край на уровне деления R. 1A короткая, субпараллельна CuP, впадает в задний край на уровне вершины SC, m-cua длинная, перпендикулярна к заднему краю крыла или слабо скошена вперед. Брюшко значительно короче крыльев.

Р а з м е р ы, мм: длина переднего крыла 3,8—4,2, ширина 1,5—1,7, вероятная длина заднего крыла 3, длина тела 2,5.

М а т е р и а л. Кроме голотипа из того же местонахождения, экз. ПИН № 1700/4300.

**Род *Zoropsocus* Tillyard, 1935**

*Zoropsocus* Tillyard, 1935 : 273

Типовой вид — *Z. delicatulus* Tillyard, 1935; верхняя пермь Австралии.

Д и а г н о з. Усики не менее чем из 11 члеников. Глаза крупные, клипеус длиннее верхней губы; вершинный членик нижнечелюстного щупика не длиннее предыдущих, тонкий. Ширина переднеспинки втрое превышает ее длину. Костальный край переднего крыла слабо выпуклый, задний — слабоогнутый, вершина округленная, редко — суженная; SC составляет не более  $\frac{2}{5}$  длины крыла; R + М равен R. R дихотомизирует проксимальнее вершины SC, IR оканчивается на середине переднего края или дистальнее, развилка RS обычно длиннее развилка М, редко — короче него. R<sub>4+5</sub> оканчивается перед вершиной крыла, развилка Cu длинный, узкий, редко — короткий, CuP короче CuA; m-cua имеется, или М соединена с CuA в одной точке, 2A рудиментарная или отсутствует; жилки и край крыла опушенные. R и М задних крыльев в основании слиты, RS и М вильчатые. Членики лапки равной длины. Вентральные створки яйцекада узкие.

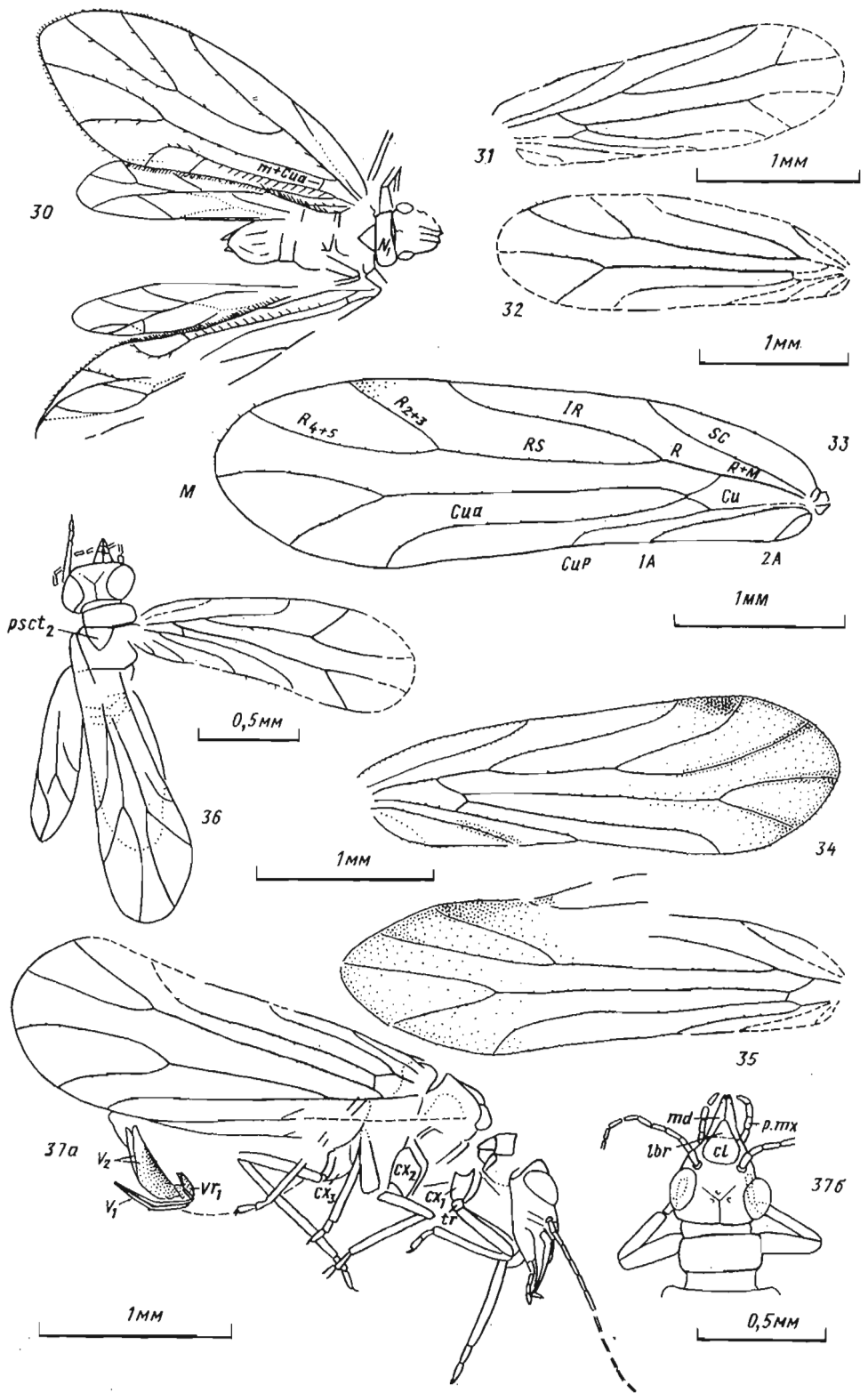
С о с т а в. 16 видов, из них 10 описываются как новые.

З а м е ч а н и я. Изучение типовых экземпляров *Z. tomiensis* В.-М. (ПИН № 676/63), *Z. longipennis* В.-М. (ПИН 676/300) и *Z. karpenkoae* В.-М. (ПИН № 676/124) показало наличие у них рудиментарной 2A.

Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Верхняя пермь Австралии и Кузнецкого бассейна, средняя юра Забайкалья, верхняя юра Казахстана.

**О п р е д е л и т е л ь н а я т а б л и ц а в и д о в**

1. RS передних крыльев дихотомизирует дистальнее М . . . . . *Z. anomalus* sp. nov.
- RS передних крыльев дихотомизирует проксимальнее М . . . . . 2.
2. IR передних крыльев оканчивается на переднем крае проксимальнее развилка RS . . 3.
- IR передних крыльев оканчивается на переднем крае крыла на уровне развилка RS или дистальнее . . . . . 10.



Р и с. 30—37. 30. *Tschekardus hispidus* sp. nov.; голотип ПИН № 1700/1625, Чекарда, нижняя пермь. 31. *Zoropsocus anomalus* sp. nov.; голотип ПИН № 676/379, Сурикова I, верхняя пермь. 32. *Z. karaungirensis* sp. nov.; голотип ПИН № 2495/119, Караунгир, верхняя пермь. 33. *Z. magnus* sp. nov.; голотип ПИН № 2495/117, Караунгир, верхняя пермь. 34. *Z. pilosus* sp. nov.; голотип ПИН № 2495/118, Караунгир, верхняя пермь. 35. *Z. acuminatus* sp. nov.; голотип ПИН № 2781/8, Караунгир, верхняя пермь. 36. *Z. parvulus* sp. nov.; голотип ПИН

3. CuA передних крыльев оканчивается значительно проксимальнее вершины IR, сильно опушенный . . . . . *Z. affinis* sp. nov.  
 — CuA передних крыльев оканчивается на уровне IR, или дистальнее, его опушение менее густое или отсутствует . . . . . 4.
4. CuA передних крыльев оканчивается на уровне IR, отношение длины переднего крыла к ширине 2,5 : 1 . . . . . 5.  
 — CuA передних крыльев оканчивается дистальнее IR, отношение длины переднего крыла к ширине 3 : 1 . . . . . 6.
5. IR длиннее R + M и R вместе взятых, длина крыла 3 мм . . . . . *Z. latus* sp. nov.  
 — IR равен R + M и R вместе взятым, длина крыла 2 мм . . . . . *Z. karataviensis* sp. nov.
- 6(4). IR достигает середины переднего края, короткий, изогнутый, длина переднего крыла меньше 2 мм . . . . . 7.  
 — IR оканчивается дистальнее середины переднего края, длинный; длина переднего крыла не меньше 2 мм . . . . . 8.
7. IR S-образно изогнутый, CuP не более  $\frac{1}{2}$  CuA . . . . .  
 — IR изогнут апикально, CuP длиннее  $\frac{1}{2}$  CuA . . . . . (*Z. stanleyi* Davis, верхняя пермь Австралии).  
 — IR изогнут апикально, CuP длиннее  $\frac{1}{2}$  CuA . . . . . *Z. parvulus* sp. nov.
- 8(6). SC составляет  $\frac{1}{5}$  длины крыла, R ветвится в базальной  $\frac{1}{6}$  части крыла . . . . . *Z. karaungirensis* sp. nov.  
 — SC составляет около  $\frac{1}{3}$  длины крыла, R — ветвится дистальнее . . . . . 9.
9. IR слабо S-образный, m-cua короткая, длина крыла 3,5 мм . . . . .  
 — IR прямой, m-cua длинная, длина переднего крыла 2,1 мм . . . . . *Z. magnus* sp. nov.  
 — IR прямой, m-cua длинная, длина переднего крыла 2,1 мм . . . . . (*Z. sibiricus* В.-М., верхняя пермь Кузнецкого бассейна).
- 10(2). IR оканчивается на уровне ветвления RS . . . . . 11.  
 — IR оканчивается дистальнее развилка RS . . . . . 13.
11. M и CuA соединяются в одной точке, передний край костального поля сильно выпуклый, мембрана крыла поперечно-морщинистая . . . . .  
 — m-cua имеется, передний край костального поля прямой, мембрана без поперечной морщинистости, темное пятно в области между вершиной IR и R<sub>2+3</sub> . . . . . (*Z. longipennis* В.-М., верхняя пермь Кузнецкого бассейна). . . . . 12.
12. Основание CuA угловато изогнуто, короткое, CuP более чем втрое короче CuA. 2A не развита . . . . . (*Z. delicatulus* Till., верхняя пермь Австралии).  
 — Основание CuA до m-cua прямое, длинное, CuP равно  $\frac{1}{2}$  CuA, 2A имеется . . . . . (*Z. karpenkoae* В.-М., верхняя пермь Кузнецкого бассейна).
- 13(10). IR и CuA оканчиваются на одном уровне, m-cua перпендикулярна к заднему краю крыла . . . . . (*Z. tomiensis* В.-М., верхняя пермь Кузнецкого бассейна).  
 — IR оканчивается проксимальнее CuA, m-cua скошена вперед . . . . . 14.
14. Вершина крыла широко округлена, крыло без рисунка, CuP длиннее  $\frac{1}{2}$  CuA . . . . .  
 — Крыло с рисунком, апикально суженное, CuP короче  $\frac{1}{2}$  CuA . . . . . *Z. itschetuensis* sp. nov. . . . . 15.
15. Развилка RS вдвое длиннее развилка M, SC составляет более  $\frac{1}{3}$  длины крыла, опушение жилки и края крыла густое . . . . . *Z. pilosus* sp. nov.  
 — Развилка RS менее длинный, SC составляет около  $\frac{1}{5}$  длины крыла, опушение редкое . . . . . *Z. acuminatus* sp. nov.

*Zoropsocus anomalus* Vishniakova, sp. nov.

Рис. 31

Название от *anomalus* (лат.) — неправильный.

Голотип — ПИН № 676/379; Сурикова I (Кузнецкий бассейн), верхняя пермь, казанково-маркинская подсвита ильинской свиты.

Описание. Переднее крыло: передний край до вершины SC слабо выпуклый, далее — прямой. SC составляет 0,4 вероятной длины крыла, слабо изогнута к переднему краю. R дихотомирует на уровне вершины SC. IR немного длиннее R + M и R вместе взятых, достигает 0,8 вероятной длины крыла, слабо сигмоидально изогнутый. RS почти прямой, ветвится немного дистальнее вершины IR и развилка M. M в основании изогнутая, дистальнее m-cua до развилка — прямая, ветвится проксимальнее

№ 3053/409, Уда, средняя или верхняя юра. 37. *Z. itschetuensis* sp. nov.: а — голотип ПИН № 3000/2949; б — экз. ПИН № 3000/901; Новоспасское, ? средняя юра.

Условные обозначения. Крылья: SC, R + M, R, RS, R<sub>2+3</sub>, R<sub>4+5</sub>, M, Cu, CuA, CuP, IA, 2A — продольные жилки, m-cua — поперечная жилка. Прочие обозначения: cl — клипеус, lbg — верхняя губа, md — мандибулы, р. пх — нижнечелюстной щупик, N<sub>1</sub> — переднеспинка, psct<sub>2</sub> — прескутум, сх<sub>1,2,3</sub> — тазики, tr — трохантер, v<sub>1,2</sub> — створки яйцеклада, vr<sub>1</sub> — яйцекладная пластинка

вершины IR. Cu делится немного дистальнее основания M, развилки узкой, длинной, CuA и CuP субпараллельные, CuP составил более  $1/2$  длины CuA, m-cua короткая, слабо скошена вперед. IA сближена с CuP и субпараллельна ему. 2A впадает в задний край на уровне ветвления R + M. Край крыла и жилки, кроме CuP и 2A, со следами опушения (сохраняются теки волосков).

Размеры, мм: длина отпечатка 1,9, вероятная длина крыла 2,2, вероятная ширина 0,7.

Материал. Голотип.

*Zoropsocus karaungirensis* Vishniakova, sp. nov.

Рис. 32

Вид назван по местонахождению Караунгир.

Голотип — ПИН № 2495/119, Караунгир, верхняя пермь, татарский ярус, акколканская свита.

Описание. SC составляет 0,2 вероятной длины переднего крыла, R делится немного проксимальнее вершины SC. IR значительно длиннее R + M и R вместе взятых, достигает 0,6 длины крыла, слабо сигмоидально изогнутый; впадает в передний край, вероятно, немного проксимальнее развилка RS; RS до развилка прямой; M, по-видимому, отходит близ корня крыла, до развилка — прямая, развилки M короче и шире развилка RS; CuA слабо сигмоидально изогнутый, m-cua короткая, перпендикулярна к заднему краю крыла. Опушение жилок умеренно густое.

Размеры, мм: длина отпечатка 1,9, вероятная длина крыла 2,3, вероятная ширина 0,8.

Материал. Голотип.

*Zoropsocus magnus* Vishniakova, sp. nov.

Рис. 33, табл. XI, фиг. 2

Название от magnus (лат.) — большой.

Голотип — ПИН № 2495/117; Караунгир, верхняя пермь, татарский ярус, акколканская свита.

Описание. Переднее крыло ланцетовидной формы, отношение длины к ширине 3,1 : 1, мембрана тонкая, жилки, кроме CuP, толстые. SC составляет 0,3 длины крыла, дистально слабо равномерно изогнута к переднему краю. R дихотомирует немного проксимальнее вершины SC. IR значительно длиннее R + M и R вместе взятых, слабо сигмоидально изогнутый, достигает 0,6 длины крыла; RS до развилка почти прямой, ветвится немного дистальнее вершины IR; M в основании сильно изогнута, дистально m-cua — прямая, ветвится дистальнее развилка RS. Cu ветвится немного дистальнее основания M. m-cua очень короткая. CuA сигмоидально изогнутый, впадает в задний край на уровне деления M; CuP более чем вдвое короче CuA, субпараллелен и сближен с CuA. Анальная область длинная, узкая, IA впадает в задний край на уровне вершины SC, 2A явственная, короткая. Опушение жилок и края крыла редкое.

Размеры, мм: длина переднего крыла 3,5, ширина 1,1.

Материал. Голотип.

*Zoropsocus pilosus* Vishniakova, sp. nov.

Рис. 34, табл. XI, фиг. 3

Название от pilosus (лат.) — волосатый.

Голотип — ПИН № 2495/118; Караунгир, верхняя пермь, татарский ярус, акколканская свита.

Описание. Переднее крыло ланцетовидной формы, отношение его длины к ширине 3,1 : 1. SC составляет 0,4 длины крыла, дистально слабо равномерно изогнута к переднему краю, R дихотомирует проксимальнее вершины SC. IR сигмоидально изогнутый, значительно длиннее R + M и R вместе взятых, достигает 0,7 длины крыла. RS до развилка почти прямой, ветвится значительно проксимальнее вершины IR, развилка RS длиннее его основания,  $R_{2+3}$  сильно изогнута преапикально; M до m-cua дуговидно изогнута, далее до развилка — прямая, развилка M почти вдвое короче развилка RS. m-cua короткая, скошена вперед, Cu дихотомирует немного

проксимальнее *m-cua*, развилок длинный, узкий. *CuA* угловато изогнут в основании, далее — прямой, апикально слабо изогнут к заднему краю, впадает в задний край на уровне ветвления *M*; *CuP* прямой, вдвое короче *CuA*; *1A* прямая, впадает в задний край на уровне вершины *SC*; *2A* рудиментарная. Между вершиной *IR* и *R*<sub>2+3</sub> темное пятно, ветви *R* и *M* окаймлены темным. Жилки, кроме *2A*, и край крыла густо опушенные.

Размеры, мм: длина переднего крыла 2,8, ширина 0,9.

Материал. Голотип.

*Zoropsocus acuminatus* Vishniakova, sp. nov.

Рис. 35 табл. XI, фиг. 4

Название от *acuminatus* (лат.) — заостренный.

Голотип — ПИН № 2781/8 (10); Караунгир, верхняя пермь, татарский ярус, акколканская свита.

Описание. Переднее крыло ланцетовидной формы, вероятное отношение его длины к ширине 3,1 : 1. *SC* составляет 0,2 длины крыла; *R* дихотомирует значительно проксимальнее вершины *SC*, *IR* значительно длиннее *R* + *M* и *R* вместе взятых, достигает 0,6 длины крыла, слабо сигмоидально изогнутый; *RS* до развилка прямой, ветвится немного проксимальнее вершины *IR*, развилок узкий, значительно короче основания *RS* до развилка, *M* базально дуговидно изогнута, дистальнее *m-cua* — прямая, ветвится дистальнее развилка *RS*, *M*<sub>1+2</sub> достигает вершины крыла, *m-cua* короткая, скошена вперед. *CuA* впадает в задний край на уровне ветвления *M*, преапикально сильно дуговидно изогнут назад. *CuP* более чем вдвое короче *CuA*. Между вершиной *IR* и *R*<sub>2+3</sub> — темное пятно, вершина крыла затемненная, ветви *RS* и *M* окаймлены темным. Жилки и край крыла умеренно опушенные.

Размеры, мм: длина отпечатка переднего крыла 3,0—3,2, ширина 0,9—1,1.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения экз. ПИН № 2781/138.

*Zoropsocus parvulus* Vishniakova, sp. nov.

Рис. 36

Название от *parvulus* (лат.) — небольшой.

Голотип — ПИН № 3053/409; Уда, верхи средней—низы верхней юры, удинская свита.

Описание. Голова с глазами шире переднеспинки, глаза очень крупные, члеников усиков не менее 7, ротовой конус выступающий, переднеспинка прямоугловая, ее ширина в 2,4 раза превышает длину; прескутум (*psct*<sub>2</sub>) среднегруди крупный, 3-угольный. *SC* составляет 0,25 вероятной длины переднего крыла; *R* ветвится на уровне вершины *SC*, *IR* достигает 0,5 вероятной длины крыла, апикально изогнут к заднему краю. *RS* ветвится дистальнее вершины *IR*, на середине своей длины; *M* проксимально слабо изогнутая, дихотомирует дистальнее *RS*, развилок *M* уже развилка *RS*; *m-cua* слабо скошена вперед; *Cu* делится проксимальнее основания *M*, развилок длинный, узкий; *CuA* впадает в задний край почти на уровне деления *RS*, *CuP* составляет более половины длины *CuA*, апикально изогнут назад; *1A* впадает в задний край проксимальнее основания *RS*, *2A* — на уровне ветвления *Cu*. Заднее крыло почти вдвое короче переднего, развилок *M* широкий. Брюшко значительно короче крыльев.

Размеры, мм: вероятная длина переднего крыла 1,4, ширина 0,5, длина заднего крыла 1 мм, длина тела 1,9, ширина головы с глазами 0,4 мм.

Материал. Голотип.

*Zoropsocus itscheluensis* Vishniakova, sp. nov.

Рис. 37, табл. XI, фиг. 5

Название от ичетуйской свиты.

Голотип — ПИН № 3000/2949; Новоспасское, поздний лейас—доггер, ичетуйская свита.

**Описание.** Лицевая поверхность головы слабо выпуклая, усики не менее чем из 11 члеников, базальный — слабо утолщен; глаза крупные, выступающие; клипеус немного длиннее верхней губы, верхняя губа 3-угольная, вдвое короче ротового конуса, мандибулярные стилеты сильно склеротизованные; нижнечелюстной щупик немного длиннее ротового конуса, членики равной длины. Переднеспинка прямоугольная, ее ширина в 2,5 раза превышает длину. Вершина переднего крыла широко округленная, задний край прямой; отношение длины к ширине 3,1 : 1; SC составляет 0,3 длины крыла; R ветвится немного проксимальнее вершины SC. IR значительно длиннее R + M и R вместе взятых, достигает 0,7 длины крыла, апикально слабо изогнут к переднему краю; RS до развилка прямой, ветвится значительно проксимальнее вершины IR, ветви развилка RS слабо изогнутые к переднему краю; M ветвится дистальнее RS, до развилка — прямая, развилка M уже развилка RS; m-cua длинная, скошена вперед, Cu ветвится на уровне основания M, развилка узкий, длинный, CuA субпараллелен M, апикально, вероятно, сильно изогнут назад; CuP вдвое короче CuA, IA впадает в задний край на уровне основания RS. 2A рудиментарная. Тазики небольшие, задние голени в 1,5 раза длиннее бедер; членики лапок почти равной длины. Яйцеклад составляет 0,2 длины тела, дорсальные створки прямые, базально расширенные, мембранизованные, апикально суженные, вентральные, стилетообразные, изогнутые.

**Размеры,** мм: длина отпечатка 3,2, длина переднего крыла 2,5, ширина — 0,8, длина тела 2,5.

**Материал.** Кроме голотипа из того же местонахождения 12 экз.: ПИН № 3000/895-906.

*Zoropsocus karataviensis* Vishniakova, sp. nov.

Рис. 38, табл. XI, фиг. 6

**Название** от хр. Каратау.

**Голотип** — ПИН № 2066/3810 (3812); Каратау (Михайловка), верхняя юра, карабастауская свита.

**Описание.** Усики не менее чем из 10 удлинённых члеников, клипеальная область в 1,5 раза длиннее верхней губы, верхняя губа 3-угольная; мандибулы стилетообразные, далеко выступающие, нижнечелюстной щупик значительно длиннее мандибул, ? нижняя губа едва короче мандибул. Прескутум и скутум средне-спинки (sct<sub>2</sub>, sct<sub>12</sub>) выпуклые. Передний край крыла равномерно слабо выпуклый, задний — почти прямой, отношение длины к ширине 2,5 : 1; вершина широко округленная; R ветвится на расстоянии  $\frac{1}{3}$  длины крыла от его основания; IR сигмоидально изогнутый, равен R + M и R вместе взятым, достигает 0,6 длины крыла; RS дихотомизирует дистальнее вершины IR, развилка RS немного короче его основания. M ветвится дистальнее RS; развилки M и RS равной ширины; m-cua длинная, перпендикулярна к заднему краю крыла; Cu делится проксимальнее основания M, развилка длинный, узкий; CuA впадает в задний край на уровне вершины IR, CuP более  $\frac{1}{2}$  длины CuA, впадает в задний край значительно дистальнее основания RS; IA сблизена с CuP, длинная. RS задних крыльев делится дистальнее M, развилка RS шире развилка M. Задние голени немного длиннее бедер, членики лапок равной длины.

**Размеры,** мм: длина отпечатка 2,5, длина переднего крыла 2, ширина 0,8, вероятная длина заднего крыла 1,7, ширина 0,6, длина головы 0,6.

**Материал.** Голотип.

*Zoropsocus affinis* Vishniakova, sp. nov.

Рис. 39, табл. XI, фиг. 7

**Название** от affinis (лат.) — сходный.

**Голотип** — ПИН № 2066/3649; Каратау (Михайловка), верхняя юра, карабастуская свита.

**Описание.** Передний край крыла равномерно умеренно выпуклый, задний — слабоогнутый у вершины CuP, вершина широко округленная. Отношение длины к ширине 2,5 : 1. SC составляет около 0,4 длины крыла; R ветвится значительно проксимальнее вершины SC, IR значительно длиннее R + M и R вместе взятых, слабоизогнутый, RS дихотомизирует дистальнее вершины IR, развилка немного короче

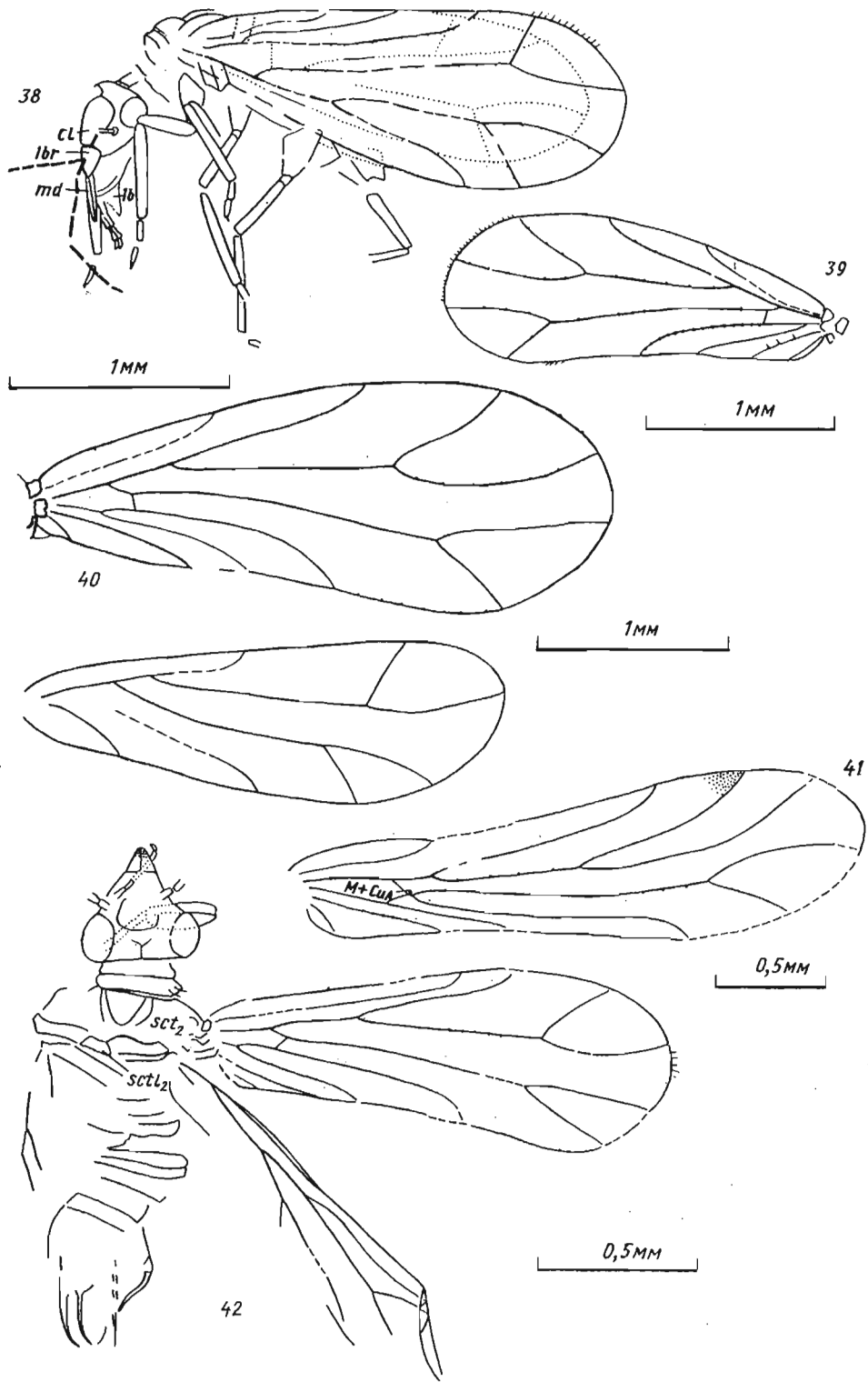


Рис. 38—42. 38. *Zoropsocus karataviensis* sp. nov.; голотип ПИН № 2066/3812, Каратау, верхняя юра. 39. *Z. affinis* sp. nov.; голотип ПИН № 2066/3649, Каратау, верхняя юра. 40. *Z. latus* sp. nov.; голотип ПИН № 2904/1759, фрагмент, Каратау, верхняя юра. 41. *Zoropsocoides longipennis* sp. nov.; голотип ПИН № 676/507, Сурикова 1, верхняя пермь. 42. *Mogsonus cerasius* sp. nov.; голотип ПИН № 3084/5, Могзон, нижняя-средняя юра.

Условные обозначения: lb — нижняя губа, m+cuA — анастомоз М и CuA, sct<sub>2</sub> — скutum, sctl<sub>2</sub> — скутеллум

основания RS; M длинная, ветвится дистальнее RS; развилки RS и M равной ширины, m-cua длинная, перпендикулярна к заднему краю крыла; Cu делится близ корня крыла, развилоч узкий, CuA дистально дуговидно изогнут, впадает в середину заднего края, CuP — прямой, оканчивается на уровне вершины SC, 1A прямая, 2A дуговидная, впадает в задний край на уровне деления R + M. Опушение CuA регулярное, густое, остальных жилок — редкое.

Р а з м е р ы, мм: длина переднего крыла 2, ширина 0,8.

М а т е р и а л. Голотип.

*Zoropsocus latus* Vishniakova, sp. nov.

Рис. 40, табл. XI, фиг. 8

Н а з в а н и е от *latus* (лат.) — широкий.

Г о л о т и п — ПИН № 2904/1759; Каратау (Михайловка), верхняя юра, карабастауская свита.

О п и с а н и е. Форма переднего крыла сходна с *Z. karataviensis*. Отношение длины к ширине 2,5 : 1; SC составляет 0,3 длины крыла; R делится проксимальнее вершины SC; IR значительно длиннее R + M и R вместе взятых, достигает почти 0,6 длины крыла, апикально слабо изогнут к переднему краю; RS прямой, ветвится дистальнее вершины IR, развилоч немного короче основания RS; M проксимально сигмоидально изогнутая, ветвится значительно дистальнее RS, развилоч M шире развилка RS; m-cua длинная, слабо скошена вперед; Cu ветвится на уровне основания M, развилоч узкий; CuA дистально сильно изогнута назад, впадает в задний край на уровне вершины IR; CuP составляет  $\frac{2}{3}$  CuA; 1A слабо равномерно выпуклая, впадает в задний край на уровне вершины SC; 2A явственная. Заднее крыло: SC отсутствует, IR короче R + M и R вместе взятых, достигает почти 0,5 длины крыла, RS длинный, прямой, ветвится в дистальной четверти крыла, развилоч широкий, R<sub>4+5</sub> достигает вершины крыла; M до развилка прямая, ветвится проксимальнее развилка RS, развилоч узкий; CuA впадает в задний край немного дистальнее вершины IR; CuP дуговидный, короткий.

Р а з м е р ы, мм: длина переднего крыла 3,0, ширина 1,2, длина заднего крыла 2,4, ширина 0,8.

М а т е р и а л. Голотип.

**Под *Zoropsocoides* Vishniakova, gen. nov.**

Н а з в а н и е происходит от *Zoropsocus* Till.

Т и п о в о й в и д — *S. longipennis* Vishniakova, sp. nov., верхняя пермь, Кузнецкий бассейн.

Д и а г н о з. Переднее крыло узкое, длинное, дистально симметрично расширенное, мембрана тонкая, морщинистая, SC короткая, R + M вдвое длиннее R, R ветвится на уровне вершины SC, IR длинный, оканчивается дистальнее середины переднего края, развилоч RS вдвое длиннее развилка M. CuA слита с M на некотором протяжении, CuP значительно короче CuA, 1A и 2A имеются. Опушение жилок редкое, край не опушен.

С о с т а в. Типовой вид.

Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Верхняя пермь Кузнецкого бассейна.

*Zoropsocoides longipennis* Vishniakova, sp. nov.

Рис. 41

Н а з в а н и е от *longus* (лат.) — длинный и *reppa* (лат.) — крыло.

Г о л о т и п — ПИН № 676/507 (512); Сурикова I, верхняя пермь, казанково-маркинская подсвита ильинской свиты.

О п и с а н и е. Отношение длины переднего крыла к ширине 3,5 : 1. SC дистально широко равномерно изогнута к переднему краю, составляет 0,25 длины крыла. IR почти вдвое длиннее R + M и R вместе взятых, достигает 0,6 длины крыла. Развилоч RS значительно длиннее его базального отрезка, обе ветви RS изогнуты к переднему краю. M отходит от R + M немного проксимальнее вершины SC, M



в основании сильно изогнутая; базальные отрезки  $M$  и  $CuA$  до слияния равной длины,  $M$  дистальнее слияния до ветвления длинная, прямая, развилка  $M$  в 1,5 раза шире развилка  $RS$ .  $R + M$  и  $Cu$  до ветвления равной длины;  $CuA$  длинный, апикально изогнут назад, впадает в задний край дистальнее вершины  $IR$ ;  $m + cua$  короткая;  $CuP$  более чем вдвое короче  $CuA$ ;  $1A$  субпараллельна  $CuP$ , впадает в задний край немного дистальнее ветвления  $R$ .  $2A$  короткая, дуговидная. Между вершиной  $IR$  и  $R_{2+3}$  темное пятно. Опушение  $1A$  более густое чем остальных жилок.

Размеры, мм: длина переднего крыла 2,5, ширина 0,7.

Материал. Голотип.

### Род *Mogsonus* Vishniakova, gen. nov.

Род назван по местонахождению Могзон.

Типовой вид — *M. cerasius* Vishniakova, sp. nov., Могзон, нижняя—средняя юра.

Диагноз. Ширина головы с глазами немного превышает длину. Передне-спинка уже головы, сильно поперечная. Тергит среднегруди явственно расчлененный. Переднее крыло шпательвидной формы, передний край почти прямой, задний — слабовыямчатый у вершины  $CuP$ , вершина широко округлена.  $SC$  длинная, оканчивается дистальнее середины переднего края,  $R + M$  короче  $R$  до развилка;  $IR$  равен по длине  $R + M$  и  $R$  вместе взятым,  $RS$  и  $M$  вильчатые,  $m-cua$  скошена назад;  $Cu$  рано дихотомизирует.  $1A$  и  $2A$  имеются. Задние крылья немного короче передних, узкие,  $M$  рано дихотомизирует.

Состав. Типовой вид.

Геологическое и географическое распространение. Нижняя — средняя юра Западного Забайкалья.

### *Mogsonus cerasius* Vishniakova, sp. nov.

Рис. 42, табл. XII, фиг. 1

Название по месту находки (участок «Вишневый») — *cerasius* (лат.) — вишневый.

Голотип — ПИН № 3084/5; Могзон, нижняя-средняя юра, зуннетейская свита.

Описание. Задний край головы прямой, глаза крупные, выпуклые, клипеальная область, по-видимому, удлинённая. Ширина переднеспинки вчетверо превышает длину. Среднегрудь значительно шире головы, прескутум 3-угольный, крупный, скутеллум трапециевидный, небольшой. Отношение длины переднего крыла к ширине около 2,6 : 1.  $SC$  составляет около 0,5 длины крыла, субпараллельна переднему краю, костальное поле узкое.  $IR$  равен по длине  $R + M$  и  $R$  вместе взятым, достигает 0,6 длины крыла, слабо S-образно изогнутый;  $RS$  до развилка прямой, дихотомизирует дистальнее вершины  $IR$ , развилка широкий:  $M$  в основании изогнута, ветвится почти одновременно с  $RS$ , развилка узкий;  $m-cua$  длинная;  $CuA$  апикально изогнут назад, впадает в задний край на уровне вершины  $IR$ ;  $CuP$  почти вдвое короче  $CuA$ , впадает в задний край немного дистальнее ветвления  $R$ ;  $1A$  прямая, параллельна  $CuP$ ;  $2A$  короткая. Заднее крыло:  $IR$  немного короче  $R + M$  и  $R$  вместе взятых, оканчивается близ  $R_{2+3}$ ;  $RS$  ветвится на середине своей длины, до развилка прямой;  $M$  дихотомизирует немного проксимальнее  $R$ ;  $M_{1+2}$  вдвое длиннее основания  $M$ , впадает в вершину заднего края на уровне ветвления  $RS$ ;  $Cu$  отходит от корня крыла. Яйцеклад составляет 0,14 длины тела, обе пары створок апикально заострены.

Размеры, мм: длина отпечатка 1,5, длина переднего крыла 1,5, ширина 0,6. Длина заднего крыла 1,3, ширина 0,4.

Материал. Голотип.

### ПОДСЕМЕЙСТВО LOPHIONEURINAE TILLYARD, 1921

[nom. transl. Vishniakova, hic  
(ex Lophioneuridae Tillyard, 1921)]

Диагноз.  $g + m-cua$  на передних крыльях имеется или основание  $CuA$  редуцировано и  $CuA$  кажется отходящей от  $R + M$ ; жилки без волосков, краевое опушение редуцировано или не развито;  $SC$  задних крыльев длинная или не развита,  $RS$  и  $M$

вильчатые или М — простая; вентральные створки яйцекада у некоторых расширенные.

Состав 10 родов, из них четыре описываются как новые.

Геологическое и географическое распространение. Нижняя пермь Северной Америки, верхняя пермь Архангельской области (?), Кузнецкого бассейна и Австралии, верхняя юра Южного Казахстана, мел Забайкалья и Таймыра.

#### Определительная таблица родов

1. SC более  $\frac{1}{2}$  длины крыла; CuA и CuP апикально сближены, почти равной длины; интеркубитальное поле сужено апикально . . . . . *Undensis* gen. nov.
- SC менее  $\frac{1}{2}$  длины крыла или отсутствует; CuA и CuP апикально расставленные, CuA длиннее CuP . . . . . 2.
2. SC отсутствует, IR более чем вдвое короче R + M и R вместе взятых; CuA оканчивается на середине заднего края или проксимальнее . . . . . *Iantardachus* gen. nov.
- SC имеется, если отсутствует, то CuA оканчивается дистальнее середины заднего края, IR значительно длиннее . . . . . 3.
3. Анальная область не расширена, анальные жилки не развиты; IR втрое длиннее R + M и R вместе взятых . . . . . *Lophioneura* Till. (верхняя пермь Австралии).
- Анальная область расширена, одна или две анальные жилки имеются; IR менее длинный . . . . . 4.
4. Основание CuA отсутствует, интеркубитальное поле широкое; отношение длины переднего крыла к ширине 2 : 1 . . . . . *Cyphoneura* Capr. (нижняя пермь Северной Америки).
- Основание CuA имеется, интеркубитальное поле узкое; переднее крыло более узкое и длинное . . . . . 5.
5. Cu делится в основании крыла; CuA прямой; г + m-cua перпендикулярна к заднему краю крыла . . . . . *Cyphoneurodes* В.-М. (нижняя пермь Северной Америки).
- Cu делится дистальнее; CuA изогнутый; г + m-cua скошена вперед или изогнута соответственно основанию М . . . . . 6.
6. г + m-cua сближена с М . . . . . 7.
- г + m-cua отстоит от М также, как R или немного меньше . . . . . 8.
7. г + m-cua длинная, субпараллельна М; основание CuA длинное тонкое; только IA . . . . . *Lophioneurodes* В.-М. (? верхняя пермь Кузнецкого бассейна)
- г + m-cua короткая; основание CuA короткое; IA и 2A имеются . . . . . *Undacypha* gen. nov.
- 8(6). RS и M почти прямые, CuA дуговидный, развилка RS больше развилка M; CuP более  $\frac{1}{2}$  RS, M и CuA сигмоидально изогнутые; развилка RS меньше развилка M; CuP короче  $\frac{1}{2}$  cuA . . . . . 9.
9. CuA оканчивается на уровне ветвления М, интеркубитальное поле в средней части умеренно сужено; край крыла неопушенный . . . . . *Austrocypha* Till. (верхняя пермь Австралии).
- CuA оканчивается дистальнее деления М, интеркубитальное поле в средней части узкое, край переднего крыла опушенный . . . . . *Lophiocypha* Till. (верхняя пермь Австралии).

#### Род ? *Lophiocypha* Tillyard, 1935

? *Lophiocypha incompleta* Vishniakova, sp. nov.

Рис. 43, табл. XII, фиг. 2

Название от *incompletus* (лат.) — неполный.

Голотип — ПИН № 117/2442; Сояна; верхняя пермь, казанский ярус.

Описание. Усики не менее чем из 10 члеников. Глаза небольшие. Передне-спинка составляет не более  $\frac{1}{3}$  длины среднеспинки. Тергит среднегруди умеренно выпуклый. Тазики конические. Переднее крыло ланцетовидной формы, торнальный угол явственный, отношение длины к ширине 2,3 : 1; SC составляет 0,4 длины крыла; IR равен R + M и R вместе взятым, достигает 0,7 длины крыла, слабо S-образно изогнут; RS до развилка слабо изогнут к переднему краю, ветвится дистальнее вершины IR, развилка узкий; M в основании изогнутая, равно отстоит от RS и CuA, ветвится немного проксимальнее развилка RS, развилка M шире развилка RS; CuA проксимально сближен с задним краем, дистально сильно дуговидно изогнут назад, впадает в вершину заднего края дистальнее ветвления; CuP прямой, короче  $\frac{1}{3}$  CuA; IA короткая. Край крыла, за исключением анальной области, опушен короткими волосками, опушение анального края более длинное и редкое. RS и M задних крыльев изогнутые, ветвятся почти одновременно, развилки R и M короткие, узкие; CuA

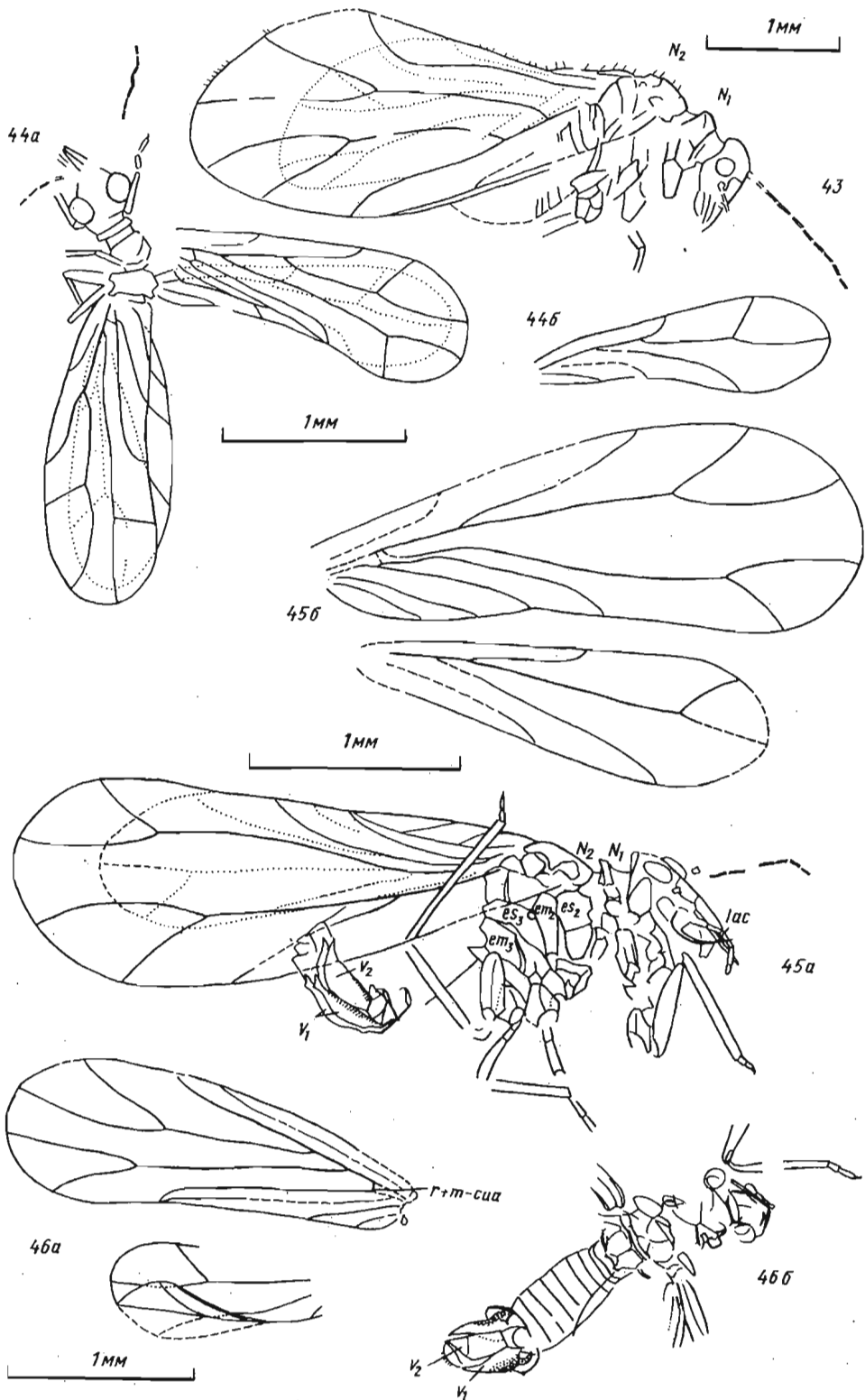


Рис. 43—46. 43. ? *Lophioocypha incompleta* sp. nov., голотип ПИН № 117/2442, Сояна, верхняя пермь. 44. *Karataocypha oculata* sp. nov.; голотип ПИН № 2066/2158: а — общий вид; б — заднее крыло, Каратау, верхняя юра. 45. *Undacypha fumida* sp. nov.; голотип ПИН № 3015/382: а — общий вид; б — крылья; в — экз. ПИН № 3015/383, Унда, нижний мел. 46. *Undensis longinervis* sp. nov.; голотип ПИН № 3015/385, Унда, нижний мел.

Условные обозначения:  $f$  — осс — затылочное отверстие,  $lac$  — лация,  $r+m-cua$  — поперечная жилка,  $N_2$  — среднеспинка,  $асх_2$  — антекокса,  $es_{2,3}$  — эпистернит,  $em_{2,3}$  — эпимерит.

в основании сближен с М, оканчивается немного дистальнее развилков RS и М. Брюшко короче крыльев.

Размеры, мм: длина отпечатка 4, длина переднего крыла 3,3, ширина 1,4, длина заднего крыла 2,5, ширина 1, длина головы 0,7.

Сравнение. Включается в состав рода провизорно, поскольку не известно положение поперечной жилки; однако по наличию длинной, явно выраженной анальной области и положению слабо изогнутых IR, М и простого CuA более всего близка данному роду, чем родам *Tschekardus*, *Lophioneura* или *Austrocypha*, у которых эти признаки распределены мозаично. От всех видов рода отличается относительно более длинной SC, широко расставленными RS, М и CuA, слабо изогнутыми RS и М и характером опушения анальной области.

Материал. Голотип.

### Род *Karataocypha* Vishniakova, gen. nov.

Род назван по хр. Каратау.

Типовой вид — *K. oculata* Vishniakova, sp. nov., верхняя юра Казахстана.

Диагноз. Глаза крупные, выступающие. Длина головы немного превышает ее ширину; переднеспинка сильно поперечная. Переднее крыло сильно сужено в основании, передний край слабо выпуклый, задний — сильно вогнутый, вершина широко округленная, SC составляет менее  $\frac{1}{3}$  длины крыла; R + M значительно короче R; R ветвится дистальнее вершины SC, IR короткий, RS и М вильчатые, r + m-cua имеется, Cu рано дихотомизирует, 2A отсутствует. Заднее крыло сильно сужено в основании; IR короткий, RS с развилком, М и Cu — простые. IA имеется. Опушение не развито.

Состав. Типовой вид.

Геологическое и географическое распространение. Верхняя юра Казахстана.

### *Karataocypha oculata* Vishniakova, sp. nov.

Рис. 44, табл. XII, фиг. 3

Название от *oculatus* (лат.) — имеющий глаза.

Голотип — ПИН № 2066/2158; Каратау (Михайловка), верхняя юра.

Описание. Усики не менее чем из 7 члеников, ротовой конус составляет  $\frac{1}{3}$  длины головы. Переднеспинка уже головы, ее ширина в 4,5 раза превышает длину. Среднегрудь равна по ширине переднеспинке. Переднее крыло: отношение длины правого крыла к ширине 2,6 : 1, SC составляет около 0,3 длины крыла; IR достигает 0,6 длины крыла, слабо S-образно изогнутый, впадает в передний край значительно проксимальнее развилков RS и М; RS делится на середине своей длины, ветви расставленные, R<sub>2+3</sub> прямая, R<sub>4+5</sub> дуговидно изогнутая к переднему краю; М длинная, ветвится дистальнее RS, M<sub>1+2</sub> дуговидно изогнута, почти достигает вершины крыла, M<sub>3+4</sub> — прямая, развилки RS и М равной ширины; m-cua скошена вперед. Развилка Cu длинный, CuA впадает в задний край на уровне вершины IR, CuP — на уровне деления R; IA короткая, параллельна CuP, оканчивается на уровне вершины SC. Заднее крыло ланцетовидной формы, на вершине широко округленное, SC, вероятно, отсутствует. R ветвится немного проксимальнее середины крыла; IR короткий, дуговидно изогнутый, впадает в середину переднего края; RS делится немного дистальнее середины своей длины, до развилка — прямой, ветви RS широко расставленные, R<sub>2+3</sub> — прямая, косо впадает в передний край, R<sub>4+5</sub> дуговидно изогнутая, впадает в вершину крыла; М дистально дуговидная, впадает в задний край почти на уровне деления R, Cu — на уровне деления R, A — на уровне деления R + М.

Размеры, мм: длина отпечатка 2,4, длина правого переднего крыла 1,7, его ширина 0,6, длина заднего крыла 1,6, ширина 0,5, длина головы 0,5, ширина головы с глазами 0,3, ширина переднеспинки 0,2.

Замечания. Различия в форме развилка Cu и абсолютных размеров основания передних крыльев, по-видимому, являются постфосильными изменениями остатка, обусловленными деформацией вмещающей породы.

Материал. Голотип.

## Род *Undacypha* Vishniakova, gen. nov.

Род назван по местонахождению Унда.

Типовой вид — *U. fumida* Vishniakova sp. nov., нижний мел Забайкалья.

Диагноз. Базальный членик усиков слабо утолщенный. Глаза небольшие, апикальный членик нижнегубного щупика укороченный. Переднеспинка сильно поперечная, тергит среднегруди слабо выпуклый. Переднее крыло: передний край дистально равномерно выпуклый, задний сильно вогнутый, вершина широко округленная; SC короткая, R + M короче R; IR длинный; RS ветвится дистальнее вершины IR; M проксимально изогнутая, ветвится дистальнее RS; r + m-cua сближена с M; развилка Cu длинный; CuA значительно длиннее CuP; 1A и 2A имеются. Заднее крыло сильно сужено в основании, дистально симметрично расширено, вершина широко округленная, SC отсутствует; R + M и R вместе взятые равны IR; RS длинный, с коротким развилком; M и Cu — простые. Опушение крыльев не развито. Ноги стройные. Тазики небольшие, конические, передние бедра слабо утолщенные. Членики лапок равной длины. Брюшко значительно короче крыльев. Яйцеклад образован двумя парами расширенных мембранизованных створок, составляет около  $\frac{1}{4}$  длины тела.

Состав. Типовой вид.

Геологическое и географическое распространение. Нижний мел Забайкалья.

### *Undacypha fumida* Vishniakova, sp. nov.

Рис. 45, табл. XII, фиг. 4

Название от *fumidus* (лат.) — закоптелый.

Голотип — ПИН № 3015/382(384); Унда, Забайкалье, апт-альб? балейская свита.

Описание. Усики не менее чем из 7 удлиненных члеников; глаза эллиптической формы, лицевая поверхность плоская, клипеальная область короче верхней губы; мандибулы прямые, лацинии серповидно изогнутые, нижнегубной щупик длиннее ротового конуса, его четвертый членик вдвое короче третьего. Переднеспинка в 7,5 раз короче тергита среднегруди. Расчленение плеуральной области явственное, склериты крупные. Переднее крыло: отношение длины крыла к ширине 2,8 : 1; SC составляет 0,25 длины крыла (экз. № 3015/383); IR S-образно изогнутый, впадает в середину переднего края; RS до развилка прямой, ветви RS широко расставленные, изогнуты к переднему краю; M отходит близ корня, сигмоидально изогнута до развилка, делится значительно дистальнее RS,  $M_{1+2}$  достигает вершины; развилка M уже развилка RS; r + m-cuа впадает близ основания CuA; CuA дуговидный, оканчивается на заднем крае немного проксимальнее вершины IR; CuP составляет более  $\frac{2}{3}$  длины CuA; 1A и 2A длинные, дистально расходящиеся. Заднее крыло: R делится в базальной четверти крыла, IR слабо S-образно изогнутый, достигает середины переднего края; RS до развилка прямой, ветвится в дистальной четверти крыла; M почти прямая, впадает в вершину заднего края на уровне ветвления RS; Cu апикально слабо изогнут, впадает в задний край на уровне вершины IR. Передние бедра в основании слабо утолщенные, немного короче голеней; задние бедра в 1,5 раза короче голеней. Брюшко слабо склеротизированное, за исключением девятого сегмента. Яйцеклад достигает вершины брюшка, составляет 0,26 длины тела, створки проксимально расширены и мембранизованы, дистально сужены, вершины оттянутые и заостренные.

Размеры, мм: длина отпечатка 3,3, длина переднего крыла 2,5, ширина 0,9, вероятная длина заднего крыла 2, ширина 0,6, длина тела 1,8, длина головы 0,7, длина яйцеклада 0,5.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения экз. ПИН № 3015/383 (самка).

### Род *Undensis* Vishniakova, gen. nov.

Род назван по местонахождению Унда.

Типовой вид — *U. longinervis* Vishniakova sp. nov., нижний мел Забайкалья.

Д и а г н о з. Переднее крыло шпательвидной формы, на вершине широко округленное. SC длинная, впадает в передний край дистальнее середины; R + M вдвое длиннее R до развилка; IR впадает в передний край немного дистальнее SC; RS дихотомизирует на уровне вершины IR, M — немного дистальнее; Cu рано делится; CuA впадает в задний край на уровне вершины IR и деления RS, CuP — немного проксимальнее; интеркубитальное поле апикально сужено; 1A и 2A короткие, дистально расходящиеся. В заднем крыле развилка RS короче его основания, M — простая. Опушение крыльев не развито.

С о с т а в. Типовой вид.

Геологическое и географическое распространение. Нижний мел Забайкалья.

*Undensis longinervis* Vishniakova, sp. nov.

Рис. 46, табл. XII, фиг. 5

Н а з в а н и е от longus (лат.) — длинный, nervis (лат.) — жилка.

Г о л о т и п — ПИН № 3015/385; Унда, Забайкалье, апт—? альб, балеяская свита.

О п и с а н и е. Отношение длины крыла к ширине 3 : 1. SC прямая, составляет 0,5 длины крыла, костальное поле длинное, узкое; IR прямой, длиннее R + M и R вместе взятых, достигает 0,6 длины крыла; RS до развилка прямой, делится на середине своей длины, ветви RS слабо изогнуты к переднему краю; M до развилка прямая, развилка почти в полтора раза короче основания M, равной ширины с развилком RS; r + m-cua короткая, перпендикулярна к заднему краю крыла; CuA апикально дуговидно изогнут назад; CuP прямой, сближен с CuA, впадает в задний край немного проксимальнее вершины CuA; 1A впадает в задний край на уровне деления R, 2A — немного дистальнее r + m-cua. В заднем крыле R<sub>4+5</sub> достигает вершины, M впадает в задний край дистальнее деления RS.

Р а з м е р ы, мм: длина переднего крыла 2,2, ширина 0,7, вероятная длина заднего крыла 1,7, вероятная ширина 0,5, длина фрагмента брюшка 0,7, его ширина в области генитальных сегментов 0,4.

М а т е р и а л. Голотип.

Под *Jantardachus* Vishniakova, gen. nov.

Р о д н а з в а н по местонахождению Янтардах.

Т и п о в о й в и д — *J. perfectus* Vishniakova, sp. nov., верхний мел, Таймыр.

Д и а г н о з. Усики из 7 члеников, короткие, второй членик длиннее остальных, седьмой — заостренный, опушение короткое, редкое. Глаза выступающие, с крупными фасетками; лицевая поверхность на границе клипеуса и верхней губы слабо вогнутая, верхняя губа немного длиннее клипеальной области, четвертый членик нижнечелюстного шупика равен первому — третьему вместе взятым. Нижняя губа утолщенная. Переднеспинка немного уже головы с глазами, умеренно поперечная; тергит среднегруди плоский. Крылья узкие, длиннее брюшка, задние крылья немного короче передних. Переднее крыло: передний и задний края соответственно слабо выпуклый и вогнутый, вершина округленная; SC не развита; R + M длиннее R; IR короткий, впадает в передний край дистальнее его середины; RS ветвится значительно дистальнее вершины IR, развилка короткий, R<sub>2+3</sub> прямая, косо впадает в передний край, R<sub>4+5</sub> слабо изогнута, впадает близ вершины крыла; M с коротким развилком или простая; r + m-cua длинная, перпендикулярна к заднему краю крыла; Cu рано ветвится, развилка длинный, узкий, обе ветви дуговидно изогнутые; 1A слабо изогнута назад; 2A отсутствует. Заднее крыло: SC и IR не развиты; R + M ветвится на уровне базальной трети крыла; RS с коротким развилком, R<sub>4+5</sub> впадает в вершину; M простая, достигает заднего края или укороченная; r + m-cua длинная, прямая; CuA дуговидная, достигает заднего края или укороченная. Опушение сильно редуцировано или не развито. Первый членик лапок вдвое короче второго; претарз из двух простых удлинённых коготков и крупной присоски. Брюшко к вершине сужено, яйцеклад составляет около  $\frac{1}{10}$  длины тела, изогнут вверх.

С о с т а в. Два вида.

Геологическое и географическое распространение. Верхний мел Таймыра.

### Определительная таблица видов

1. 4-й членик нижнечелюстного шупика на вершине округленный, ширина переднеспинки вчетверо превышает длину, М передних крыльев с развилком . . . . . *J. perfectus* sp. nov.
2. 4-й членик нижнегубного шупика веретеновидный, ширина переднеспинки втрое превышает длину, М передних крыльев простая . . . . . *J. reductus* sp. nov.

#### *Jantardachus perfectus* Vishniakova, sp. nov.

Рис. 47, табл. XIII, фиг. 1

Название от *perfectus* (лат.) — полный.

Голотип — ПИН № 3130/167; Янтардах, Таймыр, коньяк—сантон, хетская свита.

Описание. Верхняя губа 3-угольная, ширина ее основания немного превышает длину; мандибулы длиннее верхней губы; первый — третий членики нижнегубного шупика поперечные, равной длины, четвертый членик в 1,5 раза длиннее своей ширины, на вершине округленный. Ширина переднеспинки вчетверо превышает длину, прескутум среднеспинки небольшой. Отношение длины переднего крыла к ширине 3,1 : 1; IR немного длиннее R до развилка, почти прямой, достигает 0,6 длины крыла; развилок RS в 1,5 раза короче его основания; М ветвится на уровне деления RS, развилок более чем в двое короче основания М; развилки RS и М почти равновеликие; CuA впадает в задний край на середине его длины, немного дистальнее ветвления R, CuP — дистальнее ветвления R + М, 1А — дистальнее r + m-cua. RS задних крыльев ветвится в дистальной трети своей длины, R<sub>2+3</sub> — прямая; М слабо S-образно изогнутая, впадает в задний край на уровне деления RS; CuA сильно изогнут назад, впадает в задний край на уровне деления R + М; CuP короткий, значительно не достигает края крыла. Опушение крыльев и жилок не развито. Брюшко самки немного короче крыльев, 10-й тергит округленно 3-угольный; ? вентральные створки яйцеграда апикально заостренные, достигают вершины брюшка.

Размеры, мм: длина тела 1,1, длина головы 0,2, ширина головы с глазами 0,25, длина переднего крыла 1, ширина 0,3, длина заднего крыла 0,9, ширина 0,26.

Материал. Голотип.

#### *Jantardachus reductus* Vishniakova, sp. nov.

Рис. 48, табл. XIII, фиг. 2

Название от *reductus* (лат.) — редуцированный.

Голотип — ПИН № 3311/506; Янтардах, Таймыр, коньяк—сантон, хетская свита.

Описание. Верхняя губа слабовыпуклая; четвертый членик нижнечелюстного шупика веретеновидный, вдвое длиннее своей ширины; мандибулы прямые, лацинии изогнуты в основании; нижняя губа ковшевидная, образует футляр, скрывающий мандибулы и лацинии. Ширина переднеспинки втрое превышает длину. Отношение длины переднего крыла к ширине 3,2—3,7; IR немного длиннее R до развилка, слабо дуговидно или S-образно изогнут к переднему краю, достигает 0,5—0,6 длины крыла; развилок RS в 1,5 раза короче его основания; М простая, слабо S-образно изогнутая, впадает в вершину заднего края; CuA впадает в задний край дистальнее деления R, CuP — на уровне деления R или проксимальнее, 1А — на уровне деления R + М. Заднее крыло: R + М делится в проксимальной трети крыла; RS до развилка слабо S-образно изогнутый, ветвится в дистальной трети своей длины; R<sub>2+3</sub> прямой или дуговидно изогнутый; М достигает вершины заднего края или редуцирована; CuA впадает в задний край дистальнее деления R + М или сильнее редуцирован; CuP редуцирован или отсутствует. Передние крылья опушенные, передний край задних крыльев проксимально с редкими короткими волосками (экз. ПИН № 3311/505). Коготки простые, симметричные, присоска в вывернутом состоянии длиннее коготков, на вершине округленно двулопастая. Брюшко значительно короче крыльев. 10-й тергит самки слабо поперечный, яйцеград не достигает вершины брюшка.

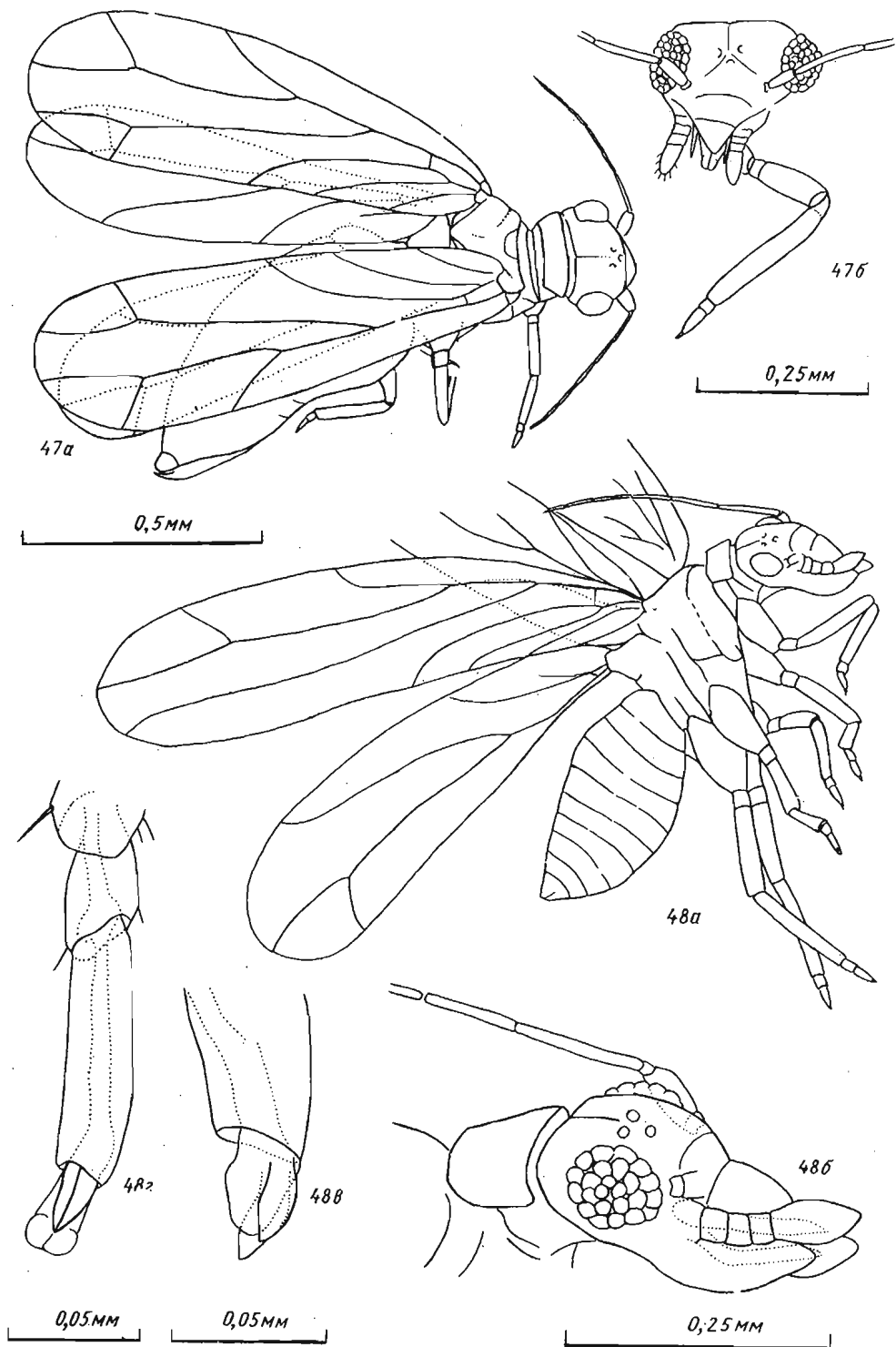


Рис. 47—48. 47. *Jantardachus perfectus* sp. nov.; голотип ПИН № 3130/167; а — общий вид; б — голова спереди. 48. *J. reductus* sp. nov.; голотип ПИН № 3311/506; а — общий вид; б — голова сбоку; в и г — претарсы, г — лапка с вывернутой присоской. Образцы из Янтардаха, верхний мел



Размеры, мм: длина тела 0,9, длина переднего крыла 1—1,25, ширина 0,2—0,3, длина заднего крыла 0,8—1,0, ширина 0,25—0,27, длина головы 0,3, ширина головы с глазами 0,2.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения экз. ПИН № 3311/505 (самка).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Беккер-Мигдисова Е. Э. Надотряд Psocopteroidea. Сеноедобразные. — Тр. ПИН, 1961, т. 85, 1—705 с.
- Беккер-Мигдисова Е. Э., Вишнякова В. Н. Отряд Psocoptera. Сеноеды. — В кн.: Основы палеонтологии. Членистоногие. Трахейные и хелицеровые. М.: Наука, 1962, с. 226—236.
- Геккер Р. Ф. Ископаемое юрское озеро в хребте Каратау. — Тр. ПИН, 1948, т. 15, вып. 1, с. 7—85.
- Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). — Тр. ПИН, 1978, т. 165, 198 с.
- Жерихин В. В. Отряд Thripida. — Тр. ПИН, 1980, т. 175, с. 69—72.
- Мартынов А. В. Местонахождения ископаемых насекомых в пределах СССР. — Тр. ПИН, 1938, т. 7, вып. 3, с. 7—28.
- Мартынова О. М. Материалы по эволюции Mesoptera. — Тр. ПИН, 1948, т. 14, вып. 1, 74 с.
- Пономаренко А. Г. Историческое развитие жесткокрылых архостемат. — Тр. ПИН, 1969, т. 125, 239 с.
- Расницын А. П. Высшие перепончатокрылые мезозоя. М.: Наука, 1975, 134 с.
- Родендорф Б. Б. Палеоэнтомологические исследования в СССР. — Тр. ПИН, 1957, т. 66, 102 с.
- Скобло В. М. Ископаемые озера в юрских вулканогенных толщах Западного Забайкалья. — В кн.: Мезозойские и кайнозойские озера Сибири. М.: Наука, 1968, с. 9—21.
- Шаров А. Г. О филогенетических связях отряда трипсов (Thysanoptera). — Энтомол. обозр., 1972, т. 51, № 4, с. 854—856.
- Carpenter F. M. The lower permian insects of Kansas. Part. 5. Psocoptera and additions to the Homoptera. — Amer. J. Sci., 1932, vol. 24, p. 1—22.
- Davis C. Hemiptera and Copeognatha from the upper permian of New South Wales. — Proc. Linn. Soc. N. S. W., 1942, vol. 67, pt. 3—4, p. 111—122.
- Henning W. Die Stammesgeschichte der Insekten. Frankfurt a. M.: W. Kramer Verl., 1969. 1—436 S.
- Lin Qibin. The jurassic fossil insects from Western Liaoning. — Acta paleontol. sinica, 1976, vol. 15, N 1, p. 97—118.
- Tillyard R. J. Two fossil insect wings in the Collection of Mr. John Mitchell from the upper permian of Newcastle N. S. W., belonging to the order Hemiptera. — Proc. Linn. Soc. N. S. W., 1921, vol. 46, p. 411—422.
- Tillyard R. J. Upper permian insects of New South Wales. III. The order Copeognatha. — Proc. Linn. Soc. N. S. W., 1935, vol. 60, p. 265—279.

# МИОЦЕНОВЫЕ МУРАВЬИ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) СССР

Г. М. ДЛУССКИЙ

До настоящего времени из миоценовых отложений на территории СССР было описано всего три вида муравьев [Попов, 1932; Залесский, 1949]. Автором была обработана коллекция миоценовых муравьев, хранящаяся в ПИН и насчитывающая более 100 образцов, что позволило значительно расширить наши представления о мирмекофауне неогена на территории СССР.

Все образцы представляют собой отпечатки (преимущественно крыльев) крылатых половых особей, попавших в воду во время брачного лета. Отпечатки муравьев в породе в отличие от инклюзов в ископаемых смолах иногда не дают возможности уверенно судить об их родовой принадлежности. Номенклатурные трудности такого рода можно преодолеть, вводя условные названия типа «*Ponerites*», не имеющие таксономического статуса и указывающие лишь на принадлежность к соответствующей группе, в данном случае — к подсемейству Ponerinae. В подавляющем большинстве случаев также невозможно различить признаки, которые используются для разделения видов в рецентной систематике, что дает возможность определять многих миоценовых муравьев только до рода или группы видов.

Несмотря на все эти трудности, нам все же кажется целесообразным описание этих материалов, так как они позволяют существенно дополнить сведения об эволюции фауны муравьев в целом и уточнить характеристику ландшафтов прошлого. При этом приходится опираться в значительной мере на признаки жилкования крыльев, мало используемые в систематике современных муравьев, и вводить новые диагнозы родов и подсемейств, ориентированные на палеонтологический материал.

Обозначения индексов, применяемых в описании жилкования крыльев, расшифровано на рис. 49, а. На всех рисунках масштабный отрезок равен 1 мм.

Там, где это не оговорено особо, принята система муравьев, разработанная Брауном [Brown, 1973].

Пользуюсь случаем выразить свою глубокую признательность А. П. Расницыну (ПИН) за помощь в осуществлении этой работы и подготовке ее к печати.

## СЕМЕЙСТВО FORMICIDAE LATREILLE, 1802

### ПОДСЕМЕЙСТВО PONERINAE LEPELETIER, 1836

**Д и а г н о з.** Стебелек одночлениковый. Брюшко с перетяжкой между 1 и 2-м сегментами. Жало имеется. Средние и задние голени часто с гребенчатыми шпорами.

Жилкование переднего крыла. Характерной особенностью подсемейства является положение жилки  $cu_1$ -а, которая удалена от основания крыла и впадает в  $M + Cu$ , либо вблизи ячейки  $mcs_1$ , либо в ее пределах ( $1_{cu_1} < 1,5$ , рис. 49, б). Из 20 изученных родов подсемейства у всех представителей 13 родов жилкование полное (для муравьев), т. е. имеются замкнутые ячейки  $1g$ ,  $2g$ ,  $gm$  и  $mcs_1$ . В пяти родах наблюдается редукция жилкования: исчезновение участка  $RS$  между ячейками  $gm$  и  $mcs_1$  у части видов *Amblyopone* Egichson и исчезновение жилки  $gs-m$  у *Cryptopone* Em, *Typhlomyrmex* Mayr (часть видов также с открытой ячейкой  $2g$ ), *Proceratium* Rog. и *Prionopelta* Mayr. В специализированной трибе *Segarachyini* (2 рода) наблюдается сильная редукция жилкования: от 2 замкнутых ячеек ( $1g$  и  $mcs_1$ ) до их полного отсут-

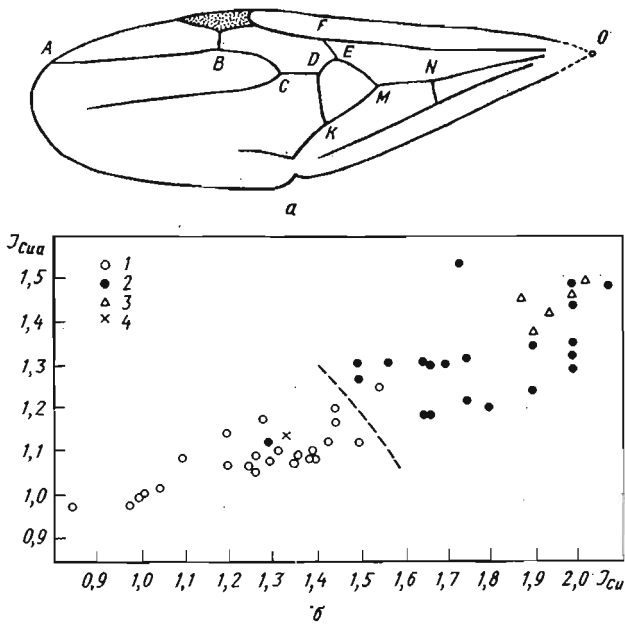


Рис. 49. Промеры на крыле муравьев (а) и различия в положении жилки  $cu-a$  у Ponerinae, Dolichoderinae и Formicinae (б). Условные обозначения: длина крыла =  $OA$ , индексы:  $I_{cu/a} = OM : ON$ ,  $I_{cu} = KMN : KM$ ,  $I_{1r} = BC : CD$ ,  $I_{mcu} = KM : DE$ ,  $I_{rsm} = ME : EF$ . 1 — Ponerinae; 2 — Dolichoderinae; 3 — Formicinae; 4 — „Ponerites“ *stauropolitanus* sp. n.

Состав. 62 рода, в том числе 10 — только в ископаемом состоянии [по Brown, 1973, с дополнениями]. Современные виды распространены главным образом в тропиках, но представители 15 родов встречаются в Голарктике. Верхний мел — современность.

### Род *Protamblyopone* Dlussky, gen. nov.

Название произведено от рода *Amblyopone* Erichson, 1841.

Типовой вид — *Protamblyopone inversa* sp. nov., миоцен Киргизии.

Диагноз. Самка. Жвалы треугольные, широкие. Глаза крупные. Усики нормальные, по-видимому, 12-члениковые. Стебелек одночлениковый, петиолюс массивный, прилепляется к брюшку всей широкой задней поверхностью. Ширина петиолюса в 2,5 раза меньше ширины брюшка. Перетяжка на брюшке незаметна. Конец брюшка приростен, что обычно свидетельствует о наличии жала.

Систематическое положение. Петиолюс, прилепляющийся к брюшку всей широкой задней поверхностью, — характерный признак трибы *Amblyoponini*. Описываемый род строением мандибул и слабой выраженностью или отсутствием перетяжки на брюшке напоминает *Concoctio* Brown., описанную из тропической Африки. Представители всех других родов имеют сильно модифицированные мандибулы. В то же время *Concoctio* обладает рядом специализированных признаков, конвергентно возникающих у многих мелких муравьев (*C. concenta* Brown., рабочий — 2,2 мм, самка — 2,3 мм): усики укороченные, 9-члениковые; глаза у рабочих отсутствуют, а у самок уменьшены и насчитывают около 50 фасеток; у *Protamblyopone* усики нормальные и, по-видимому, 12-члениковые (на отпечатке правого усика видно 8 члеников, но конец жгутика явно обломан, что видно при сравнении с отпечатком левого усика, на котором, правда, не сохранилось следов расчленения).

Состав. Один описываемый ниже вид.

#### *Protamblyopone inversa* Dlussky, sp. nov.

Рис. 50а

Видовое название *inversa* (лат.) — перевернутая.

Голотип — ПИН № 1295/3; отпечаток нижней стороны тела самки; Киргизия, Кочкорский район, Чон-Туз, миоцен.

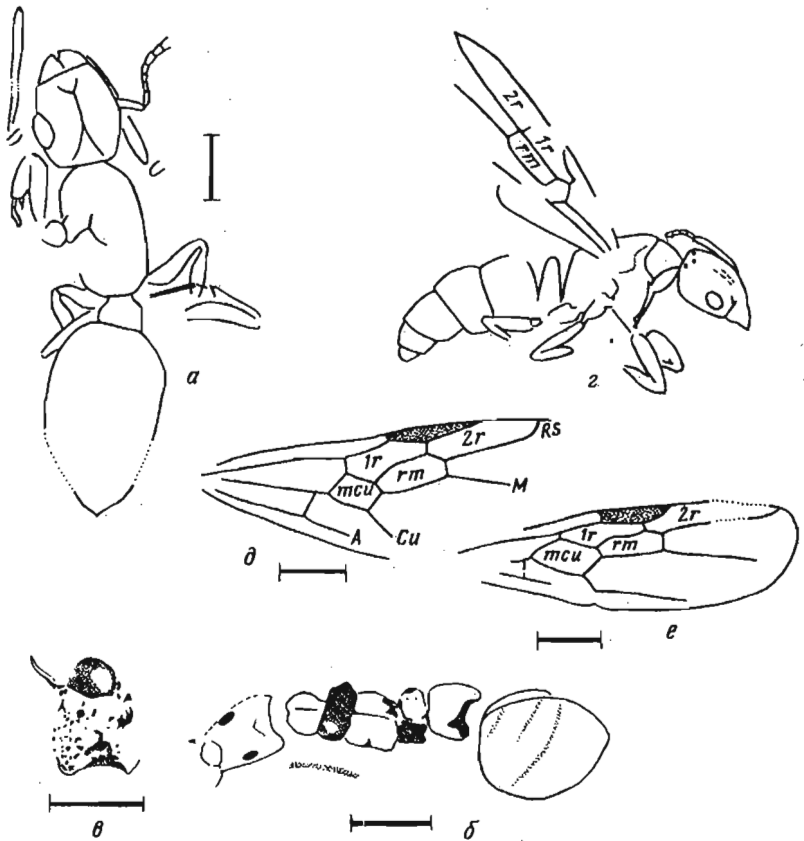


Рис. 50. Ponerinae

a — *Protamblyopone inversa* sp. n. Отпечаток тела; голотип; № 1295/3; Киргизия (Чон-туз); миоцен; б, в — *Rhytidoponera* (?) *kirghizorum* sp. n., голотип № 372/890; Киргизия (Чон-туз), миоцен; б — отпечаток тела (голова несколько наклонена); в — голова сверху; пунктиром показаны сохранившиеся фрагменты хитина; г — „*Ponerites*“ *umbrus* (Porov). Отпечаток тела; голотип [Попов, 1939]; д — „*Ponerites*“ *stauropolitanus* sp. n. Переднее крыло; голотип; № 224/24; Ставропольский край (Вишневская балка); миоцен; е — „*Ponerites*“ *karaganensis* sp. n. Переднее крыло; голотип; № 254/2737; Ставропольский край (Вишневая балка); миоцен. На рис. 50—55 длина масштабного отрезка — 1 мм

**Описание.** Голова с выпуклыми боками и прямым затылочным краем; длина головы несколько больше ширины. Глаза большие. Скапус короткий, не достигает затылочного края головы. Жгутик усика длинный, длина его больше длины головы; 1-й членик жгутка в 1,5 раза больше 2-го. Грудь массивная. Ноги короткие и толстые.

**Размеры, мм:** длина тела 6,5, длина головы 1,25, ширина головы 1,12, длина груди 1,75, длина переднего бедра 1,0, длина петиолюса 0,5, ширина петиолюса 0,6.

**Материал.** Голотип.

### Под *Rhytidoponera* Mayr, 1862

*Rhytidoponera* (?) *kirghizorum* Dlussky, sp. nov.

Рис. 50б, в

**Голотип** — ПИН № 372/890; плохо сохранившийся отпечаток тела самки; Киргизия, Кочкорский район, Чон-Туз, миоцен.

**Описание.** Наличник длинный, его длина приблизительно равна ширине. Голова удлинённая, с выемкой на затылочном крае и приостренными углами. Оцеллярная область приподнята (на отпечатке смялась). По крайней мере голова с бугорчатой скульптурой (рис. 50, в; на рис. видны отпечатки бугорков).

**Размеры, мм:** длина тела 2,7, длина груди 1,8, длина головы 1,0, ширина головы 0,7.

З а м е ч а н и е. Хотя на отпечатке не видны основные признаки, характерные для *Rhytidoponera*, я все же счел возможным отнести вид к роду *Rhytidoponera* в связи с большим сходством в строении головы с мелкими *Rhytidoponera* (подрод *Chalcoponera*)<sup>1</sup>.

М а т е р и а л. Голотип.

„*Ponerites*“ *umbrus* (Popov), comb. nov.

*Ponera* (?) *umbra*: Попов, 1932, с. 17—19, рис. 1.

Рис. 50г

Г о л о т и п — отпечаток тела самки в профиль; Курганский р-н, Северо-Западный Кавказ, миоцен, место хранения неизвестно.

О п и с а н и е. Голова прямоугольная, длина ее больше ширины; затылочный край слабовыпуклый; затылочные углы округлены. Жвалы массивные, треугольные. Глаза смещены к переднему краю головы, сравнительно крупные. Глазки имеются. Грудь массивная, с разделенными передне- и среднегрудью. Стебелек с высокой толстой чешуйкой. На груди и чешуйке нет каких-либо выростов или шипов. Переднее крыло с полным набором ячеек. Ячейка *msu* 5-угольная, ячейка *gm* прямоугольная, вытянутая, с почти параллельными большими сторонами. Жилки *r-rs* и *rs-m* образуют прямую линию.

Р а з м е р ы, мм: длина тела 6,25; длина головы 1,50; длина груди 2,00; длина переднего крыла 4,5.

С и с т е м а т и ч е с к о е п о л о ж е н и е. По комплексу признаков этот вид, несомненно относится к трибе *Ponerini*, точнее к группе наименее специализированных морфологически родов этой трибы (*Ponera* Latr., *Hypoponera* Sant., *Cryptopone* Em. и др.). Поскольку ни один из признаков, по которым различаются эти роды (формула шпор голеней, форма нижней стороны петиолюса и др.), на отпечатке не видны, определить родовую принадлежность этого вида не представляется возможным. Тэйлор [Taylor, 1967], ревизовавший род *Ponera* мировой фауны, считает, что нет достаточных оснований для отнесения какого-либо из вымерших видов, описанных в роде *Ponera*, к этому роду.

М а т е р и а л. Вид переописан по описанию, фотографии и рисунку в работе В. В. Попова [1932].

„*Ponerites*“ *stauropolitanus* Dlussky, sp. nov.

Рис. 50д

Н а з в а н и е дано по местонахождению вблизи г. Ставрополя.

Г о л о т и п — ПИН № 224/24; отпечаток переднего крыла; Ставропольский край (Вишневая балка, обнажение 4), миоцен, караганский горизонт.

О п и с а н и е. Полный набор ячеек. Жилка *msu-a* впадает в *M + Cu* вблизи ячейки *msu* ( $I_{msu} = 1,33$ ;  $I_{cu-a} = 1,13$ ). Дистальный отрезок *RS*, ограничивающий ячейку *2g*, довольно резко изгибается к костальному краю крыла. Ячейки *gm* и *msu* 5-угольные. Первые отрезки *RS* и *M* приблизительно равны.

Р а з м е р ы, мм: длина переднего крыла 5,2; длина тела, судя по корреляциям, наблюдаемым у современных видов порядка 8—12.

С и с т е м а т и ч е с к о е п о л о ж е н и е. Признаки, по которым можно было бы с уверенностью отнести описанный вид к какому-либо роду, отсутствует, но скорее всего он относится к неспециализированным представителям трибы *Ponerini* типа *Ponera* или *Hypoponera*.

Крыло сходно по жилкованию с современными *Ponera coarctata* Latr. и *Hypoponera eduardi* For. От найденной в тех же отложениях „*P.*“ *karaganensis* и от „*P.*“ *umbrus* отличается формой ячеек *gm*, *msu* и *2g*.

М а т е р и а л. Голотип.

<sup>1</sup> Австралийский мирмеколог Р. В. Тейлор, ознакомившись с голотипом, выразил сомнения в принадлежности этого муравья к подсемейству *Ponerinae*, когда эта статья уже находилась в печати.

Название дано по караганскому горизонту.

Голотип — ПИН № 254/2737; отпечаток переднего крыла; Ставропольский край (Вишневая балка, обнажение 1, слой 1), миоцен, караганский горизонт.

Описание. Полный набор ячеек. Жилка тси-а впадает в М + Су вблизи ячейки тси ( $I_{тси} = 1,05$ ). Дистальный отрезок RS, ограничивающий ячейку 2г, почти прямой. Ячейки гт и тси 5-угольные. Первый отрезок М в несколько раз длиннее первого отрезка RS. Ячейка тси очень крупная.

Размеры, мм: длина крыла 5,7; длина тела, судя по корреляциям, наблюдаемым у современных видов порядка 8—12.

Систематическое положение. Вид относится, скорее всего, к трибе *Ponegini*, но признаки, по которым описываемый вид можно было бы отнести к определенному роду, отсутствуют.

От описанных выше видов отличается крупной ячейкой тси. Жилкование сходно с современными *Trachymesopus stigma* F., *Brachyponera senaarensis* Mayr., *Pachycondyla astuta* F. Sm. и др.

Материал. Голотип.

#### ПОДСЕМЕЙСТВО MYRMICINAE LEPELETIER, 1836

Диагноз. Стебелек двучлениковый у всех каст. Места прикрепления усиков частично или полностью прикрыты лобными лопастями. Жало имеется. Покровы, как правило, плотные, часто скульптурированные.

Жилкование переднего крыла. Жилка тси-а удалена от ячейки тси ( $I_{тси} > 1,5$ ;  $I_{суа} > 1,15$ ). В большинстве случаев жилкование в той или иной степени редуцировано. Из 58 изученных родов только в двух (*Anisopheidole* Fog. и частично *Pogonomyrmex* Mayr) отмечено полное жилкование (замкнутые ячейки 1г, 2г, гт, тси). Для большинства родов (48 из 58) характерна открытая ячейка 2г. Исключение представляют роды циркумтропических триб *Pheidologetini* (*Carebara* Westw., *Lophomyrmex* Em., *Oligomyrmex* Mayr., *Pheidologeton* Mayr) и *Myrmecini* (род *Myrmecina* Latr. представлен в Палеарктике несколькими близкими видами) и неотропических триб *Attini* (изучено 9 родов) и *Cephalotini* (2 рода). При этом у *Pheidologetini*, *Myrmecini* и *Cephalotini* вершина ячейки удалена от края крыла (кроме *Myrmicinae* этот признак встречается только у представителей рода *Liometopum* Mayr).

Состав. 143 рода, в том числе 13 — только в ископаемом состоянии (Grown, 1973, с дополнениями). Распространены по всему земному шару. Эоцен — современность.

#### Род *Paraphaenogaster* Dlussky, gen. nov.

Название произведено от рода *Aphaenogaster* Mayr, 1853.

Типовой вид — *Paraphaenogaster microphthalmus* sp. nov., миоцен Северного Кавказа.

Диагноз. Самец. Жвалы крупные, широкие, прилегают к бокам переднего края головы. Глаза маленькие. Грудь с выпуклыми скутумом и скутеллюмом, большими мезоплеврами, разделенными четким швом, и сильно вытянутым проподоумом. Проподоум с зубчиками. Членики стебелька удлиненные, петиолюс без выраженного узелка. На переднем крыле дистальный отрезок RS подходит к переднему краю, но не сливается с ним, так что ячейка 2г открыта. Жилка rs-m редуцирована, так что ячейка гт отсутствует. Дистальный отрезок М отходит от RS в пределах ячейки 1г (не от общего узелка с М). Ячейка тси имеется.

Состав. Один описываемый ниже вид. Кроме того, в коллекциях ПИН имеется 30 отпечатков крыльев из Вишневой балки и 1 — из Темнолесской. При сравнении отпечатков крыльев из разных обнажений Вишневой балки (табл. 1) видно, что крылья, найденные в обнажении № 4 и в Темнолесской, как правило, крупнее (10—12 мм), чем из обнажений №№ 1 и 2 (6—9 мм). Можно предположить, что это связано с различиями в условиях захоронения и половым диморфизмом: участок захоронения, вскрытый в обнажении № 4 находился ближе к берегу, чем участки, вскрытые в обнажениях № 1 и 2. Такое же объяснение отличий фауны

Темнолесской от фауны Вишневой балки дает Е. Э. Беккер-Мигдисова [1964]. Легкие самцы уносились ветром дальше от берега, чем массивные самки. Это предположение подтверждается и анализом распределения отпечатков *Lasius* (см. ниже). Значительная изменчивость в размерах крыльев, форме ячейки *mcu* и положении точки отхождения дистального отрезка *M* от *RS* (рис. 51, б-е; табл. I) позволяют все же предположить, что сохранившиеся крылья принадлежали особям разных видов. Однако описание новых видов по этим признакам не представляется возможным.

По-видимому, к этому же роду относятся некоторые виды, описанные из Радобоя (миоцен) в родах *Myrmica* Latr. и *Carebara* Westw. [Heer, 1849; Mayr, 1867], однако точно установить это можно будет только после дополнительного изучения типов.

Сравнение. По строению груди, головы и петиолюса новый род сходен с *Aphaenogaster* Mayr. Отличается от всех известных *Pheidolini* необычайно маленькими глазами самца. У большинства видов *Aphaenogaster* на переднем крыле имеется ячейка *gm*. Исключение представляет *A. (Deromyrma) swammerdami* Fog. из Северной Америки, жилкование которого в общем напоминает жилкование описываемого рода, но это сходство явно вторичное. *Paraphaenogaster* можно рассматривать как рано специализировавшуюся и давно отделившуюся от *Aphaenogaster* (также обнаруженного в миоценовых отложениях) вымершую ветвь *Pheidolini*.

*Paraphaenogaster microphthalmus* Dlussky, sp. nov.

Рис. 51а, б

Видовое название *microphthalmus* (греч.) — с маленькими глазами.

Голотип — ПИН № 224/213; отпечаток тела самца и лежащего рядом переднего крыла; Ставропольский край (Вишневая балка, обнажение № 4), миоцен, караганский горизонт.

Описание. Скутум и скутеллум сильно выпуклые (на рисунке этого не видно, т. к. на отпечатке они сильно смяты). Пропедеум в профиль слабо вогнутый, с короткими зубчиками. Петиолюс постепенно расширяющийся кзади, в профиль его верхняя поверхность выпуклая, без узелка. Постпетиолюс короче и тоньше петиолюса, почти цилиндрический.

Размеры, мм: длина тела около 12; длина головы 1,6; длина груди 4,2; длина переднего крыла 8,5.

Материал. Голотип.

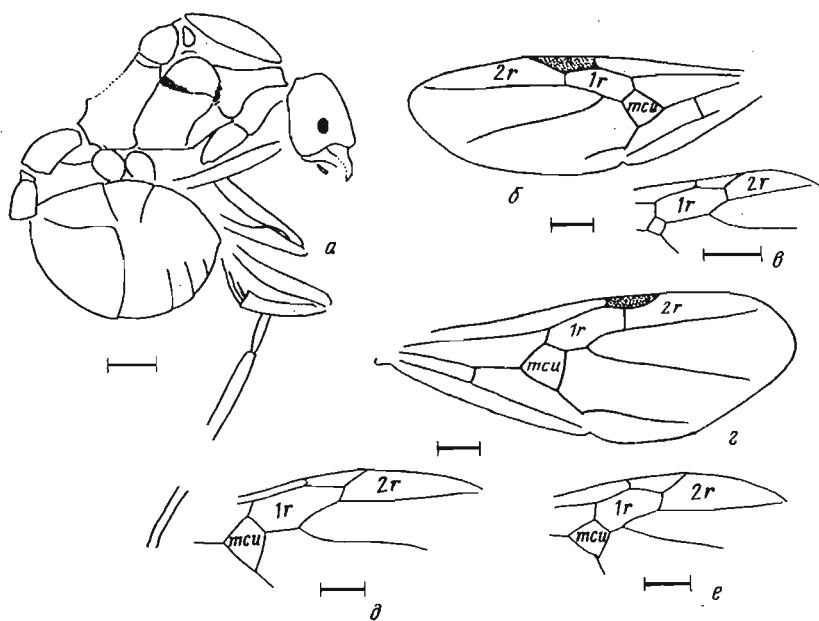


Рис. 51. *Paraphaenogaster* gen. nov. Ставропольский край (Вишневая балка); миоцен

а, б — *P. microphthalmus* sp. n. отпечаток тела и переднее крыло голотипа: № 224/213; в-е — варианты жилкования переднего крыла *Paraphaenogaster* spp: в — № 254/2740, г — № 254/1517, д — № 291/16; е — № 254/2850

Д и а г н о з. Стебелек одночлениковый, у многих видов без чешуйки, причем отсутствие чешуйки первично. Перетяжка между 1 и 2 сегментами брюшка отсутствует. Отверстие клоаки в виде щели. Жало либо рудиментарное (триба *Aneuretini*), либо, чаще, отсутствует.

Жилкование переднего крыла. Жилка *m-cu* сдвинута к основанию:  $I_{m-cu} = 1,5-2,3$ ;  $I_{cu-a} = 1,15-1,65$ . Жилкование от полного (*Aneuretus* Em., *Dolichoderus* Lund., часть видов *Iridomyrmex* Mayr., *Liometopum* Mayr., *Protazteca* Carpenter) до почти полной редукции ячеек (*Leptomyrmex* Mayr.). У всех изученных видов Евразии и Австралии ячейка 2г закрытая. У *Dolichoderinae* из Нового Света ячейка 2г часто открыта, в частности в специализированных родах *Azteca* Fog. и *Dorymyrmex* Mayr. У всех олигоценовых представителей подсемейства, найденных в Северной Америке [Carpenter, 1930] ячейка 2г также замкнута.

С о с т а в. 32 рода, в том числе 10 родов только в ископаемом состоянии [Brown, 1973, с дополнениями]. Распространены по всему земному шару, преимущественно в тропиках. В Палеарктике 5 родов. Эоцен (возможно — верхний мел) — современность.

### Род *Dolichoderus* Lund, 1831

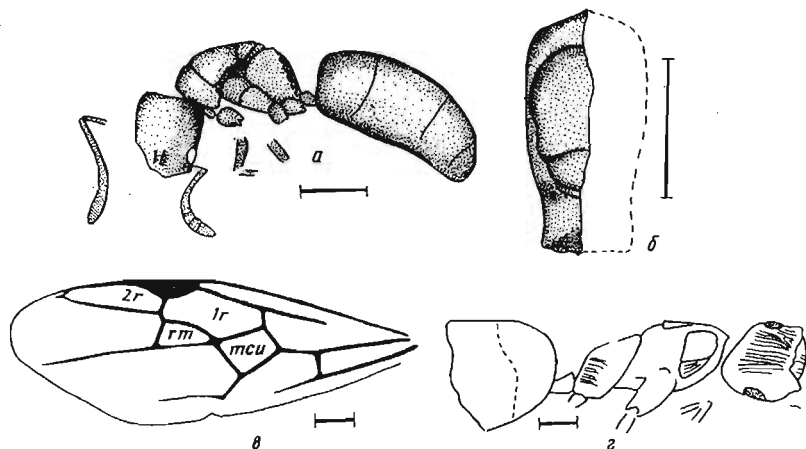
С о с т а в. Несколько десятков видов, главным образом в тропиках. В Палеарктике 2 близких вида. Известно 12 ископаемых видов из эоцена (балтийский янтарь), олигоцена (Флориссант) и миоцена (Радобой).

#### *Dolichoderus tauricus* Dlussky, sp. nov.

Рис. 52а, б

Г о л о т и п. — ПИН № 287/343; почти неповрежденный объемный отпечаток тела самки; Крым, Керчь, миоцен.

О п и с а н и е. Самка. Голова прямоугольная, длина ее несколько больше ширины. Бока головы слабо выпуклые, затылочный край слегка вогнутый. Лобные валики сближены. Усики с 3-члениковой булавой. Глаза смещены к переднему краю головы. Глазки либо очень маленькие, либо вообще отсутствуют. Все швы груди глубокие и отчетливые. Пронотум с округленными задними углами, хорошо виден сверху. Скутум и скутеллум плоские. Мезоплевры с отчетливым поперечным швом. Проподеум с оттянутыми бугорками, от которых отходят невысокие гребни (на рисунке обозначены пунктиром) к коксам и середине метанотума. Поверхность между бугорками плоская, а не вогнутая, как у *Dolichoderus quadripunctatus* (L.) и близких видов. Стебелек без чешуйки и выростов, с округленным узелком, без



Р и с. 52. Dolichoderinae

а — *Dolichoderus tauricus* sp. n.; тело в профиль; голотип; № 287/343; Крым (Керчь); миоцен; б — грудь того же экземпляра сверху; в — переднее крыло *Liometopum* sp.; № 254/576; Ставропольский край (вишневая балка); миоцен; г — *Kotshkorkia laticeps* sp. n.; отпечаток тела; голотип; № 372/433; Киргизия (Чон-туз); миоцен



выраженной цилиндрической части; его максимальная высота немного за серединой. Все тело в очень тонкой гранулированной скульптуре.

Размеры, мм: длина тела 5,25; ширина головы 0,99; длина груди 1,45.

Сравнение. Новый вид близок к современным и ископаемым видам из группы *D. quadripunctatus* L. Отличается формой выростов эпинотума.

Материал. Голотип.

### Род *Liometopum* Mayr, 1861

Диагноз. Переднее крыло с полным жилкованием. Ячейка 2г закрытая, вершина ее удалена от края крыла. Ячейка mcu 5-угольная или 4-угольная, но в последнем случае gm не стебельчатая.

Состав. Известно 9 видов, в том числе 5 современных (2 — Неарктика, 2 — Палеарктика, 1 — Индо-малайская область) и 4 вымерших — 1 в эоцене (Балтийский янтарь), 2 — в олигоцене (Флориссант) и 1 — в миоцене (Радобой).

В миоценовых отложениях Ставропольского края (Вишневая балка) обнаружено 3 отпечатка крыльев *Liometopum* (рис. 52, в), два из которых имеют длину 9,0 мм (№ 254/576 и 254/686) и одно — 7,5 мм (№ 254/1525). Их жилкование неотлично от жилкования современных палеарктического *L. microcephalum* (Panz.) и неарктического *L. apiculatum* Mayr.

### Род *Kotshkorkia* Dlussky, gen. nov.

Название рода дано по местонахождению близ пос. Кочкорка.

Типовой вид — *Kotshkorkia laticeps* sp. nov., миоцен Киргизии.

Диагноз. Самка. Тело морщинистое. Голова широкая. Передний край наличника выпуклый. Глаза хорошо развиты, находятся приблизительно посередине головы. Петиолюс без чешуйки, с низким коническим узелком. Грудь и петииолюс без шипов или выростов.

Сравнение. У современных *Dolichoderinae* грубо скульптурированные покровы характерны только для *Dolichoderus* Lund. Описываемый род отличается от *Dolichoderus* отсутствием шипов или выростов на груди и петииолюсе и формой головы. Струйчатая скульптура отмечена также у олигоценовых *Elaeomyrmex* Saug. и *Miomymex* Saug. из Флориссанта (США), однако первый род характеризуется стройным вытянутым телом, а второй — высокой чешуйкой. Кроме того, *Kotshkorkia* отличается от всех известных родов подсемейства формой головы и переднего края наличника. Строение стебелька *Kotshkorkia* характерно для *Dolichoderinae* и не встречается у представителей других подсемейств.

Состав. Один описываемый ниже вид.

#### *Kotshkorkia laticeps* Dlussky, sp. nov.

Рис. 52г

Видовое название *laticeps* (лат.) — широкоголовая.

Голотип — ПИН № 372/433; отпечаток тела самки; Киргизия (Чон-Туз, Кочкорского района), миоцен.

Описание. Самка. Голова, наличник, бока пронотума и проподоум с отчетливыми морщинками, на остальных отделах груди морщинки не видны. На голове морщинки слегка расходящиеся. Поверхность брюшка и мезоплевры с гранулированной структурой. Длина головы приблизительно равна ширине. Высота петииолюса почти равна его длине.

Размеры, мм: длина груди 4,0; длина головы 1,8; ширина головы 2,0.

Материал. Голотип.

### ПОДСЕМЕЙСТВО FORMICINAE LATREILLE, 1802

Диагноз. Стебелек одночлениковый, как правило, с чешуйкой. Чешуйка отсутствует только у наиболее специализированных представителей подсемейства со своеобразной биологией (*Oecophylla* Fr. Smith, высшие *Cataglyphis* Först.). Брюшко без перетяжки между 1 и 2-м сегментами. Жало отсутствует. Анальное отверстие вытянуто в трубочку и окружено венчиком волосков.

Жилкование переднего крыла крайне однообразное: ячейка gm отсутствует, ячейка 2g замкнутая, дистальные ветви M и RS выходят из одного узелка. Ячейка mcu обычно имеется у представителей триб Formicini и Lasiini и всегда отсутствует у представителей триб Plagiolepidini, Camponotini, Oecophyllini и др.

Состав. 51 род, в том числе 7 родов только в ископаемом состоянии. Распространены по всему земному шару. Эоцен — современность.

### Род *Camponotus* Mayr, 1861

Состав. В современной фауне известно несколько сот видов этого рода, распространенных по всему земному шару. Известно около 10 вымерших видов из эоцена, олигоцена и миоцена Европы и Северной Америки.

В миоценовых отложениях Киргизии (Чон-Туз, Кочкорского района) найдено пять плохо сохранившихся отпечатков *Camponotus*: ПИН № 127/11 (самец, длина тела 9,5 мм), 372/288 (самец, 9,0 мм), 372/416 (самец, 10,4 мм), 372/4376 (самец, 9,0 мм), 372/448, (самец, 9,2 мм) и 372/462 (самка, 11,5 мм). Длина груди 3,7—4,5 мм. Судя по корреляциям, наблюдаемым у современных видов, длина переднего крыла самцов 7—8 мм. У одного экземпляра (рис. 53, з) заметно место прикрепления антенн и строение переднего края наличника. Судя по строению груди и переднего края наличника (отсутствии лопасти или вырезки), этот вид относится к неспециализированным представителям рода, типа современных *Camponotus* s. str. Описание вида в связи с плохой сохранностью материала не представляется возможным.

В среднемиоценовых отложениях Грузии (Сачхерский р-н, с. Бахиоти; конкский горизонт) обнаружены отпечатки тела самца (№ 3437/1, длина тела 7,5 мм) и фрагменты переднего крыла (№ 3437/11, предполагаемая длина целого крыла около 9 мм) *Camponotus* sp.

### Род *Lasius* Fabricius, 1804

Состав. В современной фауне 33 вида, распространенных в Палеарктике и Неарктике. Описано около 20 видов из эоцена, олигоцена и миоцена Европы и Северной Америки, в том числе 2 вида — из миоценовых отложений на территории СССР.

#### *Lasius vetulus* Dlussky, sp. nov.

Рис. 53а—з, 54б

Видовое название *vetulus* (лат.) — старый.

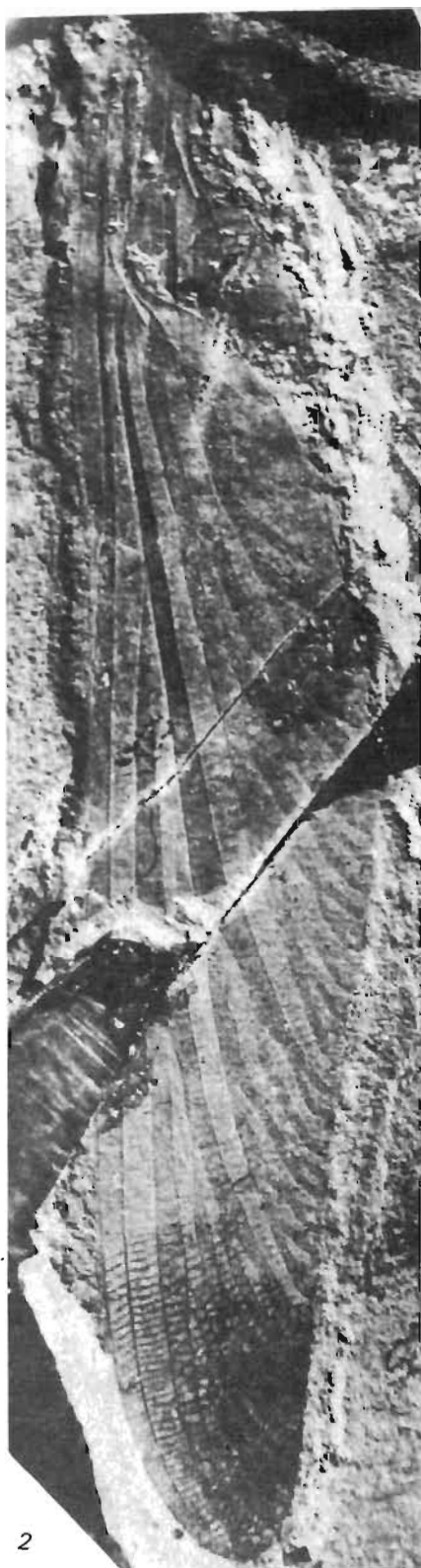
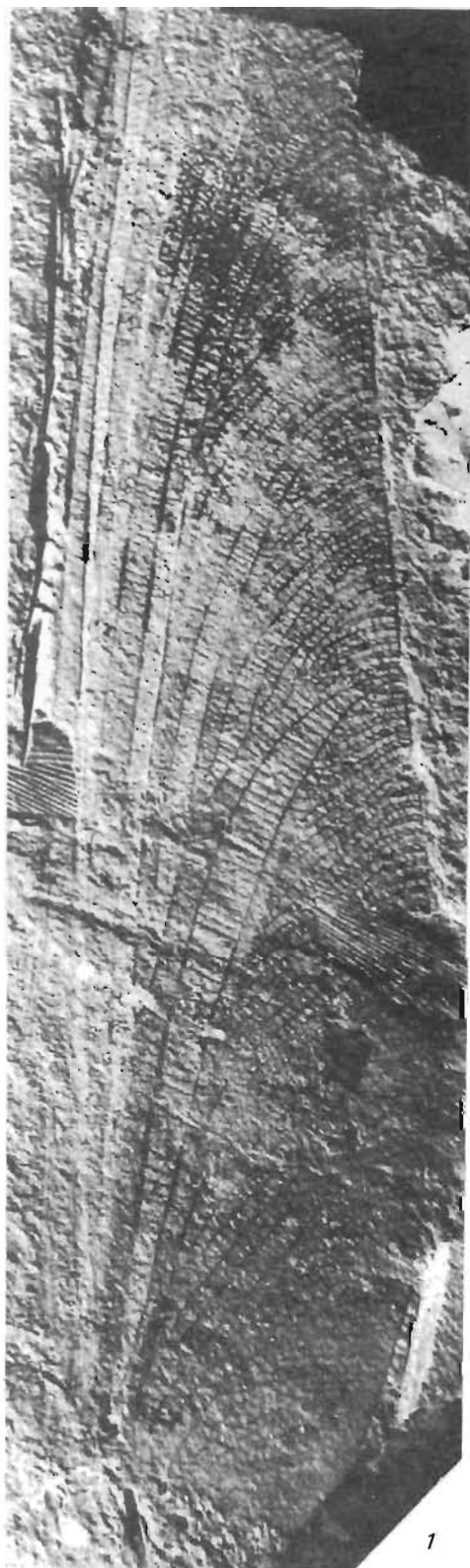
Голотип. — ПИН № 254/1440; отпечаток тела самки; Ставропольский край, местонахождение Вишневая балка, обнажение № 4; миоцен, караганский горизонт.

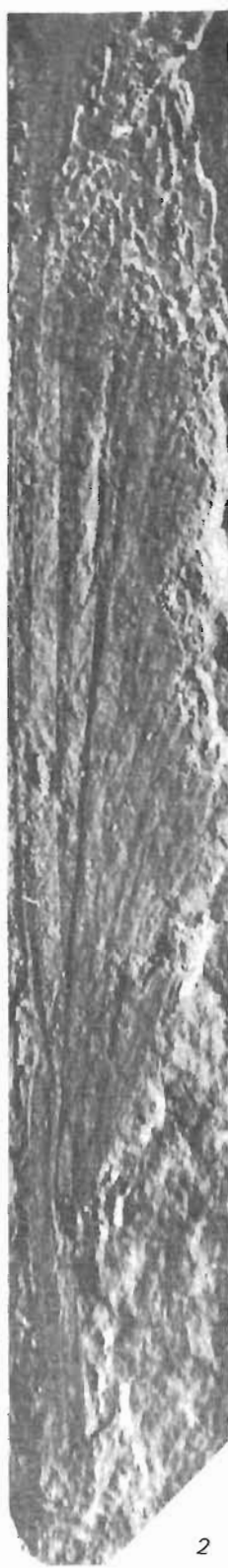
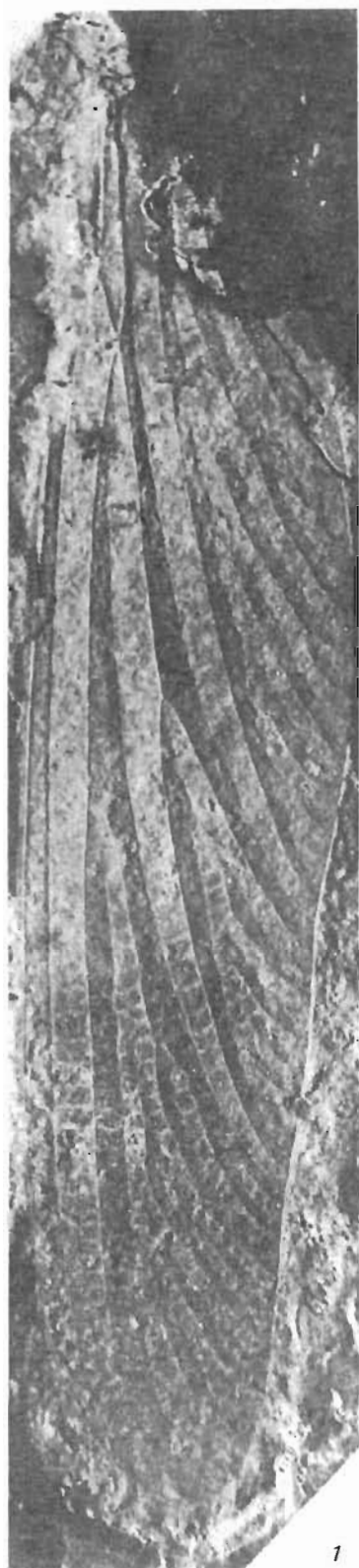
Описание. Самка. Голова широкая, длина ее приблизительно равна ширине. Затылочный край головы выпуклый. Ширина груди, видимо, приблизительно равна ширине головы. Скutum не прикрывает сверху скутеллюма. Проподеум сравнительно короткий. Брюшко массивное, длина его явственно больше длины груди.

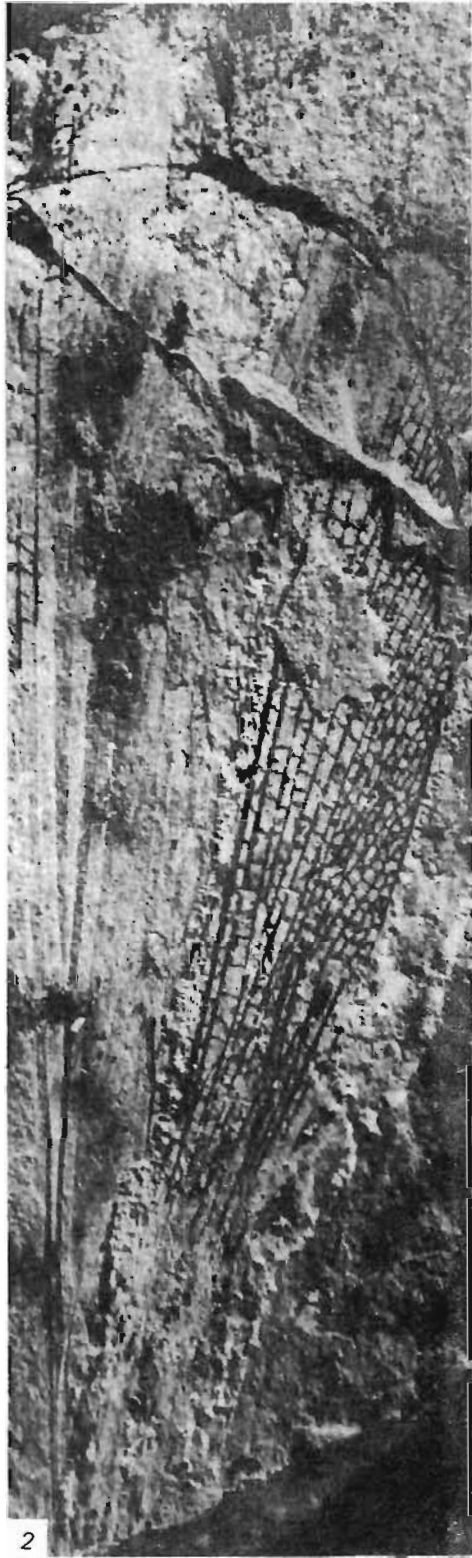
Самец. Голова уже груди, без выемки на затылочном крае. Глаза большие. Передний край наличника выпуклый. Грудь типичного для *Lasius* строения. Чешуйка высокая, в профиль с округленной вершиной, выпуклой передней поверхностью и прямой задней. Переднее крыло как у самки или с редуцированной ячейкой mcu (3 из 20 отпечатков).

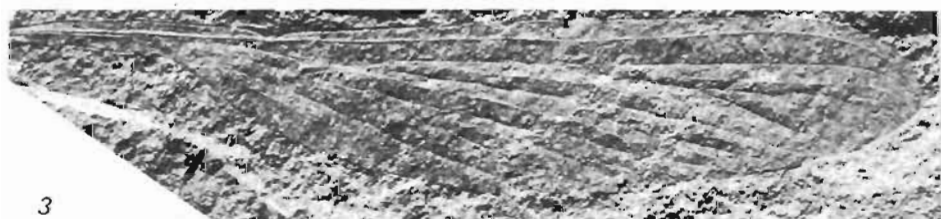
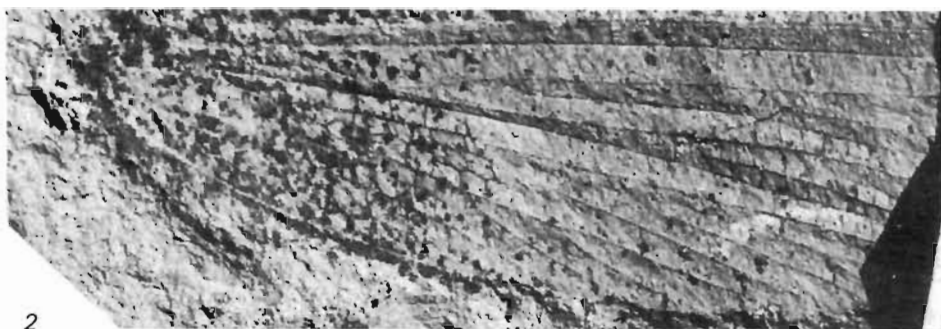
Размеры, мм: длина тела самки 7—8 (голотип 7, 8), самца 4—5 (аллотип 4, 5); длина груди самки (голотип) 2,5, самца (аллотип) — 2,0; длина переднего крыла самца 4—5, самки 6—7.

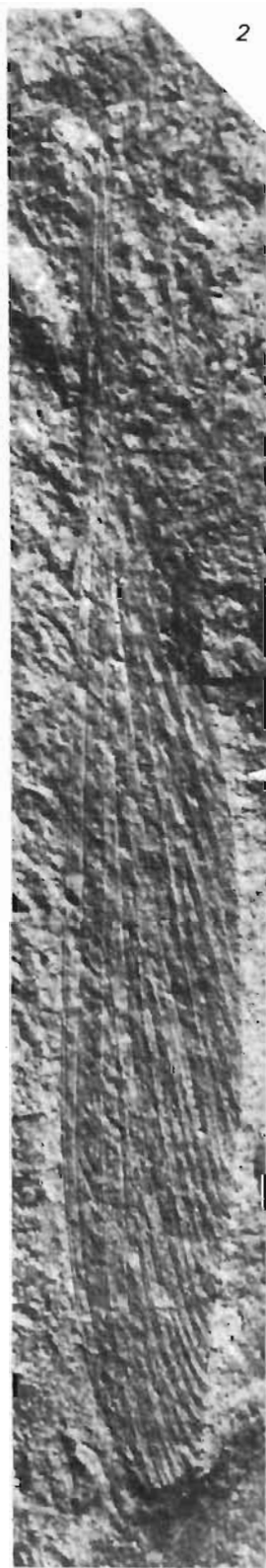
Сравнение. Современные виды *Lasius* можно разделить на 2 большие группы. У представителей подродов *Lasius* s. str. и *Cautolasius* Wilson самки основывают новые семьи самостоятельно. Для самок этих муравьев (рис. 54, а) характерны крупные общие размеры, сравнительно маленькая голова (ширина ее меньше ширины груди) с прямым или слабо выемчатым затылочным краем, массивный скutum, прикрывающий сверху переднеспинку (связано с развитием крыловой мускулатуры) и массивное брюшко, длина которого явственно больше длины груди (необходимость создания запаса пищи на время одиночного существования самки).









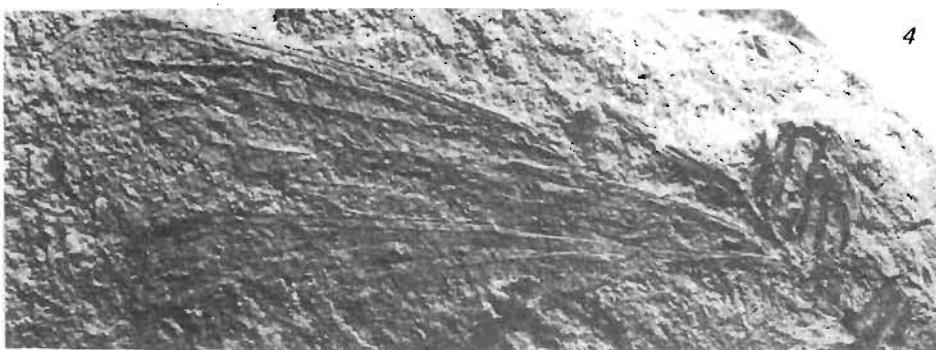
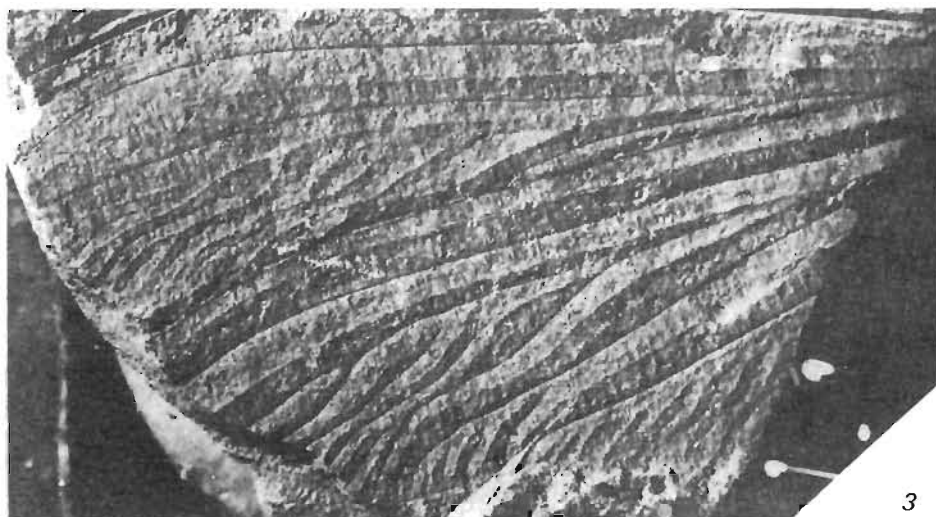


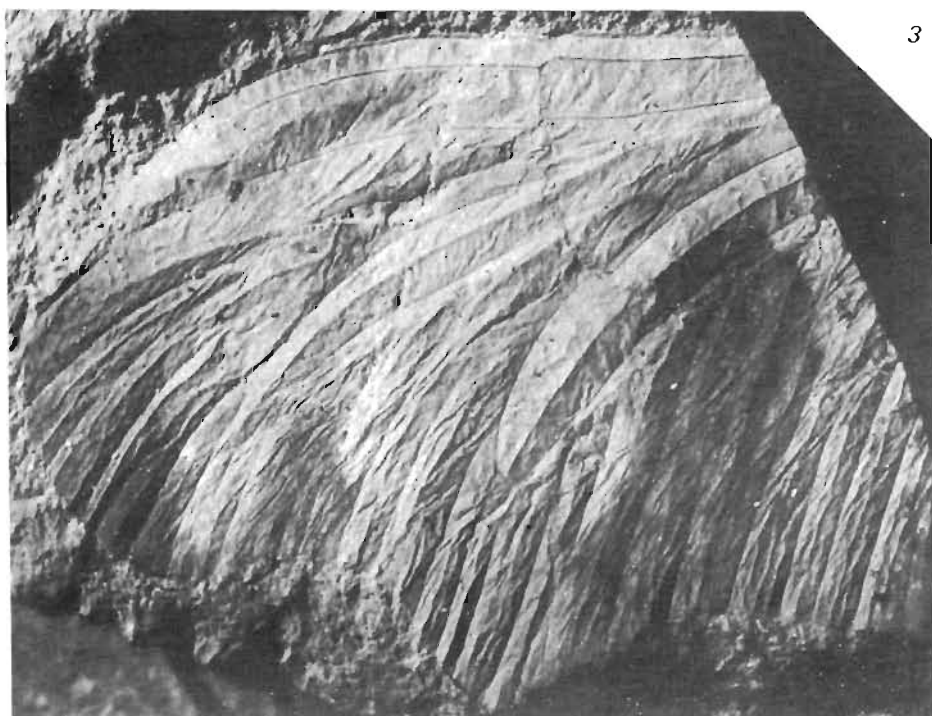
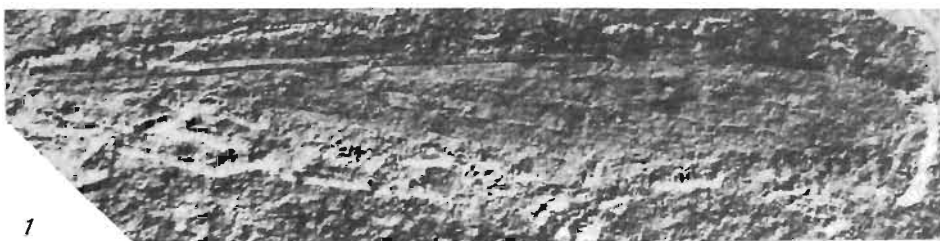


1

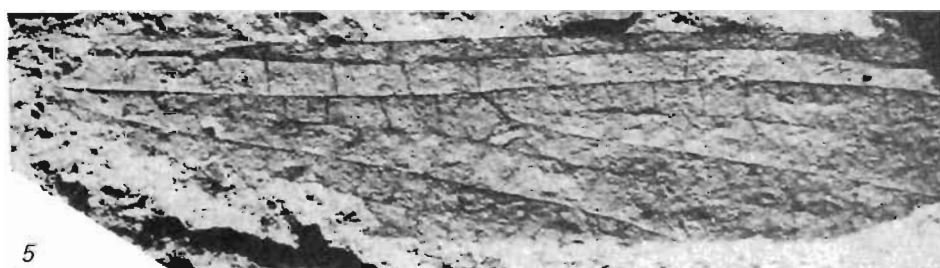
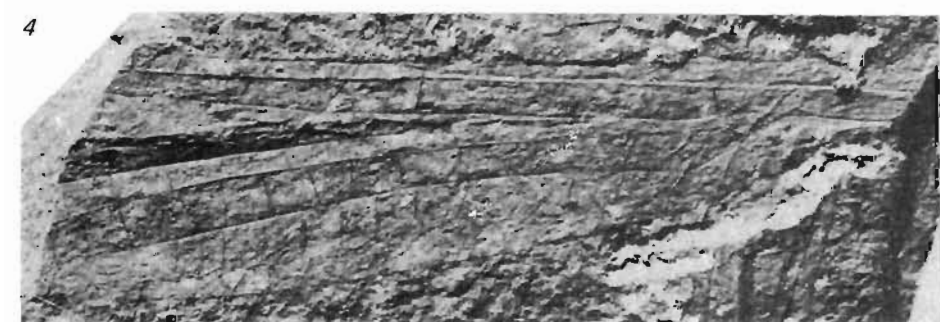
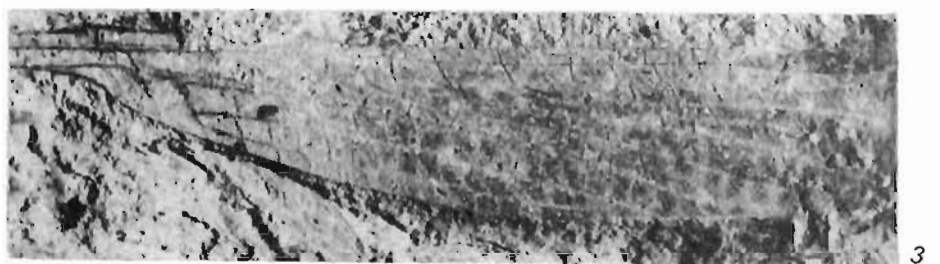
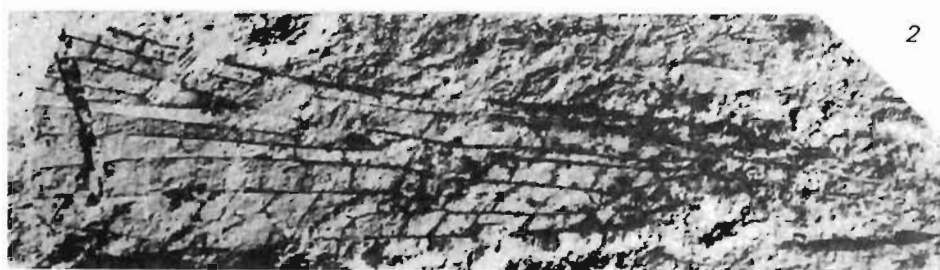
2









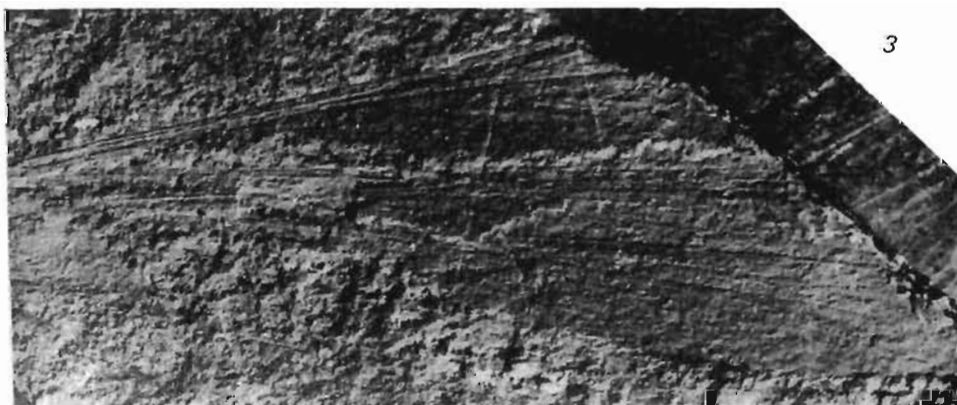




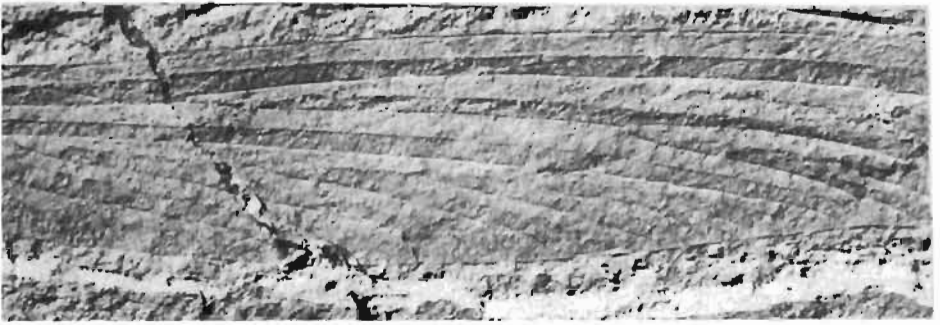
1



2



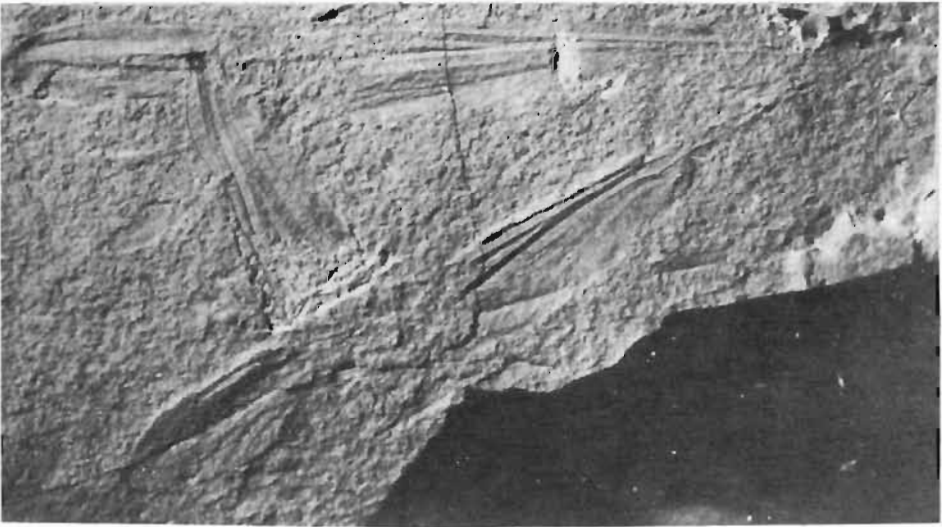
3



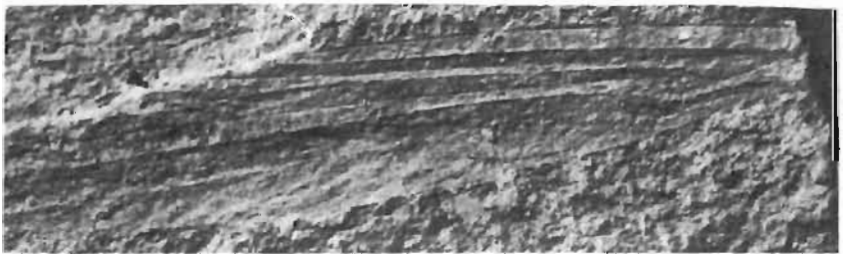
1



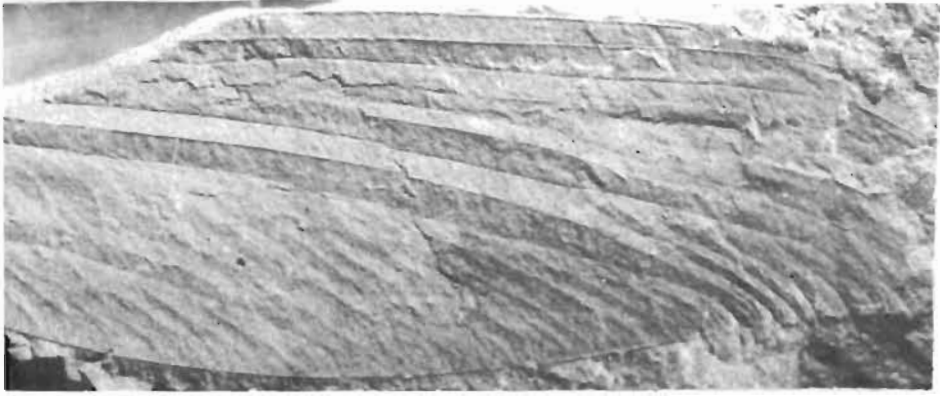
2



3



4



1



2



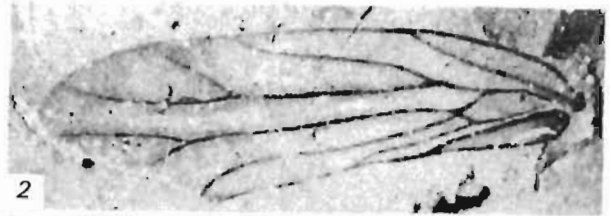
3



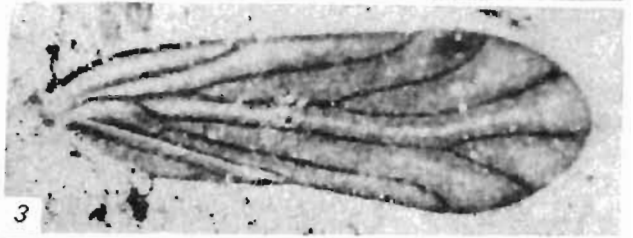
4



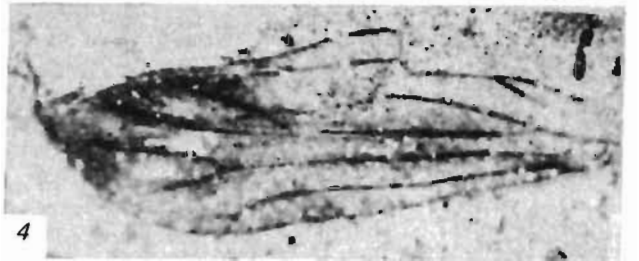
1



2



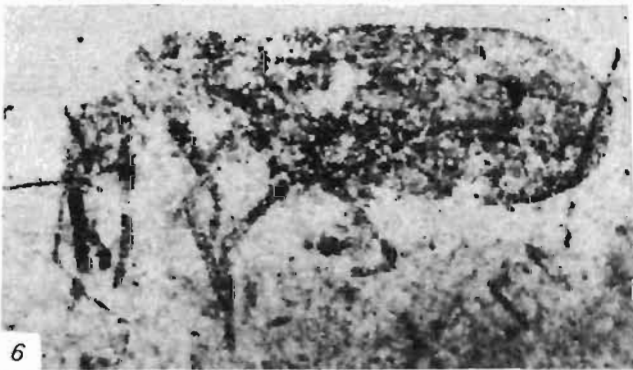
3



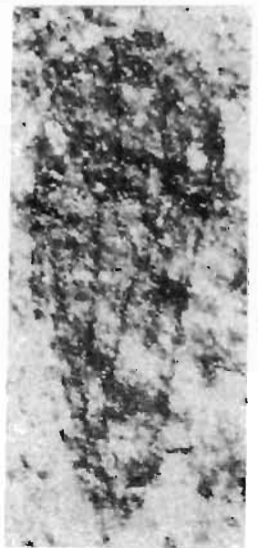
4



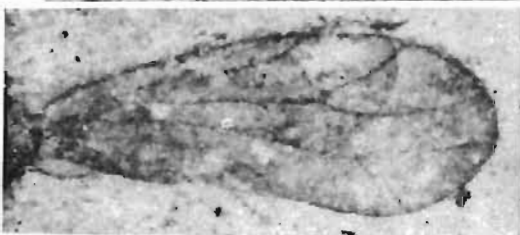
5



6

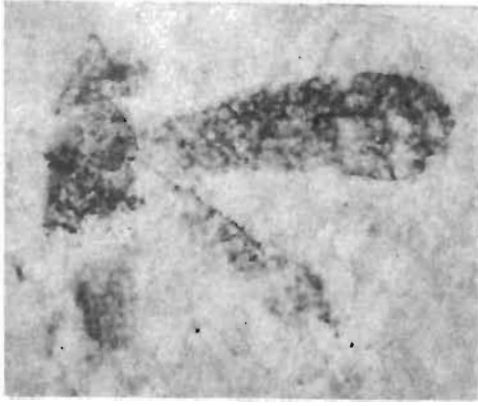


7

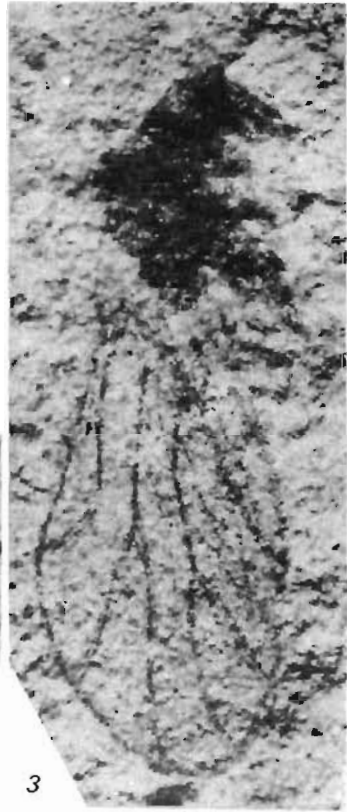


8

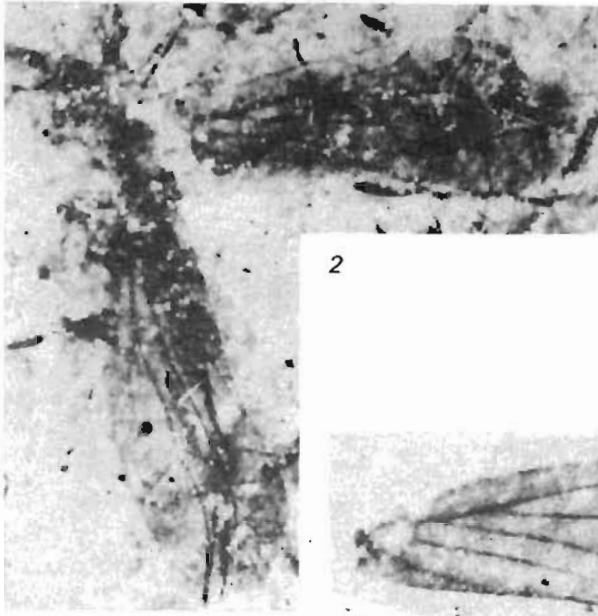




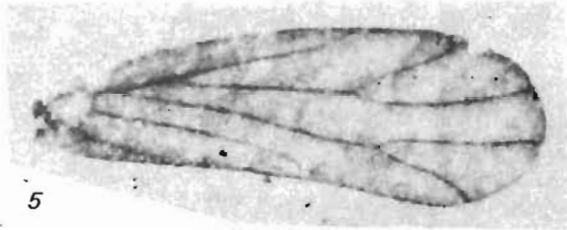
1



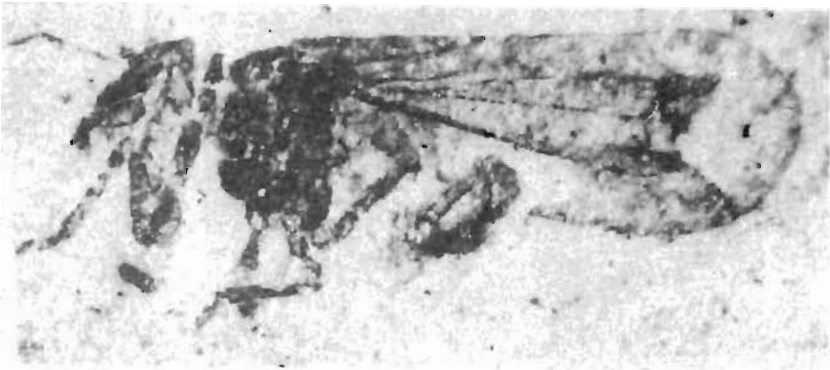
3



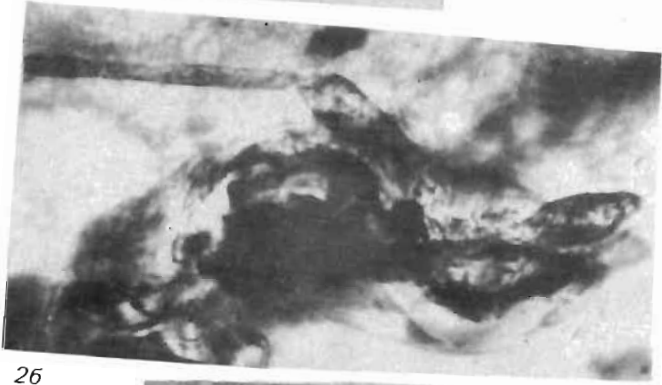
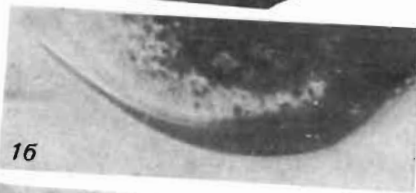
2

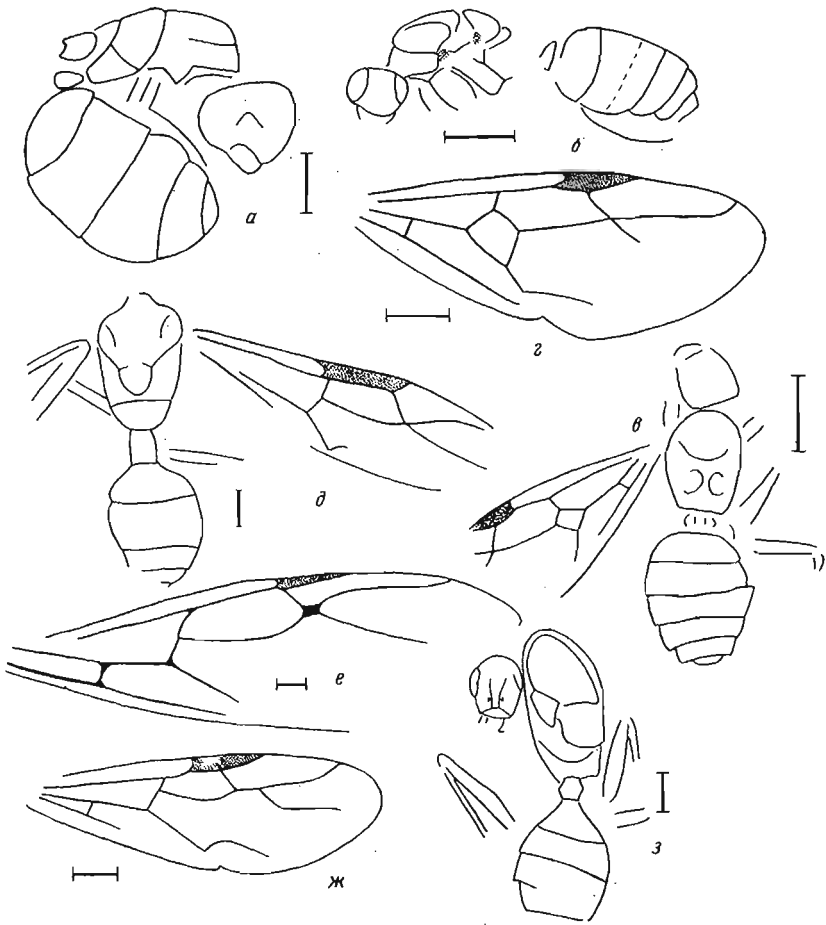


5



4



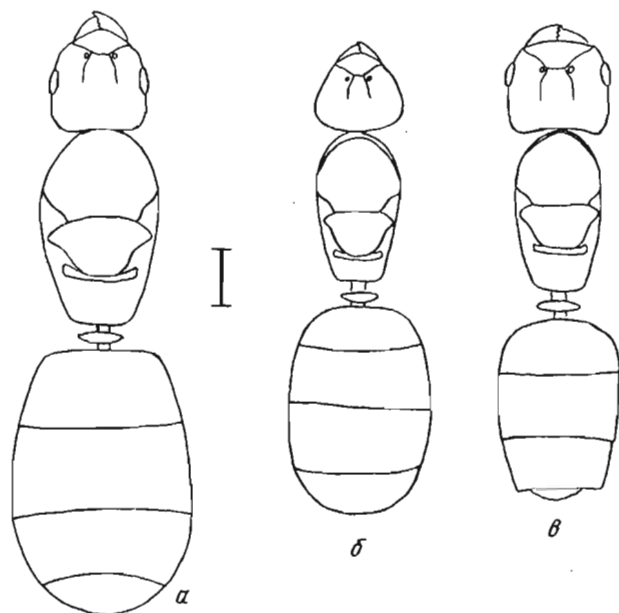


Р и с. 53. Formicinae

а, б, в, г — *Lasius velutus* sp. n.: Ставропольский край (Вишневая балка, обозначение № 4); миоцен: а — голотип (самка), № 254/1440, б — аллотип (самец), № 254/2898, в — паратип (самец), № 254/2903, г — переднее крыло самки № 254/2944, д — „*Camponotites*“ sp., самец № 254/2414, Ставропольский край (Вишневая балка, обозначение № 2, слой XVI), миоцен, е — „*Camponotites*“ *macropterus* sp. n., переднее крыло, голотип, № 254/2880, Ставропольский край (Вишневая балка, обозначение № 3, слой IX), миоцен, ж — „*Camponotites*“ sp., переднее крыло, № 254/2485, ставропольский край (вишневая балка, обозначение № 1, слой IX), миоцен, з — *Camponotus* sp., самец, № 372/4276, Киргизия (Чон-туз), миоцен.

Размеры самок и самцов сильно различаются: так у *L. (Cautolasius) flavus* (F.) длина переднего крыла самцов 3,5—4,7 мм, а у самок 7,5—9,2 мм. Самки представителей подродов *Austrolasius* Faber, *Dendrolasius* Ruzs. и *Chthonolasius* Ruzs. основывают новые семьи паразитически в гнездах *Lasius* s. str., что привело к дегенерации самок. Крайней степени эта дегенерация достигает у *Austrolasius*, где самки, самцы и рабочие имеют приблизительно одинаковые размеры. У *Dendrolasius* и *Chthonolasius* самки крупнее самцов, но различия эти меньше, чем у *Lasius* s. str. и *Cautolasius*. Длина переднего крыла самцов этих муравьев около 4,5 мм, а самок *L. (Dendrolasius) fuliginosus* (Latr.) — 6,0—6,6 мм, *L. (Dendrolasius) spathepus* Whlg — 5,6—6,5 мм, *L. (Chthonolasius) umbratus* (Nyl.) — 5,2—6,3 мм. Для самок этих двух подродов (рис. 54, в) характерна относительно большая голова (ширина ее больше ширины груди) с выемчатым затылочным краем, слабая грудь (скутум не прикрывает или едва прикрывает переднеспинку) и маленькое брюшко (длина его у молодых особей приблизительно равна длине груди или меньше).

У *Lasius velutus* (рис. 54, б) отношение размеров груди и брюшка приближается к таковому у *Lasius* s. str. и *Cautolasius*, что указывает на самостоятельное образование новых семей. В то же время размерные различия самок и самцов меньше, чем у современных *Lasius* s. str. и *Cautolasius*, и сходно с таковым у паразитических подродов. Пропорциями головы этот муравей также напоминает *Dendrolasius*, хотя и хорошо отличается от них выпуклым затылочным краем.



Р и с. 54. Сравнение пропорций тела у самок современных видов *Lasius* F. и миоценового *Lasius vetulus* sp. n.

*a* — *L. (Lasius) alienus* (Först.); *б* — *L. vetulus* sp. n., реконструкция; форма головы и длина тергитов как у голотипа, ширина тергитов определена на основании корреляции, наблюдаемых у современных видов; *в* — *L. (Chthonotus) umbratus* Nyl.

Таким образом, *Lasius vetulus*, по-видимому, может рассматриваться как общая предковая форма, как самостоятельно основывающих новые семьи, так и социально-паразитических *Lasius*.

**З а м е ч а н и е.** Из сарматского горизонта миоцена Закарпатской УССР (Березовский массив) Ю. М. Залесским [1949] был описан самец *Lasius tertarius* G. Zal. Ни один из признаков этого муравья не позволяет отличить его от самцов какого-либо современного или вымершего вида рода *Lasius*.

**М а т е р и а л.** Голотип; аллотип — отпечаток тела самца ПИН № 254/2898, Вишневая балка, Ставропольский край, обнажение № 4, караганский горизонт миоцена; паратипы — в том же обнажении, что и голотип и аллотип, № 254/2871 (самка), 254/2875 (самец), 254/2903 (самец). Помимо этого в Вишневой балке найдено 25 отпечатков передних крыльев *Lasius*, разбивающихся по размерам следующим образом: 3,8—4,2 мм — № 254/391, 379а, 546, 1462, 2860; 4,3—4,7 мм — № 254/232, 246, 269, 287, 510, 805, 2855, 2856а, 2885, 2889; 4,8—5,2 мм — № 254/519, 556, 2888; 5,8—6,2 мм — № 254/526а, 2846; 6,3—6,7 мм — № 254/2634, 2881, 2899, 2944; 6,8—7,2 мм — № 254/3096. Такой характер распределения, несомненно, указывает на то, что крылья принадлежат самцам (4—5 мм) и самкам (6—7 мм). Соотношение полов (21 : 9) близко к соотношению 3 : 1, характерному для социальных перепончатокрылых. Можно предположить, хотя и без полной уверенности, что все найденные крылья принадлежали особям одного или нескольких близких видов.

### Род *Formica* Linnaeus, 1758

**Д и а г н о з.** Антенны рабочих и самок 12-члениковые, самцов — 13-члениковые; прикрепляются у заднего края наличника. 2—5 членики жгутика усика длиннее 6—11. Лобные валики расходящиеся. Лобная площадка четко ограничена. Жвалы массивные; вершинный зубец жвал лишь немного больше предвершинного. 4-й членик нижнечелюстных щупиков приблизительно равен 5-му. Ячейка тси имеется. Самцы лишь немного меньше самок.

**С о с т а в.** В современной фауне около 200 видов, распространенных в Палеарктике иNearктике. Известно много вымерших видов из эоцена, олигоцена и миоцена Европы и Северной Америки. Все вымершие виды относятся к наиболее примитивному из современных подродов *Serviformica* For. и вымершему подроду *Proloformica* Dluss.

*Formica (Serviformica) martynovi* (Popov), comb. nov.

*Lasius martynovi*: Попов, 1932, с. 19—20, рис. 2—3. ПИН № 3546/1; Грузия, Ормсты, окр. Гори, миоцен, сармат.

Описание. Самка. Голова прямоугольная с почти параллельными сторонами; длина ее несколько больше ширины. Затылочный край прямой. Скапус на  $\frac{1}{5}$  выдается за затылочный край головы. 2—5 членики жгутика длиннее, чем 6—11. Глаза посредине боков головы. Жвалы широкие, массивные. Грудь шире головы, массивная, скутум не покрывает сверху переднеспинки. Крыло с ячейкой тси. Брюшко массивное, как у *Formica fusca* L.

Размеры, мм: длина головы 2,0; ширина головы 1,75; длина груди 2,25; длина от основания переднего крыла до вершины птеростигмы 6,5.

Систематическое положение. По строению жгутика усика и общим пропорциям тела этот вид должен быть отнесен не к роду *Lasius*, а к подроду *Serviformica* рода *Formica*. Поскольку самки современных *Serviformica* различаются по характеру хетотаксии, скульптуре и окраске, а на отпечатке эти признаки не видны, сравнение *F. martynovi* с другими видами подрода невозможно.

*Formica* sp. vel. *Lasius* sp.

В среднемиоценовых отложениях Грузии (Сачкорский р-н, с. Бахоти; конкский горизонт) найдено переднее крыло длиной 7 мм (ПИН № 3437/10), которое, судя по жилкованию, принадлежало *Formica* или самке *Lasius*.

СЕМЕЙСТВО FORMICIDAE INCERTAE SEDIS

В отложениях Ставрополя (Вишневая балка, караганский горизонт миоцена) найдено 2 фрагмента передних крыльев муравьев (ПИН № 254/2892, 2895) с ячейкой тси (*Paraphaenogaster* или самки *Lasius*) и 13 отпечатков задних крыльев (ПИН № 254/836, 1097, 1106, 2268, 2406, 2522, 2621, 2866, 2874, 699, 2845, 224/36). Последние три отпечатка, судя по размерам, принадлежали «Camponotites».

Род «*Formicites*»

Рис. 55

Диагноз. Стебелек одночлениковый; брюшко без перетяжки между 1 и 2 сегментами (Formicinae или Dolichoderinae).

Материал. В миоценовых отложениях Киргизии (Чон-Туз, Кочкорского района) найдено 9 отпечатков тела муравьев плохой сохранности, длиной 4—5 мм (ПИН № 127/114; 372/43, 300, 401, 446, 452, 454, 781), 6 мм (ПИН № 372/437a) и 7-7,5 мм (ПИН № 372/373, 419, 420, 426).

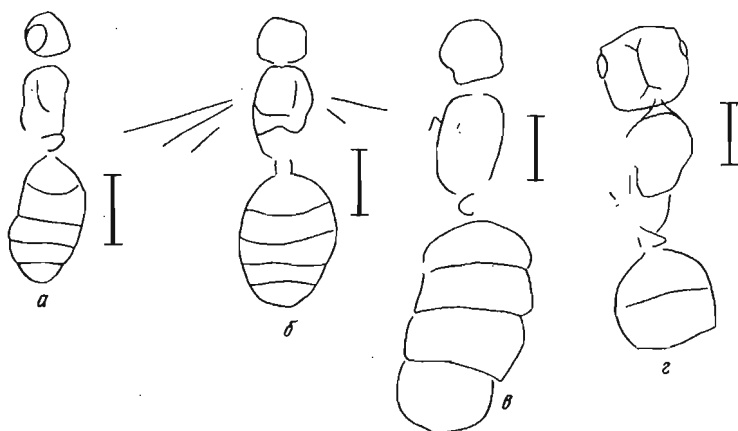


Рис. 55. Formicidae incertae sedis, Киргизия (Чон-Туз), миоцен

а — № 127/114; б — № 372/454; в — № 372/426; г — № 372/437a

## Род «*Camponotites*»

Рис. 53*д, е, ж*

**Д и а г н о з.** Переднее крыло с замкнутой ячейкой 2г и без ячеек гт и тси. Наружные ветви RS и M выходят из общего узелка. Такие крылья характерны для всех представителей триб Plagiolepidini, Camponotini и Oecophyllini подсемейства Formicinae.

**М а т е р и а л.** В миоценовых отложениях Ставропольского края (Вишневая балка) найдено 11 отпечатков крыльев и фрагмент тела самца без головы с передним крылом (ПИН № 254/2414, рис. 53, *д*). По размерам крылья разбиваются на следующие группы: 6—6,9 мм (№ 254/2851, 2858, 2862), 7—7,9 мм (№ 254/2485, 2853, 2879), 8—8,9 мм (№ 254/2414, 2418, 2847), 9—10 мм (№ 254/1468, 2902) и 16,7 мм (№ 254/2880). Судя по изменчивости, эти крылья должны были принадлежать по меньшей мере трем разным видам.

„*Camponotites*” *macropterus* Dlussky, sp. nov.

Рис. 53*е*

**Н а з в а н и е** *macropterus* (греч.) — с большими крыльями.

**Г о л о т и п** — ПИН № 254/2880; Ставропольский край (Вишневая балка, обнажение № 3, слой IX), миоцен (караганский горизонт).

**О п и с а н и е.** Крылья с замкнутой ячейкой 2г; ячейки гт и тси отсутствуют. Внешняя ветвь RS изогнута к переднему краю крыла. Длина крыла от основания до вершины ячейки 2г — 16,7 мм.

**С р а в н е н и е.** Отличается от всех известных видов Палеарктики и Неарктики формой ячейки 2г и необычайно крупными размерами. У *Camponotus xerxes* For., самого крупного муравья Палеарктики, длина крыла самки 13—15 мм.

**М а т е р и а л.** Голотип.

\* \*  
\*

Из 114 отпечатков муравьев, обнаруженных в миоценовых отложениях на территории СССР, подавляющее большинство найдено в Ставропольском крае (Вишневая балка — 92 экз., Темнолесская — 2 экз.) (табл. 1) и в Киргизии (Чон-Туз — 22 экз.). Хотя объем изученного материала не так уж велик, он все же позволяет сделать некоторые выводы о структуре сообществ муравьев на территории Евразии в миоцене. Прежде всего бросается в глаза, что в миоцене Ставрополя соотношение подсемейств близко к современному. Из табл. 2 видно, что в верхнем мелу доминировали представители Sphesocampinae и Ponerinae. В эоцене Европы и олигоцене Северной Америки более 60% фауны муравьев составляли представители Dolichoderinae и около 30% — Formicinae. В миоценовых отложениях Ставрополя доминируют Formicinae (52%) и Murgicinae (41%), что очень близко к современному соотношению подсемейств в большинстве биогеоценозов Палеарктики. В качестве примера в таблице приведены данные автора по хвойно-широколиственному лесам Южного Приморья и саксауловым лесам дельты Мургаба.

Более детальный анализ распределения отпечатков муравьев по слоям (табл. 3) показывает, что в течение миоцена состав фауны муравьев на территории Ставрополя менялся. В самых нижних слоях (слой XVI обнажения № 2), возможно относящихся к чокракскому горизонту миоцена [Беккер-Мигдисова, 1964], найдены только крылья «*Camponotites*», тогда как в средних и верхних слоях крылья такого типа составляли всего 6%. Этот факт можно истолковывать двояко. С одной стороны различия могут объясняться сезонными различиями в условиях захоронения: известно, что у всех современных палеарктических *Camponotus* вылет крылатых особей происходит весной, тогда как у большинства других муравьев — летом или осенью. Этому предположению противоречит высокая численность *Номоптера* (35,4% всей фауны), массовое размножение которых обычно наблюдается во второй половине лета. С другой стороны, возможно, что в это время здесь существовала своеобразная фауна муравьев, где доминировали крупные Formicinae, не имеющая аналогов в современной фауне Палеарктики, но, возможно,

Таблица 1

Изменчивость крыльев у *Paraphaenogaster* (обозначения индексов на рис. 1)

Местонахождение	Слой	Обнаже- ние	Колл., №	Длина крыла	Индекс				
					I <sub>сua</sub>	I <sub>су</sub>	I <sub>rs.n</sub>	I <sub>msu</sub>	I <sub>г</sub>
Темнолесская	—	—	254/2912	12	1,5	1,8	2,3	2,7	1,6
Вишневая	XI	1	254/2738	8	1,4	—	1,8	3,1	1,5
балка									
То же	XI	1	254/2739	7,5	1,3	2,1	2,3	2,0	1,5
» »	XI	1	254/2740	7	1,6	3,7	1,6	1,8	0,7
» »	XI	2	254/1087	9	—	—	1,8	2,5	1,0
» »	XI	2	254/2852	6,8	1,5	2,2	1,6	2,6	1,8
» »	IX	1	254/2473	8*	1,5	1,8	1,9	4,8	1,0
» »	IX	1	254/2510	8*	—	—	1,5	1,7	0,8
» »	IX	1	254/2516	7,7	1,5	2,1	1,7	1,8	0,7
» »	IX	2	254/2371	8,6	—	—	1,5	1,8	2,5
» »	IX	2	254/2391	6,5*	—	—	1,7	2,0	2,0
» »	IX	2	254/2843	8	1,4	2,2	2,2	1,8	1,6
» »	IX	2	254/2849	7	—	—	1,5	2,2	1,8
» »	IX	2	254/2850	7,5	1,3	1,8	1,9	1,8	1,8
» »	IX	2	254/2873	9*	1,5	2,0	1,8	2,2	1,5
» »	VIII	1	254/2894	9	—	1,8	2,0	2,0	2,0
» »	V	1	254/2922	7,5	1,4	2,0	1,7	1,9	1,3
» »	V	2	254/2415	7,3	1,4	1,7	2,1	1,9	—
» »	I	1	254/1496	6,2	1,4	2,1	1,5	1,9	1,5
» »	—	4	224/146	7*	—	—	1,5	2,6	1,4
» »	—	4	254/380	6*	1,4	1,7	2,3	1,9	—
» »	—	4	254/457	11,9	1,4	1,8	2,0	2,4	2,0
» »	—	4	254/2558	11*	—	—	—	—	—
» »	—	4	254/2884	11*	—	—	1,5	1,9	1,4
» »	—	4	254/2887	11,5*	1,4	1,8	2,0	2,6	1,2
» »	—	4	254/2900	10,5	1,5	1,9	1,8	2,0	1,3
» »	—	4	254/2923	9,5*	—	—	2,0	3,0	1,0
» »	—	4	254/2968	9,5*	1,4	1,9	1,6	2,2	—
» »	—	4	291/16	11,5	1,5	2,0	1,8	2,8	1,2
» »	?	1	224/213	8,5	1,4	2,1	2,8	2,2	1,6
» »	?	?	254/1517	10	1,5	1,8	2,2	2,5	1,5
» »	?	?	254/2378	11	—	—	—	—	—

\* Размеры вычислены на основании корреляций.

Таблица 2

Соотношение представителей различных подсемейств муравьев (Formicidae) в прошлом и в современных биогеоценозах Палеарктики [использованы данные Carpenter, 1930; Длусский, 1975а, б; Длусский, Купянская, 1972]

Подсемейство муравьев	Верхний мел		Эоцен (Балтийский янтарь)		Олигоцен (Флориссант)		Миоцен (Ставрополь)		Современность	
	кол.	%	кол.	%	кол.	%	кол.	%	Хвойно-широколи- ственные леса Ю. Приморья	Саксаульники дельты Мургаба
									%	%
Sphocomyrminae	7	58	0	0	0	0	0	0	0	0
Ponerinae	3	25	112	1,0	2	0,1	2	2,7	1	0
Pseudomyrmecinae	0	0	18	0,1	2	0,1	0	0	0	0
Myrmicinae	0	0	214	1,8	207	3,7	30	40	17—33	52—85
Dolichoderinae	? 2	17	7508	64,3	3505	63,3	3	4	1	1
Formicinae	0	0	3827	32,8	1818	32,8	40	53,3	67—83	15—48
Всего муравьев	12		11679		5534		75			

Распределение муравьев (ориг.) и некоторых других насекомых [Беккер-Мигдисова, горизонт, миоцена)

Группа насекомых	Обнажения № 1, 2, 3,						
	XVI		XI		IX		VIII
	кол.	%	кол.	%	кол.	%	кол.
Всего насекомых	361	100	79	100	717	100	5
Isoptera	2	0,6	0	0	0	0	0
Homoptera	123	35,4	6	7,6	146	20,4	1
В том числе							
Aphidae	4		2		18		0
Psyllidae	120		3		139		0
Diptera	67	18,5	15	19,0	173	24,1	1
Lepidoptera	0	0	0	0	7	1,0	0
Formicidae	7	1,9	5	7,9	19	2,5	1
В том числе							
«Ponerites»	0		0		0		0
Paraphaenogaster	0		5		9		1
Liometopum	0		0		2		0
Lasius	0		0		5		0
«Camponotites»	7		0		3		0

напоминающая фауну современных африканских саванн, где довольно высок удельный вес *Camponotus* [Lévioux, 1966]. В пользу этого предположения говорит нахождение *Acacia pascalugiana* Ung. в чокракском (?) горизонте Темнолесской и нахождение только в XVI слое Вишневой балки листоблошек *Petrocizzia andrianovae* Beck.-Migdisova (единственный современный вид рода обитает в саваннах Южной Африки) и *Agonosцена marmorea* Beck.-Migdisova (современные виды рода — обитатели ксерофитного редколесья Средиземноморья) [Беккер-Мигдисова, 1964].

В XI слое обнажений № 1, 2, 3 Вишневой балки (караганский горизонт миоцена) найдено 19 отпечатков муравьев, в том числе 9 — *Paraphaenogaster*, 5 — *Lasius*, 3 — «*Camponotites*» и 2 — *Liometopum*. В IX, VIII и V слоях обнажений № 1, 2, 3 найдены только отпечатки *Paraphaenogaster*. В наиболее молодом обнажении № 4 (караганский горизонт, выше слоя I обнажения № 2), хотя состав мирмекофауны приблизительно тот же, что и в IX слое, соотношение групп существенно отличается: из 35 найденных отпечатков 21 — *Lasius*, 10 — *Paraphaenogaster* и 2 — *Liometopum*.

Различия в соотношении *Lasius* и *Paraphaenogaster* в обнажении № 4 и в IX слое обнажений № 1, 2, 3 трудно объяснить различиями в условиях захоронения по следующим причинам.

1. Поскольку в одних и тех же слоях откладывались «*Camponotites*» (вылет крылатых скорее всего весной), *Liometopum* (вылет в середине лета) и *Lasius* (лет в середине и второй половине лета), отложение шло более или менее равномерно в течение сезона.

2. Различия в плотности покровов *Lasius* и *Paraphaenogaster* не могут сказываться на сохранности отпечатков, поскольку всюду сохраняются главным образом крылья муравьев.

3. Различия могут быть связаны с различиями в размерах насекомых и удалением места захоронения от берега: в удаленных от берега участках должно попадать в воду относительно большее количество мелких насекомых. Поскольку *Paraphaenogaster* крупнее *Lasius*, обнажение № 4 должно было бы находиться дальше от берега. Однако, если посмотреть на соотношение крупных и мелких особей в пределах рода, мы увидим скорее обратную картину: из пяти особей *Lasius*, найденных в IX слое, лишь один — самка, а из 21 особи в обнажении № 4 — 9 самок. Выше указывалось, что крылья *Paraphaenogaster* из обнажения № 4 также отличаются более крупными размерами.

Попытаемся представить, как выглядела структура комплексов муравьев в биогеоценозах IX слоя и обнажения № 4. Такой анализ возможен, поскольку



Таблица 3

1964] по слоям обнажений Вишневой балки (Ставропольский край, караганский горизонт

Крупный зольный и карбонатный горизонт (с 2-3 м) - Соловьев

по слоям						Обнажение № 4		
VII		V		III	I			
кол.	кол.	%	кол.	кол.	%	кол.	%	
2	158	100	37	271	100	1265	100	
0	3	1,9	0	0	0	13	1,0	
0	5	3,2	1	44	16,4	72	5,7	
0	3		0	42		38		
0	1		1	2		24		
1	47	29,7	8	91	33,5	617	48,7	
0	7	4,4	1	5	1,8	21	1,6	
0	2	1,4	0	2	0,7	34	2,7	
0	0		0	1		1		
0	2		0	1		10		
0	0		0	0		0		
0	0		0	0		20		
0	0		0	0		2		

муравьи, вследствие социального образа жизни, практически не имеют конкурентов и поэтому в любом биогеоценозе существуют как автономный коадаптивный комплекс. На территории Палеарктики существует три основных типа коадаптивных комплексов муравьев — аридный, гумидный и семиаридный (степной). В аридном комплексе [Длусский, 1975б] все муравьи являются герпетобиятами, т. е. собирают пищу на поверхности почвы. Деление биогеоценоза между муравьями осуществляется за счет пищевой специализации. Во-первых, существуют четыре группы, четко различающиеся по характеру питания: карпофаги, или фитофаги (все пустынные *Myrmicinae* кроме *Crematogaster*), питающиеся семенами, дневные зоонекрофаги (все *Dolichoderinae* и *Formicinae*, кроме *Camponotus*), питающиеся трупами насекомых (главным образом трупами муравьев-карпофагов) и изредка — живыми подвижными насекомыми, ночные зоофаги (*Camponotus*), питающиеся линяющими или ночными малоподвижными насекомыми с мягкими покровами (главным образом термитами) и афидофаги (*Crematogaster*), питающиеся главным образом тлями. Зоофаги часто используют в пищу экскременты *Homoptera*. Во-вторых в каждом аридном биогеоценозе встречается по несколько видов карпофагов и дневных зоонекрофагов, резко отличающихся размерами рабочих особей. Одновременное существование разных представителей одной трофической группы оказывается возможным потому, что размер рабочих тесно скоррелирован с размером добычи. Как правило, наиболее многочисленными в аридных биогеоценозах бывают карпофаги.

В гумидных биогеоценозах состав пищи у всех видов приблизительно одинаков: трупы насекомых, малоподвижные насекомые с мягкими покровами, экскременты *Homoptera*, главным образом тлей, и семена растений-мирмекохоров. Муравьи делят между собой биогеоценоз по вертикали: каждый вид добывает пищу преимущественно в одном ярусе [Арнольди, 1937; Сейма, 1971]. Геобияты (подроды *Cautolasius* и *Chthonolasius* рода *Lasius*) добывают пищу преимущественно в почве, стратобияты (большинство *Myrmicinae*) — в подстилке, герпетобияты (подрод *Lasius* s. str. рода *Lasius*, *Tapinoma*, некоторые *Formica* и *Camponotus*) — на поверхности почвы, хортобияты (некоторые *Formica*) — в траве и дендробияты (*Dolichoderus*, большинство *Camponotus* лесной зоны, некоторые *Myrmicinae*) — в кронах и на стволах деревьев. Помимо этого в лесных биогеоценозах, как правило, имеются виды с охраняемой территорией или виды-доминанты, зона деятельности которых занимает несколько ярусов. Для этих муравьев характерны высокая численность семей (сотни тысяч и даже миллионы особей), большая (до нескольких га) кормовая территория, защищаемая от других семей видов-

доминантов, и система дорог, соединяющих главное гнездо с гнездами-филиалами и с кормовыми деревьями. Расположение гнезд, дорог, кормовых участков видов-доминантов определяет распределение гнезд других видов муравьев [Kaszmarek, 1953; Стебаев, Резникова, 1974]. Более древними представителями этой группы являются виды *Liometopum* и подрода *Dendrolasius* рода *Lasius*, а более молодыми — виды подрода *Formica* s. str. рода *Formica* (рыжие лесные муравьи). В лесных гумидных биогеоценозах наиболее многочисленными являются герпетобионты, стратобионты и виды-доминанты, а в луговых — геобионты, стратобионты и герпетобионты. В зависимости от характера растительности соотношение этих групп может меняться.

Муравьи степной зоны занимают промежуточное положение. В субаридном комплексе с одной стороны можно выделить трофические группы карпофагов и зоо-некрофагов, а с другой стороны, помимо герпетобионтов встречаются геобионты, стратобионты и хортобионты, хотя деление ярусов выражено здесь менее четко, чем в гумидных областях. Характерной особенностью субаридных комплексов Палеарктики является резкое численное преобладание герпетобионтов и хортобионтов зоо-некрофагов (*Plagiolepis*, *Tapinoma*, *Lasius*, *Formica*, *Proformica*, *Cataglyphis*).

Муравьи тропических лесов в этом плане до сих пор никем не изучались. Однако можно сказать, что структура комплексов здесь гораздо сложнее, чем в умеренной зоне. С одной стороны, имеется ярко выраженная ярусность (особенно богато представлены дендробий и стратобий), а с другой — наблюдается специализация по питанию (Dacetini, специализировавшиеся к охоте на ногохвосток, Dorylinae, питающиеся социальными насекомыми, Attini, выращивающие «грибные сады» на компосте из листьев).

При анализе мирмекофауны IX слоя Ставрополя бросается в глаза наличие отпечатков *Liometopum*. Все современные виды рода являются видами-доминантами, конкурирующими с *Formica* и *Dendrolasius*, и в Палеарктике почти повсеместно вытесненные ими. Эти муравьи строят гнезда в старых дуплистых деревьях. Эоценовые виды рода также были связаны с деревьями. Поэтому можно с уверенностью говорить, что в это время существовал достаточно влажный лес со старыми дуплистыми деревьями. В этом лесу основу комплекса составляли *Liometopum*, игравшие роль рыжих лесных муравьев в наших лесах. Отметим, что современный *Liometopum microcephalum* Panz. в Европе строит гнезда главным образом в дубах, а на Дальнем Востоке — в кедрах. В отложениях Вишневой балки найдены остатки сосны — *Pinus saturni* Ung. и дуба *Quercus aspera* Ung. [Беккер-Мигдисова, 1964].

Во всех биогеоценозах неспециализированные *Lasius* выступают как герпетобионты зоо-некрофаги. Значительную часть пищевого рациона этих муравьев составляют экскременты тлей. В лесах умеренной зоны *Lasius* всюду являются одними из самых массовых муравьев. Естественно предположить, что и в Караганском лесу Ставрополя *Lasius vetulus* занимал ту же экологическую нишу.

Несколько сложнее вопрос об экологии *Paraphaenogaster*. Эти муравьи не могли быть ни дендробионтами (среди Муггисинае Палеарктики настоящими дендробионтами являются только представители специализированной трибы Crematogasterini и виды *Leptothorax* Mayr, отличающиеся очень мелкими размерами), ни геобионтами. Муравьи—геобионты должны обладать либо мелкими размерами, либо повышенной горизонтальной подвижностью тела, как Ронегинае, либо как *Lasius flavus* (F.), строить систему подземных ловчих галлерей. Но последнее предполагает высокий уровень социальной организации, что мало вероятно для примитивных Муггисинае. *Paraphaenogaster* могли бы быть герпетобионтами, но в таком случае они должны были бы питаться другой пищей, нежели *Lasius*. Однако все Муггисинае лесов умеренной и субтропической зон являются зоо-некрофагами и карпофагия развивается у них только в условиях аридности. Исключение представляет *Tetramorium caespitum* (L.), вид явно степного происхождения, обитающий в лесной зоне на открытых прогреваемых местах. Нахождение в тех же слоях Bibionidae и Sciaridae указывает на то, что в караганском лесу Ставрополя была богатая подстилка и, следовательно, в комплексе муравьев должны были быть многочисленными стратобионты. Ими не могли быть крупные «*Camponotiles*», а численность Ронегинае слишком мала. Отсюда следует, что *Paraphaenogaster*

должны были быть стратобионтами зоо-некрофагами, подобно *Myrmica* и *Aphaenogaster* в лесах умеренной зоны и субтропиков. Редукция глаз у *Paraphaenogaster* также свидетельствует в пользу скрытого образа жизни этих муравьев.

Геобионтами могли быть Ponerinae, однако, поскольку в этом биогеоценозе обитали термиты (табл. 3), численность геобия не могла быть высокой.

Обычно в тех биогеоценозах, где многочисленны термиты, имеются виды муравьев, специализировавшихся на питании ими. В IX слое обнажения № 3 найдено крыло «*Camponotites*» *macropterus*. Этот гигантский муравей мог быть только герпетобионтом. Из-за значительных различий в размерах он не мог быть конкурентом *Lasius vetulus*. По аналогии с пустынными крупными *Camponotus* можно предположить, что значительную часть пищевого рациона этого муравья составляли термиты.

Среди крупных Formicinae, на крыльях которых отсутствует ячейка тси, большинство (*Polyrhachis*, *Oecophylla*, многие *Camponotus*) являются дендробионтами. Можно предположить, что «*Camponotites*» были дендробионтами в караганском лесу Ставрополя.

В материале отсутствуют муравьи, которых мы могли бы рассматривать, как хортобионтов. Однако отметим, что у Formica, которые являются хортобионтами в наше время (и существовали в миоцене), нет настоящего брачного лета. Самки этих муравьев бегают по земле, а самцы отыскивают их по запаху. Поэтому эти муравьи должны былиноситься в воду гораздо реже, чем *Lasius* или Myrmicinae, у которых спаривание происходит в воздухе.

В обнажении № 4 не найдено крыльев *Liometopum*, которые являются безусловными индикаторами лесных биогеоценозов. Однако общая структура комплекса муравьев сохранилась прежней, хотя и изменилось и приблизилось к современному соотношению герпетобионтов и стратобионтов. Это указывает на то, что биогеоценоз несколько изменился, но остался лесным. На изменение структуры биогеоценоза указывает и изменение соотношения других групп наземных насекомых: постепенно увеличивалось относительное количество Diptera и уменьшалось количество Homoptera (табл. 2). Интересно отметить, что параллельно с увеличением численности *Lasius* шло увеличение удельного веса тлей среди Homoptera (табл. 2). Это не удивительно, поскольку *Lasius* — один из наиболее тесно связанных с тлями муравьев.

Климат на территории Ставрополя в караганское время был умеренно влажным (наличие *Liometopum*) и теплоумеренным или субтропическим (одновременное нахождение Ponerinae, распространенных в настоящее время в тропиках, субтропиках и теплоумеренном климате, и *Lasius* и *Liometopum*, распространенных в умеренной и субтропической зонах). Это подтверждается и палеоботаническими данными [Беккер-Мигдисова, 1964]: в одних и тех же слоях обнаружены остатки сосны *Pinus saturni* Ung. и дуба *Quercus aspera* Ung., субтропических растений (очевидно, составивших 2 ярус и подлесок) *Sabal haeringiana* Heer, *Laurus labages* Ung., *Cinnamomum scheuchzeri* Heer, *C. rossmasteri* Heer, *Myrica* sp., *Rhus obovatus* Ett. и тропического кустарника *Dahlbergia bella* Heer.

В миоценовых отложениях Киргизии (Чон-Туз) найдено 22 отпечатка муравьев, в основном плохой сохранности, по которым удалось описать лишь три вида (по одному экземпляру каждый): *Protamblyopone inversa*, *Rhithidoponea kirghizorum* (Ponerinae) и *Kotshkorkia laticeps* (Dolichoderinae). *Rh. kirghizorum* скорее всего относится к группе мелких представителей рода (подрод *Chalcoponera*), многочисленных в Австралии и являющихся, подобно нашим *Myrmica*, стратобионтами. *Kotshkorkia laticeps* — это довольно крупные (около 10 мм) муравьи с плотными покровами, хорошо развитыми глазами и нормальными ходильными конечностями, которые могли быть герпетобионтами или неспециализированными дендробионтами.

*Protamblyopone* отличается от всех остальных известных представителей трибы Amblyoponini неспециализированными мандибулами. Интересно отметить, что ни в балтийском янтаре, где было изучено 11679 инклюзов, ни в сланцах Флориссанта, где было изучено 5534 отпечатка муравьев, не были ни разу обнаружены представители трибы Amblyoponini — наиболее примитивной трибы понерондного комплекса подсемейств. В то же время в верхнемеловых отложениях Южного Казахстана (Кзыл-Жар) 1 из 5 отпечатков [*Archaeopone kyzylzharika*, Длусский, 1975a] и в миоценовых отложениях Киргизии — 1 из 22 отпечатков принадлежат

представителям этой трибы. По всей видимости, в Геленденской, а затем Полтавской ботанико-географических областях эти муравьи были довольно обычными.

У современных амблиопонин мандибулы сильно модифицированы, что, видимо, связано с высокой пищевой специализацией этих муравьев. Например, *Amblyopone pluto* в Западной Африке [Gotwald, Lévieux, 1972] и *A. pallida* в Северной Америке [Wilson, 1971] питаются исключительно губоногими многоножками, *A. australis* в Австралии [Wheeler, 1933] — крупными почвенными личинками жуков (шелкунов, пластинчатоусых), *Myopopone castanea* на о-ве Новая Гвинея [Wilson, 1971] — крупными личинками древесных жуков. Большинство современных видов этой трибы являются геб- или стратобионтами.

Из остальных 19 отпечатков, найденных в Чон-Тузе, 6 принадлежит *Camponotus* spp. (5 самцов, длина тела 9—10 мм, 1 самка — 11,5 мм) и 13 — небольшим плохо сохранившимся крылатым муравьям с одночлениковым стебельком и округлым брюшком без перетяжки (т. е. «*Formicites*»). Один из этих отпечатков (№ 372/437а) явно отличается от остальных; оставшиеся по размерам разбиваются на 2 неравные группы: 8 отпечатков 5 мм длиной и 4 отпечатка 7—7,5 мм длиной. Это могут быть самцы и самки какого-то массового вида (или рода) типа *Lasius* или *Iridomyrmex*.

Хотя имеющиеся данные очень скудны, все же на их основании можно утверждать, что структура миоценового комплекса муравьев Чон-Туза отличалась от комплексов современных лесов или пустынь Средней Азии. Во-первых, здесь отсутствовали или были редкими карпофаги, всегда представленные видами Мугмисинае и являющиеся доминирующей группой муравьев почти во всех пустынях Земли (кроме экстрааридных). Во-вторых, нередкими были гео- или стратобионты, совершенно отсутствующие в настоящих пустынях. В то же время численность их явно ниже, чем в лесных комплексах (см. выше). Не найдены в Чон-Тузе и специализированные дендробионты, характерные для тропических лесов. Самки и рабочие дендробионтов, выгрызающих ходы в древесине, имеют твердый жевательный край мандибул, как правило, хорошо сохраняющийся на отпечатках, и укороченные конечности, а специализированные виды, живущие в кронах, имеют вытянутые грудь и голову и удлинённые конечности. Ни те, ни другие формы в Чон-Тузе не обнаружены.

Больше всего миоценовая фауна Чон-Туза похожа на фауну саванны. В качестве примера можно взять хорошо изученные саванны Берега Слоновой Кости [Lévieux, 1966, 1973]. Наиболее многочисленны здесь виды рода *Camponotus*, среди которых есть как наземные (*C. acapimensis* — самый распространенный вид, до 32% всех гнезд), так и древесные формы. Обычны и мелкие герпетобионты зоо-некрофаги (*Acantholepis*, *Paratrechina* — до 17% гнезд). Часто встречаются гео- и стратобионты, относящиеся к родам *Amblyopone*, *Nyopoponera*, *Mesoponera* (Ponerinae). Были обнаружены также и мелкие Мугмисинае, которые могут быть (питание не изучалось) карпофагами (*Tetramorium*, *Pheidole*). Их гнезда на разных участках составляли от 5 до 30% от общего числа гнезд (среднее 12,5%). Для сравнения можно указать, что в Сахаре гнезда карпофагов составляют от 36 до 59% (среднее — 52%) от общего числа гнезд муравьев [Délye, 1968], а в саксаульниках Каракумов — от 58 до 72% [Длусский, 19756].

Таким образом, анализ мирмекфауны Чон-Туза приводит нас к выводу, что в миоцене на территории современной Киргизии была саванна или субтропическое редколесье. Этот вывод совпадает с данными палеоклиматологии [Синицын, 1967].

Нахождение *Dolichoderus tauricus* sp. nov. в миоценовых отложениях Крыма (Керчь) говорит о том, что здесь в это время росли большие деревья, так как все виды рода *Dolichoderus* являются настоящими дендробионтами.

Таким образом, на основании изучения фауны муравьев миоцена можно сделать следующие выводы о характере биогеоценозов:

1. На территории Киргизии (Чон-Туз) в миоцене скорее всего было тропическое или субтропическое редколесье типа саванны.

2. На территории Ставрополя (Вишневая балка) в нижнекараганское или верхнечокракское время существовали биогеоценозы, не имеющие аналогов современной Палеарктике и возможно напоминающие саванну.

3. Эти биогеоценозы в Ставрополе в течение караганского времени сменились субтропическими лесами, причем структура биогеоценоза становилась все более похожей на современную.

Настоящая работа является первой попыткой использования анализа комплексов муравьев для реконструкции биогеоценозов прошлого. Нам кажется, что муравьи являются идеальным объектом для такого рода реконструкций. Классический метод видов-индикаторов может приводить к серьезным ошибкам, так как экология вымерших видов может существенно отличаться от экологии родственных ныне существующих. Взаимоотношения между несоциальными насекомыми в биогеоценозах необычайно сложны и поэтому использование их для реконструкции структуры биогеоценозов прошлого представляет большие трудности. В то же время автономность и сравнительная простота комплексов муравьев позволяет надежно реконструировать структуру биогеоценозов, используя сравнительно небольшой материал.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Арнольди К. В.* Жизненные формы у муравьев. — Докл. АН СССР, 1937, т. 16, № 6, с. 343-345.
- Беккер-Мигдисова Е. Э.* Третичные равнокрылые Ставрополя. — Тр. ПИН, 1964, т. 104, с. 1-114.
- Длусский Г. М.* Formicoidea. — В кн.: А. П. Расницын. Высшие перепончатокрылые мезозоя. М.: Наука, 1975а, с. 114-121.
- Длусский Г. М.* Муравьи саксауловых лесов дельты Мургаба. — В кн.: Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса. М.: Наука, 1975б, с. 159-185.
- Длусский Г. М., Купянская А. Н.* Численность и биомасса муравьев, как показатель их значения в лесных биогеоценозах Южного Приморья. — Тр. Биол.-почв. ин-та. Владивосток, 1972, т. 7 (110), с. 20-33.
- Залесский Ю. М.* Новый третичный муравей. — Сов. геология, 1949, № 40, с. 50-54.
- Попов В. В.* Два новых ископаемых муравья с Кавказа (Hymenoptera, Formicidae). — Тр. Палеозоол. ин-та, 1932, т. 2, с. 17-21.
- Сейма Ф. А.* К вопросу об отношении муравьев с охраняемыми и неохраняемыми гнездовыми территориями. — В кн.: Муравьи и защита леса (Материалы 4-го всесоюзного симпозиума по использованию муравьев для борьбы с вредителями леса). М.; 1971, с. 69-71.
- Синицын В. М.* Введение в палеоклиматологию. Л.: Недра, 1967.
- Стебаев И. В., Резникова Ж. И.* Система пространственных взаимоотношений в многовидовом поселении степных муравьев. — Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 8, с. 1200-1212.
- Brown W. L.* A comparison of the Hylean and Congo-West african rain forest ant faunas. — In: Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review/Ed. B. I. Meggers et al., 1973, p. 161-185.
- Carpenter F. M.* The fossil ants of North America. — Bull. Mus. compar. Zool., Harvard coll., 1930, vol. 70, N 1, p. 1-66.
- Délye G.* Recherches sur l'écologie, la physiologie et l'éthologie des Fourmis du Sahara. Marseille, 1968.
- Gotwald W. H., Lévieux J.* Taxonomy and biology of a new West African ant belonging to the genus *Amblyopone* (Hymenoptera, Formicidae). — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1972, vol. 65, N 2, p. 383-396.
- Heer O.* Die Insektenfauna der Tertiärgebilde von Oeningen und Radoboj in Croatien. — Neue Denkschr. allg. Schweiz. Geol. Ges. Naturw., 1849, Bd. 2, 264 SS.
- Kaczmarek W.* Badania nad zespólami mrówek lesnych. — Ecol. pol., 1953, t. 1, N 2, s. 69-96.
- Lévieux J.* Traits généraux de peuplement en fourmis terricoles d'une savane de Cote d'Ivoire. — C. r. Acad. sci., 1966, D262, N 4, p. 1583-1585.
- Lévieux J.* Étude du peuplement en fourmis terricoles d'une savane préforestière de Cote d'Ivoire. — Rev. ecol. et biol. sol., 1973, t. 10, N 3, p. 379-428.
- Mayr G. L.* Vorläufige studien über die Radoboj-formiciden. — Jahrb. Komigl. K. Geol. Reichsmus., Wien, 1867, Bd. 17, S. 47-62.
- Taylor R. W.* A monographic revision of the ant genus *Ponera* Latr. (Hymenoptera—Formicidae). — Pacif. Insect. Monogr., 1967, vol. 13, 112 p.
- Wheeler W. M.* Colony founding among ants with an account of some primitive Australian species. Cambridge (Mass.), 1933.
- Wilson E. O.* The insects societies. Cambridge (Mass.), 1971, 548 p.

## ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ<sup>1</sup>

### Таблица I

- Фиг. 1. *Triadolypus sogdianus* sp. nov.; крыло ( $\times 2,3$ ); голотип, № 2785/21  
Фиг. 2. *Triadophlebia madygenica* sp. nov.; крыло ( $\times 2,7$ ); голотип, № 2240/1781

### Таблица II

- Фиг. 1. *Triadophlebia distincta* sp. nov.; крыло ( $\times 4$ ); голотип, № 2555/623  
Фиг. 2. *Triadophlebia magna* sp. nov.; крыло ( $\times 2,6$ ); голотип, № 2555/624  
Фиг. 3. *Triadophlebia honesta* sp. nov.; крыло ( $\times 2,8$ ); голотип, № 2240/1769

### Таблица III

- Фиг. 1. *Neritophlebia elegans* sp. nov.; крылья ( $\times 2,5$ ); голотип, № 2785/4  
Фиг. 2. *Neritophlebia vicina* sp. nov.; крылья ( $\times 2,8$ ); голотип, № 2240/1773

### Таблица IV

- Фиг. 1. *Triadophlebia minula* sp. nov.; фрагмент крыла ( $\times 4,8$ ); голотип, № 2555/635  
Фиг. 2. *Triadophlebia modica* sp. nov.; фрагмент крыла ( $\times 4,2$ ); голотип, № 2555/642  
Фиг. 3. *Cladophlebia parvula* sp. nov.; крыло ( $\times 4,7$ ); голотип, № 2555/617  
Фиг. 4. *Cladophlebia brevis* sp. nov.; крылья ( $\times 5,6$ ); голотип, № 2240/1791  
Фиг. 5. *Paurophlebia lepida* sp. nov.; крыло ( $\times 4,1$ ); голотип, № 2785/7

### Таблица V

- Фиг. 1. *Neritophlebia longa* sp. nov.; крыло ( $\times 1,7$ ); голотип, № 2555/614  
Фиг. 2. *Nonymophlebia venosa* sp. nov.; крыло ( $\times 4,5$ ); голотип, № 2555/649  
Фиг. 3. *Mitophlebia enormis* sp. nov.; крыло ( $\times 4,7$ ); голотип, № 2555/641

### Таблица VI

- Фиг. 1. *Zygophlebia ramosa* sp. nov.; крылья ( $\times 4,4$ ); голотип, № 2785/20  
Фиг. 2. *Mixophlebia mixta* sp. nov.; крыло ( $\times 3,3$ ); голотип, № 2555/625

### Таблица VII

- Фиг. 1. *Paurophlebia angusta* sp. nov.; крыло ( $\times 4,1$ ); голотип, № 2785/4097  
Фиг. 2. *Zygophlebiella curta* sp. nov.; крыло ( $\times 3$ ); голотип, № 2555/633  
Фиг. 3. *Cyrtoophlebia sinuosa* sp. nov.; фрагменты двух крыльев ( $\times 5,3$ ); голотип, № 2785/25  
Фиг. 4 и 5. *Kennedyia carpenteri* sp. nov.; 4 — крылья и птероторакс ( $\times 3$ ); голотип, № 2785/2; 5 — крыло ( $\times 3$ ); № 2555/616

### Таблица VIII

- Фиг. 1. *Kennedyia gracilis* sp. nov.; крыло ( $\times 4,3$ ); голотип, № 2785/23  
Фиг. 2 и 3. *Xamenophlebia ornata* sp. nov.; 2 — фрагмент крыла ( $\times 2,9$ ); голотип, № 3288/1;  
3 — фрагмент крыла ( $\times 3,2$ ); № 2555/2074

### Таблица IX

- Фиг. 1. *Terskeja paula* sp. nov.; крылья ( $\times 5,5$ ); голотип, № 2240/1774  
Фиг. 2. *Terskeja pumilio* sp. nov.; крыло ( $\times 8,1$ ); голотип, № 2555/630  
Фиг. 3. *Terskeja tenuis* sp. nov.; крыло ( $\times 6,3$ ); голотип, № 2555/632  
Фиг. 4. *Balkenia pusilla* sp. nov.; крылья ( $\times 7,5$ ); голотип, № 2785/22

<sup>1</sup> Фототаблицы см. между с. 72—73.

#### Таблица X

- Фиг. 1—4. *Triassolestodes asiaticus* sp. nov.; 1, 2 — крылья (×4,5); голотип, № 2240/1783; 3 — фрагмент крыла (×4,5); № 2240/1784; 4 — фрагмент крыла (×5); № 2555/637  
Фиг. 5. (?) *Triassoneura primitiva* sp. nov.; фрагмент крыла (×8); голотип, № 2069/18

#### Таблица XI

- Фиг. 1. *Triadophlebia madygenica* sp. nov.; фрагмент крыла (×3,7); № 2555/639  
Фиг. 2. *Neritophlebia elegans* sp. nov.; фрагменты крыльев (×3); № 2785/3  
Фиг. 3. *Neritophlebia vicina* sp. nov.; фрагменты крыльев (×2,4); № 2785/1

#### Таблица XII

- Фиг. 1. *Neritophlebia vicina* sp. nov.; фрагменты крыла (×3,4); № 2240/1785  
Фиг. 2. *Paurophlebia lepida* sp. nov.; крыло (×4,2); № 2555/628  
Фиг. 3 и 4. *Zygophlebia ramosa* sp. nov.; 3 — фрагменты крыльев (×1,5); № 2555/619; 4 — фрагмент крыла (×5); № 2555/656

Все экземпляры, кроме изображенного на табл. VIII, фиг. 2 происходят из местонахождения Джайлоучо; табл. VIII, фиг. 2 — из местонахождения Мадыген.

#### Таблица XIII

- Фиг. 1. *Mixophlebia mixta* sp. nov.; фрагмент крыла (×4); № 2785/8  
Фиг. 2 и 3. *Zygophlebiella curta* sp. nov.; 2 — прямой, 3 — обратный отпечаток фрагмента крыла (×5); № 2555/631  
Фиг. 4. *Kennedyia carpenteri* sp. nov.; крыло (×5); № 2785/6

#### Таблица XIV

- Фиг. 1. *Tschekardus hispidus* sp. nov., голотип ПИН № 1700/1625, Чекарда, нижняя пермь (×17,1)  
Фиг. 2. *Zoropsocus magnus* sp. nov., голотип ПИН № 2495/117, Караунгир, верхняя пермь (×20,5)  
Фиг. 3. *Zoropsocus pilosus* sp. nov., голотип ПИН № 2495/118, Караунгир, верхняя пермь (×26)  
Фиг. 4. *Zoropsocus acuminatus* sp. nov., голотип ПИН № 2781/8, Караунгир, верхняя пермь (×25)  
Фиг. 5. *Zoropsocus itschetuensis* sp. nov., голотип ПИН № 3000/2949, Новоспасское, ? средняя юра (×28,7)  
Фиг. 6. *Zoropsocus karataviensis* sp. nov., голотип ПИН № 2066/3812, Каратау, верхняя юра (×29,6)  
Фиг. 7. *Zoropsocus affinis* sp. nov., голотип ПИН № 2066/3649, Каратау, верхняя юра (32,5)  
Фиг. 8. *Zoropsocus latus* sp. nov., голотип ПИН № 2904/1759, фрагмент, Каратау, верхняя юра (×20,5)

#### Таблица XV

- Фиг. 1. *Mogsonus cerasius* sp. nov. голотип ПИН № 3084/5, Могзон, нижняя — средняя юра (×28)  
Фиг. 2. ? *Lophiocypha incompleta* sp. nov., голотип ПИН № 117/2442, Сояна, верхняя пермь (×23,7)  
Фиг. 3. *Karataocypha oculata* sp. nov., голотип ПИН № 2066/2158, Каратау, верхняя юра (×30)  
Фиг. 4. *Undacypha fumida* sp. nov., голотип ПИН № 3015/382, Унда, нижний мел (×29,7)  
Фиг. 5. *Undensis longinervis* sp. nov., голотип ПИН № 3015/385, Унда, нижний мел (×30,9)

#### Таблица XVI

- Фиг. 1. *Jantardachus perfectus* sp. nov., голотип ПИН № 3130/167 а — общий вид (×47), б — створка яйцеклада (×192)  
Фиг. 2. *Jantardachus reductus* sp. nov., голотип ПИН № 3311/506 а — общий вид (×43,2); б — голова сбоку (×192); в — претарз в спокойном состоянии (×433); г — претарз с вывернутой присоской (×590); д — экз. ПИН № 3311/505 (×41). Все образцы из Янтардаха, верхний мел

## СОДЕРЖАНИЕ

<i>Л. Н. Притыкина</i> НОВЫЕ ТРИАСОВЫЕ СТРЕКОЗЫ СРЕДНЕЙ АЗИИ . . . . .	5
<i>В. Н. Вишнякова</i> НОВЫЕ ПАЛЕОЗОЙСКИЕ И МЕЗОЗОЙСКИЕ ЛОФИОНЕВРИДЫ (THRIPIDA, LORHIONEURIDAE) . . . . .	43
<i>Г. М. Длусский</i> МИОЦЕНОВЫЕ МУРАВЬИ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) . . . . .	64



Валентина Николаевна Вишнякова,  
Геннадий Михайлович Длусский,  
Людмила Натановна Притыкина

НОВЫЕ ИСКОПАЕМЫЕ НАСЕКОМЫЕ  
С ТЕРРИТОРИИ СССР

Труды Палеонтологического института

Том 183

*Утверждено к печати  
Палеонтологическим институтом  
Академии наук СССР*

Редактор издательства *Р.Л. Цыбульская*  
Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*  
Технические редакторы *С.М. Бякерева,*  
*Н.М. Бурова*

ИБ № 21523

Подписано к печати 03.09.81. Т — 24130  
Формат 70 X 108 1/16. Бумага офсетная № 1  
Печать офсетная  
Усл.печ.л. 7,7 + 1,4 вкл. Уч.-издл. 9,7  
Тираж 1000 экз. Тип. зак. 462. Цена 1р. 50к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7,  
Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90  
Ордена Трудового Красного Знамени  
1-я типография издательства "Наука",  
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12

## ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"

Готовятся к печати книги:

**Гельминты в пресноводных биоценозах.** 18 л. 2р. 70к.

В книге рассматриваются теоретические аспекты изучения популяционной экологии гельминтов рыб в пресноводных биоценозах и значение подобных исследований для решения практических задач рыбоводства на внутренних водоемах.

Книга рассчитана для гельминтологов, занимающихся изучением паразитов и болезней рыб.

**Гельминты, клещи и насекомые.** 8л. 1р. 20к.

В сборнике даются описания новых и малоизвестных видов гельминтов, клещей и насекомых, обитающих в Сибири. Раскрываются их физиология, экологические связи.

Книга рассчитана для систематиков-энтомологов, акарологов и гельминтологов, экологов и других специалистов, интересующихся фауной Северной Азии.

**В.А. Бритов. Возбудители трихинеллеза.** 20л. 3р.

Монография посвящена описанию 4 видов трихинелл-возбудителей трихинеллеза человека и животных. Рассматриваются вопросы биологии, экологии, эволюции и видообразования трихинелл, определяется роль каждого вида в биоценозах.

Для получения книги почтой заказы просим направлять по адресу:

117463, Москва, Мичуринский проспект, 12, магазин "Книга – почтой" Центральной конторы "Академкнига";

197170, Ленинград, Петрозаводская ул., 7, магазин "Книга – почтой" Северо-Западной конторы "Академкнига" или в ближайшие магазины "Академкнига".

### Адреса магазинов "Академкнига"

480391, Алма-Ата, ул. Фурманова, 91/97	630090, Новосибирск, Академгородок, Морской проспект, 22
370005, Баку, ул. Джапаридзе, 13	630076, Новосибирск, 91, Красный проспект, 51
320005, Днепропетровск, проспект Гагарина, 24	620151, Свердловск, ул. Мамина-Сибиряка, 137
734001, Душанбе, проспект Ленина, 95	700029, Ташкент, Л-29, ул. Ленина, 73
664033, Иркутск, 33, ул. Лермонтова, 303	700100, Ташкент, ул. Шота Руставели, 43
252030, Киев, ул. Ленина, 42	634050, Томск, наб. реки Ушайки, 18
277012, Кишинев, ул. Пушкина, 31	450075, Уфа, Коммунистическая ул., 49
443002, Куйбышев, проспект Ленина, 2	450075, Уфа, проспект Октября, 129
192104, Ленинград, Литейный проспект, 57	720001, Фрунзе, бульвар Дзержинского, 42
199164, Ленинград, Менделеевская линия, 1	310003, Харьков, Уфимский пер., 4/6
199004, Ленинград, 9 линия, 16	
103009, Москва, ул. Горького, 8	
117312, Москва, ул. Вавилова, 55/7	



1 р. 50 к.