

УДК 565.726:551.736

ГОРОХОВ А. В.

ПЕРМСКИЕ ПРЯМОКРЫЛЫЕ ИНФРАОТРЯДА OEDISCHIIDEA (ORTHOPTERA, ENSIFERA)

Описывается пять новых подсемейств, 11 новых родов и 15 новых видов прямокрылых из пермских отложений СССР и США. Пересматривается система пермских Oedischiiidea и высказываются соображения о филогении и эволюции рассматриваемых таксонов.

Объем инфраотряда Oedischiiidea [6], принятый в настоящей работе, соответствует надсемейству «Oedischiiidea» в понимании А. Г. Шарова [2], за исключением семейств Permaphidiidae, Permelcanidae и Elcannidae, которые следует объединить в инфраотряд Elcanidea. Эта точка зрения довольно близка к взглядам Д. Кевана [7], отличаясь тем, что в состав Oedischiiidea включены в качестве подсемейств Tcholmanissiidae и Tettavidae.

Oedischiiidea являются очень важной группой для понимания происхождения Orthoptera и ряда близких отрядов. Шаров [2] считал ее предковой для всех остальных Orthoptera и отрядов Phasmatodea и Titanoptera. Мнение Шарова о том, что Oedischiiidea дали начало прочим Orthoptera кажется вполне приемлемым, но с выведением Phasmatodea и Titanoptera из Oedischiiidea или вообще из Orthoptera трудно согласиться.

Самые древние из достоверно известных прямокрылых, верхнекарбоновые Oedischiiidea, обладали прыгательными задними ногами [3]. Передние крылья их были расположены вертикально и согнуты вдоль, как у всех остальных прямокрылых. Такое расположение передних крыльев, очевидно, было связано с заменой дорсовентральной сплющенности тела, свойственной большинству других отрядов Polyneoptera, на сжатость тела с боков, являющуюся следствием адаптации к сильным прыжкам среди травоподобной растительности. Этот процесс не мог не сказаться и на преимагинальных фазах. Крыловые зачатки нимф прямокрылых, очевидно, не могли остаться торчащими в стороны, как у дорсовентрально уплощенных форм. Произошло загибание этих зачатков на спинную сторону. Такое строение нимфальных крыльев свойственно всем современным Orthoptera. Следовательно, нимфы Oedischiiidea также должны были иметь такие же крыловые зачатки. В то же время у палочников, как у имаго, так и у нимф, наблюдается примитивный тип складывания крыльев и расположения их зачатков. Возможность возврата от ортоpterного складывания крыльев и их зачатков к более примитивному типу трудно допустить, тем более что многие современные формы прямокрылых, ведущие образ жизни, близкий к таковому палочников, тем не менее сохраняют ортоpterный тип складывания крыльев и их зачатков.

То же самое относится и к Titanoptera, имаго которых имели примитивный тип складывания крыльев. Нимфы их не найдены, но характерное многоветвистое строение жилок CuP и A в надкрыльях Titanoptera также совершенно не свойственно даже древнейшим Orthoptera.

Таким образом, Oedischiiidea и вообще Orthoptera не могли быть предками Phasmatodea и Titanoptera. Определенное сходство жилкования крыльев этих трех отрядов может быть следствием их происхождения от одних и тех же предков, не относящихся к этим трем отрядам.

Не менее трудно согласиться с предложением включить Sthenaropodina и Mesotitanina (Titanoptera) в качестве подотрядов в отряд Orthoptera

(Crylida) [1]. Как показало позднейшее исследование [4], в семейство Sthenaropodidae (единственное семейство Sthenaropodina) были выделены недостаточно описанные представители совсем другой группы насекомых. Объединение же в один отряд Orthoptera и Titanoptera приведет к тому, что границы отряда окажутся нечеткими, исчезнет внутреннее единство отряда, которое свойственно Orthoptera в узком смысле вследствие проявления у всех его представителей изначальной ведущей адаптации к прыжку.

В связи с тем, что принадлежность к тем или иным надсемействам и семействам большинства триасовых Oedischiidea еще недостаточно ясна, они не упоминаются в настоящей работе.

ИНФРАОТРЯД OEDISCHIIDEA HANDLIRSCH, 1906

Диагноз. Примитивные Ensifera с шестистворчатым яйцекладом, пятичленовыми лапками с развитым, но небольшим аролием и вертикально расположенными передними крыльями в состоянии покоя (описание основано на немногочисленных находках отпечатков тел [2]). Переднее крыло, не расширяющееся дистальнее середины, с хорошо развитым костальным полем и первичным отсутствием развитого стридуляционного аппарата у обоих полов или, если последний имеется, со стридуляционной жилкой, образованной из поперечной жилки.

Состав. Одно надсемейство.

Замечание. Положение рода *Rimnosentomon* G. Zalessky, 1955 (нижняя пермь Пермской обл.), включенного Шаровым [2] в «Oedischiidea», неясно вследствие фрагментарности отпечатка, по которому он описан.

НАДСЕМЕЙСТВО OEDISCHIOIDEA HANDLIRSCH, 1906

Oedischiidea: Шаров, 1962, с. 146.

Диагноз. Прекостальное поле переднего крыла крупное, с многочисленными сближенными ветвями C; поле R=MA в области ответвления MA₂ более или менее узкое. Продольные жилки заднего крыла и их ветви более или менее прямые.

Состав. Два семейства: Oedischiidae, Pruvostitidae.

СЕМЕЙСТВО OEDISCHIIDAE HANDLIRSCH, 1906

Oedischiidae: Handlirsch, 1906; с. 142; Шаров, 1962, с. 146.

Диагноз. Ветви Sc в костальном поле переднего крыла мало отличаются от поперечных жилок, связывающих C и Sc, и идут параллельно или почти параллельно им; поперечные жилки между ветвями Sc могут отсутствовать (рис. 1, в, г), присутствовать лишь между некоторыми ветвями (рис. 1, д, ж), либо в области ветвей Sc может иметь место несколько беспорядочное жилкование (рис. 1, а, б), но во всех случаях костальное поле довольно узкое; CuP и 1A более или менее прямые.

Состав. Пять в основном пермских подсемейств: Oedischiinae, Mezenoedischiiinae subfam. nov., Elcanoedischiiinae subfam. nov., Tettoedischiiinae subfam. nov., Tcholmanvissiinae.

Замечания. Oedischiidae — древнейшее семейство прямокрылых, известно с верхнего карбона по верхнюю пермь. Для строения передних крыльев характерна некоторая костализация, выражющаяся в наличии довольно узкого костального поля с более или менее поперечным жилкованием. Это заставляет предположить, что полет Oedischiidae был функционально четырехкрылым, напоминающим таковой большинства современных саранчовых. Сгиб передних крыльев проходил в области CuP в основании и дистальнее, в области дистальных участков CuA₂ и задних ветвей MP+CuA₁. Такой сгиб вместе с пологой и длинной C заставляет предполагать несколько приподнятое положение крыльев в состоянии

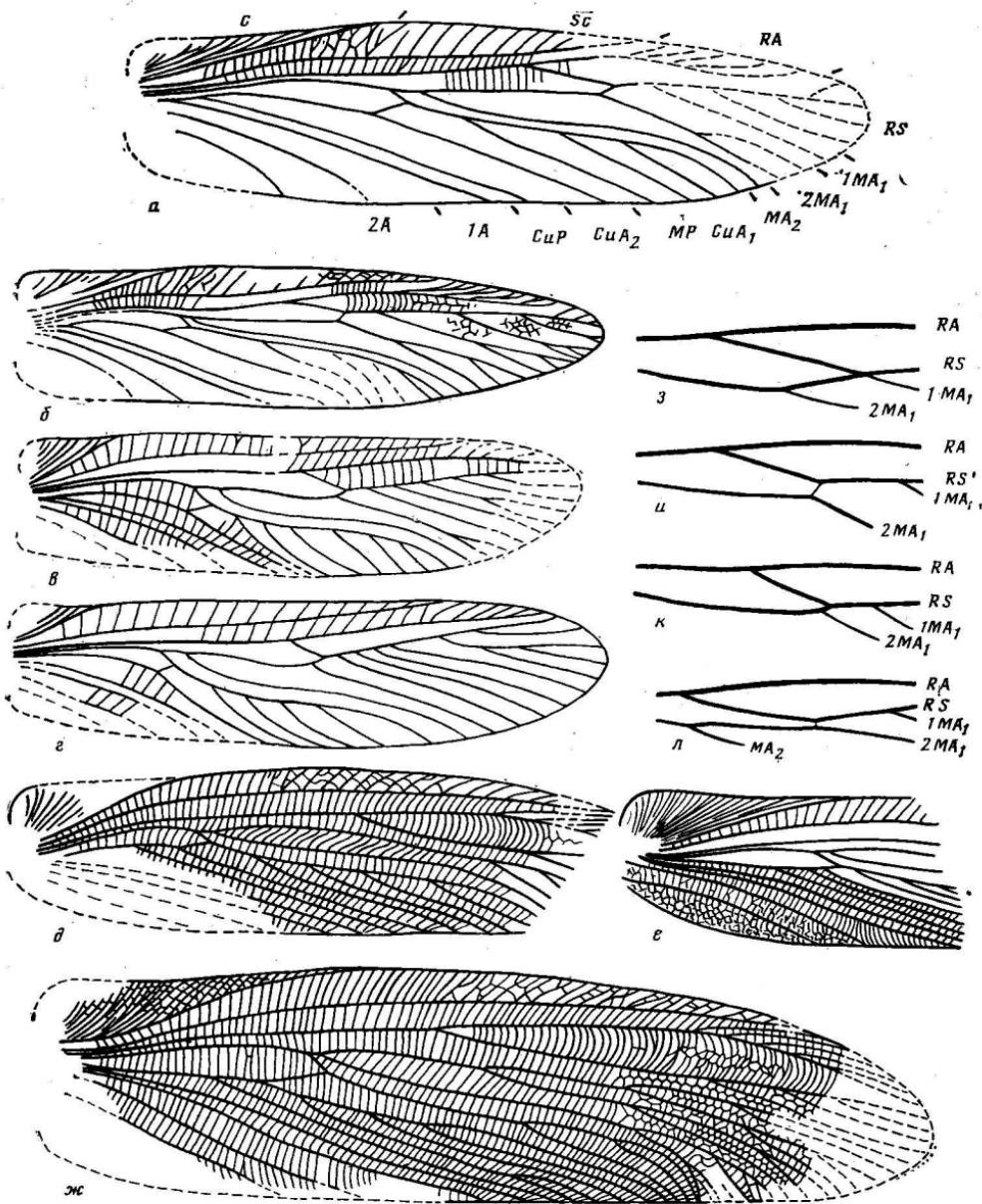


Рис. 1. Передние крылья представителей семейства Oedischiiidae: *a* — *Mezenoedischia maculosa*, sp. nov., голотип № 3353/403; Ива-гора; казанский ярус; *b*, *и* — *M. martynovi*, sp. nov., голотип № 3353/394: *б* — общий вид, *и* — вершина ланцетовидного поля; Ива-гора; казанский ярус; *в* — *Elcanoedischia major*, sp. nov., голотип № 117/463; Шеймо-гора; казанский ярус; *г* — *E. minor*, sp. nov., голотипы № 117/645 и 117/150; Ива-гора; казанский ярус; *д* — *Pinegia zalesskyi*, sp. nov., голотип № 3353/391; Ива-гора; казанский ярус; *е* — *P. martynovi*, sp. nov., голотипы № 117/258 и 117/259; местонахождение Летопала; казанский ярус; *ж* — *Tcholmanvissiella gigantea*, sp. nov., голотип № 3353/378; Ива-гора; казанский ярус; *з*, *и*, *л* — вершина ланцетовидного поля; *з* — *Jasvia reticulata* G. Zalessky; голотип № 5873; США, Канзас; нижняя пермь [5]; *и* — *Tettoedischia minuta* Sharov, голотип № 1700/1505; р. Чекарда; кунгурский ярус.

покоя, как у многих современных кузнечиков (рис. 2, *л*), что может быть следствием наличия довольно широких задних крыльев. Это семейство, возможно, дало начало всем прочим прямокрылым.

Следующие роды, которые описаны или по слишком фрагментарным отпечаткам, или недостаточно хорошо изображены, затруднительно отнести к какому-либо из рассмотренных подсемейств: *Plesioedischia*

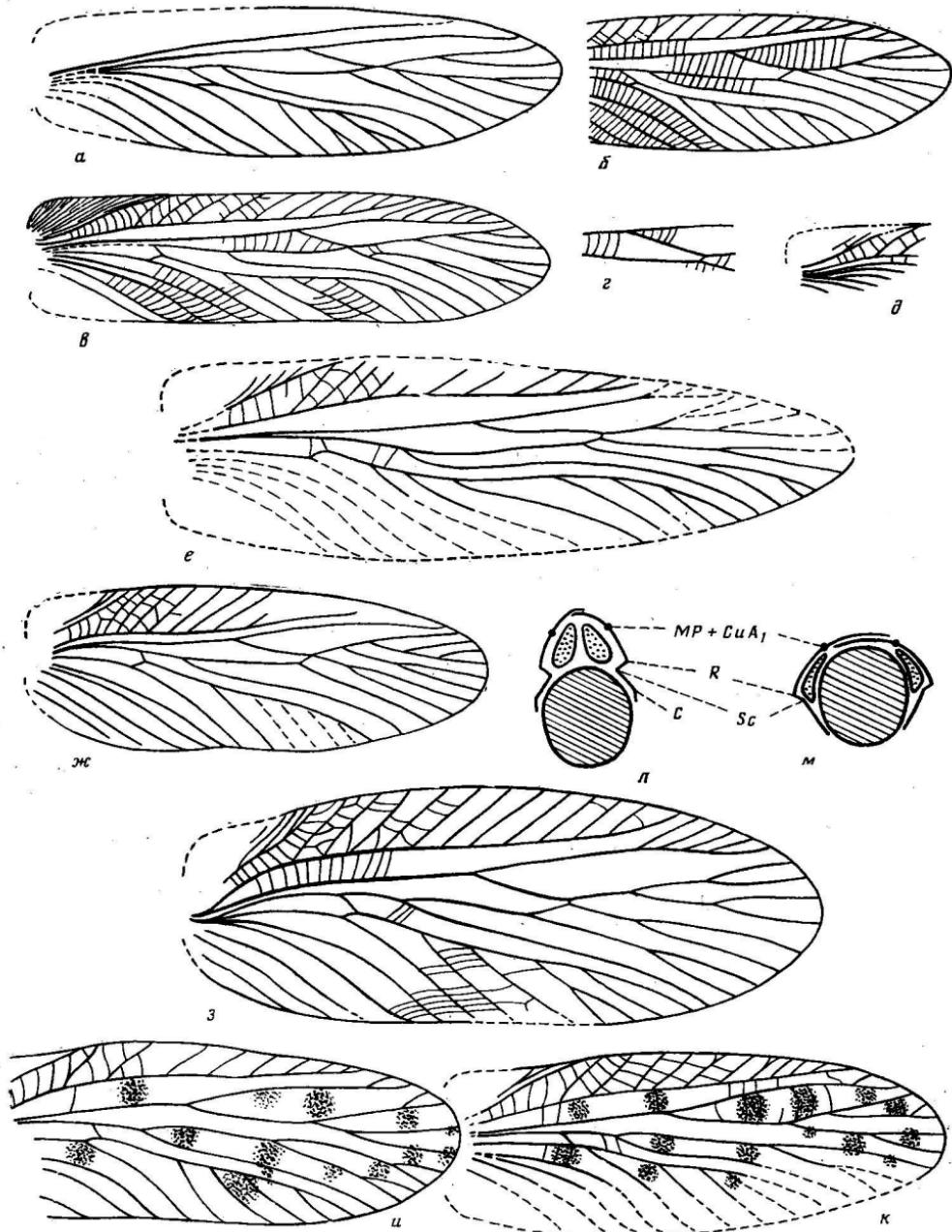


Рис. 2. Передние крылья представителей семейства Pruvostitidae: а — *Tshekardoedischia ancestralis*, sp. nov., голотип № 1700/1466; р. Чекарда; кунгурский ярус; б — *Suksunoedischia breviuscula*, sp. nov., голотип № 1700/1485; р. Чекарда; кунгурский ярус; в, г, д — *Sojanoedischia sharovi*, sp. nov.: в — голотип № 3353/379; г — параптип № 3353/392, вершина ланцетовидного поля; Ива-гора; казанский ярус; д — схема складывания крыльев (поперечное сечение тела в области проксимальной части крыльев); е — *Sharovoedischia aberrans* (Sharov), голотип № 1700/1463, основание костального поля; р. Чекарда; кунгурский ярус; е — *Kitjakoedischia pruvostitooides*, sp. nov., голотип № 1366/285; р. Китяк; казанский ярус; ж — *Stenoedischia sylvensis*, sp. nov., голотип № 1700/1503; р. Чекарда; кунгурский ярус; з, м — *Sylvoedischia crassa*, sp. nov.: з — голотип № 1700/1507; р. Чекарда; кунгурский ярус; м — схема складывания крыльев (поперечное сечение тела в области проксимальной части крыльев); и — *Maculbedoischia sojanensis*, sp. nov., голотип № 3353/406; Ива-гора, казанский ярус; к — *M. abnormis*, sp. nov., голотип № 3353/384; Ива-гора; казанский ярус

Handlirsch, 1906; нижняя пермь Германии; *Permoedischia* Kukalova, 1955; нижняя пермь Чехословакии и *Parelcana* Carpenter, 1966; нижняя пермь США. Последний род был выделен в особое семейство *Parelcanidae* Carpenter, 1966, но с этим трудно согласиться из-за фрагментарности единственного отпечатка.

ПОДСЕМЕЙСТВО OEDISCHIINAE HANDLIRSCH, 1906

Диагноз. Костальное поле переднего крыла с довольно бесспорядочным жилкованием; основание $2MA_1$ значительно удалено от анастомоза RS с $1MA_1$, причем две последние ветви сливаются лишь в одной точке, а MA_1 (до ответвления $2MA_1$), $1MA_1$ (до анастомоза с RS) и RS (от анастомоза с $1MA_1$) выстраиваются в единую толстую жилку, от которой отходят более тонкие ветви (рис. 1, з).

Состав. *Oedischia* Brongniart, 1855; верхний карбон Франции; *Jasvia* G. Zalessky, 1934; нижняя пермь Пермской обл.

Замечания. Образование крепкой продольной жилки из MA и RS показывает, что *Oedischia* пошли по тому пути в эволюции передних крыльев, который был особенно характерен для инфраотряда Elcanidea. Вероятно, эта особенность улучшила аэродинамические свойства переднего крыла. Относительно хорошо развитый четырехкрылый полет вполне мог быть исходным свойством отряда, являясь как бы продолжением прыжка. В жилковании нет каких-либо признаков, указывающих на наличие резкого сгиба передних крыльев, в связи с чем можно предположить, что этот сгиб был округлым. Задние крылья неизвестны, но строение проксимального участка $1MA_1$ передних крыльев (а также подобное строение этой жилки в обеих парах крыльев у вероятных потомков — Elcanidea) позволяет предположить, что и в задних крыльях эта жилка имела сходное строение. Все это указывает на то, что *Oedischia* могут быть исходной группой для Orthoptera.

ПОДСЕМЕЙСТВО MEZENOEDISCHIINAE GOROCHOV, SUBFAM. NOV.

Диагноз. В передних крыльях основание $2MA_1$ расположено близко к анастомозу RS с $1MA_1$, две последние ветви сливаются друг с другом на некотором протяжении, а проксимальный участок $1MA_1$ (до анастомоза) частично уподобляется поперечной жилке — становится тоньше, чем RS и жилка, образованная из MA_1 (до ответвления $2MA_2$) и $2MA_1$ (рис. 1, и).

Состав. *Petrelcana* Carpenter, 1966; нижняя пермь США; *Uraloedischia* Sharov, 1968; нижняя пермь Пермской обл.; *Mezenoedischia* gen. nov.

Замечания. Редукция жилки, состоящей из MA и RS, свидетельствует об ухудшении аэродинамических свойств переднего крыла. Очевидно, у *Mezenoedischia* функция переднего крыла как органа полета ослабевает, и оно, вероятно, приобретает большее, чем у *Oedischia*, значение как органа защиты задних крыльев от повреждений. Возможно, представители этого подсемейства жили среди более густых зарослей. У поздних форм сгиб переднего крыла становится более резким, о чем свидетельствуют прямые и сближенные CuP и 1A. Задние крылья неизвестны, но частичное уподобление проксимального участка $1MA_1$ поперечной жилке в передних крыльях наводит на предположение, что в задних крыльях этот участок становится вообще неотличим от поперечных жилок, как это имеет место у многих других *Oedischioidea* с аналогичным строением передних крыльев.

Род *Mezenoedischia* Gorochov, gen. nov.

Название рода от р. Мезень и рода *Oedischia*.

Типовой вид — *M. maculosa* sp. nov.; верхняя пермь; Архангельская обл.

Диагноз. Переднее крыло с широким костальным полем, сближенными и прямыми CuP и 1A и широким анальным полем с расставленными 2A.

Видовой состав. *M. maculosa* sp. nov., *M. martynovi* sp. nov.

Сравнение. От *Petrelcana* и *Uraloedischia* отличается более широким костальным полем, расположением и формой CuP, 1A и 2A в переднем крыле.

Mezenoedischia maculosa Gorochov, sp. nov.

Название вида от *maculosus* лат. — пятнистый.

Голотип — ПИН, № 3353/403, позитивный и негативный отпечатки переднего крыла без вершины; Архангельская обл., Мезенский район, Ива-гора у р. Сояна; верхняя пермь, казанский ярус.

Описание (рис. 1, а). Прекостальное поле узкое; С длинная и пологая; Sc и R слабо S-образно изогнуты; поле между M (до ответвления MP) и CuA (до ответвления CuA₁) длинное. Видны следы окраски — многочисленные темные пятна, разбросанные по всему крылу. Длина отпечатка 59 мм; предполагаемая длина крыла 70 мм.

Материал. Голотип.

Mezenoedischia martynovi Gorochov, sp. nov.

Название вида в память палеоэнтомолога А. В. Мартынова.

Голотип — ПИН, № 3353/394, позитивный и негативный отпечатки переднего крыла; Архангельская обл., Мезенский район, Ива-гора у р. Сояна; верхняя пермь, казанский ярус.

Описание (рис. 1, б). Переднее крыло с широким прекостальным полем, короткой и пологой С, заметно S-образно изогнутыми Sc и R, коротким полем между проксимальными частями M и CuA. Длина крыла 90 мм.

Сравнение. От *M. maculosa* отличается формой прекостального поля, С, Cs, R, поля M-CuA переднего крыла и крупными размерами.

Материал. Голотип.

ПОДСЕМЕЙСТВО ELCANOEDISCHIINAE GOROCHOV, SUBFAM. NOV.

Диагноз. Переднее крыло с очень упорядоченным жилкованием костального поля, состоящим из коротких поперечных ветвей Sc без дополнительных поперечных жилок; основание 2MA₁ приближено к анастомозу RS с 1MA₁, и две последние ветви сливаются друг с другом на некотором протяжении, как у *Mezenoedischia*iae, но MA₁ (до ответвления 2MA₁), 1MA₁ (до анастомоза с RS) и RS (от анастомоза с 1MA₁) выстраиваются в единую толстую жилку, от которой отходят более тонкие ветви, как у *Oedischiinae* (рис. 1, к).

Состав. *Metoedischia* Martynov, 1928; верхняя пермь Архангельской обл.; *Elcanoedischia* gen. nov., *Kansasoedischia* gen. nov.

Замечания. Наличие продольной жилки из MA и RS и узкого с правильным жилкованием костального поля говорит о том, что передние крылья *Elcanoedischia*iae аэродинамически совершеннее, чем даже у *Oedischiinae*, т. е. представители *Elcanoedischia*iae пошли по пути усиления четырехкрылого полета. Однако расположение основания 2MA₁ и характер анастомоза RS с 1MA₁, наводят на мысль, что предками нового подсемейства были *Mezenoedischia*iae, у которых произошло ослабление защитной функции передних крыльев, возможно, в связи с переходом к более открытому образу жизни. У поздних форм проксимальный участок RS (до анастомоза) укорачивается и передние крылья становятся несколько похожими на таковые *Elcanidea*. Задние крылья неизвестны, но в связи с возможным происхождением от *Mezenoedischia*iae, проксимальный участок 1MA₁ в задних крыльях также может быть неотличим от поперечных жилок.

Род *Elcanoedischia* Gorochov, gen. nov.

Название рода от родов *Elcana* и *Oedischia*.

Типовой вид — *E. major* sp. nov.; верхняя пермь; Архангельская обл.

Диагноз. Переднее крыло с длинными базальной частью (до места ответвления MP) и Sc, с коротким ланцетовидным полем между основанием MA_2 и анастомозом с $1MA_1$, а также с короткой гребенчатой частью MP + CuA₁ и сближенными основаниями задних ветвей RS (включая и $1MA_1$ после анастомоза).

Видовой состав. *E. major* sp. nov., *E. minor* sp. nov.

Сравнение. От *Metoedischia* отличается длиной базальной части, Sc, ланцетовидного поля, гребенчатой части MP + CuA₁ и расположением ветвей RS переднего крыла.

Elcanoedischia major Gorochov, sp. nov.

Название вида *major* лат.— больший.

Голотип — ПИН, № 117/463, позитивный и негативный отпечатки переднего крыла без вершины; Архангельская обл.; Мезенский район, Шеймо-гора у р. Сояна; верхняя пермь, казанский ярус.

Описание (рис. 1, в). Жилки костального поля довольно частые; поля Sc = R и R = M в области ответвления MP и MA_2 почти равны по ширине; проксимальный участок RS почти вдвое длиннее ширины ланцетовидного поля в области основания RS. Длина отпечатка 38 мм; предполагаемая длина крыла 45 мм.

Материал. Голотип.

Elcanoedischia minor Gorochov, sp. nov.

Название вида *minor* лат.— меньший.

Голотип — ПИН, № 117/645 и 117/150, позитивный и негативный отпечатки переднего крыла; Архангельская обл., Мезенский район, Ива-гора у р. Сояна; верхняя пермь, казанский ярус.

Описание (рис. 1, г). Переднее крыло с редкими жилками костального поля, узким, по сравнению с полем Sc-R полем R-M в области ответвления MP и MA_2 , коротким проксимальным участком RS, который лишь в 1,5 раза длиннее ширины ланцетовидного поля в области основания RS. Длина крыла 33 мм.

Сравнение. От *E. major* отличается жилкованием костального поля, шириной поля R-M, длиной проксимального участка RS переднего крыла и меньшими размерами.

Материал. Голотип и паратип № 117/702, негативный отпечаток смятого переднего крыла из того же местонахождения.

Род *Kansasoedischia* Gorochov, gen. nov.

Название рода от штата Канзас и рода *Oedischia*.

Типовой вид — *Paroedischia maculata* Carpenter, 1966; нижняя пермь; США, Канзас.

Диагноз. Переднее крыло: костальное поле ясно шире субкостального, проксимальный участок RS длинный (рис. 1, к), а ветви RS редкие, причем основание $1MA_1$ (после анастомоза) значительно удалено от задней ветви RS.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Metoedischia* и *Elcanoedischia* отличается шириной костального поля, длиной проксимального участка RS и расположением ветвей RS и $1MA_1$ переднего крыла.

Замечания. Описание рода основано на рисунке и фотографии голотипа № 5873 [5]. Костализация переднего крыла у этого рода слабее выражена, что свидетельствует о его примитивности.

Диагноз. Переднее крыло с костальным полем значительно более широким, чем субкостальное поле; ветви Sc более или менее пологие и длинные, поперечные жилки между ними отсутствуют. Основание MA₂ смещено до уровня или даже дистальнее основания RS и основание задней ветви MP + CuA₁ смещено проксимальнее анастомоза MP с CuA₁. Дистальная часть ланцетовидного поля переднего крыла, как у Mezenoedischiainae (рис. 1, л). В задних крыльях проксимальный участок 1MA₁ неотличим от поперечных жилок.

Состав. *Tettoedischia* Sharov, 1968; *Macroedischia* Sharov, 1968; нижняя пермь Пермской обл.

Замечания. Строение костального поля предполагает еще большее, чем даже у *Mezenoedischiainae*, от которых *Tettoedischiainae*, возможно, произошли, снижение роли передних крыльев как органов полета и увеличение их защитной функции. Сгиб передних крыльев, вероятно, был довольно резким, о чем свидетельствуют прямые, пологие и сближенные CuP и 1A.

ПОДСЕМЕЙСТВО TCHOLMANVISSIINAE G. ZALESSKY, 1934

Tcholmanvissiidae: G. Zalessky, 1934, с. 149.

Диагноз. Переднее крыло с очень крепкими жилкой вдоль костального края переднего крыла, Sc и R (продолжающейся в виде RA) и незамкнутым ланцетовидным полем. Костальное поле переднего крыла довольно узкое, почти равно по ширине субкостальному полю. Поперечное жилкование в проксимальной части костального поля правильное, в дистальной — более или менее беспорядочное, с поперечными жилками между ветвями Sc. Не менее чем одна задняя ветвь MP + CuA₁ смещена проксимальнее анастомоза MP с CuA₁; основание MA₂ находится на том же месте, что и у *Mezenoedischiainae*. Заднее крыло с проксимальным участком 1MA₁ неотличимым от поперечных жилок.

Состав. *Jubilaeus* Sharov, 1968; нижняя пермь Пермской обл.; *Pinegia* Martynov, 1928; верхняя пермь Архангельской обл. (=? *Tcholmanvissia* M. Zalessky, 1929; верхняя пермь Татарской АССР); *Tcholmanvissiella* gen. nov.

Замечания. Эволюцию *Tcholmanvissiinae* можно представить следующим образом. Смещение ветвей MP + CuA₁ в передних крыльях показывает, что они вполне могли произойти от общего ствола с *Tettoedischiainae*, причем у них снова несколько усилилось значение четырехкрылого полета, но костализация крыла выразилась в усилении C, Sc и R, в сужении костального поля и в упорядочении его жилкования, тогда как замкнутость ланцетовидного поля исчезла. Таким образом, *Tcholmanvissiinae* — достаточно специализированная группа и выводить из нее *Caelifera*, как это делает Шаров [2], считая ее семейством, нет никаких оснований. Во-первых, даже у самых примитивных *Caelifera* — триасовых¹ *Locustavidae* тип костализации передних крыльев совсем иной, а во-вторых, CuA₂ у них значительно удалена от ветвей MP + CuA₁, что является более примитивным состоянием, чем у *Tcholmanvissiinae*. Приходится констатировать, что пока еще неизвестно, какая из групп *Oedischiidea* была предком *Caelifera*.

Род *Pinegia* Martynov, 1928

Pinegia zalesskyi Gorochov, sp. nov.

Название рода в память палеоэнтомолога М. Д. Залесского.

Голотип — ПИН, № 3353/391, позитивный и негативный отпечатки переднего крыла без вершины; Архангельская обл., Мезенский район, Ива-гора у р. Сояна; верхняя пермь, казанский ярус.

Описание (рис. 1, д). Расстояние между основаниями ветвей MA₂ и RS довольно короткое, а основание следующей задней ветви MP + CuA₁,

¹ Род *Eolocustopsis* Riek, 1976 из верхней перми Южной Африки [8], скорее всего описан по фрагменту заднего крыла *Oedischiidea*.

которая еще не смешилась проксимальнее анастомоза MP с CuA₁, удалено от этого анастомоза. Длина отпечатка 54 мм; предполагаемая длина крыла 65 мм.

Сравнение. От известных видов рода отличается расположением ветвей MA₂, RS и MP+CuA₁ в переднем крыле.

Материал. Голотип.

Pinegia martynovi Gorochov, sp. nov.

Название вида в память палеоэнтомолога А. В. Мартынова.

Голотип — ПИН, № 117/259 и 117/258; позитивный и негативный отпечатки проксимальной половины переднего крыла; Архангельская обл., Мезенский район, местонахождение Летопала у р. Сояна; верхняя пермь, казанский ярус.

Описание (рис. 1, e). Переднее крыло с пологой С и с двумя задними ветвями MP+CuA₁, смешившимися проксимальнее анастомоза MP с CuA₁. Длина отпечатка 36 мм; предполагаемая длина крыла 70 мм.

Сравнение. От прочих видов рода отличается строением С и MP+CuA₁ переднего крыла.

Материал. Голотип.

Род *Tcholmanvissiella* Gorochov, gen. nov.

Название рода от рода *Tcholmanvissia*.

Типовой вид — *T. gigantea* sp. nov.; верхняя пермь; Архангельская обл.

Диагноз. В переднем крыле ствол MP+CuA₁ почти без ветвей, а основной гребень ветвей MP+CuA₁ находится проксимальнее анастомоза MP с CuA₁.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Близок к *Jubilaeus*, но отличается от него и от других родов подсемейства строением MP+CuA₁ переднего крыла.

***Tcholmanvissiella gigantea* Gorochov, sp. nov.**

Название вида от *giganteus* лат.— гигантский.

Голотип — ПИН, № 3353/378, позитивный и негативный отпечатки переднего крыла без вершины; Архангельская обл., Мезенский район, Ива-гора у р. Сояна; верхняя пермь, казанский ярус.

Описание (рис. 1, ж). Прекостальное поле длинное; С пологая; интеррадиальное поле (между RA и RS) очень длинное, длиннее половины крыла. Длина отпечатка 95 мм; предполагаемая длина крыла 110 мм.

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО PRUVOSTITIDAE M. ZALESSKY, 1929

Pruvostitidae: М. Залесский, 1929, с. 3.

Диагноз. Ветви Sc в костальном поле переднего крыла пологие и длинные, идут параллельно или под острым углом к С; поперечные жилки между ветвями Sc хорошо развиты, особенно в базальной части крыла; поперечные жилки связывают основание С с основанием Sc, а дистальную часть С с передней ветвью Sc; костальное поле довольно широкое; CuP и 1A характерно изогнуты.

Состав. Четыре в основном пермских подсемейства: *Pruvostitinae*, *Sylvoedischiiinae* subfam. nov., *Tettavinae*, *Maculoedischiiinae* subfam. nov.

Замечания. *Pruvostitidae* известны с нижней перми по триас. Поскольку у них встречаются формы с 2MA₁, основание которой удалено от анастомоза RS с 1MA₁, они, вероятно, были потомками *Oedischiinae*, у которых передние крылья стали по существу надкрыльями, о чем говорит декостализация, выражющаяся в расширении костального поля и в появлении в нем характерного жилкования (проксимальный участок 1MA₁

утоньшается или уподобляется поперечным жилкам). Полет Pruvostitidae, возможно, был функционально двукрылым, т. е. передние крылья почти перестали участвовать в машущем полете, как у большинства современных Ensifera. Характерную изогнутость 1A и CuP Шаров [2] считал свидетельством способности к слабой стридуляции, что кажется маловероятным, так как эти жилки не утолщены и без зубчиков. Проксимальный участок 1MA₁ в задних крыльях, вероятно, у всех Pruvostitidae был неотличим от поперечных жилок.

Не исключено, что к Pruvostitidae в качестве подсемейства следует отнести пермское семейство Kamiidae Sharov, 1968, в которое были объединены три очень разных рода [2]: Adumbratus Sharov, 1961 из нижней перми Кузнецкого бассейна и верхнепермские Kamia Martynov, 1930 из Татарской АССР и Kargalaria Sharov, 1968 из Архангельской обл.

ПОДСЕМЕЙСТВО PRUVOSTITINAE M. ZALESSKY, 1929

Диагноз. Переднее крыло удлиненное; ветви Sc расположены под острым углом к С, причем вершина С пересекает переднюю ветвь Sc; ланцетовидное поле замкнутое; ствол MP + CuA₁ S-образный. Заднее крыло неизвестно.

Состав. Paroedischia Carpenter, 1966; нижняя пермь США; Pruvostites M. Zalessky, 1929; верхняя пермь Татарской АССР; Tshekardoedischia gen. nov., Suksunoedischia gen. nov., Sojanoedischia gen. nov., Kitjakoedischia gen. nov., Sharovoedischia gen. nov.

Замечания. Наиболее примитивное подсемейство, о чем свидетельствуют строение С и изгиб ствола MP + CuA₁, предполагающие сходный с Oedischidae округлый тип складывания передних крыльев (рис. 2, л), а также наличие замкнутого ланцетовидного поля в передних крыльях.

Род Tshekardoedischia Gorochov, gen. nov.

Название рода от р. Чекарда и рода Oedischia.

Типовой вид — *T. ancestralis* sp. nov.; нижняя пермь; Пермская обл.

Диагноз. Переднее крыло с довольно близко расположенным основанием MP и MA₂, слабо изогнутыми CuP и 1A и коротким проксимальным участком RS.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От Paroedischia и Pruvostites отличается расположением MP и MA₂, от Paroedischia — формой CuP и 1A, а от Pruvostites — длиной проксимального участка RS в переднем крыле.

Замечание. Перечисленные в диагнозе признаки указывают на примитивность нового рода.

Tshekardoedischia ancestralis Gorochov, sp. nov.

Название вида *ancestral* lat. — предковый.

Голотип — ПИН, № 1700/1466, позитивный и негативный отпечатки частично налегающих друг на друга передних крыльев без оснований; Пермская обл., Суксунский район, берег р. Сылва у устья р. Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус.

Описание (рис. 2, а). Ланцетовидное и интеррадиальное поля длинные и узкие; гребенчатость ветвей RS и MP + CuA₁ несколько нарушена. Длина отпечатка крыла 45 мм; предполагаемая длина крыла 50 мм.

Материал. Голотип.

Род Suksunoedischia Gorochov, gen. nov.

Название рода от г. Суксун и рода Oedischia.

Типовой вид — *S. breviuscula* sp. nov.; нижняя пермь; Пермская обл.

Диагноз. Переднее крыло слабо удлиненное, со сближенными основа-

ваниями МР и МА₂, узким полем между МА₁ и МА₂, коротким проксимальным участком RS и сильно изогнутыми CuP и 1A.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От Paroedischia и Pruvostites отличается расположением МР и МА₂, от Pruvostites и Tshekardoedischia — шириной поля МА₁-МА₂ и от Tshekardoedischia и Paroedischia — формой переднего крыла.

Suksunoedischia breviuscula Gorochov, sp. nov.

Название вида от breviusculus лат.— коротковатый.

Голотип — ПИН, № 1700/1485, позитивный и негативный отпечатки переднего крыла без основания; Пермская обл., Суксунский район, берег р. Сылва у устья р. Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус.

Описание (рис. 2, б). Интеррадиальное поле короткое и несколько расширенное; гребенчатость ветвей RS и MP + CuA₁ достаточно хорошо выражена; МА₁ в области ланцетовидного поля почти прямая. Длина отпечатка 27 мм, предполагаемая длина крыла 33 мм.

Материал. Голотип.

Род Sojanoedischia Gorochov, gen. nov.

Название рода от р. Сояна и рода Oedischia.

Типовой вид — S. sharovi sp. nov.; верхняя пермь; Архан. обл.

Диагноз. Переднее крыло удлиненное; его задний край вогнутый, CuP и 1A ясно изогнутые, проксимальный участок RS короткий; поле между МА₁ и МА₂ узкое; основания МР и МА₂ удалены друг от друга.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От других родов отличается строением CuP, 1A, проксимального участка RS, шириной поля МА₁-МА₂, расположением МР, МА₂ и формой заднего края переднего крыла.

Sojanoedischia sharovi Gorochov, sp. nov.

Название вида в память палеоэнтомолога А. Г. Шарова.

Голотип — ПИН, № 3353/379, позитивный и негативный отпечатки переднего крыла; Архангельская обл., Мезенский район, Ива-гора у р. Сояна; верхняя пермь, казанский ярус.

Описание (рис. 2, в, г). Гребень ветвей МА весьма густой, а гребень ветвей MP+CuA₁ длинный; ланцетовидное и интеррадиальное поля длинные и узкие. Имеются следы пятнистой окраски. Длина крыла 36 мм.

Материал. Голотип и паратип № 3353/392, позитивный и негативный отпечатки переднего крыла из того же местонахождения.

Род Kitjakoedischia Gorochov, gen. nov.

Название рода от р. Китяк и рода Oedischia.

Типовой вид — K. pruvostitoides sp. nov.; верхняя пермь; Кировская обл.

Диагноз. Поле Sc-M в центре переднего крыла заметно расширено; проксимальный участок RS очень длинный; ветви Sc не очень пологие; поле МА₁-МА₂ узкое.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От Pruvostites отличается строением ветвей Sc и поля МА₁-МА₂, а от других родов подсемейства — строением поля Sc-M и длиной проксимального участка RS.

Kitjakoedischia pruvostitoides Gorochov, sp. nov.

Название вида по сходству с представителями рода Pruvostites.

Голотип — ПИН, № 1366/285, негативный отпечаток фрагмента переднего крыла; Кировская обл., Малмышский район; берег р. Китяк против с. Большой Китяк; верхняя пермь, казанский ярус.

Описание (рис. 2, e). Наибольшая ширина поля Sc-R почти равна наибольшей ширине ланцетовидного поля; MP+CuA₁ с семью ветвями. Длина отпечатка 29 мм; предполагаемая длина крыла 32 мм.

Материал. Голотип.

Род *Sharovoedischia* Gorochov, gen. nov.

Название рода в память палеоэнтомолога А. Г. Шарова.

Типовой вид — *Sylvoedischia abertrans* Sharov, 1968; нижняя пермь; Пермская обл.

Диагноз. Характеризуется очень широким в центральной части интеррадиальным полем, веерообразным пучком ветвей RA и узким полем между Sc и R в переднем крыле.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Pruvostites* и *Kitjakoedischia* отличается шириной поля Sc-R, а от прочих *Pruvostitinae* — строением интеррадиального поля и ветвей RA в переднем крыле.

Замечания. Шаров [3] предположил, что С переднего крыла в вершинной части идет параллельно передней ветви Sc, но в действительности у голотипа (ПИН, № 1700/1463) сохранена только вершина С, которая пересекает переднюю ветвь Sc (рис. 2, δ).

ПОДСЕМЕЙСТВО SYLVOEDISCHIINAE GOROCHOV, SUBFAM. NOV.

Диагноз. Переднее крыло укороченное; ветви Sc расположены более или менее параллельно С, причем С не пересекает переднюю ветвь Sc; ланцетовидное поле замкнутое; ствол MP+CuA₁ почти прямой. Передняя часть заднего крыла типичного для семейства строения.

Состав. *Sylvoedischia* Sharov, 1968; нижняя пермь Пермской обл.; *Stenoedischia* gen. nov.

Замечания. Укорочение С и расположение ее параллельно ветвям Sc, а также выпрямление ствола MP+CuA₁ и общее укорочение переднего крыла указывают на иной, чем у *Pruvostitinae*, тип складывания крыльев в подсемействе. Вероятно, сгиб переднего крыла проходил по стволу MP+CuA₁, хотя и был еще, видимо, округлым. Подобный тип складывания крыльев (рис. 2, м) мог быть следствием того, что в этой группе произошло опускание крыльев по бокам тела в состоянии покоя, как это имеет место у современных сверчковых и некоторых кузнециковых. Не исключено, что это могло сопровождаться уменьшением складывающейся анальной части задних крыльев, т. е. ослаблением способности к полету. Появление таких преобразований могло быть связано с переходом к обитанию в каких-либо укрытиях, вызвавших некоторое дорсовентральное сжатие тела. *Sylvoedischiiinae*, вероятно, потомки *Pruvostitinae*. Шаров [2] предполагал, что формы, близкие к *Sylvoedischia*, дали начало большинству группы современных *Ensifera*, с чем вполне можно согласиться, уточнив только, что *Sylvoedischiiinae*, по-видимому, были предками всех современных *Ensifera*. Это подтверждается сходством с наиболее примитивными *Hagloidea* в складывании крыльев и в жилковании передних крыльев, особенно костального поля.

Род *Sylvoedischia* Sharov, 1968

Sylvoedischia crassa Gorochov, sp. nov.

Название вида от *crassus* лат. — толстый.

Голотип — ПИН, № 1700/1507, позитивный и негативный отпечатки переднего крыла; Пермская обл.; Суксунский район, берег р. Сылва у устья р. Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус.

Описание (рис. 2, з). Характеризуется овальной формой крыла, длинными и сближенными ветвями RA, коротким расстоянием между основанием CuA₂ и анастомозом MP с CuA₁, а также слабо изогнутыми CuA и 1A. Длина крыла 26 мм.

Сравнение. От известных видов рода отличается строением ветвей RA, CuP, 1A, расстоянием между CuA₂ и анастомозом MP с CuA₁ и формой переднего крыла.

Материал. Голотип.

Род *Stenoedischia* Gorochov, gen. nov.

Название рода от *steno* греч.— узко и рода *Oedischia*.

Типовой вид — *S. sylvensis* sp. nov.; нижняя пермь; Пермская обл.

Диагноз. Переднее крыло с узким полем между Sc и R, коротким проксимальным участком 1MA₁ и заметно вогнутым задним краем крыла.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Sylvoedischia* отличается строением поля Sc-R, проксимального участка 1MA₁ и формой заднего края переднего крыла.

Stenoedischia sylvensis Gorochov, sp. nov.

Название вида от р. Сылва.

Голотип — ПИН, № 1700/1503, позитивный и негативный отпечатки переднего крыла; Пермская обл., Суксунский район, берег р. Сылва у устья р. Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус.

Описание (рис. 2, ж). Форма крыла овальная; ветви RS многочисленные; гребень ветвей MP+CuA₁ довольно короткий. Длина крыла 25 мм.

Материал. Голотип.

ПОДСЕМЕЙСТВО TETTAVINAE SHAROV, 1968

Tettavidae: Шаров, 1968, с. 171.

Диагноз. Переднее крыло удлиненной формы, без замкнутого ланцетовидного поля — проксимальный участок 1MA₁ неотличим от поперечных жилок; ствол MP+CuA₁ сильно изогнут.

Состав. *Tettavus* Sharov, 1968; верхняя пермь Татарской АССР; *Protettavus* Riek, 1976; верхняя пермь Южной Африки.

Замечания. Изогнутый ствол MP+CuA₁ в передних крыльях говорит о складывании крыльев, как у *Pruvostitinae*, что предполагает сходное с *Pruvostitinae* положение C (у обоих родов *Tettavinae* область C неизвестна). Вероятно, *Tettavinae* — потомки *Pruvostitinae*, передние крылья которых продвинулись еще дальше по пути превращения в надкрылья. Попытка вывести кузнециковых из этой группы, которая рассматривалась как семейство [2], оказалась неудачной, так как предками кузнециковых были, по всей вероятности, *Hagloidea* [6]. Известен только фрагмент заднего крыла *Tettavinae*, по которому нельзя судить о строении проксимального участка 1MA₁, однако, вероятно, этот участок, как и у других *Pruvostitidae*, был неотличим от поперечных жилок.

ПОДСЕМЕЙСТВО MACULOEDISCHIINAE GOROCHOV, SUBFAM. NOV.

Диагноз. Ланцетовидное поле передних крыльев такого же строения, как у *Tettavinae*; ствол MP+CuA₁ почти прямой и C не пересекает передней ветви Sc, а идет почти параллельно ветвям Sc. Переднее крыло несколько укорочено.

Состав. *Maculoedischia* gen. nov. и, возможно, *Provitimia* Sharov, 1968; триас Средней Азии.

Замечания. Выпрямление ствола MP+CuA₁ и некоторая параллизация C и ветвей Sc в передних крыльях показывают, что *Maculoedischia* пошли по тому же пути развития, что и *Sylvoedischia*, но их предками скорее всего были *Tettavinae*. В жилковании передних крыльев *Provitimia* бросается в глаза утрата характерного гребенчатого типа ветвления MP+CuA₁, что заставляет сомневаться в принадлежности этого рода к *Maculoedischia*. Заднее крыло известное лишь у *Provitimia*, несет жилкование того же типа, что и у остальных *Pruvostitidae*.

Род *Maculoedischia* Gorochov, gen. nov.

Название рода от *macula* лат.— пятно и рода *Oedischia*.

Типовой вид — *M. sojanensis* sp. nov.; верхняя пермь; Архангельская обл.

Диагноз. Переднее крыло с узким костальным полем, расширенным в центральной части полем Sc-R и правильным гребенчатым жилкованием MP+CuA₁. Окраска переднего крыла была, вероятно, светлая с мелкими темными пятнами.

Видовой состав. *M. sojanensis* sp. nov., *M. abnormis* sp. nov.

Сравнение. От *Provitimia* отличается формой костального поля, поля Sc-R и жилкованием MP+CuA₁.

Maculoedischia sojanensis Gorochov, sp. nov.

Название вида от р. Сояна.

Голотип — ПИН, № 3353/406, позитивный и негативный отпечатки переднего крыла без основания; Архангельская обл.; Мезенский район, Ива-гора у р. Сояна; верхняя пермь; казанский ярус.

Описание (рис. 2, *u*). Ветви Sc довольно редкие; поле Sc-R весьма широкое в центральной части; основание CuA₂ расположено проксимальнее анастомоза MP с CuA₁. В поле Sc-R имеется лишь одно темное пятно напротив основания MA₂. Длина отпечатка 22 мм; предполагаемая длина крыла 25 мм.

Материал. Голотип.

Maculoedischia abnormis Gorochov, sp. nov.

Название вида *abnormis* лат.— ненормальный.

Голотип — ПИН, № 3353/384, позитивный отпечаток фрагмента переднего крыла; Архангельская обл., Мезенский район, Ива-гора у р. Сояна; верхняя пермь, казанский ярус.

Описание (рис. 2, *к*). Переднее крыло характеризуется частыми ветвями Sc, узким в центре полем Sc=R, смещением основания CuA₂ дистальнее анастомоза MP с CuA₁ и двумя темными пятнами в поле Sc=R напротив оснований RS и MP. Длина отпечатка 26 мм, предполагаемая длина крыла 28 мм.

Сравнение. От *M. sojanensis* отличается строением ветвей Sc, поля Sc-R, расположением основания CuA₂ и темных пятен переднего крыла.

Материал. Голотип.

ЛИТЕРАТУРА

1. Историческое развитие класса насекомых.— Тр. Палеонтол. ин-та. М.: Наука, 1980, т. 175. 256 с.
2. Шаров А. Г. Филогения ортоцероидных насекомых.— Тр. Палеонтол. ин-та. М.: Наука, 1968, т. 118. 216 с.
3. Brongniart Ch. Recherches pour servir à l'histoire des insectes fossilis des temps primaires précédées d'une étude sur la nervation des ailes des insectes. Saint-Etienne, 1893. 493 p.
4. Burnham L. Studies on Upper Carboniferous insects: 1. The Geraridae (Order Protorthropo-
tera).— Psyche, 1983, v. 90, № 1—2, p. 1—57.
5. Carpenter F. M. The Lower Permian insects of Kansas. Part 11. The orders Protorthropo-
tera and Orthoptera.— Psyche, 1966, v. 73, № 1, p. 48—88.
6. Gorochov A. V. On the higher classification of recent Ensifera (Orthoptera).— Verh. SIEC X. Budapest, 1983, p. 187—189.
7. Kevan D. K. McE. Suprafamilial classification of «Orthopteroid» and related insects,
applying the principles of symbolic logic.— Not. Lyman entomol. Mus. Res. Lab., 1976, № 2, p. 1—24.
8. Riek E. F. New Upper Permian insects from Natal, South Africa.— Ann. Natal. Mu-
seum, 1976, v. 22, № 3, p. 755—789.