

УДК 565.72:551.761

## ОБЗОР ТРИАСОВЫХ ПРЯМОКРЫЛЫХ (ORTHOPTERA) С ОПИСАНИЕМ НОВЫХ И МАЛОИЗВЕСТНЫХ ТАКСОНОВ. СООБЩЕНИЕ 1

© 2005 г. А. В. Горохов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, e-mail: orthopt@zin.ru

Поступила в редакцию 14.01.2003 г.

Принята к печати 01.03.2003 г.

Дан краткий критический обзор последних публикаций, содержащих новую таксономическую информацию по триасовым прямокрылым. Приведен список известных в триасе таксонов подотряда Ensifera. Описаны новые таксоны: *Sonoedischia shmakovi* gen. et sp. nov. (Mesoedischiiidae), *Proxenopterum primitivum* gen. et sp. nov. (Xenopteridae: Xenopterinae), *Axenopterum venosum* gen. et sp. nov. (Xenopteridae: Axenopterinae subfam. nov.) и *Ahagla mira* gen. et sp. nov. (Haglidae). Обосновано включение рода *Voltziahagla* Marchal-Papier et al., 2000 в *Hagloedischiiidae* и рода *Triassoparacyrtophyllites* Marchal-Papier et al., 2000 в *Tuphellinae* (Tuphellidae).

Триасовая стадия эволюции прямокрылых является ключевой для понимания филогенетических взаимоотношений и причин дифференциации крупнейших современных таксонов этого отряда. В триасе впервые обнаружены подотряд Caelifera и все современные инфраотряды: Tettigoniidea, Gryllidea, Tridactylidea и Acrididea. Однако, иско-паемые Orthoptera этого времени, если исключить уникальное по богатству местонахождение Мадагаскар (см. ниже), крайне немногочисленны и отражают фактически лишь средне- и позднетриасовые фауны. Раннетриасовые Orthoptera до этой статьи были известны лишь по единственному отпечатку из Красноярского края, т.е. наиболее важная для понимания дифференциации современных прямокрылых раннетриасовая фауна остается почти полностью неизвестной.

Такое состояние наших знаний оставляет место для разнообразных спекуляций. Последней из них является недавно опубликованная статья О. Бету и А. Неля (Bethoux, Nel, 2002), эксплуатирующая пробелы в наших знаниях по двум важнейшим периодам истории ортоптероидных насекомых: карбоновому и триасовому. Новая номенклатура жилок, годом ранее предложенная этими авторами (Bethoux, Nel, 2001), основана на крайне формалистичной гипотезе (“ground plan”) о делении всех жилок в крыльях неизвестного предка Pterygota строго на две ветви (выпуклую и вогнутую) и на несколько фантастичной гипотезе о разнообразных слияниях основных продольных жилок уже у древнейших известных Pterygota (Kukalová-Peck, Brauckmann, 1992). Фактически, Бету и Нель добавляют к многочисленным уже имеющимся номенклатурам жилкования еще одну (вероятно, по сомнительному кладистическо-

му принципу – каждая новая гипотеза о происхождении (таксонов, жилок и т.п.) должна изменять номенклатуру) и только затрудняют чтение их статей.

Ни новая номенклатура, ни использование спорной методологии кладистического анализа для ничтожного количества признаков сохранившихся фрагментов крыльев, причем без каких-либо попыток выявить функциональный и эволюционный смысл преобразований жилкования, не позволяют дать сколько-нибудь правдоподобную картину филогении ортоптероидных насекомых. Эти авторы, наряду с поддержкой некоторых логичных допущений, например о родстве Geraridae (*Titanoptera* sensu Gorochov) с Orthoptera, проводят явно незрелую мысль о родстве Caelifera с инфраотрядом Elcanidea, основанную, очевидно, на поверхностном сходстве передних крыльев Locustopsidae и Elcanidae, вызванном независимым приобретением этими группами аналогичных усовершенствований летных свойств этих крыльев, а также на ошибочной интерпретации жилкования надкрылья раннеюрского рода *Plesioschwinzia* Zessin, 1988 (Locustopsinae) как якобы наиболее примитивного среди известных Caelifera. Триасовые Locustavidae, видимо, представляющие в действительности наиболее примитивный тип жилкования Caelifera (Шаров, 1968; Горохов, 1995а), были выведены Бету и Нелем из состава Caelifera, но какое-либо другое положение этого семейства в системе отряда предложено ими не было.

Новый материал по Locustavidae и другим древнейшим Caelifera, рассматриваемый во втором сообщении данной работы, наглядно убеждает в ошибочности их выводов. Он показывает несомненную близость триасовых Locustavidae к бо-

лее поздним Locustopsidae, подтверждает большую примитивность жилкования первых относительно вторых, а, следовательно, опровергает происхождение Caelifera от близких родственников семейства Elcanidae (передние крылья всех Elcanidea, даже их самых примитивных раннепермских представителей, были облегченными, частично мембранизованными (перепончатыми) и с редким поперечным жилкованием, то есть хорошо адаптированные к полету, тогда как у Locustavidae они были еще отягощены более обильным жилкованием и представляли лишь начальный этап эволюции от защитных надкрылий к органам полета).

Кроме того, этот материал указывает на возможную близость Caelifera к триасовым представителям инфраотряда Oedischiidea из семейства Proparagryllacrididae, что может предполагать происхождение Caelifera от пермских Pruvostitidae общим стволом с Proparagryllacrididae (оба семейства принадлежат надсемейству Oedischioidea). Следует отметить, что в настоящий момент это предположение кажется более вероятным, чем высказываемое мной ранее предположение о возможной связи Caelifera с Xenopteroidea (другим надсемейством инфраотряда Oedischiidea) (Горохов, 1995а; Gorochov, 2001).

Что же касается жилкования надкрылья *Pleioschwinzia*, то оно представляется просто аберрацией. Не исключено, что этот род – синоним одного из обычных раннеюрских родов Locustopsisae, и что второе надкрылье этого же экземпляра могло иметь нормальное для надсемейства строение (подобные аберрации жилкования – не редкость у современных прямокрылых, и лишь слабое знание изменчивости современных видов могло привести Бету и Неля к столь большой переоценке этого единичного факта).

Помимо рассмотренной выше статьи появились и другие недавние публикации, касающиеся триасовых прямокрылых и нуждающиеся в коррекции сведений о них. В частности, в каталог современных Tettigonioidea (Otte, 1997) были включены данные об ископаемых и современных Hagoidea (и даже об ископаемых Gryllovoidea и возможных Gylloblattida (Geinitziidae), но не об ископаемых Tettigonioidea (?)). Эти данные – отрывочные и представлены в виде эклектичной классификации без попыток какого-либо ее обоснования. Все это вызывает необходимость дать здесь список всех известных триасовых таксонов отряда в соответствии с обоснованной ранее классификацией (Горохов, 1995а, б; Gorochov, 2001).

Настоящая статья написана на основании изучения коллекций Палеонтологического института РАН (ПИН), где хранятся все описываемые здесь новые материалы, и обобщения литературных данных (Tillyard, 1922; Cabrera, 1928; Riek, 1954, 1955, 1956, 1974, 1976; Шаров, 1968; Горо-

хов, 1986, 1987а, б, 1989, 1990; Gorochov, 1994; Martins-Neto, Gallego, 1999; Marchal-Papier et al., 2000; Wappler, 2001). Новые материалы происходят из местонахождений Бабий Камень (Россия, Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, правый берег р. Томь, 10 км ниже п. Усть-Нарык; нижний триас, мальцевская свита) и Мадыген (Киргизия, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Джайло-учу в северных отрогах Туркестанского хребта; средний или верхний триас, мадыгенская свита). За предоставление этого материала и содействие в работе автор благодарит коллектив Лаборатории членистононогих ПИН (материал из местонахождения Бабий Камень собран при поддержке гранта РФФИ № 01-04-48925).

В первом сообщении настоящей работы рассматривается подотряд Ensifera – древнейший из двух подотрядов отряда прямокрылых, известный с позднего карбона. Производный от него подотряд Caelifera и отпечатки, ошибочно отнесенные к прямокрылым, будут рассматриваться во втором сообщении.

#### *Список известных в триасе таксонов подотряда Ensifera Chopard, 1920*

Так как подавляющее большинство перечисленных ниже видов описано из среднего или верхнего триаса Киргизии (местонахождение Мадыген), распространение и возраст указываются лишь для видов из других местонахождений.

#### **Инфраотряд Elcanidea Handlirsch, 1906**

Надсемейство Elcanoidea Handlirsch, 1906

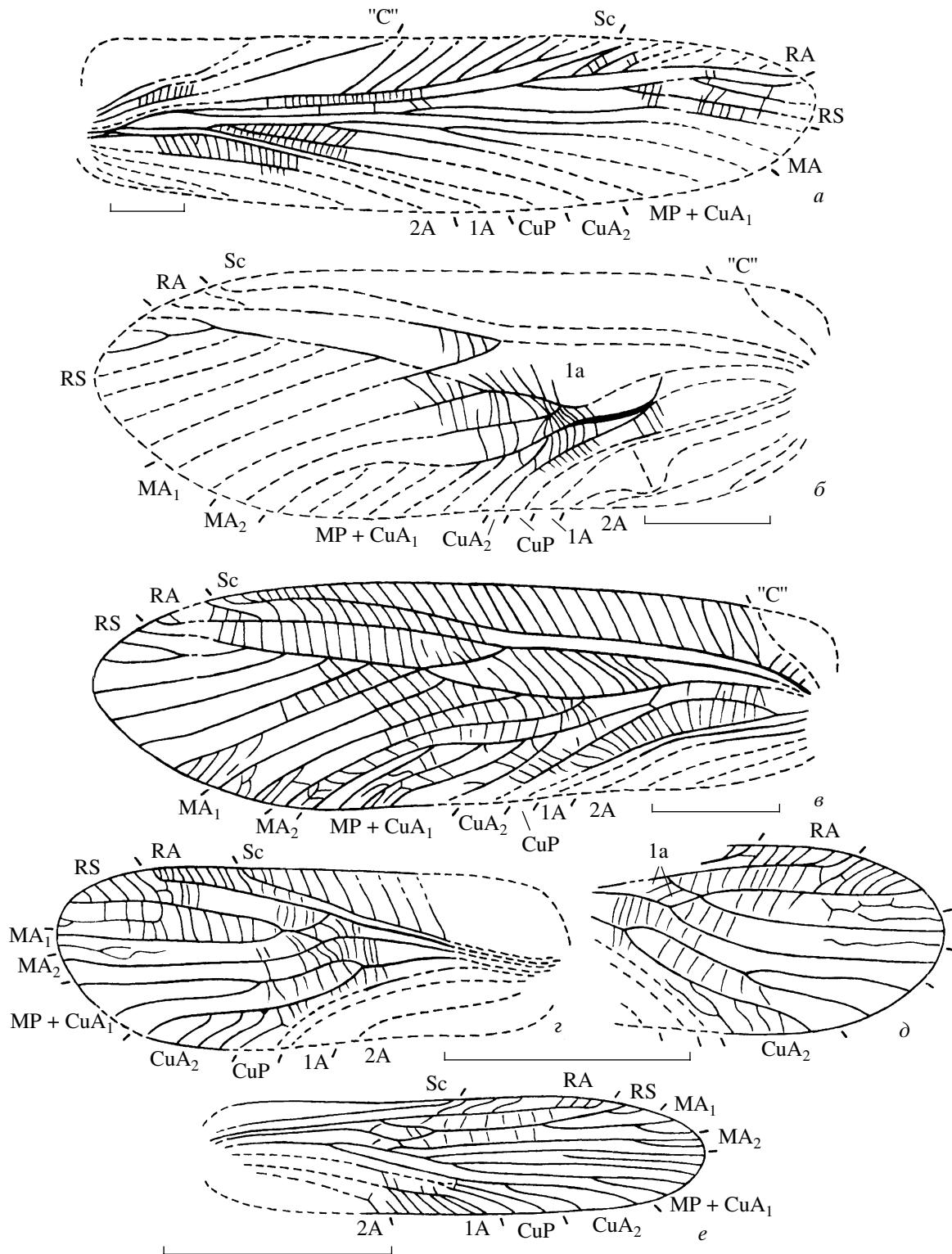
Permelcanidae Sharov, 1968. **Meselcaninae** Gorochov, 1989: Meselcana Sharov, 1968 [M. madygenica Sharov, 1968; M. permelcanoides Gorochov, 1989].

#### **Инфраотряд Oedischiidea Handlirsch, 1906**

Надсемейство Oedischioidea Handlirsch, 1906

Bintoniellidae Handlirsch, 1937. **Bintoniellinae**: Eubintoniella Gorochov, 1987 [E. ferganica Gorochov, 1987]. **Proshielinae** Gorochov, 1989: Provitimia Sharov, 1968 [P. pectinata Sharov, 1968]; Proshiella Gorochov, 1989 [P. ramivenosa (Sharov, 1968)]. **Oshielinae** Gorochov, 1987: Probintoniella Sharov, 1968 (= Oshiella Gorochov, 1987) [P. triassica Sharov, 1968; P. crassa (Gorochov, 1987); P. oblonga (Gorochov, 1987)]; Paroshiella Gorochov, 1987 [P. alia Gorochov, 1987]; Stenoshiella Gorochov, 1987 [S. angusta Gorochov, 1987]; Oshiellana Gorochov, 1994 [O. primaria (Sharov, 1968)].

Proparagryllacrididae Riek, 1956. **Proparagryllacridinae**: Proparagryllacris Riek, 1956 [P. crassifemur Riek, 1956 (верхний триас Австралии)]; Mesogryllacris Riek, 1955 [M. giganteus Riek, 1955 (верхний триас Австралии)]; Gryllacrima Sharov, 1968 [G. perfecta Sharov, 1968; G. simplicis Gorochov, 1987; G. madygenoides Gorochov, 1987; G. elongata Gorochov, 1987; G. johnski Wappler, 2001 (верхний триас Южной Африки) (правильность включения в этот род сомнительна в связи с наличием трех, а не двух ветвей MP + CuA1 – рис. 1а) (Wappler, 2001, рис. 6 – подпись к этому рисунку и ссылка на него в тексте перепутаны и относятся к рис. 5)]; Dordrechtia Riek, 1976 [D. robusta Riek, 1976 (верхний триас Южной Африки)]; Batkenella Gorochov, 1987 [B. megaptera Gorochov, 1987]; Eu-



**Рис. 1.** Надкрылья надсемейств Oedischioidea (*a–e*) и Xenopteroidea (*z–e*): *a* – *Gryllacrimima johnski* Wappler, голотип “National Botanical Institute (NBI), Pretoria”, “BP/2/4533 (C-D.II 1051)” (новая интерпретация жилкования на основании рис. из Wappler, 2001); *b*, *c* – *Sonoedischia shmakovi* sp. nov.: *б* – голотип ПИН, № 4887/31, самец, *в* – паратип ПИН, № 4887/30, самка; *г*, *д* – *Proxenopterum primitivum* sp. nov.: *г* – голотип ПИН, № 2555/1313, *д* – паратип ПИН, № 2555/1315; *e* – *Axenopterum venosum* sp. nov., голотип ПИН, № 2555/1316. Обозначения: la – ланцетовидное поле. Длина масштабной линейки на рис. 1, 2 соответствует 5 мм.

batkenella Gorochov, 1987 [E. devexa Gorochov, 1987]; Dolichobatkenella Gorochov, 1987 [D. perlonga Gorochov, 1987]. **Ferganiinae** Gorochov, 1987: Fergania Sharov, 1968 [F. reducta Sharov, 1968]; Parafergania Gorochov, 1987 [P. sharovi Gorochov, 1987]. **Oedischimiminae** Gorochov, 1987: Oedischimima Gorochov, 1987 [O. deficientis Gorochov, 1987]. **Madygeninae** Gorochov, 1987: Madygenia Sharov, 1968 [M. orientalis Sharov, 1968; M. ovalis Gorochov, 1987; M. extremalis Gorochov, 1987; M. longissima Gorochov, 1987]; Platymadygenia Gorochov, 1987 [P. grandis Gorochov, 1987]. **Proparagryllacrididae** incertae sedis: Brevibatkenella Gorochov, 1987 [B. abscisa Gorochov, 1987 (описан по единственному отпечатку дистальной части надкрылья и включен в Proparagryllacridinae, однако его жилкование лишено характерной для этого подсемейства параллизованности)]; Dordrechtia aasvoelbergensis Wappler, 2001 (верхний триас Южной Африки) (неполное надкрылье, в котором, судя по первоописанию, CuA<sub>2</sub>, возможно, частично слита с CuP, а MP + CuA<sub>1</sub>, вероятно, полностью переместилась на ствол M, что не соответствует ни одному из известных подсемейств) (Wappler, 2001, рис. 3 – подпись к этому рисунку и ссылка на него в тексте перепутаны и относятся к рис. 4).

Mesoedisciidae Gorochov, 1987: Mesoedischia Sharov, 1968 [M. madygenica Sharov, 1968; M. obliqua Gorochov, 1987; M. kirgizica Gorochov, 1987]; Sonoedischia gen. nov. [S. shmakovi sp. nov. (нижний триас Кемеровской обл.)].

#### Надсемейство Xenopteroidea Riek, 1955

Xenopteridae Riek, 1955. **Xenopterinae**: Xenopterum Riek, 1955 [X. crosbyi Riek, 1955 (верхний триас Австралии)]; Lutheria Wappler, 2001 [L. dewetii Wappler, 2001 (верхний триас Южной Африки)] (Wappler, 2001, рис. 5 – подпись к этому рисунку и ссылка на него в тексте перепутаны и относятся к рис. 6); Proxenopterum gen. nov. [P. primitivum sp. nov.]. **Ferganopterinae** Gorochov, 1989: Ferganopterus Sharov, 1968 [F. clarus Sharov, 1968; F. longus Gorochov, 1989]; Ferganopterodes Sharov, 1968 [F. reductus Sharov, 1968]; Pteroferganella Gorochov, 1989 [P. sharovi Gorochov, 1989; P. crassa Gorochov, 1989; P. minuta Gorochov, 1989]; Pteroferganodes Gorochov, 1989 [P. rieki Gorochov, 1989; P. decipiens Gorochov, 1989]; Triassoferganella Gorochov, 1989 [T. angusta Gorochov, 1989]; Ferganotriassia Gorochov, 1989 [F. lata Gorochov, 1989]; Pseudoferganopsis Gorochov, 1989 [P. zini Gorochov, 1989]. **Axenopterinae** subfam. nov.: Triassomanteodes Sharov, 1968 [T. madygenicus Sharov, 1968]; Xenoferganella Gorochov, 1989 [X. pini Gorochov, 1989]; Axenopterum gen. nov. [A. venosum sp. nov.].

#### Инфраотряд Tettigoniidea Stoll, 1788

##### Надсемейство Hagloidea Handlirsch, 1906

Hagloedisciidae Gorochov, 1986: Hagloedischia Gorochov, 1986 [H. primitiva Gorochov, 1986]; Voltziahangla Marchal-Papier, Nel et Grauvogel-Stamm, 2000 [V. pseudoveinosa Marchal-Papier, Nel et Grauvogel-Stamm, 2000 (средний триас Франции)].

Tuphellidae Gorochov, 1988. **Tuphellinae**: Tuphella Gorochov, 1986 [T. rasnitzyni Gorochov, 1986; T. rohdendorfi Gorochov, 1986; T. sharovi Gorochov, 1986]; Neotuphella Gorochov, 1986 [N. minor Gorochov, 1986]; Triassoparacyrtophyllites Marchal-Papier, Nel et Grauvogel-Stamm, 2000 [T. bifurcatus Marchal-Papier, Nel et Grauvogel-Stamm, 2000 (средний триас Франции)].

Haglidae Handlirsch, 1906. **Haglinae**: Archihagla Sharov, 1968 [A. zeuneri Sharov, 1968; A. tenuis Gorochov, 1986]; Proisfaroptera Sharov, 1968 [P. martynovi Sharov, 1968]; Protshorkuphlebia Sharov, 1968 [P. triassica Sharov, 1968; P. similis Gorochov, 1986; P. kirgizica Gorochov, 1986]; Sharovahagla Gorochov, 1986 [Sh. plana Gorochov, 1986]; Haglomorpha Gorochov, 1986 [H. martynovi Gorochov, 1986]; Modihagla Gorochov, 1986 [M. ovalis Gorochov, 1986]; Cantohagla Gorochov, 1986 [C. gracilis Gorochov, 1986]; Dulcihangla Gorochov, 1986 [D. beybienkoi Gorochov, 1986; D. mistshenkoi Gorochov, 1986]; Lyrohangla Gorochov, 1986 [L. uvarovi Gorochov, 1986; L. pravdini Gorochov, 1986; L. decipiens Gorochov, 1986]; Sonohagla Gorochov, 1986 [S. saussurei Gorochov, 1986; S. chopardi Gorochov, 1986; S. curta Gorochov, 1986]; Tinnihagla Gorochov, 1986 [T. zeuneri Goro-

chov, 1986; T. handlirschi Gorochov, 1986]; Dolichohagla Gorochov, 1986 [D. longa Gorochov, 1986]; Microhagla Gorochov, 1986 [M. minuta Gorochov, 1986]; Vocohagla Gorochov, 1986 [V. clara Gorochov, 1986; V. tarbinskyi Gorochov, 1986]; Dinohagla Gorochov, 1986 [D. corrugata Gorochov, 1986]; Euhagla Gorochov, 1986 [E. saurensis Gorochov, 1986 (верхний триас Казахстана)]. **Haglopterinae** Gorochov, 1986: Hagloptera Gorochov, 1986 [H. intermedia Gorochov, 1986]. **Volioptinae** Gorochov, 1986: Zeunerophlebia Sharov, 1968 [Z. gigas Sharov, 1968; Voliopus Gorochov, 1986 [V. ancestralis Gorochov, 1986]; Euvoliopus Gorochov, 1986 [E. giganteis Gorochov, 1986]; Phonovoliopus Gorochov, 1986 [Ph. musicus Gorochov, 1986]; Melovoliopus Gorochov, 1986 [M. fasciatus Gorochov, 1986]; Platvoliopus Gorochov, 1986 [P. maximus Gorochov, 1986]; Macrovoliopus Gorochov, 1986 [M. declivis Gorochov, 1986]; Stenovoliopus Gorochov, 1986 [S. elongatus Gorochov, 1986]; Phyllovoliopus Gorochov, 1986 [Ph. insufficiens Gorochov, 1986]; Paravoliopus Gorochov, 1986 [P. dorsalis Gorochov, 1986]; Zavoliopus Gorochov, 1986 [Z. densus Gorochov, 1986]; Voliopellus Gorochov, 1986 [V. latus Gorochov, 1986]. **Maragineae** Gorochov, 1986: Maraga Gorochov, 1986 [M. angusta Gorochov, 1986; M. tshorkuphleboides Gorochov, 1986]; Paramaraga Gorochov, 1986 [P. fusca Gorochov, 1986]; Zamaraga Gorochov, 1986 [Z. reticulata Gorochov, 1986]; Eumaraga Gorochov, 1986 [E. madygenica Gorochov, 1986]; Maragella Gorochov, 1986 [M. reducta Gorochov, 1986]. **Haglidae incertae sedis**: Notopamphagopsis Cabrera, 1928 [N. bolivari Cabrera, 1928 (средний или верхний триас Аргентины) (фрагмент крыла неизвестного пола; среди причисленных к этому виду других фрагментов из того же местонахождения указан кусок надкрылья самца, возможно, Haglidae) (Martins-Neto, Gallego, 1999: рис. 4, D)]; Prohagla Riek, 1954 [P. superba Riek, 1954 (верхний триас Австралии) (крылья самки, не исключено, Haglinae; если это так, то Prohaglinae Riek, 1954 – синоним Haglinae); P. imperfecta Riek, 1955 (верхний триас Австралии) (мелкий фрагмент надкрылья, возможно, самки); Neohagla Riek, 1955 [N. sinuata Riek, 1955 (верхний триас Австралии) (мелкие фрагменты надкрыльев самца)]; Turkestania Sharov, 1968 [T. deviata Sharov, 1968 (крупное надкрылье самки, не исключено, Volioptinae)]; Afrohagla Gorochov, 1990 [A. contorta (Riek, 1974) (верхний триас Южной Африки) (надкрылье самца с поперечным жилкованием в ланцетовидном поле как у Volioptinae и с двумя ветвями на MA1, как у Maragineae и части Haglinae)]; Voliopus margueritae Wappler, 2001 (верхний триас Южной Африки) (фрагменты мелких надкрыльев самца, которые слишком малы для Voliopus и слишком недостаточны для определения подсемейства) (Wappler, 2001, рис. 4 – подпись к этому рисунку и ссылка на него в тексте перепутаны и относятся к рис. 3); Ahagla gen. nov. [A. mira sp. nov.].

#### Инфраотряд Gryllidea Laicharting, 1781

##### Надсемейство Gryllavoidea Gorochov, 1986

Gryllavidae Gorochov, 1986: Gryllavus Sharov, 1968 [G. madygenicus Sharov, 1968]; Paragryllavus Gorochov, 1986 [P. curvatus Gorochov, 1986]; Zagryllavus Gorochov [Z. elongatus Gorochov, 1986]; Galliagryllavus Marchal-Papier, Nel et Grauvogel-Stamm, 2000 [G. vogesiacus Marchal-Papier, Nel et Grauvogel-Stamm, 2000 (средний триас Франции)].

#### Новые и малоизвестные таксоны подотряда Ensifera

#### И Н Ф Р А О Т Р Я Д OEDISCHIIDEA Н А Д С Е М Е Й С Т В О OEDISCHIOIDEA H A N D L I R S C H , 1906

##### СЕМЕЙСТВО MESOEDISCHIIDAE GOROCHOV, 1987

###### Род Sonoedischia Gorochov, gen. nov.

Н а з в а н и е р о д а от sonor лат. – звук и рода Oedischia.

**Типовой вид – *S. shmakovi* sp. nov.**

**Диагноз.** Надкрылье самца (рис. 1, б): ланцетовидное поле, образованное жилками R, RS и ветвями MA, с короткой и широкой дистальной частью; MA2 отствляетяется немного дистальнее наиболее широкой части ланцетовидного поля; MP + CuA1 характерной формы, S-образная дистальнее основания MA2, значительно утолщенная в проксимальной части; проксимальный участок MP + CuA1 соприкасается с CuA2, но неизвестно слиты эти жилки или нет проксимальнее. Надкрылье самки (рис. 1, в) MP + CuA1 довольно сильно изогнутая; поле между CuA и CuP широкое.

**Видовой состав.** *S. shmakovi* sp. nov.

**Сравнение.** Новый род отличается от рода *Mesoedischia* (средний или верхний триас Киргизии) следующими признаками жилкования надкрылья самца: расширенная часть ланцетовидного поля, образованная R, RS и ветвями MA (видимо, основное звукоизлучающее поле надкрылья), короткая и широкая; основание MA2 расположено немного дистальнее наиболее широкой части ланцетовидного поля; MP + CuA1 сильно S-образно изогнута дистальнее основания MA2 и значительно утолщена проксимальнее; основание MP + CuA1, вероятно, соприкасается с CuA2. Надкрылья самок этих родов различаются хуже – у нового рода MP + CuA1 изогнута сильнее и поле между CuA и CuP шире.

**Замечания.** Утолщенный проксимальный участок MP + CuA1 в надкрылье самца, возможно, является структурой, аналогичной плектруму стридуляционного аппарата в инфраотрядах *Tettigoniidae* и *Gryllidae*, и трется во время стридуляции о стридуляционную жилку (или жилки). У *Mesoedischia* стридуляционной жилкой является утолщенная поперечная жилка между 1A и 2A, но структура, которую можно было бы трактовать как плектрум, неизвестна (все другие жилки неутолщенные), что, наряду с более узким ланцетовидным полем, позволяет предположить некоторое ослабление (или меньшее развитие) стридуляционного аппарата у *Mesoedischia* по сравнению с *Sonoedischia* (на рис. 2 реконструкция недостающей части надкрылья произведена таким образом, что стридуляционная жилка оказалась похожей на таковую *Mesoedischia*, а проксимальная часть CuA – еще не слитой с M, что является более примитивным состоянием, чем у *Mesoedischia*).

*Sonoedischia shmakovi* Gorochov, sp. nov.

**Название вида** в честь сборщика, энтомолога А.С. Шмакова.

**Голотип** – ПИН, № 4887/31, негативный отпечаток фрагмента надкрылья самца; местонахождение Бабий Камень; нижний триас.

**Описание.** Надкрылье самца (рис. 1, б) с основанием MA2, отстоящим от развилка MA1 на немного меньшее расстояние, чем от основания CuA2; общий ствол MA в области наиболее широкой части ланцетовидного поля сильно изогнут; поперечное жилкование между MA и MP + CuA1 в области основания MA2 очень густое. Надкрылье самки (рис. 1, в) со слабо расширенным ланцетовидным полем; RS с 7 ветвями; MP + CuA1 с 5 ветвями; проксимальные участки MP и CuA1 развиты; CuP и 1A несколько изогнутые.

**Размеры** в мм: длина отпечатка голотипа – 21, предполагаемая длина надкрылья самца – 28, длина надкрылья самки – 29.

**Материал.** Голотип и паратип ПИН, № 4887/30, негативный отпечаток почти целого надкрылья самки из того же местонахождения.

## НАДСЕМЕЙСТВО XENOPTEROIDEA RIEK, 1955

### СЕМЕЙСТВО XENOPTERIDAE RIEK, 1955

#### ПОДСЕМЕЙСТВО XENOPTERINAE RIEK, 1955

**Диагноз.** Отличается от *Ferganopterinae* следующими признаками надкрылья: всегда замкнутым ланцетовидным полем; более или менее коротким проксимальным участком RS (до анастомоза с MA1); одиночной или почти одиночной RS, но снабженной гребнем из довольно многочисленных скошенных поперечных жилок между дистальной частью RS и костальным краем надкрылья; наличием гребня из довольно многочисленных ветвей на CuA2 (рис. 1, г, д).

**Став.** *Xenopterum* (верхний триас Австралии), *Lutheria* (верхний триас Южной Африки) и *Proxenopterum* gen. nov.

**Замечания.** Диагноз подсемейства изменен в связи с исключением из него двух других триасовых родов, помещенных здесь в описываемое ниже новое подсемейство, и добавлением нового, возможно, наиболее примитивного рода *Xenopterinae*.

#### Род *Proxenopterum* Gorochov, gen. nov.

**Название рода** от рода *Xenopterum*.

**Типовой вид** – *P. primitivum* sp. nov.

**Описание** (рис. 1, г, д). Надкрылье. RS слияется с MA1 недалеко от своего основания и на коротком участке; проксимальный участок RS (до анастомоза с MA1) ясно дуговидно изогнут; основание RS расположено около точки разветвления MA на MA1 и MA2.

**Видовой состав.** *P. primitivum* sp. nov.

**Сравнение.** Надкрылье отличается от такого *Xenopterum* и *Lutheria* очень коротким участком слияния RS с MA1, ясно дуговидным проксимальным участком RS (до анастомоза с MA1) и расположением основания RS недалеко от точки разветвления MA на MA1 и MA2.

**З а м е ч а н и я.** Жилкование надкрылья нового рода представляет промежуточный вариант между мадыгенскими *Ferganopterinae* и, вероятно, более поздними представителями *Xenopterinae* из верхнего триаса Австралии и Южной Африки.

***Proxenopterum primitivum Gorochov, sp. nov.***

**Н а з в а н и е вида** *primitivum* лат. – примитивное.

**Г о л о т и п** – ПИН, № 2555/1313, негативный отпечаток надкрылья без проксимальной части; местонахождение Мадыген; средний или верхний триас.

**О п и с а н и е** (рис. 1, г). Надкрылье с довольно густым жилкованием в дистальной части субкостального поля, не очень длинными жилками в дистальной части интеррадиального поля и сравнительно длинными ветвями MP + CuA1.

**Р а з м е р ы** в мм: длина отпечатка – 8, предполагаемая длина надкрылья – 10.

**М а т е р и а л.** Голотип и паратипы ПИН, № 2555/1307, 1312 и 1315, отпечатки неполных надкрыльев из того же местонахождения (паратипы могут незначительно отличаться от голотипа по характеру жилкования в субкостальном и интеррадиальном полях, а также по относительной длине ветвей MP + CuA1 – рис. 1, д).

**ПОДСЕМЕЙСТВО AXENOPTERINAE GOROCHOV, SUBFAM. NOV.**

**Т и п о в о й р о д** – *Axenopterum* gen. nov.

**Д и а г н о з.** Отличается следующими признаками надкрылья: от *Ferganopterinae* – всегда замкнутым ланцетовидным полем, более или менее коротким проксимальным участком RS (до анастомоза с MA1), одиночной или почти одиночной RS и слиянием RS с MA1 на большом протяжении; от *Xenopterinae* – отсутствием гребня из склонных поперечных жилок между дистальной частью RS и костальным краем надкрылья, а также отсутствием гребня из более или менее многочисленных ветвей на CuA2 (рис. 1, е).

**С о с т а в.** *Triassomanteodes*, *Xenoferganella* и *Axenopterum* gen. nov. (средний или верхний триас Киргизии).

**З а м е ч а н и я.** Слияние в надкрыльях RS с MA1 на большом протяжении проходило, вероятно, параллельно в этом подсемействе и у продвинутых *Xenopterinae*. На независимое приобретение этой особенности указывает строение надкрыльев *Proxenopterum* – наиболее примитивного представителя *Xenopterinae*, современного всем трем родам *Axenopterinae*.

**Род *Axenopterum* Gorochov, gen. nov.**

**Н а з в а н и е р о д а** от рода *Xenopterum*.

**Т и п о в о й в и д** – *A. venosum* sp. nov.

**Д и а г н о з.** Надкрылье (рис. 1, е): основание RS расположено ясно дистальнее основания CuA2; жилкование параллелизованное, что особенно заметно по строению MP + CuA1, ветви которой длинные и параллельные; 1A с весьма многочисленными ветвями.

**В и д о в о й с о с т а в.** *A. venosum* sp. nov.

**С р а в н е н и е.** Отличается следующими признаками надкрылья: от *Triassomanteodes* – наличием многочисленных ветвей на 1A; от *Xenoferganella* – расположением основания RS ясно дистальнее основания CuA2; от обоих родов – длинными и параллельными ветвями MP + CuA1 (рис. 1, е).

***Axenopterum venosum Gorochov, sp. nov.***

**Н а з в а н и е вида** от *venosus* лат. – жилковатый.

**Г о л о т и п** – ПИН, № 2555/1316, позитивный отпечаток надкрылья без проксимального участка; местонахождение Мадыген; средний или верхний триас.

**О п и с а н и е** (рис. 1, е). Надкрылье с пологими ветвями RA, S-образно изогнутым проксимальным участком RS (до анастомоза с MA1), 4 ветвями MP + CuA1, 2 ветвями CuA2 и очень частыми ветвями 1A.

**Р а з м е р ы** в мм: длина надкрылья – 11.

**М а т е р и а л.** Голотип.

**И Н Ф Р А О Т Р Я Д Т E T T I G O N I I D E A**

**Н А Д С Е М Е Й С Т В О H A G L O I D E A  
HANDLIRSCH, 1906**

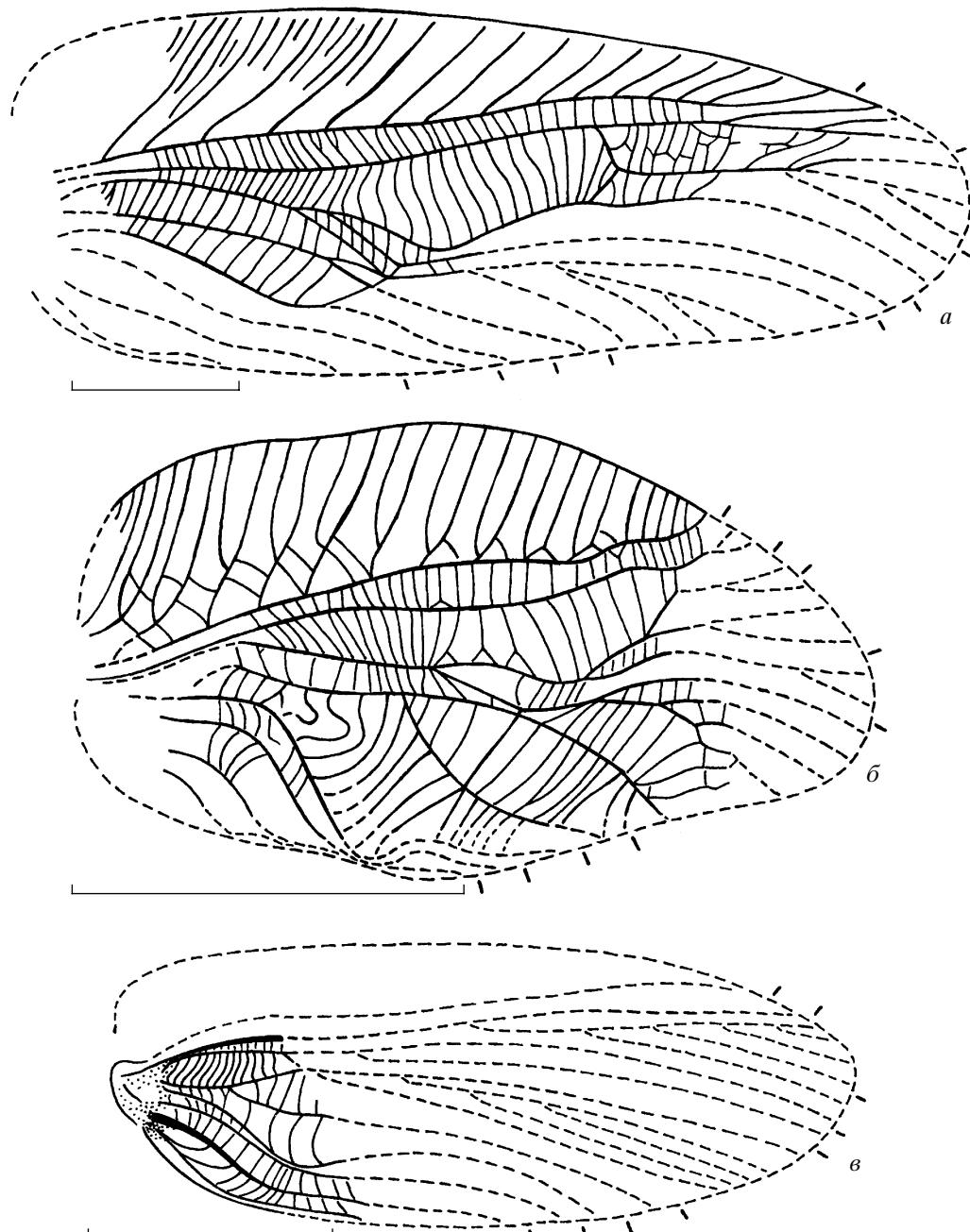
**СЕМЕЙСТВО HAGLOEDISCHIIDAE GOROCHOV, 1986**

**Род *Voltziahagla* Marchal-Papier,  
Nel et Grauvogel-Stamm, 2000**

**Т и п о в о й в и д** – *V. pseudoveinosa* Marchal-Papier, Nel et Grauvogel-Stamm, 2000 (средний триас Франции).

**Д и а г н о з** (по данным Marchal-Papier et al., 2000). Этот род отличается от *Hagloedischia* (средний или верхний триас Киргизии) следующими особенностями надкрылья самца: поле Sc-R в области основания MA2 ясно расширенное, почти равно по ширине полю R-MA в той же области; проксимальный участок RS почти поперечный; поля между MP и проксимальным участком MA2 и между проксимальными участками CuA1 и CuA2 очень узкие; поля между M и CuA (до ответвления CuA2) и между CuA и CuP (в той же части надкрылья) относительно узкие; основание CuA2 расположено недалеко от анастомоза MP с CuA1 (рис. 2, а).

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



**Рис. 2.** Надкрылья надсемейства Hagloidea (*a, б* – новая интерпретация жилкования на основании рис. и фото из Marchal-Papier et al., 2000): *a* – *Voltziahagla pseudoveinosa* Marchal-Papier, Nel et Grauvogel-Stamm, голотип “collection Grauvogel et Gall a Ringendorf (Bas-Rhin, France)”, № 5596–5597, самец; *б* – *Triassoparacyrtophyllites bifurcatus* Marchal-Papier, Nel et Grauvogel-Stamm, голотип “collection Grauvogel et Gall a Ringendorf (Bas-Rhin, France)”, № 5562–5563, самец; *в* – *Ahagla mira* sp. nov., голотип ПИН, № 2240/4057, самка.

**З а м е ч а н и я.** Авторы рода включили его в семейство Haglidae без отнесения к какому-либо подсемейству. Позднее (Gorochov, Rasnitsyn, 2002) этот род был предположительно (без объяснений) перенесен в Hagloedischiiidae. Включение его в это семейство обосновывается наличием в надкрылье самца узкого поля между CuA (до ответвления CuA2) и CuP, а также почти прямой прокси-

мальной половиной последней жилки (рис. 2, *a*). Эти особенности не характерны для других семейств Hagloidea, надкрылья самцов которых снабжены значительно расширенным полем CuA–CuP и сильно изогнутой CuP, формирующей более или менее поперечную стридуляционную жилку, но они характерны для Hagloedischiiidae, у которых надкрылье самца имеет развитое звуко-

излучающее поле (сильно расширенную часть ланцетовидного поля) и еще примитивную (очень пологую) стридуляционную жилку; последняя особенность способна объяснить слабый изгиб CuP и узкое поле CuA–CuP в надкрылье самца *Voltziahagla*.

#### СЕМЕЙСТВО TUPHELLIDAE GOROCHOV, 1988

ПОДСЕМЕЙСТВО TUPHELLINAE GOROCHOV, 1988

**Род *Triassoparacyrtophyllites* Marchal-Papier,  
Nel et Grauvogel-Stamm, 2000**

Типовой вид – *T. bifurcatus* Marchal-Papier, Nel et Grauvogel-Stamm, 2000 (средний триас Франции).

**Диагноз** (по данным Marchal-Papier et al., 2000). Этот род отличается от двух других родов подсемейства следующими признаками надкрылья самца: поле между Sc и R проксимальнее наиболее широкой части ланцетовидного поля ясно расширенное; основание MA2 смещено дистальнее самой расширенной части ланцетовидного поля; диагональная жилка практически не развита (или редуцирована); CuP круто согнута в проксимальной половине, образует почти прямую и не пологую стридуляционную жилку (рис. 2, б).

**Видовой состав.** Типовой вид.

**Замечания.** Этот род был отнесен его авторами к подсемейству *Paracyrtophyllitinae* Gorochov, 1988, известному лишь из верхней юры и, возможно, нижнего мела. Однако, он существенно отличается от этого подсемейства более примитивным типом стридуляционного аппарата, в котором главными звукоизлучающими полями являются, видимо, ланцетовидное поле и поля между CuA и CuP, тогда как у *Paracyrtophyllitinae* к ним добавляются также сильно расширенные поля между M (до ответвления MP) и CuA и, особенно, между проксимальными частями MA1 и MA2 (около расширенной части ланцетовидного поля). У триасовых *Tuphellinae* эти поля, особенно последнее поле, уже, что заставило поместить род *Triassoparacyrtophyllites* в *Tuphellinae* (Gorochov, Rasnitsyn, 2002).

Кроме того, интерпретация жилкования надкрылья самца, предложенная для этого рода его авторами, не совсем верна. Жилки, обозначенные ими как MA2, в действительности являются дистальными ветвями MP + CuA1, а настоящая MA2, видимо, была интерпретирована ими как задняя ветвь MA1. Подобная ошибка была сделана, очевидно, в связи с тем, что авторы не заметили короткой косой жилки между проксимальной ветвью MP + CuA1 и общим основанием дистальных ветвей MP + CuA1 (Marchal-Papier et al., 2000: рис. 2). Эта жилка, как и у других *Tuphellidae*, связывает все ветви MP + CuA1 в цельный, но слегка изломанный, ствол (рис. 2, б); она хорошо видна на

фотографии, опубликованной в цитируемой статье (табл. II, фиг. 2).

Следует отметить, что *Triassoparacyrtophyllites* стоит особняком среди *Tuphellidae* в связи со своеобразными формой CuP и расположением MA2; у всех прочих *Tuphellidae*, для которых известны почти целые надкрылья, CuP изогнута дуговидно и значительно слабее, стридуляционная жилка очень пологая, а MA2 отвечается ясно проксимальнее наиболее расширенной части ланцетовидного поля. Эти особенности указывают на то, что рассматриваемый род, вероятно, представляет собой сильно уклоняющуюся ветвь *Tuphellinae*.

#### HAGLIDAE INCERTAE SEDIS

**Род *Ahagla* Gorochov, gen. nov.**

**Название рода** от рода *Hagla*.

**Типовой вид** – *A. mira* sp. nov.

**Диагноз.** Надкрылье самки (рис. 2, в) маленькое и снабжено значительно развитым стридуляционным аппаратом, который может характеризоваться следующими признаками: проксимальный участок R утолщен; часть поля между M и CuA (до анастомоза MP с CuA1) несколько расширенное и с густым и правильным поперечным жилкованием; поля между CuA1 и CuP в области анастомоза MP с CuA1 сильно расширены; CuP и 1A S-образно изогнуты; передняя ветвь 2A также изогнута, но слабее, и снабжена заметно утолщенным проксимальным участком.

**Видовой состав.** *A. mira* sp. nov.

**Сравнение.** Надкрылье самки отличается от надкрыльй всех известных до сих пор самок *Hagloidea* сильным развитием стридуляционного аппарата, выражющимся в значительном утолщении проксимальных частей R и передней ветви 2A (особенно основания последней ветви), в развитии густого и правильного поперечного жилкования в несколько расширенном поле между M и CuA (до анастомоза MP с CuA1), в значительном расширении полей между CuA1 и CuP в области анастомоза MP с CuA1, а также в характерном изгибе CuP, 1A и передней ветви 2A (рис. 2, в). Отличия от тех *Hagloidea*, которые известны лишь по самкам, не совсем ясны (от большинства из них новый род можно отличить мелкими размерами).

**Замечания.** Этот род отнесен к *Haglididae* на том основании, что среди прочих *Hagloidea* элитральный стридуляционный аппарат обнаружен у самок лишь этого семейства (см. Горохов, 1995б, рис. 283, 309). У них этот аппарат значительно слабее развит, но состоит из тех же элементов, что и у нового рода – об их густое и правильное поперечное жилкование в несколько расширенном поле M–CuA, вероятно, трутся проксимальные части каких-то продольных жилок, а поле между CuA2 и CuP расширяется за счет изгиба

CuP и 1A и, видимо, становится главной звукоизлучающей структурой (иногда к нему добавляется расширенное поле между CuA1 и CuA2). У нового рода оба звукоизлучающих поля сильно расширены, а трущимися продольными жилками становятся утолщенные R и 2A (либо одна из этих жилок).

*Ahagla mira* Gorochov, sp. nov.

Название вида *mira* лат. – удивительная.

Голотип – ПИН, № 2240/4057, негативный отпечаток фрагмента надкрылья; местонахождение Мадыген; средний или верхний триас.

Описание (рис. 2, в). Поле между M и CuA (до анастомоза MP с CuA1) сравнительно короткое, заметно расширенное в средней части; поля CuA1–CuA2 и CuA2–CuP с довольно редким поперечным жилкованием в области анастомоза MP с CuA1; основание CuA2 расположено недалеко от CuP, ясно ближе к ней, чем к MP + CuA1; поле CuP–1A в проксимальной части узкое, а в области анастомоза MP с CuA1 – очень узкое; проксимальные части полей 1A–2A и между ветвями 2A ясно шире предыдущего поля и не сильно отличаются по ширине одно от другого.

Размеры в мм: длина отпечатка – 5, предполагаемая длина надкрылья – 17.

Материал. Голотип.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горохов А.В. Триасовые прямокрылые надсемейства Hagloidea (Orthoptera) // Систематика, фаунистика и экология ортоптероидных насекомых. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 143. С. 65–100.

Горохов А.В. Новые ископаемые прямокрылые семейств Bintoniellidae, Mesodischiidae fam. n. и Pseudelanidae fam. n. (Orthoptera, Ensifera) из пермских и триасовых отложений СССР // Вестн. зоол. 1987а. № 1. С. 18–23.

Горохов А.В. Новые ископаемые прямокрылые семейств Adumbratomorphidae fam. n., Pruvostidae и Proparagryllacrididae (Orthoptera, Ensifera) из пермских и триасовых отложений СССР // Вестн. зоол. 1987б. № 4. С. 20–28.

Горохов А.В. Новые таксоны прямокрылых семейств Bintoniellidae, Xenopteridae, Permelcanidae, Elcanidae и Vitimiidae (Orthoptera, Ensifera) из мезозоя Азии // Вестн. зоол. 1989. № 4. С. 20–27.

Горохов А.В. Новые роды и виды мезозойских прямокрылых надсемейства Hagloidea (Orthoptera) с неясным систематическим положением // Новости фаунистики и систематики. Киев: Наук. думка, 1990. С. 32–35.

Горохов А.В. О системе и эволюции отряда прямокрылых (Orthoptera) // Зоол. журн. 1995а. Т. 74. Вып. 10. С. 39–45.

Горохов А.В. Система и эволюция прямокрылых подотряда Ensifera (Orthoptera). Ч. I и II // Тр. Зоол. ин-та РАН. 1995б. Т. 260. С. 1–224, 1–212.

Шаров А.Г. Филогения ортоптероидных насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1968. Т. 118. С. 1–217.

Bethoux O., Nel A. Venation pattern of Orthoptera // J. Orthoptera Res. 2001. V. 10. № 2. P. 195–198.

Bethoux O., Nel A. Venation pattern and revision of Orthoptera sensu nov. and sister groups. Phylogeny of Palaeozoic and Mesozoic Orthoptera sensu nov. // Zootaxa. 2002. V. 96. P. 1–88.

Cabrera A. Un segundo Ortoptero de Triasico Argentino // Rev. Espan. Entomol. 1928. V. 4. P. 371–373.

Gorochov A.V. New data on Triassic Orthoptera from Middle Asia // Zoosyst. Rossica. 1994. V. 3. № 1. P. 53–54.

Gorochov A.V. On the higher classification of the Polyneoptera (short course) // Acta geol. leopold. 2001. V. 24. № 52/53. P. 11–56.

Gorochov A.V., Rasnitsyn A.P. 2.2.2.3. Superorder Gryllidea Laicharting, 1781 (= Orthopteroidea Handlirsch, 1903) // History of Insects. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Publ. 2002. C. 293–303.

Kukalova-Peck J., Brauckmann C. Most Paleozoic Protorthoptera are ancestral hemipteroids: major wing braces as clues to a new phylogeny of Neoptera (Insecta) // Canad. J. Zool. 1992. V. 70. P. 2452–2472.

Martins-Neto R.G., Gallego O.F. The Triassic insect fauna from Argentina. I. Auchenorrhyncha, Miomoptera and Ensifera // Rev. Espan. Paleontol. 1999. V. 14. № 2. P. 191–202.

Marchal-Papier F., Nel A., Grauvogel-Stamm L. Nouveaux Orthopteres (Ensifera, Insecta) du Trias des Vosges (France) // Acta geol. hispan. 2000. V. 35. № 1/2. P. 5–18.

Otte D. Orthoptera species file 7 Tettigonioidea. Philadelphia: Acad. natur. Sci. Philadelphia, 1997. 373 p.

Riek E.F. Further Triassic insects from Brookvale, N.S.W. (orders Orthoptera Saltatoria, Protorthoptera, Perlaria.) // Rec. Austral. Mus. 1954. V. 23. № 4. P. 161–168.

Riek E.F. Fossil insects from the Triassic beds at Mt. Crosby, Queensland // Austral. J. Zool. 1955. V. 3. P. 654–691.

Riek E.F. A re-examination of the mecopterid and orthopteroid fossils (Insecta) from the Triassic beds at Denmark Hill, Queensland, with description of further specimens // Austral. J. Zool. 1956. V. 4. P. 98–110.

Riek E.F. Upper Triassic insects from the Molteno “Formation”, South Africa // Palaeontol. Afr. 1974. V. 17. P. 19–31.

Riek E.F. A new collection of insects from the Upper Triassic of South Africa // Ann. Natal Mus. 1976. V. 22. Pt 3. P. 791–820.

Tillyard R.J. Mesozoic insects of Queensland. № 9. Orthoptera, and additions to the Protorthoptera, Odonata, Hemiptera and Planipennia // Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. 1922. V. 48. № 4. P. 447–470.

Wappler T. New orthopteroid insects from the Upper Triassic Molteno Formation, Karoo Basin, Southern Africa // Acta geol. leopold. 2001. V. 24. № 52/53. P. 87–104.