

ISSN 1606-8858

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
РУССКОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО



**Чтения  
п а м я т и  
Николая Александровича  
Х о л о д к о в с к о г о**

Вып. 57 (1)



А.В. Горохов

**Примитивные Titanoptera  
и ранняя эволюция Polyneoptera**

Санкт-Петербург  
2004

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
РУССКОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО**

**Чтения  
п а м я т и  
Николая Александровича  
Х о л о д к о в с к о г о**

**Вып. 57 (1)**

**А.В. Горохов**

**Примитивные Titanoptera  
и ранняя эволюция Polyneoptera**

**Санкт-Петербург  
2004**

**Горохов А.В.** Примитивные Titanoptera и ранняя эволюция Polyneoptera. Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 57 (1). СПб., 2004. 54 с.

**Gorochov A.V.** Primitive Titanoptera and early evolution of Polyneoptera. **Meetings in memory of N.A. Cholodkovsky. Iss. 57 (1).** St-Petersburg, 2004. 54 p.

Редактор *С.Ю. Синёв*

Ответственный за издание *В.А. Кривохатский*

По постановлению Президиума Российской академии наук ежегодно в марте–апреле проводятся Чтения памяти выдающегося русского зоолога, почетного члена Русского энтомологического общества, профессора Николая Александровича Холодковского (1858–1921).

Настоящий выпуск содержит расширенное изложение доклада А.В. Горохова, состоявшегося 2 апреля 2004 г. на 57–х Чтениях. В докладе обсуждены систематическое положение, объем и сценарий возникновения ископаемого отряда Titanoptera. Кратко рассмотрены гипотезы о ранней дифференциации крылатых насекомых, о синапоморфиях и гипотетическом предке инфракласса Polyneoptera, а также возможные сценарии происхождения надотрядов и элементы филогении отрядов ортоптероидных насекомых. Идеи о наиболее раннем обособлении Polyneoptera от всех остальных известных Pterygota, об их парафилии и о появлении полностью гофрированных крыльев у общего предка Pterygota не подтверждены. Выдвинуты предварительные предложения по делению Polyneoptera на надотряды и по составу последних. Обоснованы помещение отряда Titanoptera в основание филогенетического древа надотряда Orthopteroidea и гипотеза о происхождении отрядов Orthoptera и Phasmatoptera от Titanoptera, а также включение в состав титанофтер в качестве подотряда Geragina карбоновых Geraridae и близких форм. Обсуждены возможные автапоморфии Orthopteroidea, синапоморфии их отрядов и состав подотряда Geragina. Реконструирован образ жизни Geraridae. Род *Sthenaropoda* восстановлен из синонимов рода *Gerarus*; описаны 2 новых рода и новый вид возможных представителей Geragina из карбона и перми.

ISSN 1606-8858

© А.В. Горохов, 2004

© Русское энтомологическое общество, 2004

© Зоологический институт РАН, 2004

**А.В. Горохов**

**Примитивные Titanoptera  
и ранняя эволюция Polyneoptera**

Содержание

Введение .....	4
Возникновение Polyneoptera .....	7
Гипотетический предок Polyneoptera .....	13
Ранняя дифференциация Polyneoptera .....	21
Проблемы использования молекулярных данных в филогенетических исследованиях по Polyneoptera .....	31
О систематическом положении вероятных карбоновых представителей Titanoptera .....	38
Предложения по классификации Titanoptera и составу их наиболее примитивного подотряда Gerarina .....	42
Послесловие .....	48
Литература .....	49
Summary .....	54

**A.V. Gorochov**

**Primitive Titanoptera  
and early evolution of Polyneoptera**

Contents

Introduction .....	4
Origin of Polyneoptera .....	7
Hypothetical ancestor of Polyneoptera .....	13
Early differentiation of Polyneoptera .....	21
Problems of employment of the molecular data in the phylogenetic investigations on Polyneoptera .....	31
On the systematic position of the probable representatives of Carboniferous Titanoptera .....	38
Proposals to the classification of Titanoptera and to the composition of its most primitive suborder Gerarina .....	42
Epilogue .....	48
References .....	49
Summary .....	54

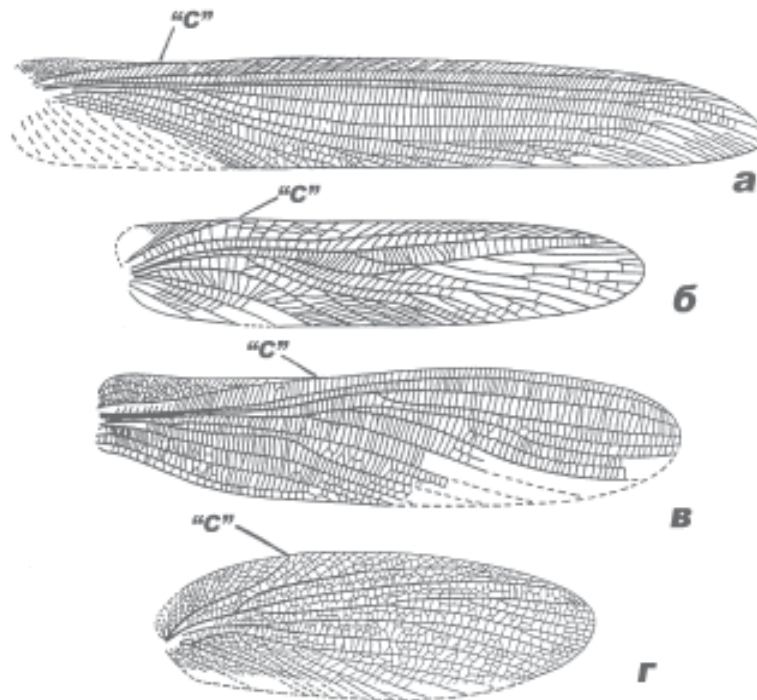
## Введение

Отряд Titanoptera был описан А.Г. Шаровым (1968) для 3 семейств гигантских хищных насекомых с характерным стридуляционным аппаратом на надкрыльях (рис. 1, *a*) из триасовых отложений Австралии и Средней Азии. До этого представители Titanoptera сближались с Protorthoptera (Tillyard, 1916), Protohemiptera (Tillyard, 1925; McKeown, 1937), Orthoptera (Zeuner, 1939), Homoptera (Riek, 1954) и Paraplecoptera (Шаров, 1962). Шаров вполне обоснованно включил Titanoptera вместе с отрядами прямокрылых (Orthoptera) и палочников (Phasmatoptera) в надотряд Orthopteroidea, который он называл “ортоптероидными насекомыми”; ныне последнее (заключенное в кавычки) название обычно используется для обозначения всего инфракласса Polyneoptera.

В своей филогенетической схеме Шаров (1968) выводил Titanoptera и палочников из пермских прямокрылых семейства Tcholmanvissiidae (ныне подсемейство в семействе Oedischiidae). Он нашел хороший диагностический признак для всех трех отрядов – наличие развитого “прекостального” поля надкрылий, что рассматривалось им, видимо, как симплезиоморфия. В действительности это поле, скорее всего, является вторичным (ложным), и его появление можно считать более или менее надежной синапоморфией. Этот признак (рис. 1, *a-в*) отчетливо выделяет Titanoptera, большинство примитивных Orthoptera (в том числе всех карбоновых) и известных в то время древнейших (триасовых) Phasmatoptera среди всех прочих Polyneoptera, и лишь единственный род из отряда Grylloblattida приобрел этот признак явно независимо (рис. 1, *з*).

Следует отметить, что прямокрылые и палочники объединяются также рядом других возможных синапоморфий: уменьшенным числом ветвей 2*A* в надкрыльях, развитием генитальной пластинки (оперкулула) самки из специального выроста между 7-м и 8-м стернитами брюшка, нечленистыми церками у имаго и личинок. У Titanoptera жилка 2*A* в надкрыльях имеет многочисленные ветви, что представляется плезиоморфным состоянием. Наличие оперкулула выглядит более надежной синапоморфией, так как эта структура отсутствует во всех других отрядах Polyneoptera, у которых нижняя сторона брюшка самки завершается сзади 7-м стернитом. У вымерших Titanoptera, к сожалению, эта часть брюшка сохранилась недостаточно, но похоже, что генитальная пластинка у их самок также отсутствовала (рис. 7, *к*). Последний признак (нечленистые церки) присущ, видимо, всем трем отрядам.

Представители Orthoptera выделяются среди всех прочих Polyneoptera целым комплексом автапоморфий, связанных с возникновением сильного прыжка: гипогнатной головой для защиты ротовых органов; опущенными вниз параноталиями переднеспинки и возникшей в связи с этим проторакальной криптоплеврией; частично вертикальным положением крыльев, вызывающим продольный сгиб надкрылий; перевернутым положением зачатков крыльев у нимф; прыгательными задними ногами. Эти автапоморфии с очевидностью указывает на то, что Orthoptera не могли быть предковой группой ни для Titanoptera, ни для Phasmatoptera (Горохов, 1987, 1995а, 1995б).



**Рис. 1.** Передние крылья Polyneoptera. По: Шаров, 1961 (г) и 1968 (а-в).  
 а – *Prototitan primitivus* Shar. (Titanoptera), средний-верхний триас, Киргизия;  
 б – *Oedischia williamsoni* Brongn. (Orthoptera), верхний карбон, Франция; в –  
*Prochresmoda longipoda* Shar. (Phasmatoptera), средний-верхний триас,  
 Киргизия; г – *Aenigmidelia incredibilis* Shar. (Grylloblattida), нижняя пермь,  
 Западная Сибирь (“С” – ложная костальная жилка).

На основании перечисленных выше возможных синапоморфий Orthoptera и Phasmatoptera (отсутствующих у Titanoptera) и автапоморфий Orthoptera можно предполагать, что взаимное обособление линий Orthoptera и Phasmatoptera проходило не позднее верхнего карбона, когда уже существовали несомненные прямокрылые, а обособление их общего ствола от предков триасовых Titanoptera произошло еще раньше (Горохов, 1994; Gorochov, 2001a). Характерные особенности триасовых Titanoptera – стридуляционный аппарат на надкрыльях и хватательные передние ноги – вряд ли целесообразно рассматривать как диагностические для отряда. Появление аналогичных стридуляционных аппаратов во многих группах Orthoptera, у некоторых Phasmatoptera и других насекомых не служит поводом для подразделения их на отряды; то же самое можно сказать и в отношении развития хватательных конечностей у некоторых хищных прямокрылых, таракановых (богомолы), сетчатокрылых (мантиспы) и клопов.

Таким образом, если эта гипотеза верна, то должны были существовать представители Titanoptera и Phasmatoptera, более древние, чем те, что были отнесены к этим отрядам Шаровым. Для палочников ими могли быть верхнепермские *Permophasmatidae* (Горохов, 1992), проблематичная форма, известная по единственному отпечатку из нижней перми (Горохов, 1994), и загадочные верхнекарбоновые *Protophasmatidae*, описанные Бронье (Brongniart, 1878) в позапрошлом веке (Gorochov, 2001a). Для Titanoptera на эту роль могут претендовать описываемая в этой статье форма из середины перми и неоднократно обсуждавшееся карбоновое семейство *Geraridae*, установленное Гандлиршем (Handlirsch, 1906) много лет назад (Gorochov, 2001a). На систематическое положение последнего семейства, а также ряда ископаемых форм с более или менее сходным жилкованием, у современных исследователей нет единого мнения.

Чтобы попытаться разобраться в многочисленных палеозойских и некоторых более поздних *Polypeoptera* с неясным систематическим положением, необходимо предложить правдоподобную схему их филогенетических отношений, используя корректные методы выдвижения гипотез о полярности морфоклин и надежности синапоморфий. В основе таких методов лежат индуктивные филогенетические презумпции, возможные противоречия между которыми снимаются с помощью сравнения эволюционных сценариев, проводимого в соответствии с гипотетико-дедуктивным принципом (Gorochov, 2001b).

Разработка непротиворечивого сценария ранней эволюции Polyneoptera, достаточно подробного для построения филогенетической схемы, затруднена явной недостаточностью палеонтологического материала (особенно важны отпечатки тела, известные ныне только для немногих форм). В связи с этим, здесь предлагается предварительная эволюционная гипотеза, позволяющая реконструировать филогенетические отношения лишь для некоторых групп ортоптероидных насекомых.

### **Возникновение Polyneoptera**

Первым шагом в разработке предварительного сценария ранней эволюции ортоптероидных насекомых является реконструкция их возможного общего предка с целью подтверждения или опровержения монофилии этой группы, для чего необходимо предложить хотя бы очень грубую гипотезу о ранней дифференциации подкласса Pterygota. Этот сценарий, в свою очередь, напрямую зависит от принимаемых нами гипотез о происхождении крыльев.

Наиболее обоснованной из них является паранотальная гипотеза, позволяющая понять также происхождение проторакальных и абдоминальных крыловидных структур у многих древнейших насекомых, происхождение мускулатуры крыльев и функциональное значение коротких предкрыльев (парашютирование) до возникновения машущего полета (рис. 2, *a*) (Snodgrass, 1930; Расницын, 1976а; Gorochov, 2001а).

Первоначально эволюция Pterygota шла, видимо, по пути увеличения роли полета, что привело к замене парашютирования машущим полетом, то есть к превращению предкрыльев птероторакса в настоящие крылья. Возможно, начальные этапы такого превращения происходили и с проторакальными предкрыльями, о чем может свидетельствовать сохранение довольно крупных паранотальных лопастей (предкрыльев) на переднегруди многих палеозойских и некоторых более поздних представителей неродственных отрядов насекомых (Protoptera, Palaeodictyoptera, Meganeurida, Eoblattida, Grylloblattida, Dictyoptera). Такие лопасти нередко несут следы продольного жилкования, а иногда даже отчленены (карбоновый *Erasipteroides*). Абдоминальные предкрылья, возможно, сохранились в виде мелких паратергальных выростов у палеозойских Protoptera, Palaeodictyoptera, Megasecoptera, Miomoptera и Polyneoptera (Grylloblattida, Dictyoptera и группы неясного положения: Eucaenidae, Lemmatophoridae и



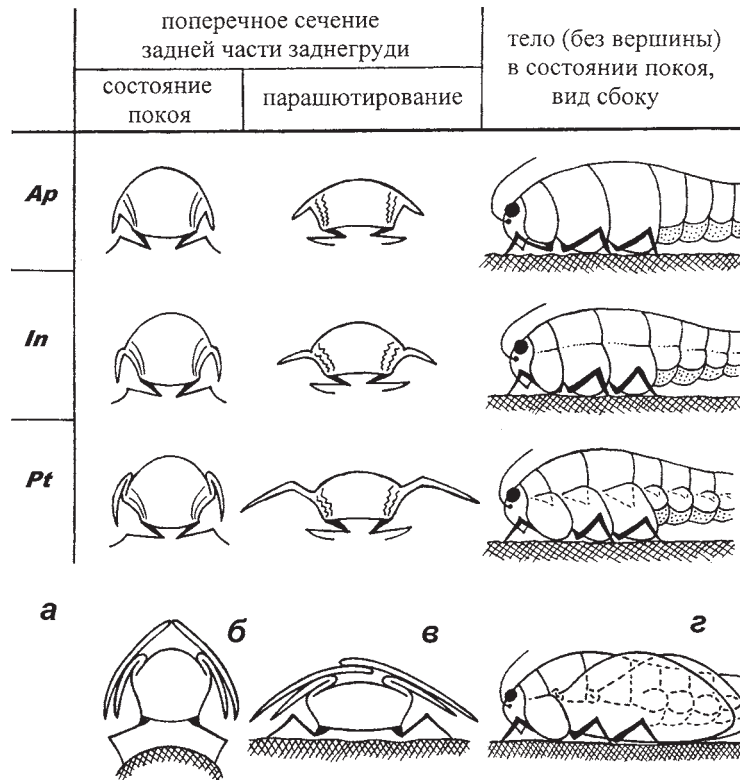
Atactophlebiidae), а также у более поздних таракановых и, как личиночные трахейные жабры, – у поденок.

Возникновение машущего полета могло начаться только с момента достижения определенных пороговых значений массы тела и относительной массы крыловых мышц. Для очень мелких форм воздух представляет собой довольно плотную среду, и машущий полет, вероятно, требует большей относительной массы этих мышц. Поэтому, древнейшие крылатые насекомые, скорее всего, были заметно крупнее их первичнобескрылых предков, и машущий полет должен был первоначально возникнуть именно у имаго (как у наиболее крупной стадии постэмбрионального развития) в его наиболее экономном варианте, то есть при минимально возможной относительной массе крыловых мышц. Такой полет должен был обеспечивать лишь поддержание и сравнительно медленное перемещение тела в воздухе, что было достаточно в условиях отсутствия летающих хищников. Среди современных форм наиболее близким к исходному типу полета могут обладать термиты. Для них полет – лишь краткий эпизод в их жизни, и масса временно существующих крыловых мышц сокращена до минимума. Экономичность полета превалирует здесь над иными его свойствами: скоростью, маневренностью и т. п. В связи с этим логично допустить, что древнейшие Pterygota с машущим полетом имели сходные с термитами крылья: удлиненные, костализованные и гомонимные (передняя пара практически неотличима от задней).

Складывались эти крылья, возможно, не как у современных термитов, а крышеобразно (Расницын, 1976а); именно такой тип складывания предкрыльев был наиболее вероятен для предков Pterygota (рис. 2, б, г). Более компактное складывание крыльев у древнейших Pterygota маловероятно из-за их малой подвижности на субстрате: имаго перелетали от одной кормовой фруктификации к другой, а ноги больше использовали как органы прикрепления к растению, чем для передвижения. Не исключена также утрата способности к складыванию крыльев и увеличение продолжительности жизни имаго; кроме того, по мере укрупнения этих насекомых, машущий полет мог заменять парашютирование и на старших нимфальных стадиях, что позволяло субимаго (способной к активному полету нимфе) приближаться по образу жизни к имаго.

Следующий этап в эволюции Pterygota начался, видимо, с появлением у этих первично растительноядных (Расницын, 1976а) насекомых хищничества. Среди наиболее древних Pterygota, известных из слоев около границы нижнего и среднего карбона (намюра по

западноевропейской шкале), уже существовали специализированные воздушные хищники – Meganeurida. Следовательно, начало этого этапа может относиться к раннекарбонному времени. Особенно сильный урон от летающих хищников испытывали субимагинальные стадии, поскольку они летали хуже имаго и становились легкой добычей взрослых Meganeurida. Субимаго последних, в свою очередь, не выдерживали конкуренцию с собственными имаго за добычу. Это



**Рис. 2.** Схема возникновения крыльев у насекомых. По: Gorochov, 2001a (*a*) и ориг. *a* – этапы возникновения крыльев: *Ap* – Apteriygota, *In* – промежуточная форма, *Pt* – Pterygota; *б, в* – поперечное сечение задней части заднегруди: *б* – Protoptera, *в* – предок Polyneoptera; *г* – Protoptera, тело без вершины в покое.

могло быть одной из важнейших причин исчезновения субимагинальных стадий у самых ранних Meganeurida и у многих других групп Pterygota, а также вымирания тех групп, за исключением Ephemeroptera, которым не удалось изменить свой онтогенез. Кроме того, давление со стороны Meganeurida на остальных Pterygota неизбежно должно было вызвать два противоположных процесса: соревнование в воздухе и уменьшение роли полета (Gogočov, 2001a).

Повышение скорости и маневренности полета было связано с дополнительным увеличением размеров, усовершенствованием крыльев и их мышц, включая значительное удлинение крыльев и слабое расширение их анальной области. Последнее преобразование шло двумя путями. Расширение этой области на обеих парах крыльев обнаружено у некоторых Palaeodictyoptera (Homiopteridae, Dictyneuridae) и оказалось, вероятно, менее эффективным. Расширение анальной области только на задних крыльях (Meganeurida, многие Palaeodictyoptera, Diaphanoptera и Paoliidae из Protoptera) привело к формированию неполной гомонности крыльев, что обеспечило более эффективное взаимодействие обеих их пар с воздушным потоком (Бродский, 1988). Переход предков стрекозообразных насекомых на калорийную животную пищу, а Palaeodictyopteroidea (Шаров, 1973) и, вероятно, некоторых Protoptera (Kukalova-Peck, Brauckmann, 1990) – к высасыванию питательных веществ из растительных фруктификаций, мог обеспечить более быстрое накопление и пополнение энергетических запасов, необходимых для скоростного полета, чем при питании более твердыми и трудно усвояемыми растительными тканями. Отсутствие способности к складыванию крыльев у лучших летунов карбона (Meganeurida и Palaeodictyoptera) может свидетельствовать либо об унаследовании этого свойства от их общих предков (возможно, примитивных Protoptera), либо о независимом достижении максимального значения полета в жизни этих насекомых.

Образ жизни нелетающих личинок этих насекомых неясен. Известны лишь личинки Palaeodictyoptera, несколько напоминающие по габитусу тараканов (Wootton, 1972), что может быть указанием на обитание в подстилке, но непонятно, чем они там могли питаться. С другой стороны, предположение о сохранении личинками Palaeodictyoptera примитивного открытого образа жизни на растениях также спорно, поскольку неясны их адаптации к нему, в частности, способы защиты от летающих и нелетающих хищников. Обитание в подстилке наподобие тараканов не исключено и для личинок Meganeurida (вероятно, хищных) и Protoptera (вероятно, растительноядных); во

всяком случае, таким образом жизни можно объяснить почти полное отсутствие личинок этих отрядов в известной ныне палеонтологической летописи.

Другим направлением эволюции древнейших Pterygota, связанным с появлением воздушных хищников, могло быть сокращение продолжительности жизни имаго и субимаго. При этом возможно сохранение очень примитивных особенностей: субимагинальной стадии (вплоть до современности) и довольно медленного, экономного полета с помощью практически полностью гомономных крыльев (по крайней мере, у древних форм). По такому пути независимо могли пойти многие представители Protoptera, древнейшие Ephemeroptera, предки ствола Paraneoptera + Oligoneoptera (возможно, какие-то примитивные Нуроперлиды) и ранние представители Megaseoptera\*.

Не менее распространенным способом уменьшения роли полета при одновременном сохранении этого очень полезного свойства было, по-видимому, частичное уподобление образа жизни имаго и субимаго таковому нелетающих личинок. Это могло достигаться за счет усиления криптических свойств у открытоживущих фитофилов или приспособления к использованию различного рода укрытий.

Первый вариант осуществлялся относительно малоподвижными формами, адаптации которых напоминали таковые палочников или имитаторов древесной коры, но были далеко не столь совершенны, как у современных насекомых; не исключено, что к таким формам относились представители Blattinopsida, Caloneurida и даже Protoptera

---

\*Megaseoptera, Palaeodictyoptera, Diaphanopterida и другие близкие палеозойские группы включены здесь в надотряд Palaeodictyopteroidea; вместе с надотрядами Ephemeropteroidea (Ephemeroptera и Protoptera) и Odonatopteroidea (Meganeurida и Odonatoptera) они составляют парафилетический инфракласс Palaeoptera. Все эти надотряды объединяются ныне по многочисленным симплезиоморфиям, а не по сходному положению крыльев в покое, которое могло быть приобретено независимо.

Систематическое положение загадочных Zoraptera, Нуроперлиды, Caloneurida и Blattinopsida, стоящих, возможно, у основания общего ствола Oligoneoptera и Paraneoptera (Историческое развитие..., 1980; History of Insects, 2002), не вполне ясно, а элементы возможной криптостернии и сосущий хоботок в этом стволе возникают, скорее всего, конвергентно с Palaeodictyopteroidea (элементы криптостернии за счет медиального расширения тазиков ног независимо возникают также у некоторых прыжковых и предков таракановых и гриллоблаттид).

(*Sacurgidae*, некоторые *Paoliidae*). Их передние крылья начинали становиться надкрыльями и могли приобретать криптическую поперечно-полосатую окраску и/или расширенность субкостального поля. Поскольку их личинки неизвестны, нельзя исключить, что хотя бы некоторые из них могли жить в подстилке.

Второй вариант мог быть реализован при приспособлении к жизни в подстилке имаго каких-то примитивных *Protoptera*, личинки которых, скорее всего, также жили в подстилке. При этом могло произойти увеличение подвижности насекомых на субстрате, дорсовентральное сплющивание тела, превращение передних крыльев в несколько уплотненные надкрылья, перенос основных летных функций на задние крылья (в связи с чем их анальная область могла расширяться), развитие плоского и компактного складывания крыльев на спине с частичным налеганием друг на друга и с подворачиванием расширенной анальной области заднего крыла, а также усиленная склеротизация проторакальных параноталий (предкрыльев) для предохранения крыльев при проникновении в узкие щели (Горохов, 1998а). Перечисленные особенности крылового аппарата, вероятно, снижают экономичность полета, что может отчасти компенсироваться его кратковременностью. Все эти особенности встречаются у представителей *Polyneoptera* и могут считаться автапоморфиями этого инфракласса, если не будут найдены надежные свидетельства противного.

Филогенетические отношения ортоптероидных насекомых с другими инфраклассами птеригот неясны. Их предками не могут быть другие известные отряды, кроме *Protoptera* и *Huperlida*. Первый из них понимается здесь в основном как гипотетическая примитивнейшая группа крылатых насекомых, которая является предковой для большинства стволов птеригот, и в которую можно лишь провизорно включить некоторые палеозойские группы насекомых с наиболее примитивным строением крыльев: *Paoliidae*, *Triplosobidae*, *Herdinidae*, *Evenkidae*, *Napalopteridae*, *Sacurgidae* и *Ampelipteridae*. Некоторые из этих групп могут оказаться примитивными представителями других стволов. Для *Triplosobidae* предполагается родство с поденками и даже со стрекозообразными, а для *Herdinidae*, *Evenkidae* и *Napalopteridae* – с *Caloneurida* (*History of Insects*, 2002). Что касается *Sacurgidae*, то для одних из них отмечается сходство с *Palaeodictyopteroidea* (Rasnitsyn, 1997), тогда как другие похожи на *Polyneoptera* (рис. 3, в). *Ampelipteridae* же нередко переносятся в *Huperlida* (*Историческое развитие...*, 1980; Shcherbakov, 1994; *History of Insects*, 2002). В последнем случае отряд *Huperlida* становится почти столь же примитивным и способным

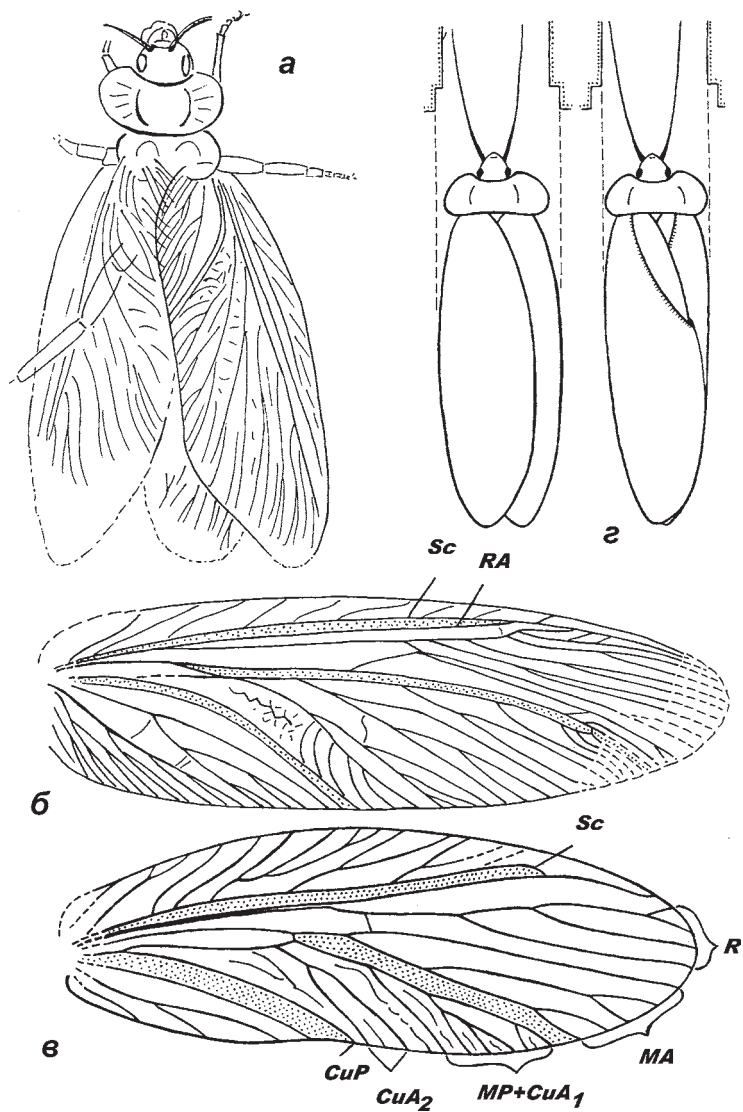
претендовать на роль предкового для многих других инфраклассов птеригот как и *Protoptera*, поскольку жилкование крыльев *Ampelipteridae* очень примитивно, и эту группу можно легко “приставить” к основанию почти любой ветви крылатых насекомых, включая *Polyneoptera*.

### Гипотетический предок *Polyneoptera*

Изложенный выше краткий сценарий возникновения инфракласса *Polyneoptera* позволяет правдоподобно реконструировать их общего предка; такая реконструкция должна быть не набором признаков, кажущихся нам плезиоморфными, а гипотезой о реальных вымерших организмах, включая их образ жизни и комплекс адаптаций к нему (Gogočov, 2001b). Основные из возможных адаптаций первых *Polyneoptera* к жизни в подстилке были перечислены выше, однако охарактеризованы недостаточно полно, чтобы стать основой для установления полярности признаков, нужных для понимания ранней эволюции группы. Ниже эти адаптации рассматриваются подробнее.

Предок *Polyneoptera* должен был иметь голову с грызущими ротовыми частями и длинными жгутовидными усиками, сходными с таковыми подавляющего большинства известных ныне представителей группы. Положение головы у первых растительноядных *Pterygota* было, вероятно, гипогнатным (Историческое развитие..., 1980), в связи с чем гулярный склерит у них, скорее всего, отсутствовал, как у ближайших к *Pterygota* современных *Apterygota* и многих других насекомых. Дорсовентральное сплющивание тела при переходе предков *Polyneoptera* к жизни в подстилке неизбежно вело к изменению строения головы: она должна была стать дорсовентрально уплощенной, то есть либо опистогнатной, либо прогнатной. У общего предка *Polyneoptera* голова, вероятно, уже стала прогнатной, как у большинства современных ортоптероидных насекомых, но без какого-либо специального склерита, связывающего края эпикраниума проксимальнее лабиума. Исключением здесь являются тараканы и прямокрылые с описто- или гипогнатной головой и эмбии, возможной автапоморфией которых является хорошо развитая гула (постокципитальный мост); у некоторых палочников на месте гулы может располагаться лишь слабое уплотнение мембраны, а у уховерток и гриллоблаттид – разросшееся основание лабиума, образующее почти неподвижные сочленения с эпикраниумом.

**Рис. 3.** Ископаемые *Pterygota* и схема модификации их передних крыльев. По:



Kukalova-Peck & Brauckmann, 1992 (в) и Gorochov, 2001a (а, б, г).  
 а, б – *Eoblatta robusta* Brongn. (Eoblattida), верхний карбон, Франция, целое насекомое (отпечаток) и его переднее крыло, схематично; в – *Anthracoris aetherius* Richardson (Protoptera?), средний карбон, США, переднее крыло, схематично; г – схема для объяснения значения клавальной складки у гипотетического предка Polyneoptera (уменьшение ширины насекомого за счет деформации передних крыльев при складывании их на спине).

Переднегрудь предка Polyneoptera должна была нести широкие и направленные в стороны склеротизованные паранотальные лопасти – унаследованные от ранних Pterygota модифицированные проторакальные крылья, которые почти не прикрывали проторакальные плевриты с боков. Передний край переднеспинки был у него, скорее всего, вогнутым, что связано с прогнатностью головы, и вся переднеспинка могла напоминать таковую *Eoblatta* (рис. 3, *a*). Все плевриты груди были сильно скошены в связи с дорсовентральным уплощением тела; такое строение сохраняется у большинства Polyneoptera, кроме вторично утративших дорсо-вентральную сплюснутость Orthoptera. Грудные стерниты были довольно широкие, так как тазики ног были широко расставленные и не очень крупные, как и у большинства других насекомых, не принадлежащих к стволу Paraneoptera + Oligoneoptera. Пателла, возможно, была слита с голенью. Лапка имаго состояла из 5 члеников и развитого, но, вероятно, небольшого (в связи с геофилией) аролия.

Крылья были значительно длиннее тела, с полем между *Sc* и *R*, замкнутым за счет слитых (или выглядящих так) вершин *Sc* и *RA* (рис. 3, *b*, *c* и 4, *a-c, d, e*). Первое предположение основано на допущении, что только достаточно длинные крылья были пригодны для экономного полета, свойственного древнейшим насекомым, и что тараканоподобный образ жизни в подстилке вызывает расширение, а не удлинение тела; кроме того, такое соотношение длин тела и крыльев свойственно всем карбоновым Polyneoptera, для которых известны тела вместе с крыльями. Второе предположение основано на увеличении частоты встречаемости замкнутого поля *Sc-R* по мере приближения к началу среднего карбона; среди кайнозойско-мезозойских насекомых этот признак распространен лишь у Plecoptera и Neuroptera, среди пермских – у них же и у Diaphanopterida, Hypoperlida, Caloneurida, Psocoptera, Mecoptera и некоторых Polyneoptera неясного положения, среди карбоновых – у них же (кроме Plecoptera, Neuroptera, Psocoptera и Mecoptera, неизвестных до перми), а также у Protoptera, Palaeodictyoptera, Eoblattida и даже у одного рода примитивнейших Meganeurida – *Geropteron*. Этот признак представлен у большинства древнейших (намюрских по западноевропейской шкале) птеригот. Не исключено, что слияние (или ложное слияние) вершин *Sc* и *RA* возникло у общего предка всех известных нам Pterygota для укрепления костальной области (костализации) крыльев при становлении машущего полета.

Передние крылья гипотетического предка Polyneoptera были довольно широкие, чтобы полностью прикрывать не складывающиеся

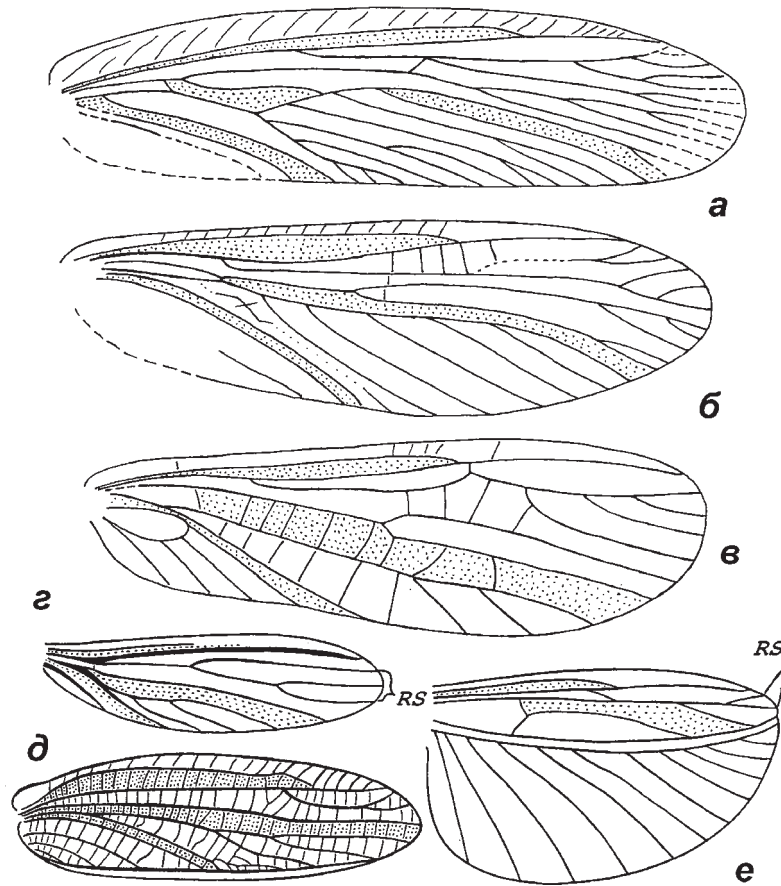


части расширенных задних крыльев – основных органов полета, и преобразованы в примитивные надкрылья, лишь незначительно более прочные, чем задние крылья. Их жилкование было также архаичным, напоминающим таковое возможных предковых форм из отряда *Protoptera*, но более густым, а костальное поле – более расширенным (де-костализация). Такие крылья могли быть очень похожими у примитивнейших *Polyneoptera* и тех возможных *Protoptera*, у которых они также превратились в надкрылья (рис. 3, б, в). Единственным ненадежным различием может быть более слабое обособление клавуса у *Protoptera*, хотя уменьшение такой обособленности у *Polyneoptera* – весьма обычное явление. Появление глубокой складки вдоль *CuP*, отделяющей анальный участок (клавус) от остального крыла, облегчает деформацию уплотненного надкрылья при проникновении в тесные щели (рис. 3, г).

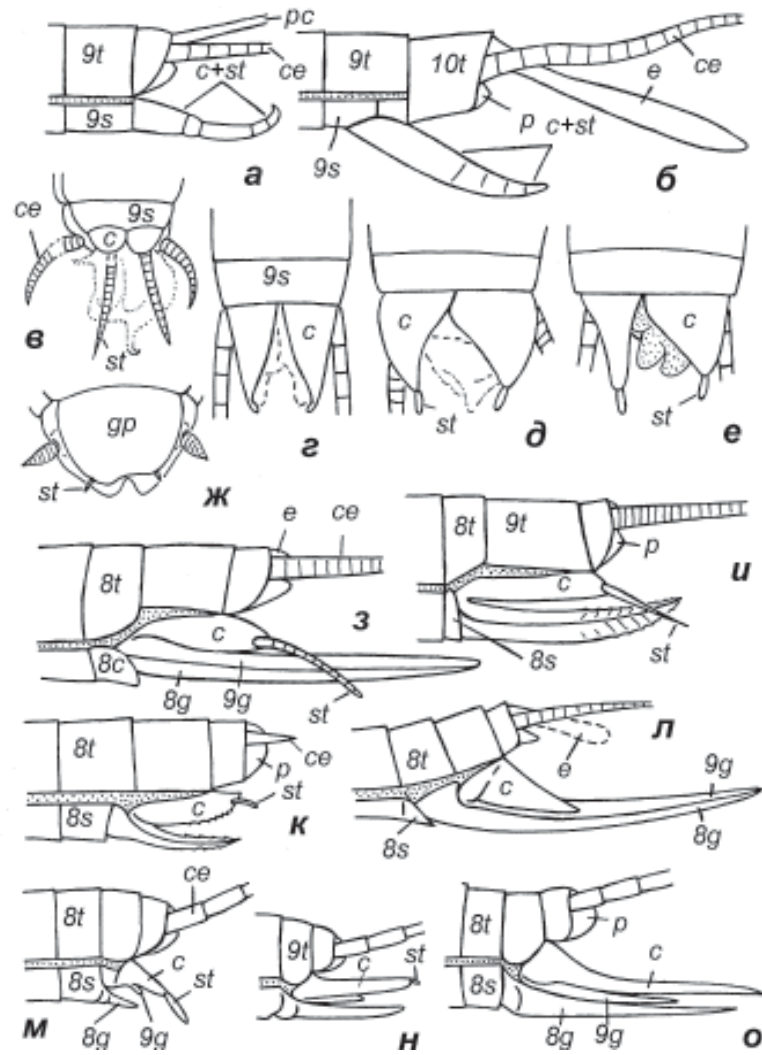
Более надежное различие между *Protoptera* и *Polyneoptera* обнаруживается в строении заднего крыла, анальный участок которого у предка ортоптероидных насекомых расширился (но не сильно) и в состоянии покоя стал подворачиваться под основную часть крыла. При этом сгиб проходил вдоль передней ветви *2A* или около нее, а сам анальный участок не был способен к какому-либо дополнительному складыванию. Несколько следующих ветвей *2A* отходили от общего основания с передней ветвью, но не из одной точки, а последовательно, образуя короткий гребень; такое гребневидное жилкование в подворачивающемся участке заднего крыла свойственно большинству отрядов *Polyneoptera* (рис. 4, е; 6, д; 8, б).

Брюшко гипотетического предка *Polyneoptera* было хорошо обособлено от груди, с нормально развитым первым сегментом, с 10 тергитами, снабженными мелкими паратергальными выростами по бокам, и 7 (у самки) или 8 (у самца) простыми стернитами. Дыхальца располагались, вероятно, на плевральной мембране около переднего края тергитов, как у многих современных насекомых, включая большинство *Polyneoptera*. Эпипрокт и парапрокты были короткие, хорошо обособленные, а церки довольно длинные и многочлениковые (возможное наследие *Protoptera*). Все эти особенности характерны для многих примитивных форм ортоптероидных насекомых.

У самца 9-й стернит нес пару отчлененных коксоподитов с грифельками, вероятно, членистыми (рис. 5, в), как это указано для тараканов из примитивного подотряда *Mylacridina* (Вишнякова, 1971). Если это действительно было так, следует предположить подвижность грифельков и их участие в копуляции. Не исключено, что их членистость



**Рис. 4.** Крылья настоящих и возможных Polyneoptera. По: Carpenter & Kukalova, 1964 (d, e), Ross, 1987 (z) и Gorochov, 2001a (a-e), схематично.  
 a – *Protodiamphipnoa gaudryi* (Brongn.) (Eoblattida), верхний карбон, Франция, переднее крыло; б – *Spaniodera ambulans* Handl. (Eoblattida?), средний карбон, США, переднее крыло; в – *Perlopsis filicornis* Mart. (Plecoptera), нижняя пермь, Урал, переднее крыло; z – *Clothoda longicauda* Ross (Embioptera), современность, Перу, переднее крыло; д – *Archelytron superbum* Carp. (Dermaptera), нижняя пермь, США, переднее крыло; e – *Parablattelytron subincisum* Till. (Dermaptera), нижняя пермь, США, заднее крыло.



**Рис. 5.** Вершина брюшка Pterygota, схематично. По: Шаров, 1968 (o); Вишнякова, 1971 (e); Расницын, 19766 (d); Брауцманн, 1991 (z); Вилесов и Новокшенов, 1993 (z); Rasnitsyn & Novokshonov, 1997 (u); Bechly *et al.*, 2001 (б, л); Gorochov, 2001a (ж) и ориг.

может быть наследием бескопуляционной передачи сперматофора – длинные, подвижные, расчлененные грифельки ранних птеригот могли участвовать в поиске подходящего субстрата и контролировать процесс откладки сперматофора на его поверхность. Бескопуляционная передача сперматофора свойственна современным аптериготам и, вероятно, сохранялась у ранних *Pterygota*, а у их потомков независимо сменилась копуляцией. Такое предположение снимает по крайней мере один из аргументов в пользу резкой обособленности *Polynoptera* от прочих птеригот (Расницын, 1969), так как превращение грифельков в хватательные крючки легко могло происходить параллельно. Копулятивные крючки поденок (рис. 5, *a*) и явно не хватательные придатки у древнейших *Meganeurida* (рис. 5, *b*) могли развиваться из членистых грифельков 9-го сегмента. У других птеригот (не *Polynoptera*) грифельки могли сначала утратить членистость и уже затем независимо превратиться в хватательные приспособления, а у *Polynoptera* – утратить членистость без превращения в копулятивные крючки (рис. 5, *z-e*). В различных ветвях *Polynoptera* последнее сопровождалось, вероятно, независимым слиянием коксоподитов с 9-м стернитом с образованием генитальной пластинки (рис. 5, *ж*).

У самки общего предка *Polynoptera* яйцеклад и 8-й стернит были хорошо развиты, как у *Grylloblattida*, *Titanoptera* и вероятных *Eoblattida* (Вилесов, Новокшенов, 1993). Такое же строение было, видимо, характерно для примитивных *Dictyoptera* и для возможных предков недавно описанного загадочного отряда *Mantophasmatodea*. У первых длинный яйцеклад присутствует на множестве отпечатков, а наличие 8-го стернита предполагается сохранением его следов у богомоллов в виде узкой полумембранозной складки под гонопором, спрятанной глубоко под заднюю лопасть 7-го стернита. У вторых 8-й

*a* – современная поденка (*Ephemeroptera*), самец, сбоку; *b* – среднекарбонный *Namurotypus* (*Meganeurida*), самец, сбоку; *v* – юрская *Aktassoblatta* (*Dictyoptera*), самец, снизу; *z* – раннепермская *Tillyardembia* (*Eoblattida*?), самец, снизу; *d* – юрский *Blattogryllus* (*Grylloblattida*), самец, снизу; *e* – современный тараканосверчок (*Grylloblattida*), самец, снизу; *ж* – современный таракан (*Dictyoptera*), самец, снизу; *z* – среднекарбонная *Homoioptera* (*Palaeodictyoptera*), самка, сбоку; *u* – раннепермская *Permuralia* (*Diaphanopterida*), самка, сбоку; *к* – современная стрекоза (*Odonoptera*), самка, сбоку; *л* – среднекарбонный *Erasipteroides* (*Meganeurida*), самка, сбоку; *м* – современный тараканосверчок (*Grylloblattida*), нимфа самки предпоследнего возраста, сбоку; *н* – то же, нимфа самки последнего возраста, сбоку; *o* – то же, самка, сбоку. *8-9g* – гонапофизы 8-го и 9-го сегментов; *8-9s* – 8-й и 9-й стерниты; *8-10t* – 8-10-й тергиты; *c* – коксоподит 9-го сегмента; *ce* – церк; *e* – эпипрокт; *gp* – генитальная пластинка; *p* – парапрокт; *pc* – парацерк; *st* – грифелек.

стернит хорошо развит, но яйцеклад сильно укорочен (Klass et al., 2002). Строение яйцеклада мало отличалось от такового современных форм: верхние створки у имаго составляли важнейшую рабочую часть для втыкания в почву, то есть были длинными, хорошо склеротизованными и охватывали внутренние створки (гонапофизы 9-го сегмента). У старших преимагинальных стадий зачатки верхних створок несли грифельки, что сохраняется до сих пор у Grylloblattida (рис. 5, м, н), Dictyoptera и некоторых Orthoptera (Stenopelmatoidea). Однако у взрослых насекомых верхние створки образованы лишь из коксоподитов 9-го сегмента (рис. 5, о), так как у всех названных групп грифельки перед имагинальной стадией редуцируются, что хорошо видно на примере современных гриллоблаттид (рис. 5, м-о). Уникальный случай возможного сохранения грифельков у имаго с сильно редуцированным яйцекладом отмечен лишь для Orthoptera (Gorochoy, 2001c).

Описанный выше яйцеклад вполне мог развиваться как адаптация к откладке яиц в почву из примитивного короткого яйцеклада фитофильных форм, которые откладывали яйца в мелкие щели или насечки на растениях и не использовали короткие коксоподиты 9-го сегмента для введения в субстрат, а свободные тонкие грифельки – в качестве ножен для яйцеклада. Подобный примитивный яйцеклад был развит у большинства Palaeodictyopteroidea, Odonatopteroidea, и, вероятно, у их возможных предков (рис. 5, и, к). Удлинение яйцеклада у некоторых Palaeodictyoptera и Meganeurida, приспособившихся, по-видимому, к откладке яиц в почву или глубокие растительные щели, не сопровождается сильным удлинением верхних створок и заметной модификацией грифельков, хотя последние иногда могут редуцироваться (рис. 5, з, л). Превращение грифельков в специализированные ножи для первично короткого яйцеклада происходит, возможно, только у общих предков Paraneoptera и Oligoneoptera (синапоморфия этих групп), а удлинение яйцеклада у их потомков может проходить самым разным путем, в том числе и как у Polyneoptera. Таким образом, характерное строение верхних створок яйцеклада ортоптероидных насекомых может рассматриваться как их синапоморфия, но не как аргумент в пользу целесообразности деления Pterygota на Polyneoptera и всех остальных (Расницын, 1969, 1976а).

Постэмбриональное развитие рассматриваемого предка должно было напоминать таковое большинства наиболее примитивных современных Polyneoptera – постепенное, с довольно многочисленными линьками, без резкой смены строения и образа жизни. Однако оно шло, по-видимому, с увеличением числа члеников лапок (от 1 у

молодых личинок до 5 у имаго), а старшие нимфы отличались очень крупными относительными размерами зачатков крыльев. Эти особенности были обнаружены у некоторых примитивных палеозойских Polyneoptera (Carpenter, 1935; Шаров, 1957; Стороженко, 1998), но не известны для современных ортоптероидных насекомых. Примитивный тип роста лапок ранних Polyneoptera, утраченный их потомками, но в той или иной мере сохранившийся у различных других Pterygota, опровергает еще один аргумент в пользу представления о глубоком отличии этой группы от прочих крылатых насекомых (Историческое развитие..., 1980). Кроме того, вряд ли нимф каких-либо насекомых, даже имеющих очень крупные зачатки крыльев, следует называть субимаго, если только они не были способны к более или менее активному полету.

### **Ранняя дифференциация Polyneoptera**

Рассмотренный выше гипотетический предок должен был походить по габитусу и густоте жилкования надкрылий на позднекарбоновых Eoblattidae (рис. 3, а, б), хотя, возможно, имел более широкое субкостальное поле. Однако образ жизни первых Polyneoptera вряд ли был очень близок к таковому Eoblattidae. Адаптации к жизни в подстилке были у них несовершенны; они могли прятаться в крупные щели, но, видимо, еще не были способны углубляться в подстилку, активно раздвигая растительный мусор, или быстро бегать по “пересеченной местности”. Отметим, что в предполагаемое время их существования (около границы раннего и среднего карбона) началась интенсивная радиация амфибий, многие из которых могли хищничать в подстилке лесов, располагавшихся в то время, вероятно, лишь вблизи водоемов. Пресс со стороны таких амфибий должен был привести к быстрой первичной радиации Polyneoptera.

Наиболее простым решением в этих условиях был частичный возврат из подстилки на растительность. Вероятно, он был первоначально осуществлен взрослой стадией. Фитофилов среди амфибий тогда либо не было, либо только немногие из них могли лазать по коре в нижней части ствола. От других хищников, и прежде всего стрекозобразных, защитой могли служить криптическая окраска и использование крупных естественных укрытий, связанных с растительностью (“растительных щелей”). Переход от жизни в подстилке к подобной

фитофилии часто происходит почти без изменения габитуса, как это видно на примере современных тараканов (Blaberidae). Не исключено, что и позднекарбоновые Eoblattidae сохранили поэтому габитус своих предков, живших в начале среднего карбона, но слабая костализация надкрылий, выраженная в сужении костального поля, возможно, указывает на вторичное усиление у них роли полета.

По наличию замкнутого поля *Sc-R* в крыльях, к гипотетическому предку и к Eoblattidae примыкают несколько карбоновых семейств вероятных Polyneoptera. Позднекарбоновые Stenoneuridae обладали передними крыльями, явно сильнее элитризованными, чем у Eoblattidae. Другие семейства, отличавшиеся менее густым (хотя все-таки богатым) продольным жилкованием надкрылий относились, начиная со среднего карбона, к двум ветвям развития. Представители первой ветви (Narkeminidae, Aetophlebiidae, Ischnoneuridae, Cnemidolestidae) характеризовались своеобразной перестройкой ветвей *MA* и *MP+CuA<sub>1</sub>* в надкрыльях (рис. 4, *a*) и включали, вероятно, хищных фитофилов с криптической окраской. Некоторые из них (Ischnoneuridae) могли быть сравнительно малоспециализированными хищниками с нормальными передними ногами, снабженными многочисленными мелкими (возможно “хватательными”) шипами, а другие (Cnemidolestidae) были явно специализированными засадниками с огромными хватательными передними конечностями (рис. 6, *a*). Вторая ветвь включает Spanioderidae и Gerarompidae с жилкованием надкрылий, напоминающим таковое Plecoptera (рис. 4, *b*). По габитусу эти насекомые отдаленно напоминали веснянок, в связи с чем для них нельзя исключить некоторую эфемеризацию имаго, хотя отсутствие находок нимф предполагает сухопутный образ жизни последних. Но, поскольку задние крылья в обоих семействах недостаточно сохранились, нельзя исключить также возможность их принадлежности к Protoptera.

Для перечисленных групп должна была быть характерна фитофилия с элементами криптизма, поэтому они вполне могли происходить от общих с Eoblattidae предков. На мой взгляд, целесообразно всех этих карбоновых насекомых, включая неизвестного общего предка Polyneoptera, объединить в особый вымерший отряд Eoblattida (Gorochov, 2001a), испытавший в карбоне сильную адаптивную радиацию. Сюда же провизорно следует поместить и загадочных раннепермских Tillyardembiidae; с одной стороны, строение их задних крыльев не совсем ясно (Вилесов, Новокшенов, 1993), а с другой стороны, жилкование их надкрылий как раз промежуточное между таковым Spanioderidae и наиболее примитивных современных эмбий

из семейства Clothodidae (рис. 4, з). Последнее обстоятельство не является, однако, прямым свидетельством принадлежности Tillyardembiidae к Embioptera, так как достоверные эмбии на протяжении почти всего мезозоя неизвестны, а у позднемеловых и кайнозойских представителей отряда дистальная часть *Sc* редуцирована.

Другой группой пермских Polyneoptera с замкнутым полем *Sc-R* в крыльях являются Plecoptera. Они не известны ранее пермского периода, но в ранней перми уже обычны, причем встречаются отпечатки как имаго, так и нимф. Многочисленность последних заставляет предполагать их водный образ жизни. По габитусу, строению крыльев (рис. 4, в) и лапок (лишь с 3 члениками) эти древнейшие веснянки напоминали современных. Жилкование их надкрылий легко выводится из такового Spanioderidae (хотя следует помнить, что почти у всех примитивных птеригот жилкование крыльев более или менее сходное) и близко к жилкованию надкрылий Clothodidae. Поэтому предками Plecoptera логично считать Eoblattida из ветви Spanioderidae + Gerapompidae или из какой-то другой ветви со сходным жилкованием надкрылий. Предположение о близком родстве веснянок и эмбий, основанное на сходстве в строении их надкрылий, косвенно подтверждается наличием парных копулятивных выростов верхней части 10-го тергита брюшка у самцов многих представителей Plecoptera и Embioptera, включая наиболее примитивное семейство Clothodidae (Ross, 1987). Вторичная гомономность крыльев эмбий может быть вызвана теми же или близкими причинами, что и у термитов (см. раздел о возникновении Polyneoptera).

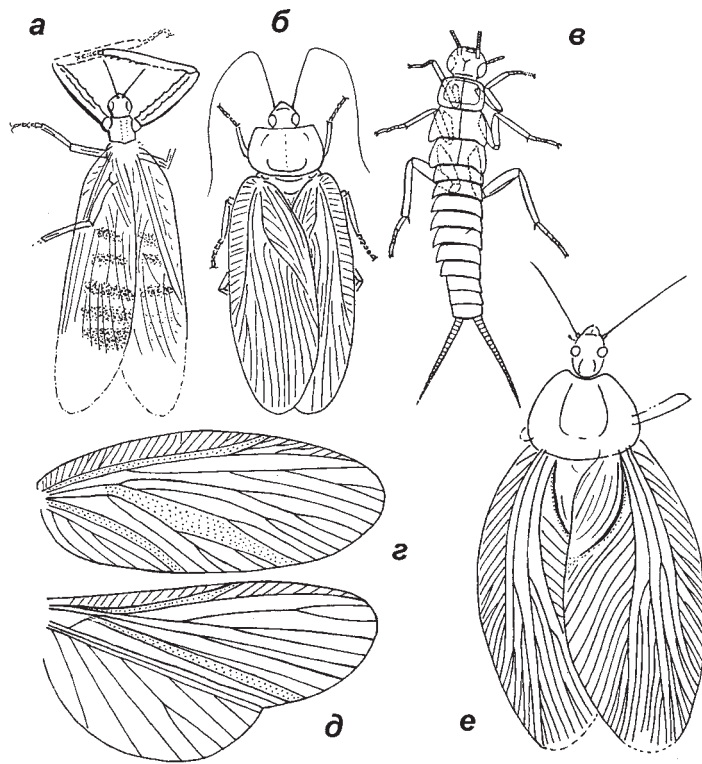
Еще одной группой возможных потомков Eoblattida, впервые появляющейся в перми, являются Dermaptera. Их наиболее примитивные раннепермские формы имели замкнутое поле *Sc-R* в задних и, возможно, также в передних крыльях (рис. 4, д, е). Проторакальные параноталии у них были уменьшены, вероятно, в связи с некоторым утончением тела по сравнению с тараканообразными предками, а надкрылья – значительно уплотнены, почти как у жуков (налегающие друг на друга в покое части надкрылий сильно сужены и специализированы), и прикрывали сверху и частично по бокам все брюшко. Габитус этих форм больше напоминал таковой жуков, чем современных ухверток, что может быть указанием на возникновение Dermaptera в связи с переходом их предков от жизни в рыхлой подстилке или на стволах к жизни в более плотных слоях подстилки или в трухлявой древесине. Происхождение этого отряда также предполагается от каких-то тараканообразных Eoblattida, но возможные синапоморфии с



веснянками и эмбиями не установлены. Отряды Eoblattida, Plecoptera, Dermaptera и, возможно, Embioptera могут быть объединены в парафилетический надотряд Plecopteroidea (или Dermapterioidea).

Второй путь при первичной радиации Polyneoptera состоял в освоении “плавания” в подстилке. Он заключался в приобретении следующих особенностей: (1) опистогнатности головы для защиты ротовых органов и выступа переднего края переднеспинки, прикрывающего голову сверху и несущего большую нагрузку при раздвигании слоев подстилки; (2) уплощенно-каплевидной формы тела и некоторого укорочения крыльев для облегчения разворота в тесных щелях и затруднения схватывания хищником сзади; (3) довольно мощных ног с шипами, пригодных для рытья рыхлого субстрата и сдвинутых для компактности под туловище. Таким путем пошли предки Dictyoptera из древнейшего подотряда Mylacridina, причем этот путь оказался столь удачным, что уже во второй половине среднего карбона эта группа стала доминирующей среди насекомых, сохраняя высокую численность до конца юры. Их потомки из подотряда Blattina остались существенным компонентом подстилочной фауны лесов и в более позднее время (вплоть до наших дней). Удачность этого “выбора” для тараканов подтверждается еще и тем, что они довольно мало изменились за столь большой промежуток времени (рис. 6, e) и всеми исследователями объединяются в один и тот же отряд. Два других подотряда Dictyoptera (Mantina и Termitina) резко сменили образ жизни и приобрели настолько отличные от тараканов адаптации, что их нередко рассматривают как отдельные отряды, хотя они, вероятно, произошли от Blattina только около середины мезозоя и морфологически еще очень близки к последним (Gorochov, 2001a). Предками Dictyoptera могли быть самые примитивные представители Eoblattida, еще очень близкие к общему предку Polyneoptera. Важной особенностью Dictyoptera является вероятная утрата замкнутости поля *Sc-R* в надкрыльях (а, возможно, и в задних крыльях) уже самыми ранними из их известных представителей.

Объем и происхождение отряда Grylloblattida менее понятны. К нему были недавно отнесены, помимо множества, вероятно, настоящих гриллоблаттид, и некоторые неродственные или вряд ли родственные ископаемые группы (Стороженко, 1998). Permembiiidae, Sheimiidae и ряд других семейств, возможно, вообще не относятся к Polyneoptera. Обсуждавшиеся выше Narkeminidae и Tillyardembiiidae, а также пермские Lemmatophoridae и пермо-триасовые Atactophlebiidae, скорее всего, действительно принадлежат к рассматриваемому инфраклассу. Два последних семейства характеризуются более примитивным, чем



**Рис. 6.** Ископаемые Polyneoptera. По: Шаров, 1961 (в) и Gorochoy, 2001a (а, б, г-е), схематично.  
 а – *Protodiamphipnoa gaudryi* (Brongn.) (Eoblattida), верхний карбон, Франция, отпечаток; б-д – Grylloblattida: б – *Ideliopsina* sp., средний-верхний триас, Киргизия, реконструкция, в – *Liomopterites gracilis* Shar., верхняя пермь, Западная Сибирь, отпечаток нимфы, г-д – *Kaltanella lata* Shar., верхняя пермь, Западная Сибирь, переднее и заднее крылья; е – *Anthracoblattina gigantea* Brongn. (Dictyoptera), верхний карбон, Франция, отпечаток.

у достоверных гриллоблаттид, индивидуальным развитием (сходным с таковым предполагаемого предка всего инфракласса) и небольшими и расставленными тазиками ног. Голова у них была, скорее всего,

первично прогнатной и, хотя их филогенетическое положение неясно, они вполне могут считаться представителями отряда Eoblattida, утратившими замкнутость поля *Sc-R* в крыльях и, возможно, независимо перешедшими к образу жизни, свойственному веснянкам (с эфемеризацией имаго и водными или полуводными нимфами).

Более достоверные гриллоблаттиды известны из нижней перми. Они обладали прогнатной головой, в разной степени развитыми параноталиями, ясно сближенными, крупными и удлинненными тазиками ног, характерным строением крыльев, длинными и членистыми церками (рис. 6, б-д), а также пятичлениковой лапкой преимагинальных фаз (Liomopteridae). Жилкование, по которому к ним близки позднекарбоновые Daldubidae и Protoperlidae, а также проблематичная среднекарбоновая *Aenigmatella*, может быть выведено из такового Eoblattida, если допустить независимое исчезновение замкнутости поля *Sc-R* у предков Grylloblattida, либо из жилкования общего с Dictyoptera предка после утраты им замкнутости поля *Sc-R*.

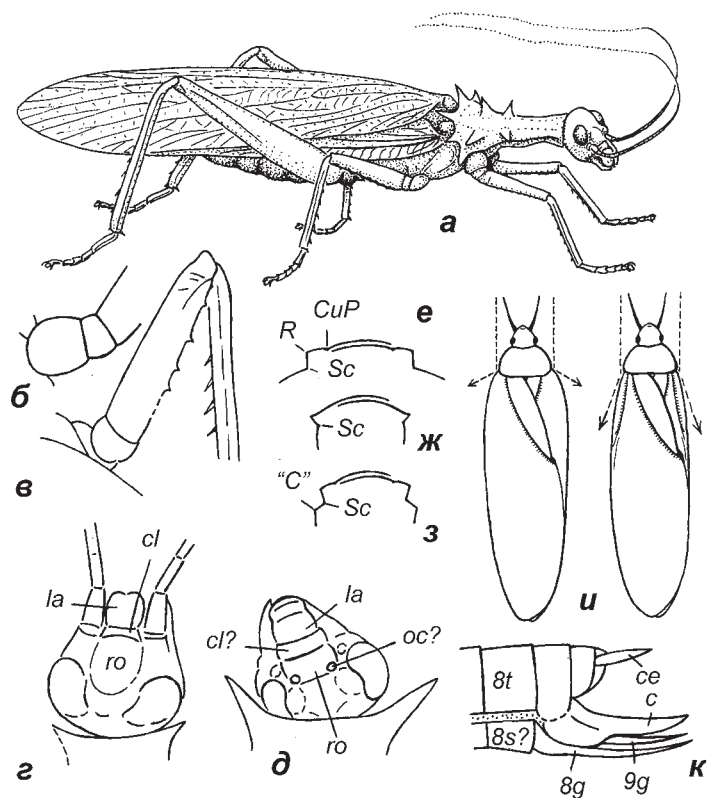
На последнюю возможность следует обратить особое внимание, так как Grylloblattida имеют ряд возможных синапоморфий с Dictyoptera: тело и конечности у современных форм покрыты большими шиповидными щетинками; тазики ног крупные, удлинненные и сближены друг с другом; брюшные дыхальца в той или иной мере смещены кзади. Необходимо отметить, что у Grylloblattida все дыхальца с первого по восьмое смещены в задние части соответствующих сегментов, а у Dictyoptera назад смещены лишь дыхальца 8-го сегмента, причем у богомолов и термитов дыхальца с первого по седьмое смещены в средние части соответствующих сегментов. Для большинства современных Polyneoptera (кроме некоторых Ensifera с явно вторичным смещением дыхалец) и других примитивных насекомых характерно расположение всех брюшных дыхалец в основании сегментов. “Возврат” дыхалец в основание первых 7 сегментов у тараканов мог произойти в результате редукции оснований этих сегментов при втягивании последних друг в друга. Экологический сценарий возникновения гриллоблаттид не разработан, но обедненное продольное жилкование и суженное костальное поле надкрылий у позднекарбоновых форм предполагают усиление роли полета в их жизни.

Третий путь при первичной радиации Polyneoptera мог состоять в некотором уменьшении роли подстилки в их жизни. Некоторые из них начали использовать для защиты от хищников не только щели в подстилке, но и более активное поведение на открытом субстрате: бег, слабый прыжок с последующим полетом, а после него – затаивание

на поверхности субстрата или укрывание в крупных щелях подстилки. Если связать такой образ жизни с появлением у этих Polyneoptera активного хищничества, которое могло быть его причиной, то нетрудно высказать следующие предположения. Во-первых, паранотальные лопасти переднеспинки должны были несколько уменьшиться для увеличения амплитуды движения головы и передних (либо передних и средних) ног, используемых для захвата жертвы, как это происходило у хищных Dictyoptera: юрских Rhabdionimidae из Blattina и примитивных Mantina (вторичное сильное расширение параноталий переднегруди у некоторых современных тропических богомолов является следствием позднейшего появления у них особой криптической внешности, совершенно имитирующей листья). Во-вторых, тип складывания крыльев должен был измениться – в покое крылья должны были стать менее выступающими по бокам, особенно в проксимальной части (рис. 7, *e-u*). Последнее изменение могло привести к появлению ложной жилки *C*, образующейся из продольной складки в надкрыльях и пересекающей ветви *Sc* (Горохов, 1998а). Наличие этой жилки и отделенного ею ложного прекостального поля является одной из главных вероятных синапоморфий надотряда Orthopteroidea (см. Введение).

Среди самых ранних Polyneoptera наиболее близкий к описанному тип адаптаций имели средне- и верхнекарбоновые Geraridae, в надкрыльях которых (рис. 8, *a, в, г*) имеются ложная *C* и жилка  $CuA_2$ . Последняя жилка, характерная и для других Orthopteroidea, могла появиться в результате смещения задней ветви  $MP+CuA$  проксимальнее места их анастомоза. Такое предположение основано на отсутствии явной  $CuA_2$  в крыльях других надотрядов Polyneoptera и многих вероятных Protoptera, хотя не исключено, что наличие обособленной  $CuA_2$  является наследством других возможных протоптер (рис. 3, *в*), утраченным большинством остальных ортоптероидных насекомых. Сохранившиеся тела Geraridae принадлежат специализированным (несмотря на примитивность жилкования), насекомым, для которых можно попытаться реконструировать элементы образа жизни.

Наиболее специализирована у Geraridae переднегрудь: длинная, суженная в передней половине, без паранотальных лопастей, но с острыми шипами, особенно многочисленными и мощными на задней половине переднеспинки (рис. 7, *a*). Такие шипы могли служить для защиты от проглатывания наземными позвоночными; следовательно, герариды много времени проводили на земле. Ноги были у них сравнительно длинными и тонкими, причем передняя и средняя пары

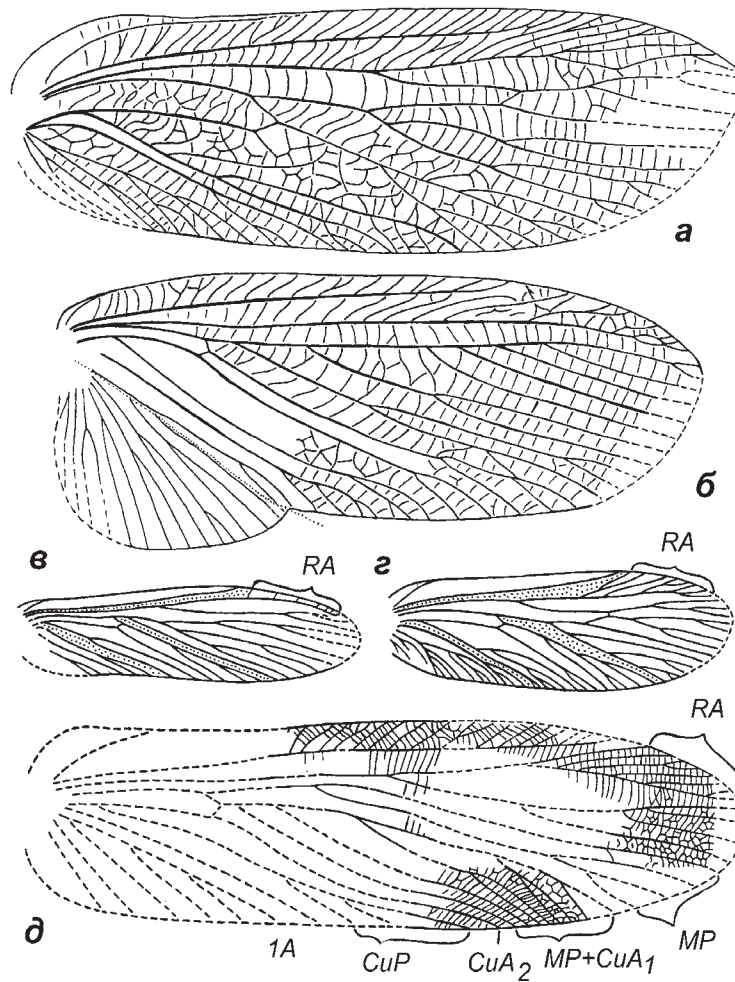


**Рис. 7.** Ископаемые Titanoptera, со схемой для объяснения возникновения и возможной функции "С" в их передних крыльях. По: Kukulova-Peck & Brauckmann, 1992 (д), Gorochov, 2001a (а, и) и ориг.

а-г – *Sthenaropoda fischeri* Brongn., голотип IP 5 (Национальный Музей естественной истории, Париж), верхний карбон, Франция: а – реконструкция, б – основание передней ноги, в – средняя нога, г – голова; д – *Gerarus danielsi* Handl., голова, схематично (реконструкция по фотографии из Kukulova-Peck & Brauckmann, 1992: figs 19, 20); е-з – схема поперечного сечения проксимальной части сложенных передних крыльев: е – *Blattina*, ж – *Mantina*, з – Titanoptera; и – схема возникновения "С" в передних крыльях некоторых Polyneoptera; к – вершина брюшка самки Gigatitanidae сбоку, схематическая реконструкция по отпечатку ПИН № 2555/1515, средний-верхний триас, Киргизия.

– с шипами, очень похожими на хватательные (рис. 7, *в*), а задняя пара явно увеличена и со слегка утолщенными бедрами (рис. 7, *а*). Следовательно, герариды были способны к довольно быстрому бегу по “пересеченной местности”, слабым прыжкам и схватыванию добычи. В строении крыльев были характерны костализация надкрыльев за счет сужения костального поля, уменьшение анальной области заднего крыла и усиление его костализации за счет выстраивания в одну продольную жилку стволов *MA* и *RS* (признак, встречающийся также у многих современных Tettigoniidae). Так как специальных адаптаций к прыжку нет, а крылья явно начали возврат к протоптерному (термитообразному) состоянию, можно предполагать для этих герарид открытый образ жизни, использование прыжка лишь для начала полета и увеличение роли полета как способа защиты от хищников. Строение головы (рис. 7, *г, д*), как кажется, также не противоречит описанному выше образу жизни (см. также следующий раздел). Сложнее обстоит дело с переднегрудью Geraridae; среди современных насекомых некоторое сходство в ее форме можно найти лишь у некоторых жужелициулиткоедов (Coleoptera: *Damaster*), в связи с чем нельзя исключить подобное питание и для герарид.

Ближайшими родственниками Geraridae могут быть триасовые Titanoptera. Единственная возможная синапоморфия двух групп – довольно обильное ветвление *CuP* в надкрыльях. Первоначально этот признак рассматривался мной как плезиоморфный (Горохов, 1987; Gogochoy, 2001a), поскольку он развит у некоторых возможных Proptera, но сейчас я склонен изменить его оценку в связи с изложенным выше сценарием развития клавуса у предка всех Polyneoptera, а также в связи с широким распространением одиночной *CuP* у других протоптер и практически у всех прочих полинеоптер, за исключением отдельных и, скорее всего, частных случаев. Развитие вторичных ветвей *CuP* могло происходить в результате уменьшения числа жилок в надкрыльях (деэлитризация), сопровождавшегося уподоблением вторичного жилкования между *CuP* и *CuA* ветвям *CuP* (рис. 8, *а, в, г*), а не *CuA*, как у многих других Polyneoptera (рис. 3, *б*). Это, в свою очередь, могло быть следствием ухода предков Orthopteroidea из подстилки и связанного с ним усиления полета. Указанная синапоморфия, вероятное хищничество и некоторые примитивные особенности, включая предполагаемое строение яйцеклада (рис. 7, *к*), позволяют нам провизорно включить Geraridae в отряд Titanoptera в качестве отдельного подотряда Gerarina, в который целесообразно условно поместить и общего предка Orthopteroidea.



**Рис. 8.** Крылья Titanoptera. По: Kukulova-Peck & Brauckmann, 1992 (в),  
 Gorochov, 2001a (а, б) и ориг.

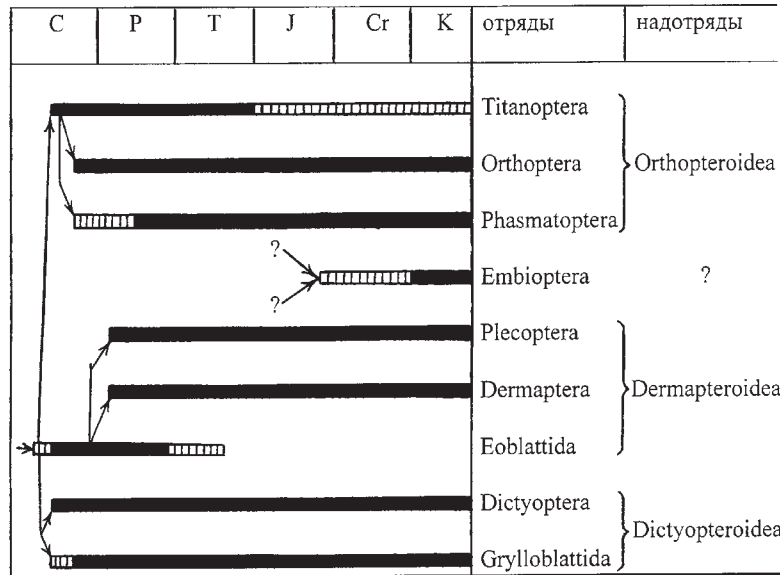
Этот предок, возможно, еще имел небольшие паранотальные лопасти переднеспинки, а также одиночную *CuP* в надкрыльях и, стало быть, более или менее развитый клавус (рис. 7, *u*). Такие особенности могли сохраниться у какой-то еще неизвестной, но довольно близкой к Geraridae ветви карбоновых Titanoptera, приведшей к возникновению как общего предка всех титанооптер, так и общего предка Orthoptera и Phasmatoptera. Возможные синапоморфии двух последних групп и автапоморфии прямокрылых перечислены во Введении, а подробный сценарий возникновения Orthoptera опубликован ранее (Горохов, 1995б). Что же касается палочников, то их возможные автапоморфии – независимая редукция паранотальных лопастей переднеспинки (у прямокрылых опущенных вниз), специфический образ жизни (в том числе растительность и криптическое поведение), а также некоторая параллелизованность и слабая обедненность жилкования (хотя они могли и не быть характерными для самых ранних форм) – не вполне четкие и не уникальные. Линия триасовых титанооптер, возможно, эволюционировала от каких-то менее специализированных родственников рассмотренных выше герарид в направлении, ведущем к появлению явно фитофильных хищников-засадников.

### Проблемы использования молекулярных данных в филогенетических исследованиях по Polyneoptera

Рассмотренному выше эволюционному сценарию дифференциации Polyneoptera примерно соответствует филогенетическая схема, представленная на Рис. 9. Она напоминает многочисленные уже опубликованные ранее схемы, но имеет и заметные отличия. Одна из филогенетических схем, построенных на основе изучения ДНК, оказалась к ней наиболее близкой (рис. 10). Эта консенсусная схема была предложена для насекомых с полным превращением, а некоторые другие отряды насекомых были включены лишь для сравнения (Whiting

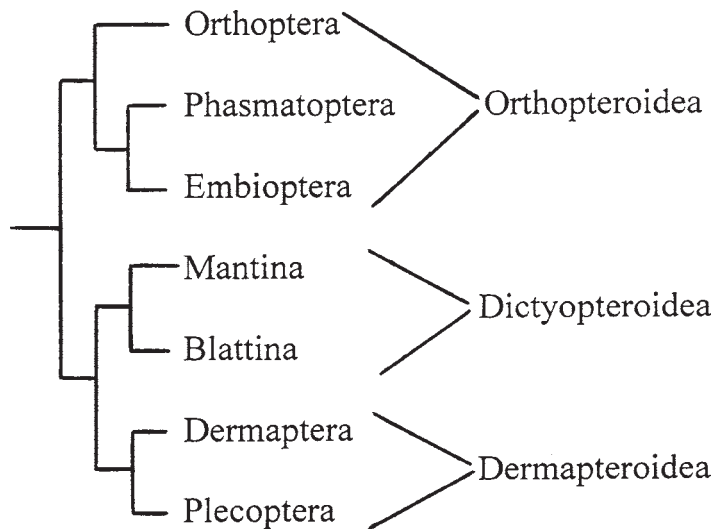
*a, б* – *Sthenaropoda fischeri* Brongn., верхний карбон, Франция (Национальный Музей естественной истории, Париж): *a* – IP 19, переднее крыло, *б* – IP 10, заднее крыло (анальный участок, подогнутый на отпечатке под остальную часть крыла, изображен в расправленном состоянии); *в, г* – схема жилкования передних крыльев, точками покрыты поля *Sc-R*, *MA-CuA<sub>1</sub>* и *CuP-1A*: *в* – *Gerarus vetus* Scud., средний карбон, США, *г* – *S. bruesi* (Meunier), верхний карбон, Франция; *д* – *Permotitan vladimiri* sp. nov., голотип № 1631/254-5, пермь, Коми Республика, переднее крыло (область вершин ветвей *Cu*, согнутая у отпечатка вследствие деформации, изображена в расправленном состоянии).





**Рис. 9.** Схема филогении Polyneoptera, основанная на неформальном анализе морфологии, включающем гипотезу об их ранней эволюции. Обозначения: черная заливка – присутствие отрядов в ту или иную геологическую эпоху, более надежно подтвержденное фактическим материалом; вертикальная штриховка – то же самое, но менее надежно подтвержденное фактическим материалом; стрелками показаны предполагаемые филогенетические связи между отрядами (если из одной точки выходит более одной стрелки, то это означает, что последовательность обособления отрядов неясна).

Возможные синапоморфии: для надотряда Dermapteroidea – синапоморфии Polyneoptera (минус синапоморфии всех других надотрядов); для отряда Eoblattida – те же синапоморфии (минус синапоморфии всех остальных отрядов этого инфракласса); для отряда Plecoptera – 3-члениковая лапка имаго и водные личинки; для отряда Dermaptera – склеротизация надкрылий; для надотряда Orthopteroidea – исчезновение слияния вершины *Sc* с *RA* и развитие “*C*” в надкрыльях; для отряда Titanoptera – те же синапоморфии (минус синапоморфии остальных Orthopteroidea); для отряда Orthoptera – опущенные вниз параноталии переднегруди, перевернутые зачатки крыльев у нимф и другие адаптации к сильному прыжку; для отряда Phasmatoptera – редукция параноталий переднегруди, фитофагия, характерный образ жизни; для надотряда Dictyopteroidea – исчезновение слияния вершины *Sc* с *RA*, удлинение кокс ног и начальные этапы смещения дыхалец брюшка кзади; для отряда Dictyoptera – перфорированный тенториум, первично опистогнатная голова и особо густое жилкование надкрылий; для Grylloblattida – первично несколько обедненное жилкование надкрылий и, возможно, десклеротизация проксимальной части задней ветви *MA* в надкрыльях (Стороженко, 1998).



**Рис. 10.** Одна из гипотез о филогенетических отношениях между отрядами Polyneoptera, основанная только на изучении ДНК. По: Whiting *et al.*, 1997 и Whiting, 2002.

*et al.*, 1997: fig. 7; Whiting, 2002: fig. 2, D). Этим, вероятно, объясняется факт отсутствия в ней гриллоблаттид.

Более определенная, чем в моей схеме, связь Embioptera с Phasmatoptera находит определенную поддержку и в данных морфологии: сходстве в строении мышц параглотс (Kristensen, 1975), наличии уплотненной яйцевой капсулы с крышечкой (Tilgner, 2001), а также некотором сходстве в габитусе и жилковании крыльев между юрскомеловыми палочниками надсемейства Susumaniioidea и загадочным верхнеюрским семейством Brachyphyllophagidae, недавно описанным как проблематичный таксон в составе Embioptera (Расницын, Красилов, 2000). Сближение Brachyphyllophagidae с эмбиями основано, главным образом, на наличии у них не очень отчетливых следов гулярного склерита (постокципитального моста), хорошо отличающего современных эмбий от всех прочих Polyneoptera. В связи с этим, нельзя исключить возможность того, что Embioptera могут оказаться очень модифицированными потомками древних палочников. Аналогичная

ситуация имела место у Dictyoptera – специализированные богомолы и термиты сравнительно поздно ответвились от общего ствола таракановых, но настолько сильно и быстро изменились, что долгое время рассматривались как разные (иногда даже неродственные) отряды.

Тем не менее, многочисленные другие данные позволяют высказать и иные гипотезы о родственных связях эмбий, которые обоснованы не хуже (но и не лучше), чем рассмотренная выше. По результатам морфологических и молекулярных исследований эмбий часто сближают с Plecoptera, причем вне зависимости от того, каких взглядов на значение формального кладистического анализа придерживаются авторы (Boudreaux, 1979; Историческое развитие..., 1980; Wheeler *et al.*, 2001; History of Insects, 2002). Среди многочисленных деревьев, построенных на основании молекулярных данных, можно найти почти любые варианты предполагаемых филогенетических связей между отрядами Polyneoptera, в том числе и сближающие эмбий с палочниками (смотри, например, Wheeler *et al.*, 2001). При этом нередко между отдельными отрядами Polyneoptera, а иногда даже между разными представителями одного и того же отряда, вклиниваются отдельные группы, относящиеся к Paraneoptera, Oligoneoptera и пр.

Другие молекулярные исследования дают сходную картину. Так, в работах, посвященных выявлению филогении прямокрылых на основе данных анализа РНК и ДНК (Flook, Rowell, 1997, 1998; Flook *et al.*, 1999), предложенные схемы очень неплохо подтверждают результаты морфологических исследований, выполненных по методологии эволюционной систематики (Горохов, 1995а, 1995б), но взаимоотношения некоторых других отрядов Polyneoptera, привлеченных для сравнения, не удается определить однозначно. На одной из схем отряд Grylloblattida оказался сближен с Phasmatoptera (Flook, Rowell, 1997: fig. 5), на другой – с Dermaptera и Plecoptera (Flook, Rowell, 1998: fig. 7), а на третьей – с Dictyoptera (Flook *et al.*, 1999: fig. 7). С другой стороны, взаимная близость некоторых групп, например подотрядов Mantina, Termitina и Blattina (Dictyoptera), подтверждается практически всеми современными исследованиями: морфологическими и молекулярными, основанными как на формальном кладистическом анализе, так и на методологии эволюционной систематики.

Попробуем разобраться в сложившейся ситуации. Первоначально ожидалось, что молекулярные исследования приведут к значительному прогрессу в разработке филогении ныне живущих организмов. При этом логично предполагали низкую вероятность независимого возникновения в разных филетических ветвях иден-

тичных последовательностей нуклеотидов в связи с их сложностью; следовательно, при изучении строения ДНК и РНК конвергенции будут в значительно меньшей степени путать картину родства, чем при использовании данных морфологии. Последнее обстоятельство связано с тем, что в насыщенной конкурентной среде организмы имеют ограниченные возможности для адаптивной радиации и часто независимо вырабатывают одни и те же комплексы морфоадаптаций, затрудняя тем самым выявление истинных синапоморфий.

Вместе с тем, мы еще мало знаем о закономерностях эволюции ДНК и других биоорганических веществ, в том числе и о конвергентных процессах на молекулярном уровне. Мы также не можем привлекать для определения полярности молекулярных признаков многие важные индуктивные принципы, или презумпции: эмбриологическую, палеонтологическую и др. По сути, для новых интересных признаков отсутствует научная методология их филогенетической интерпретации. Исследователям приходится прибегать либо к методологии формального кладистического анализа, либо к нумерическим методам, позволяющим выявить не филогению, а лишь сходство по некоторым параметрам, что неизбежно ведет к частым ошибкам. В качестве примера приведу консенсусное дерево, построенное по данным ДНК для Holometabola, в котором Coleoptera распадается на несколько ветвей, одна из которых “родственна” Lepidoptera, другая – Diptera, а третья – явно обособлена от двух первых (Whiting, 2002: fig. 4). Предположение о том, что подобное “родство” основано на ложных синапоморфиях, в действительности являющихся симплезиоморфиями, устраняет наиболее кричащие противоречия такой схемы с данными по морфологии и образу жизни названных групп насекомых.

Кроме того, использование одной и той же методики или сходных принципов должно приводить и к сходным ошибкам. Анализируя возможности формального кладистического анализа, я отметил, что корректные филогенетические решения, полученные с его помощью, возможны лишь в тех случаях, когда между обособлением ближайших рассматриваемых филетических ветвей прошло много миллионов лет (Gorochov, 2001b). За столь длительный период существования цепочки общих предковых форм как в строении их тела, так и в строении сложных биоорганических соединений накапливаются многочисленные автапоморфии (будущие синапоморфии их потомков), основное ядро которых может сохраниться на протяжении многих миллионов лет последующего развития. Хорошим примером этого является отряд Dictyoptera, который появился в среднем карбоне и был представлен

только таракановидными формами до мела, и лишь в начале последнего (или незадолго до этого) от них, видимо, ответвились общим стволом современные подотряды Blattina, Mantina и Termitina. Общая эволюция на протяжении свыше 150 миллионов лет – вот причина того, что близкое родство этих групп обнаруживается при использовании самых разнообразных современных методик.

Что касается филогенетических отношений между многочисленными группами, “разбежавшимися” в течение геологически короткого времени в результате бурной радиации при освоении новых адаптивных зон, то здесь все методологии почти бессильны. За короткое время существования общих предков возникло мало будущих синапоморфий, которые, к тому же, могли в дальнейшем либо исчезнуть, либо оказаться затушеванными различными более поздними модификациями. Формальный кладистический анализ при этом особенно бесполезен, так как даст ложные результаты – за истинные синапоморфии будут приниматься более многочисленные симплезиоморфии или конвергенции. В промежуточных по продолжительности накопления автапоморфий случаях результаты такого анализа могут быть просто случайными. Поэтому следует предпочесть методологию эволюционной систематики, которая, с одной стороны, использует более широкий спектр данных, а с другой стороны, пытается объективизировать отбор признаков, позволяет выявить и исключить из филогенетического анализа комплексы адаптаций, возможность конвергентного развития которых весьма высока (Gogochov, 2001b).

К сожалению, к молекулярным данным применить методологию эволюционной систематики пока не представляется возможным. В связи с этим более целесообразно ныне проводить интерпретации таких данных не с помощью формального кладистического анализа, а с помощью количественных методов оценки сходств и различий, разрабатываемых нумерической систематикой. Полученные таким образом кладограммы сходства будут лучше отражать фактический материал, и их будет удобнее использовать для целей систематики и филогенетики. Кроме того, филогения, построенная только на основании немногочисленных данных по ДНК, – почти то же самое, что и “филогения” ножек, крыльев или усиков. Объединение же подобных частных “филогений” в консенсусную схему без процедуры оценки важности используемых признаков все равно не будет филогенией организмов, так как при этом никак не будет учтено большое количество других данных.

Тем не менее, во многих случаях молекулярные исследования дают хорошие результаты. Происходит это, по-видимому, по следующей причине. Нередко довольно хорошо сохранившиеся морфологические синапоморфии (результат их длительного накопления в виде автапоморфий) маскируются многочисленными конвергенциями, имеющими не очень ясный адаптивный смысл. Даже методология эволюционной систематики не всегда позволяет разобраться в таких случаях, а кладистический анализ уверенно выдает ложные результаты. А вот молекулярные данные вполне способны обнаружить такое замаскированное родство. Не исключено, что именно по этой причине родственные отношения между основными группами прямокрылых, выявленные по результатам молекулярного анализа, оказались близки к филогении, предложенной эволюционными систематиками, и явно противоречат выводам, сделанным на основе кладистического анализа морфологических признаков (Flook *et al.*, 1999: p. 250).

На основании вышесказанного попытаюсь предложить своего рода прогноз в отношении будущих молекулярных исследований Polyneoptera. Если моя филогенетическая схема отрядов (рис. 9) верна, то можно ожидать следующее:

1) молекулярные данные, могущие свидетельствовать за или против предложенных схем филогенетических отношений между надотрядами, будут противоречивы, так как времени на накопление будущих синапоморфий оказалось очень мало (все надотряды впервые появляются в палеонтологической летописи в среднем карбоне, а первые Pterygota известны только с самого конца нижнего карбона);

2) если Plecoptera и Dermaptera обособились от общего предка в конце карбона, молекулярные данные поддержат эту гипотезу (время накопления будущих синапоморфий – от начала среднего карбона по конец позднего карбона); если же они являются потомками разных ветвей Eoblattida, разошедшихся раньше, то поддержка их родства может быть существенно слабее;

3) молекулярные данные будут очень слабо поддерживать родство Grylloblattida и Dictyoptera, так как эти отряды должны были дивергировать уже в среднем карбоне;

4) синапоморфность палочников и прямокрылых будет поддержана, хотя и не очень уверенно (время накопления будущих синапоморфий – от начала среднего карбона по начало позднего карбона);

5) если Mantophasmatidae произошли от мезозойских Titanoptera, родство Titanoptera с другими Orthopteroidea будет поддержано, но

очень слабо (возможное время накопления будущих синапоморфий – начало среднего карбона);

б) можно ожидать поддержку родства Embioptera с палочниками или веснянками; при слабой поддержке или при противоречивых данных эмбий придется считать древним отрядом Polyneoptera, обособившимся чуть ли не в среднем карбоне.

### **О систематическом положении вероятных представителей карбоновых Titanoptera**

Семейства Geraridae и Sthenaropodidae были описаны Гандлиршем (Handlirsch, 1906) для некоторых среднекарбоновых североамериканских (первое) и позднекарбоновых европейских (второе) насекомых. Он поместил их им в разные надсемейства (Geraroidea и Oedischioida) отряда Protorthoptera, установленного в той же работе для ряда как родственных, так и неродственных палеозойских форм. Впоследствии одни из этих форм оказались представителями Orthoptera (семейство Oedischiidae), а некоторые другие, например Caloneuridae, вряд ли вообще имеют отношение к Polyneoptera. Систематическое положение большинства остальных форм до сих пор очень проблематично или совсем непонятно, однако оба рассматриваемых семейства все же обычно включают в состав Polyneoptera: Geraridae – в расформированный позднее ископаемый отряд Paraplesoptera (Шаров, 1962) или в особый карбоновый отряд Gerarida (Историческое развитие..., 1980), а Sthenaropodidae – в монотипический отряд Protorthoptera s. str. (Sharov, 1960; Шаров, 1968), или в Orthoptera в качестве особого подотряда, предкового для всех остальных прямокрылых (Историческое развитие..., 1980).

Позднее роды *Gerarus* Scud. и *Sthenaropoda* Brongn., а значит и семейства Geraridae и Sthenaropodidae, были синонимизированы друг с другом Барнхэм (Burnham, 1983), что правильно для семейств, но сомнительно для родов, существенно отличающихся друг от друга строением RA надкрылий (рис. 8, а, в, г). Этот автор рассматривал Geraridae в составе Protorthoptera; той же точки зрения придерживался и Карпентер (Carpenter, 1992), превративший Protorthoptera в сборную группу для примитивных ископаемых насекомых недостаточно ясного систематического положения, включив туда формы, как принадлежащие к Polyneoptera, так и явно не имеющие к ним никакого отношения.

Барнхем изучила множество превосходно сохранившихся отпечатков Geraridae, в том числе задних крыльев, но, к сожалению, не обратила внимание на строение их анальной области. Эта область несколько расширена и в состоянии покоя подогнута под основную часть крыла, поэтому не очень хорошо заметна на отпечатках (рис. 8, б). Высказывание некоторыми палеоэнтомологами предположения об исходной гомономности передних и задних крыльев Geraridae и о принадлежности этого семейства к другому, нежели Polyneoptera, инфраклассу насекомых, может быть прямым следствием такого упущения. В одной из предложенных систем, например, Geraridae выведены за пределы Polyneoptera и отнесены к стволу Paraneoptera + Oligoneoptera (Kukalova-Peck, Brauckmann, 1992: “Hemipteroidea + endopterygota”), примитивным представителям которого были свойственны почти гомономные передние и задние крылья [“forewings and hind wings subequal (symplesiomorphy)”], а их потомкам – сходные или различным образом модифицированные крылья, но без расширенной и подворачивающейся анальной области их задней пары (за исключением, может быть, одних Coleopteroidea).

Другие “особенности” Geraridae, по мнению Кукаловой-Пек и Брокманна резко отделяющие их от Polyneoptera, также могут оказаться следствием ошибочной интерпретации. Тщательное изучение отпечатков *Sthenaropoda fischeri* (Brongn.), хранящихся в Национальном Музее естественной истории в Париже и включающих типовой материал по этому виду, заставило меня усомниться в наличии клипеального насоса и сосущего типа питания у Geraridae, а также в присутствии на их ногах членистых придатков (“exites”). Исследованные экземпляры имеют лабрум и мандибулы вполне нормальной для Polyneoptera формы. Наличник (клипеус) также полинеоптерного типа, небольшой и неспециализированный, а ростральная область между глазами и наличником ясно выпуклая (рис. 7, з, д), что часто встречается у насекомых с типично грызущим ротовым аппаратом (многие прямокрылые, некоторые палочники, стрекозы) и не дает основания предполагать наличие какого-либо рострального насоса, тем более клипеального. Возможно, эти авторы спутали ростральную выпуклость с наличником, а за парный срединный глазок ими могли быть приняты элементы складчатости наличника, обеспечивающего за счет своей гибкости подвижность лабрума у Polyneoptera. Во всяком случае, обнаружение ими наличника между боковыми и срединным глазками представляется совершенно невероятным в связи с тем, что во всех известных отрядах насекомых, включая современных Paraneoptera с



настоящим клипеальным насосом, он расположен оральнее по отношению ко всем трем глазкам. Развитие разнообразных килей, бороздок, имитирующих швы, и тому подобного рельефа головы нередко встречается у прямокрылых и палочников, поэтому факт их большей развитости у *Gerarus*, чем у *Sthenaropoda*, может не столько быть свидетельством сохранения следов сегментарного состава эпикраниума (Kukalova-Peck, Brauckmann, 1992), сколько поддерживать предположение о самостоятельности этих родов.

Ноги изученных мной представителей *Sthenaropoda* имеют типичное для Polyneoptera строение: тазик (кокса) довольно крупный, вертлуг (трохантер) короткий, промежуточные сегменты между вертлугом и бедром (“*prefemur*”) и между бедром и голенью (пателла) незаметны, бедра и голени с многочисленными шипами (рис. 7, б, в). Однако никаких дополнительных членистых придатков обнаружить не удалось. Присутствие подобных придатков у *Gerarus* также сомнительно; за них легко могли быть приняты обычные шипы, развивающиеся не только на голеньях и бедрах, но и на тазиках и вертлугах у многих прямокрылых и палочников (появление таких шипов обычно коррелирует с сильным развитием феморальных и тибиальных шипов). Нельзя быть уверенным и в присутствии членистых придатков ног у других Pterygota. В частности, указание их для нижнепермской *Permuralia maculata* из Palaeodictyopteroidea (Kukalova-Peck, 1983) было опровергнуто при переизучении тех же и дополнительных материалов хорошей сохранности (Rasnitsyn, Novokshonov, 1997).

Эти рассуждения привели меня (Gorochov, 2001a), а позднее и некоторых других авторов (Bethoux, Nel, 2002), к мысли о необходимости возвращения Geraridae в состав Polyneoptera и об их близости к прямокрылым. Подобное сближение основывается, однако, на разных признаках. Как уже отмечалось выше, я предлагаю рассматривать в качестве автапоморфии надотряда Orthopteroidea развитие ложной жилки *C* в надкрыльях, а в качестве синапоморфии всех обнаруженных в ископаемом состоянии предполагаемых представителей отряда Titanoptera – характерную ветвистость *CuP* в надкрыльях. Что касается моих коллег, то они объединяют Geraridae и прямокрылых по наличию в надкрыльях анастомоза *RS* с *MA*. Такое мнение может быть результатом игнорирования ими особенностей жилкования современных прямокрылых – данный анастомоз в надкрыльях часто является отражением костализации задних крыльев, возникающей независимо в разных ветвях и выражающейся в превращении большей части *RS* как бы в продолжение *MA* (Горохов, 1995б).

Интерпретация жилкования в статьях Бето и Неля (Bethoux, Nel, 2001, 2002), хотя и отличается от таковой у Кукаловой-Пек и Брокманна (Kukalova-Peck, Brauckmann, 1992), основана на тех же принципах и столь же сомнительна. Во-первых, за основания слившихся продольных жилок могли быть приняты наиболее заметные из косо расположенных поперечных жилочек. Мне, например, не удалось обнаружить никаких подобных рудиментов на том же самом отпечатке, для которого их изобразили Кукалова-Пек и Брокманн (для сравнения см. рис. 8, *a* здесь и Fig. 26 в обсуждаемой статье). Во-вторых, у насекомых часто происходит полное уподобление оснований слившихся таким образом продольных жилок поперечным жилочкам; это относится, например, к основанию *RS* в задних крыльях многих современных Tettigoniidae. Поэтому для форм с не очень ясным систематическим положением практически невозможно определить, было или не было у них подобное слияние изначально. В-третьих, функциональное значение слияния многих основных жилок и возникновения их имитаций из оставшегося жилкования, предполагаемые гипотезой Кукаловой-Пек и Брокманна, не поддается никакому разумному объяснению, тогда как значение реальных, а не гипотетических, перестроек жилкования расшифровывается, хоть и с большим трудом. В жилковании лучше известных нам групп насекомых мы не наблюдаем таких кардинальных перестроек за столь короткое время, но обнаруживаем удивительное сходство в жилковании древнейших форм, явно принадлежащих разным стволам Pterygota.

В связи с вышесказанным и учитывая данные палеонтологической летописи, у нас нет оснований предполагать какое-либо длительное эволюционирование птеригот до среднего карбона, в течение которого могли бы успеть произойти крупные перестройки в их жилковании. Наоборот, у нас есть все основания считать, что эволюция птеригот шла очень быстро, по кратчайшему пути, сохраняя однажды удачно найденную конструкцию крыла. При такой эволюции функциональный смысл каких-либо крупных слияний и вторичного (ложного) уподобления жилкования в течение короткого периода полностью отсутствует.

Критикуемые здесь взгляды вытекают из популярной, но, по-видимому, ошибочной гипотезы о гофрированности всего крыла у общего предка известных нам Pterygota. Она включает крайне формалистичное предположение о том, что все продольные жилки у этого предка делились строго на 2 ветви, передняя из которых была выпуклой, а задняя вогнутой, и что такое положение жилок относительно

мембраны крыла с тех пор осталось неизменным. Поскольку эта гипотеза не допускает мысли о возможности смены положения той или иной продольной жилки, придерживаясь ее авторам приходится предполагать разнообразные и нередко многочисленные редукции, расчленения или слияния жилок в крыльях, даже имеющих очень сходное жилкование.

Принимая во внимание сходство жилкования почти всех древнейших Pterygota, более вероятной представляется иная гипотеза о строении крыла их общего предка. Гофрированность могла быть выражена лишь вдоль костального края крыла для его укрепления, а остальная часть крыла была эластичной, с нейтральным положением продольных жилок по отношению к плоскости крыла, за исключением вогнутой *CuP*, отделяющей довольно мягкий первичный клавус. Функция такого клавуса пока не ясна, но он мог возникнуть как следствие особенностей крышевидного складывания крыльев, либо в качестве особого закрылка, гасящего турбулентные вихри при направленном парашютировании. Отсутствие жесткой гофрированности всего крыла не является препятствием для успешного парашютирования или очень примитивного, “экономного” полета – ведь даже у многих современных летающих насекомых эта гофрированность не очень выражена. А вот при появлении воздушных хищников разные ветви древних “парашютистов” начали специализироваться к быстрому полету и могли независимо приобретать гофрированность крыльев по всей их поверхности. При этом в разных стволах Pterygota одни и те же бывшие нейтральные жилки срединной части крыла могли занять разное положение относительно плоскости крыла.

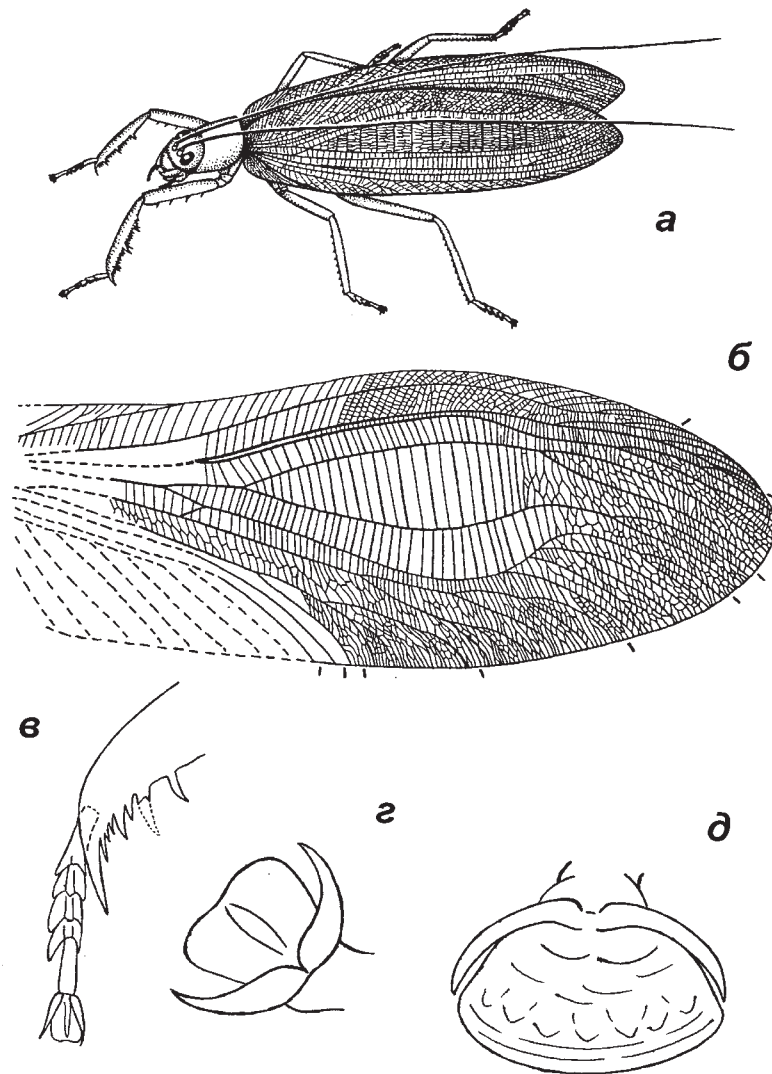
#### **Предложения по классификации Titanoptera и составу подотряда Gerarina**

В 2001 году мною было предложено считать отряд Titanoptera состоящим из двух подотрядов: наиболее примитивных и известных лишь из карбона Gerarina и обнаруженных лишь в триасе и более продвинутых Mesotitanina (Gorochov, 2001a). То обстоятельство, что в недавно опубликованной коллективной монографии (History of Insects, 2002) Geraridae рассматриваются в разделе, посвященном Eoblattida, является только следствием компромисса между соавторами (А.В. Гороховым и А.П. Расницыным), а никак не свидетельством изменения моих взглядов на их возможное систематическое положение.

К подотряду Gerarina был условно отнесен также общий гипотетический предок всех Titanoptera и Orthopteroidea. Это делает подотряд парафилетическим и характеризующимся лишь негативными признаками, то есть включающим примитивных Orthopteroidea, лишенных апоморфий прямокрылых, палочников и Mesotitanina. Возможный образ жизни этого общего предка (хищный, бегательный, наземный и более или менее открытый) очень близок к таковому, предполагаемому для Geraridae. Последние испытывают лишь незначительную специализацию: переход к питанию моллюсками, появление новых средств защиты от хищных наземных позвоночных и некоторое усиление роли полета, о чем свидетельствуют костализация задних крыльев и отражение ее в надкрыльях в виде слияния *RS* с *MA* или следов такого слияния. Все это позволяет нам предположить незначительные качественные различия (на уровне близких семейств или надсемейств) между рассматриваемым предком и Geraridae. В настоящей работе (см. ниже) к этому подотряду условно отнесена также проблематичная форма из пермских отложений; не исключено, впрочем, что она может оказаться представителем подотряда Mesotitanina или какого-то другого отряда, близкого к Titanoptera.

Подотряд Mesotitanina включает крупных богомолopodobных хищников-засадников и характеризуется следующими автапоморфиями: передние ноги превращены в мощные хватательные органы (рис. 11, *a*), у обоих полов имеется характерный элитральный стридуляционный аппарат (рис. 1, *a*; 11, *b*), между коготками лапок развит особо крупный аролий (рис. 11, *в*, *г*). Последний признак с очевидностью указывает на переход предков Mesotitanina к фитофильному образу жизни на листьях и ветвях деревьев и кустарников. В триасе эта группа достигает заметного разнообразия и представлена 3 близкими семействами (Шаров, 1968; Горохов, 2003), а в послетриасовых отложениях достоверные Titanoptera уже неизвестны.

Однако недавнее открытие семейства Mantophasmatidae, выделенного в новый отряд Mantophasmatodea (Klass *et al.*, 2002), заставляет усомниться в том, что все Mesotitanina вымерли. Дело в том, что Mantophasmatidae обнаружены как в эоценовом Балтийском янтаре (Zompro, 2001: *Raptophasma*), так и в современной фауне тропической Африки (Zompro, 2001; Klass *et al.*, 2002; Zompro *et al.*, 2002: *Mantophasma*, *Predatophasma*), и представляют собой сравнительно мелких, бескрылых и хищных насекомых, обладающих хватательными передними конечностями. Они явно относятся к Polyneoptera и, по-видимому, наиболее близкородственны прямокрылым и палочникам, но имеют



**Рис. 11.** Ископаемые Titanoptera (a-с) и современные Mantophasmatidae (д).

По: Шаров, 1968 (a-в), Klass *et al.*, 2002 (д) и ориг.  
 a-с – средний или верхний триас, Киргизия: a – реконструкция *Gigatitan vulgaris* Shar., б – надкрылье *Mesotitanodes tillyardi* Shar., в-с – *Gigatitan* sp., лапка (в) и ее вершина (с); д – *Mantophasma zephyra* Zompro, Klass, Krist. et Adis, Африка, вершина лапки.

некоторые более примитивные признаки, например, нормальный 8-й стернит брюшка у самки. Mantophasmatidae вполне могут оказаться измельчавшими потомками триасовых Mesotitanina, поскольку имеют с ними, как минимум, одну возможную синапоморфию – необычно крупный аролий между коготками лапок (рис. 11, д). Эти новые данные придают больший вес сделанному мной ранее осторожному предположению о возможной принадлежности *Raptophasma* к Titanoptera (Gorochov, 2001d). Если такое предположение верно, подотряд Mesotitanina может быть подразделен на 4 семейства, сгруппированные в 2 надсемейства: триасовых Mesotitanoidea и кайнозойских Mantophasmatoidea.

#### Подотряд **Gerarina**

[Handlirsch, 1906: Geraridae; Gorochov, 2001a: Gerarina]

В качестве условных отличий подотряда Gerarina от подотряда Mesotitanina можно предложить более примитивное строение ног (без развития мощных “хватательных” шипов и аролия) и надкрылий (без элитрального стридуляционного аппарата). Однако этот диагноз будет неизбежно пересмотрен в случае включения в состав отряда Titanoptera каких-либо промежуточных групп. В настоящее время к Gerarina может быть с уверенностью отнесено только семейство Geraridae Handlirsch, 1906. Оно было относительно недавно подробно ревизовано (Burnham, 1983), причем предложенный для него диагноз вряд ли может быть серьезно откорректирован без изучения более представительного материала.

В вышеупомянутой ревизии в состав Geraridae было включено 6 родов, из которых только *Gerarus* Scudder, 1885 и *Nacekomia* Richardson, 1956 имеют надкрылья с ясным ветвлением  $CuP$ , а отпечатки остальных либо неполные, либо нуждаются в переизучении. Надкрылье *Nacekomia* (с единственным видом из среднего карбона США) выглядит наиболее примитивным в связи с отсутствием  $CuA_2$ , то есть, возможно, и отсутствием смещения передней ветви  $MP+CuA$  проксимальнее их анастомоза. Четыре родовых названия в этой ревизии синонимизированы с *Gerarus*. Одно из них (*Rossites* Richardson, 1956) основано на недостаточном отпечатке, а остальные целесообразно рассматривать как синонимы двух разных родов: *Gerarus* s. str. (= *Genopteryx* Scudder, 1885) с 3 возможными видами из среднего карбона США и *Sthenaropoda* Brongniart, 1885, gen. dist.

(= *Archaeacridites* Meunier, 1909) с 2 возможными видами из верхнего карбона Франции.

У *Sthenaropoda* дистальная часть субкостального поля надкрылий не сужена – дистальный участок ствола *RA* почти прямой, с длинными, пологими и тоже почти прямыми ветвями, которые совсем не уподобляются поперечным жилочкам (рис. 8, а, з). У *Gerarus*, напротив, дистальная часть субкостального поля надкрылий ясно сужена – дистальный участок ствола *RA* изогнут более или менее параллельно краю крыла, с короткими ветвями, расположенными не полого по отношению к стволу этой жилки и мало отличающимися от поперечных жилочек между *Sc* и *RA* (рис. 8, в). По этим признакам *Gerarus* близок к *Nacekomiia*, а также к роду *Osnogerarus* Kukalova-Peck et Brauckmann, 1992, описанному в семействе Geraridae позднее. Позднекарбоновые *Osnogerarus* с единственным видом из Германии и *Cantabrala* Kukalova-Peck et Brauckmann, 1992, известный по отпечатку заднего крыла из Испании, могут действительно относиться к Geraridae в связи со сходством жилкования. Другие же таксоны, включенные в Geraridae или сближенные с ними Кукаловой-Пек и Брокманном (Kukalova-Peck, Brauckmann, 1992), либо не имеют к этому семейству (и вообще к Titanoptera) прямого отношения, либо для решения вопроса об их систематическом положении требуется дополнительная информация. Род *Omalia*, например, скорее всего не принадлежит к отряду Titanoptera в связи с отсутствием выраженной ветвистости *CuP* надкрылий у его типового вида.

К семейству Geraridae, возможно, относится также карбоновый отпечаток, описанный недавно в роде *Omalia* (Brauckmann *et al.*, 2001), но, очевидно, не имеющий к этому роду никакого отношения. Для него здесь предлагается новый род. Не исключено, что в подотряд Geagina может быть включена еще одна загадочная форма из перми, описание которой также приводится.

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

Название рода производное от *brachos* (греч.) – короткий, и родового названия *Gerarus*.

Типовой вид *Omalia anae* Brauckmann, Arillo et Ortuno, 2001; Испания, верхний карбон.

Диагноз (по Brauckmann *et al.*, 2001: Fig. 1). Крыло (неясно, переднее или заднее) небольшое, не более 40 мм длиной. Ствол *Sc* значительно не достигает вершины крыла. *RA* почти как у *Sthenaropoda*,

с длинными и пологими ветвями, однако явно менее многочисленными, чем на передних крыльях у представителей этого рода. *RS* проксимальнее ее анастомоза с *MA* хорошо развита, что не характерно для задних крыльев Geraridae. Ветви *CuP* хорошо выражены, что также не характерно для задних крыльев Geraridae; кроме того, они существенно короче, чем на передних крыльях последних.

Род монотипический.

Примечание. Ясная ветвистость *CuP* позволяет уверенно отнести это крыло к Titanoptera, а небольшие размеры и отсутствие стридуляционного аппарата (если это крыло является передним) не дают оснований для включения в подотряд Mesotitanina. Таким образом, оно вполне может принадлежать какому-то представителю подотряда Geragina. Его принадлежность к семейству Geraridae возможна, но не вполне очевидна.

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

Название рода производное от названий пермского периода и родового *Mesotitan*.

Типовой вид *P. vladimiri* Gorochov, sp. nov.

Диагноз. Надкрылье (рис. 8, *d*) очень крупное, не менее 120-130 мм длиной. Ствол *Sc* значительно не достигает вершины надкрылья; его средняя и дистальная трети параллельны костальному краю крыла. Ветви *Sc* многочисленные, короткие, косые, большей частью одиночные и более или менее параллельные друг другу; поперечное жилкование между ними хорошо развито, почти правильное. Поле *Sc-R* в области основания *RS* расширено, приближается по ширине к костальному полю, но постепенно сужается дистально. *RA* с многочисленными довольно длинными, пологими и почти параллельными ветвями. Интеррадиальное поле короткое и широкое. *RS* с немногочисленными и почти параллельными ветвями. *MA* с 2 очень длинными ветвями, расходящимися проксимальнее основания *RS*, и, возможно, с немногочисленными более короткими ветвями. Вершины ветвей *CuA* сближенные друг с другом. Элитральный стридуляционный аппарат, видимо, не развит.

Монотипический род.

Примечание. Включение описываемой формы в Titanoptera проблематично, а в Geragina – условно. Не исключено, что она принадлежит к Orthoptera, но ее размеры значительно крупнее, чем у всех известных палеозойских прямокрылых, и приближаются к таковым



триасовых титанопртер. Кроме того, костальное поле надкрылья на всем сохранившемся участке снабжено почти правильным поперечным жилкованием между ветвями *Sc* и почти не сужается проксимальнее своей вершинной части. Это не свойственно представителям семейства *Oedischiiidae* (рис. 1, б), включающего всех крупнейших палеозойских прямокрылых, но характерно для примитивных триасовых титанопртер (рис. 1, а).

### ***Permotitan vladimiri* Gorochov, sp. nov.**

Вид назван в память о выдающемся палеоэнтомологе Владимире Васильевиче Жерихине.

Материал. Голотип – ПИН, № 1631/254-5, прямой и обратный отпечатки согнутой вдвое дистальной части надкрылья; Воркутинский угольный бассейн, Усинское месторождение, скважина УК-252 (глубина 293.7 м); верхи нижней или низы верхней перми, лекворкутская свита, рудницкая подсвита (кунгурский – уфимский ярус); сборщик В.В. Погоревич, 1946 г.

Описание (рис. 8, д). Надкрылье с 8 (или около того) ветвями *RA*, с 4 (или около того) ветвями *RS*, с 8 (или около того) ветвями *MP+CuA<sub>1</sub>*. Поперечное жилкование густое, местами мелкоячеистое. Окраска сохранившейся части надкрылья слабо затемненная, однотонная, со слегка более темными жилками.

Размеры. Длина отпечатка – 89 мм, предполагаемая длина надкрылья – 140 мм.

### **Послесловие**

Автор благодарен коллективу Лаборатории членистоногих ПИН РАН за бескорыстную помощь при работе с коллекциями и базами данных Института. Особая признательность выражается сотруднику этой лаборатории проф. А.П. Расницыну за постоянное внимание и многочисленные ценные замечания, а также сотруднику Национального Музея естественной истории в Париже д-ру А. Нелю (Dr. A. Nel) за предоставленную возможность изучить коллекцию карбоновых насекомых своего учреждения.

Данная публикация представляет собой дополненный вариант доклада, подготовленного к Первой Международной Палеоэнтомо-

логической Конференции в Москве (тезисы доклада см. Горохов, 1998б). Работа поддержана грантами Российского фонда фундаментальных исследований № 00-04-48833 и № 04-04-48189, грантом Европейского Научного Фонда (ESF Network on fossil insects) для кратких визитов (1998 г.) и Программой Президиума РАН “Происхождение и эволюция биосферы” (2004 г.).

## Литература

- Бродский А.К. 1988.** *Механика полета насекомых и эволюция их крылового аппарата.* Л., изд-во ЛГУ. 207 с.
- Вилесов А.П., Новокшенов В.Г. 1993.** Пермские гриллоблаттиды (Insecta: Grylloblattida) семейства Tillyardembiidae // *Палеонтол. журн.*, **1993** (3): 56-65.
- Вишнякова В.Н. 1971.** Строение придатков брюшка мезозойских тараканов (Insecta: Blattodea) // *Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР*, **130**: 174-186.
- Горохов А.В. 1987.** Пермские прямокрылые инфраотряда Oedischiiidea (Orthoptera, Ensifera) // *Палеонтол. журн.*, **1987** (1): 62-75.
- Горохов А.В. 1992.** Новые ископаемые прямокрылые (Orthoptera) и палочник (Phasmoptera) из мезозоя и палеозоя Монголии // *Тр. совм. Росс.-Монг. палеонтол. экспед.*, **41**: 117-121.
- Горохов А.В. 1994.** О пермских и триасовых палочниках (Phasmoptera) из Евразии // *Палеонтол. журн.*, **1994** (4): 64-75.
- Горохов А.В. 1995а.** О системе и эволюции отряда прямокрылых (Orthoptera) // *Зоол. журн.*, **74** (10): 39-45.
- Горохов А.В. 1995б.** Система и эволюция прямокрылых подотряда Ensifera (Orthoptera). Части 1 и 2 // *Тр. Зоол. ин-та РАН*, **260**: 1-224 + 1-212.
- Горохов А.В. 1998а.** О ранней эволюции ортоптероидных насекомых (Polyneoptera) // *Проблемы энтомологии в России*, **1**. СПб., изд. ЗИН РАН: 94.
- Горохов А.В. 1998б.** О систематическом положении отряда Titanoptera // Abstracts. *First Paleontological Conference.* Moscow, изд-во ПИН РАН: 8.
- Горохов А.В. 2003.** Новые и малоизвестные Mesotitanidae и Paratitanidae (Titanoptera) из триаса Киргизии // *Палеонтол. журн.*, **2003** (4): 62-69.
- Историческое развитие класса насекомых. 1980.** [ред. Б.Б. Родендорф, А.П. Расницын] // *Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР*, **178**: 1-256.

- Расницын А.П. 1969.** Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых // *Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР*, **123**: 1-196.
- Расницын А.П. 1976а.** О ранней эволюции насекомых и происхождении Pterygota // *Журн. общ. биол.*, **37** (4): 543-555.
- Расницын А.П. 1976б.** Гриллоблаттиды – современные представители отряда протоблаттод (Insecta, Protoblattodea) // *Докл. АН СССР*, **228** (2): 502-504.
- Расницын А.П., Красилов В.А. 2000.** Первое подтверждение филлофагии домеловых насекомых: листовые ткани в кишечнике верхнеюрских насекомых из Южного Казахстана // *Палеонтол. журн.*, **2000** (3): 73-81.
- Стороженко С.Ю. 1998.** *Систематика, филогения и эволюция гриллоблаттидовых насекомых (Insecta: Grylloblattida)*. Владивосток, Дальнаука. 207 с.
- Шаров А.Г. 1957.** Типы метаморфоза насекомых и их взаимоотношения (по сравнительно-онтогенетическим и палеонтологическим данным) // *Энтомолог. обзор.*, **36** (3): 569-576.
- Шаров А.Г. 1961.** Отряд Paraplecoptera // Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна // *Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР*, **85**: 164-224.
- Шаров А.Г. 1962.** Отряд Paraplecoptera // *Основы палеонтологии. Членистоногие. Трахейные и хелицеровые*. М., изд-во АН СССР: 119-134.
- Шаров А.Г. 1968.** Филогения ортоптероидных насекомых // *Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР*, **118**: 1-217.
- Шаров А.Г. 1973.** Морфологические особенности и образ жизни палеодиктиоптер // *Докл. на 24-м Ежегодн. чтении памяти Н.А. Холодковского*. Л., Наука: 49-63.
- Bechly C., Brauckmann C., Zessin W., Groning E. 2001.** New results concerning the morphology of the most ancient dragonflies (Insecta: Odonatoptera) from the Namurian of Hagen-Vorhalle (Germany) // *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, **39**: 209-226.
- Bethoux O., Nel A. 2001.** Venational pattern of Orthoptera // *J. Orthopt. Res.*, **10** (2): 195-198.
- Bethoux O., Nel A. 2002.** Venational pattern and revision of Orthoptera sensu nov. and sister groups. Phylogeny of Palaeozoic and Mesozoic Orthoptera sensu nov. // *Zootaxa*, **96**: 1-88.
- Boudreaux H.B. 1979.** *Arthropod phylogeny with special reference to Insects*. New York, John Wiley & Sons. 320 pp.

- Brauckmann C. 1991.** Morphologie und Variabilität von *Homoioptera vorhallensis* (Insecta: Palaeodictyoptera; Ober-Karbon) // *Geologica et Palaeontologica*, **25**: 193-213.
- Brauckmann C., Arillo A., Ortuno V.M. 2001.** A new Geraridae (Insecta, hemipteroid stem assemblage) from the Upper Carboniferous of La Magdalena (Leon, Northern Spain) // *Boll. Geol. Mineral.*, **112** (2): 57-62.
- Brongniart Ch. 1878.** Sur la decouverte d'un Orthoptere coureur de la famille des Phasmiens, dans les terrains supra-houillers de Commeny (Allier) (*Protophasma Dumasii*) // *Ann. Soc. Entomol. Belg.*, **21**: 2-5.
- Burnham L. 1983.** Studies on Upper Carboniferous insects: 1. The Geraridae (order Protorthoptera) // *Psyche*, **90** (1-2): 1-57.
- Carpenter F.M. 1935.** The Lower Permian insects of Kansas. Pt. 7. The order Protoperlaria // *Proc. Amer. Acad. Arts & Sci.*, **70** (4): 103-146.
- Carpenter F.M. 1992.** Superclass Hexapoda // R.C. Moore et al. (Eds). *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. 4: Arthropoda*, Vol. 3-4. Boulder (Colorado) & Lawrence (Kansas), Geol. Soc. Amer. & Univ. of Kansas. 655 pp.
- Carpenter F.M., Kukalova Ja. 1964.** The structure of the Protelytroptera, with description of a new genus from Permian strata of Moravia // *Psyche*, **71** (4): 183-197.
- Flook P.K., Rowell C.H.F. 1997.** The phylogeny of the Caelifera (Insecta, Orthoptera) as deduced from mtrRNA gene sequences // *Molecular Phylogenetics & Evolution*, **8** (1): 89-103.
- Flook P.K., Rowell C.H.F. 1998.** Inferences about orthropoid phylogeny and molecular evolution from small subunit nuclear ribosomal DNA sequences // *Insect Molecular Biology*, **7** (2): 163-178.
- Flook P.K., Klee S., Rowell C.H.F. 1999.** Combined molecular phylogenetic analysis of the Orthoptera (Arthropoda, Insecta) and implications for their higher systematics // *Systematic Biology*, **48** (2): 233-253.
- Gorochov A.V. 2001a.** On the higher classification of the Polyneoptera (short course) // *Acta geol. leopold.*, **24** (52/53): 11-56.
- Gorochov A.V. 2001b.** On some theoretical aspects of taxonomy (remarks by the practical taxonomist) // *Acta geol. leopold.*, **24** (52/53): 57-71.
- Gorochov A.V. 2001c.** New taxa of Anostostomatidae and Prophalangopsidae (Orthoptera) // *Zoosyst. ross.*, **9** [2000] (2): 299-315.
- Gorochov A.V. 2001d.** The most interesting finds of orthopteroid insects at the end of the 20<sup>th</sup> century and a new recent genus and species // *J. Orthopt. Res.*, **10** (2): 353-367.

- Handlirsch A. 1906-1908.** Fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig, Wilhelm Engelmann. 1430 S.
- History of Insects. 2002.** [ed. A.P. Rasnitsyn, D.L.J. Quicke]. Dordrecht/Boston/London, Kluwer Academic Publishers. 517 pp.
- Klass K.-D., Zompro O., Kristensen N.P., Adis J. 2002.** Mantophasmatodea: a new insect order with extant members in the Afrotropics // *Science*, **296**: 1456-1459.
- Kristensen N.P. 1975.** Phylogeny of hexapod 'orders'. A critical review of recent accounts // *Zeitschr. zool. Syst. Evolutionforsch.*, **13**: 1-44.
- Kukalova-Peck Ja. 1983.** Origin of insect wing and wing articulation from the arthropodan leg // *Canad. J. Zool.*, **61**: 1618-1669.
- Kukalova-Peck Ja., Brauckmann C. 1990.** Wing folding in Pterygote insects, and the oldest Diaphanopteroidea from the early Late Carboniferous of West Germany // *Canad. J. Zool.*, **68**: 1104-1111.
- Kukalova-Peck Ja., Brauckmann C. 1992.** Most Paleozoic Protorthoptera are ancestral hemipteroids: major wing braces as clues to a new phylogeny of Neoptera (Insecta) // *Canad. J. Zool.*, **70**: 2452-2473.
- McKeown K.G. 1937.** New fossil insect wings (Protohemiptera, family Mesotitanidae) // *Rec. Austral. Mus.*, **20**: 31-37.
- Rasnitsyn A.P. 1997.** Problem of the basal dichotomy of the winged insects // R.A. Fortey, R.H. Thomas (Eds). *Arthropod Relationships. Systematics Association Special Volume. Ser. 55.* London, Chapman & Hall: 237-248.
- Rasnitsyn A.P., Novokshonov V.G. 1997.** On the morphology of *Uralia maculata* (Insecta: Diaphanoptera) from the Early Permian (Kungurian) of Ural (Russia) // *Ent. scand.*, **28**: 27-38.
- Riek E.F. 1954.** Further Triassic insects from Brookvale, N. S. W. (orders Orthoptera Saltatoria, Protorthoptera, Perlaria) // *Rec. Austral. Mus.*, **23** (4): 161-168.
- Ross E.S. 1987.** Studies in the insect order Embiidina: a revision of the family Clothodidae // *Proc. Calif. Acad. Sci.*, **45** (2): 9-34.
- Sharov A.G. 1960.** On the system of the orthopterous insects // *Verhandl. XI Intern. Kongr. Entomol. Wien*, **1**: 295-296.
- Shcherbakov D.E. 1994.** A new genus of the Paleozoic order Hypoperlida // *Russ. Entomol. J.*, **3** (3-4): 33-36.
- Snodgrass R.E. 1930.** How insects fly // *Smithsonian Report for 1929*, Publ. 3050: 383-421.
- Tilgner E. 2001.** The fossil record of Phasmida (Insecta: Neoptera) // *Insect. Syst. Evol.*, **31**: 473-480.

- Tillyard R.J. 1916.** Mesozoic and Tertiary Insecta of Queensland and New South Wales // *Queensl. geol. Surv. Publ.*, **253**: 11-47.
- Tillyard R.J. 1925.** A new fossil insect wing from Triassic beds near Deewhy, N. S. W. // *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales*, **50** (4): 374-377.
- Wheeler W.C., Whiting M., Wheeler Q.D., Carpenter J. M. 2001.** The phylogeny of the extant hexapod orders // *Cladistics*, **17**: 113-169.
- Whiting M.F., Carpenter J.C., Wheeler Q.D., Wheeler W.C. 1997.** The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology // *Systematic Biology*, **46** (1): 1-68.
- Whiting M.F. 2002.** Phylogeny of the holometabolous insects orders: molecular evidence // *Zoologica Scripta*, **31** (1): 3-15.
- Wootton R.J. 1972.** The evolution of insects in fresh water ecosystems // R.B. Clark, R.J. Wootton (Eds). *Essays in Hydrobiology*. Exeter, Exeter Univ.: 69-82.
- Zeuner F.E. 1939.** *Fossil Orthoptera Ensifera*. London, Jarrold & Sons. 321 pp.
- Zompro O. 2001.** The Phasmatodea and *Raptophasma* n. gen., Orthoptera incertae sedis, in Baltic amber (Insecta: Orthoptera) // *Mitt. geol.-palaeontol. Inst. Univ. Hamburg*, **85**: 229-261.
- Zompro O., Adis J., Weitschat W. 2002.** A review of the order Mantophasmatodea (Insecta) // *Zool. Anz.*, **241**: 269-279.

## Summary

This paper is an attempt of clarification of the systematic position, volume, and scenario of appearance of the fossil order Titanoptera. For this clarification, the hypotheses about early differentiation of Pterygota and about synapomorphies and hypothetical ancestor of Polyneoptera, the possible scenarios of origin of polyneopteran superorders, and the elements of phylogeny of Polyneoptera are shortly considered. The ideas of earliest separation of the latter from all other known Pterygota, of paraphyly of Polyneoptera, and of appearance of completely goffered wings in a general ancestor of Pterygota are not supported. The provisional opinions on division of Polyneoptera into superorders and on composition of these taxa are proposed. The including of Titanoptera in the base of superorder Orthopteroidea, the possibility of origin of the orders Orthoptera and Phasmatoptera from Titanoptera, the including of Carboniferous Geraridae and related forms in Titanoptera (as the separate suborder Gerarina) are substantiated. The hypothesis about possible belonging of Cenozoic Mantophasmatidae to Titanoptera is shortly discussed. The possible autapomorphies of Orthopteroidea, the synapomorphies of its orders, the reconstruction of mode of life of Geraridae, and the suborder Gerarina composition are discussed. The genus *Sthenaropoda* is resurrected from synonyms of the genus *Gerarus*; 2 new genera and a new species of possible Gerarina from Carboniferous and Permian are described.

**Андрей Васильевич Горохов**

**Примитивные Titanoptera  
и ранняя эволюция Polyneoptera**

Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 57(1).  
Доклад на пятьдесят седьмых ежегодных чтениях  
2 апреля 2004 г.

Утверждено к печати  
Президиумом  
Русского энтомологического общества  
2.04.2004

Изготовитель оригинал-макета *В.А. Кривохатский*

---

Подписано к печати 29.11.04  
Гарнитура Times.  
Формат 60x84 1/16. Печ. л.4.0. Тираж 300 экз.

---

Зоологический институт РАН, 199034, СПб., Университетская наб., 1



