

УДК 565.72[575.8+591.174+551.735].761](470)

## ПЕРВЫЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЬ ПОДОТРЯДА MESOTITANINA ИЗ ПАЛЕОЗОЯ И ЗАМЕЧАНИЯ ПО СИСТЕМЕ И ЭВОЛЮЦИИ ОТРЯДА TITANOPTERA (INSECTA: POLYNEOPTERA)

© 2007 г. А. В. Горохов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

e-mail: orthopt@rin.ru

Поступила в редакцию 07.02.2007 г.

Принята к печати 30.03.2007 г.

Описаны новые подсемейство, род и вид (*Deinotitaninae* subfam. nov., *Deinotitan orenburgicus* gen. et sp. nov.) семейства *Mesotitanidae* (*Titanoptera*) из северодвинского яруса верхней перми Оренбургской области. Это семейство и подотряд *Mesotitanina*, к которому оно относится, впервые указаны для палеозоя. На основании этой находки и неопубликованных данных высказано предположение о том, что мезозойский этап эволюции надотряда *Orthopteroidea*, возможно, начался уже в поздней перми. Рассмотрены вопросы классификации и ранней эволюции отряда *Titanoptera*. Предложено новое замещающее название *Minititan* nom. nov. вместо *Microtitan* Gorochov, 2003.

В последние годы интерес к небольшому вымершему отряду *Titanoptera* заметно возрос. Это связано с появлением публикаций, посвященных систематике и морфологии карбонового семейства *Geraridae* (Burnham, 1983; Kukalová-Peck, Brauckmann, 1992), в которых подразумевалась или предполагалась принадлежность этого семейства не к *Polyneoptera*, а к какому-то иному инфраклассу подотряда *Pterygota*. Кроме того, были высказаны предположения о возможном происхождении отрядов *Orthoptera* и *Phasmatoptera* от каких-то примитивных карбоновых *Titanoptera*, известных к тому времени лишь по триасовым представителям (Горохов, 1994), и о целесообразности включения карбоновых *Geraridae* в этот отряд в составе особого подотряда *Gerarina* (Gorochov, 2001a). В последней статье опровергались некоторые данные Барнхэм, Кукаловой-Пек и Браукмана и поддерживалось мнение А.Г. Шарова (1968) о возможной близости *Geraridae* (= *Sthenaropodidae*) к предкам отряда *Orthoptera*.

Близость *Geraridae* к предкам *Orthoptera* или хотя бы принадлежность их к *Polyneoptera* были поддержаны и некоторыми другими авторами (Bethoux, Nel, 2002; Rasnitsyn, 2002). Появились также описания новых и переописания некоторых старых таксонов карбоновых *Geraridae* и триасовых *Mesotitanina* (Brauckmann et al., 2001; Bethoux, Nel, 2003; Горохов, 2003, 2004). Последняя из этих работ является обобщающей, в ней предложены сценарии возникновения и ранней морфо-экологической эволюции *Titanoptera*, описание единственного проблематичного пермского представителя этого отряда (с неясным подотрядным положением) и высказаны предложения по

высшей классификации отряда. Кроме того, здесь же представлены дополнительные аргументы в поддержку выдвинутому ранее (Gorochov, 2001b) осторожному предположению о возможной принадлежности недавно описанного современного “отряда” *Mantophasmatodea* к *Titanoptera*.

Другая дискуссия, имеющая отношение к этому отряду, возникла в связи с разными взглядами на роль полета в эволюции *Geraridae*. Гипотеза, объясняющая характерное для *Geraridae* строение крыльев усовершенствованием их полета (Gorochov, 2001a), встретила возражение со стороны некоторых коллег (Bethoux, Nel, 2003), считающих, что полет *Geraridae* был еще несовершенным, и что они были пассивными (или почти пассивными) летунами по терминологии А.К. Бродского (1988). С одной стороны, это возражение больше похоже на недоразумение – ведь А.В. Горохов не называл полет *Geraridae* высоко совершенным, а только предполагал, что полет их гипотетических тараканоподобных предков был хуже, так как передние крылья этих предков были превращены в защитные надкрылья (хотя они, вероятно, были все же менее элитризованы, чем у большинства тараканов) и почти не участвовали в полете, а их задние крылья были менее костализованы и имели расширенную анальную лопасть примерно такой же величины, как у *Geraridae*. С другой стороны, причислять *Geraridae* к пассивным летунам – явная ошибка, поскольку Бродский называл пассивным такой полет, при котором не происходит работы крыльев по созданию подъемной силы: планирование, парение, парашютирование. Первые два типа являются элементами полета у некоторых лучших летунов среди современных насе-

комых: крупных стрекоз и ряда дневных бабочек. Парение с частичным парашютированием, вероятно, свойственно лишь очень мелким перистокрылым формам, а парашютирование с элементами планирования могло быть характерно для еще неизвестных первых Pterygota. Geraridae же, судя по строению крыльев, явно были активными летунами, хотя, очевидно, не столь сильными как современные им Meganisoptera, Palaeodictyoptera и др.

Высказанное в той же статье Горохова предположение об усовершенствовании полета Geraridae в связи с переходом их предков к фитофилии было пересмотрено, и сейчас более обоснованной кажется гипотеза о сохранении ими геофилии с развитием адаптаций к более или менее открытому обитанию на поверхности почвы (Горохов, 2004). С переходом к фитофилии связывается ныне лишь возникновение подотряда Mesotitanina, бывшего до настоящего времени известным только из триасовых отложений.

Описываемый ниже представитель отряда Titanoptera из северодвинского яруса верхней перми принадлежит или близок к одному из триасовых семейств Mesotitanina и является наиболее достоверным свидетельством существования этого отряда в палеозое, поскольку включение Geraridae в Titanoptera обосновано еще недостаточно надежно. Кроме того, эта находка является первым ясным указанием на то, что мезозойская фаза эволюции надотряда Orthopteroidea начинается, возможно, не с раннего триаса (Горохов, 1995; Gorochov, Rasnitsyn, 2002), а с поздней перми. Последнее предположение поддерживается также находками в уржумских (верхи средней перми) отложениях Удмуртии прямокрылых подсемейства Meselcaninae (Orthoptera, Permelmelcanidae) (неопубликованные данные); это подсемейство до настоящего времени было известно лишь из триаса.

Данная работа написана на основании изучения материала из коллекции Палеонтологического института РАН (ПИН), где хранится тип описываемого здесь вида. Исследование поддержано Программой президиума РАН "Происхождение и эволюция биосферы" и грантом Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-48189). Автор также благодарит коллектив Лаборатории артропод ПИН за содействие в работе и Д.Е. Щербакова за фотографию описываемого ниже отпечатка.

#### ПРЕДЛАГАЕМАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ОТРЯДА TITANOPTERA

##### ПОДОТРЯД GERARINA HANDLIRSCH, 1906

Семейство Geraridae Handlirsch, 1906 включает Gerarus Scudder, 1885 (=Genopteryx Scudder, 1885) и Nacekomyia Richardson, 1956 из среднего карбона; Sthenaropoda Brongniart, 1885 (=Archaeacridites Me-

unier, 1909), Osnogerarus Kukalová-Peck et Brauckmann, 1992, Cantabrala Kukalová-Peck et Brauckmann, 1992 и Brachygerarus Gorochov, 2004 из верхнего карбона; а также, возможно, недостаточно сохранившиеся Rossites Richardson, 1956 из среднего карбона и Permotitan Gorochov, 2004 из середины перми.

##### ПОДОТРЯД MESOTITANINA TILLYARD, 1925

Семейство Mesotitanidae Tillyard, 1925 включает Deinotitaninae subfam. nov. [Deinotitan gen. nov. из верхней перми]; Mesotitaninae Tillyard, 1925 (=Clatotitanidae Riek, 1954) [Mesotitan Tillyard, 1916 (=Clatotitan McKeown, 1937) из среднего триаса; Mesotitanodes Sharov, 1968 и Ultratitan Sharov, 1968 из среднего или верхнего триаса]; Prototitaninae Gorochov, 2003 [Prototitan Sharov, 1968 из верхнего или среднего триаса].

Семейство Paratitanidae Sharov, 1968 включает Paratitan Sharov, 1968 и Minititan Gorochov, nom. nov. (=Microtitan Gorochov, 2003; nec Microtitan Granger et Gregory, 1943 – Mammalia: Brontotheriidae) из среднего или верхнего триаса.

Семейство Gigatitanidae Sharov, 1968 включает Gigatitan Sharov, 1968, Ootitan Sharov, 1968 и Nanotitan Sharov, 1968 из среднего или верхнего триаса.

##### ?ПОДОТРЯД MANTOPHASMATINA KLASS, ZOMPRO, KRISTENSEN ET ADIS, 2002

Семейство Mantophasmatidae Klass, Zompro, Kristensen et Adis, 2002 включает несколько подсемейств и/или триб, описанных как семейства и представленных небольшим числом бескрылых родов в эоценовом балтийском янтаре и в современной фауне Африки (Zompro, 2001; Zompro et al., 2002; Klass et al., 2002, 2003).

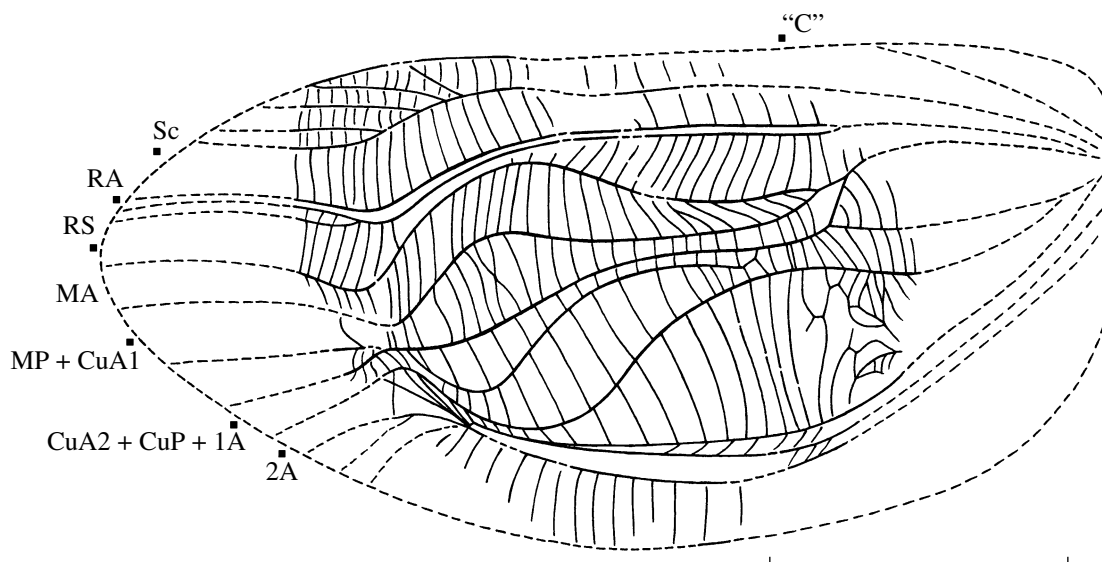
##### СЕМЕЙСТВО MESOTITANIDAE TILLYARD, 1925

###### ПОДСЕМЕЙСТВО DEINOTITANINAE GOROCHOV, SUBFAM. NOV.

**Диагноз.** Надкрылья с непараллелизованным продольным жилкованием и хорошо развитым стридуляционным аппаратом; поле Sc-RA и все поля между RS и CuP заметно расширены в проксимальной либо дистальной половине крыла (причем наиболее сильно расширено поле CuA2-CuP); Sc, RA, RS, CuA2, ветви MA и MP + CuA1 сильно S-образно изогнуты; проксимальный участок CuA1, вероятно, довольно длинный; CuP, 1A и ствол 2A дугообразные и почти сливающиеся или соприкасающиеся в дистальной части (рис. 1).

**Состав.** Род Deinotitan gen. nov.

**Сравнение.** От Mesotitaninae новое подсемейство отличается большим числом расширенных полей в стридуляционном аппарате, заметным S-образным изгибом главных ветвей всех



**Рис. 1.** *Deinotitan orenburgensis* sp. nov., голотип ПИН, № 3700/167, левое надкрылье; местонахождение Ново-Александровка; верхняя пермь. Длина масштабной линейки соответствует 10 мм.

продольных жилок между субкостальным и интеркубитальным полями надкрылий, характерным строением CuP, 1A и 2A надкрылий, а также, вероятно, большей длиной проксимального участка CuA1 в надкрыльях. От Prototitaninae оно отличается непараллелизованным жилкованием надкрылий с хорошо развитым стридуляционным аппаратом, снабженным значительно сильнее расширенными звукоизлучающими полями, и другими вышеперечисленными признаками, отличающими Deinotitaninae от Mesotitaninae.

**З а м е ч а н и я.** Два древнейших представителя подотряда (верхнепермский *Deinotitan* и средне-триасовый *Mesotitan*) имеют по крайней мере один общий признак, отличающий их от всех, вероятно, более поздних форм. В их надкрыльях проксимальный участок CuA1 заметно длиннее, чем проксимальный участок MP, тогда как у Prototitaninae, Paratitanidae, Gigatitanidae и остальных Mesotitaninae эти участки либо равны по длине, либо первый из них короче второго. Если наличие длинного проксимального участка CuA1 является симплезиоморфией, то можно предположить, что Mesotitaninae могли быть предковой группой не только для Paratitanidae, но также для Gigatitanidae и Prototitaninae. В этом случае несколько упрощенное жилкование надкрылий последнего подсемейства, заставившее Шарова (1968) и Горохова (2003) считать это жилкование примитивным, может быть объяснено редукцией стридуляционного аппарата. Если же рассмотренный выше признак независимо приобретен *Deinotitan* и *Mesotitan*, то Prototitaninae могут быть действительно примитивной группой, находки ко-

торой следует ожидать, как минимум, в верхней перми.

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

Название рода от *deinos* греч. – ужасный и рода *Mesotitan*.

Типовой вид – *D. orenburgensis* sp. nov.

**Д и а г н о з.** Надкрылье со слегка расширенной дистальной частью костального поля; Sc с отчетливыми ветвями лишь у вершины (более проксимальные ветви, если развиты, то неотличимы от поперечных жилок); субкостальное поле несколько расширено в области ответвления дистальной из ветвей Sc; R раздваивается в проксимальной части надкрылья; RA и RS одиночные в области звукоизлучающих полей стридуляционного аппарата и сильно сближены одна с другой; радиальное поле расширено между проксимальными участками RS и MA1, сильно сужено дистальнее и снова расширено в вершинной части; поле между M (до разветвления на MA и MP) и CuA1 расширенное; интермедиальное поле постепенно расширяется в проксимальной половине и сужается дистальнее; поля, расположенные между MA2 и CuA2, в проксимальной части сравнительно узкие, дистальнее расширенные, а у вершины стридуляционного аппарата снова суженные; поле CuA2–CuP сильно расширено в проксимальной и сильно сужено в дистальной частях стридуляционного аппарата; поля CuP–1A и 1A–2A довольно узкие, а поле между 2A и анальным краем надкрылья расширено и заполнено почти исключительно поперечными жилками (или ветвями 2A, уподобленными поперечным жилкам); CuP сли-



Рис. 2. Отпечаток левого надкрыльа *Deinotitan orenburgensis* sp. nov.

вается с 1A около суженной части кубитального поля, а со стволом 2A – немного дистальнее (место последнего слияния выражено неотчетливо; возможно, здесь имеет место лишь соприкосновение жилок с последующим слиянием части из них с CuA2) (рис. 1).

Видовой состав. Типовой вид.

*Deinotitan orenburgensis* Gorochov, sp. nov.

Название вида от Оренбургской области.

Голотип – ПИН, № 3700/167, прямой отпечаток надкрыльа без основания и вершины; Оренбургская обл., Тюльганский р-он, 6 км севернее с. Троицкое, местонахождение Ново-Александровка; верхняя пермь, северодвинский ярус (северодвинский горизонт верхнетатарского подъяруса в прежней стратиграфической шкале).

Описание (рис. 1, 2). Большинство поперечных жилок расположено почти перпендикулярно продольной оси надкрыльа, но в проксимальной половине стридуляционного аппарата эти жилки в поле RS–MA и между ветвями MA скошены в противоположных направлениях относительно друг друга (особенно сильно они ско-

шены между последними ветвями); в основании расширенной части поля CuA2–CuP поперечное жилкование нерегулярное, образует беспорядочную ячеистую сеть; некоторая беспорядочность в поперечном жилковании наблюдается также в области сужения полей между MA и 2A в дистальной части крыла.

Размеры в мм: длина отпечатка – 21, предполагаемая длина надкрыльа – 32–36.

Материал. Голотип.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бродский А.К.* Механика полета насекомых и эволюция их крылового аппарата. Л.: Изд-во ЛГУ, 1988. 207 с.
- Горохов А.В.* О пермских и триасовых палочниках (Phasmoptera) из Евразии // Палеонтол. журн. 1994. № 4. С. 64–75.
- Горохов А.В.* Система и эволюция прямокрылых подотряда Ensifera (Orthoptera). Части 1 и 2 // Тр. Зоол. ин-та РАН. 1995. Т. 260. С. 1–224 + 1–212.
- Горохов А.В.* Новые и малоизвестные Mesotitanidae и Paratitanidae (Titanoptera) из триаса Киргизии // Палеонтол. журн. 2003. № 4. С. 62–69.

- Gorochov A.V.* Примитивные Titanoptera и ранняя эволюция Polyneoptera // Чтения памяти Н.А. Холодковского. 2004. Вып. 57. № 1. С. 1–54.
- Шаров А.Г.* Филогения ортоптероидных насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1968. Т. 118. С. 1–217.
- Bethoux O., Nel A.* Venational pattern and revision of Orthoptera sensu nov. // Zootaxa. 2002. V. 96. P. 1–88.
- Bethoux O., Nel A.* Wing venation morphology and variability of *Gerarus fischeri* (Brongniart, 1885) sensu Burnham (Panorthoptera; Upper Carboniferous, Commeny, France), with inferences on flight performance // Org. Divers. Evol. 2003. V. 3. P. 173–183.
- Brauckmann C., Arillo A., Ortúño V.M.* A new Geraridae (Insecta, hemipteroid stem assemblage) from the Upper Carboniferous of La Magdalena (Leon, Northern Spain) // Boll. Geol. Minerol. 2001. V. 112. № 2. P. 57–62.
- Burnham L.* Studies on Upper Carboniferous insects: 1. The Geraridae (order Protorthoptera) // Psyche. 1983. V. 90. № 1–2. P. 1–57.
- Gorochov A.V.* On the higher classification of the Polyneoptera (short course) // Acta geol. leopold. 2001a. V. 24. № 52/53. P. 11–56.
- Gorochov A.V.* 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. 2001b. V. 10. № 2. P. 353–367.
- Gorochov A.V., Rasnitsyn A.P.* 2.2.2.3. Superorder Gryllidea Laicharting, 1781 (=Orthopteroidea Handlirsch, 1903) // History of Insects / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. Dordrecht etc.: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 293–303.
- Klass K.-D., Picker M.D., Damgaard J. et al.* The taxonomy, genitalic morphology, and phylogenetic relationships of Southern African Mantophasmatodea // Entomol. Abh. 2003. Bd 61. № 1. S. 3–67.
- Klass K.-D., Zompro O., Kristensen N.P., Adis J.* Mantophasmatodea: a new insect order with extant members in the afrotropics // Science. 2002. V. 296. № 5572. P. 1456–1459.
- Kukalová-Peck J., Brauckman C.* Most Paleozoic Protorthoptera are ancestral hemipteroids: major wing braces as clues to a new phylogeny of Neoptera (Insecta) // Can. J. Zool. 1992. V. 70. P. 2452–2473.
- Rasnitsyn A.P.* 2.2.2.0.1. Order Eoblattida Handlirsch, 1906 (=Cacurgida Handlirsch, 1906, =Protoblattodea Handlirsch, 1906) // History of Insects / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. Dordrecht etc.: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 256–260.
- Zompro O.* The Phasmatodea and Raptophasma n. gen., Orthoptera incertae sedis, in Baltic amber (Insecta: Orthoptera) // Mitt. geol.-palaeontol. Inst. Univ. Hamburg. 2001. Bd 85. S. 229–261.
- Zompro O., Adis J., Weitschat W.* A review of the order Mantophasmatodea (Insecta) // Zool. Anz. 2002. Bd 241. S. 269–279.