

УДК 595.73:551.736

СОСТАВ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ СЕМЕЙСТВА CACURGIDAE (INSECTA; GRYLLOBLATTIDA)

© 2012 г. Д. С. Аристов

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: danil_aristov@mail.ru

Поступила в редакцию 03.03.2011 г.

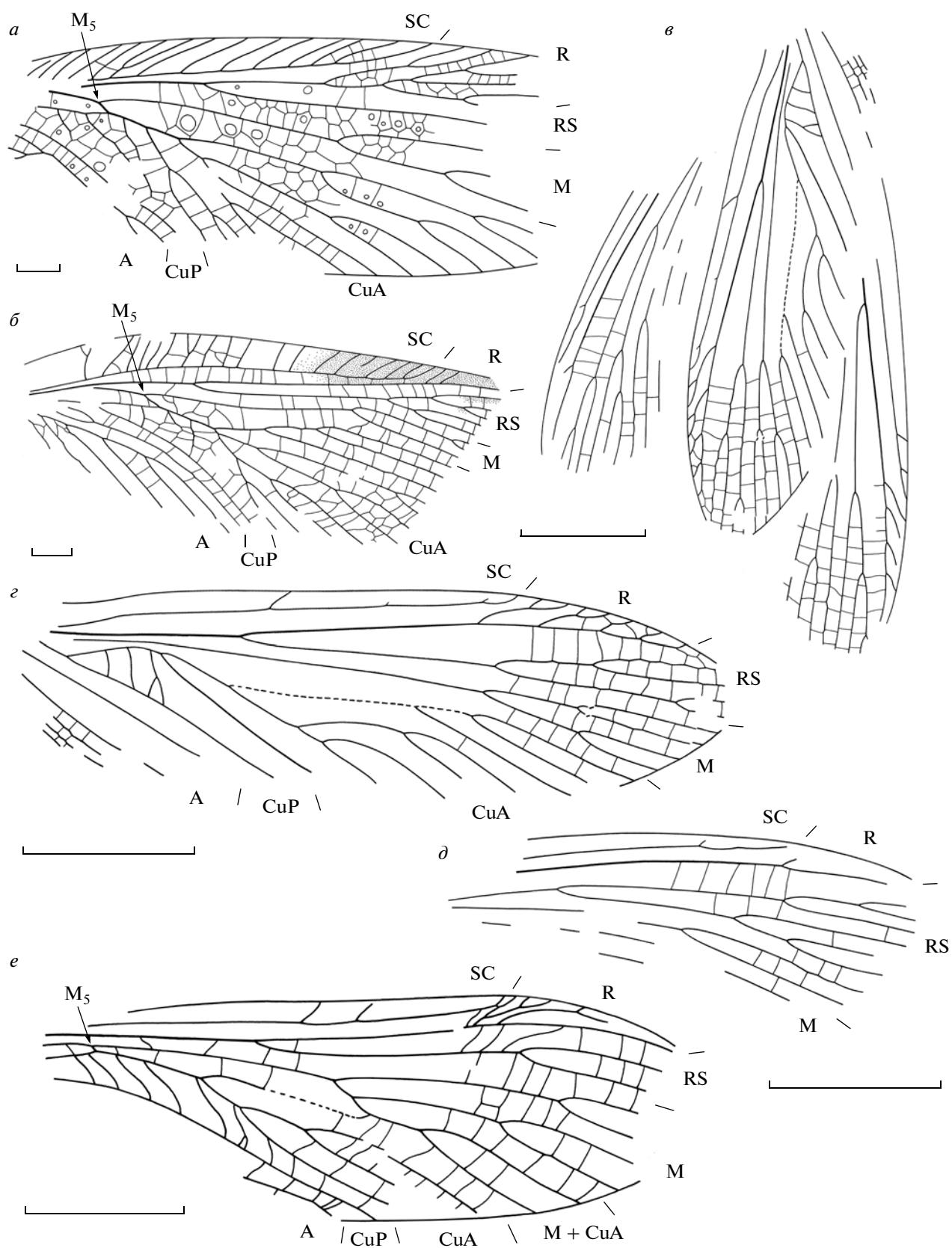
Принята к печати 15.04.2011 г.

Проведена ревизия семейства Cacurgidae. Кроме типового рода *Cacurgus* Handlirsch, 1911 из верхне-го карбона США, в семейство включены *Ideliopsis ovalis* Carpenter, 1948 из нижней перми США, *Kit-shuga tuyzhkova gen. et sp. nov.* из верхней перми России. Также к семейству отнесен неописанный род из верхнего карбона Аргентины (Béthoux, Nel, 2002). Рассмотрены родственные связи семейства, Cacurgidae включены в отряд Grylloblattida.

Семейство Cacurgidae было описано в отряде Protorthoptera (Handlirsch, 1911). Его относили также к отрядам Paraplectoptera (Шаров, 1962), Pterygiida (Расницын, 1980а), Protoptera (Расницын, 1980б), Cacurgodea (Brauckmann, 1991), Archaeorthoptera (Béthoux, Nel, 2002) и Eoblattida (Rasnitsyn, 2002). А. Гандлирш включал в Cacurgidae роды *Cacurgus* Handlirsch, 1911, *Archaeologus* Handlirsch, 1906, *Spilomastax* Handlirsch, 1911 из местонахождения Мэзон Крик (США, Иллинойс; верхний карбон, демойнский ярус), *Palaemastax* Handlirsch, 1904 из местонахождения Фрамери (Бельгия; верхний карбон, вестфальский ярус С), *Archimastax* Handlirsch, 1906 из местонахождения Поттсвиль (США, Арканзас; верхний карбон, морруанский ярус) и *Cacurgellus* Pruvost, 1919 из местонахождения Комментри (Франция, департамент Алье; верхний карбон, стефанский ярус В–С) (Handlirsch, 1922). В этой же работе Гандлирш исключил из какургид роды *Archaeacridites* Menuet, 1909 и *Ogustumastax* Pruvost, 1919 из Комментри, отнесенные туда П. Прувостом (Pruvost, 1919). Позднее к этому семейству были отнесены роды *Omalia* Van Beneden et Coemans, 1867 из местонахождения Сар-Лоншам (Бельгия, бассейн Монс; верхний карбон, вестфальский ярус А) и *Coselia* Bolton, 1922 из местонахождения Косли (Великобритания, Стаффордшир; верхний карбон, вестфальский ярус В–С) (Pruvost, 1930), а также *Nacekomia* Richardson, 1956 и *Anthracoris* Richardson, 1956 из Мэзон Крик (Richardson, 1956). К. Браукманн (Brauckmann, 1991) выделил в составе Cacurgidae несколько групп родов. К “Cacurgus-Guppe” были отнесены роды *Cacurgus*, *Archaeologus*, *Archimastax*, *Axiologus* Handlirsh, 1906 из Мэзон Крик, *Cacurgellus*, *Kochopteron* Brauckmann, 1984 из верхне-карбонового (намюрский ярус В) местонахождения Хаген-Форхалле в Германии, *Limburgina*

Laurentiaux, 1950 из верхнекарбонового (намюрский ярус В) местонахождения Лимбург в Нидерландах, и *Spilomastax*. К “Heterologus-Guppe” были отнесены роды *Heterologus*, *Heterologellus* Schmidt, 1962 из верхнекарбонового (вестфальский ярус С) местонахождения Борунг Бевергерн в Западной Германии, *Heterologopsis* Brauckmann et Koch, 1982 из верхнекарбонового (намюрский ярус В) местонахождения Хаген-Форхалле в Германии, и к “Omalia-Guppe” – роды *Omalia* (= *Palaeomastax*, = *Coselia*) и *Kelleropteron* Brauckmann et Hahn, 1980 из верхнекарбонового (вестфальский ярус D) местонахождения Иббенбюрен в Западной Германии. Ф. Карпентер относил Cacurgidae к Protorthoptera и, кроме *Cacurgus*, включал в него роды *Spilomastax*, *Heterologus* Carpenter, 1944 и *Protodyction* Melander, 1903 из местонахождения Мэзон Крик (Carpenter, 1992). Я. Кукарова-Пек и Браукманн (Kukalova-Peck, Brauckmann, 1992) сближали какургид с семейством Geraridae и включали в Cacurgidae роды *Cacurgus*, *Archimastax*, *Spilomastax*, *Cacurgellus*, *Anthracoris* и *Axiologus*. О. Бету и А. Нель (Béthoux, Nel, 2002) относили к какургидам *Cacurgus*, *Archimastax*, *Spilomastax* и *Cacurgellus* и рассматривали семейство как *Archaeorthoptera incertae sedis*. А.П. Расницын рассматривал какургид в составе отряда Eoblattida и также включал в семейство роды *Cacurgus*, *Archimastax*, *Spilomastax* и *Cacurgellus* (Rasnitsyn, 2002).

Таким образом, в семейство Cacurgidae разными авторами в разное время включалось 16 родов, отношения которых требуют анализа. Для *Cacurgus* характерны SC, заканчивающаяся на С, поздно ветвящаяся M, M₅, впадающая в CuA до ее разделения на ветви, рано и обильно ветвящаяся CuA с задними ветвями, оканчивающиеся слепо в интеркубитальном поле и простая CuP (рис. 1, а). На эти признаки, представляющиеся наиболее важными



в диагнозе семейства *Cacurgidae*, мы будем опираться, очерчивая границы семейства.

Род *Kochopterop*, судя по наличию мощных перечных жилок в интеррадиальном и медиальном полях, многочисленным коротким концевым развилкам на жилках, крыльям, в покое перекрывающимся только анальными областями, и длинным ногам с направленными вперед голенями (Brauckmann, 1984), вряд ли имеет близкое родство с какургидами и, вероятно, относится к семейству *Paloliidae* (Kukalova-Peck, Brauckmann, 1992). Роды *Omalia*, *Coselia* и *Anthracoris* отнесены к семейству *Omaliidae* (Carpenter, 1992), для которого характерно широкое костальное поле (шире субкостального), SC, заканчивающаяся на R (известно только для *Anthracoris*), RS, начинающийся в базальной трети крыла, выраженная M_5 , M, начинающая ветвиться около основания RS, и небольшая, гребенчатая назад CuA с задними ветвями или без них. Эти же признаки характерны для родов *Palaeomastax* (Béthoux, Nel, 2005), *Limburgina* (Laurentiaux, 1950), *Heterologopsis* (Brauckmann, Koch, 1982), *Archimastax* и *Spilomastax* (Расницын, личн. сообщ.), которые мы также относим к *Omaliidae*. Для определения положения рода *Protodyction* необходимо переизучение типа. Судя по рисунку (Handlirsch, 1906, табл. XXXIV, фиг. 13) основание заднего крыла у *Protodyction* узкое, не характерно для гриллоновых. Род *Heterologopsis*, судя по строению тела (голова с рострумом, крыловидные параноталии пронотума, не образующие замкнутого кольца), также едва ли может относиться к гриллоновым (подробнее о нем см. Rasnitsyn, 2002; Sinitshenkova, 2002). Род *Kelleropteron* описан по фрагменту дистальной части крыла, не определимой с уверенностью до какого-либо отряда. Роды *Nacekomia* и *Archaeacridites* включены в семейство *Geraridae* (Горохов, 2004), которое отличается от какургид отсутствием задних ветвей CuA и ветвящейся CuP. Род *Cacurgellus*, известный по небольшому фрагменту крыла, был отнесен к *Orthoptera incertae sedis* (Carpenter, 1992). По-видимому, это справедливо, так как задние ветви на CuA отсутствуют, а M_5 впадает в CuA после ее разделения на ветви (Laurentiaux, 1949, рис. 3, табл. II, фиг. 3). Род *Archaeolodus* сходен с *Cacurgus* по строению SC и M, но отличается поздно ветвящейся CuA без задних ветвей. *Axiologus*, *Heterologus* и *Heterologellus* отличаются от *Cacurgus* отсутствием задних ветвей на CuA, а *Heterologus* и *Heterologellus* дополнни-

тельно отличается SC, впадающей в R. *Archaeolodus*, *Axiologus*, *Heterologus* и *Heterologellus*, вероятно, следует рассматривать как *Eoblattida incertae sedis*. Типовой вид рода *Oryctomastax* (Pruvost, 1919, табл. V, фиг. 10, 11) представляет собой дистальную половину крыла таракана. Таким образом, ни один из перечисленных родов не демонстрирует достаточного сходства для помещения в семейство *Cacurgidae*.

Признаки, характерные для *Cacurgus*, известны для неописанного крыла из верхнего карбона провинции Мендоза, Аргентина (MNHN-LP-R.R55237 a, b: Béthoux, Nel, 2002, фиг. 9, 10). В упомянутой работе это крыло определено как *Narkeminidae* sp. indet., однако SC у этого вида заканчивается на C, а CuA ветвится беспорядочно и образует задние ветви в интеркубитальном поле (рис. 1, б), что характерно для *Cacurgidae*, но не для *Narkeminidae*. Для *Narkeminidae* характерна SC, заканчивающаяся на R, и CuA без задних ветвей в интеркубитальном поле, разделенная на два гребенчатых навстречу друг другу ствола. В данной работе это крыло рассматривается как неописанный представитель *Cacurgidae*. Еще одним родом, который может относиться к какургидам, является *Gerapompus* Scudder, 1885 из местонахождения Мэзон Крик (Rasnitsyn, Aristov, 2010, фиг. 23). Для *Gerapompus* характерна SC, заканчивающаяся на C, поздно ветвящаяся M и обильно ветвящаяся CuA. Однако сохранность типа не позволяет рассмотреть строение основания CuA и интекубитального поля. Определение семейственного положения этого рода будет возможно только после изучения дополнительного материала.

Перечисленные выше диагностические признаки *Cacurgus* характерны для двух насекомых из нижней перми США и верхней перми России. Одно из них, *Ideliopsis ovalis* Carpenter, 1948 (рис. 1, в–д; табл. VII, фиг. 1), было описано из местонахождения Кастил Холлоу (нижняя пермь Техаса, США) как представитель семейства *Ideliidae* в составе *Protorthoptera* (Carpenter, 1948). Впоследствии *I. ovalis* был перенесен в *Megakhosaridae* из *Grylloblattida* (Storozhenko, 1997). На основании не характерного для *Megakhosaridae* позднего ветвления M этот род переносится нами в *Cacurgidae*. Второе насекомое, *Kitshuga ryzhkova* gen. et sp. nov. (рис. 1, е; табл. VII, фиг. 2), описывается ниже из местонахождения Исады (верхняя пермь Вологодской обл., Россия). Для обоих насекомых харак-

Рис. 1. Представители семейства *Cacurgidae*: а – *Cacurgus spilopterus* Handlirsch, 1911, голотип YPM, № 41, переднее крыло; США, Иллинойс, местонахождение Мэзон Крик; верхний карбон, десмойнский ярус (реконструкция переднего крыла на основе голотипа, оригиналный рис. А.П. Расницына); б – *Cacurgidae* gen. indet., экз. MNHN-LP-R. R55237 a, b, переднее крыло; Аргентина, Мендоза; верхний карбон (оригинальный рисунок по фотографии Béthoux, Nel, 2002: рис. 9, 10); в–д – *Ideliopsis ovalis* Carpenter, 1948, голотип USNM, № 112018: в – общий вид, г – переднее крыло, д – заднее крыло; США, Техас, местонахождение Castle Hollow; нижняя пермь, леонардский ярус; е – *Kitshuga ryzhkova* sp. nov., голотип ПИН, № 3840/542; Россия, Вологодская обл., местонахождение Исады; верхняя пермь, северодвинский ярус. Длина масштабной линейки на рис. 1, 2 соответствует 5 мм.

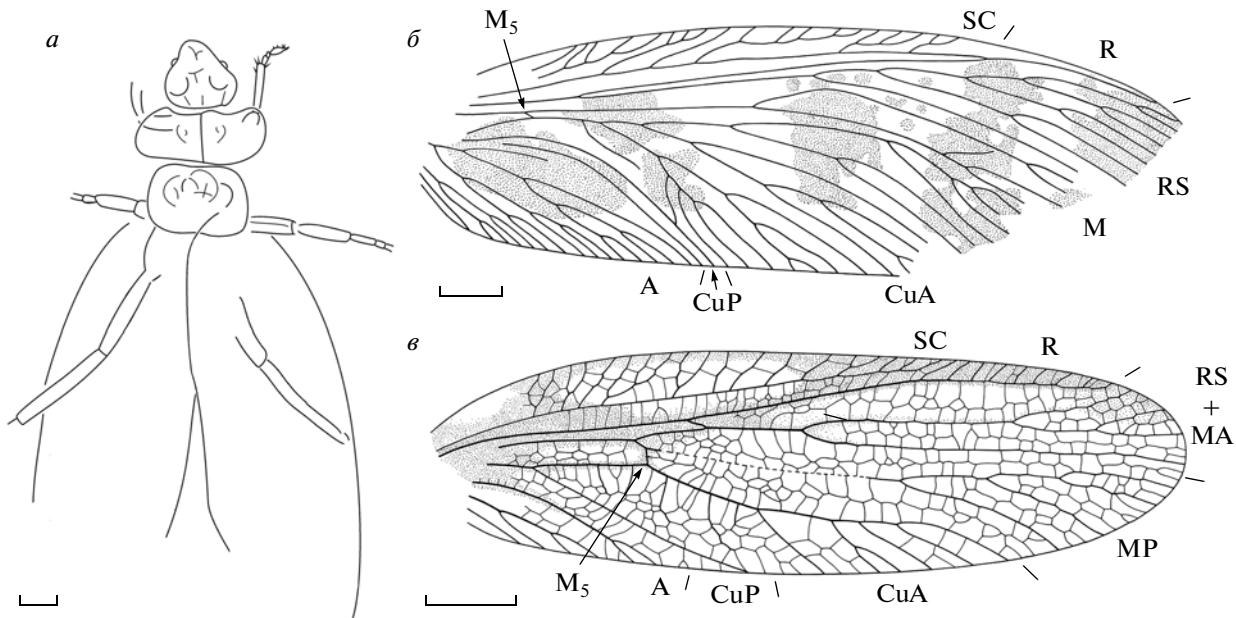


Рис. 2. Представители отрядов Eoblattida и Grylloblattida: *а, б* – *Eoblatta robusta* (Brongniart, 1893), голотип MNHN DHT-R51344: *а* – общий вид (по Rasnitsyn, 2002, с изменениями), *б* – схема жилкования переднего крыла; США, Иллинойс, местонахождение Мэзон Крик; верхний карбон, десмойнский ярус; *в* – *Dalduba faticana* Storozhenko, 1996, оригинальная реконструкция на основе голотипа ПИН, № 3115/77 и паратипов ПИН, №№ 3115/78 и 214; Россия, Красноярский край, местонахождение Чуня; верхний карбон, катская свита.

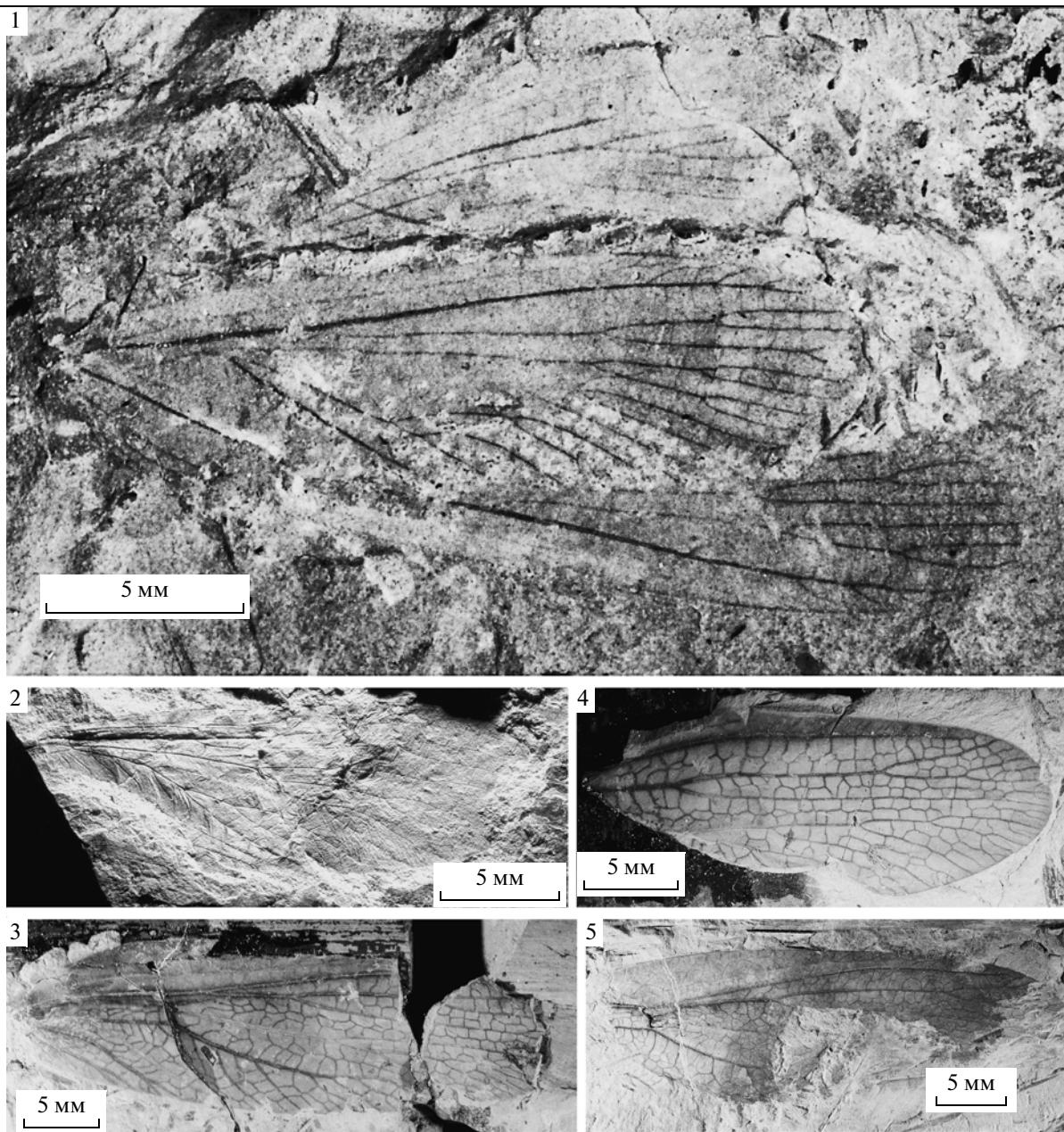
терна SC, заканчивающаяся на C, поздно ветвящаяся M и CuA с задними ветвями, что позволяет отнести их к Cacurgidae.

Семейство Cacurgidae сходно с некоторыми представителями отряда Eoblattida. Поздно ветвящаяся M и обильно ветвящаяся CuA с задними ветвями характерна для родов *Eoblatta* Handlirsch, 1906 (рис. 2, *а, б*), *Anegertus* Handlirsch, 1911, *Lobeatta* Béthoux, 2005 из местонахождения Мэзон Крик, и *Ctenoptilus* Lameere, 1917 (= *Eoblattina* Bolton, 1925) из Комментри (Rasnitsyn, 2002; Béthoux, 2005, 2008; Béthoux, Nel, 2005). Первые два рода относили к Stenoneuridae (Carpenter, 1992), либо род *Eoblatta* рассматривался как представитель Eoblattidae (Rasnitsyn, 2002); *Ctenoptilus* относится к Ichnoneuridae (Carpenter, 1992; Rasnitsyn, 2002). Род *Lobeatta* при описании не был отнесен к какому-либо семейству (Béthoux, 2005). По строению тела *Eoblatta* и *Anegertus* отличаются от *Ctenoptilus* наличием параноталий. *Lobeatta*, для которого тело не известно, по жилкованию более близок к первым двум, чем к *Ctenoptilus*. По жилкованию *Ctenoptilus* отличается от *Eoblatta*, *Anegertus* и *Lobeatta* наличием прекостального поля. Последние три рода рассматриваются здесь как представители семейства Eoblattidae, так как у типового рода семейства Stenoneuridae нет задних ветвей CuA. Для Eoblattidae характерны пронотум с параноталиями, SC, заканчивающаяся на R, сильно суженное интеррадиальное поле, M₅, впадающая в CuA до ее разделения на ветви, M, ветвящаяся у середины

крыла или позднее, и обильно и беспорядочно ветвящаяся CuA с задними ветвями. SC у Cacurgidae заканчивается на C, что делает нежелательным рассмотрение этого семейства в составе Eoblattida, несмотря на сходство в строении M и CuA Cacurgidae и Eoblattidae. У всех бесспорных эоблаттид SC заканчивается на R. Известное для какургид строение CuA характерно для ряда семейств отряда Grylloblattida, SC у которых впадает в C. Такая CuA характерна для Daldubidae (рис. 2, *в*; табл. VII, фиг. 3–5), Permotermapidae, Ideliidae, Megakhosaridae и Blattogryllidae. Общим отличием этих семейств от Cacurgidae является M, рано, в базальной четверти крыла, разделяющаяся на MA и MP (Стороженко, 1998). Поздно ветвящаяся M характерна для семейства Chaulioditidae (Аристов, 2003; Aristov, 2004) и некоторых Lemmatophoridae (Aristov, Storozhenko, 2010). Однако, представители этих семейств имеют совсем другое строение CuA. На основании сходства с Daldubidae, Permotermapidae, Ideliidae, Megakhosaridae и Blattogryllidae семейство Cacurgidae переносится в Grylloblattida.

Cacurgidae являются наиболее примитивным семейством гриллоблаттидов за счет таких плезиоморфных признаков, как выраженная M₅, поздно ветвящаяся, не разделенная на MA и MP медиана без следов десклеротизации, и наличие задних ветвей на CuA. От своих наиболее вероятных предков, семейства Eoblattidae, какургиды отличаются в основном SC, впадающей в C, а не в R, и не суженным интеррадиальным полем. Cacur-

Таблица VII



Объяснение к таблице VII

Фиг. 1. *Ideliopsis ovalis* Carpenter, 1948, голотип USNM, N 112018, общий вид; США, Техас, местонахождение Castle Hollow; нижняя пермь, кунгурский ярус.

Фиг. 2. *Kitshuga ryzhkovaе* sp. nov., голотип ПИН, № 3840/542, переднее крыло; Россия, Вологодская обл., местонахождение Исады; верхняя пермь, северодвинский ярус.

Фиг. 3–5. *Dalduba faticana* Storozhenko, 1996, передние крылья: 3 – голотип ПИН, № 3115/77, 4 – паратип ПИН, № 3115/78, 5 – паратип ПИН, № 3115/214; Россия, Красноярский край, местонахождение Чуня; верхний карбон, катская свита.

gidae за счет поздно ветвящейся M (как у Paoliida и Eoblattida) выглядят более архаично, чем семейство Daldubidae (рис. 2, 6; табл. VII, фиг. 3–5), ранее считавшееся наиболее примитивным семейством

Grylloblattida, предковым для остального отряда (Storozhenko, 1996; Стороженко, 1998). Вероятно, предковые для остального отряда Daldubidae произошли от Cacurgidae, приобретя ранний

развилок на медиане, разделивший ее на МА и десклеротизованную посередине МР.

Материал, включая типы, хранится в ПИН РАН и Национальном музее естественной истории, Вашингтон, США (USNM). Автор признателен А.П. Расницыну (ПИН), С.Ю. Стороженко (БПИ) за ценные замечания и Ф. Маршу (USNM) за предоставление оригинальной фотографии *I. ovalis*. Работа поддержана грантами РФФИ №№ 09-04-01241, 10-04-01713 и программой Президиума РАН “Происхождение биосфера и эволюция гео-биологических систем”.

О Т Р Я Д GRYLLOBLATTIDA СЕМЕЙСТВО CACURGIDAE HANDLIRSCH, 1911

Cacurgidae: Handlirsch, 1911, с. 324; Pruvost, 1919, с. 124; Handlirsch, 1920, с. 152; Шаров, 1962, с. 122; Richardson, 1956, с. 33; Расницын, 1980а, с. 31; 1980б, с. 20; Carpenter, 1992, с. 120; Kukalová-Peck, Brauckmann, 1992, с. 2463; Стороженко, 1998, с. 44; Béthoux, Nel, 2002, с. 15; Rasnitsyn, 2002, с. 259; Béthoux, 2006, с. 30.

Типовой род – *Cacurgus* Handlirsch, 1911.

Диагноз. SC заканчивается на С в дистальной трети крыла. R с длинными передними ветвями. RS начинается в базальной трети крыла, интеррадиальное поле умеренно узкое. Интеррадиальное и медиальное поля без мощных простых поперечных жилок. M₅ впадает в CuA до ее разделения на ветви, M ветвится у середины крыла или за ней, не разделена на МА и МР, без следов их десклеротизации. CuA с задними ветвями в интеркубитальном поле, заканчивается в дистальной трети крыла. Жилки без коротких терминальных развилок.

Состав. Кроме типового рода из верхнего карбона США (демойнский ярус Иллинойса), неописанный род из верхнего карбона Аргентины (Béthoux, Nel, 2002, рис. 9, 10) и два рода из перми: *Ideliopsis* из нижней перми США (леонардский ярус Техаса) и *Kitshuga* gen. nov. из верхней перми России (северодвинский ярус Вологодской обл.).

Сравнение. По строению CuA *Cacurgidae* близки к *Daldubidae*, *Permoteropsidae*, *Ideliidae*, *Megakhosaridae* и *Blattogryllidae*, отличаясь от них поздним ветвлением M. У перечисленных семейств M ветвится в базальной четверти крыла (Стороженко, 1998).

Определительная таблица представителей семейства *Cacurgidae* Handlirsch, 1911

- 1 (2) Костальное поле у основания RS шире субкостального, задние ветви CuA не доходят до CuP. Длина переднего крыла около 77 мм.....
....*Cacurgus spilopterus* Handlirsch, 1911 (рис. 1, a)
- 2 (1) Костальное поле у основания RS не шире субкостального, задние ветви CuA заканчиваются на CuP. Длина переднего крыла менее 77 мм

- 3 (4) M ветвится в дистальной трети крыла, CuA с прямыми задними ветвями в интеркубитальном поле, начинает ветвиться в базальной четверти. Длина переднего крыла 25 мм.....
.....*Ideliopsis ovalis* Carpenter, 1948 (рис. 1, в–д)
- 4 (3) M ветвится у середины крыла, CuA с S-образно изогнутыми задними ветвями в интеркубитальном поле, начинает ветвиться в базальной трети. Длина переднего крыла около 22 мм.....
.....*Kitshuga ryzhkova* gen. et sp. nov. (рис. 1, е)

Род *Ideliopsis* Carpenter, 1948

Ideliopsis: Carpenter, 1948, с. 101; Шаров, 1962, с. 128; Carpenter, 1992, с. 109; Storozhenko, 1997, с. 16; Стороженко, 1998, с. 166.

Типовой вид – *I. ovalis* Carpenter, 1948.

Диагноз. Передний край переднего крыла в середине слегка вогнутый. Костальное поле у основания RS уже субкостального. Ширина костального поля за вершиной SC несколько меньше максимальной ширины интеррадиального поля. Передние ветви SC простые и короткие, SC заканчивается в начале дистальной трети крыла. Интеррадиальное поле относительно широкое. M ветвится в дистальной трети крыла, базальная ветвь M не слита с CuA. CuA разделена на CuA₁ и более мощную CuA₂, основание CuA до разделения изогнуто S-образно. CuA с прямыми, простыми и Y-образными, заканчивающимися на CuP задними ветвями в интеркубитальном поле. CuA ветвится в своей базальной четверти, ее передняя ветвь десклеротизована посередине. CuP прямая.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечание. Судя по изгибу основания CuA, M₅ у данного рода выражена, однако на отпечатке не просматривается.

Ideliopsis ovalis Carpenter, 1948

Табл. VII, фиг. 1

Ideliopsis ovalis: Carpenter, 1948, с. 101, рис. 1; 1992, с. 109, рис. 63, 4; Storozhenko, 1997, с. 16; Стороженко, 1998, с. 166, рис. 404.

Голотип – USNM, № 112018, прямой отпечаток двух передних и одного заднего крыла; США, Северный Техас, округ Бэйлор, 5 км юго-восточнее г. Фульда, местонахождение Кастрл Холлоу; нижняя пермь, низы леонардского яруса [=низы кунгурского яруса (Anderson, Cruikshank, 1978; Sawin et al., 2008)], серия Вичита, свита Белле Плэйнс.

Описание (рис. 1, в–д). Передний край переднего крыла близ основании крыла вогнутый. Костальное поле с расширением у основания крыла. Передние ветви R простые и с двумя окончаниями. RS начинается в конце базальной трети крыла, ветвится в его дистальной трети, дихотомический или гребенчатый назад, с четырьмя ветвями.

М с тремя-четырьмя ветвями. CuA с семью ветвями, заканчивается в дистальной четверти крыла. A₁ простая, A₂ с четырьмя ветвями. Поперечные жилки простые. Передний край заднего крыла выпуклый. Костальное поле у середины крыла шире субкостального, за вершиной SC несколько уже интеррадиального. SC заканчивается в дистальной трети крыла. SC и R с короткими и простыми передними ветвями. RS с восемью ветвями. Поперечные жилки простые.

Размеры в мм: длина переднего крыла 25.

Материал. Голотип.

Род *Kitshuga* Aristov, gen. nov.

Название рода от д. Кичуга. Род женский.

Типовой вид – *K. ryzhkova* sp. nov.

Диагноз. Передний край переднего крыла в середине слегка вогнутый. Костальное поле у основания RS равно по ширине субкостальному. Ширина костального поля за вершиной SC равно максимальной ширине интеррадиального поля. Интеррадиальное поле узкое. M₅, CuA до слияния с M₅ и основание M после слияния одинаковой толщины. M ветвится у середины крыла, образуя передний гребень из трех ветвей, базальная ветвь M слита с CuA. CuA не разделена на CuA₁ и CuA₂. CuA с простыми S-образно изогнутыми, заканчивающимися на CuP задними ветвями, ветвится в конце своей базальной трети, ее передняя ветвь десклеротизована посередине. CuP изогнута S-образно.

Состав. Типовой вид.

Kitshuga ryzhkova Aristov, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 2

Название вида в честь палеоэнтомолога О. В. Рыжковой.

Голотип – ПИН, № 3840/542, прямой и обратный отпечатки переднего крыла без вершины; Россия, Вологодская обл., Великоустюжский р-н, левый берег р. Сухона в 1 км выше по течению от д. Исады, местонахождение Исады; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, полдарская свита, нижняя часть калининской пачки.

Описание (рис. 1, e). SC заканчивается перед дистальной четвертью крыла. Передние ветви SC простые и короткие, одна из передних ветвей R параллельна переднему краю крыла, передние ветви R с двумя-тремя окончаниями. RS начинается за базальной третью крыла, ветвится в его дистальной четверти, с двумя ветвями. M с четырьмя ветвями, анастомоз CuA + M двуветвистый. CuA с тремя ветвями, заканчивается в начале дистальной трети крыла. Поперечные жилки прямые и S-образно изогнутые, простые и H-образные.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 22.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Aristov D.S. Ревизия семейства Tomiidae (Insecta: Grylloblattida) // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 32–39.
- Gorokhov A.V. Примитивные Titanoptera и ранняя эволюция Polyneoptera // Лекции памяти Н.А. Холодковского. 2004. Вып. 57. № 1. С. 1–54.
- Rasnitsyn A.P. Отряд Paoliidae // Историческое развитие класса насекомых / Ред. Родендорф Б.Б., Расницын А.П. М.: Наука, 1980а. С. 29–30. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 178).
- Rasnitsyn A.P. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука, 1980б. 192 с.
- Стороженко С.Ю. Систематика, филогения и эволюция гриллоблаттидовых насекомых (Insecta: Grylloblattida). Владивосток: Дальнаука, 1998. 207 с.
- Шаров А.Г. Отряды Protoblastodea, Paraplectoptera // Основы палеонтологии. Членистоногие, трахейные и хелицеровые / Ред. Родендорф Б.Б. М.: АН СССР, 1962. С. 116–134.
- Anderson J.M., Cruikshank A.R.I. The Biostratigraphy of the Permian and Triassic, Part 5, a review of the classification and distribution of Permo-Triassic tetrapods // Palaeontol. Afr. 1978. V. 21. P. 15–44.
- Aristov D.S. Grylloblattids of the family Chaulioditidae (=Tomiidae syn. nov.) (Insecta: Grylloblattida) from the Upper Permian of the Orenburg Region // Paleontol. J. 2004. V. 38. Suppl. 2. P. 146–149.
- Aristov D.S., Storozhenko S.Yu. A new subfamily of grylloblattids Uralopriscinae subfam. n. (Grylloblattida: Lemmatophoridae) from the Permian of Russia // Far East. Entomol. 2010. № 219. P. 1–8.
- Béthoux O. Reassigned and new basal Archaeopterida from the Upper Carboniferous of Mazon Creek (IL, USA) // J. Orthoptera Res. 2005. V. 14. № 2. P. 121–126.
- Béthoux O. Revision of Cacurgus Handlirsch, 1911, a basal Pennsylvanian Archaeopterida (Insecta: Neoptera) // Bull. Peabody Museum Natur. Hist. 2006. V. 47. № 1–2. P. 29–35.
- Béthoux O. Revision and phylogenetic affinities of the lobattid species bronsoni Dana, 1864 and silvatica Laurentiaux & Laurentiaux-Vieira, 1980 (Pennsylvanian; Archaeopterida) // Arthropod Syst. Phylog. 2008. V. 66. № 2. P. 145–163.
- Béthoux O., Nel A. Venational pattern and revision of Orthoptera sensu nov. and sister groups. Phylogeny of Palaeozoic and Mesozoic Orthoptera sensu nov. // Zootaxa. 2002. V. 96. P. 1–88.
- Béthoux O., Nel A. Some Palaeozoic “Protorthoptera” are “ancestral” orthopteroids: major wing braces as clues to a new split among the “Protorthoptera” (Insecta) // J. Syst. Palaeontol. 2005. V. 2. № 4. P. 285–309.
- Brauckmann C. Weitere neue Insecten (Palaeodyctoptera; Protorthoptera) aus dem Namurium B von Haden-Vorhalle // J. Naturwiss. Ver. Wuppertal. 1984. V. 37. P. 108–115.

- Brauckmann C.* Arachniden und Insekten aus dem Namurium von Vorhalle-Schichten (Ober-Karbon, West-Deutschland) // Veröff. Fuhlrott-Mus. 1991. № 1. C. 1–275.
- Brauckmann C., Koch L.* Neue Insecten aus dem Vorhalle-Schichten (oberes Namurium B) von Haden-Vorhalle // Dortmunduer Beitr. Landeskunde, Naturwiss. Mitt. 1982. V. 16. P. 15–26.
- Carpenter F.M.* A Permian insect from Texas // Psyche. 1948. V. 55. P. 101–103.
- Carpenter F.M.* Superclass Hexapoda // Treatise on invertebrate paleontology. Pt R, Arthropoda 4, 3/4. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. America, Univ. Kansas, 1992. P. 1–655.
- Handlirsch A.* Die Fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen: Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. Leipzig: Engelmann, 1906–1908. 1430 p.
- Handlirsch A.* New Paleozoic insects from the vicinity of Mazon Creek, Illinois // Amer. J. Sci. 1911. V. 31. P. 297–377.
- Handlirsch A.* Paläontologie, Phylogenie, Systematik // Handbuch der Entomologie / Ed. C. Schröder. V. 3. Jena: Fiesher, 1920. P. 1–1202.
- Handlirsch A.* Fossilium Catalogus. I: Animalia. Pars 16: Insecta palaeozoica // Berlin: W. Junk, 1922. 230 p.
- Heckel P.H., Clayton G.* The Carboniferous System. Use of the new official names for the subsystems, series, and stages // Geol. Acta. 2006. V. 4. № 3. P. 403–407.
- Kukalová-Peck J., Brauckmann C.* Most Paleozoic Prothoptera are ancestral hemipteroids: major wing braces as clues to a new phylogeny of Neoptera (Insecta) // Can. J. Zool. 1992. V. 70. P. 2452–2473.
- Laurentiaux D.* Les insectes Cacurgidae du terrain houiller du nord de la France // Ann. Soc. Géol. Nord. 1949. V. 69. P. 55–65.
- Laurentiaux D.* Les insectes houillers du Limburg Hollandais // Meded. Geol. Stichting. 1950. S. 4. P. 13–23.
- Pruvost P.* La faune continentale du terrain houiller du Nord de la France // Mem. P. serv. expl. Carte géol. France. 1919. 584 p.
- Pruvost P.* La faune continentale du terrain houiller de la Belgique // Mem. Mus. Roy. Hist. Natur. Belg. 1930. V. 41. P. 105–280.
- Rasnitsyn A.P.* Order Eoblattida Handlirsch, 1906 // History of Insects. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 256–260.
- Rasnitsyn A.P., Aristov D.S.* New Eoblattida (Insecta) from the Permian of Russia // Russ. Entomol. J. 2010. V. 19. № 1. P. 13–20.
- Richardson E.S.* Pennsylvanian invertebrates of the Mazon Creek Area, Illinois // Fieldiana: Geol. 1956. V. 12. № 1. P. 3–76.
- Sawin R.S., Franseen E.K., West R.R. et al.* Clarification and changes in Permian stratigraphic nomenclature in Kansas // Current Res. Earth Sci.: Kansas Geol. Surv. 2008. Bull. 254. Pt 2 [available online: <http://www.kgs.ku.edu/Current/2008/Sawin/index.html>].
- Sinitshenkova N.D.* Superorder Dictyoneuridea Handlirsch, 1906 // History of Insects. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 115–116.
- Storozhenko S.Yu.* New Upper Carboniferous grylloblattids (Insecta: Grylloblattida) from Siberia // Far East. Entomol. 1996. № 26. P. 18–20.
- Storozhenko S.Yu.* Classification of order Grylloblattida (Insecta) with description of new taxa // Far East. Entomol. 1997. № 42. P. 1–20.

Composition and Distribution of the Family Cacurgidae (Insecta; Grylloblattida)

D. S. Aristov

The family Cacurgidae is revised. In addition to the type genus *Cacurgus* Handlirsch, 1911 from the Upper Carboniferous of the United States, *Ideliopsis ovalis* Carpenter, 1948 from the Lower Permian of the United States and *Kitshuga ryzhkova* gen. et sp. nov. from the Upper Permian of Russia are included in this family. An undescribed genus figured from the Upper Carboniferous of Argentina (Béthoux and Nel, 2002) is also placed in this family. Relationships of Cacurgidae are discussed, and the family is included in the order Grylloblattida.

Keywords: Insecta, Grylloblattida, Cacurgidae, Carboniferous, Permian, United States, Russia.