

УДК 595.73:551.736.1(470)

РЕВИЗИЯ СЕМЕЙСТВА EPIDEIGMATIDAE (INSECTA: GRYLLOBLATTIDA)

© 2011 г. Д. С. Аристов

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: danil_aristov@mail.ru

Поступила в редакцию 23.04.2010 г.

Принята к печати 19.05.2010 г.

Ревизовано семейство Epideigmatidae. Описаны новые представители семейства из нижней перми России: *Vilvaptera permjakovae* gen. et sp. nov. (местонахождение Вильва, артинский ярус Пермского края) и *Tshekardeigma rasnitsyni* gen. et sp. nov. (местонахождение Чекарда, кунгурский ярус Пермского края). Переописан *Paraphenopterum unicolor* Storozhenko, 1992 (местонахождение Сояна, казанский ярус Архангельской обл.). Семейство *Stenoneuritidae* сведено в синонимы к *Epideigmatidae*; роды *Fayoliella* Meunier, 1908 (верхний карбон Франции), *Fabreciella* Carpenter, 1934 (верхний карбон США) и *Turbopterum* Kukulová, 1964 (нижняя пермь Чехии) перенесены в *Epideigmatidae*. *Fabreciella allegheniensis* Carpenter, 1934 сведен в синонимы к *F. pennsylvanica* Carpenter, 1934.

Семейство *Epideigmatidae* Handlirsch, 1911 было установлено для *Epideigma elongata* Handlirsch, 1911 из верхнекарбового местонахождения Мэзон-Крик (США, Иллинойс, округ Гранди; демойнский ярус, свита Карбондейл, сланцы Фрэнсис-Крик). Семейство было включено в отряд *Protorthoptera* (Handlirsch, 1911), где и оставалось до недавнего времени (Carpenter, 1992). В 2007 г. *Epideigma elongata* был переописан, а семейство *Epideigmatidae* перенесено в отряд *Archaeorthoptera* (Béthoux, 2007). Кроме типового рода, в семейство были включены также монотипные роды *Paraphenopterum* Storozhenko, 1992 из среднепермского местонахождения Сояна (Россия, Архангельская обл., Мезенский р-н; казанский ярус, нижнеказанский подъярус, ивагорские слои) и *Laurentiaurperum* Béthoux, Nel, Lapeyrie et Gand, 2005 из верхнекарбового местонахождения Комментри (Франция, департамент Алье; стефанский ярус В–С), верхняя угленосная толща бассейна Комментри), ранее составляющие семейство *Paraphenopteridae*.

Такие признаки, как наличие параноталий, SC, заканчивающаяся на С, десклеротизованная МР и CuA, разделенная на CuA₁ и CuA₂, и другие позволяют отнести *Epideigmatidae* к отряду *Grylloblattida* (sensu Storozhenko, 2002). Для типового рода семейства наиболее характерно сочетание широких костального и интеррадиального полей, смена знака RS, MA, МР дистальной ветви CuA₁ с выпуклого на вогнутый, а также CuA, разделенная на CuA₁ и CuA₂, CuA₁, начинающая ветвиться в дистальной трети и образующая короткий гребень ветвей. Эти же признаки характерны и для *Laurentiaurperum* и *Paraphenopterum* (у последнего рода ветви RS, MA, МР и дистальная ветвь CuA₁ остаются выпуклыми, но располагаются на вогнутых участках мембраны). Для рода *Phenopterum* Carpenter, 1950 из нижнепермского местонахождения Эльмо (США,

Канзас; леонардский ярус, свита Веллингтон), также отнесенного к *Epideigmatidae* (Béthoux, 2007), характерно узкое костальное поле и длинный гребень на CuA₁. По этим признакам он гораздо больше похож на *Sylvaphlebia* Martynov, 1940 из нижнепермского местонахождения Чекарда (Россия, Пермский край, Суксунский р-н; кунгурский ярус, иреньский горизонт, кошелевская свита), чем на *Epideigma*. Поэтому род *Phenopterum* следует оставить в семействе *Sylvaphlebiidae* (Aristov, 2004), а не переносить в *Epideigmatidae*. Кроме *Epideigma*, *Paraphenopterum* и *Laurentiaurperum*, широкие костальное и прерадиальное поля в сочетании со сменной знака RS, MA, МР и дистальной ветви CuA₁ и с поздно ветвящейся CuA₁, образующей короткий гребень ветвей, характерны и для некоторых других карбовых и пермских гриллоблаттидовых. Это касается, в частности, *Stenoneurites* Handlirsch, 1906 из местонахождения Комментри, относящегося к семейству *Stenoneuritidae* (Béthoux et al., 2005). Из-за отсутствия существенных отличий от *Epideigma* этот род переносится в *Epideigmatidae*, в синонимы к которому сводится семейство *Stenoneuritidae*. Сходными признаками обладает также *Fayoliella* Meunier, 1908 из местонахождения Комментри. Описанный как таракан (Meunier, 1908), этот род был перенесен в семейство *Nadentomidae* отряда *Protorthoptera* (Carpenter, 1992). *Fayoliella* отличается от остальных эпидеигматид в основном небольшими размерами и в данной работе переносится в *Epideigmatidae*. Здесь также из *Nadentomidae* в *Epideigmatidae* переносится род *Fabreciella* Carpenter, 1934 из верхнего карбона Пенсильвании (угольная шахта Саут-Гуд-Спринг, демойнский ярус верхнего карбона США). Этот род отличается от остальных эпидеигматид ветвями RS, выходящими на передний край крыла, и правильным гребнем ветвей CuA₁ (Carpenter, 1934). Из пермских форм к *Epideigma-*

tidae в данной работе отнесен род *Turbopterum* Kukulová, 1964 из нижнепермского местонахождения Обора (Чехия, Моравия, Босковицкий Грабен, сакмарский ярус, свита Летовице), отличающийся выраженной M_5 и небольшими размерами. Род был описан в составе семейства *Liomopteridae*, от представителей которого он отличается сменой знаков на RS и MA, признаком не указанным в первоописании (Kukulová, 1964). Кроме перечисленных родов, ниже описывается два новых представителя семейства из нижней перми России — *Vilvaptera* gen. nov. (Пермский край, Чусовской р-н, местонахождение Вильва; артинский ярус) и *Tshekardeigma* gen. nov. (местонахождение Чекарда).

Таким образом, семейство *Epeideigmatidae* насчитывает девять монотипных родов из верхнего карбона США и Европы и нижней и средней перми Европы и России.

Материал, включая типы, хранится в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), музее Карнеги, Питтсбург, США (СМ); музее Пибоди, Йельский университет, Нью-Хэйвен, США (РМУУ); Национальном музее естественной истории, Париж, Франция (MNHN); коллекции кафедры палеонтологии, Карлов университет, Прага, Чехия (DPCU).

Автор признателен А.П. Расницыну (ПИН) за ценные замечания и предоставленные оригинальные рисунки *Epeideigma elegans*, *Stenoneurites maximi* и С.Ю. Стороженко (БПИ ДВО РАН) за ценные замечания. Работа поддержана грантами РФФИ №№ 09-04-01241, 10-04-01713 и программой Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем”.

СЕМЕЙСТВО EPEIDEGMATIDAE HANDLIRSCH, 1911

Epeideigmatidae: Handlirsch, 1911, с. 356; 1919, с. 52; 1920, с. 160; 1922, с. 104; Carpenter, 1992, с. 124; Béthoux, 2007, с. 41.

Stenoneuritidae: Lameere, 1917, с. 173; Handlirsch, 1922, с. 86; Carpenter, 1992, с. 129; Béthoux et al., 2005, с. 128 (syn. nov.).

Paraphenopteridae: Béthoux, Nel, Lapeyrie et Gand, 2005, с. 133 (сведено в синонимы к *Epeideigmatidae*: Béthoux, 2007, с. 41).

Д и а г н о з. Пронотум с параноталиями. В переднем крыле костальное поле у основания RS шире субкостального, максимальная ширина прерадиального поля больше ширины интеррадиального поля. Стволы RS, MA, MP и дистальная ветвь CuA_1 в дистальной половине или трети крыла (MP в базальной трети крыла) либо меняют знак с выпуклого на вогнутый (*Epeideigma*, *Stenoneurites*, *Fayoliella*, *Turbopterum*, *Laurentiaupterum* и *Vilvaptera*), либо при сохранении выпуклого знака располагаются на вогнутом участке мембраны (*Paraphenopterum* и *Tshekardeigma*). M разделяется на MA и MP перед основанием RS. CuA разделяется на CuA_1 и CuA_2 , CuA_1 ветвится в дистальной трети, образуя короткий гребень ветвей, CuA_2 простая. Поперечные

жилки образуют два, а чаще более, рядов ячеек или архедиктий.

С о с т а в. Девять монотипных родов: *Epeideigma* Handlirsch, 1911 (верхний карбон США), *Stenoneurites* Handlirsch, 1906, *Fayoliella* Meunier, 1908 (верхний карбон Франции), *Fabreciella* Carpenter, 1934 (верхний карбон США), *Turbopterum* Kukulová, 1964 (нижняя пермь Чехии), *Paraphenopterum* Storozhenko, 1992 (средняя пермь России), *Laurentiaupterum* Béthoux, Nel, Lapeyrie et Gand, 2005 (верхний карбон Франции), *Vilvaptera* gen. nov. и *Tshekardeigma* gen. nov. (нижняя пермь России).

С р а в н е н и е. По широкому костальному полю и поздно ветвящейся CuA_1 , образующей гребень ветвей, *Epeideigmatidae* сходно с семейством *Raaschiidae* из артинских отложений США, от которого отличается неправильным ветвлением короткого гребня CuA_1 и поперечными жилками, образующими два и более рядов ячеек. У *Raaschiidae* CuA_1 образует длинный, правильный гребень ветвей, поперечные жилки простые (Beckemeyer, 2004). От семейства *Sylvaphlebiidae* из сакмарских отложений Чехии, артинских отложений США и кунгурских России, сходного по наличию гребня ветвей на CuA_1 и поперечным жилкам, образующим двойной ряд ячеек, *Epeideigmatidae* отличаются широким костальным полем. У *Sylvaphlebiidae* костальное поле узкое (Aristov, 2004). Более всего по строению тела и жилкованию семейство *Epeideigmatidae* сходно с *Protoblattinidae* Meunier, 1909 из верхнего карбона Франции (Béthoux et al., 2005) и средней перми России (см. ниже), от которого отличается только CuA , рано разделяющейся на CuA_1 и CuA_2 . У *Protoblattinidae* CuA ветвится поздно, не разделена на CuA_1 и CuA_2 (Béthoux et al., 2005).

Определительная таблица видов семейства *Epeideigmatidae*

- 1 (4) Поперечные жилки простые и образуют двойной ряд ячеек.
- 2 (3) Костальное поле у основания RS в 3 раза шире субкостального, SC заканчивается сразу за серединой крыла.....
.....*Turbopterum finum* Kukulová, 1964
- 3 (2) Костальное поле у основания RS в 2 раза шире субкостального, SC заканчивается в дистальной четверти крыла.....
.....*Vilvaptera permyakovae* gen. et sp. nov.
- 4 (1) Поперечные жилки местами образуют архедиктий.
- 5 (6) Дистальные ветви RS выходят на передний край крыла.....
.....*Fabreciella pennsylvanica* Carpenter, 1934
- 6 (5) Дистальные ветви RS не выходят на передний край крыла.
- 7 (10) В дистальной половине крыла ветви RS, MA и дистальная ветвь CuA_1 выпуклые, расположены на вогнутых складках мембраны.

- 8 (9) SC заканчивается в дистальной трети крыла. Поперечные жилки образуют архедиктий, реже два ряда ячеек.....
.....*Paraphenopterum unicolor* Storozhenko, 1992
- 9 (8) SC заканчивается в дистальной четверти крыла. Поперечные жилки простые и образуют два—три ряда ячеек.....
.....*Tshekardeigma rasnitsyni* gen. et sp. nov.
- 10 (7) В дистальной половине крыла ветви RS, MA и дистальная ветвь CuA_1 вогнутые.
- 11 (12) SC заканчивается перед дистальной третью крыла.....
.....*Fayoliella elongata* Meunier, 1908
- 12 (11) SC заканчивается в дистальной трети крыла.
- 13 (14) Костальное поле у основания RS в 1.5 раза шире субкостального.....
.....*Epideigma elongata* Handlirsch, 1911
- 14 (13) Костальное поле у основания RS более чем в 3 раза шире субкостального.
- 15 (16) Передний край крыла прямой. MA сближена с RS, MP простая, поперечные жилки в интеррадиальном поле простые, частые.....
.....*Stenoneurites maximi* (Brongniart, 1893)
- 16 (15) Передний край крыла выпуклый. MA не сближена с RS, MP ветвится, поперечные жилки в интеррадиальном поле образуют архедиктий.....
.....*Laurentiaupterum elegantissimum* (Meunier, 1921)

Род *Epideigma* Handlirsch, 1911

Epideigma: Handlirsch, 1911, с. 356; 1919, с. 52; 1920, с. 160; 1922, с. 160; Carpenter, 1992, с. 124; Béthoux, 2007, с. 41.

Типовой вид — *E. elongata* Handlirsch, 1911.

Диагноз. Пронотум округлый, сравним по величине с головой, параноталии широкие. Передний край крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS в 1.5 раза шире субкостального, SC достигает дистальной трети крыла. Основание RS расположено в базальной трети крыла. Дистальные ветви RS не выходят на передний край крыла. M_5 не выражена. Стволы RS, MA и дистальная ветвь CuA_1 в дистальной трети крыла меняют знак на вогнутый. A_2 беспорядочно ветвится, с большим количеством тесно сближенных ветвей. Поперечные жилки простые и образуют два и более рядов ячеек.

Видовой состав. Типовой вид из верхнего карбона США.

Замечание. Голотип *E. elongata* был переописан (Béthoux, 2007), но в переописании отсутствовало описание строения тела. В данной работе использован ориг. рис. А.П. Расницына с изменениями (рис. 1, а).

Epideigma elongata Handlirsch, 1911

Epideigma elongata: Handlirsch, 1911, с. 356, рис. 34; 1919, с. 52; 1920, с. 160, рис. 111; 1922, с. 104; Carpenter, 1992, с. 124, рис. 71.2; Béthoux, 2007, с. 41, рис. 1, 2.

Голотип — PMYU, № 45, отпечаток целого насекомого; США, Иллинойс, округ Гранди, местонахождение Мэзон-Крик; верхний карбон, демойнский ярус, свита Карбондейл, сланцы Фрэнсис-Крик.

Размеры в мм: длина переднего крыла — около 27.

Род *Stenoneurites* Handlirsch, 1906

Stenoneura: Brongniart, 1893, с. 430, Meunier, 1911, с. 124; 1912, с. 14; Handlirsch, 1920, с. 158.

Stenoneurites: Handlirsch, 1906, с. 153; 1919, с. 40; 1922, с. 86; Carpenter, 1992, с. 129; Storozhenko, 2002, с. 279; Béthoux et al., 2005, с. 128.

Типовой вид — *Stenoneura maximi* Brongniart, 1893.

Диагноз. Пронотум округлый, сравним по величине с головой, параноталии широкие. Передний край крыла прямой. Костальное поле у основания RS в 4 раза шире субкостального, SC заканчивается в дистальной трети крыла. Основание RS расположено в базальной трети крыла. Дистальные ветви RS не выходят на передний край крыла. M_5 не выражена. Стволы RS, MA и дистальная ветвь CuA_1 в дистальной трети крыла меняют знак с выпуклого на вогнутый. A_2 беспорядочно ветвится, с большим количеством тесно сближенных ветвей. Поперечные жилки простые и образуют два и более рядов ячеек, в интеррадиальном поле простые, частые.

Видовой состав. Типовой вид из верхнего карбона Франции.

Замечание. Голотип *S. maximi* был переописан (Béthoux et al., 2005), но в переописании отсутствовало описание строения тела. В данной работе использован ориг. рис. А.П. Расницына (рис. 1, б).

Stenoneurites maximi (Brongniart, 1893)

Stenoneura maximi: Brongniart, 1893, с. 430; Meunier, 1911, с. 124, рис. 9; 1912, с. 14, табл. VIII, фиг. 2, 2а; Lameere, 1917, с. 173.

Stenoneurites maximi: Handlirsch, 1906, с. 153; 1919, с. 40, рис. 51; 1922, с. 86; Carpenter, 1992, с. 129; Storozhenko, 2002, с. 279; Béthoux et al., 2005, с. 128, рис. 4.

Голотип — MNHN, № DHT-R51291, отпечаток головы, пронотума и переднего крыла; Франция, департамент Алье, местонахождение Комментри; верхний карбон, стефанский ярус В—С, верхняя угленосная толща бассейна Комментри.

Размеры в мм: длина переднего крыла — около 34.7.

Род *Fayoliella* Meunier, 1908

Fayoliella: Meunier, 1908, с. 247; 1909, с. 149; Handlirsch, 1919, с. 48; Carpenter, 1992, с. 105.

Типовой вид — *F. elongata* Meunier, 1908.

Диагноз. Передний край крыла слабовыпуклый. Костальное поле у основания RS в 4 раза шире

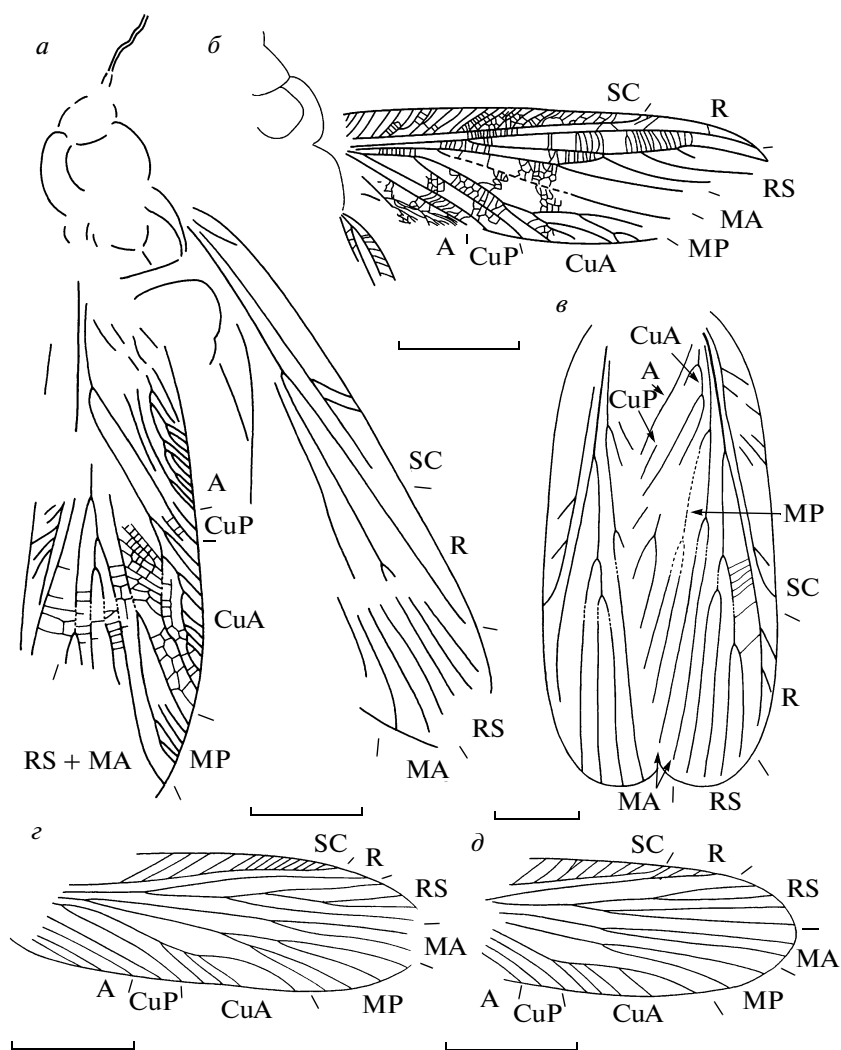


Рис. 1. Карбоновые представители Epideigmatidae: *a* – *Epideigma elongata* Handlirsch, 1911, голотип PMYU, № 45, общий вид; местонахождение Мэзон-Крик, демойнский ярус верхнего карбона Иллинойса, США (ориг. рис. А.П. Раснищына с изменениями); *б* – *Stenoneurites maximi* (Brongniart, 1893), голотип MNHN, № DHT-R51291, общий вид (ориг. рис. А.П. Раснищына); *в* – *Fayoliella elongata* Meunier, 1908, голотип, общий вид (ориг. рис. по: Meunier, 1909, табл. V, фиг. 5); местонахождение Комментри, стефанский ярус В–С верхнего или верхнего карбона Алье, Франция; *г, д* – *Fabreciella pennsylvanica* Carpenter, 1934: *г* – голотип СМ, № 4032/6896, переднее крыло, *д* – экз. СМ, № 4032/6897, переднее крыло; угольная шахта Саут-Гуд-Спринг, демойнский ярус верхнего карбона Пенсильвании, США (из Carpenter, 1934). Длина масштабной линейки на рис. 1, *в* соответствует 2 мм, на рис. 1, *а, б, г, д* – 5 мм.

субкостального, SC заканчивается перед дистальной третью крыла. Основание RS расположено в базальной трети крыла. Дистальные ветви RS не выходят на передний край крыла. M_5 не выражена. MA сближена с RS, MP простая. Стволы RS, MA и дистальная ветвь CuA_1 в дистальной трети крыла меняют знак с выпуклого на вогнутый. Поперечные жилки в интеррадиальном поле частые и простые.

Видовой состав. Типовой вид из верхнего карбона Франции.

Fayoliella elongata Meunier, 1908

Fayoliella elongata: Meunier, 1908, с. 247, рис. 3; 1909, с. 149, рис. 21, табл. V, фиг. 5a; Handlirsch, 1919, с. 48, рис. 55; Carpenter, 1992, с. 105, рис. 59.4.

Голотип – MNHN, отпечаток передних крыльев; Франция, департамент Алье, местонахождение Комментри; верхний карбон, стефанский ярус В–С, верхняя угленосная толща бассейна Комментри.

Описание (рис. 1, *в*). SC и R с простыми передними ветвями, SC заканчивается за серединой крыла. RS начинается в базальной трети крыла, ветвится у его середины, с тремя–четырьмя длинными ветвями. MA и MP с двумя ветвями каждая, ветвятся перед первым развилком RS. Ветви RS и MA меняют знак с выпуклого на вогнутый за серединой крыла. CuA_1 ветвится за своей серединой, дистальная ветвь достигает начала дистальной трети крыла, A_1 простая.

Размеры в мм: длина переднего крыла — около 26.

З а м е ч а н и е. На CuA_1 сохранилось только три ветви, но, учитывая расстояние между ними, вероятно, CuA_1 образует гребень ветвей, часть из которых не сохранилась.

Род *Fabreciella* Carpenter, 1934

Fabreciella: Carpenter, 1934, с. 327; 1992, с. 105.

Типовой вид — *F. pennsylvanica* Carpenter, 1934.

Д и а г н о з. Передний край крыла прямой. Костальное поле у основания RS в 2.5 раза шире субкостального, SC заканчивается в дистальной четверти крыла. Основание RS расположено в базальной трети крыла, дистальные ветви RS выходят на передний край крыла. M_5 не выражена. A_2 с двумя—тремя ветвями. Поперечные жилки образуют архедиктий (Carpenter, 1934, с. 328; на рис. в первоописании архедиктий не изображен).

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид из верхнего карбона США.

Fabreciella pennsylvanica Carpenter, 1934

Fabreciella pennsylvanica: Carpenter, 1934, с. 328, рис. 2; 1992, с. 105, рис. 59.2.

Fabreciella allegheniensis: Carpenter, 1934, с. 328, рис. 3 (syn. nov.).

Г о л о т и п — СМ, № 4032/6896, отпечаток переднего крыла; США, Пенсильвания, окр. г. Тремонт, угольная шахта Саут-Гуд-Спринг; верхний карбон, демойнский ярус, угольная жила Маммот, пачка Фрипорт свиты Аллегени.

Р а з м е р ы в м м: длина переднего крыла — около 11.

З а м е ч а н и е. *F. allegheniensis* описан из того же местонахождения, что и *F. pennsylvanica*, и отличается от последнего количеством окончаний MP и CuA_1 (Carpenter, 1934). Подобные отличия укладываются в рамки индивидуальной изменчивости, в связи с чем *F. allegheniensis* сводится в синонимы к *F. pennsylvanica*.

Род *Turbopterum* Kukalová, 1964

Turbopterum: Kukalová, 1964, с. 52; Стороженко, 1998, с. 145.

Типовой вид — *T. finum* Kukalová, 1964.

Д и а г н о з. Передний край крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS в 3 раза шире субкостального, SC заканчивается сразу за серединой крыла. Основание RS расположено перед серединой крыла. M_5 выражена. Стволы RS, MA в дистальной трети вогнутые. A_2 с двумя ветвями. Поперечные жилки простые и образуют двойной ряд ячеек.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид из нижней перми Моравии.

Turbopterum finum Kukalová, 1964

Turbopterum finum: Kukalová, 1964, с. 53, рис. 7, табл. III, фиг. 1; Carpenter, 1992, с. 111; Стороженко, 1998, с. 145, рис. 332.

Г о л о т и п — DPCU, № 70/1963; отпечаток переднего крыла; Чехия, Моравия, Босковицкий Грабен, местонахождение Обора; нижняя пермь, сакмарский ярус, свита Летовице.

Р а з м е р ы в м м: длина переднего крыла — 10.

Род *Paraphenopterum* Storozhenko, 1992

Paraphenopterum: Storozhenko, 1992, с. 218; Стороженко, 1998, с. 79; Béthoux, 2007, с. 41.

Типовой вид — *P. unicolor* Storozhenko, 1992.

Д и а г н о з. Передний край крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS в 2.5 раза шире субкостального, SC заканчивается у дистальной трети крыла. Основание RS расположено в базальной трети крыла. Дистальные ветви RS не выходят на передний край крыла. M_5 не выражена. Стволы RS, MA и дистальная ветвь CuA_1 в дистальной трети выпуклые, расположены на вогнутых участках мембраны. A_2 беспорядочно ветвится, с большим количеством тесно сближенных ветвей. Поперечные жилки в основном образуют архедиктий, реже два ряда ячеек.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид из казанских отложений Архангельской обл.

Paraphenopterum unicolor Storozhenko, 1992

Табл. VI, фиг. 1, 2 (см. вклейку)

Paraphenopterum unicolor: Storozhenko, 1992, с. 218, рис. 19, 20; Стороженко, 1998, с. 79, рис. 180; Béthoux et al., 2005, с. 133; Béthoux, 2007, с. 42.

Г о л о т и п — ПИН, № 3353/331, прямой и обратный отпечаток переднего крыла; Россия, Архангельская обл., Мезенский р-н, правый берег р. Сояна в 56–60 км от устья, местонахождение Сояна; средняя пермь, казанский ярус, нижеказанский подъярус, ивагорские слои.

О п и с а н и е (рис. 2, б, в). Передние ветви SC и R простые и дихотомические, прямые и изогнутые S-образно. SC заканчивается перед дистальной третью крыла. RS начинается за базальной третью крыла, беспорядочно ветвится в дистальной его трети, с шестью ветвями. MA может быть сближена у середины крыла с RS, простая или дихотомирующая в дистальной трети крыла. MP десклеротизована посередине, ветвится в дистальной трети крыла, гребенчатая назад или дихотомическая. CuA_1 образует беспорядочный гребень из шести—семи основных ветвей, заканчивающийся в дистальной трети крыла. RS и MA переходят на вогнутый участок мембраны в дистальной трети крыла, MP и часть дистальной ветви CuA_1 — у его середины. Интеркубитальное поле расширено в основании, CuP и A_1 простые

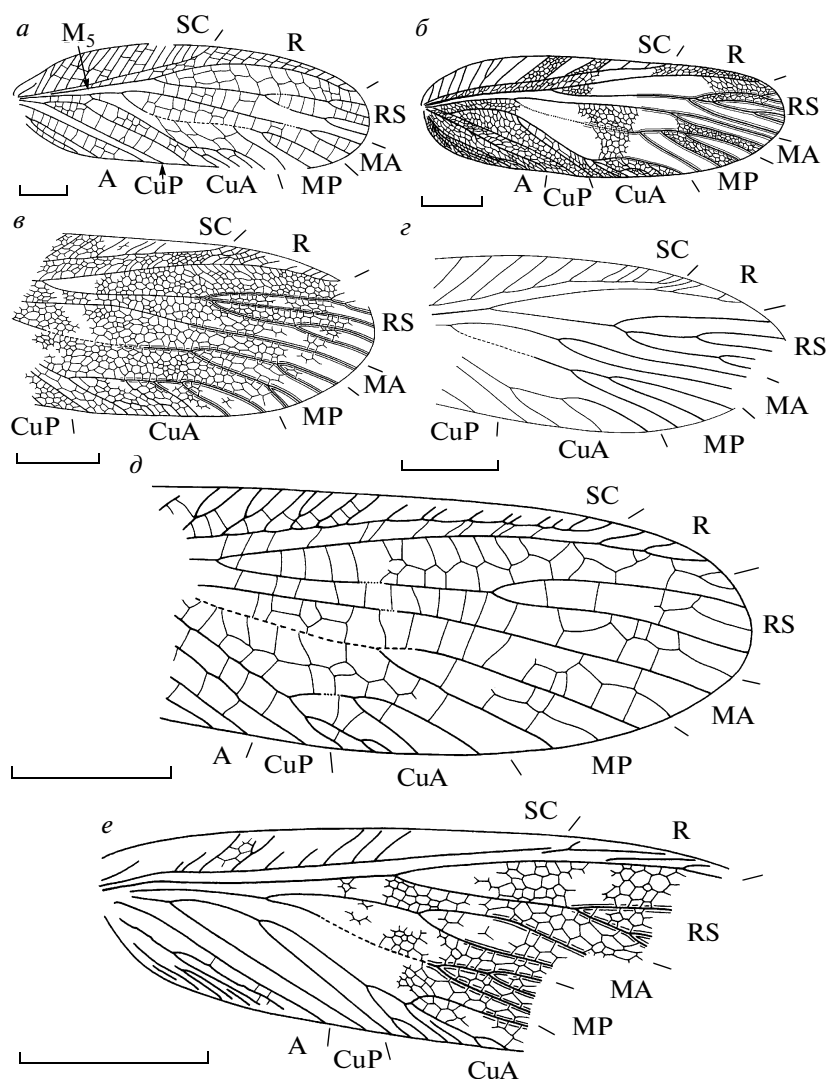


Рис. 2. Карбоновый и пермские представители Epeideigmatidae, передние крылья: *a* – *Turbopterum finum* Kukulová, 1964, голотип DPCU, № 70/1963; местонахождение Обора, сакмарский ярус нижней перми Моравии, Чехия (ориг. реконстр. на основе Kukulová, 1964, рис. 7, табл. III, фиг. 1); *б, в* – *Paraphenopterum unicolor* Storozhenko, 1992: *б* – голотип ПИН, № 3353/331 (из Storozhenko, 1992), *в* – экз. ПИН, № 117/84; местонахождение Сояна, казанский ярус средней перми Архангельской обл., Россия; *г* – *Laurentiaurterum elegantissimum* (Meunier, 1921), голотип MNHN, № DHT-R51181, схема жилкования; местонахождение Комментри, касимовский или гжельский ярус среднего или верхнего карбона Алье, Франция (ориг. рис. по: Bethoux et al., 2005, рис. 10); *д* – *Vilvaptera permyakovae* sp. nov., голотип ПИН, № 1205/1; местонахождение Вильва, артинский ярус нижней перми Пермского края, Россия; *е* – *Tshekardeigma rasnitsyni* sp. nov., голотип ПИН, № 1700/711; местонахождение Чекарда, кунгурский ярус нижней перми Пермского края, Россия. Длина масштабной линейки на рис. 2, *a* соответствует 1 мм, на рис. 2, *б–е* – 5 мм.

и прямые, A_2 беспорядочно ветвится, с пятью основными ветвями.

Размеры в мм: длина переднего крыла – около 30.

Замечания. Переизучение экз. ПИН, № 3353/346, обозначенного как паратип *P. unicolor* (Storozhenko, 1992), показало, что CuA у этого экземпляра ветвится в дистальной трети, что не характерно для Epeideigmatidae. Широкое костальное поле, поздно и беспорядочно ветвящаяся CuA , не разделенная на CuA_1 и CuA_2 , смена знака на RS, MA,

MP и дистальной ветви CuA_1 и поперечные жилки, образующие архедиктий, характерны для семейства Protoblattinidae Meunier, 1909 из верхнего карбона Франции (Bethoux et al., 2005). Экз. ПИН, № 3353/346, вероятно, принадлежит к неопisanному представителю этого семейства, ранее не известного из местонахождения Сояна.

Материал. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 117/84, неполное переднее крыло из того же местонахождения.

Род *Laurentiaupterum* Béthoux, Nel, Lapeyre et Gand, 2005

Laurentiaupterum: Béthoux et al., 2005, с. 133.

Типовой вид — *Polyetes elegantissimus* Meunier, 1921.

Диагноз. Передний край крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS в 3.5 раза шире субкостального, SC заканчивается в дистальной четверти крыла. Основание RS расположено в базальной трети крыла. Дистальные ветви RS не выходят на передний край крыла. Стволы RS, MA и дистальная ветвь CuA₁ в дистальной трети крыла меняют знак с выпуклого на вогнутый. Поперечные жилки простые и образующие два и более ряда ячеек, в интеррадиальном поле образуют архедиктий.

Видовой состав. Типовой вид из верхнего карбона Франции.

***Laurentiaupterum elegantissimum* (Meunier, 1921)**

Polyetes elegantissimus: Meunier, 1921, с. 74, рис. 9.

Laurentiaupterum elegantissimum: Béthoux et al., 2005, с. 133, рис. 10.

Голотип — MNHN, № DHT-R51181, прямой и обратный отпечаток неполного переднего крыла; Франция, департамент Алье, местонахождение Комментри; верхний карбон, стефанский ярус В—С, верхняя угленосная толща бассейна Комментри.

Размеры в мм: длина переднего крыла — около 26.

Род *Vilvaptera* Aristov, gen. nov.

Название рода от местонахождения Вильва и pteron *grec.* — крыло. Род женский.

Типовой вид — *V. permyakovae* sp. nov.

Диагноз. Передний край крыла прямой. Костальное поле у основания RS в 2 раза шире субкостального, SC заканчивается в дистальной четверти крыла. Основание RS расположено в базальной четверти крыла. Стволы RS, MA и дистальная ветвь CuA₁ в дистальной половине крыла вогнутые. CuA₁ образует короткий неправильный гребень ветвей. Поперечные жилки простые и образуют два ряда ячеек.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. См. определительную таблицу.

***Vilvaptera permyakovae* Aristov, sp. nov.**

Табл. VI, фиг. 3

Название вида в честь Е.В. Пермяковой.

Голотип — ПИН, № 1205/1, прямой и обратный отпечаток неполного переднего крыла; Россия, Пермский край, Чусовской р-н, левый берег р. Вильва в 6 км севернее станции Чусовая, местонахождение Вильва; нижняя пермь, артинский ярус.

Описание (рис. 2, д). SC с простыми и дихотомирующими прямыми передними ветвями, заканчивается в дистальной четверти крыла. R с двумя простыми вогнутыми передними ветвями. RS начинается в базальной трети крыла, ветвится в дистальной трети крыла, с двумя ветвями. MA простая, MP десклеротизована посередине, у середины крыла разделяется на две ветви. CuA₁ с пятью ветвями, образующими неправильный гребень. У середины крыла ствол RS меняет знак с выпуклого на вогнутый, MA и MP меняют знак с нейтрального на вогнутый. Дистальная дихотомирующая ветвь CuA₁ у основания меняет знак с выпуклого на вогнутый, остальные ветви CuA выпуклые.

Размеры в мм: длина переднего крыла — около 22.

Материал. Голотип.

Род *Tshekardeigma* Aristov, gen. nov.

Название рода от местонахождения Чекарда и рода *Epideigma*. Род женский.

Типовой вид — *Tsh. rasnitsyni* sp. nov.

Диагноз. Передний край крыла слабывыпуклый. Костальное поле у основания RS в 2.5 раза шире субкостального, SC заканчивается у дистальной четверти крыла. Основание RS расположено перед серединой крыла. Дистальные ветви RS не выходят на передний край крыла. M₅ не выражена. Ветви RS, MA, MP и дистальная ветвь CuA₁ в дистальной трети крыла выпуклые, расположены на вогнутых участках мембраны. A₂ беспорядочно ветвится, с большим количеством тесно сближенных ветвей. Поперечные жилки простые и образуют два—три ряда ячеек.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. См. определительную таблицу.

***Tshekardeigma rasnitsyni* Aristov, sp. nov.**

Табл. VI, фиг. 4

Название вида в честь палеоэнтомолога А.П. Расницына.

Голотип — ПИН, № 1700/711, прямой и обратный отпечаток неполного переднего крыла; Россия, Пермский край, Суксунский р-н, левый берег р. Сылва у устья р. Чекарда, местонахождение Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Описание (рис. 2, е). SC с простыми и дихотомирующими передними ветвями, заканчивается перед дистальной четвертью крыла. Передние ветви R могут быть очень длинными. RS начинается у середины крыла, с тремя или более ветвями. MA ветвится за основанием RS, сближена с RS после развилка, двумя или более ветвями. MP десклеротизована посередине, с тремя ветвями. CuA₁ с семью или более ветвями. Ветви RS переходят на вогнутые участки мембраны на первом развилке в дистальной

четверти крыла, МА и МР — в дистальной трети. Из всех ветвей CuA_1 на вогнутой мембране расположена только вершина простой дистальной ветви. CuP и A_1 прямые и простые.

Размеры в мм: длина переднего крыла — около 20.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Стороженко С.Ю. Систематика, филогения и эволюция гриллоблаттидовых насекомых (Insecta: Grylloblattida). Владивосток: Дальнаука, 1998. 207 с.
- Aristov D.S. The fauna of grylloblattid insects (Grylloblattida) of the Lower Permian locality of Tsherkarda // Paleontol. J. 2004. V. 38. Suppl. 2. P. 80–145.
- Beckemeyer R. J. Raaschiidae (Grylloblattida: Protoperlina), a new insect family from the Lower Permian Wellington Formation of Noble County, Oklahoma // J. Kansas Entomol. Soc. 2004. V. 77. № 3. P. 215–221.
- Béthoux O. Emptying the Paleozoic wastebasket for insects: members of a Carboniferous “protorthopterous family” assigned to natural group // Alavesia. 2007. V. 1. P. 41–48.
- Béthoux O., Nel A., Lapeyrie J., Gand G. New data of Paleozoic grylloblattid insects (Neoptera) // J. Paleontol. 2005. V. 79. № 1. P. 125–138.
- Brongniart C. Recherches pour servir à l'histoire des insectes fossils des temps primaires précédés d'une tude sur la nervation des ailes des insectes // Bull. Soc. Industr. Min. Saint-Etienne. 1893. V. 3. № 7. P. 124–615.
- Carpenter F.M. Carboniferous insects from Pennsylvania in the Carnegie Museum and the Museum of Comparative Zoology // Ann. Carnegie Mus. 1934. V. 21. P. 323–341.
- Carpenter F.M. Superclass Hexapoda // Treatise on invertebrate paleontology. Part R, Arthropoda 4, 3/4. Boulder, Colorado: 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 s.
- Handlirsch A. New Paleozoic insects from the vicinity of Mazon Creek, Illinois // Amer. J. Sci. 1911. V. 31. P. 297–377.
- Handlirsch A. Revision der Paläozoischen Insekten // Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. 1919. Bd 96. P. 1–82.
- Handlirsch A. Handbuch der Entomologie. Vol. III. Paläontologie. Jena: Fischer, 1920. 451 p.
- Handlirsch A. Fossilium Catalogus. I: Animalia. Pars 16: Insecta palaeozoica. Berlin: W. Junk, 1922. 230 p.
- Kukalová J. Permian insects of Moravia. Pt. 2. Liomopteridae // Sbor. geol. věd paleontol. 1964. T. 3. P. 39–118.
- Lameere A. Révision sommaire des insectes fossiles du Stéphanien de Commentry // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. 1917. V. 23. P. 141–200.
- Meunier F. Quatrième note sur de nouveaux insectes de Stéphanien de Commentry // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. 1908. V. 14. P. 244–249.
- Meunier F. Insectes du Stéphanien de Commentry (Sixième note) // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. 1909. V. 15. № 1. P. 40–49.
- Meunier F. Nouveaux insectes du houiller de Commentry // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. 1911. V. 17. № 3. P. 117–127.
- Meunier F. Nouvelles recherches sur les insectes du terrain houiller de Commentry (Allier). Deuxième partie // Ann. Paléontol. 1912. V. 7. P. 3–19.
- Meunier F. Nouvelles recherches sur les insectes du bassin houiller de Commentry // Ann. Paléontol. 1921. V. 10. P. 59–168.
- Storozhenko S.Yu. Permian fossil insects of North-East Europe: new Liomopterids (Grylloblattida: Liomopteridae and Phenopteridae) // Dtsch. entomol. Z. 1992. Bd 39. H. 1–3. P. 209–220.
- Storozhenko S.Yu. Order Grylloblattida Walker, 1914 // History of Insects. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 278–281.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1, 2. *Paraphenopterum unicolor* Storozhenko, 1992: 1 — голотип ПИН, № 3353/331, 2 — экз. ПИН, № 117/84, передние крылья; местонахождение Сояна, казанский ярус средней перми Архангельской обл., Россия. Длина масштабной линейки на фиг. 1–4 соответствует 5 мм.

Фиг. 3. *Vilvaptera permyakovae* sp. nov., голотип ПИН, № 1205/1, переднее крыло; местонахождение Вильва, артинский ярус нижней перми Пермского края, Россия.

Фиг. 4. *Tshekardeigma rasnitsyni* sp. nov., голотип ПИН, № 1700/711, переднее крыло; местонахождение Чекарда, кунгурский ярус нижней перми Пермского края, Россия.

Revision of the Family Epideigmatidae (Insecta: Grylloblattida)

D. S. Aristov

The family Epideigmatidae is revised. New members of this family from the Lower Permian of Russia: *Vilvaptera permyakovae*, gen. et sp. nov. (Vilva locality, Artinskian Stage, Perm Region) and *Tshekardeigma rasnitsyni*, gen. et sp. nov. (Chekarda locality, Kungurian Stage, Perm Region) are described. *Paraphenopterum unicolor* Storozhenko, 1992 (Soyana locality, Kazanian Stage, Arkhangelsk Region) is redescribed. The family Stenoneuritidae is regarded as a synonym of Epideigmatidae; the genera *Fayoliella* Meunier, 1908 (Upper Carboniferous of France), *Fabreciella* Carpenter, 1934 (Upper Carboniferous of the USA), and *Turbopterum* Kukalová, 1964 (Lower Permian of the Czech Republic) are transferred to Epideigmatidae. *Fabreciella allegheniensis* Carpenter, 1934 is synonymized under *F. pennsylvanica* Carpenter, 1934.

Keywords: Insecta, Grylloblattida, Epideigmatidae, new taxa, Carboniferous, Permian.

