ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, № 3, с. 49–53

УДК 565.7:551.736.2(470.1)

НОВЫЙ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ ВИДЫ BLATTINOPSIDAE (INSECTA: BLATTINOPSIDA) ИЗ СРЕДНЕЙ ПЕРМИ РОССИИ

© 2021 г. Д. С. Аристов[a, b, *], А. П. Расницын[a, c, **]

[a] Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия
[b] Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия
[c] Музей естественной истории, Лондон, Великобритания
*e-mail: danil_aristov@mail.ru
**e-mail: alex.rasnitsyn@gmail.com

Поступила в редакцию 31.08.2020 г.
После доработки 11.09.2020 г.
Принята к публикации 11.09.2020 г.

Рассмотрена фауна блаттинопсидовых насекомых из местонахождений Сояна и Тихие Горы (средняя пермь России). Описан Glaphyrophlebia iva sp. nov. из местонахождения Сояна. Переописаны G. subcostalis (Martynov, 1928) из Сояны и G. rossica (Martynov, 1930), nom. ressur. из Тихих Гор.

Ключевые слова: Insecta, Blattinopsida, Blattinopsidae, средняя пермь, Россия

DOI: 10.31857/S0031031X21030053

Небольшой палеозойский отряд Blattinopsida включает в себя одно семейство и два рода: Blattinopsis Giebel, 1867 и Glaphyrophlebia Handlirsch, 1906 с 12 и 15 видами, соответственно, распространенными в позднем карбоне и в ранней и начале средней перми [Hörnschemeyer, Stapf, 2001; Beckemeyer, 2013; Аристов, 2015, и настоящая работа; другие роды, указанные в составе семейства (Hörnschemeyer, Stapf, 2001; Béthoux, Jarzembowski, 2010), по нашему мнению, требуют дополнительного обоснования для отнесения к Blattinopsidae]. Отряд Blattinopsida выделен сравнительно недавно (Родендорф, 1977), до этого, а нередко и сейчас, семейство Blattinopsidae включается в отряды Protoblattodea или Protorthoptera (Основы ..., 1962; Carpenter, 1992; Hörnschemeyer, Stapf, 2001 и др.). Эта своеобразная группа вместе с другим небольшим позднепалеозойским отрядом Caloneurida занимает важное положение у корней огромного ствола Cimiciformes + Scarabaeiformes или Paraneoptera + Oligoneoptera в системе Мартынова–Родендорфа (Расницын, 1980а; Rasnitsyn, 2002).

Первые представители отряда Blattinopsida появляются в верхнем карбоне и известны из отложений Северной Америки и Европы (Hörnschemeyer, Stapf, 2001; Rasnitsyn, 2002). В ассельских отложениях Германии разнообразие блаттинопсидовых возрастает, при этом они составляют 11% остатков насекомых (Hörnschemeyer, 1999). В одновозрастных отложениях Чехии и кунгурских местонахождениях США и России Blattinopsidae представлены единичными видами (Kukalová, 1965; Beckemeyer, 2013; Аристов, 2015), составляющими менее 1% остатков насекомых (Beckemeyer, Hall, 2007; наши данные). В роудских, ранее уфимских (Лозовский и др., 2009), отложениях России возрастает доля блаттинопсид среди насекомых. Она составляет от 12% (воркутская серия Печорского бассейна) до 22% (местонахождение Тюлькино). В низах казанского яруса наблюдается падение доли и разнообразия отряда, более молодые его представители неизвестны. Ниже рассматриваются фауны российских местонахождений этого возраста (Сояна и Тихие Горы). В первом местонахождении известно два вида блаттинопсидовых, во втором – один. В обоих местонахождениях Blattinopsidae составляют менее 1% остатков насекомых. Подробнее о стратиграфии и палеонтологической характеристике Сояны и Тихих Гор см., соответственно, Naugolnykh (2015) и Наугольных, Пономаренко (2010).

На границе ранней и поздней казани происходит существенная смена фаун насекомых. Среди отрядов фитофагов, появившихся в карбоне (Caloneurida, Hypoperlida, Dictyoneurida, Mischopterida, Diaphanopterida и Blattinopsida), на этой границе вымирает 47% семейств, в том числе и Blattinopsidae, единственное семейство отряда. Остальные отряды, кроме Caloneurida и Hypoperlida, представлены после ранней казани единичными находками (Rasnitsyn et al., 2015). Возможно, это связано с аридизацией климата и сменой

типов захоронения с прибрежно-морских на внутриконтинентальные (Щербаков, 2008).

На этой же границе происходит и существенное обновление состава флоры (С.В. Наугольных, личн. сообщ., 2019). Полностью исчезают последние реликтовые представители крупных каламитов Calamites gigas Brongniart, 1828, имевших ксерофильные адаптации и, по всей видимости, представлявших собой фреатофиты, растения с глубоко расположенной корневой системой, использующие в качестве источника влаги грунтовые воды (Наугольных, 2005). Понижается видовое разнообразие гигро- и гидрофильных хвощевидных родов Paracalamites Zalessky, 1932 и Paracalamitina Zalessky, 1934 (о таксономическом статусе и экологических предпочтениях последнего рода см. Zalessky, 1934 и Naugolnykh, 2002) и папоротников (Есаулова, 1986). Заметно сокращается видовое разнообразие пельтаспермовых и гингофитов. При этом, в количественном отношении их представленность на фоне понижения разнообразия, напротив, увеличивается (аналитические данные см.: Есаулова, 1986, с. 43, рис. 9).

Все это могло послужить причиной вымирания блаттинопсидовых. Во всяком случае, из крупнейших (как и из всех остальных) верхнепермских местонахождений Исады (северодвинский ярус Вологодской обл. России) и Бельмонт (чаньсиньский ярус Нового Южного Уэльса, Австралия) блаттинопсиды неизвестны. При этом в этих местонахождениях найдены представители ряда отрядов, считавшихся вымершими после средней перми (Aristov et al., 2013).

Авторы признательны С.В. Наугольных (ГИН РАН) и А.Г. Пономаренко (ПИН РАН) за важные замечания по тексту рукописи, С.В. Наугольных – также за консультацию по смене флоры в середине казанского века.

ОТРЯД BLATTINOPSIDA

СЕМЕЙСТВО BLATTINOPSIDAE BOLTON, 1925

Род Glaphyrophlebia Handlirsch, 1906

Glaphyrophlebia subcostalis (Martynov, 1928)

Табл. X, фиг. 1–5 (см. вклейку)

Sindonopsis subcostalis: Martynov, 1928, с. 61, табл. XII, фиг. 3; Handlirsch, 1937, с. 120.

Sindonopsis reducta: Martynov, 1928, с. 61, табл. VII, фиг. 7; Handlirsch, 1937, с. 120; сведено в синонимы: Расницын, 1980б, с. 40; Hörnschemeyer, Stapf, 2001, с. 85.

Glaphyrophlebia subcostalis: Расницын, 1980б, с. 40; Rasnitsyn, 2002, с. 108, рис. 110b, c; Hörnschemeyer, Stapf, 2001, с. 85; Голубев и др., 2007, с. 232.

Голотип – ПИН, № 2050/18; отпечаток дистальной половины заднего крыла; Архангельская обл., прав. берег р. Сояна в 56–60 км от устья; средняя пермь, казанский ярус, нижнеказанский подъярус, ивагорские слои.

Описание (рис. 1, *а–д*). Мелкие насекомые с широкими передними крыльями (длина переднего крыла в 2.7 раза больше ширины). Переднее крыло с прекостальной лопастью (расширение основания костального поля, отделенное от остальной его части складкой). Передний край крыла выпуклый до его середины, далее слабовогнутый. Вершина крыла смещена к его переднему краю. Костальное поле у основания RS в 1.3 раза уже субкостального. SC с простыми передними ветвями, заканчивается у середины крыла, ее вершина резко изогнута вперед параллельно ветвям. Ствол R до и после основания RS изогнут S-образно. RS начинается сразу за базальной третью крыла, отходит от R одним стволом, гребенчатый назад, с пятью–шестью простыми основными ветвями и 10–13 окончаниями. M_5 впадает в CuA после ее разделения на ветви; M простая, с коротким концевым развилком, у середины крыла не параллельна его заднему краю. CuA начинает ветвиться до впадения M_5, задняя (отходящая до впадения M_5) ветвь простая или с двумя ветвями, не параллельна стволу CuA. Передняя ветвится беспорядочно, с 13–14 ветвями. CuP слабо изогнута к заднему краю крыла. Анальная область ланцетовидная, слабовыпуклая, отделена от ремигиума (основной части крыла) глубокой подвижной складкой вдоль CuP, т.е., преобразована в клавус в понимании А.В. Горохова (2004). A_1 в основании с короткой слепой веткой вперед и с коротким концевым развилком, A_2 с несколькими ветвями, с 13–15 окончаниями. Поперечные жилки простые и образующие двойной ряд ячеек между A_1 и A_2. Окраска в виде полосы вдоль вершины и заднего края, клавус окрашен целиком. Нодальная линия слабо изогнута, хорошо заметна как тонкая складка от R до CuA.

Передний край заднего крыла вогнут в основании, далее слабовыпуклый, вершина закругленная. Субкостальное поле очень узкое, SC заканчивается перед серединой крыла, с небольшим количеством простых, пологих передних ветвей. R слабо S-образно изогнут, за вершиной SC с короткими, частыми, прямыми передними ветвями. RS лишен собственного основания [если только оно не было в самом основании крыла; видимое двойное основание M у экз. (на рис. 1, *д*) – вероятно индивидуальное уклонение, скорее всего анастомоз ветвей]. RS изогнут S-образно, гребенчатый назад, его граница с M не ясна, RS + M с девятью или более основными ветвями, некоторые ветви, выходящие на задний край крыла, с концевыми развилками. CuA плавно изогнута в основании, далее прямая, гребенчатая назад, с четырьмя-пятью тонкими задними ветвями. CuP слабо S-образно изогнута, простая или с короткой, тонкой, слепой ветвью в кубитальном поле. A_1 изогнута S-образно, с тонкими, частью слепыми задними

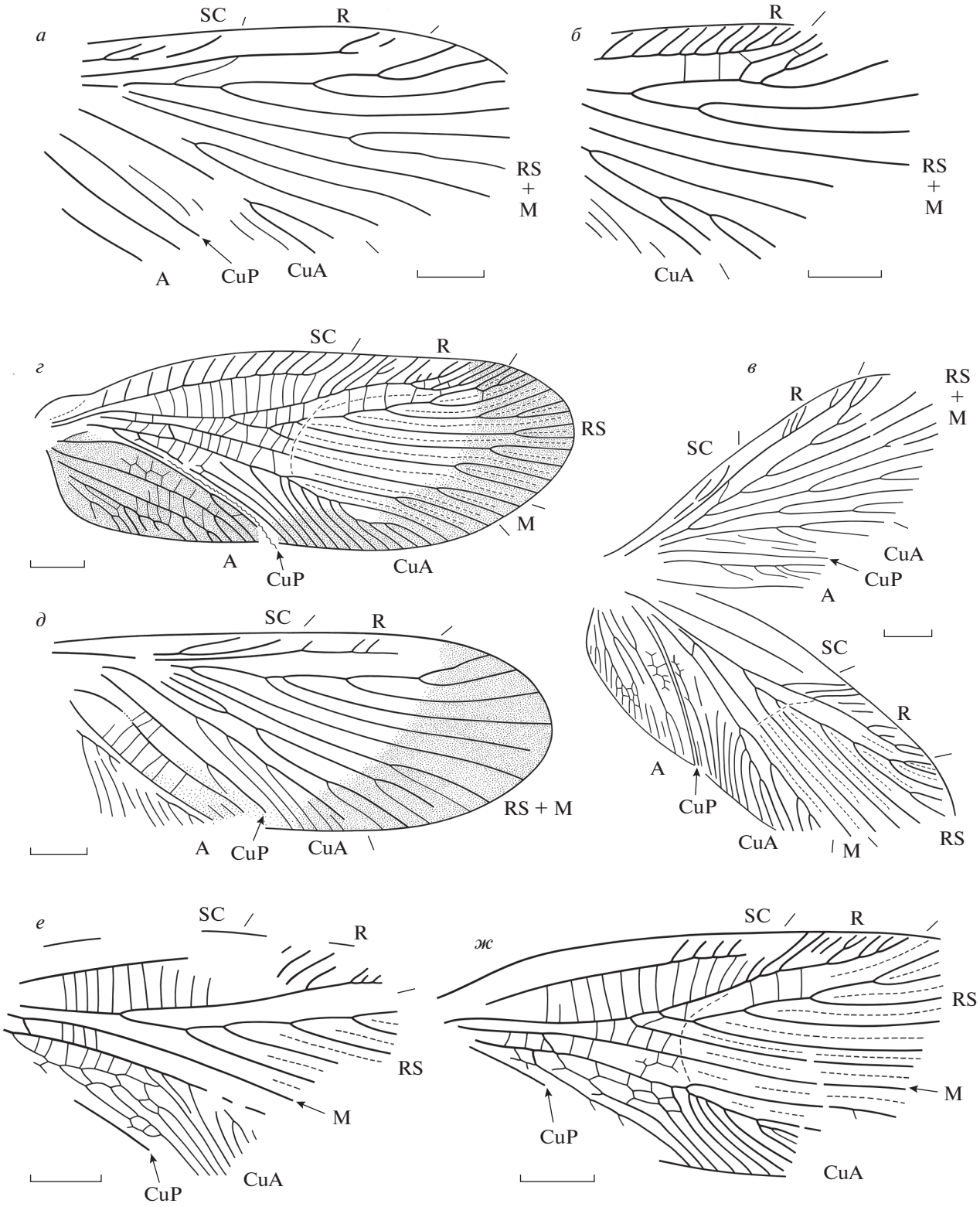

Рис. 1. Представители семейства Blattinopsidae из средней перми России: *а–д* – Glaphyrophlebia subcostalis (Martynov, 1928): *а* – голотип ПИН, № 2050/18, переднее крыло; *б* – экз. ПИН, № 2050/19 (голотип Sindonopsis reducta Martynov, 1928), переднее крыло; *в* – экз. ПИН, № 3353/198, переднее и заднее крылья; *г* – реконструкция переднего крыла на основе экз. ПИН, №№ 3353/203 и 210; *д* – экз. ПИН, № 3353/200, заднее крыло; местонахождение Сояна; *е* – Glaphyrophlebia rossica (Martynov, 1931) nom. ressur., голотип ПИН, № 2295/113; местонахождение Тихие Горы; *ж* – Glaphyrophlebia iva sp. nov., голотип ПИН, № 2455/128, переднее крыло; местонахождение Сояна. Длина масштабной линейки на *а*, *б*, *г–ж* соответствует 1 мм, на *в* – 2 мм.

ветвями. A_2 простая, изогнута к заднему краю крыла. A_3 (югальная жилка) с задним гребнем тонких ветвей. Поперечные жилки простые, окраска вдоль вершины и заднего края крыла.

Размеры в мм: длина переднего крыла 10–11, заднего 8–9.

Материал. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 2050/19 (голотип Sindonopsis reducta Martynov, 1928) и экз. ПИН, №№ 3353/198, 200, 203 и 210 из того же местонахождения.

Glaphyrophlebia rossica (Martynov, 1931) nom. ressur.

Табл. X, фиг. 6

Sidon rossicum: Martynov, 1931, с. 154, рис. 4.

Glaphyrophlebia rossicum: Carpenter, 1966, с. 70; сведен в синонимы к Glaphyrophlebia subcostalis: Расницын, 1980б, с. 40.

Голотип – ПИН, № 2295/113; Татарстан, Менделеевский р-н, прав. берег р. Кама у пристани Тихие горы, местонахождение Тихие Горы; средняя пермь, казанский ярус, нижнеказанский подъярус, лингуловые слои байтуганской свиты.

Описание (рис. 1, *е*). Мелкие насекомые. Передний край переднего крыла выпуклый посредине. Костальное поле у основания RS в 1.2 раза шире субкостального, SC заканчивается перед серединой крыла. Ствол R до основания RS прямой, далее слабо S-образно изогнут. RS начинается в базальной трети крыла, отходит от R одним стволом, гребенчатый назад, более чем с пятью ветвями. M_5 впадает в CuA после ее разделения на ветви, M до дистальной трети крыла простая, у середины крыла не параллельна его заднему краю. CuA начинает ветвиться до впадения M_5, с более чем 10 окончаниями, ее задняя (отходящая до впадения M_5) ветвь гребенчатая вперед, идет параллельно стволу CuA. Основание CuP прямое. Поперечные жилки простые и образующие двойной ряд ячеек в медиальном поле и в поле между ветвями CuA.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 8.

Замечание. G. rossica был сведен в синонимы к G. subcostalis (Расницын, 1980б). Переописание этих видов показало, что задняя ветвь CuA у G. subcostalis простая у всех многочисленных экземпляров (у G. rossica эта ветвь гребенчатая, см. выше). Это, как и находка этих видов в разных местонахождениях, позволяет нам восстановить G. rossica из синонимов.

Материал. Голотип.

Glaphyrophlebia iva Aristov et Rasnitsyn, sp. nov.

Табл. X, фиг. 7

Название вида от местонахождения Ива-Гора (=Сояна).

Голотип – ПИН, № 2455/128, обратный отпечаток неполного переднего крыла; Архангельская обл., прав. берег р. Сояна в 56–60 км от устья; средняя пермь, казанский ярус, нижнеказанский подъярус, ивагорские слои.

Описание (рис. 1, *ж*). Мелкие насекомые. Передний край переднего крыла слабовогнутый в основании, далее слабовыпуклый. Костальное поле у основания RS в 1.5 раза уже субкостального, SC заканчивается перед серединой крыла. Ствол R до и после оснований RS слабо S-образно изогнут; R с девятью передними ветвями, заканчивается перед дистальной третью крыла. RS начинается на границе базальной трети крыла, отходит от R двумя стволами, передний правильно гребенчатый назад, с пятью основными ветвями, задний до дистальной трети крыла простой. M до дистальной трети крыла простая, у середины крыла параллельна его заднему краю. M_5 впадает в CuA после ее разделения на ветви. Передняя ветвь CuA до нодальной линии простая, задняя не параллельна ее стволу, обильно ветвится; в целом CuA с более чем с 10 ветвями. CuP в средней части прямая. Поперечные жилки простые. Нодальная линия выглядит как слабое вдавление, в остальном как у G. subcostalis.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 10.

Сравнение. Новый вид наиболее близок к G. subcostalis (Martynov, 1928) из местонахождения Сояна, от которого отличается за счет RS, отходящего от R двумя стволами. У G. subcostalis RS отходит от R одним стволом (см. выше).

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристов Д.С. Членистоногие // Жужгова Л.В., Пономарева Г.Ю., Аристов Д.С., Наугольных С.В. Чекарда – местонахождение пермских ископаемых насекомых и растений. Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т, 2015. С. 58–112.

Голубев В.К., Щербаков Д.Е., Аристов Д.С. и др. Тихие Горы. Местонахождение насекомых, рыб и растений казанского яруса // Геологические памятники природы Республики Татарстан / Ред. Ларочкина И.А., Силантьев В.В. Казань: Акварель-Арт, 2007. С. 223–229.

Горохов А.В. Примитивные Titanoptera и ранняя эволюция Polyneoptera // Лекции памяти Н.А. Холодковского. 2004. Вып. 57. № 1. С. 1–54.

Есаулова Н.К. Флора казанского яруса Прикамья. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1986. 174 с.

Лозовский В.Р., Миних М.Г., Грунт Т.А. и др. Уфимский ярус Восточно-Европейской шкалы: статус, валидность, корреляционный потенциал // Стратигр. Геол. корреляция. 2009. Т. 17. № 6. С. 46–58.

Наугольных С.В. Пермский каламит Calamites gigas Brongniart, 1828: морфологическая концепция, палеоэкология и значение для палеофитогеографии и палеоклиматологии // Палеонтол. журн. 2005. № 3. С. 94–103.

Наугольных С.В., Пономаренко А.Г. Предполагаемые следы питания жуков в древесине кониферофита из казанского яруса Прикамья // Палеонтол. журн. 2010. № 4. С. 105–110.

Основы палеонтологии. Членистоногие. Трахейные и хелицеровые / Ред. Родендорф Б.Б. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 560 с.

Расницын А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука, 1980а. 192 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 174).

Расницын А.П. Надотряд Caloneuroidea. Отряд Blattinopsida // Историческое развитие класса насекомых / Ред. Родендорф Б.Б., Расницын А.П. М.: Наука, 1980б. С. 38–41 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 178).

Родендорф Б.Б. О рационализации названий таксонов высокого ранга в зоологии // Палеонтол. журн. 1977. № 2. С. 14–22.

Щербаков Д.Е. О пермских и триасовых энтомофаунах в связи с биогеографией и пермо-триасовым кризисом // Палеонтол. журн. 2008. № 1. С. 15–32.

Aristov D.S., Bashkuev A.S., Golubev V.K. et al. Fossil insects of the Middle and Upper Permian of European Russia // Paleontol. J. 2013. V. 47. № 7. P. 641–832.

Beckemeyer R.J. A new species of Glaphyrophlebia Handlirsch, 1906 (Insecta: Neoptera: Blattinopsidae) from the Lower Permian Wellington Formation of Noble County, Oklahoma, USA // The Carboniferous-Permian Transition. Bull. New Mexico Mus. Natur. Hist. and Sci. 2013. V. 60. P. 7–11.

Beckemeyer R.J., Hall J.D. The entomofauna of the Lower Permian fossil insect beds of Kansas and Oklahoma, USA // Afr. Invertebr. 2007. V. 48. № 1. P. 23–39.

Béthoux O., Jarzembowski E.A. New basal neopterans from Writhlington (UK, Pennsylvanian) // Alavesia. 2010. V. 3. P. 87–96.

Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas. Pt 11. The orders Protorthoptera and Orthoptera // Psyche. 1966. V. 73. P. 46–88.

Carpenter F.M. Superclass Hexapoda // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. 4: Arthropoda, Vol. 3–4 / Eds. Moore R.C. et al. Boulder; Lawrence: Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas Press, 1992. 655 p.

Handlirsh A. Neue Untersuchungen uber die Fossilen Insecten. I. Teil // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1937. Bd 48. P. 1–140.

Hörnschemeyer T. Fossil insects from the Lower Permian of Niedermoschel (Germany) // Proc. 1st Intern. Palaeoentoemol. Conf. Moscow. 1998. Bratislava: AMBA projects, 1999. P. 57–60.

Hörnschemeyer T., Stapf H. Review of Blattinopsidae (Protorthoptera) with description of new species from the Lower Permian of Niedermoschel (Germany) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abhandl. 2001. V. 221. № 1. P. 81–109.

Kukalová J. Permian Protelytroptera, Coleoptera and Protorthoptera (Insecta) of Moravia // Sborn. Geol. Ved, Paleontol. 1965. V. 6. P. 61–95.

Martynov A. Permian fossil insects of North-East Europe // Тр. Геол. Муз. АН СССР. 1928. Т. 4. С. 37–130.

Martynov A. New Permian insects from Tikhie Gory. II. Neoptera (exluding Miomoptera) // Тр. Геол. Муз. АН СССР. 1931. Т. 8. С. 149–212.

Naugolnykh S.V. Paracalamitina striata – a newly reconstructed equisetophyte from the Permian of Angaraland // J. Paleontol. 2002. V. 76. № 2. С. 377–385.

Naugolnykh S.V. Fossil flora from the Kazanian (Middle Permian) Iva-Gora locality, Soyana river, Arkhangelsk Region, Russia // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 11. P. 1193–1205.

Rasnitsyn A.P. Order Blattinopsida Bolton, 1906 // History of Insects / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.Q. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 106.

Rasnitsyn A.P., Aristov D.S., Rasnitsyn D.A. Dynamics of the taxonomic diversity of insects in the Early and Middle Permian // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 12. P. 1282–1309.

Zalessky M.D. Observations sur les végétaux permiens du bassin de la Petchora. I. // Bull. Acad. Sci. USSR. 1934. № 1–2. P. 241–290.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1–5. Glaphyrophlebia subcostalis (Martynov, 1928): 1 – голотип ПИН, № 2050/18, переднее крыло; 2 – экз. ПИН, № 2050/19, переднее крыло; 3 – экз. ПИН, № 3353/198, переднее и заднее крылья; 4 – переднее крыло; 5 – экз. ПИН, № 3353/200, заднее крыло; местонахождение Сояна; средняя пермь.

Фиг. 6. Glaphyrophlebia rossica (Martynov, 1931) nom. ressur., голотип ПИН, № 2295/113; местонахождение Тихие Горы; средняя пермь.

Фиг. 7. Glaphyrophlebia iva, sp. nov., голотип ПИН, № 2455/128, переднее крыло; местонахождение Сояна; средняя пермь.

New and Little Known Blattinopsidae (Insecta: Blattinopsida) from Middle Permian of Russia

D. S. Aristov, A. P. Rasnitsyn

Fauna of the insect order Blattinopsida in the fossil sites Soyana and Tikhie Gory (Middle Permian of Russia) is considered. *Glaphyrophlebia iva* sp. nov. from Soyana is described, *G. subcostalis* (Martynov, 1928) from Soyana and *G. rossica* (Martynov, 1930), nom. ressur. from Tikhie Gory are redescribed, and *G. rossicum* is resurrected from a synonym of *G. subcostalis*.

Keywords: Insecta, Blattinopsida, Blattinopsidae, Middle Permian, Russia
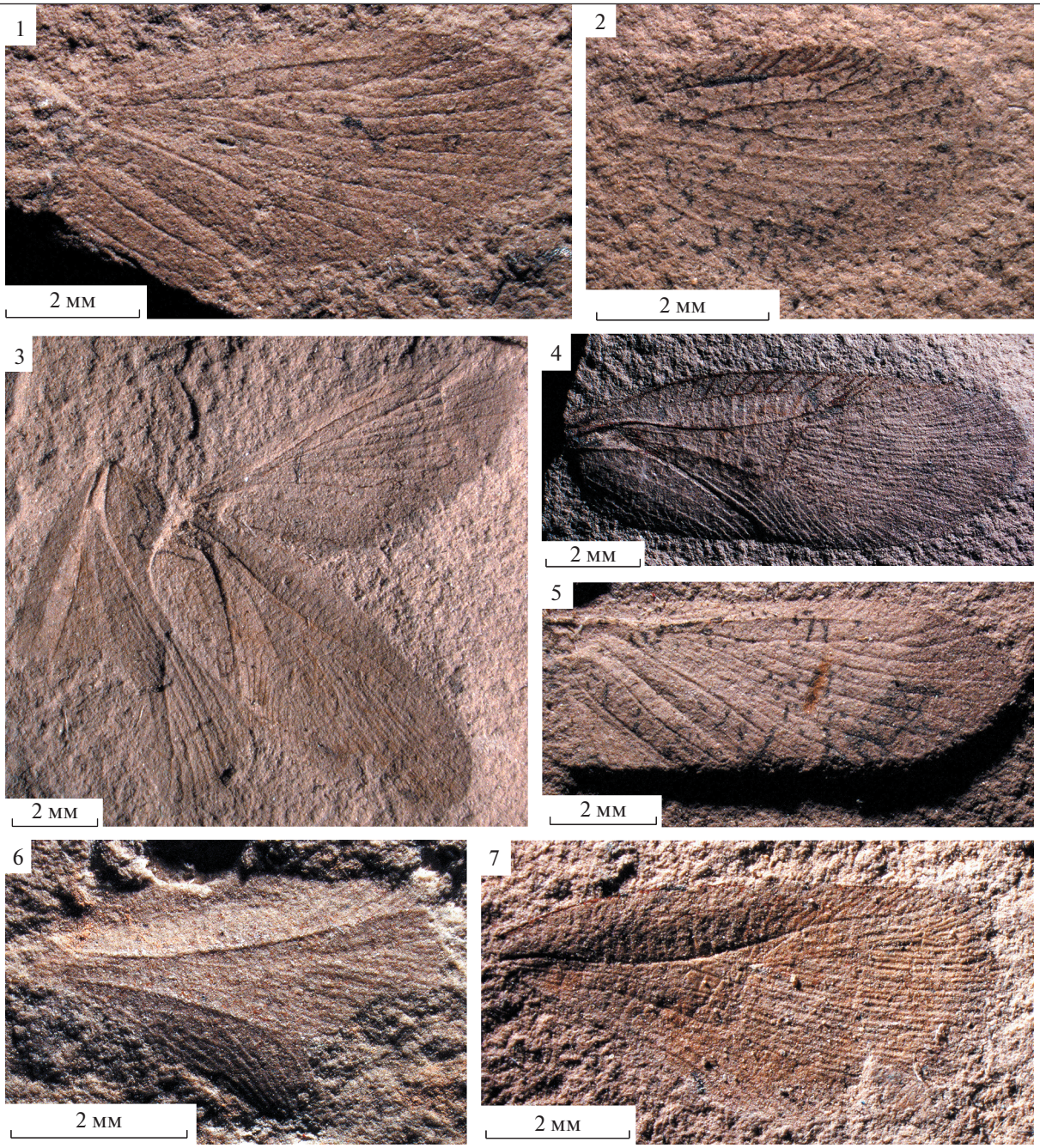
Таблица X