

УДК 595.73:551.736(470)

НОВЫЕ ГРИЛЛОНОВЫЕ НАСЕКОМЫЕ (INSECTA: GRYLLONES) ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ БАБИЙ КАМЕНЬ (ВЕРХНЯЯ ПЕРМЬ РОССИИ).

2. ОТРЯД RECVLIDA И GRYLLONES INCERTAE ORDINIS

© 2020 г. Д. С. Аристов^{a, b, *}

^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия

*e-mail: danil_aristov@mail.ru

Поступила в редакцию 07.03.2019 г.

После доработки 05.04.2019 г.

Принята к публикации 05.04.2019 г.

Из верхнепермского местонахождения Бабий Камень (вятский ярус России) описаны новые таксоны отряда Reculida (Insecta: Gryllones): имаго *Chauliodites babyi* sp. nov. (семейство Chaulioditidae), *Stegopterum kabalum* sp. nov., *S. pashka* sp. nov., *Permoshurabia tshasha* sp. nov., *Permuliercula chimaera* gen. et sp. nov. (семейство Geinitziidae), *Khosara ultima* sp. nov. (семейство Liomopteridae), *Permotoma aba* gen. et sp. nov. (семейство Skaliciidae) и нимфа *Tarakanikha satura* gen. et sp. nov. (Gryllones incertae ordinis). *Shurabia annosa* Aristov, 2004 переописан и отнесен к роду *Geinitzia*.

Ключевые слова: Россия, верхняя пермь, Insecta, Eoblattida, Reculida, Gryllones incertae ordinis, new taxa

DOI: 10.31857/S0031031X20020026

Данная статья является продолжением работы по описанию гриллоновых насекомых из местонахождения Бабий Камень (тараканихинские и кедровские слои мальцевской свиты). Это местонахождение расположено в Кемеровской обл. России и относится к вятскому ярусу верхней перми (Садовников, 2016). По мнению других авторов (Щербаков, 2008), Бабий Камень имеет нижнетриасовый возраст. В первой части данной работы (Аристов, 2020) были рассмотрены эоблаттидовые насекомые. Ниже рассматриваются представители отряда Reculida, принадлежащего к надотряду Blattidea инфракласса Gryllones, и нимфа неясного положения, относящаяся к этому же инфраклассу. Кроме того, рассмотрена фауна всех гриллоновых насекомых местонахождения Бабий Камень и проведено ее сравнение с другими позднепермскими, ранне- и среднетриасовыми фаунами.

Инфракласс Gryllones представлен в Бабьем Камне прямокрылообразными и тараканообразными гриллоновыми насекомыми. К первым относятся прямокрылые Mesoedischidae (Горохов, 2005). Тараканообразные (состав надотряда дан по: Aristov, 2015a) представлены эоблаттидовыми (Аристов, 2020) и их потомками: тараканами (Blattida: Subioblattidae: Rasnitsyn et al., 2013), ре-

кулидовыми (см. ниже) и эмбиями (Embiida: Alexarasniidae: Shcherbakov, 2015).

Фауна рекулидовых насекомых (Insecta: Reculida) кедровских слоев Бабьего Камня до настоящего момента включала два рода и четыре вида семейства Chaulioditidae (Аристов, 2003) и один род с одним видом семейства Geinitziidae (Аристов, 2004). Ниже описаны еще один вид Chaulioditidae, четыре вида, относящихся к трем родам семейства Geinitziidae и по одному представителю Liomopteridae и Skaliciidae. Из перечисленных семейств Chaulioditidae и Geinitziidae известны как из перми, так и из триаса, а Skaliciidae и Liomopteridae – только из перми (Rasnitsyn et al., 2013). Кроме того, описана нимфа неясного положения, отнесенная нами к гриллоновым насекомым, – *Tarakanikha satura* gen. et sp. nov., которая была найдена в тараканихинских слоях мальцевской свиты. Эти слои древнее кедровских, но также относятся к местонахождению Бабий Камень. Кроме этой нимфы, в тараканихинских слоях найдено переднее крыло хаулиодитиды *Chauliodites*, не отличающееся от *Ch. cancellatus* (Aristov, 2003), описанного из кедровских слоев (Аристов, 2003). По количеству экземпляров доминируют Chaulioditidae – 68% (два рода, пять видов), меньше Geinitziidae – 27% (четы-

ре рода, шесть видов), Skaliciidae и Liomopteridae единичны – 3 и 2%, соответственно (по одному роду и виду).

По составу с Бабьим Камнем сходны разновозрастные фауны рекулидовых Тунгусского бассейна (вятский ярус Кемеровской обл. России: Садовников, 2016). В местонахождениях Нирунгакан-1, Нижняя Люлюикта-1, Анакит-1 и Анакит-3 найдены Chaulioditidae и Geinitziidae, представленные одним родом с двумя видами каждое (Аристов, 2011). Отсутствие Skaliciidae и Liomopteridae может объясняться меньшим объемом сборов – 62 экз. в Бабьем Камне и 11 экз. в местонахождениях Тунгуски. В Тунгуске доминируют хаулиодитиды, составляющие 82%.

Также Бабий Камень сходен по составу рекулидовых с верхнепермским (северодвинским) местонахождением Исады в Вологодской обл. России (Аристов, 2013b). В этом местонахождении найдены доминирующие Chaulioditidae, составляющие 52% остатков рекулидовых (четыре рода, семь видов), Geinitziidae – 36% (три рода, три вида) и Liomopteridae – 12% (четыре рода, четыре вида). Следует отметить, что доля эоблаттидовых и рекулидовых от всех насекомых в Бабьем Камне заметно выше, чем в Исадах.

Фауна рекулидовых вятских местонахождений Соковка и Балымотиха во Владимирской обл. и Недуброво в Вологодской обл. представлена только Chaulioditidae (Аристов, 2013a). Тот же состав характерен и для нижнетриасовой (оленекской) фауны Петропавловки в Оренбургской обл. России (неопубликованные данные автора) и среднетриасовых (анизийских) местонахождений Германии (Bashkuev et al., 2012) и Франции (Аристов и др., 2011). Бабий Камень выделяется на фоне вятско-анизийских фаун рекулидовых своим относительно высоким разнообразием (наличием Skaliciidae и Liomopteridae). За этим исключением, фауны рекулидовых конца перми и начала триаса существенных различий не имеют.

Из найденных в Бабьем Камне эоблаттидовых Babalidae являются эндемиком (Аристов, 2020), Megakhosaridae и Blattogryllidae достаточно широко распространены как в верхней перми, так и в среднем триасе (Storozhenko, Aristov, 2014). Раннетриасовые эоблаттидовые на сегодняшний день не известны. Комплекс эоблаттидовых Бабьего Камня существенно отличается от Исад по отсутствию палеозойских элементов. В Исадах зарегистрированы последние находки Permotermopsidae, Atactophlebiidae и Sacurgidae (Аристов et al., 2013). Состав эоблаттид из Бабьего Камня, за исключением эндемичных Babalidae, характерен как для вятских Недуброво и местонахождений Тунгусского бассейна, так и для анизийских Вогез. В Недуброво найдены Megakhosaridae (Storozhenko, Aristov, 2014), в местонахождении

Анакит-3 (Тунгусский Бассейн: Аристов, 2011) и Вогезы найдены и Megakhosaridae и Blattogryllidae, в Вогезах, кроме того, обнаружены Mesorthopteridae (Аристов и др., 2011).

Таким образом, за счет последних находок пермских Liomopteridae и Skaliciidae фауна Reculida Бабьего Камня выглядит скорее пермской. Фауна Eoblattida является характерной как для вятского века верхней перми, так и для среднего триаса, и отличается от остальных фаун этого времени наличием эндемичных Babalidae и отсутствием Mesorthopteridae. Остальные гриллоновые насекомые Бабьего Камня – прямокрылые Mesodischiidae, тараканы Subioblattidae и эмбии Alexarasniidae – известны из мезозоя (Rasnitsyn et al., 2013).

Состав описанных в данной работе и ранее (Аристов, 2019) гриллоновых не противоречит отнесению мальцевской свиты Кузбасса к терминальной перми (Yan et al., 2019 и др.). Ранее эти отложения рассматривались как нижнетриасовые (Щербаков, 2008). Сообщество считалось кризисным во многом благодаря доминированию Chaulioditidae, рассматриваемых ранее как “таксон катастроф” (“disaster taxon”), т.е., таксон, характерный для резких смен биоты. Впоследствии было показано широкое распространение этого семейства во временных окрестностях границы перми и триаса, и Chaulioditidae перестали рассматриваться в таком качестве (Пономаренко, 2016).

Фауна гриллоновых насекомых Бабьего Камня содержит как палеозойские, так и постпалеозойские (появившиеся в палеозое и перешедшие в мезозой) элементы с преобладанием последних, представленных семью семействами. Палеозойских семейств только три, включая эндемичных Babalidae (см. выше). Учитывая, что четыре семейства Gryllones являются первыми находками мезозойских групп, по составу фауна представляется скорее мезозойской. Более или менее палеозойской группой выглядят только Reculida. Однако это не свидетельствует о триасовом возрасте местонахождения, поскольку высокая доля постпалеозойских семейств характерна и для вятских местонахождений (Rasnitsyn et al., 2013).

Несмотря на то, что отложения Бабьего Камня формировались во время вулканической активности в Сибири (аргиллиты этого местонахождения имеют туфогенную природу: Shcherbakov, 2015), фауна эоблаттидовых и рекулидовых не выглядит кризисной. В крупнейшем верхнепермском местонахождении Исады на 47 экз. эоблаттидовых приходится шесть семейств, на 50 экз. рекулидовых – три семейства. В Бабьем Камне на 14 экз. Eoblattida приходится три семейства, на 62 экз. Reculida – четыре семейства. То есть разнообразие этих двух местонахождений вполне со-

поставимо. Еще один отряд тараканообразных, эмбии, впервые появляются в Бабьем Камне (семейство Alexarasniidae Shcherbakov, 2015). Для оставшихся тараканообразных, собственно Blattida, по сравнению с более древними и более молодыми местонахождениями, характерно резкое падение их доли в фауне (в Бабьем Камне доля тараканов составляет 3%). При этом в большинстве вятских и оленекских местонахождениях Европейской России тараканы составляют около половины остатков насекомых. Падает и наблюдаемое разнообразие – найденные немногочисленные тараканы относятся к семейству Subioblattidae и являются первой находкой этого семейства (Rasnitsyn et al., 2013). Тараканы Blattulidae из Бабьего Камня указаны в упомянутой работе ошибочно (П. Вшанский, личн. сообщ.). Палеозойско-мезозойские семейства Phylloblattidae, Argentinoblattidae и Caloblattinidae в Бабьем Камне не найдены (Rasnitsyn et al., 2013), что может быть связано с временным резким (на порядок) сокращением количества тараканов. Такая же низкая доля тараканов наблюдается в примерно одновозрастных с Бабьим Камнем местонахождениях Анакит, Недуброво и Залазна (Кемеровская, Вологодская и Кировская обл. России, соответственно).

На сегодняшний день единственная крупная раннетриасовая фауна насекомых – это оленекская Петропавловка в Оренбургской обл. России. Посткризисная фауна большинства гриллоновых этого местонахождения бедна и представлена только неопределенными прямокрылыми, тараканами и рекулидовыми Chaulioditidae (Щербаков и др., 2019).

По всей видимости, излияние сибирских траппов как таковое не имело катастрофических последствий для гриллоновых насекомых. Напротив, из девяти семейств Gryllones, найденных в Бабьем Камне, три представляют собой первые находки – Babalidae, Alexarasniidae и Mesoedischiidae. Для двух семейств (Liomopteridae и Skaliciidae) находки в Бабьем Камне являются последними, четыре семейства проходят из палеозоя в мезозой (Subioblattidae, Megakhosaridae, Blattogryllidae и Chaulioditidae).

Таким образом, изменения фауны гриллоновых насекомых на рубеже палеозоя и мезозоя имели место, но выразились они в росте разнообразия, а не в его сокращении. Причиной этому, как ни парадоксально, могла быть именно вулканическая активность. Перечисленные выше гриллоновые, кроме Mesoedischiidae, были более или менее тесно связаны с подстилкой и, соответственно, с растениями. Биологическая активность вулканических почв по сравнению с невулканическими зональными почвами повышена. Это создает благоприятные условия для растений и, опосредованно, для стратобионтов.

Наша работа дополнительно подтверждает достаточно высокое, некризисное, разнообразие фауны Бабьего Камня, что не противоречит пермскому возрасту этого местонахождения. Это же касается и одновозрастных с Бабьим Камнем фаун Тунгуски и местонахождения Недуброво (в некоторых работах относимых к триасу: Щербаков, 2008). Фауны гриллоновых этих местонахождений выглядят обедненным вариантом фауны Бабьего Камня.

Известно, что нормированное количество семейств (количество семейств из местонахождения, деленное на натуральный логарифм количества экземпляров из этого местонахождения) возрастает в конце перми (Бабий Камень и Тунгуска: Расницын и др., 2013). Наши новые данные этот рост подтверждают.

В перечисленных выше местонахождениях «кризис» выражен, прежде всего, в низкой доле тараканов (как следствие экологической депрессии), но не в сколько-нибудь заметном падении разнообразия. Учитывая долю новых семейств, это не конец пермского вымирания, а начало мезозойской диверсификации, что было продемонстрировано ранее (Расницын и др., 2013) и подтверждается нашими новыми данными.

Автор признателен А.П. Расницыну, А.Г. Пономаренко (ПИН РАН) и С.Ю. Стороженко (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) за замечания по рукописи. Работа поддержана Программой № 15 Президиума Российской Академии Наук “Проблемы происхождения жизни и становления биосферы” и грантом РФФИ № 18-04-00322.

НАДОТРЯД BLATTIDEA

ОТРЯД REculIDA

СЕМЕЙСТВО CHAULIODITIDAE HANDLIRSCH, 1906

Под *Chauliodites* Heer, 1864

Chauliodites babyi Aristov, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида от местонахождения Бабий Камень.

Голотип – ПИН, № 4887/212, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, правый берег р. Томь в 10 км ниже п. Усть-Нарык, местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус, мальцевская свита, кедровские слои.

Описание (рис. 1, а). Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS в 3.5 раза шире субкостального. SC с простыми и Y-образными передними ветвями, заканчивается в дистальной трети крыла. R с редкими передними ветвями, изогнут к переднему краю крыла до и после основания RS. Интер-

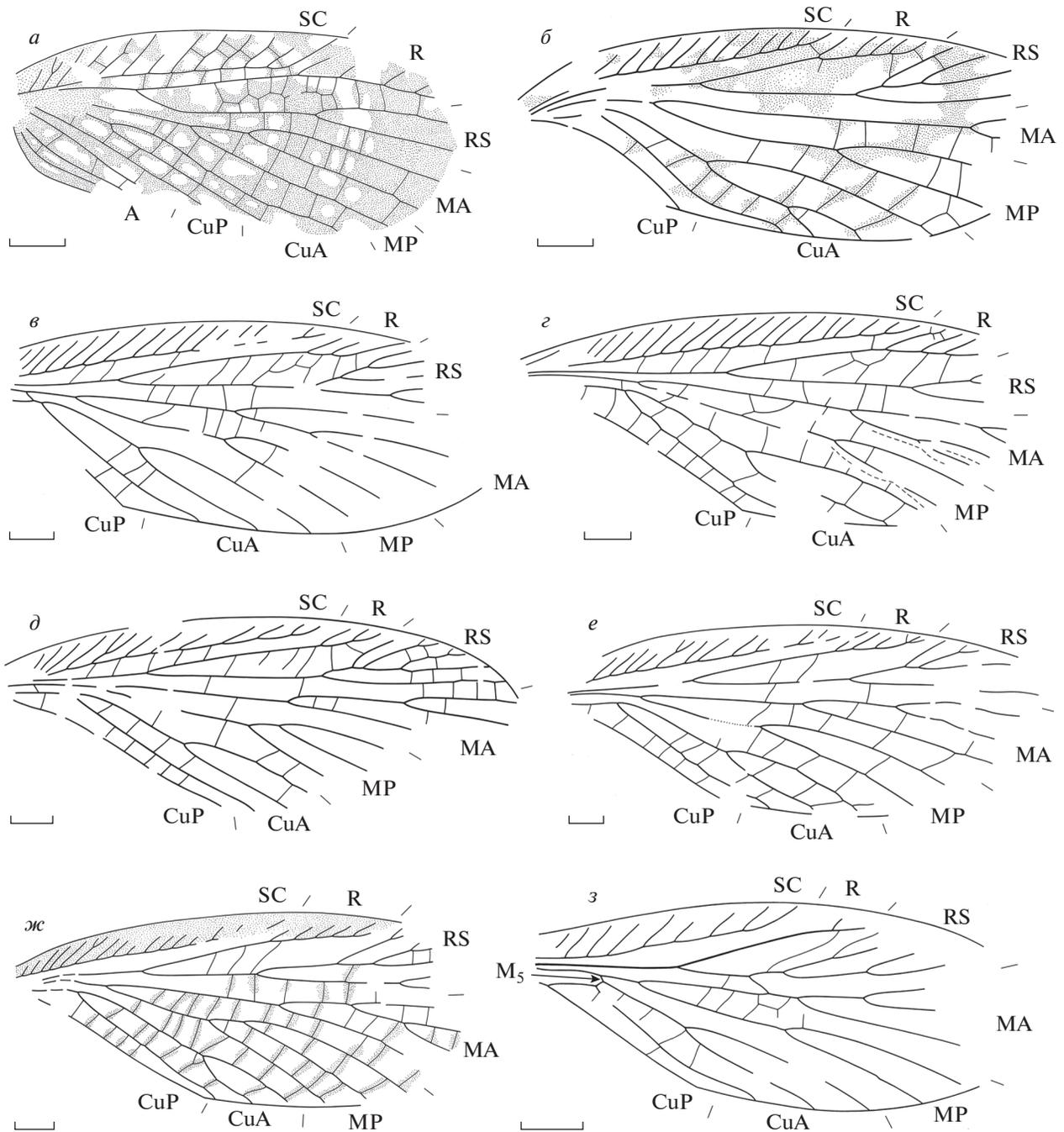


Рис. 1. Представители отряда Reculida из Бабьего Камня (Кемеровская обл.; верхняя пермь, вятский ярус), передние крылья: *a* – *Chauliodites babiy* sp. nov., голотип ПИН, № 4887/212 (семейство Chaulioditidae); *б* – *Geinitzia annosa* (Aristov, 2004) comb. nov., голотип ПИН, № 4887/28; *в* – *Stegopterum kabalum* sp. nov., голотип ПИН, № 4887/520; *г* – *S. pashka* sp. nov., голотип ПИН, № 4887/533; *д-ж* – *Permoshurabia tshasha* sp. nov.: *д* – голотип ПИН, № 4887/529, *е* – паратип ПИН, № 4887/555, *ж* – паратип ПИН, № 4887/519; *з* – *Permuliercula chimaera* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 4887/223 (семейство Geinitziidae). Длина масштабной линейки на рис. 1 и 2 соответствует 1 мм.

радиальное поле резко расширяется в своем основании. Основание RS расположено в конце базальной четверти крыла, RS начинает ветвиться до дистальной трети крыла с двумя или более ветвями. М начинает ветвиться на некотором расстоянии от основания RS. МА начинает ветвить-

ся вблизи основания, с двумя ветвями, MP простая. CuA разделяется на простые CuA₁ и CuA₂ непосредственно перед основанием RS. Вершины CuA₁ и CuA₂ не слиты, вершина CuA₁ заканчивается в дистальной трети крыла. Интеркубитальное поле не расширено в основании. A₁ простая,

A₂ с двумя ветвями, не образующими анастомозов. Поперечные жилки простые и образующие двойной ряд ячеек в интеррадиальном поле. Мембрана крыла темная, с небольшими светлыми пятнами.

Размеры в мм: длина переднего крыла 10.

Сравнение. По строению М новый вид наиболее сходен с *Ch. issadensis* Aristov, 2009 из верхнепермского местонахождения Исады в России, от которого отличается не слитыми вершинами ветвей CuA. У *Ch. issadensis* вершины CuA₁ и CuA₂ слиты (Aristov, 2013b).

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО GEINITZIIDAE HANDLIRSCH, 1906

Определительная таблица родов пермских Geinitziidae

- 1(2) CuA с четырьмя ветвями.....
.....*Geinitzia* Handlirsch, 1906
- 2(1) CuA с тремя ветвями.
- 3(4) Вершина CuA₂ изогнута параллельно заднему краю крыла.....*Shurabia* Martynov, 1937
- 4(3) Вершина CuA₂ не изогнута параллельно заднему краю крыла.
- 5(6) RS гребенчатый назад.....*Stegopterum* Sharov, 1961
- 6(5) RS дихотомический или ветвящийся беспорядочно.....*Permoshurabia* Aristov, 2009

Под *Geinitzia* Handlirsch, 1906

Geinitzia annosa (Aristov, 2004) comb. nov.

Табл. VI, фиг. 2

Shurabia annosa: Аристов, 2004, с. 51, рис. 2, б, 3, б.

Голотип — ПИН, № 4887/28, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, кедровские слои.

Описание (рис. 1, б). Передний край переднего крыла слабовыпуклый. Костальное поле у основания RS в 1.6 раза шире субкостального. SC с частыми простыми передними ветвями, заканчивается у середины крыла. Передние ветви R простые и частые. Четырехветвистый RS начинает ветвиться в базальной трети крыла, интеррадиальное поле расширено в середине. MA с коротким развилком у вершины крыла, MP начинает ветвиться в дистальной трети крыла, с двумя окончаниями. CuA₁ начинает ветвиться в своей базальной трети, задняя ветвь CuA₁ с коротким развилком. Вершина CuA₂ изогнута параллельно заднему краю крыла. CuP дуговидно изогнута к переднему краю крыла. Окраска в виде пятен и полос вдоль поперечных жилок в задней половине крыла.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 11.

Сравнение. От остальных представителей рода *G. annosa* отличается коротким развилком на задней ветви CuA₁. У остальных геиниций задняя ветвь CuA₁ ветвится у основания (Стороженко, 1998).

Замечание. При описании вид был ошибочно отнесен к роду *Shurabia* (Аристов, 2004). Для обсуждаемого вида характерна четырехветвистая CuA, типичная для рода *Geinitzia*, тогда как у *Shurabia* CuA имеет три ветви (см. определительную таблицу).

Материал. Голотип.

Под *Stegopterum* Sharov, 1961

Stegopterum kabalum Aristov, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 3

Название вида от кабал *шорск.* — пепел.

Голотип — ПИН, № 4887/520, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, кедровские слои.

Описание (рис. 1, в). Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS в 2 раза шире субкостального. SC с частыми простыми передними ветвями, заканчивается у границы дистальной трети крыла. R с тремя передними ветвями. Основание RS расположено в базальной трети крыла, интеррадиальное поле расширено в середине. RS с пятью или более ветвями, гребенчатый назад, с дополнительным развилком на задней ветви. M с выраженной M₅, разделяется на MA и MP примерно посередине между основанием RS и первым развилком CuA. MA и MP начинают ветвиться у середины крыла, с тремя и двумя ветвями соответственно. CuA₁ разделяется на две простые ветви перед своей серединой, передняя ветвь заканчивается до дистальной трети крыла, CuA₂ слабоизогнута у вершины. Поперечные жилки в основном простые, но в интеррадиальном поле образуют несколько ячеек.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 16.

Сравнение. *S. kabalum* наиболее сходен с *S. hirtum* Sharov, 1961 из казанского местонахождения Калтан в Кемеровской обл. России. Новый вид отличается рано ветвящейся MA и короткой CuA. У *S. hirtum* MA простая, передняя ветвь CuA заканчивается в дистальной трети крыла (Аристов, 2004).

Материал. Голотип.

Stegopterum pashka Aristov, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 4

Название вида от пашка *шорск.* — иной (другой).

Голотип — ПИН, № 4887/533, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, кедровские слои.

Описание (рис. 1, з). Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS в 1.7 раза шире субкостального. В основании костального поля проходит тонкая выпуклая жилка, параллельная переднему краю крыла. SC с частыми простыми передними ветвями, заканчивается перед дистальной четвертью крыла. R с четырьмя или более передними ветвями. Основание RS расположено у границы базальной трети крыла, интеррадиальное поле расширено в середине. RS гребенчатый назад, с четырьмя или более ветвями. M₅ редуцирована до тонкой поперечной жилки. Первые развилки M и CuA сближены, M разделяется на MA и MP на заметном расстоянии перед основанием RS. MA и MP начинают ветвиться за серединой крыла, MA, вероятно, с четырьмя ветвями, MP двуветвистая. CuA₁ разделяется на две простые ветви у своей середины, передняя ветвь заканчивается до дистальной трети крыла, CuA₂, вероятно, изогнута у вершины параллельно заднему краю крыла. Поперечные жилки в основном простые, H-образные в интеррадиальном и Y-образные в интермедальном полях.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 13.

Сравнение. Новый вид наиболее сходен с *S. kabalum*, от которого отличается более длинной SC, редукцией M₅ и смещением первого развилка M к первому развилку CuA. У *S. kabalum* SC заканчивается перед дистальной третью крыла, M₅ четко выражена, первые развилки M и CuA не сближены (см. выше).

Замечание. Жилка в основании костального поля у *S. pashka*, вероятно, является “ложной костью”, характерной для прямокрылообразных насекомых. У рекулид этот признак крайне редок, но не уникален. Такое же строение основания костального поля известно для *Parachauliodites orthopteroides* Aristov, 2013 из северодвинского местонахождения Исады в Вологодской обл. России (семейство Chaulioditidae: Aristov, 2013).

Материал. Голотип.

Род *Permoshurabia* Aristov, 2009

Permoshurabia tshasha Aristov, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 5, 6

Название вида от чаш *шорск.* — молодой.

Голотип — ПИН, № 4887/529, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, кедровские слои.

Описание (рис. 1, д–ж). Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS примерно в 2 раза шире субкостального. SC с частыми простыми, реже дихотомирующими передними ветвями, заканчивается у середины крыла или перед его дистальной третью. R с тремя–шестью передними ветвями. Основание RS расположено на границе базальной трети крыла, интеррадиальное поле не расширено. RS с пятью–семью основными ветвями, у середины крыла или на границе его дистальной трети разделяется на две ветви — гребенчатую вперед переднюю и простую или дихотомирующую заднюю. M₅ не выражена, M разделяется на MA и MP примерно посередине между основанием RS и первым развилком CuA. MA с тремя–четырьмя, MP с двумя–тремя ветвями. CuA₁ делится на две простые ветви у своей середины или дистальнее, вершина CuA₂ слабо S-образно изогнута. Поперечные жилки простые. Окраска (сохранилась только на паратипе № 4887/519) в виде темной полосы вдоль переднего края крыла и полосок вдоль поперечных жилок.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 16.

Сравнение. От остальных представителей рода отличается гребенчатой вперед передней ветвью RS. У *P. mesenensis* Aristov, 2009 из Сояны (казанский ярус Архангельской обл. России) и *P. komi* Aristov, 2015 из Воркуты (кунгурский ярус Республики Коми, Россия) RS дихотомический, четырехветвистый (Aristov, 2009; Aristov, 2015b).

Материал. Голотип и паратипы ПИН, №№ 4887/519 и 555 из того же местонахождения.

Род *Permuliercula* Aristov, gen. nov.

Название рода от пермского периода и *muliercula lat.* — самка; ж. р.

Типовой вид — *P. chimaera* sp. nov.

Диагноз. Мелкие насекомые. В переднем крыле костальное поле у основания RS немного шире субкостального. SC заканчивается у середины крыла. RS дихотомический, начинается в конце базальной трети крыла, с первым развилком перед серединой крыла, задняя ветвь RS слита с MA. Интеррадиальное поле расширенное, пересечено длинной, мощной, S-образно изогнутой поперечной жилкой. M₅ впадает в CuA после ее

разделения на ветви, М разделяется на ветви на равном расстоянии как от первого развилка CuA_1 , так и от основания RS. CuA_1 двуветвистая, вершина CuA_2 изогнута S-образно.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Новый род наиболее сходен с родом *Shurabia* Martynov, 1937, от которого, как и от остальных родов гейнициид *Permuliercula* gen. nov. отличается M_5 , впадающей в CuA_1 . У остальных *Geinitziidae*, как и у всех *Reculida*, M_5 впадает в CuA до ее разделения на ветви (Стороженко, 1998; Аристов и др., 2009; Aristov, 2015a, b).

Замечание. Впадение M_5 в CuA после ее разделения на ветви является одной из важнейших синапоморфий надотряда *Orthopteroidea* (Горохов, 2004). Вне этого надотряда такой анастомоз у гриллоновых характерен только для описываемого рода и некоторых семейств кнемидо-лестидовых подотряда *Parmapterina* (Aristov, 2016).

Permuliercula chimaera Aristov, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 7

Название вида от *Chimaera* греч. — Химера. В палеонтологии — никогда не существовавший организм, ошибочно реконструированный на основе остатков организмов различных видов.

Голотип — ПИН, № 4887/222, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, кедровские слои.

Описание (рис. 1, з). Передний край переднего крыла выпуклый. SC с простыми, слабо S-образно изогнутыми передними ветвями. RS с четырьмя—пятью ветвями. MA с четырьмя ветвями, MP двуветвистая. Задняя ветвь CuA_1 изогнута S-образно. Интеркубитальное поле плавно сужается к заднему краю крыла, CuP прямая.

Размеры в мм: длина переднего крыла 10.

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО LIOMOPTERIDAE SELLARDS, 1909

Род *Khosara* Martynov, 1937

Khosara ultima Aristov, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 8

Название вида *ultima* лат. — последняя.

Голотип — ПИН, № 4887/568, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, кедровские слои.

Описание (рис. 2, а). Передний край переднего крыла слабо выпуклый. Костальное поле у основания RS в 2 раза шире субкостального. SC с простыми передними ветвями, заканчивается в дистальной четверти крыла. RS начинается сразу

за границей базальной трети крыла. RS, MA и MP до дистальной трети крыла простые. CuA_1 прямая, начинает ветвиться у своей вершины, образуя задний гребень из трех или более ветвей. CuA_2 простая, S-образно изогнутая. Ствол MA с изломами в местах впадения поперечных жилок. Окраска в виде пятна в области птеростигмы.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 12.

Сравнение. Новый вид наиболее сходен с *K. permiakovae* Martynov, 1937 из уржумского местонахождения Каргала в Оренбургской обл. России. Новый вид отличается простой MA в середине крыла и гребенчатой CuA_1 . У *K. permiakovae* MA ветвится у середины крыла, CuA_1 с двумя ветвями (Стороженко, 1998).

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО SKALICIIDAE KUKALOVÁ, 1964

Род *Permotoma* Aristov, gen. nov.

Название рода от пермского периода и р. Томь; ж. р.

Типовой вид — *T. aba* sp. nov.

Диагноз. Мелкие насекомые. В переднем крыле костальное поле у основания RS в 2 раза шире субкостального. SC заканчивается у начала дистальной трети крыла. RS отделяется в базальной четверти крыла и начинает ветвиться за его серединой. М разделяется на MA и MP за основанием RS. MA и MP начинают ветвиться у середины крыла. CuA_1 простая, изогнута S-образно, CuA_2 ветвится у своего основания.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Новый род наиболее сходен с *Afrogylloblattus* Aristov et Mostovsky, 2013 из верхнепермского местонахождения Лиджеттон в ЮАР наличием М, разделяющейся на MA и MP за основанием RS. Род *Permotoma* отличается узким костальным полем, простой CuA_1 и рано ветвящейся CuA_2 . У *Afrogylloblattus* костальное поле у основания RS примерно равно по ширине субкостальному, CuA_1 ветвится, CuA_2 начинает ветвиться у своей середины (Аристов, Мостовский, 2013).

Permotoma aba Aristov, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 9

Название вида от абинской серии.

Голотип — ПИН, № 4887/193, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, кедровские слои.

Описание (рис. 2, б). Передний край переднего крыла слабо выпуклый. SC с простыми передними ветвями, соединенными поперечными

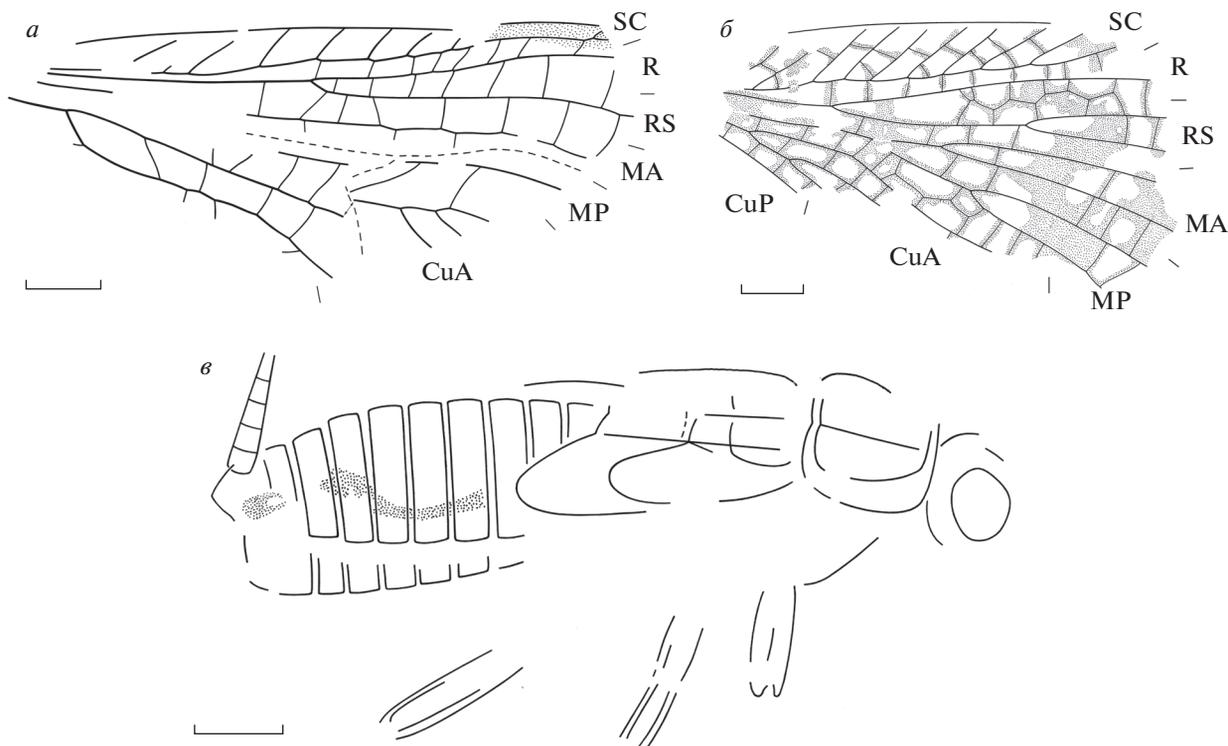


Рис. 2. Представители отряда Reculida и Gryllones incertae ordinis из Бабьего Камня (Кемеровская обл.; верхняя пермь, вятский ярус): *a* – *Khosara ultima* sp. nov., голотип ПИН, № 4887/568 (семейство Liomopteridae), переднее крыло; *b* – *Permotoma aba* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 4887/193 (семейство Skaliciidae), переднее крыло; *c* – *Tarakanikha satura* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 4887/351 (*Gryllones incertae ordinis*), общий вид.

жилками. Интеррадиальное поле широкое, но уже субкостального. RS и MA с двумя или более ветвями, MP двуветвистая. CuA₂ с двумя или более ветвями. Основание интеркубитального поля не расширено. Поперечные жилки простые и образующие двойной ряд ячеек в интеррадиальном поле и посередине медиального поля. Окраска вдоль поперечных жилок и в виде небольших пятен у основания крыла, первого развилка M и крупного пятна в дистальной половине крыла.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 12.

Материал. Кроме голотипа – экз. ПИН, № 4887/236 из того же местонахождения.

GRYLLONES INCERTAE ORDINIS

GRYLLONES INCERTAE FAMILIAE

Род *Tarakanikha* Aristov, gen. nov.

Название рода от тараканихинских слов; ж. р.

Типовой вид – *T. satura* sp. nov.

Диагноз. Голова крупная, с крупными глазами. Пронотум вытянутый, сужающийся к своему переднему краю. Паранотальное кольцо квадратное, не закрывающее голову. Боковые лопасти

параноталий сужаются к заднему краю пронотума. Мезонотум квадратный, короче пронотума, метанотум короче мезонотума. Передние ноги длинные, с широкими невооруженными голенями. Средние и задние голени длинные, направлены назад. Передние и задние крыловые зачатки с закругленными вершинами, расположены параллельно оси тела. Тергиты брюшка узкие, церки короткие, с короткими члениками, резко сужающиеся к вершине.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Новый род наиболее сходен с *Tshekardites* Aristov, 2004 из нижнепермского местонахождения Чекарда (кунгурский ярус Пермского края, Россия). Описываемый род отличается крупными глазами, сужающимся к переднему краю пронотумом и толстыми голенями. У *Tshekardites* глаза небольшие, пронотум квадратный, голени стройные (Aristov, 2004; Aristov и др., 2006). От еще одного сходного рода *Kaltanympa* из местонахождения Калтан (казанский ярус Кемеровской обл., Россия) *Tarakanikha* отличается узким пронотумом и короткими церками со сравнительно длинными члениками. У *Kaltanympa* пронотум квадратный, церки длинные с очень короткими члениками (Стороженко, 1998).

З а м е ч а н и я. Общий план строения (наличие не закрывающих голову параноталий, параллельные передние и задние крыловые зачатки, не увеличенные задние ноги с направленными назад голенями и членистые церки) описываемой нимфы характерен для двух отрядов гриллоновых — Eoblattida и Reculida (состав этих отрядов см.: Aristov, 2015a). Такие признаки, как крупные голова и глаза, расширяющиеся к голове боковые лопасти параноталий и короткие церки характерны для эоблаттидовых семейства Megakhosaridae. Наиболее сходно с описываемой нимфой имаго мегахозариды Tshekhosara из нижней перми России (Novokshonov, 1998). Однако это сходство не представляется нам достаточно надежным для отнесения новой нимфы к эоблаттидовым, тем более к какому-либо их семейству.

На фоне брюшка сохранилось неструктурированное органическое содержимое кишечника, вероятно, растительного происхождения. Судя по крупным глазам, направленным назад голеням, характерным для стратобионтов (водным нимфам, наоборот, свойственны голени, направленные вперед: Aristov и др., 2006; Vršanský et al., 2019), длинным ногам и содержимому кишечника обсуждаемый вид был сапрофагом, ведущим более или менее открытый образ жизни.

Tarakanikha satura Aristov, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 10

Н а з в а н и е вида *satura* лат. — сытая.

Г о л о т и п — ПИН, № 4887/351, прямой и обратный отпечатки нимфы; местонахождение Бабий Камень; верхняя пермь, мальцевская свита, тараканихинские слои.

О п и с а н и е (рис. 2, в). Длина пронотума в 1.3 раза больше его максимальной ширины. Передний и задний края паранотального кольца узкие. Задние крыловые зачатки заметно шире передних. Церки короткие, пяти- или шестичлениковые.

Р а з м е р ы в мм: длина тела 10.

М а т е р и а л. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Aristov D.S. Ревизия семейства Tomiidae // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 32–39.
- Aristov D.S. Фауна гриллоблаттидовых насекомых (Grylloblattida) конца поздней перми и первой половины триаса // Палеонтол. журн. 2004. № 5. С. 45–52.
- Aristov D.S. Обзор стратиграфического распространения пермских Grylloblattida (Insecta) с описанием новых таксонов // Палеонтол. журн. 2009. № 6. С. 37–45.
- Aristov D.S. Новые и малоизвестные Grylloblattida (Insecta) из межтрапповых отложений Тунгусского бассейна Сибири // Палеонтол. журн. 2011. № 5. С. 61–68.
- Aristov D.S. Новые Grylloblattida (Insecta) из верхней перми и нижнего триаса Европейской России и верхней перми Казахстана // Палеонтол. журн. 2013. № 1. С. 48–56.
- Aristov D.S. Новые гриллоновые насекомые (Insecta: Gryllones) из местонахождения Бабий Камень (верхняя пермь России). Часть 1. Отряд Eoblattida // Палеонтол. журн. 2020. № 1. С. 44–49.
- Aristov D.S., Вапpler T., Расницын А.П. Новые и малоизвестные Geinitziidae (Insecta; Grylloblattida) из триаса и юры Европы, Средней Азии, Монголии и Южной Африки // Палеонтол. журн. 2009. № 4. С. 59–65.
- Aristov D.S., Гравожель-Стамм Л., Маршал-Папье Ф. Новые гриллоблаттиды (Insecta; Grylloblattida) из вольевого песчаника Вогез (средний триас Франции) // Палеонтол. журн. 2011. № 2. С. 39–45.
- Aristov D.S., Мостовский М.Б. Гриллоблаттиды (Insecta; Grylloblattida) из верхней перми Южной Африки // Палеонтол. журн. 2013. № 5. С. 37–43.
- Aristov D.S., Новохионов В.Г., Паньков Н.Н. Систематика нимф гриллоблаттидовых насекомых (Insecta; Grylloblattida) // Палеонтол. журн. 2006. № 1. С. 75–85.
- Горохов А.В. Примитивные Titanoptera и ранняя эволюция Polyneoptera // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 57. № 1. СПб.: ЗИН РАН, 2004. С. 1–54.
- Горохов А.В. Обзор триасовых прямокрылых (Orthoptera) с описанием новых и малоизвестных таксонов. Сообщение 2 // Палеонтол. журн. 2005. № 3. С. 46–54.
- Пономаренко А.Г. Насекомые во временных окрестностях пермо-триасового кризиса // Палеонтол. журн. 2016. № 2. С. 68–81.
- Расницын А.П., Aristov D.S., Расницын Д.А. Насекомые у рубежа перми и раннего триаса (уржумский–оленинский века) и проблема пермотриасового кризиса биоразнообразия // Журн. общ. биол. 2013. Т. 74. № 1. С. 30–52.
- Садовников Г.Н. Трапповый вулканизм Сибири и «пермо–триасовое вымирание» // Геол. и разведка. 2016. № 2. С. 8–14.
- Стороженко С.Ю. Систематика, филогения и эволюция гриллоблаттидовых насекомых (Insecta: Grylloblattida). Владивосток: Дальнаука, 1998. 207 с.
- Щербаков Д.Е. О пермских и триасовых энтомофаунах в связи с биогеографией и пермо-триасовым кризисом // Палеонтол. журн. 2008. № 1. С. 15–33.
- Щербаков Д.Е., Башкуев А.С., Василенко Д.В. и др. Новое местонахождение раннетриасовых насекомых — Петропавловка // Палеострат-2019. Годичн. собрание (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отделения Палеонтол. об-ва при РАН. Москва, 28–30 января 2019 г. М.: ПИН РАН, 2019. С. 68–69.
- Aristov D.S. The fauna of grylloblattid insects (Grylloblattida) of the Lower Permian locality of Tshekarda // Paleontol. J. 2004. V. 38. Suppl. 2. P. 80–145.
- Aristov D.S. 1.3. Vyatkian–Olenekian localities // Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia / Ed. Aristov D.S. N.Y., 2013a. P. 669–675 (Paleontol. J. V. 47. № 7).
- Aristov D.S. 2.6. New grylloblattids (Insecta: Grylloblattida) from the Upper Permian of the Vologda region // Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia /

- Ed. Aristov D.S. N.Y., 2013b. P. 751–766 (Paleontol. J. V. 47. № 7).
- Aristov D.S. Classification of order Eoblattida (Insecta; Blattidea) with description of new taxa // Far Eastern Entomol. 2015a. № 301. P. 1–56.
- Aristov D.S. A new gryllones insects (Insecta: Gryllones) from the Permian of the Russia // Paleontol. J. 2015b. V. 49. № 12. P. 1310–1333.
- Aristov D.S. Classification of the Parmapterina subord. n. (Insecta: Cnemidolestida) // Far Eastern Entomol. 2016. № 311. P. 13–22.
- Aristov D.S., Bashkuev A.S., Vassilenko D.V. Review of the entomofauna // Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia / Ed. Aristov D.S. N.Y., 2013. P. 658–667 (Paleontol. J. V. 47. № 7).
- Bashkuev A., Sell J., Aristov D. et al. Insects from the Buntsandstein of Lower Franconia and Thuringia // Paläontol. Z. 2012. Bd 86. P. 175–185.
- Novokshonov V.G. Tshekhosara improvida n. gen., n. sp. (Insecta; Grylloblattida: Megakhosaridae) aus dem unteren Perm des Urals // Paläontol. Z. 1998. Bd 72. S. 65–66.
- Rasnitsyn A.P., Aristov D.S., Rasnitsyn D.A. Insects of the Permian and Early Triassic (Urzhumian–Olenekian ages) and the problem of the Permian–Triassic biodiversity crisis // Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia / Ed. Aristov D.S. N.Y., 2013. P. 793–823 (Paleontol. J. V. 47. № 7).
- Shcherbakov D.E. Permian and Triassic ancestors of web-spinners (Embiodea) // Russ. Entomol. J. 2015. V. 24. № 3. P. 187–200.
- Storozhenko S.Yu., Aristov D.S. Review of the Paleozoic and Mesozoic families Megakhosaridae and Blattogryllidae (Insecta: Grylloblattida) // Far Eastern Entomol. 2014. № 271. P. 1–28.
- Vršanský P., Sendi H., Aristov D. et al. Ancient roaches further exemplify ‘no land return’ in aquatic insects // Gondwana Res. 2019. V. 68. P. 22–33. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2018.10.020>
- Yan E.V., Beutel R.G., Lawrence J.F. et al. Archaeomalthus – (Coleoptera, Archostemata) a ‘ghost adult’ of Micromalthidae from Upper Permian deposits of Siberia? // Histor. Biol. 2019. <https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1561672>

Объяснение к таблице VI

- Фиг. 1. *Chauliodites babyi* sp. nov., голотип ПИН, № 4887/212, переднее крыло (Chaulioditidae).
- Фиг. 2. *Geinitzia annosa* (Aristov, 2004) comb. nov., голотип ПИН, № 4887/28, переднее крыло (Geinitziidae).
- Фиг. 3. *Stegopterum kabalum* sp. nov. голотип ПИН, № 4887/520, переднее крыло (Geinitziidae).
- Фиг. 4. *Stegopterum pashka* sp. nov. голотип ПИН, № 4887/533, переднее крыло (Geinitziidae).
- Фиг. 5, 6. *Permoshurabia tshasha* sp. nov. (Geinitziidae), передние крылья: 5 – голотип ПИН, № 4887/529; 6 – паратип ПИН, № 4887/519.
- Фиг. 7. *Permuliercula chimaera* sp. nov. голотип ПИН, № 4887/222, переднее крыло (Geinitziidae).
- Фиг. 8. *Khosara ultima* sp. nov. голотип ПИН, № 4887/568, переднее крыло (Liomopteridae).
- Фиг. 9. *Permotoma aba* sp. nov., голотип ПИН, № 4887/193, переднее крыло (Skaliciidae).
- Фиг. 10. *Tarakanikha satura* sp. nov., голотип ПИН, № 4887/351, общий вид (Gryllones incertae ordinis).

New Gryllones Insects (Insecta: Gryllones) from the Babii Kamen’ Locality (Upper Permian of Russia). Part 2. Order Reculida and Gryllones Ordinis Incertis

D. S. Aristov

New insects from the Upper Permian Babii Kamen’ locality (Vyatkian Stage of Russia) are described in the order Reculida (Insecta: Gryllones): imagines of *Chauliodites babyi* sp. nov. (family Chaulioditidae), *Stegopterum kabalum* sp. nov. *S. pashka* sp. nov. *Permoshurabia tshasha* sp. nov., *Permuliercula chimaera* gen. et sp. nov. (family Geinitziidae), *Khosara ultima* sp. nov. (family Liomopteridae), and *Permotoma aba* gen. et sp. nov. (family Skaliciidae). A new gryllones nymph of uncertain position *Tarakanikha satura* gen. et sp. nov. is described from same locality. *Shurabia annosa* Aristov, 2004 is redescribed and transferred to genus *Geinitzia*.

Keywords: Russia, Upper Permian, Insecta, Eoblattida, Reculida, Gryllones ordinis incertis, new taxa

