УДК 595.73:551.761.1-2/3(470+575.2)

ИЗМЕНЕНИЯ СОСТАВА ЭОБЛАТТИДОВЫХ НАСЕКОМЫХ (INSECTA: EOBLATTIDA) У ГРАНИЦЫ ПЕРМИ И ТРИАСА

© 2022 г. Д. С. Аристов*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия
*e-mail: danil_aristov@mail.ru
Поступила в редакцию 14.02.2022 г.
После доработки 21.03.2022 г.
Принята к публикации 21.03.2022 г.

Рассмотрены изменения семейственного состава эоблаттидовых насекомых (Insecta: Eoblattida) у границы перми и триаса. Из нижнетриасового местонахождения Петропавловка (Оренбургская обл. России) описан Baharellinus orenburgensis sp. nov. (Blattogryllidae). Семейство Gorochoviidae, известное из местонахождения Джайлоучо (средний или верхний триас Кыргызстана), перенесено из отряда Reculida в Eoblattida. Для рода Batkentak из того же местонахождения выделено семейство Batkentakidae fam. nov. Показано отсутствие существенных изменений в семейственном составе эоблаттидовых на границе палеозоя и мезозоя.

Ключевые слова: Insecta, Eoblattida, верхняя пермь, триас, Евразия

DOI: 10.31857/S0031031X22060022

В настоящей работе рассматриваются изменения семейственного состава отряда Eoblattida с северодвинского века поздней перми по ладинский-карнийский века среднего-позднего триаса. Неточность верхней границы рассматриваемого интервала объясняется соответствующей датировкой местонахождения Джайлоучо (одно из обнажений мадыгенской свиты) в Кыргызстане (Shcherbakov, 2008; Voigt et al., 2017). Последовательность и возраст большинства местонахождений приведены по ранее опубликованным нами данным (Расницын и др., 2013). Местонахождение Недуброво (вохминская свита Вологодской обл. России) отнесено к вятскому ярусу верхней перми (Лозовский и др., 2016). Кедровские слои мальцевской свиты (местонахождение Бабий Камень в Кемеровской обл. России) отнесены к вятскому ярусу верхней перми (Yan et al., 2020). Одновозрастные (Могучева, Круговых, 2009) с мальцевской свитой отложения лебедевского горизонта (местонахождение Анакит, Красноярский край России) также рассматриваются как верхнепермские (Садовников, 2016). В соответствии с другой точкой зрения отложения Бабьего Камня имеют оленекский возраст (Davydov et al., 2021).

Эоблаттидовые насекомые известны с позднего карбона по современность. Обзор позднепермских эоблаттидовых дан по опубликованным данным (Aristov, 2015 и более поздние работы, ссылки на которые даны ниже) и по материалам, описанным в настоящей работе. Обзор триасовых эоблаттидовых дан по опубликованным данным (Стороженко, 1998 и более поздние работы, ссылки на которые даны ниже) и по оригинальным данным автора.

Из северодвинских отложений верхней перми на сегодняшний день известны представители 10-ти семейств эоблаттидовых (табл. 1). К ним относятся Cacurgidae, Atactophlebiidae, Permotermopsidae, Protophasmatidae, Megakhosaridae, Mesorthopteridae, Blattogryllidae, Bardapteridae и Sovanopteridae из местонахождения Исады (Россия, Вологодская обл.). Из близковозрастных местонахождений Ново-Александровка и Кульчумово (Россия, Оренбургская обл.) описаны Blattogryllidae (Аристов, 2021) и Mesorthopteridae. Род Alekhosara, описанный как Megakhosaridae из Ново-Александровки (Аристов, 2008), относится к отряду Orthoptera (А.В. Горохов, личн. сообщ.). Из местонахождения Суриёкова I (Россия, Кемеровская обл.) известны Megakhosaridae. Из учапиньского (в табл. 1 отнесен к северодвинскому ярусу: Щербаков, 2008) местонахождения Бор Тологой (Южно-Гобийский аймак, Монголия) описаны Ideliidae.

Из вятских отложений верхней перми из эоблаттидовых описаны представители семейства Megakhosaridae (местонахождение Балымотиха во Владимирской обл. России) и Blattogryllidae (местонахождение Недуброво в Вологодской обл.). Наиболее крупным местонахождением вятских эоблаттидовых является Бабий Камень (Ке-

Таблица 1. Стратиграфическое распространение семейств отряда Eoblattida у границы перми и триаса. Сокращения: sdv, vt, ol, an, l/c — северодвинский, вятский, оленекский, анизийский, ладинский или карнийский яруса, соответственно. Местонахождение "Исады и др." включает в себя, кроме Исад, местонахождения Ново-Александровка, Кульчумово и Суриёкова I

	раньше	Пермь								Триас			
		P ₃								T_1	T ₂	T _{2/3}	
		sdv		vt						ol	an	1/c	
		Бор Тологой	Исады и др.	Моой Ривер	Караунгир	Балымотиха	Нелуброво	Бабий Камень	Анакит	Петропавловка	Вогезы, Порт де Эстепленс	Джайлоучо	позже
Cacurgidae	+	_	+										
Atactophlebiidae	+	_	+										
Permotermopsidae	+	_	+										
Protophasmatidae	+	_	+										
Bardapteridae	+	_	+										
Soyanopteridae	+	_	+										
Ideliidae	+	+	_	_	_	_	_	_	_	_	_	+	+
Megakhosaridae	+	_	+	+	+	+	_	+	+	_	+	+	
Mesorthopteridae	+	_	+	_	+	_	_	_	+	_	_	+	+
Blattogryllidae	+	_	+	_	_	_	+	+	+	+	+	+	+
Babalidae								+					
Gorochoviidae												+	
Batkentakidae												+	

меровская обл. России). Из этого местонахождения описаны представители Megakhosaridae, Blattogryllidae и эндемичные Babalidae (Аристов, 2020). Из близковозрастного местонахождения Анакит (Красноярский край России) описаны Megakhosaridae, Blattogryllidae (Aristov, 2015) и Mesorthopteridae (Аристов, 2021).

Из чансиньского (в табл. 1 отнесено к вятскому ярусу: Щербаков, 2008) местонахождения Моой Ривер в провинции Квазулу-Наталь, ЮАР, описаны Megakhosaridae. Из чансиньского местонахождения Караунгир в Казахстане описаны Megakhosaridae и Mesorthopteridae.

Индские эоблаттидовые на сегодняшний день неизвестны. Из оленекского местонахождения Петропавловка (Оренбургская обл. России) ниже описан новый вид Blattogryllidae — Baharellinus orenburgensis sp. nov.

Из среднетриасового (нижний анизий: Matamales-Andreu et al., 2021) местонахождения Порт

де Эстелленс (Испания, о. Майорка) описаны Blattogryllidae (Aristov, Zessin, 2009). Из анизийского местонахождения Вогезы (группа местонахождений в Эльзасе и Лотарингии, Франция) описаны представители Megakhosaridae и Blattogryllidae (Аристов и др., 2011). Род Palmesorthopteron из этого местонахождения, описанный в семействе Mesorthopteridae (Аристов и др., 2011), был перенесен в семейство эмбий Alexarasniidae (Shcherbakov, 2015).

Наиболее богатым местонахождением мезозойских эоблаттидовых является триасовое местонахождение Джайлоучо (одно из обнажений мадыгенской свиты: Shcherbakov, 2008). Мадыгенская свита относится к ладинскому или карнийскому ярусу (Shcherbakov, 2008; Voigt et al., 2017). Из этого местонахождения были описаны представители семейств Mesorthopteridae, Ideliidae, Megakhosaridae, Blattogryllidae и Daldubidae (Aristov, 2015). Ниже к эоблаттидовым отнесено семейство Gorochoviidae (ранее — отряд Reculida) из Джайлоучо. Род Batkentak, описанный в семействе Daldubidae из того же местонахождения (Aristov, 2015), выделен ниже в новое монотипное семейство Batkentakidae.

Таким образом, наиболее существенные изменения семейственного состава эоблаттидовых насекомых в окрестностях границы перми и триаса происходят на границе северодвинского и вятского ярусов поздней перми (табл. 1). Из северодвинских семейств в вятский век и мезозой переходят только Megakhosaridae, Mesorthopteridae, Blattogryllidae и Ideliidae. Почти две трети (60%) семейств (Cacurgidae, Atactophlebiidae, Bardapteridae, Permotermopsidae, Protophasmatidae и Soyanopteridae) исчезают, что является самым крупным снижением разнообразия за всю историю отряда. Вымирание это некомпенсированное, в более молодых отложениях появления регистрируются в вятском веке верхней перми (Babalidae) и среднем или верхнем триасе (Gorochoviidae и Batkentakidae). При этом Gorochoviidae представлены тремя родами с восемью видами. Семейства Ваьalidae и Batkentakidae монотипные, известны только по голотипам. После этих семейств появляется только современное семейство Grylloblattidae, известное из Азии и Северной Америки (Стороженко, 1998).

На самой же границе перми и триаса существенных изменений фауны не происходит — все вятские семейства (Ideliidae не найдены в вятских отложениях, но описаны из северодвинских и триасовых), за исключением эндемичных Babalidae, переходят в мезозой.

Автор признателен А.П. Расницыну и А.Г. Пономаренко за замечания по рукописи. Работа поддержана грантом РНФ № 21-14-00284.

ОТРЯДЕОВLАТТІDА

СЕМЕЙСТВО BLATTOGRYLLIDAE RASNITSYN, 1976 Род Baharellinus Storozhenko, 1992

Baharellinus orenburgensis Aristov, sp. nov.

Табл. XIII, фиг. 1, 2 (см. вклейку)

Название вида—от Оренбургской области. Голотип— ПИН, № 5640/268, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Россия, Оренбургская обл., Сакмарский р-н, местонахождение Петропавловка; нижний триас, оленекский ярус, верхнеоленекский подъярус, петропавловская свита (Щербаков и др., 2019).

О п и с а н и е (рис. 1, а). Средних размеров насекомые. Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле резко сужено в основании, его ширина на уровне основания RS немного меньше ширины субкостального. SC с тонкими передними ветвями, заканчивается сразу за серединой крыла. В субкостальном поле проходит продольная складка. R с тонкими передними вет-

вями. RS начинается в конце базальной трети крыла, начинает ветвиться перед его серединой, дихотомический, с четырьмя ветвями. Основание М полностью слито с CuA, MA простая или с коротким развилком, MP гребенчатая назад, с четырьмя или более ветвями. Анастомоз M + CuA с простыми, S-образно изогнутыми и дихотомирующими задними ветвями. CuA начинает ветвиться на некотором расстоянии от основания MP, с тремя ветвями. CuP слегка изогнута вперед. Поперечные жилки простые, S-образно изогнутые.

Размеры в мм: предполагаемая длина крыла около 16.

С р а в н е н и е. Новый вид наиболее сходен с В. arctous Aristov, 2020 из местонахождения Бабий Камень (Россия, Кемеровская обл.; верхняя пермь, вятский ярус), от которого отличается простой МА и ветвящейся МР. У В. arctous МА ветвится, МР простая (Аристов, 2020).

Материал. Голотип.

CEMEЙCTBO GOROCHOVIIDAE STOROZHENKO, 1994

Замечания. Семейство Gorochoviidae было описано из местонахождения Джайлоучо (средний или верхний триас Кыргызстана) в составе отряда Grylloblattida (Storozhenko, 1994). При ревизии этого отряда Gorochoviidae были отнесены к отряду Reculida (Aristov, 2015). Однако переизучение типового материала показало наличие у гороховиид ряда признаков, не характерных для рекулидовых. Для этого семейства характерен многоветвистый (с шестью-восьмью, а чаще всего с семью, окончаниями), гребенчатый назад RS. Gorochovia Для паратипа minuta (ПИН, № 2785/2123a) был изображен трехветвистый RS (Storozhenko, 1994, рис. 6). Переизучение этого отпечатка показало, что вершина крыла не сохранилась, и у целого крыла ветвей RS должно было быть больше. Для рекулидовых многоветвистый, гребенчатый назад RS не характерен (Стороженко, 1998; семейства, относимые к Reculida, см.: Aristov, 2015), но обычен для некоторых эоблаттидовых (напр., Megakhosaridae: Стороженко, 1998).

Кроме того, для Gorochoviidae характерны M_5 и задние ветви CuA в интеркубитальном поле (рис. 1, δ ; табл. XIII, фиг. 3). Эти жилки на некоторых экземплярах могут быть редуцированы почти до толщины поперечных жилок. Однако выраженность этих признаков даже у некоторых экземпляров позволяет предполагать, что такое строение M_5 и CuA является исходным для Gorochoviidae. Среди рекулидовых M_5 известна только у представителей семейства Geinitziidae; задние ветви CuA, характерные для многих эоблаттидовых, у представителей Reculida не известны (Стороженко, 1998; Aristov, 2015). Эти признаки поз-

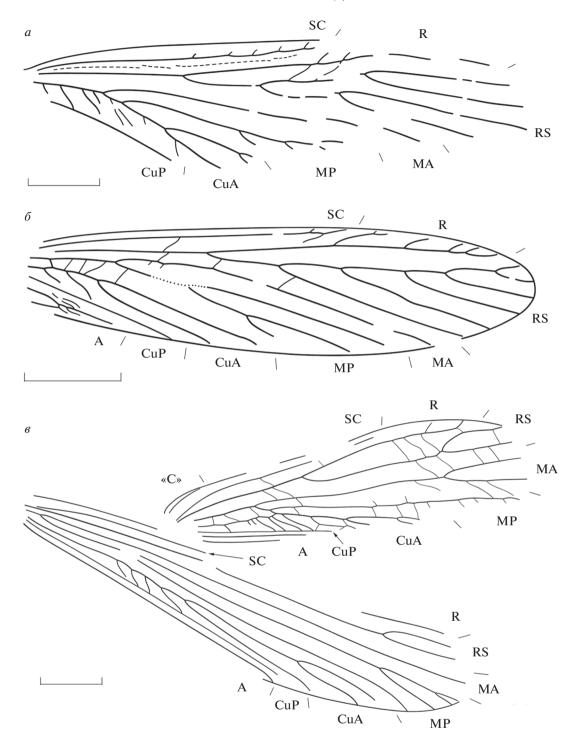


Рис. 1. Еоблаттидовые из триаса Евразии: a — Baharellinus orenburgensis sp. nov., голотип ПИН, № 5640/268, переднее крыло; Россия, Оренбургская обл., Петропавловка; нижний триас, оленекский ярус, верхнеоленекский подъярус, петропавловская свита; δ — Gorochovia minuta Storozhenko, 1994, паратип ПИН, № 2069/1847; переднее крыло; δ — Batkentak intactus Aristov, 2015, голотип ПИН, № 2785/2179, переднее и заднее крылья; Кыргызстан, Ошская обл., Джайлоучо; средний или верхний триас, ладинский или карнийский ярус, мадыгенская свита. Длина масштабной линейки 2 мм.

воляют перенести семейство Gorochoviidae из отряда Reculida в Eoblattida.

Среди эоблаттидовых гороховииды наиболее сходны с семейством Megakhosaridae из перми и триаса Евразии и Африки. От этого семейства отличаются узким (уже субкостального) костальным полем и разделением CuA на CuA_1 и CuA_2 . У мегахозарид костальное поле шире субкостально-

го поля или равно ему по ширине, CuA не разделена на CuA₁ и CuA₂ (Aristov, 2015).

СЕМЕЙСТВО BATKENTAKIDAE ARISTOV, FAM. NOV.

Типовой род — Batkentak Aristov, 2015.

Д и а г н о з. Переднее крыло с небольшим прекостальным полем. Костальное поле у основания RS уже субкостального. R короткий, дистальная ветвь RS выходит на передний край крыла. М разделяется на MA и MP в базальной четверти крыла, M_5 отходит от MP. Ствол M до отхождения от него M_5 , основание MP, M_5 и ствол CuA после впадения в него M_5 мощнее, чем основания MA и MP и вершина ствола CuA до впадения в M_5 . CuA с частыми S-образными задними ветвями в интеркубитальном поле, заканчивающимися на CuP. CuA гребенчатая назад, начинает ветвиться в своей дистальной трети.

В заднем крыле основание костального поля расширено. RS начинается сразу за базальной третью крыла. М разделяется на MA и MP в основании крыла. CuA выпуклая, с задними ветвями в интеркубитальном поле, начинает ветвиться у своей середины.

Состав. Типовой род из среднего или верхнего триаса Кыргызстана.

С р а в н е н и е. Новое семейство наиболее сходно с Daldubidae из карбона России, от которого, как и от остальных семейств эоблаттидовых, отличается наличием прекостального поля (Aristov, 2015). Мощный ствол $M+M_5+CuA$ характерен для карбоновых представителей Cacurgidae (у пермских эоблаттидовых этот признак не известен), от которых Batkentakidae отличаются ранним разделением M на MA и MP. У какургид M начинает ветвиться у середины крыла (Аристов, 2012).

Род Batkentak Aristov, 2015

Batkentak: Aristov, 2015, c. 37.

Типовой вид — В. intactus Aristov, 2015. Диагноз. Тот же, что и для семейства. Видовой состав. Типовой вид.

Batkentak intactus Aristov, 2015

Табл. XIII, фиг. 4

Batkentak intactus: Aristov, 2015, с. 37, рис. 24-28.

Голотип — ПИН, № 2785/2179, прямой и обратный отпечатки деформированных неполного переднего и целого заднего крыльев; Кыргызстан, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Мадыген, местонахождение Джайлоучо; средний или верхний триас, ладинский или карнийский ярус, мадыгенская свита.

О п и с а н и е (рис. 1, a). Передний край переднего крыла слабовогнутый перед серединой крыла, далее выпуклый. Костальное поле у основания RS немного уже субкостального, SC заканчивается перед дистальной третью крыла. RS начинается перед серединой крыла, начинает ветвиться в его дистальной трети, с двумя ветвями. МА не слита с RS, разделяется на две ветви в дистальной трети крыла, MP простая. СиА до впадения M_5 тонкая, с изломами в местах впадения поперечных жилок, задние ветви частые, S-образно изогнутые. СиА с тремя или более короткими основными ветвями. СиР прямая, A_1 простая, A_2 простая или с несколькими ветвями. Поперечные жилки простые.

В заднем крыле базальная часть костального поля, после расширения в основании, равна по ширине субкостальному. RS с двумя короткими ветвями, MA простая, слабо S-образно изогнута, MP начинает ветвиться в базальной трети крыла, с четырьмя окончаниями. Ствол CuA до разделения на ветви изогнут S-образно, задние ветви редкие, CuA с тремя ветвями. CuP прямая, заканчивается за серединой крыла. A₁ простая, прямая.

P а з м е р ы в м м: предполагаемая длина переднего крыла около 14, заднего — 12.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристов Д.С. Новые представители семейства Megakhosaridae (Insecta: Grylloblattida) из перми России // Палеонтол. журн. 2008. № 3. С. 45—49.

Аристов Д.С. Состав и распространение семейства Cacurgidae (Insecta; Grylloblattida) // Палеонтол. журн. 2012. № 3. С. 29-36.

Аристов Д.С. Новые гриллоновые насекомые (Insecta: Gryllones) из местонахождения Бабий Камень (верхняя пермь России). Часть 1. Отряд Eoblattida // Палеонтол. журн. 2020. № 1. С. 44—49.

Аристов Д.С. Новые эоблаттидовые насекомые (Insecta: Eoblattida) из верхней перми России // Палеонтол. журн. 2021. № 1. С. 77—79.

Аристов Д.С., Гровожель-Стамм Л., Маршал-Папье Ф. Новые гриллоблаттидовые насекомые (Insecta: Grylloblattida) из вольциевого песчаника Вогез (средний триас Франции) // Палеонтол. журн. 2011. № 2. С. 39—45.

Лозовский В.Р., Балабанов Ю.П., Карасев Е.В. и др. Терминальная пермь Европейской России: вязниковский горизонт и недубровская пачка и граница перми и триаса // Стратигр. Геол. корреляция. 2016. Т. 24. № 4. С. 38—54.

Могучева Н.К., Круговых В.В. Новые данные к стратиграфической схеме триасовых отложений Тунгусской синеклизы и Кузнецкого бассейна // Стратигр. Геол. корреляция. 2009. Т. 17. № 5. С. 60—68.

Расницын А.П., Аристов Д.С., Расницын Д.А. Насекомые у рубежа перми и раннего триаса (уржумский—оленекский века) и проблема пермотриасового кризи-

са биоразнообразия // Журн. общ. биол. 2013. Т. 74. № 1. С. 43–65.

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—32.

Щербаков Д.Е., Башкуев А.С., Василенко Д.В. и др. Новое местонахождение раннетриасовых насекомых — Петропавловка // Палеострат—2019. Годичн. собр. (научн. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: ПИН РАН, 2019. С. 68—69.

Aristov D.S. Classification of the order Eoblattida (Insecta: Blattidea) with description of new taxa // Far East. Entomol. 2015. № 301. P. 1–56.

Aristov D., Zessin W. Mallorcagryllus hispanicus n. gen. et sp. – eine neue Grylloblattide (Insecta: Grylloblattida: Blattogryllidae) aus dem Buntsandstein der Insel Mallorca, Spanien // Virgo, Mitt. Entomol. Ver. Mecklenburg. 2009. V. 12. № 1. P. 30–34.

Davydov V.I., Karasev E.V., Nurgalieva N.G. et al. Climate and biotic evolution during the Permian-Triassic transition in the temperate Northern Hemisphere, Kuznetsk Basin, Siberia, Russia // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeo-

ecol. 2021. V. 573. Art. 110432. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110432

Matamales-Andreu R., Peñalver E., Mujal E. et al. Early—Middle Triassic fluvial ecosystems of Mallorca (Balearic Islands): Biotic communities and environmental evolution in the equatorial western peri-Tethys // Earth-Sci. Rev. 2021. V. 222. Art. 103783.

https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103783

Shcherbakov D.E. Madygen, Triassic Lagerstätte number one, before and after Sharov // Alavesia. 2008. № 2. P. 113—124.

Shcherbakov D.E. Permian and Triassic ancestors of webspinners (Embioidea) // Russ. Entomol. J. 2015. V. 24. N_2 3. P. 187–200.

https://doi.org/10.15298/rusentj.24.3.01

Storozhenko S. New Triassic grylloblattids from Kirghizia (Insecta, Grylloblattida) // Spixiana. 1994. V. 17. № 1. P. 27—35.

Voigt S., Buchwitz M., Fischer J. et al. Triassic life in an inland lake basin of the warm-temperate biome — the Madygen Lagerstätte (Southwest Kyrgyzstan, Central Asia) // Terrestrial conservation Lagerstätten: Windows into the evolution of life on land / Eds. Fraser N.C., Sues H.-D. Edinburgh: Dunedin Acad. Press, 2017. P. 65—104.

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? // Hist. Biol. 2020. V. 32. № 8. P. 1019—1027.

https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1561672

Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1, 2. Baharellinus orenburgensis sp. nov., голотип ПИН, № 5640/268, переднее крыло: 1 — прямой отпечаток, 2 — фрагмент обратного отпечатка; Россия, Оренбургская обл., Петропавловка; нижний триас, оленекский ярус, верхнеоленекский подъярус, петропавловская свита.

Фиг. 3. Gorochovia minuta Storozhenko, 1994, паратип ПИН, № 2069/1847, переднее крыло; Кыргызстан, Ошская обл., Джайлоучо; средний или верхний триас, ладинский или карнийский ярус, мадыгенская свита.

Фиг. 4. Batkentak intactus Aristov, 2015, голотип ПИН, № 2785/2179, переднее и заднее крылья; Кыргызстан, Ошская обл., Джайлоучо; средний или верхний триас, ладинский или карнийский ярус, мадыгенская свита.

Changes in the Family Composition of Eoblattid Insects (Insecta: Eoblattida) near the Permian—Triassic Boundary

D. S. Aristov

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

Changes in composition of the order Eoblattida at the Permian—Triassic boundary are discussed. A new species of Blattogryllidae, *Baharellinus orenburgensis* sp. nov., is described from the Lower Triassic of the Petropavlovka locality (Orenburg region of Russia). Family Gorochoviidae (known from the Dzhailoucho locality; Middle or Upper Triassic of the Kyrgyzstan) is transferred from the order Reculida to Eoblattida. Family Batkentakidae fam. nov. is erected for the genus *Batkentak* Aristov, 2015 from Dzhailoucho locality. The absence of significant changes in the family composition of eoblattids is shown at the boundary of the Paleozoic and Mesozoic.

Keywords: Insecta, Eoblattida, Blattinopsidae, Upper Permian, Triassic, Eurasia