

107/31
АКАДЕМИЯ НАУК СССР



**ТРУДЫ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО
ИНСТИТУТА**

ТОМ VII

ВЫПУСК I

А. В. МАРТЫНОВ

**ОЧЕРКИ ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ И ФИЛОГЕНИИ
ОТРЯДОВ НАСЕКОМЫХ (PTEVYGOTA)**

ЧАСТЬ I

ПАЛАЕОРТЕРА И НЕОРТЕРА-POLYНЕОРТЕРА

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

TRAVAUX
DE L'INSTITUT PALÉONTOLOGIQUE

TOME VII

LIVRAISON 4

A. MARTYNOV

ETUDES SUR L'HISTOIRE GÉOLOGIQUE ET DE
PHYLOGÉNIE DES ORDRES DES INSECTES (PTERYGOTA)

1-e PARTIE

PALAEOPTERA et NEOPTERA - POLYNEOPTERA

(Avec 70 figures et 1 planche)

ÉDITION DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
MOSCOU 1938 Leningrad

А К А Д Е

ПАЛЕОНТ

ОЧЕРКИ ГИ
ОТ

PALAE

ИЗДА
МОСКВА

URSS

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

QUE

Т Р У Д Ы
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

ТОМ VII

ВЫПУСК 4

А. В. МАРТЫНОВ

ОЧЕРКИ ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ И ФИЛОГЕНИИ
ОТРЯДОВ НАСЕКОМЫХ (Pterygota)

ЧАСТЬ I

Palaeoptera и Neoptera-Polyneoptera

(С 70 рисунками и 1 таблицей)

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1938 ЛЕНИНГРАД

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР
директор Палеонтологического института акад. А. А. Борисяк

Редактор Б. В. Родендорф

Технический редактор Н. П. Пошешулин.

Корректор М. С. Пруссак.

Сдано в набор 23/III 1938 г. Подписано к печати 7/VII 1938 г. Формат 72×110^{1/16}. Объем 9^{1/2} п. л., и 1 вкл.
В 1 п. л. 58 печ. зп., 12,8 уч.-авт. л. Тираж 850 экз. Уполн. Главл. № Б-42793 АНИ 1015. РИСО 637. Зак. 1382.

1-я Образцовая типография Огиза РСФСР треста „Полиграфкнига“. Москва, Валовая, 28.

Введение
Общие данные о *Palae*
Обзор отдельных надг
Отряд *Palaeodictyopte*
Условия обитания
Вопросы классификац
Отряд *Pseudohemipte*
Отряд *Megaseoptera*
Отряд *Protohymenopte*
Замечания об отноше
Судьбы *Megaseoptera*
Надотряд *Ephemeropt*
Отряд *Archodonata*
Отряд *Protodonata*
Надотряд *Odonatopte*
Главные теории эволю
Обоснование собствен
Об отношениях пермс
Тип *Protozygoptera*
Тип *Anisozygoptera*
Тип *Anisoptera*
Отряд *Meganisoptera*
Отряд *Sypharopteroide*
Отдел новокрылых *Ne*
Подотдел *Polyneoptera*
Надотряд *Blattopteroi*
Отряд *Blattodea*
Богомолы *Mantode*
Protoblattoidea
Отряд *Isoptera* — тер
Надотряд *Dermatopter*
Orthopteroidea и близк
Отряд *Paraplecoptera*
Группа *Spanioidea*
Группа (отряд) *Id*
Группа *Geraridae*
Группа *Apithanid*
Cacurgoidea и *St*
Группа *Cnemidolo*
О значении приобре
О внезапности вымира
Краткая история ство
Группа (подотряд)

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Введение	7
Общие данные о <i>Palaeoptera</i> , их морфологии и отношении к <i>Neoptera</i>	11
Обзор отдельных надотрядов и отрядов <i>Paleoptera</i>	16
Отряд <i>Palaeodictyoptera</i>	16
Условия обитания	17
Вопросы классификации <i>Palaeodictyoptera</i>	18
Отряд <i>Pseudohemiptera</i>	22
Отряд <i>Megasecoptera</i>	24
Отряд <i>Protohymenoptera</i>	26
Замечания об отношении <i>Protohymenoptera</i>	28
Судьбы <i>Megasecoptera</i> и <i>Protohymenoptera</i> и причины их вымирания.	31
Надотряд <i>Ephemeroptera</i>	32
Отряд <i>Archodonata</i>	37
Отряд <i>Protodonata</i>	39
Надотряд <i>Odonatoptera</i>	41
Главные теории эволюции стрекоз	45
Обоснование собственных взглядов автора на жилкование крыльев стрекоз.	47
Об отношениях пермских стрекоз к третичным и мезозойским	56
Тип <i>Protozygoptera</i> — <i>Zygoptera</i>	58
Тип <i>Anisozygoptera</i>	60
Тип <i>Anisoptera</i>	60
Отряд <i>Meganisoptera</i>	62
Отряд <i>Sypharopteroidea</i>	64
Отдел новокрылых <i>Neoptera</i>	66
Подотдел <i>Polyneoptera</i>	70
Надотряд <i>Blattopteroidea</i>	72
Отряд <i>Blattodea</i>	73
Богомолы <i>Mantodea</i>	74
<i>Protoblattoidea</i>	79
Отряд <i>Isoptera</i> — термиты	81
Надотряд <i>Dermatopteroidea</i>	83
<i>Orthopteroidea</i> и близкие к ним группы; введение.	94
Отряд <i>Paraplecoptera</i>	98
Группа <i>Spanioderidae</i>	98
Группа (отряд) <i>Idelodea</i>	98
Группа <i>Geraridae</i>	99
Группа <i>Apithanidae</i>	100
<i>Cacurgoidea</i> и <i>Strephocladodea</i>	100
Группа <i>Cnemidolestoidea</i>	101
Значении приобретения способности к прыганию	102
Внезапности вымирания <i>Paraplecoptera</i> и его причинах	104
История ствола <i>Sallatoria</i> и группы <i>Haglodea</i>	105
Группа (подотряд) <i>Gryllacridodea</i>	110
	5

Группа (подотряд) сверчковые — <i>Grylloidea</i>	115
Группа (подотряд) саранчовые — <i>Acridiodes</i>	119
Группа (подотряд) кузнечиковые — <i>Tettigoniodes</i>	120
Сем. <i>Elcanidae</i>	123
Примыкающие к <i>Saltatoria</i> , но не прыгающие группы	123
Отряд <i>Glosselytrodes</i>	123
Отряд <i>Caloneurodes</i>	125
Палочники. <i>Phasmatodes</i>	127
О положении сем. <i>Grylloblattidae</i>	130
<i>Protoperlaria</i>	130
Веснянки — <i>Plecoptera</i>	133
Эмбии — <i>Embiodes</i>	138
<i>Miomoptera</i>	138
Литература	141
Résumé.	146

Выяснение
 вотного царст
 общих закон
 задачами сист
 Эти задачи
 Если рань
 влетворитель
 стна морфоло
 форм, то тепе
 новится все б
 матики, даже
 довательный
 ствительной а
 Мы можем
 ряда форм в
 и отрывочног
 ими гипотеза
 жны понимает
 скудости, па
 характера, —
 сравнениями,
 противоречив
 ком, так ска
 вывести не о
 выбирается о
 мышления то
 Очевидно,
 шенно недост
 Никогда
 же живыми
 ченце как и
 работа их о
 обстановке,
 графических
 органа, расс
 способствуя
 Изменение о
 тех или инь
 изменяется
 в сущность
 нее, по кран
 чения, — фо
 мненна. Сред
 графическог

и субтропическую зону зоны пустынь, водные нимфы таких специализованных групп, как *Megasecoptera* и *Palaeodictyoptera*, уже не находили для себя подходящих биотопов, и вся группа должна была испытать быстрое и полное вымирание.

Сходную судьбу, как мы увидим ниже, испытал также богатый и разнообразный отряд *Paraplecoptera*.

В иных условиях обитали *Protohymenoptera*, а потому и судьбы этой группы были несколько иные.

Мы вовсе не находим их в тропической (и субтропической!) зоне карбона, хотя в эти времена они несомненно существовали, о чем мы уже говорили выше, только жили, очевидно, в иных областях и в иных условиях. В перми, и преимущественно в нижней перми (в артинском и кунгурском ярусах), мы уже сразу встречаемся с изобилием разных родов и семейств *Protohymenoptera*, но все местонахождения их находятся в областях умеренной зоны, в северной половине Европейской части СССР и в Северной Америке (Канзас). Эти области лежали к северу от жаркой зоны пустынь, и районы некоторых из наших местонахождений, например, район Чекарды по реке Сылве, а частью и некоторые другие местонахождения полосы красноцветных пород, располагались в областях, где было достаточно озер и текучих водоемов. На это указывает характер фауны и, особенно, нахождение различных водных личинок, в том числе мелких и нежных, которые, очевидно, сохранились на месте своего обитания. Разнообразие и обособленность ряда родов и семейств *Protohymenoptera*, с которыми мы встречаемся преимущественно в кунгурских и самых нижнеказанских местонахождениях нашей страны, определенно указывают на то, что эта группа уже проделала свой длинный путь эволюции и жила и во времена карбона, но несомненно также и в умеренной зоне. К сожалению, о населении умеренной зоны карбона мы ничего не знаем и не знаем доподлинно, где и как она проходила.

В кунгурское время *Protohymenoptera* были у нас очень разнообразны, но в казанский век они явно пошли на убыль, и из триаса мы уже не знаем ни одного представителя их. Сходную судьбу испытали, как мы увидим ниже, пермские группы стрекоз, примыкающие к *Paraplecoptera*, отряд или подотряд *Idelodea*, *Protoperlaria* и некоторые другие водные группы. К казанскому времени окончательно вымирают и немногие роды *Palaeodictyoptera* (из сем. *Spilapteridae*), предки которых попали в умеренную зону и благодаря этому пережили своих тропических родственников.

Общность явления вымирания в верхней перми если не всех, то огромного большинства водных групп умеренной зоны определенно свидетельствует о наступлении крупных климатических перемен, именно: о наступлении более засушливого и теплого климата. Это как раз и имело место с переходом к временам триаса. Перемены эти, очевидно, были глубокие, так как к триасу и, частью, в начале триаса подверглись решительному вымиранию все водные группы умеренной зоны перми Европейской части СССР и, повидимому, Кузбасса и Северной Америки. Это говорит о новом смещении климатических зон.

НАДОТРАД *EPHEMEROPTERA*

Под этим термином подразумевают, собственно, не один, а два отряда — каменноугольных *Protephmeroidea* Handl. и собственно *Ephemeroptera*, или *Plectoptera*, живущих в настоящее время, но известных и в ископаемом состоянии, начиная с перми.

Отряд *Protephmeroidea* был создан Гандлиршем (1908) для семейства *Triplosobidae* Handl., заключающего только одну форму *Triplosoda (Blanchardia) pulchella* Brongn. из стефанских отложений Комментри.

Это, действительно, очень напоми-
тельной в от-
Голова де-
крылья рас-
три хвостовы-
членистую не-
жилкование
поперечных,
в то время к
кончаются «т-
Г а н д л и р-
Palaeodictyopt
каких специ-
состояния кр-
ракальных кр-
а, с другой ст-
от *Palaeodicty*
отодвигать пр-
ной эпохи.
Положение
вания (отсутст-
тать эту групп-
видно, ранняя
высокой степен-
нимф, то такой
tephmeroidea.
рано вымерла,
(*Permopectopte*
Эволюционные
близко повтор-
noptera.

Современные
насекомых. Ни-
быстротекущих
ны, и одни из н-
Мы не будем
общезвестна, а
поденки замечат-
и черт архаиче-
Оно состоит из
щих по бокам м-
члениковые (ка-
длинный пара-
ются еще три
крылья сильно
соприкосновения
3-4 члеников. С-
отдельно, на ко-
репес. Яйцеводы
отдельно, прикр-
Черты глубоки-
(длинное сердце
и семяпочек).
К глубоко ар-
п существование
3 Тр. Палеонтол. ии-та,

Это, действительно, совершенно особая группа, своею внешностью очень напоминающая поденок, тем не менее вряд ли могущая быть включенной в отряд *Plectoptera*.

Голова довольно широкая и несет пару небольших фасеточных глаз; крылья распростерты в стороны и гомономные; брюшко несет на конце три хвостовых нити, не очень длинные церки и почти равную им среднюю членистую нить, т. е. парацерк. Жилкование крыльев очень похоже на жилкование у современных поденок, со «вставочными» жилками и рядами поперечных, но 3-я ветвь (средняя) RS, MA и CuA у *Triplosoba* простые, в то время как у *Plectoptera* они всегда (кроме случаев явной редукции) кончаются «триадами». Размеры довольно крупные (длина крыла 21 мм).

Гандлирш считал *Triplosobidae* промежуточной группой между *Palaeodictyoptera* и собственно *Ephemeroptera*, но, по-моему, у них нет никаких специальных сходств с первой группой, кроме распростертого состояния крыльев, которое мы находим у всех *Palaeoptera*. Ни проторакальных крылышек, ни брюшных плевр мы здесь уже не находим, а с другой стороны, присутствие длинного парацерка отличает эту группу от *Palaeodictyoptera* так же резко, как и настоящих поденок и заставляет отодвигать происхождение всего надотряда далеко вглубь каменноугольной эпохи.

Положение крыльев в покое, на ряду с сильной специализацией жилкования (отсутствие ветвей на CuA, MA и RS и пр.), не позволяет также считать эту группу анцестральной по отношению к *Plectoptera*. Это, очевидно, ранняя боковая ветвь ствола поденок, уже в карбоне достигшая высокой степени специализации. Так как все поденки имеют чисто водных нимф, то такой же образ жизни мы неизбежно должны приписать и *Proterphemeroidea*. При таком положении дела нам понятно, что эта группа рано вымерла, — вероятно уже в конце карбона, а пермских поденок (*Permoplectoptera*) мы находим уже не в тропической, а в умеренной зоне. Эволюционные отношения и судьбы этих двух групп, таким образом, близко повторяют те же отношения между *Megasecoptera* и *Prothymoptera*.

PLECTOPTERA (EPHEMEROPTERA) s. str.

Современные поденки являются одной из важнейших водных групп насекомых. Нимфы их обитают во всякого рода водоемах, от горных, быстротекущих до стоячих; большинство их в достаточной мере стенофильны, и одни из них живут в стоячих, другие в различных текущих водоемах.

Мы не будем останавливаться на характеристике отряда, так как она общеизвестна, а ограничимся лишь немногими замечаниями. Современные поденки замечательны сочетанием черт крайней, предельной специализации и черт архаических. Архаические черты хорошо выражены в брюшке. Оно состоит из 10 хорошо развитых и сходных сегментов, нередко несущих по бокам маленькие паранотальные выступы; церки длинные, многочлениковые (как у *Megasecoptera*), 11-й тергит продолжается в обычно длинный парацерк сходного строения, а позади 11-го сегмента имеются еще три пластинки, относимые уже к 12-му сегменту. Задние крылья сильно уменьшены; в покое обе пары поднимаются кверху до соприкосновения. Гоноподы самца длинные и состоят обыкновенно из 3-4 члеников. Семяводы открываются на границе 9-го и 10-го стернитов отдельно, на конце двух копулятивных выступов, которые называют репес. Яйцеводы, открывающиеся между 7-м и 8-м стернитами также отдельно, прикрыты лишь субгенитальной пластинкой 7-го стернита.

Черты глубокой архаичности мы находим и во внутреннем строении (длинное сердце с 10 парами отверстий, отчасти также строение яичников и семенников).

К глубоко архаическим чертам следует отнести большое число линек и существование особой летающей субимагинальной фазы. Такая фаза

отсутствует теперь у других насекомых, но, вероятно, нечто подобное существовало у древних палеозойских предков их.

Черты крайней специализации ясно видны в строении головы (очень сильное и своеобразное развитие глаз, а нередко и глазков, редукция ротовых частей), в форме и относительных размерах крыльев (редукция задних, усвоение треугольной формы передними) и в связанном с этим строении груди, в строении и жилковании крыльев (нежность стекло-прозрачной мембраны и связанное с этим «свободное» окончание «вставочных» жилок на поперечных), полной утере питания и превращении кишечного канала в аэростатический аппарат, в строении передних ног у самцов и т. д.

Сказанное относится к современным и третичным поденкам. Уже мезозойские представители кое в чем значительно отличаются от них, пермские же поденки гораздо более архаичны и не имеют многих, может быть, большинства, приведенных специализаций, которые были планомерно приобретены поденками преимущественно в постпалеозойское время.

Взрослые пермские поденки особенно хорошо сохранились в нижнепермских отложениях Канзаса, откуда Селл ярдс, а затем главным образом Тилльярд (1932) и Карпентер (1933) описали подробно два семейства *Prottereismatidae* и *Misthodotidae*, а в самое последнее время (1936) Тилльярд прибавил еще сем. *Doteridae*. Было выяснено, что задние крылья их еще не были редуцированы и были почти вполне сходными с передними, только немного шире в основной части (рис. 11). В по-

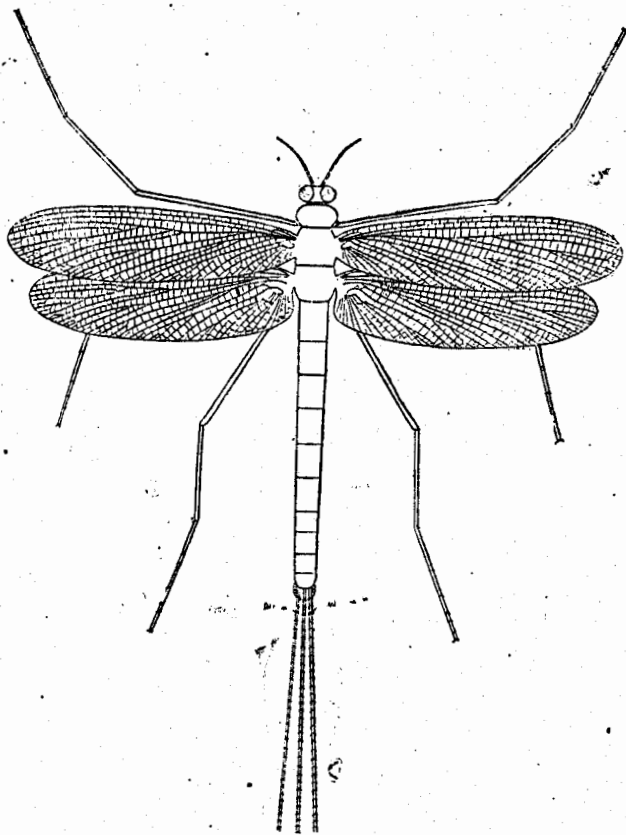


Рис. 11. Пермская поденка *Prottereisma permianum* Sell. Реконструкция Карпентера.

кое крылья, по Тилльярду, поднимались вверх, как у современных форм. Жилкование было, в основном, вполне сходным с жилкованием современных семейств, например семейством *Siphonuridae*, только в связи с иной формой крыльев жилкование анальной и кубитальной области было иным, более примитивным. Вставочные жилки у большинства кончались на основных, а не «свободно», а это, по моему, свидетельствует о том, что мембрана крыльев у них не была еще так тонка и нежна, как у современных форм.¹ В основной части спереди была еще

¹ Как я это подробно выяснил еще в работе 1924 г. о жилковании крыльев стрекоз и поденок, потеря связи «вставочных» жилок с основными произошла вследствие крайнего истончения мембраны крыльев. Что касается происхождения «вставочных» жилок, то они возникли не в крыльях поденок, как таковых, а в крыловых органах пред-

хорошо развит
битуса CuA и
почти гомоно
по данным И
с округлыми
из 11 членик
Тилльярд
Permolectoptera
perma, и выск
Permolectopt
Прежде че
к *Permolecto*
поденках СССР
ни Тилльярд
а также крыль
apicalis Ма
Первая извест
сохранилось в
и хорошо раз
ворит в пользу



Рис. 12. Pa
RS₂ — ветви
CuP —

Permolectoptera
гораздо выше
совсем сближил
вающая ее с
жилку, как у
«свободно», т.
а некоторые пр
жилками, RS₂
такое в семе
описании рода
мейство *Prottere*
меня выделить
Как мы види
образные форм
семейства.
Как смотрят
современным с
niopsidae, очень

ков *Ephemeroptera*
ровались из элемен
синусов и лишь по

хорошо развита короткая кость, поперечных было много, ветвление кубитуса CuA и анальных было менее изменено. Ноги были тонкие, длинные, почти гомономные, с длинными пятичлениковыми лапками. Переднеспинка, по данным Карпентера, была более широкой, чем у современных форм, с округлыми выступами по бокам; усики были явно длиннее и состояли из 11 члеников.

Тилльярд выделил оба названных семейства в особый подотряд *Permoplectoptera*, а поденок последующих времен — в подотряд *Euplectoptera*, и высказал мысль, что *Euplectoptera* являются прямыми потомками *Permoplectoptera*.

Прежде чем высказать свою точку зрения об отношениях *Euplectoptera* к *Permoplectoptera*, я должен привести некоторые данные о пермских поденках СССР, частью сильно отличных от американских и неучтенных ни Тилльярдом, ни Карпентером. Из СССР известно несколько нимф, а также крылья двух взрослых форм, одной из Тихих Гор (*Loxophlebia apicalis* Mart.) и одной из Ивы-Горы (*Palingeniopsis praecox* Mart.). Первая известна только по фрагменту крыла, от второй же прекрасно сохранилось все заднее крыло. Это крыло (1932) имеет удлиненную форму и хорошо развитую анальную область, как у *Protereismatidae*, что говорит в пользу более или менее гомономного состояния крыльев, состояния

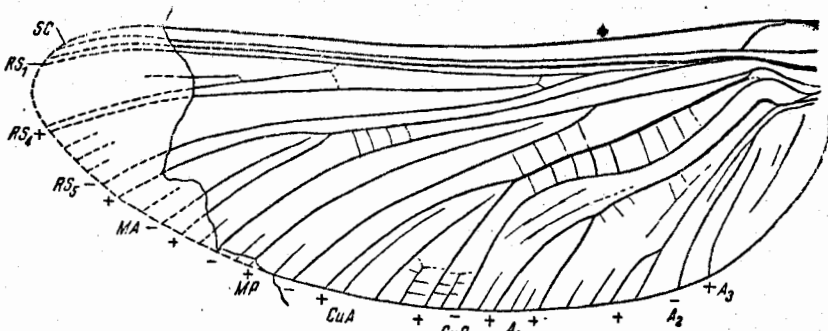


Рис. 12. *Palingeniopsis praecox* Mart.; заднее крыло; SC — субкоста, RS₁—RS₃ — ветви сектора радиуса; MA, MP — передняя и задняя медиана; CuA, CuP — передний и задний кубитус; A₁—A₂ — анальные жилки.

Permoplectoptera, но по степени специализации жилкования оно стоит гораздо выше американских семейств (рис. 12). Короткая кость уже совсем сблизилась с передним краем, а задняя поперечная жилка, связывающая ее с субкостой, удлинилась и образовала такую же плечевую жилку, как у современных форм. Вставочные жилки все оканчиваются «свободно», т. е. на поперечных, как у большинства современных форм, а некоторые продольные, именно RS₂ и RS₃, так сблизились со следующими жилками, RS₄ и MA, что получилось состояние, очень напоминающее таковое в семействе *Palingeniidae* (современное). Размеры крупные. При описании рода *Palingeniopsis* я включил его в свое время (1932) в семейство *Protereismatidae*, но только что указанные особенности заставляют меня выделить теперь этот род в особое семейство *Palingeniopsidae* n. fam.

Как мы видим, подотряд *Permoplectoptera* заключал в себе очень разнообразные формы, напоминавшие различные современные (и третичные) семейства.

Как смотреть на эти группы, каковы их отношения к третичным и современным семействам? Расположение продольных жилок *Palingeniopsidae*, очень напоминающее таковое у *Palingeniidae*, с первого взгляда

нов *Ephemeroptera*, носивших отчасти характер надкрылий (*architegmina*). Они формировались из элементов первичной сетки и носили первоначально характер продольных синусов и лишь позже превратились в настоящие жилки.

может привести к заключению, что последние развились из первых, но эту мысль мы должны отбросить, так как по характеру вставочных жилок *Palingeniopsidae* стоят выше современных *Palingeniidae*, у которых главные вставочные кончаются на основных ветвях.

На основании этих сходств мы можем лишь сказать, что *Palingeniopsidae* уже превосходили тип жилкования *Palingeniidae*, что они, вероятно, родственны предкам последних, но эти предки произошли

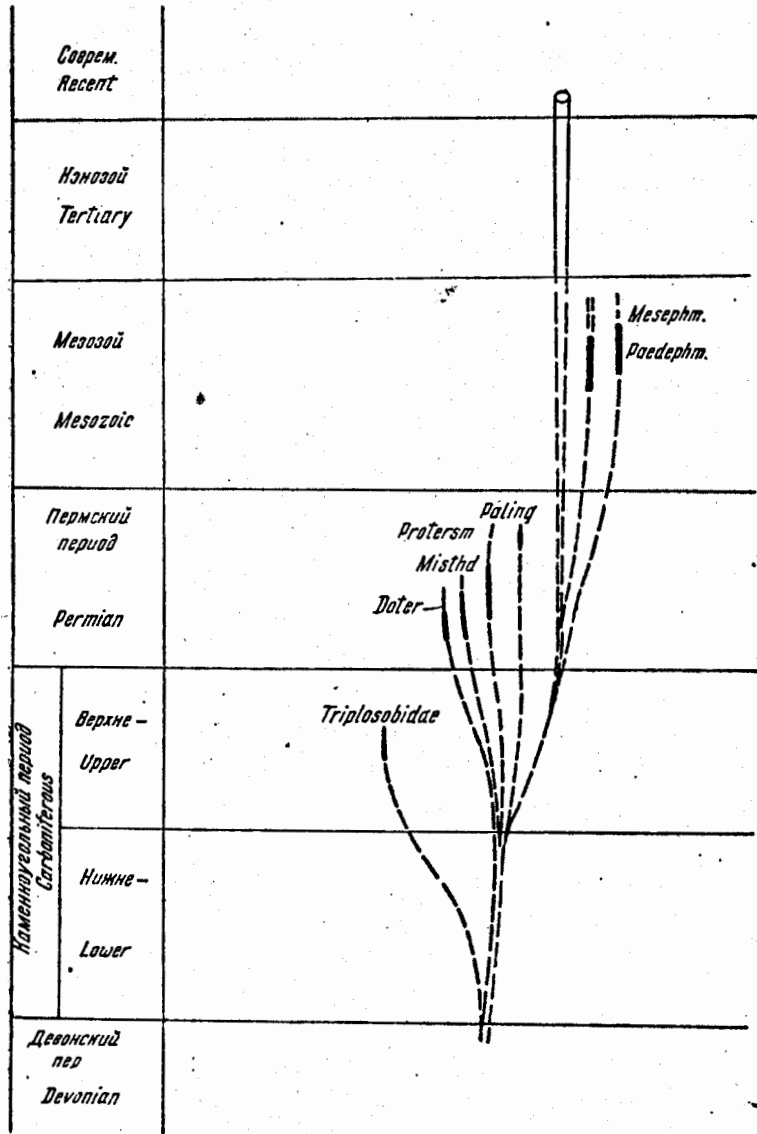


Рис. 13. Схема генетических отношений и геологической истории *Ephemeroptera*.

не прямо от *Palingeniopsidae*, а от известных, близких к ним, но более примитивных форм.

Такие отношения между двумя названными семействами побуждают нас осторожнее отнестись и к мысли о происхождении других поденок от *Prottereismatidae* и *Misthodotidae*. Мне думается, что и эти два семейства, хотя они и очень напоминают своим жилкованием *Siphonuridae*, представляют собою уже сильно специализованные группы, заканчивая-

щие сво
крупны
расшир
гурации
развила
засских
ства *Ez*
tidae) пр
которые
мимо эти
Поденки
ных кры
бую пер
предвосх
перми и
сходными
О мез
семейств
далеко н
лья *Mese*
Paedephe
Нимфы
сохранив
стилевидн
рых хоро
у современ
Итак,
группы (о
к перми, п
мы застаем
потому, ч
ренную се
plectoptera
застаем по
и более сх
европейски
стных *Perr*
иммигриро

Этот отр
новым,
с одним ро
От этой
сохранности
ным. Форм
ных *Protoh*
торые черт
tera + Protoh
и начало ег
с костальны
Ветви RS на
связывается
ветви, приче

1 Изогнуто
надлом, но при
все же продол

щие свою эволюцию. Это тоже были частью средние, но частью уже довольно крупные формы. В задних крыльях анальные области их всюду испытали расширение к самому основанию, к телу, но не назад. Аналогичную конфигурацию усвоили передние крылья *Caenidae*, но у последних такая форма развилась, конечно, вторично. Словом, мы не видим в крыльях обоих канзасских семейств явных тенденций к превращению в определенные семейства *Euplectoptera*. Мы поэтому затрудняемся видеть в них (*Protereismatidae*) предков даже *Siphonuridae*; нам думается, что *Siphonuridae* и некоторые другие семейства поденок родственны им, но их ствол прошел мимо этих двух пермских семейств, которые, следовательно, затем вымерли. Поденки следующих времен, конечно, прошли когда-то стадию гомономных крыльев, но известные нам *Permoplectoptera* представляют собою особую пермскую радиацию, представители которой в значительной степени превосхитили черты строения новых групп, но специализовались в конце перми и в триасе в своих направлениях и вымерли (рис. 13). С довольно сходными отношениями мы встретимся и у стрекоз.

О мезозойских поденках мы очень мало знаем. У известных нам членов семейств *Mesephemeridae* и *Paedephemeridae* задние крылья были, в общем, далеко не так уменьшены, как у современных (и третичных) групп. Крылья *Mesephemeridae* очень походят на крылья *Ephemeridae*, жилкование *Paedephemeridae* было более своеобразно и специализовано.

Нимфы пермских поденок очень походили на современных. Хорошо сохранившаяся нимфа рода *Phthartus* Handl. замечательна своими стилевидными жабрами, отходившими от сегментов брюшка. На некоторых хорошо сохранился на теле рисунок, похожий на такой же рисунок у современных форм.

Итак, семейство *Triplosobidae* представляет собою члена карбоновой группы (отряда), жившей в тропической зоне (европейской) и вымершей к перми, подобно другим водным группам тропических *Palaeoptera*. В перми мы застаем родственных им поденок, которые выжили дольше, очевидно потому, что их далекие (нижнекаменноугольные) предки попали в умеренную северную зону. Однако известные нам пермские семейства *Permoplectoptera*, видимо, также вымерли в конце перми или в триасе. В юре мы застаем поденок, значительно отличавшихся жилкованием от пермских и более сходных с современными. Можно быть почти уверенным в том, что европейские *Mes-* и *Paedephemeridae* не были прямыми потомками известных *Permoplectoptera*, а развились из других предков и, может быть, иммигрировали в область Европы.

ОТРЯД *ARCHODONATA* И БЛИЗКИЕ К НЕМУ ФОРМЫ

Этот отряд был обоснован в 1931 г. (работа вышла в 1932 г.) Мартыновым, который включил в него семейство *Permothemidae* Mart., с одним родом и видом *Permothemis libelluloides* Mart. из Ивы-Горы.

От этой формы нам известно только одно заднее крыло в прекрасной сохранности (рис. 14); жилкование его оказалось чрезвычайно своеобразным. Формой оно напоминает крылья *Palaeodictyoptera* или ширококрылых *Protohymenoptera* (*Asthenohymenidae*), но жилкование соединяет некоторые черты *Palaeodictyoptera*, *Odonata*+*Protodonata* и даже *Megaseoptera*+*Protohymenoptera*. RS, как мы видим, отходит перед серединой крыла, и начало его связывается слабой поперечной жилкой с субкостой и далее — с костальным краем, который в этом месте слегка изогнут¹ («pseudonodus»). Ветви RS направляются прямо наружу. M делится немного раньше, и MA связывается поперечной жилкой с началом RS. Cu рано делится на две ветви, причем с более слабой CuP объединяется в основной части смежная

¹ Изогнутость эта заметна не со всех сторон, иногда кажется, что здесь имел место надлом, но при небольшом повороте объекта опять видим, что базальный отрезок здесь все же продолжается в дистальный, что говорит против надлома.

antis Mart.

ю.
я *Miomoptera*,
деленных ука-
но их внешнего
снования, или
laeomantidae М
лично в обеих
как у псоцид,
ит R и SC.
ся определенно
ptera представ-
я ветвь, свя-
oreognatha.

ЛИТЕРАТУРА

- Бей-Биенко Г. Я. 1936. Насекомые кожистокрылые. Фауна СССР. 1936, стр. 1—239.
- Bolton Herbert. 1921, 1922. A monograph of the fossil Insects of the British Coal Measures. Palaeontographical Society, vol. LXXIV. Part I, pp. 1—80, —Part II, pp. 18 156 pl. V—X.
- Bolton Herbert. 1925. Insects from the Coal Measures of Commentry, No. 2. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Fossil Insects. No. 2, pp. 56, pl. 3.
- Brongniaart C. I. E. 1898. Recherches pour servir à l'histoire des Insectes Fossiles de Temps Primaires, précédées d'une étude sur la nervation des ailes des Insectes. St. Etienne.
- Burr M. 1914. Notes on the Forficularia. XXII. Notes on the Wingvenation in the Dermaptera. Ann. and Magazine of Natural History. July, 1914. Ser. 8, v. XIV, pp. 78—84, pl. III—V.
- Carpenter Fr. 1930. A review of our present knowledge of the Geological History of the Insects. Psyche, v. 37, No. 1, pp. 15—34.
- Carpenter Fr. 1930a. The Lower Permian Insects of Kansas. Part. 3. The Protohymenoptera. Psyche, v. XXXVII, No. 4, pp. 343—374.
- Carpenter Fr. 1931. The Lower Permian Insects of Kansas. Part. 4. The order Hemiptera and Additions to the Palaeodictyoptera and Protohymenoptera. Amer. Journ. Sci., v. XXII, pp. 113—130.
- Carpenter Fr. 1931a. The Lower Permian Insects of Kansas. Part. 2. The Orders Paleodictyoptera, Protodonata a. Odonata. Amer. Journ. Sci. February 1931, v. XXI, No. 122, pp. 97—139.
- Carpenter Fr. 1933. The Lower Permian Insects of Kansas. Part. 6. Delopteridae, Protelythroptera, Plectoptera, etc. Proc. Amer. Acad. Arts a. Sci., v. 68, No. 11, pp. 411—503.
- Carpenter Fr. M. 1935. The Lower Permian Insects of Kansas. Part. 7. The Order Protoperlaria. Proc. Amer. Acad. Arts. a. Sci. v. 70, No. 4, pp. 103—146.
- Carpenter Fr. M. 1937. Collecting Fossil Insects, Harvard Alumni Bull. No. 19.
- Carpenter F. M. and Miller A. K. 1937. Permian Insect from Coahuila, Mexico. Amer. Journ. Sci, v. XXXIV, p. 126.
- Carpentier, F. 1933. Sur quelques particularités du thorax et des pattes de *Cylindrorhynchus*. Trav. V-e Congr. d'Entom. Paris.
- Chopard L. 1923. Faune de France, 3. Orthoptères et Dermaptères. Paris.
- Cockereil J. D. A. 1915. British Fossil Insects. Proc. U. S. Nat. Mus., v. XIII, pp. 469—499, pl. IX—XIV.
- Comstock J. H. 1918. The Wings of Insects. Ithaca, pp. 1—430.
- Crampton G. 1916. The phylog. origin and the nature of the wings of insects according to the paranotal theory. Journ. New York Entom. Soc., v. 24.
- Crampton G. 1919. On the Interrelations of the order of Insects. Trans. Entom. Soc. London, 1—2, 93.
- Crampton G. 1919 a. Notes on the phylogeny of the Orthoptera. Ent. News, XXX.
- Crampton G. 1922. Notes on the Relationship, indicated by the Venation of the Wings of Insects. Can. Ent. 54, pp. 206—216, 222—236.
- Crampton G. 1924. The Phylogeny and Classification of Insects. Journ. Ent. Zool., Pomona Coll., v. 16, California.
- Crampton G. C. 1926. The affinities of *Grylloblatta*, indicated by a study of the head and its appendages. Psyche, 33.
- Crampton G. 1927. The abdominal structures of the Orthopteroid fam. Grylloblattidae and the relationship of the group. Pan-Pacific Ent., III.
- Crampton G. C. 1929. The Terminal abdominal structures of female insects compared throughout the orders from the standpoint of phylogeny. Journ. New-York Entom. Soc., 37, pp. 453—496.
- Dollo L. 1909. La paléontologie éthologique. Bull. Soc. Belg. de Géol., Mém., v. 23.
- Dunbar C. O. 1924. Kansas Permian Insects. The geologic Occurrence and the Environment of the Insects. Amer. Journ. Sci., v. VII, 5, pp. 171—209.
- Forbes Wm. T. M. 1933. The axillary venation of the Insects. V-e Congrès International d'Entomologie. II. Travaux, Paris, pp. 277—284, pl. XII—XV.

minuta Mart.
рдом уже опи-
да наименование
opterum kamense

- Guthör Paul. 1934. Die Arthropoden aus dem Carbon und Perm des Saar-Nahe-Pfalz-Gebietes. T. 30, S. 1—219, Berlin.
- Handlirsch Anton. 1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig.
- Handlirsch Anton. 1909. Zur Palaeontologie und Phylogenie der Insekten. Ztschr. f. Indukt. Abstammungsl. I, Heft 3.
- Handlirsch Anton. 1910. Die Bedeutung der Fossilen Insekten für die Geologie. Mitth. Geol. Gesell. Vol. III, Wien, pp. 503—522.
- Handlirsch Anton. 1911. New Palaeozoic Insects from the Vicinity of Mazon Creek, Illinois. Amer. Journ. Sci. 4, XXXI, pp. 297—377.
- Handlirsch Anton. 1911a. Ueber fossile Insekten. Congr. d'Entom. Brüssel, pp. 177—184, pl. 6—10.
- Handlirsch Anton. 1913. Ueber einige Beziehungen zwischen Palaeontologie, geogr. Verbreitung u. Phylogenie der Insekten. Trans. 2-nd Entom. Congr. Oxford, pp. 148—270.
- Handlirsch Anton. 1913. Beiträge zur exakten Biologie. Sitzber. Akad. Wiss., CXXII, Wien, H. I, p. 121.
- Handlirsch A. 1919. Revision der Palaeozoischen Insekten. Denkschr. Akad. Wiss., Math.-natur. Cl., v. XLVI, Wien, pp. 511—592.
- Handlirsch A. 1922. Fossilium Catalogus. A. Animalia, Pars 16. Insecta palaeozoica. Berlin.
- Handlirsch A. 1925. Глава «Palaeontologie» в «Handbuch der Entomologie», herausgegeben von Dr. Shr. Schröder. B. III, Jena.
- Handlirsch. 1930. Insecta in Handbuch d. Zoologie, gegründet von W. Kükenthal, herausgegeben von Ph. Krumbach, IV Band, S. 593—892.
- Holmgren A. N. 1909—1912. Termitenstudien. 1—4 Svenska Vet. Akad. Handl., 1909, 44, No. 3; 1911, 46, No. 6; 1912, 48.
- Holmgren N. 1913. Monogr. d. Termiten der oriental. Region.
- Imms A. D. 1919. On the Structure and Biology of Archotermopsis etc. Philosophical Transact. (B) V. 209.
- Imms A. D. 1927. The Biology and affinities of Grylloblatta. Proc. Ent. Soc. I. London.
- Imms A. D. 1931. Recent Advances in Entomology. London.
- Imms A. D. 1934. A. General Textbook of Entomology. London.
- Karny H. 1924. Beiträge z. Malayischen Orthopterenfauna, pp., 1—105; 206—234.
- Karny H. 1921. Zur Systematik der orthopteroiden Insekten. Treubia, v. 1, S. 164—205.
- Karny H. 1932. Ueber zwei angebliche Gryllacris-Arten aus dem Miocän von Radoboj. Jahrb. Geol. Bundesanstalt. B. 82, Heft 1 u. 2, S. 65—69.
- Lamèere A. 1917. Paleodictyopteres et Subulicomes. Bull. Soc. Entom. France.
- Lamèere A. 1917a. Révision Sommaire des Insectes Fossiles du Stephanien de Commeny. Bull. Mus Hist. Nat. No. 3, Paris, pp. 141—201.
- Lamèere A. 1917b. Note sur les Insectes houillers de Commeny. Bull. Soc. Zool., XLII, France.
- Lamèere A. 1917c. Etudes sur l'Evolution des Ephemeres. Bull. Soc. Zool., 1917, XLII, France.
- Lamèere A. 1923. On the wingvenation of insects. Psyche, B. XXX, No. 3—4, pp. 123—132.
- Lamèere A. 1927. L'année zoologique. Recueil Inst. Zool. Tarley-Rousseau, v. I, pp. 205—231.
- Lestage J. A. Etudes sur la Biologie des Plécoptères. Ann. Biol. lacustre, 1919, 1921, 1926; Rec. Inst. Zool. Tarley-Rousseau, 1927, I.
- Мартынов А. В. 1923. О некоторых чертах групп вымирающих и пр. Труды 3 Съезда зоологов, анатомов и гистологов, Петроград, стр. 89.
- Мартынов А. В. 1934. К пониманию жилкования и трахеации крыльев стрекоз и поденок. Русс. энт. обозр., т. XVIII, стр. 145—174. (English translation in Psyche, 1930, XXXVI, pp. 205—280).
- Martynov A. 1925. Ueber zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten u. ihre Evolution. Ztschr. Oekol. Morph. der Tiere, B. 4, H. 3.
- Martynov A. 1925a. Jurassic fossil Insects from Turkestan. Part 1, 2, 3. Изв. Акад. Наук, 1925.
- Martynov A. 1927. Jurassic fossil Insects from Turkestan. Part. 7. Some Odonata, Neuroptera, Thysanoptera. Известия Акад. Наук.
- Martynov A. 1927a. Ueber eine neue Ordnung fossiler Insekten, Miomoptera. Zool. Anz., 72, pp. 99—109. H. 3/4.
- Martynov A. 1928. A new fossil Form of Phasmatodea from Galkino (Turkestan). Ann. Mag. Nat. Hist., v. 10, p. 1.
- Мартынов А. В. 1928a. Определитель насекомых, под ред. И. Н. Филипьева. (Общая классификация.) 1928.
- Martynov A. V. 1929. Permian Entomofauna of North Russia and its relation to that of Kansas. IV Intern. Congress of Entom., v. II, Ithaca, pp. 595—598.

Мартыно
дожен
стр. 35
Martynov
laeopte
Мартыно
ГРУ,
Martynov
Изв. А
Мартыно
тера (6
Martynov
distric
Martynov
nata) e
Martynov
of thei
Martynov
Акад.
Мартыно
ния. Т
Мартыно
онт. и
Мартыно
этой и
Наук,
Meunier
de Con
Munz Phi
Amer.
Needham
Nat. M
Pongrac
Hunga
Pongrac
opoldi
Pruvost
Nord,
Pruvost
Franc
Mém.
1—58
Pruvost
Mém.
Rosen K
v. II,
Schoener
Sellard
descri
XVII
Sellard
descri
XVII
Sellard
pp. 2
Snodgra
son.
Snodgra
Misce
Snodgra
Snodgra
Тарбин
Лени
Tillyar
XII,
Tillyar
Wald
Tillyar
with
Tran
Tillyar
mend

- Мартынов А. В. 1930. О двух новых прямокрылых насекомых из пермских отложений Кунгурск. у. Пермской губ. Ежегодник Палеонт. общества, 1930, стр. 35—47.
- Martynov A. 1930a. New Permian Insects from Tikhie Gory, Kazan Prov. I. Palaeoptera. Тр. Геол. музея Акад. Наук., т. VI, стр. 69—86.
- Мартынов А. В. 1930 в. О палеозойских насекомых Кузнецкого бассейна. Изв. ГГРУ, т. XLIX, № 10.
- Martynov A. 1930c. Permian fossil Insects from Tikhie Gory. Order Miomoptera. Изв. Акад. Наук, стр. 951—975.
- Мартынов А. В. 1930d. О новых ископаемых насекомых Тихих Гор. Отдел Neoptera (без Miomoptera). Тр. Геол. музея Акад. Наук, т. VIII.
- Martynov A. 1931. On some remarkable Odonata from the Permian of Archangelsk district. Bull. Acad. Sci. URSS, No. 1, p. 141—147.
- Martynov A. 1931a. Sur le subordre nouveau Permanisoptera, nom. nov. (Odonata) et sa position systématique. Comptes Rend. Acad. Sci. URSS, pp. 246—247.
- Martynov A. 1932. New Permian Palaeoptera with the discussion of some problems of their Evolution. Тр. Палеозоол. инст., т. I, стр. 1—44.
- Martynov A. 1932a. On the wingvenation in the fam. Meganeuridae. Доклады Акад. Наук, стр. 42—44.
- Мартынов А. В. 1937. Пермские ископаемые насекомые Каргалы и их отношения. Тр. Палеонт. инст. Акад. Наук, т. VII, вып. 2, стр. 91.
- Мартынов А. В. 1937a. Лиасовые насекомые Шураба и Кизил-кии. Тр. Палеонт. инст. Акад. Наук, т. VII, вып. 1, ч. I, 1—180 стр., ч. II, 181—232.
- Мартынов А. В. 1937в. О крыльях термитов в связи с вопросом филогении этой и соседних групп насекомых. Тр. Инст. эволюц. морфологии Акад. Наук, Сборник в честь ак. Н. В. Насонова, стр. 83—150.
- Meunier F. 1912. Nouvelles recherches sur quelques insectes du terrain houiller de Commentry (Allier). Annales de Paléontologie, v. VII.
- Munz Phillip A. 1919. A venational study of the suborder Zygoptera. Mem. of the Amer. Entom. Soc., No. 3, Philadelphia.
- Needham J. G. 1903. A geneologic Study of Dragonfly wing venation. Proc. U. S. Nat. Mus., XXVI, pp. 703—764, pl. 24.
- Pongracz A. 1928. Die fossilen Insekten von Ungarn. Ann. Musei Nationalis Hungarici. Bd. 25.
- Pongracz A. 1935. Die oozäne Insektenfauna des Geiseltales. Nova Acta Leopoldina. B. 2, H. 3/4, No. 6., S. 485—572. Taf. I—VII. Halle.
- Pruvost P. 1912. Les Insectes Houillers du Nord de la France. Ann. Soc. Géol. Nord, v. XLI, pp. 323—380, pl. IX—XII.
- Pruvost P. 1920. La Faune Continentale du Terrain Houiller du Nord de la France. Introduction à l'étude du Terrain Houiller du Nord et du Pas-de-Calais. Mém. l'Explic. Carte det. France. Ministère des Travaux Publ. (1919). Pp. 1—584, pl. I—XXIX, Paris.
- Pruvost P. 1930. Insectes. La faune continentale du terrain houiller de la Belgique. Mém. Musée Royal d'Hist. Nat. de Belgique, Mem. No. 44.
- Rosen Kurt. 1913. Die fossilen Termiten, ets. Trans. 2-nd Intern. Congr. of Entomology, v. II, Oxford, pp. 318—335.
- Schoenemund E. 1924. Plectoptera in P. Schulze, Biologie der Tiere Deutschlands, 32.
- Sellards E. H. 1904. A study of the Structure of Palaeozoic Cockroaches, with descriptions of New Forms from the Coal Measures. Amer. Journ. Sci., (4), vol. XVIII, pp. 113—134, pl. 1.
- Sellards E. H. 1904a. A Study of the Structure of Palaeozoic Cockroaches, with descriptions of New Forms from the Coal Measures. Amer. Journ. Sci., (4), v. XVIII, pp. 213—227.
- Sellards E. H. 1906—1909. Types of Permian Insects. Amer. Journ. Sci., v. 22, pp. 249—258; v. 23, pp. 345—355; v. 27, pp. 151—173.
- Snodgrass R. E. 1927. Morphology and Mechanism of the Insect Thorax. Smithsonian. Misc. Coll., LXXX, No., 1, pp. 1—108.
- Snodgrass R. E. 1931. Morphology and Evolution of the Insect Abdomen. Smiths. Miscell. Coll., vol. 85, No. 6.
- Snodgrass R. E. 1934. How insects fly. Smiths. Reports for 1921.
- Snodgrass R. E. 1935. Principles of Insect Morphology. N.-York and London.
- Тарбинский С. Н. 1932. К познанию прямокрылых насекомых СССР. Известия Ленингр. инст. борьбы с вредителями сельск. лесн. хоз. Май, 1932, вып. 2.
- Tillyard R. J. 1927. The Biology of Dragonflies. Cambridge University Press, XII, pp. 396.
- Tillyard R. J. 1921. Mesozoic Insects of Queensland. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 1917—1921, v. 42—46; 1922; v. 47(4).
- Tillyard R. J. 1921a. The wingvenation of the Leptoperlidae (Order Perlaria), with Description of a new Species of the Genus Dinotoperla from Australia. Trans. Royal Society of South Australia, v. XLV, pp. 270—274.
- Tillyard R. J. 1924. Kansas Permian Insects. Part 3. The new order Protohy-menoptera. Amer. Journ. Sci., v. VIII, pp. 110—122.

- Tillyard R. J. 1925. Kansas Permian Insects. Part V. The orders Protodonata and Odonata. Amer. Journ. Sci., v. X, pp. 41—73.
- Tillyard R. J. 1925. The British Liassic Dragonflies (Odonata). British Museum Nat. History. Fossil Insects, No. 1, London, pp. 1—38.
- Tillyard R. J. 1926. Kansas Permian Insects, Part 6. Additions to the orders Prothymenoptera and Odonata. Amer. Journ. Sci., v. XI, pp. 58—73.
- Tillyard R. J. 1926a. Insects of Australia and New Zealand. Sydney, N. S. W. Angus and Roberston Ltd. Chap. VIII, Plecoptera, pp. 57—64; Odonata, pp. 65—86.
- Tillyard R. J. 1927. The Ancestry of the Order Hymenoptera. Trans. Entom. Soc. December 31, London, pp. 307—318, pl. XXVI, fig. 1—7.
- Tillyard R. J. 1928. The Evolution of the Order Odonata, IV Intern. Congr. Ent. August. Ithaca, v. 11, 1929.
- Tillyard R. J. 1928a. The Evolution of the Order Odonata. Part I. Records of the Indian Museum. July, 1928, v. 30, 2, Calcutta, pp. 151—172.
- Tillyard R. J. 1928b. Kansas Permian Insects. Part 12. The family Delopteridae, with a discussion of its ordinal position. Amer. Journ. Sci., XVI, pp. 469—484.
- Tillyard R. J. 1928c. A Permian Fossil Damselfly wing from the Falkland Islands, Trans. Ent. Soc., I, London, pp. 53—63.
- Tillyard R. J. 1928d. Kansas Permian Insects. Part 10. The new order Protoperlaria, gen. Lemmatophora Sell. Amer. Journ. Sci., XVI, No. 93, pp. 185—220.
- Tillyard R. J. 1928e. Kansas Permian Insects. Part II. Order Protoperlaria, fam. Lemmatophoridae (continued). Amer. Journ. Sci., vol. XVI, pp. 313—348.
- Tillyard R. J. 1930. Evolution of the Class Insecta. Roy. Soc. Tasmania, Papers and Proceed., 1930.
- Tillyard R. J. The wingvenation of the order Isoptera. I. Introduction and the Family Mastotermitidae. Proc. Linn. Soc., v. LVI, part 4, N. S. Wales, pp. 371—390.
- Tillyard R. J. 1931a. Kansas Permian Insects. Part 13. The new order Protelythroptera, with a discussion of its relationships. Amer. Journ. Sci., XXI, pp. 231—266.
- Tillyard R. J. 1932. Kansas Permian Insects, part 15. The order Plecoptera. Amer. Journ. Sci., February and March, XXIII, pp. 97—272.
- Tillyard R. J. 1932a. Kansas Permian Insects. Part 14. The order Neuroptera. Amer. Journ. Sci., XXIII, pp. 1—30.
- Tillyard R. J. 1937. Kansas Permian Insects. Part 17. The Order Megaseoptera and Additions to the Palaeodictyoptera, Odonata, Protoperlaria and Neuroptera. Amer. Journ. Sci., XXXIII.
- Tillyard R. J. 1937. Kansas Permian Insects. Part 18. The order Embiaria. Amer. Journ. Sci., XXXIII, pp. 241—251.
- Vignon P. 1927. Sur les origines ancestrales des Libellules. C. R., p. 301.
- Vignon P. 1927a. Sur la nervation primitive de l'aile des Insectes et sur les changements que les Orthoptères ont apportés au plan originel. C. R., p. 234.
- Vignon P. 1929. Introduction à de Nouvelles Recherches de Morphologie comparée sur l'Aile des Insectes. Archive du Museum, 6 série, v. IV, pl. I—IV, pp. 89—123.
- Wheeler W. M. 1904. The Phylogeny of Termites. Biol. Bull., 5.
- Wu C. G. 1923. Morphology, Anatomy and Ethology of Nemura. Bull. Lloyd Libr., Ent., Ser. 3, Publ. 23.
- Zalassky M. D. 1928. Sur un nouveau Protorthoptera du Permien de Kama. Ann. Soc. géol. du Nord, v. LIV, p. 20.
- Залесский М. Д. 1929. О новых насекомых из пермских отложений бассейнов рек Камы, Вятки и Белой. Тр. Общ. естествоиспыт. Казанск. у-та, т. III, в. I.
- Залесский Ю. М. 1931. О новом стрекозоподобном насекомом из пермских отложений бассейна р. Камы. Изв. Акад. Наук, № 6 (VII сер.)
- Zalassky G. M. 1933. Sur les nouveaux insectes permien. Ann. Géol. du Nord, v. LVII, pp. 135—144.
- Zalassky G. M. 1933. Observations sur la nervations des ailes des Odonates et des Ephéméroptères et leur évolution. Bull. Soc. Géolog. de France, 5-e sér., 1933, v. III, p. 497—520.
- Zalassky G. M. 1937. Etudes des insectes permien du Bassin la Sylva et problèmes de l'évolution de la classe des insectes.
- I. Sur un nouveau représentant des Prothymenoptères et sur les voies du procès d'évolution dans la morphologie de la nervation des ailes de cette groupe. Палеонт. лаб. МГУ, pp. 601—607.
- Zalassky G. M. 1937. II. Sur un nouveau représentant des Prothymenoptères et sur ses rapports phylogénétiques. Ibid., 609—613.
- Zeuner Fr. 1934. Phylogenesis of the stridulating organ of Locusts. Nature, v. 134, No. 22, 460.
- Zeuner Fr. 1935. The recent and fossil Prophalangopsidae (Saltatoria). Stylops. Journ. Taxon. Entom., v. 4, P. 5.
- Zeuner Fr. 1935a. Das erste Protoperlar aus europäischem Perm and die Abstammung der Embien. Jahrb. Preuss. Geolog. Landesanstalt, B. 56, S. 266—273.

Zeuner Fr. 1935.
5, 1936, pp.
Zeuner Fr. 1935
(Problems of
Циттель Карл
класс Insecta
1026.

Некоторые

Депере Ш. 1916
чужникова.
Коррен W. un
Berlin.
Криштофови
теория Веген
Криштофови
динения.
Криштофови
Криштофови
в конце палео
Мазарович А
Москва.
Нейбург М. с
угленосной с
т. L, вып. 5
Северцов А.
гиз.
Сьюрд А. Ч.
ОНТИ. Л.—М
Wegener Alfre
Braunschweig
Вульф Е. В.

ers Protodonata
British Museum
the orders Pro-
dney, N. S. W.
Odonata, pp.
ns. Entom. Soc.
ern. Congr. Ent.
I. Records of the
family Delopteri-
Sci., XVI, pp.
the Falkland Is-
order Protoper-
pp. 185—220.
otoperlaria, fam.
13—348.
mania, Papers.
uction and the
s, pp. 371—390.
order Protelyth-
XXI, pp. 231—
der Plecoptera.
der Neuroptera.
r Megaseoptera
nd Neuroptera.
order Embia-
p. 301.
les changements
ologie comparée
IV, pp. 89—123.
loyd Libr., Ent.,
de Kama. Ann.
ений бассейнов
та, т. III, в. I.
из пермских от-
Géol. du Nord,
las Odonates et
e, 5-e sér., 1933,
et problèmes de
voies du procès
ette groupe. Па-
hymenoptères et
Nature, v. 134,
storia). Stylops.
and die Abstam-
b, S. 266—273.

- Zeuner Fr. 1937. The Subfamilies of Tettigoniidae. Proc. Roy. Entom. Soc. (B). Part 5, 1936, pp. 103—109.
Zeuner Fr. 1937. Paleobiology a. climate of the past. Проблемы палеонтологии (Problems of Paleontology), Москва, 1936, т. I, стр. 199—216.
Циттель Карл. 1934. Основы палеонтологии. Часть I. Беспозвоночные, класс Insecta. Переработано А. В. Мартыновым. Георгонефтиздат, стр. 986—1026.

Некоторые общие сводки и палеоботанические работы

- Депере Ш. 1916. Превращения животного мира. Перевод с французского Ю. Жемчужникова.
Коррен W. und Wegener A. 1924. Die Klimate der geologischen Vorzeit. Berlin.
Криштофович А. Н. 1932. Третичные флоры северной полярной области и теория Вегенера. Известия Всесоюзного геол.-развед. объединения, вып. 51.
Криштофович А. Н. 1933. Ангарская свита. Труды Всес. геол.-развед. объединения.
Криштофович А. Н. 1934. Курс Палеоботаники. 2-е изд., М.—Л.
Криштофович А. Н. Ботанико-географическая и климатическая зональность в конце палеозойской эры. «Природа», изд. Акад. Наук, № 2, стр. 47—62.
Мазарович А. Н. 1933. Курс исторической геологии. Геолразведиздат, 1933, Москва.
Нейбург М. Ф. 1931. Опыт стратиграфического и возрастного подразделения угленосной серии осадков Кузбасса. Изв. Главн. геол.-развед. управления, т. L, вып. 5.
Северцов А. Н. 1934. Главные направления эволюционного процесса. Биомедгиз.
Сьюорд А. Ч. 1936. Века и растения. Перевод под ред. А. Н. Криштофовича. ОНТИ. Л.—М.
Wegener Alfred. 1929. Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. 4. Aufl. Braunschweig.
Вульф Е. В. 1933. Введение в историческую геологию растений. Сельхозгиз.

RÉSUMÉ

Dans l'introduction, l'auteur soutient la thèse, que la simple comparaison de diverses formes (d'insectes) n'est pas suffisante pour éclaircir les relations génétiques et l'évolution de différents ordres d'insectes. Vu le défaut et l'état fragmentaire des matériaux paléontologiques, il n'existe qu'une seule méthode pour nous permettre de comprendre la direction du processus évolutif, et de résoudre la question si tel ou tel organe, ou forme sont primitifs ou bien dérivés, cette méthode est de les considérer sous le point de vue de leur fonctionnement, c'est à dire la méthode historico-fonctionnelle. La vie des animaux et la fonction de leurs différents organes, étant influencés par le milieu ambiant, qui changeait de son côté, il est nécessaire que le paléontologue soit en état de tenir compte de ces changements et des effets qu'ils produisèrent sur la biologie des animaux, leur distribution géographique, leur extinction, etc.

S'occupant de longues années de l'étude des relations génétiques et de l'histoire de divers groupes d'insectes, l'auteur s'essayait dans l'application de cette méthode pour déchiffrer la nervation, la forme des ailes et de quelques autres organes; il tâchait aussi d'élucider les principaux traits de la biologie de différents groupes éteints et récents. Cela permit à l'auteur de tracer un schème général de l'histoire géologique et des relations génétiques de divers groupes de *Pterygota*. Cet aperçu diffère bien de ceux de Handlirsch et d'autres auteurs grâce au point de vue différent sur la valeur de certains organes, des ailes surtout — que l'auteur adopte. Dans cet aperçu des ordres d'insectes, en premier lieu de leur ailes, l'auteur s'efforce de baser ses idées sur leur évolution.

La première partie du présent ouvrage ne traite que les *Palaeoptera*, les *Neoptera-Polyneoptera*, car l'auteur se propose d'étudier les autres groupes dans la seconde partie de son ouvrage. Quelques uns de ces groupes sont traités avec plus de détails, d'autres, au contraire, très brièvement.

Après avoir jeté un sommaire coup d'oeil sur les caractères principaux des *Palaeoptera* l'auteur examine les différents ordres, composant ce groupe. Il divise les *Palaeodictyoptera* en plusieurs groupes et démontre que la famille des *Dictyoneuridae* est la plus primitive parmi eux. Cependant, la nervation de ses ailes était déjà fort spécialisée, c'est à dire appropriée à la mécanique du vol, — donc, elle n'était pas très primitive; elle avait du passer jusque là par un long période d'adaptation au vol des ailes (ailes primaires) des ancêtres de ces insectes, qui étaient incapables encore de voler.

L'auteur continue de considérer les *Pseudohemiptera* (Lamèere) comme proches des *Palaeodictyoptera* et non des *Rhynchota*. Etudiant l'histoire des *Megaseoptera* et des *Protihymenoptera*, l'auteur fait la conclusion, que ces derniers ne peuvent être considérés simplement comme un rameau des premiers, mais composent un ordre particulier, s'étant séparé de leurs origines. Les relations des *Plectoptera* et plus spécialement des *Permiopectoptera* avec *Protéphéméroïde* sont analogues à celles, existantes entre les *Protihymenoptera* et les *Megaseoptera*. Les éphémères connues du Permien ne peuvent, sans doute, pas être considérés comme ancêtres des éphémères mésozoïques et tertiaires.

L'auteur considère comme première cause de l'extinction catastrophique de toute une série de *Palaeoptera* Européens et Nord-Américains, qui

a eu lieu à
déperissement

Ceux de
moitié infé-
pérée, vécu

L'auteur
voisins, et
sous-ordres
être les an

Les grou-
lisation et s
des Libellu-
dans quelq

L'ordre
partie des

L'aperçu
cipaux de

En arri-
primordiali-
mettent pa-
De même i-
des Blattes,
la plupart
d'élargissen

En exam-
velle conce-
tion et de
dre occupe
che quelque
server le no-
surtout les
être dérivé
considère c-
des *Parap-*
sieurs grou-
trodea sont

La plu-
la fin du
d'entre eux
quelques fo-
articulés, e-
avaient dû
déduction
tinction ra-
ens, ainsi d-
tyidae sont
que les *Pa-*

Cela d-
septentrior-
inférieure,
archaïque;
caractères.

Les *Gr-*
Paraplectop-
explique l-
développer

L'auteu-
central de

a eu lieu à la fin de la période houillère, l'aridité du climat, qui provoqua le dépérissement de leurs nymphes aquatiques.

Ceux des *Palaeoptera*, dont les ancêtres se trouvèrent plus tôt (dans la moitié inférieure de la période houillère) dans la zone septentrionale tempérée, vécurent plus longtemps.

L'auteur s'occupe plus loin de l'histoire des Libellules et des groupes voisins, et comme résultat de l'analyse de leur nervation il soutient que les sous-ordres des Libellules connues du Permien n'ont pu, d'aucune façon, être les ancêtres des Libellules méso- et caenozoïques.

Les groupes permien de Libellules ont atteint un très haut degré de spécialisation et se sont éteints à la fin de cette période; quant aux ancêtres permien des Libellules méso- et caenozoïques ils avaient dû, sans doute, se développer dans quelque autre région.

L'ordre *Sypharopteroidea* Handlirsch est considéré comme faisant partie des *Palaeoptera*.

L'aperçu des *Polyneoptera* est précédé d'un examen des caractères principaux de ce groupe et de sa composition.

En arrivant aux ordres des *Blattopteroidea* l'auteur note des traits de la primordialité de la nervation des Termites et des Blattes, qui ne nous permettent pas de les considérer comme les descendants des *Palaeodictyoptera*. De même il est impossible de faire dériver les ailes des Termites de celles des Blattes, car elles sont bien plus primitives, ne fût-ce que par le fait, que chez la plupart d'entre-eux les ailes postérieures n'ont pas ou presque pas subi d'élargissement dans les régions anale et jugale.

En examinant le super-ordre *Dermapteroidea*, l'auteur expose une nouvelle conception de la constitution de leurs ailes postérieures, de la nervation et de la formation de la partie membraneuse de celles-ci. Ce super-ordre occupe une position très isolée, quoique la structure des ailes le rapproche quelque peu du précédent. L'auteur est de l'avis, qu'il vaut mieux conserver le nom de *Protorthoptera* pour les Orthopteroïdes sauteurs paléozoïques, surtout les *Oedischidae* et les *Stenaropodidae*, des quels peuvent réellement être dérivés les *Orthoptera-Saltatoria* mésozoïques et caenozoïques. L'auteur considère comme groupe principal des Orthoptères paléozoïques non-sauteurs des *Paraplecoptera*, parmi lesquels il distingue, ainsi que Handlirsch, plusieurs groupes; cependant, les groupes *Strephocladodea*, *Idelodea* et *Glosselytrodeia* sont considérés comme des ordres indépendants.

La plupart des *Paraplecoptera* a subi une extinction catastrophique à la fin du Houiller. Les *Idelodea* permien étaient proches de quelques uns d'entre eux, surtout des *Spanicoderidae* et, ainsi que l'atteste l'examen de quelques formes, provenant de l'URSS, leur abdomen était muni de cerques articulés, comme chez les *Plecoptera*. L'auteur prouve, que leurs nymphes avaient dû être encore aquatiques et croit possible d'appliquer aussi cette déduction à beaucoup de *Paraplecoptera*. Si cela est juste, la cause de l'extinction rapide de ces derniers devient compréhensible. Les *Idelodea* permien, ainsi que les familles permien des *Camptoneuritidae* et des *Homoeodictyidae* sont plus primitives, moins spécialisées dans quelques caractères, que les *Paraplecoptera* des terrains houillers.

Cela démontre, que leurs ancêtres pénétrèrent très-tôt dans la zone septentrionale tempérée, probablement au temps de la période houillère inférieure, pendant que la structure des *Paraplecoptera* était encore plus archaïque; leurs descendants permien ont conservé quelques uns de ces caractères.

Les *Grylloblattidae* sont, probablement, des survivants modifiés des *Paraplecoptera*, ou des *Idelodea*. En mentionnant les *Saltatoria*, l'auteur explique l'importance pour eux de la saltation, qui a déterminé leur développement historique tout spécial.

L'auteur considère le sous-ordre *Haglodea* (*Aboilodea*) comme groupe central des Orthoptères, qui permet de comprendre plus facilement les re-

lations de parenté entre les autres sous-ordres; il distingue plusieurs familles de *Haglodea*. Les familles *Gryllacrididae* et *Stenopelmatidae* sont réunis en un sous-ordre indépendant: les *Gryllacridodea*. En examinant leurs ailes du point de vue fonctionnel l'auteur démontre, que leurs ancêtres avaient eu jadis des ailes, dont la nervation devait ressembler à celle des *Haglidae* plus primitifs et aussi à celle des *Oedischiidae* et *Stenoropodidae*. Les traits caractéristiques des ailes (antérieures, surtout) des *Gryllacrididae* récents se sont formés par suite de la déspecialisation ou de la dégradation de la nervation primaire en rapport avec leur passage à un genre de vie plus caché.

Le sous-ordre *Gryllodea*, dans lequel l'auteur range aussi les familles *Tridactylidae* et *Cylindrachaetidae*, sont d'après la nervation de leurs ailes plus proches des *Haglodea* et des *Gryllacridodea* que des *Tettigoniodea*. Les traits caractéristiques de leur nervation se sont formés depuis longtemps et l'auteur présume que leur phylum (souche) descend jusqu'à la période houillère, se rapprochant des *Haglodea*. La nervation des ailes des *Tettigoniodea* est fort différente de celle des *Gryllodea* et a pris, sans doute, dès son origine, une toute autre voie de développement. On ne connaît pas d'authentiques *Tettigoniodea* mésozoïques; il est probable qu'ils se développaient alors dans quelqu'autre région.

Les *Acridiodea* se rapprochent plutôt des *Haglodea* par leur nervation, mais leur souche doit être ancienne et ils ne formèrent pas d'organe musical alaire du même type.

Les *Locustopsidae* leur sont assez proches, tandis que la position des *Elcanidae* n'est pas claire: ce dernier groupe est, sans doute, assez isolé.

Plusieurs familles appartiennent à l'ordre *Caloneurode*, entre autres les *Euthygrammidae* permien, les *Synomaloptilidae* Mart. et les *Permo-biellidae* Till. (Tillyard les classait parmi les Neuroptères).

Tous ces insectes sont, évidemment, des Orthopteroïdes, mais ils ne peuvent être rangés ni parmi les *Protorthoptera*, ni parmi les *Paraplecoptera*. Le groupe original des familles permien *Jurinidae*, *Glosselytridae* et *Anorthoneuridae* forme aussi un ordre indépendant. Ce sont aussi des Orthopteroïdes, mais déviés d'un côté différent.

L'auteur croit, que les racines de l'ordre *Phasmatodea* prennent naissance parmi les origines de ces derniers ordres et des Orthoptères. Il ne voit pas la possibilité de ranger la famille *Strephocladidae* (n. fam.) parmi les *Paraplecoptera* et les considère comme un ordre distinct dans lequel il place aussi les *Nugonioneuridae* Till. (n. fam.), *Mesorthopteridae* Till. et les *Tshorkuphlebiidae* Mart. La position systématique des *Hypoperlidae* reste incertaine: leurs ailes postérieures ne diffèrent presque pas des antérieures.

Les *Protoperlaria*, qui comprennent (d'après l'auteur) toute une série de familles, sont très proches des *Idelodea*; ils ont beaucoup de points de ressemblance avec les *Plecoptera*, mais n'ont pu, d'aucune façon, être leurs ancêtres, car les *Plecoptera* existaient durant le permien, en même temps que ceux-ci, et en différaient alors tout autant qu'à présent.

Les *Protembiaria* de Tillyard sont apparentés aux Embies, mais n'ont pas non plus pu être leurs ancêtres, à commencer par ce que chez eux RS prend naissance de R beaucoup plus loin que chez les Embies et n'avait aucune connection avec la médiane. Chez les Embies, les relations entre RS et M sont, d'après l'auteur, beaucoup plus primitives.

L'auteur place maintenant (en 1935) dans l'ordre de *Miomoptera* seulement les familles *Palaeomantidae* et *Delopteridae*, mais les derniers ne peuvent être distingués que difficilement des premiers, et l'auteur continue à les regarder comme formant une seule famille. Les relations de ces familles aux *Copeognatha* lui paraissent très douteuses, et il croit qu'elles ne sont qu'une branche aberrante précoce d'Orthopteroïdes du type de quelques *Protoperlaria*, ou même des *Blattopteroïdea*.

1. *Protura*
2. *Collembola*
3. *Diplura*
4. *Thysanura*
5. *Agnatha*

6—8. *Odonata*

9—13. *Orthoptera*
Sallator

14. *Phasmatodea*
15. *Grylloblattidae*
16. *Plecoptera*
17. *Embiodea*
18. *Dermaptera*
19. *Hemimeroidae*
20. *Blattodea*
21. *Mantodea*
22. *Isoptera*
23. *Coleoptera*
24. *Strepsiptera*
25. *Siphonaptera*
26. *Megaloptera*
27. *Neuroptera*
28. *Raphidioptera*

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.

ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦЕ I

Отряды и подотряды, дошедшие до настоящего времени

<p>1. <i>Protura</i> 2. <i>Collembola</i> 3. <i>Diplura</i> 4. <i>Thysanura</i> 5. <i>Agnatha</i></p>		<p>29—31. <i>Hymenoptera</i> { 29. <i>Aculeata</i> 30. <i>Parasita</i> 31. <i>Symphyla</i></p>
<p>6—8. <i>Odonata</i> { 6. <i>Zygoptera</i> 7. <i>Anisozygoptera</i> 8. <i>Anisoptera</i></p>	<p>32—33. <i>Mecoptera</i> { 32. <i>Protomecoptera</i> 33. <i>Eumecoptera</i></p>	<p>34—36. <i>Diptera</i> { 34. <i>Nematocera</i> 35. <i>Brach. Orthorhapha</i> 36. <i>Brach. Cyclorhapha</i></p>
<p>9—13. <i>Orthoptera-Saltatoria</i> { 9. <i>Acridiidea</i> 10. <i>Tettigoniidea</i> 11. <i>Haglodea</i> 12. <i>Gryllacridiidea</i> 13. <i>Gryllodea</i></p>	<p>37—38. <i>Trichoptera</i> { 37. <i>Annulipalpia</i> 38. <i>Integripalpia</i></p>	<p>39—41. <i>Lepidoptera</i> { 39. <i>Frenata</i> 40. <i>Hepialodea</i> 41. <i>Eriocraniidea</i></p>
<p>14. <i>Phasmatodea</i> 15. <i>Grylloblattidae</i> 16. <i>Plecoptera</i> 17. <i>Embiodea</i> 18. <i>Dermaptera</i> 19. <i>Hemimeroidea</i> 20. <i>Blattodea</i> 21. <i>Mantodea</i> 22. <i>Isoptera</i> 23. <i>Coleoptera</i> 24. <i>Strepsiptera</i> 25. <i>Siphonaptera</i> 26. <i>Megaloptera</i> 27. <i>Neuroptera</i> 28. <i>Raphidioptera</i></p>	<p>42. <i>Thysanoptera</i> 43. <i>Zoraptera</i> 44. <i>Psocoptera</i> 45. <i>Mallophaga</i> 46. <i>Anoptura</i></p>	<p>47. <i>Coccoidea</i> 48. <i>Aleurododea</i> 49. <i>Aphidodea</i> 50. <i>Psyllodea</i> 51. <i>Homoptera</i> <i>Auchenorrhyncha</i> 52. <i>Heteroptera</i></p>
<p>47—52. <i>Hemiptera</i> {</p>	<p>47. <i>Coccoidea</i> 48. <i>Aleurododea</i> 49. <i>Aphidodea</i> 50. <i>Psyllodea</i> 51. <i>Homoptera</i> <i>Auchenorrhyncha</i> 52. <i>Heteroptera</i></p>	<p>47. <i>Coccoidea</i> 48. <i>Aleurododea</i> 49. <i>Aphidodea</i> 50. <i>Psyllodea</i> 51. <i>Homoptera</i> <i>Auchenorrhyncha</i> 52. <i>Heteroptera</i></p>

Ископаемые группы

<p>1. <i>Rhyniella</i> (Till.) 2. <i>Megasecoptera</i> 3. <i>Protohymenoptera</i> 4. <i>Protephemeroidea</i> 5. <i>Permopectoptera</i> 6. <i>Pseudohemiptera</i> 7. <i>Palaeodictyoptera</i> 8. <i>Protodonata</i> 9. <i>Archodonata</i> 10. <i>Protozygoptera</i> 11. <i>Protanisoptera</i> 12. <i>Archizygoptera</i> 13. <i>Permanisoptera</i> 14. <i>Anisozygoptera</i> 15. <i>Paralogidae</i> 16. <i>Meganeuridae</i> 17. <i>Typinae</i> 18. <i>Liadotypinae</i> 19. <i>Elcanidae</i> 20. <i>Oedischiidae</i> 21. <i>Locustopsidae</i> 22. <i>Stenaropodidae</i> 23. <i>Haglodea</i> 24. <i>Glosselytroidea</i></p>	<p>25. <i>Aëroplanidae</i> 26. <i>Aërophasmidae</i> 27. <i>Chresmodidae</i> 28. <i>Necrophasmidae</i> 29. <i>Permobiellidae</i> 30. <i>Caloneuridae</i> 31. <i>Euthygrammidae</i> 32. <i>Emphylopteridae</i> 33. <i>Stenaroceridae</i> 34. <i>Mixotermioidae</i> 35. <i>Hapalopteroidea</i> 36. <i>Hypoptelidae</i> 37. <i>Hadentomoidea</i> 38. <i>Protembiiidae</i> 39. <i>Miomoptera</i> 40. <i>Protelytroptera</i> 41. <i>Permotermopsidae</i> 42. <i>Protocoleoptera</i> 43. <i>Permosialidae</i> 44. <i>Paramecoptera</i> 45. <i>Paratrichoptera</i> 46. <i>Permo-psocidae</i> 47. <i>Archescytinidae</i> 48. <i>Cicadopsyllidae</i></p>
--	---

APTERYGOTA

PALAEOPTERA

POU

APTERYGOTA

Ephemeroptera

ODONATA

ORTHOPTERA-SALTATORIA

СОВРЕМЕННАЯ ЭПОХА RECENT

ТРЕТИЧНЫЙ ПЕРИОД TERTIARY

МЕЗОЗОЙСКАЯ ЭРА MESOZOIC

ПЕРМСКИЙ ПЕРИОД PERMIAN

КАМЕННО-УГОЛЬНЫЙ CARBONIFEROUS

ДЕВОНСКИЙ DEVONIAN

СИЛУРИЙСКИЙ SILURIAN

