

О. А. Чернова

**О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ И ГЕОЛОГИЧЕСКОМ
ВОЗРАСТЕ ПОДЕНОК РОДА EPHEMEROPSIS EICHWALD
(EPHEMEROPTERA, HEXAGENITIDAE)**

O. A. TSHERNOVA. ON TAXONOMICAL POSITION AND GEOLOGICAL AGE OF THE
GENUS EPHEMEROPSIS EICHWALD (EPHEMEROPTERA, HEXAGENITIDAE)¹

В 1959 г. сотрудниками Лаборатории палеоэнтомологии Палеонтологического института Академии наук СССР были собраны в мезозойских отложениях на левом берегу р. Витима, в 9 км ниже устья р. Байсы (Забайкалье) многочисленные остатки поденок. Этот материал был мне передан для изучения.

К настоящему времени по палеозойским поденкам описано довольно много крылатых форм (4 семейства, несколько родов), но сравнительно мало имеется находок личинок. Иное положение наблюдается по мезозойским поденкам. Уже сто лет тому назад из мезозоя Забайкалья были описаны личинки поденок рода *Ephemeropsis* (Eichwald, 1864), которые позже неоднократно находились во многих других пунктах Восточной Азии. Обычно эти остатки обнаруживались в местонахождениях в большом количестве, часто настолько, что многослойно налегали друг на друга. Наряду с этим остатки крылатых фаз этих поденок редки, встречались лишь в виде обрывков: до настоящего времени не было известно ни одного целого ни переднего, ни заднего крыла. Поэтому до сих пор было трудно сделать какие-либо определенные заключения о систематическом положении этих насекомых.

Среди предоставленных мне для изучения материалов имеются прекрасно сохранившиеся крылья, жилкование которых почти также ясно, как у современных насекомых. Всего найдено несколько целых задних и передних крыльев (к сожалению, в большинстве целые передние крылья оказались налегающими друг на друга, что затрудняет их рассмотрение) и один почти полностью сохранившийся экземпляр имаго, лежащий в профиль.¹

В настоящей статье будет рассмотрена лишь имагинальная фаза. Личинки рода *Ephemeropsis* изучаются Н. П. Мешковой и описываются особо. Сохранность их лучше ранее описанных, что позволит исправить неверные заключения и ошибочную реконструкцию, представленные в работе Демулена (Demoulin, 1956).

Из мезозойских отложений Западной Европы (южная Германия) известно несколько фрагментов крыльев, которые были единственными находками крылатых мезозойских поденок. Таким образом, из мезозоя Восточной Азии были известны почти лишь одни личинки, а из мезозоя Ев-

¹ Пользуюсь случаем выразить благодарность участникам экспедиции, собравшим этот интересный материал, — руководителю экспедиции О. М. Мартыновой и сотрудникам Н. П. Мешковой и А. Г. Пономаренко.

ропы — крылья поденок. Часть этих находок в Западной Европе представлена гомономнокрыльми поденками, относящимся к сем. *Mesephemeridae*, которых я отношу вместе с пермскими гомономнокрыльми поденками к инфраотряду *Permoplectoptera* (Tillyard, 1932; Чернова, 1961). Другие остатки принадлежат поденкам с гетерономными крыльями, которые относятся к двум родам: *Paedephemera* Handlirsch, 1908, и *Hexagenites* Scudder, 1880. Это первые ископаемые поденки, у которых вторая пара крыльев сокращается в размерах и равна примерно 2/3 длины передних. Они ближе к современным, чем к гомономнокрыльм, и их вместе с современными я отношу к инфраотряду *Euplectoptera* Tillyard, 1932.

Типы этих давно описанных видов родов *Paedephemera* Handlirsch и *Hexagenites* Scudder рассматривались Карпентером (F. Carpenter, 1932) и Демуленом (Demoulin, 1953a, 1953b, 1954, 1955a, 1955b, 1956 и 1958). В своей работе, посвященной ревизии семейства *Paedephemeridae* (1955b) и в классификационной схеме отряда (1958), Демулен оба эти рода помещает в одно семейство *Paedephemeridae* Laméere, вместе с двумя современными, ориентальными родами *Chromarcys* Navàs и *Pseudoligoneuria* Ulmer; эти два последние рода мало известны и имеют неясное систематическое положение. Здесь не место обсуждать систему Демулена в целом; относительно мезозойских поденок следует заметить, что род *Paedephemera* существенно отличается от *Hexagenites*, в связи с чем справедливо восстановить прежнее положение, т. е. поместить эти два рода в разные семейства — в *Paedephemeridae* и в *Hexagenitidae*, как это было сделано Демуленом в его более ранней работе (Demoulin, 1954); ниже я привожу несколько измененные характеристики этих двух семейств.

Семейство PAEDEPHEMERIDAE Laméere, 1917

(Синоним: *Stenodicranidae* Demoulin, 1954)

Задний край переднего крыла закругленный, вершина крыла закругленная; поперечные жилки на переднем крыле расположены довольно далеко друг от друга и не образуют густой сети (на заднем крыле их вообще нет); геминация жилок отсутствует. CuA_1 переднего крыла не имеет ясного раздвоения. Личинки неизвестны. Один род.

Род PAEDEPHEMERA Handlirsch, 1908

Тип рода — *Ephemer multinevosa* Oppenheim, 1888; в. юра, Западная Европа (мальм, Золенгофен).

Промежуточные жилки кубитального поля прямые, параллельны друг другу и идут от CuA_1 к заднему краю крыла. Длина переднего крыла 22 м, заднего 14 мм. Два вида — *P. multinevosa* Oppenh. и *P. schwertschlagerei* Handl. В. юра Западной Европы.

Семейство HEXAGENITIDAE Laméere, 1917

Nom. transl. Demoulin, 1954 (ex *Hexagenitinae* Laméere, 1917).

(Синоним: *Ephemeropsidae* Cockerell, 1927).

Переднее крыло треугольной формы; задний край его с хорошо выраженным торнусом; поперечные жилки на переднем и заднем крыльях расположены густо; проявляется геминация продольных жилок. CuA на переднем крыле раздвоен, из развилка отходит ветвь, дающая ряд правильных петлеобразных развилков. Личинки (у *Ephemeropsis*) с семью парами одиночных листовидных жабр, расположенных по сторонам

брюшка; бока брюшных сегментов с направленными назад выростами. Хвостовые нити густо опушены длинными волосками. Два рода. Юра.

Следовательно, нужно рассматривать *Paedephemeridae* и *Hexagenitidae* как два самостоятельные семейства. Безусловно, материал по роду *Paedephemera* значительно уступает в сохранности таковому по родам *Ephemeropsis* и даже *Hexagenites*; поэтому характер жилкования *Paedephemera* и связи этого рода с другими семействами еще трудно обсуждать. Однако следует подчеркнуть, что у всех этих трех мезозойских родов впервые появляется гетерономность крыльев.

Мы видим, что у *Ephemeropsis* необычайно богато развито жилкование. Пермские поденки — *Protereismatidae* и др. — имеют сеть жилок значительно более слабую. Наличие этой густой сети можно объяснить тем, что при уменьшении заднего крыла переднее крыло расширяется и приобретает треугольную форму: увеличение поверхности переднего крыла требует его большего укрепления. Последнее особенно важно, так как *Ephemeropsis* были очень крупными насекомыми и обладали массивным телом. Кроме того, у *Hexagenitidae* развита геминация продольных жилок, т. е. сближение на заднем крае крыла двух соседних жилок. Сдвоенность, или геминация, жилок также укрепляет пластинку крыла; таким путем возникают сближенные друг с другом вогнутая и выпуклая жилки, образующие тем самым резкие складки или прочный гофр.

Коснусь коротко последней классификационной схемы отряда, которую предложил Демулен (Demoulin, 1958). Эта схема основывается, кроме данных по современной фауне, еще и на палеонтологическом материале. По этой схеме семейство *Paedephemeridae* вместе с *Isonychiidae*, *Baëtiscidae* и *Oligoneuriidae* составляют основанное им надсемейство *Oligoneurioidea*.

Состав семейства *Paedephemeridae*, по Демулену, следующий: *Chromarcys* Navas, 1932, и *Pseudoligoneuria* Ulmer, 1935, — современные (Восточная область) и *Ephemeropsis* Eichwald, 1864, *Hexagenites* Scudder, 1880, и *Paedephemera* Handlirsch, 1908, — мезозойские; всего в семействе 5 родов. Аргументом для сближения *Hexagenites* с современными *Oligoneuriidae* служит наличие геминации жилок, которая, как следует отметить, у *Hexagenites* выражена не так уж резко, а жилкование *Ephemeropsis* Демулену почти не было известно. Таким образом, нельзя согласиться с Демуленом, что *Hexagenitidae* близки к *Oligoneuriidae*, особенно после того, как стало известно полное жилкование *Ephemeropsis*. Демулен отмечает два типа геминации продольных жилок — палингениидный и олиgoneуриидный (Demoulin, 1954 : 557). В первом, палингениидном, типе происходит попарное сближение главных стволос с промежуточными и, следовательно, в задней половине крыла; во втором, олиgoneуриидном — сближение жилок идет от основания крыла, причем только главных продольных жилок при отсутствии промежуточных; этот тип геминации жилок Демулен почему-то считает архаичным. Следует сказать, что геминация жилок у *Hexagenitidae* явно палингениидного типа.

Oligoneuriidae являются крайне специализованной группой, у которых кроме целого ряда специализованных черт строения имаго, крылья имеют редуцированное жилкование — отсутствуют промежуточные продольные жилки и редуцированы поперечные. Поэтому мы не видим причин для сближения мезозойских поденок с *Oligoneuriidae*. Общее впечатление о жилковании крыла *Hexagenitidae* говорит больше за то, что их следует сравнивать с *Palingeniidae*: как те, так и другие поденки — крупные насекомые, имеют богато развитое жилкование, одинакового типа геминацию жилок и при этом ветвящуюся CuA. Также и распространение представителей *Oligoneuriidae* показывает, что это семейство за немногим исключением распространено в Новом Свете и в Африканской области, тогда как *Palingeniidae* имеет широкое распространение в Восточной и

Палеарктической областях (Чернова, 1958 : 67, 68). Особо следует коснуться предположений Демулена (Demoulin 1953b : 7), который пишет, что юрские *Hexagenites* остаются почти не изменными до наших дней и представлены современными родами *Chromarcys* и *Pseudoligoneuria* и что эти два рода являются остатками процветавших в прежние геологические времена *Oligoneuriidae*, ранее заселявших Европу. Все эти предположения Демулена необоснованы: сближение родов *Chromarcys* и *Pseudoligoneuria* с мезозойскими поденками неправильны.

Следует считать, что в состав семейства *Hexagenitidae* входит два рода — *Hexagenites* Scudder и *Ephemeropsis* Eichwald.

Род HEXAGENITES Scudder, 1880

(Синоним: *Paedephemera* Handlirsch, 1908, p.p.)

Тип рода — *H. weyenbergi* Scudder, 1880; верхняя юра Зап. Европы (мальм, Золенгофен).

Средней величины насекомые. Жилкование крыла умеренно развито. Переднее крыло треугольной формы; терминальный край крыла значительно длиннее анального; это указывает на то, что заднее крыло у *Hexagenites* должно было быть по длине относительно переднего еще меньше, чем у *Ephemeropsis*; продольные жилки в своей апикальной половине очень слабо выгнуты, особенно CuA_1 , которая почти прямая; в первом кубитальном поле имеются четыре петлеобразных развилки; каждый развилок с косо идущей жилкой. Поперечные жилки в кубитальных и анальных полях не развиты (возможно, эта часть крыла плохо сохранилась). Геминация жилок имеется лишь в радиальном секторе и в первой медиальной жилках. Заднее крыло неизвестно.

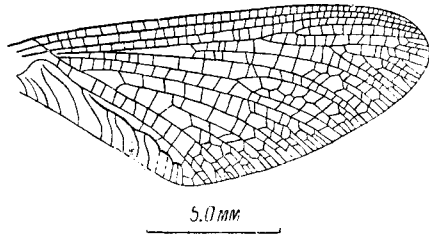


Рис. 1. *Hexagenites weyenbergi* Scudder. Переднее крыло. По Карпентеру.

Состав рода: 2 вида, верхняя юра Зап. Европы (южная Германия, Золенгофен). Первый вид: *H. weyenbergi* Scudder, 1880.

(Синоним: *Paedephemera oppenheimi* Handlirsch, 1908).

Известно одно переднее крыло хорошей сохранности (рис. 1). Длина переднего крыла 16 мм.

У второго вида *H. mortua* (Hagen, 1862) длина переднего крыла 19 мм. Кроме того, Демулен, (Demoulin, 1955b : 6) указывает для этого вида остатки форцепсов, состоявших из 7 члеников.

Род EPHEMEROPSIS Eichwald, 1865

(Синоним: *Phacelobranthus* Handlirsch, 1908)

Тип рода — *E. trisetalis* Eichwald, 1884; верхняя юра, Забайкалье (тургинский ярус, Товега).

Очень крупные поденки. Жилкование крыла богатое. Переднее крыло треугольной формы; анальный край крыла чуть длиннее терминального; продольные жилки в своей апикальной половине очень сильно выгнуты, особенно CuA_1 ; в первом кубитальном поле имеются три петлеобразных развилка, внутри каждого развилка проходит косая жилка. Поперечные жилки на всем крыле очень многочисленные. Геминация жилок на переднем

и заднем крыле сильно выражена. Заднее крыло с богато развитым жилкованием. 2 вида. Верхняя юра Забайкалья, Монголии и северного Китая.

Следует подчеркнуть имеющееся важное сходство этих двух родов в жилковании крыльев. При рассмотрении переднего крыла *Ephemeropsis* прежде всего бросается в глаза чрезвычайно характерный развилок CuA и в нем правильные, повторяющиеся три петли, внутри которых проходит по кривой жилке. У этого рода петли CuA очень ясны, а ограничивающие их жилки резко выпуклые. Крылья *Hexagenites*, несомненно, со сходными петлями CuA ; однако до сих пор жилкование крыла *Ephemeropsis* не было точно известно и система CuA у *Hexagenites* неправильно трактовалась

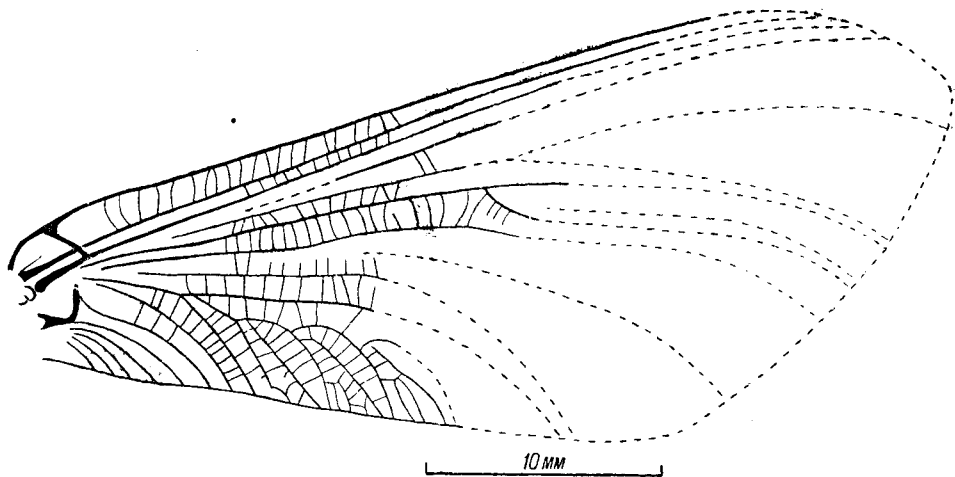


Рис. 2. *Ephemeropsis trisetalis* Eichwald. Переднее крыло. Колл. ПИН, № 1008/71. Байса. Верхняя юра.

Демуленом (Demoulin, 1953б) как имеющая сходство с таковой у *Pseudoligoneuria*.

Несомненно, система CuA у мезозойских *Hexagenites* и *Ephemeropsis* очень сходного строения, которое не встречается у каких-либо современных поденок. Именно эта особенность CuA , далее весь тип жилкования и характер геминиации жилок, а также форма крыла — все это убеждает в близости этих двух мезозойских родов, которые я отношу к одному семейству *Hexagenitidae*.

Ephemeropsis trisetalis Eichwald, 1864.

(Синонимы: *Ephemeropsis orientalis* Eichwald, 1868; *Phacelobranthus braueri* Handlirsch, 1906; *Ephemeropsis middendorfi* Handlirsch, 1906; *Ephemeropsis melanurus* Cockerell, 1924; Handlirsch, 1939).

Имаго самка. Сложные глаза крупные, овальной формы и расположены по сторонам головы. Переднегрудь небольшая. Переднее бедро короткое и довольно тонкое, слегка расширенное в середине. Крылья крупные; заднее крыло значительно больше половины длины переднего (около 0.58 его длины). Переднее крыло (рис. 2) в кубитальном поле с петлеобразными развилками Cu , которые короткие и широкие (длина их в 2—2.5 раза больше ширины); CuP соединяется с CuA_2 и с апальной жилкой четкими поперечными. Заднее крыло (табл. II, фиг. 1; рис. 3) с немного удлиненной вершиной; геминиация жилок очень четкая; промежуточные жилки в кубитальном поле сравнительно короткие. Брюшко довольно массивное, слабо утончающееся к концу (табл. I, фиг. 1). Имеются две длинные хвостовые

нити (церки) и короткий парацерк (рис. 4). На седьмом стерните имеется яйцеклад в виде выступающей пластинки (рис. 5).

Имаго самец. Найден только конец брюшка, несущий церки и членистый форцепс, между ножек которого выдается округлая пластинка; выступающий парный penis отсутствует (рис. 6).

Размеры. Длина тела ♀ имаго без последнего сегмента брюшка 47 мм; общая длина тела около 49 мм; длина переднего крыла 41—42 мм, ширина его на уровне медиального развилка 14.5—16 мм, ширина на уровне ку-

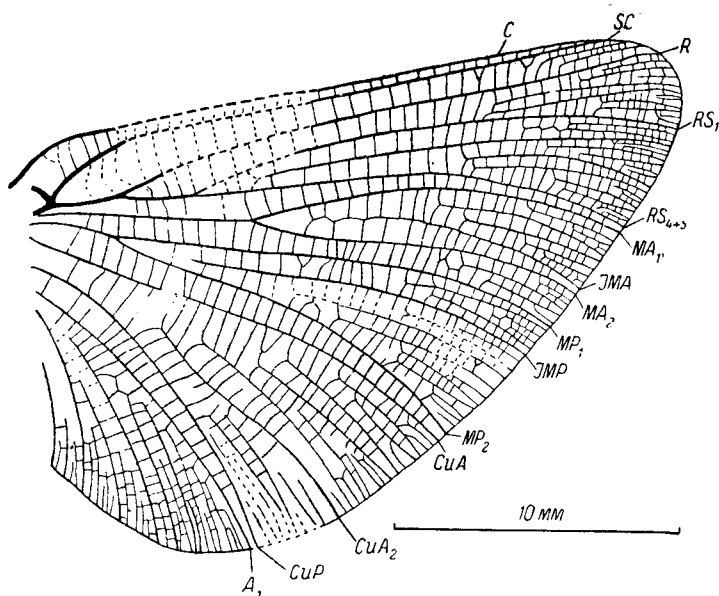


Рис. 3. *Ephemeroptera trisetalis* Eichwald. Заднее крыло.
Колл. ПИН, № 1668/52. Байса. Верхняя юра.

битального развилка 9.5—10 мм; длина заднего крыла 24 мм, ширина его на уровне медиального развилка 13—14.5 мм.

Материал из коллекции Палеонтологического института АН СССР. Местонахождение: Байса—Забайкалье, р. Витим в 9 км ниже устья р. Байсы, в. юра, тургиновитимская свита; целое насекомое: № 1668/216; конец брюшка с хвостовыми нитями: № 1668/98; передние крылья: № 1008/171 (не полное крыло), 1668/8 (два передних крыла с плохо сохранившимся жилкованием), 1668/44 (не полные передние и задние крылья), 1668/47 (основание крыла), 1668/48 (часть переднего и плохой сохранности заднее), 1668/57 (основание крыла), 1668/142 (передний край и анальная часть крыла), 1668/152 (основная половина крыла), 1668/227 (целое крыло); задние крылья: 1668/7 (вершинная часть), 1668/11 (основание крыла), 1668/52 (целое крыло), 1668/99 (целое крыло).

Авда-Худук (Ondai-Sair) — Монгольская Народная Республика, гора Ушюг, 9 VIII 1948, № 467/90 (конец брюшка самца с генитальными форцепсами).

Все ранее описанные виды рода *Ephemeroptera* были установлены по личинке, притом без достаточных оснований; их я считаю синонимами одного вида, сохранив для него как старейшее название *Ephemeroptera trisetalis* Eichwald, 1864. Среди остатков крылатых насекомых были обнаружены второй вид, для которого можно было бы, что бы не умножать названия, чисто формально, избрать какое-либо старое, уже предложенное ранее название. Однако следует сказать, что основными признаками для установления видов прежние авторы считали строение жаберных листков личинки, которые в их материалах плохо сохранились. Это показало.

исследование Н. П. Мешковой (1961), в котором освещается действительное строение жаберных листков у *Ephemeropsis*. Очевидно, что строение жабр не может помочь для различения видов крылатых поденок. Другим признаком, использованным при характеристике видов по личинкам, были размеры тела. Однако и в этом случае, вследствие наличия многих возрастов у личинок поденок, размеры тела также не могут служить реальным критерием для различения видов. Все это заставило второй вид рода *Ephemeropsis* описать в качестве нового, предложив для него особое название.

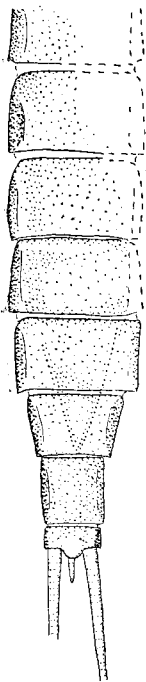


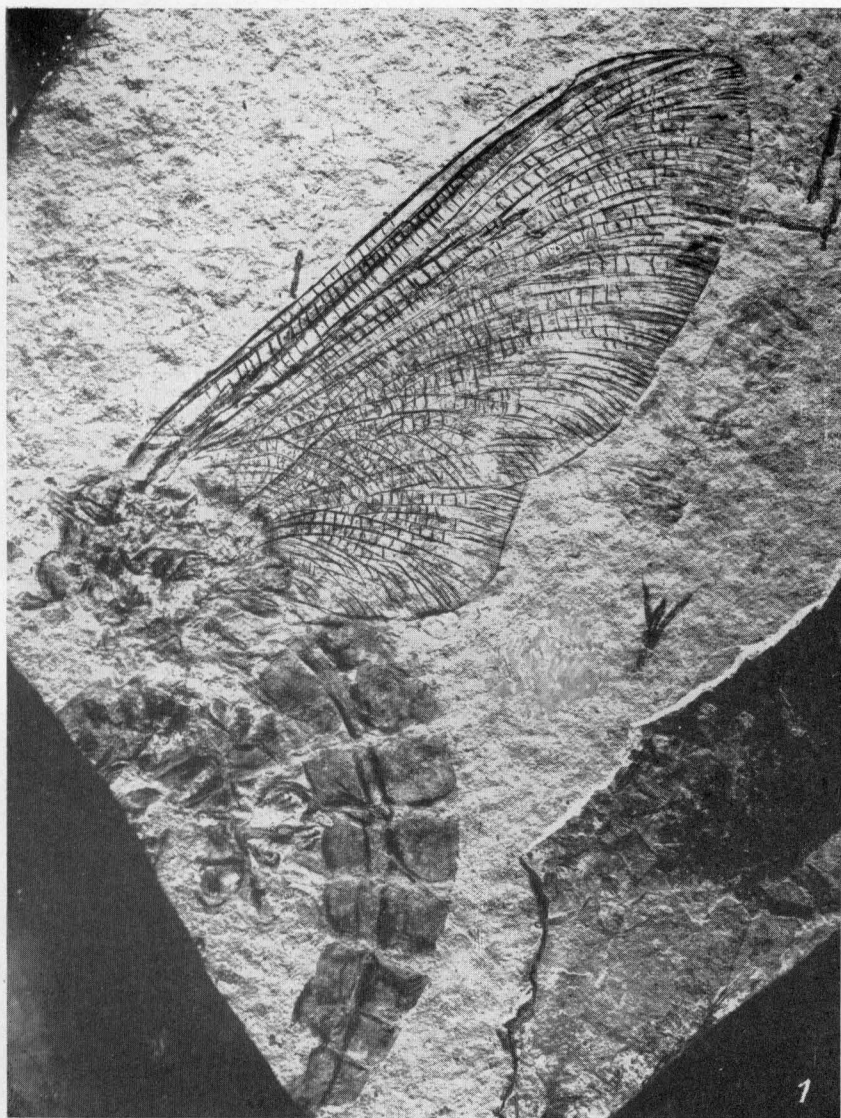
Рис. 4. *Ephemeropsis trisetalis* Eichwald. Брюшко самки имаго с двумя хвостовыми нитями и коротким парацерком. Колл. ПИН, № 1668/98. Байса. Верхняя юра.

Последние данные по строению *Ephemeropsis* были получены Кокереллом на основе изучения остатков крыльев из Монголии. В первой статье (Cockerell, 1924) приведено изображение базальной части переднего крыла *Ephemeropsis trisetalis* Eichw. (рис. 3) и, кроме того, небольшой части крыла без обозначения жилок (рис. 4). Еще А. В. Мартынов (1931) высказал предположение, что рисунок 4 изображает часть заднего крыла. Действительно, теперь, когда мы имеем целые задние крылья, стало очевидным, что Кокерелл изобразил именно кубитальную область заднего крыла. Поэтому следует с определенностью указать на ошибочность реконструкции переднего крыла *Ephemeropsis*, предложенную Демуленом (Demoulin, 1956), основанную на работе Кокерелля: эта реконструкция составлена из основной части переднего крыла, к которой присоединена кубитальная область заднего крыла.

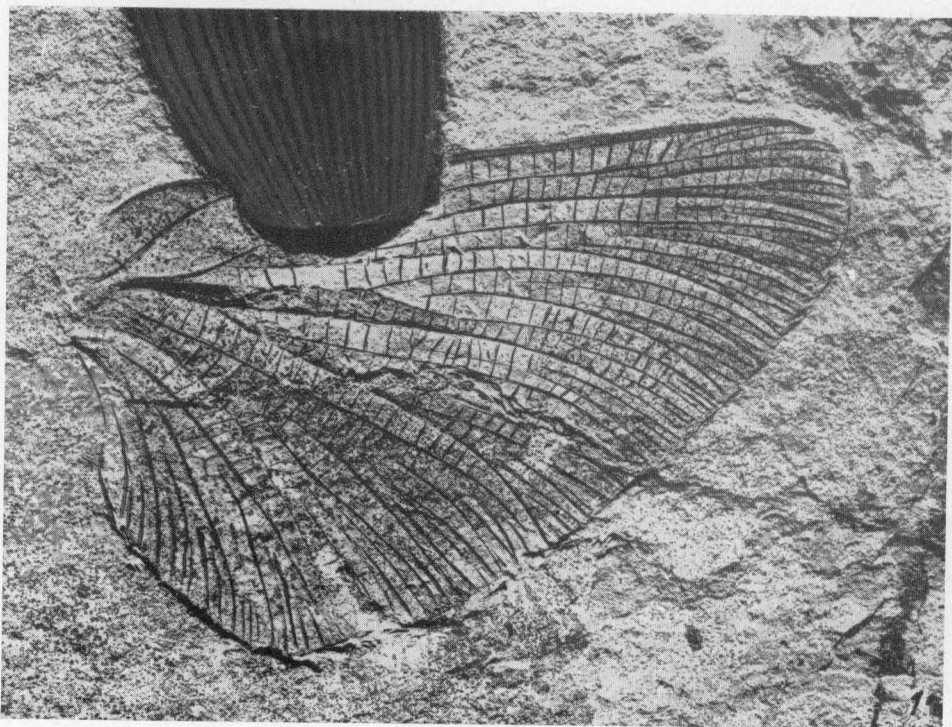
В позднейшей статье Кокерелл (Cockerell, 1927), касаясь небольших дополнительных материалов по остаткам крыльев *Ephemeropsis* из Монголии, рассмотрел начало ветвления кубитальной жилки и справедливо указал на сходство этой части жилкования крыла с таковым современных *Palingeniidae*. В этой же статье он устанавливает два варианта для вида *Ephemeropsis trisetalis* Eichw.: *E. trisetalis berkeyi* по ранее описанному материалу (как теперь это известно — остатку заднего крыла) и *E. trisetalis chaneyi* по остатку переднего крыла, на котором сохранилось начало ветвления CuA . Несомненно, обе эти формы не являются реальными.

Ephemeropsis martynovae O. Tshernova, sp. nova.

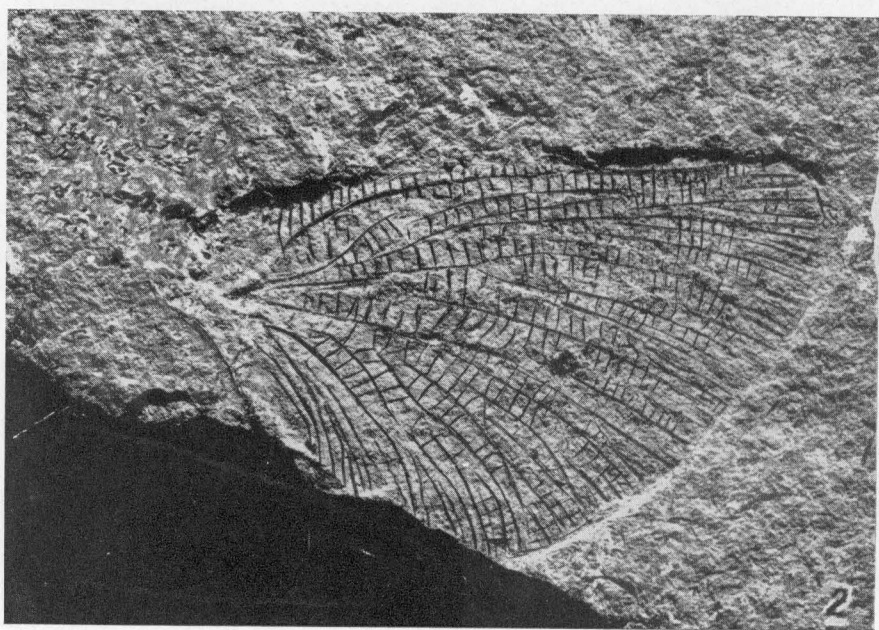
Имаго. Переднее крыло сохранилось почти полностью (рис. 7). Геминация жилок сильно развита; медиальная жилка в своей апикальной трети выгнута и сближена с последней ветвью радиального сектора; задняя ветвь меди (MA₂) отходит от MA₁ под углом, близким к прямому, и сближается с промежуточной — MA; кроме этой, интеркалярной, в развилке меди, есть еще два промежуточные жилки; MP занимает большую область крыла; ее пять ветвей расходятся веерообразно и между ними имеются еще довольно длинные промежуточные жилки; последняя ветвь MP₂ сближена с CuA₁; в развилке CuA расположены три петлеобразные, длинные и узкие развилки, их длина раза в три больше их ширины; CuP и анальные жилки связаны четкими поперечными жилками. Заднее крыло (рис. 8; табл. II, фиг. 2) отличается от такового *E. trisetalis* закругленной вершиной; все жилкование сходно с предыдущим видом, лишь промежуточные жилки в кубитальном поле более длинные и сама CuA₁ более выгнутая.



Фиг. 1. *Ephemeroptera trisetalis* Eichwald. Колл. ПИН, № 1668/216. Байса — Забайкалье, р. Витим в 9 км ниже устья Байсы. Верхняя юра.



Фиг. 1. *Ephemeroptera trisetalis* Eichwald. Заднее крыло. Колл. ПИН, № 1668/52. Байса—Забайкалье, р. Витим в 9 км ниже устья Байсы. Верхняя юра.



Фиг. 2. *Ephemeroptera martynovae* Tshernova, sp. n. Заднее крыло. Колл. ПИН, № 1668/862. Байса—Забайкалье, р. Витим в 9 км ниже устья Байсы. Верхняя юра.
(Фотографии сделаны в фотолаборатории Палеонтологического института АН СССР А. В. Скиндером).

Размеры: длина переднего крыла 35 мм, ширина на уровне медиального развилка 15 мм, ширина на уровне кубитального развилка 8.5 мм; длина заднего крыла 17 мм; ширина на уровне медиального развилка 11—12 мм.

Материал из коллекции Палеонтологического института АН СССР. Голотип № 1668/846, местонахождение Байса — негативный отпечаток левого переднего крыла.

Местонахождение: Забайкалье, р. Витим в 9 км ниже устья р. Байсы. Кроме голотипа, еще два задних крыла: № 1668/862 и 1668/85.¹

Как видно из приведенных размеров, этот вид заметно меньше *E. trisetalis* Eichw. Следует сказать, что самки современных поденок всегда

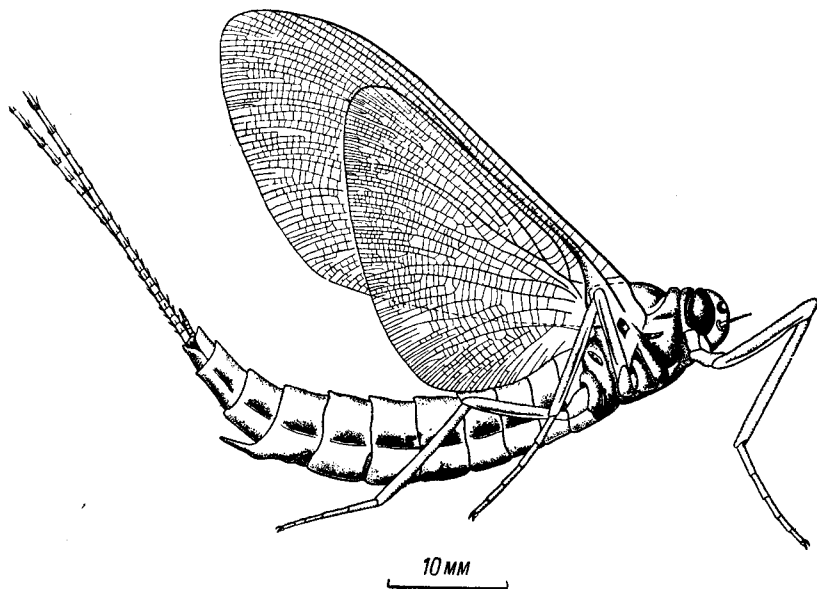


Рис. 5. *Ephemeropsis trisetalis* Eichwald. Общий вид самки имаго. Реконструкция, основанная главным образом на изучении экземпляров № 1668/216 и № 1668/52.

крупнее самцов. Так, например, длина переднего крыла *Palingenia longicauda* Oliv. ♂ 24—30 мм, ♀ 28—38 мм; у *Heptagenia flava* Rost. длина переднего крыла ♂ 10—12 мм, ♀ 11—15 мм, у *Isonychia ignota* Walk. — ♂ 12, ♀ 13 мм. Поэтому различия в величине крыльев мезозойских поденок, именно передних, — 35 или 42 мм, а задних 17 и с другой стороны 24 мм, соответствуют отличиям в размерах крыльев у обоих полов современных поденок. Но целый ряд уже описанных выше особенностей жилкования крыла трудно считать лишь индивидуальной изменчивостью; все это заставило выделить второй вид рода *Ephemeropsis*, который я назвала именем палеоэнтомолога О. М. Мартыновой.

Переходя к обсуждению геологического возраста фаунистического комплекса, заключающего поденок рода *Ephemeropsis*, следует прежде всего указать на разногласия в решении этого вопроса. Авторы конца прошлого века (Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer, 1889) и Гандлирш (Handlirsch, 1906) считают без особых доказательств эту фауну юрской.

¹ Заднее крыло небольшое — его размеры равны половине длины переднего крыла. По-видимому, это крыло принадлежит особи другого пола или же очень мелкому экземпляру. Отпечаток заднего крыла найден отдельно и не связан с остатками передних крыльев.

Кокерелл (Cockerell, 1924, 1927) пишет о нижнемеловом возрасте поденок *Ephemeropsis* по материалам из Монголии (Ondai-Sair). Того же мнения придерживается Бин (Ping, 1928) и Уэно (Uéno, 1935) относительно слов Jehol в Северном Китае. Мартынов (1931) склонялся относить *Ephemeropsis* из налайханских толщ (Налайхи, Монголия) к верхнеюрскому возрасту.

В последнее время по геологии и фауне мезозоя Забайкалья работал Г. Г. Мартинсон; на его выводах следует остановиться подробнее. Он считает, что все мезозойские континентальные отложения Забайкалья принимались разновозрастными, причем Б. А. Иванов их считал нижнемеловыми, а В. А. Обручев юрскими (Мартинсон, 1955б : 82). Мартинсон на основе изучения моллюсков показал, что в Забайкалье мезозойская континентальная толща слагалась в течение довольно длительного периода геологического времени: этот вывод иллюстрируется сводной колонкой свит и горизонтов, в которой указывается стратиграфическое положение интересующих нас тургино-витимских отложений, заключающих остатки

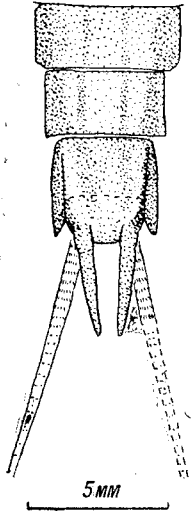


Рис. 6. *Ephemeropsis trisetalis* Eichwald. Конец брюшка самца. Колл. ПИН, № 467/90. МНР. Анда-Худук. Верхняя юра.

Ефимеропсис. Он пишет, что «раньше тургинскую свиту понимали как какое-то сборное понятие для всех озерных мезозойских отложений Забайкалья, сейчас мы ее выделяем как конкретную часть всего разреза» (Мартинсон, 1955а : 337); в своей новой схеме Мартинсон для тургинской свиты указывает нижнемеловой возраст. В другом очерке, посвященном озерным бассейнам геологического прошлого Азии (Мартинсон, 1955б : 78), описываются многочисленные озерные системы как верхнеюрского, так и нижнемелового времени, связанные между собой реками и протоками и расположенные на обширных пространствах Средней Азии, Западной и Восточной Сибири, Монголии и Северного и Западного Китая.

Несомненно, что находки личинок *Ephemeropsis* в Северном Китае, Монголии и Забайкалье свидетельствуют о связанности водоемов на этой территории и говорят о том, что были сходные мелководья, заросшие растительностью; на это с очевидностью указывает морфоэкологический тип личинок *Ephemeropsis*: три сильно опушенные хвостовые нити и жаберные листки пластинчатой формы говорят о их жизни в стоячей воде лагун озер и в тихих местах равнинных рек.¹

Одновременно с изучением в Сибири мезозойских ископаемых моллюсков Н. И. Новожиловым проводилось исследование листоногих ракообразных верхней юры и мела в Монголии (Новожилов, 1954). В его монографии, кроме описания больших новых материалов и сводки по системе листоногих, сопоставляются мезозойские континентальные отложения Монголии, Китая, Кореи, Японии и других стран. Он отмечает (стр. 118), что сборов листоногих из Сибири очень немного и стратиграфия мезозойских толщ Сибири изучена еще очень недостаточно. К сожалению, в приведенной им таблице сопоставления листоногих Монголии, Китая, Японии и Англии, данные по Забайкалью (тургинские слои) приведены лишь предположительно и отнесены к промежуточному слою

¹ Если некоторое сходство у *Ephemeropsis* наблюдается в жилковании с *Palinogeniidae*, то этого отнюдь нельзя сказать о личинках: последние напоминают *Siphonuridae*.

между верхней юрой и нижним мелом. Но для нас очень важно то, что он определенно устанавливает возраст слоев с листоногими в Анда-Ху-

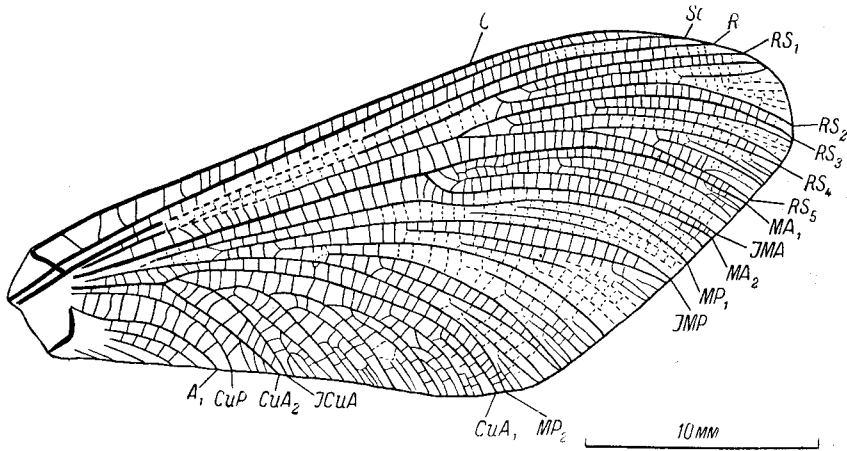


Рис. 7. *Ephemeroptera martynovae* Tshernova, sp. n. Переднее крыло. Колл. ПИН, № 1668/846. Байса. Верхняя юра.

дуке (Ondai-Sair) как верхнеюрские, имеющие одну и ту же фауну с классическими разрезами пурбекских слоев в Уэльде в Англии.

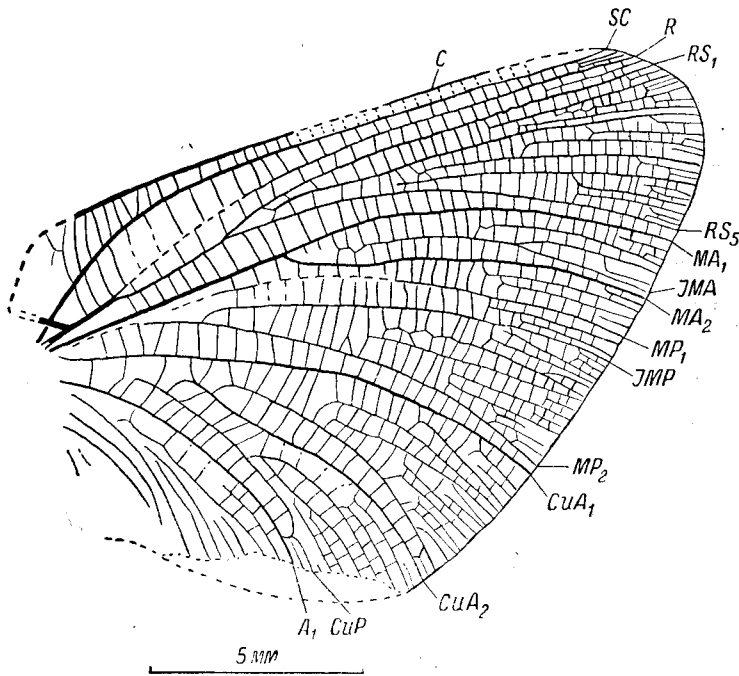


Рис. 8. *Ephemeroptera martynovae* Tshernova, sp. n. Заднее крыло. Колл. ПИН, № 1668/862. Байса. Верхняя юра.

Исследуя новые материалы по крылатым фазам поденок из Забайкалья и сравнивая их с имеющимися ранее данными, я убедилась в чрезвычайно большом сходстве жилкования *Ephemeroptera* с *Hexagenites*, об-

щие черты которых отмечены при характеристике семейства *Hexagenitidae* и при характеристике этих двух родов. Такое большое сходство насекомых прошлого несомненно свидетельствует также о близости во времени, если не о полной синхронности этих форм. Род *Hexagenites* описан из известных Золенгофенских сланцев, верхнеюрский возраст (мальм) которых обычно не оспаривается.

Таким образом, большая близость родов *Hexagenites* и *Ephemeropsis* показывает и на несомненную близость во времени существования этих поденок. Этот факт свидетельствует о принадлежности тургинских отложений (именно отложений на реке Витиме ниже устья р. Байсы) к верхней юре, к периоду времени, соответствующего мальму Западной Европы.

В работе Новожилова мы находим подтверждение этому заключению. Им установлен для слоев Анда-Худука верхнеюрский возраст. Ископаемые остатки *Ephemeropsis* известны из Анда-Худук. Таким образом, имеется аналогия с листоногими ракообразными из Анда-Худука, которые сопоставляются с пурбеком Англии, а *Ephemeropsis* — с мальмом Западной Европы. Слои Налайхи с *Ephemeropsis* (Монгольская Народная Республика) также можно считать верхнеюрскими. В Северном Китае слои Жэхол (Jehol), содержащие *Ephemeropsis*, также следует считать не нижнемеловыми, а верхнеюрскими.

Поденок рода *Ephemeropsis* можно считать руководящими ископаемыми, которые помогут при обнаруживании их в новых местонахождениях определять возраст таких толщ как верхнеюрские.

ЛИТЕРАТУРА

- (Брауер Ф., Редтенбахер И. и Гангльбауер Л.) Вгауер Fr., Redtenbacher Jos., Ganglbauer L., 1889. Fossile Insekten aus der Juraformation Ost-Sibiriens. Зап. Имп. Ак. наук, СПб., VII серия, 36, № 15 : 1—22.
- Мартинсон Г. Г. 1955а. О стратиграфии мезозойских континентальных отложений Забайкалья. ДАН СССР, 105, 2 : 335—338.
- Мартинсон Г. Г. 1955б. О разновозрастности континентальных отложений Забайкалья. Изв. АН СССР, сер. геологическая, 2 : 82—90.
- Мартинсон Г. Г. 1955в. Озерные бассейны геологического прошлого Азии и их фауна. Из работ Байкальской лимнологической станции Академии Наук СССР. Природа, 4 : 78—82.
- Мартынов А. В. 1931. О новом местонахождении верхнемезозойских насекомых в Монголии и его возрасте. Тр. Палеозоолог. инст. АН СССР : 203—205.
- Мешкова Н. П. 1961. Новые данные о личинках *Ephemeropsis trisetalis* Eichwald (Insecta, Ephemeroptera). Палеонтолог. журн. 4.
- Новожилов Н. И. 1954. Листоногие ракообразные верхней юры и мела Монголии. Тр. Палеонтолог. инст. АН СССР, XVIII : 7—124.
- Чернова О. А. 1958. Географическое распространение поденок (Ephemeroptera) и особенности фауны бассейна Амура. Энтом. обозр., XXXVII, 1 : 64—84.
- Чернова О. А. 1961. Поденки. Основы палеонтологии. Трахейные и хелицеровые.
- Сагренгер F. M. 1932. Jurassic Insects from Solnhofen in the Carnegie Museum and the Museum of Comparative Zoology. Ann. Carnegie Museum, XXI, 3 : 97—129.
- Сокерелл Т. Д. А. 1924. Fossils in the Ondai Sair Formation, Mongolia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., LI, VI : 129—144.
- Сокерелл Т. Д. А. 1927. New Light on the Giant Fossil May-flies of Mongolia. Amer. Mus. Novit., 244 : 1—4.
- Демюлин G. 1953a. Les Chromarcyinae, subfam nov., Ephéméroptères Oligoneuriides orientaux. Inst. Royal Sci. nat. Belgique, Bulletin, Bruxelles, XXIX, 17 : 1—12.
- Демюлин G. 1953b. A propos d'Hexagenites weyenberghi Scudder, Ephéméroptère du jurassique supérieur de Solnhofen. Inst. Royal Sci. nat. Belgique, Bulletin, Bruxelles, XXIX, 25 : 1—8.
- Демюлин G. 1954. Essai sur quelques Ephéméroptères fossiles adultes. Vol. jubilaire. V. van Straelen, 1 : 549.
- Демюлин G. 1955a. Contribution à l'étude morphologique, systématique et phylogénique des Ephéméroptères jurassiques d'Europe centrale. I. Mesephemeridae. Inst. Royal Sci. nat. Belgique, Bulletin, Bruxelles, XXXI, 39 : 1—14.

- D e m o u l i n G. 1955b. Contribution à l'étude morphologique, systématique et phylogénique de Ephéméroptères jurassiques d'Europe centrale. II. Paedephemeriidae. Inst. Royal Sci. nat. Belgique, Bulletin, Bruxelles, XXXI, 55 : 1—10.
- D e m o u l i n G. 1956. Le „mystere“ des Ephemeropsis (Ephéméroptères jurassico-cretaces d'Asie paléarctique). Inst. Royal Sci. nat. Belgique, Bulletin, Bruxelles, XXXII, 53 : 1—8.
- D e m o u l i n G. 1958. Nouveau schema de classification des Archodonates et des Ephéméroptères. Inst. Royal Sci. nat. Belgique, Bulletin, Bruxelles, XXXIV, 27 : 1—19.
- E i c h w a l d E. 1864. Sur un terrain jurassique à poissons et insectes d'eau douce de la Sibérie orientale. Bull. Soc. Géol. France, (2), XXI : 19.
- H a n d l i r s c h A. 1906—1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig, I—III : 1—1430.
- H a n d l i r s c h A. 1939. Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten mit Ergänzungen und Nachträgen sowie Ausblicken auf phylogenetische, palaeogeographische und allgemein biologische Probleme. II Teil. Ann. Naturhist. Mus. Wien, XLIX : 1—240.
- P i n g C. 1928. Cretaceous Fossil Insects of China. Palaeontologica Sinica, XIII, 1 : 1—46.
- T i l l y a r d R. J. 1932. Kansas Permian Insects, Part 15. The Order Plecoptera. Amer. Journ. Sci., XXIII : 97—272.
- U é n o M. 1935. A fossil Insect Nymph from Jehol. Rep. first scient. Exped. Manchoukuo. Sect. 2, 2 : 1—6.

Кафедра энтомологии Московского
государственного университета,
Москва.

SUMMARY

Systematic position and geological age of may flies of the genus *Ephemeropsis* described about a hundred years ago on the larvae from Mesozoic deposits of Transbaikal have remained unclear as the winged phase of these insects was known only from badly preserved remains from Mongolia.

New materials on the Turga fauna collected by the expedition of the Paleontological Institute of the Academy of Sciences of the USSR in the Vitim river contain a good deal of well preserved remains of winged insects. The structure of wings in *Ephemeropsis* has shown a great similarity of rather peculiar venation with that in *Hexagenites*, which has enabled to discover a common family of these two genera. Species of the genus *Ephemeropsis* described hitherto were described on larval phases without sufficient grounds. As it has proved to be all they are synonyms of one species, namely *E. trisetalis* Eichwald, 1864. Among remains of winged insects we have found the second species *Ephemeropsis martynovae* Tshernova, sp. n.

Relationship of the genera *Ephemeropsis* and *Hexagenites* indicates the synchronism of the existence of these may flies. *Hexagenites* is described from Solenhofen beds for which upper-jurassic age (malm) is established. It results from this that the Turga deposits in the Vitim river correspond to the same period, i. e. the upper-jurassic, or malm of western Europe.

Thus the layers of Nalaiha and Anda-Khuduk (Ondai-Sair) of Mongolia and Jehol layers in northern China, containing *Ephemeropsis*, should be considered upper-jurassic but not lower-cretaceous ones.