

А. В. Горохов

## ТРИАСОВЫЕ ПРЯМОКРЫЛЫЕ НАДСЕМЕЙСТВА HAGLOIDEA (ORTHOPTERA)

A. V. Gorochov. Triassic insects of the superfamily Hagloidea (Orthoptera)

Предлагаемая работа написана на основании изучения коллекции Палеонтологического института АН СССР (ПИИ). За предоставленную возможность изучить эту коллекцию и разнообразную помощь при обработке материала автор хочет выразить свою глубокую признательность коллективу энтомологов лаборатории членистоногих ПИИ.

До настоящего времени находки отпечатков триасовых *Hagloidea* были немногочисленны. Новый богатый материал, результаты обработки которого изложены здесь, позволил значительно прояснить некоторые вопросы систематики и эволюции надсемейства. Этот материал поступил из 3 местонахождений на территории СССР.

1. **Мадыген.** Урочище Джайлоучо, Баткенский р-н, Ошская обл., Киргизия. Возраст — верхний или средний триас. Сборы палеоэнтомологической экспедиции ПИИ 1962—1967 гг. Раньше материал из этого местонахождения относили к нижнему триасу, что, как выяснилось позднее, было ошибкой.

2. **Кетмень.** Лог Кызылтау у дер. Большой Дехкан, Уйгурский р-н, Алма-Атинская обл., Казахстан. Возраст — верхний триас. Сборы палеоэнтомологической экспедиции ПИИ 1957 г.

3. **Кендерлык.** Гора Сайкан (хр. Саур) у р. Акколка, Зайсанский р-н, Восточно-Казахстанская обл., Казахстан. Возраст — верхний триас. Сборы палеоэнтомологической экспедиции ПИИ 1965 г.

Подавляющее большинство отпечатков собрано в местонахождении «Мадыген». Из этого богатейшего материала были отобраны только те отпечатки, по которым можно более или менее достоверно установить систематическое положение объекта. Вызывает удивление тот факт, что почти все эти отпечатки относятся к разным видам. Велико и количество родов. Отношение числа видов к числу родов, описанных из этого местонахождения, включая описанные Шаровым (1968), приблизительно равно 1.3. Однако подобное соотношение видов и родов для случайной выборки из плохо изученной фауны *Ensifera* почти закономерно. Для примера возьмем отношение числа видов *Grylloidea*, известных из Австралии к 1925 г. (Chopard, 1925), к числу родов, к которым эти виды относятся по современным понятиям. Это соотношение приблизительно равно 1.5. В настоящее время для австралийских *Grylloidea* оно превышает 5 (Otte, Alexander, 1983).

Понимание степени различий, соответствующей родовому уровню, основано на экстраполяции данных, полученных для современных потомков *Hagloidea* (*Tettigonioidea*, *Grylloidea* и других). В большинстве случаев близкие современные роды почти совершенно невозможно отличить друг от друга по особенностям жилкования. Вариации жилкования у видов одного рода могут даже превосходить разницу между некоторыми видами из разных родов. Наиболее существенные изменения в жилковании современных *Ensifera* связаны обычно с редукцией (укорочение крыльев, феминизация, дегенерация стридуляционного аппарата), одинаковая степень которой может характеризовать в одном случае виды, а в другом — роды. В связи с изложенным выше построенная почти исключительно

на отпечатках надкрылий система будет в известной мере формальной. Она будет отражать главным образом этапы эволюции жилкования, в частности, стридуляционного аппарата *Hagloidea*, которые могут не всегда совпадать с этапами эволюции большинства других структур.

Следует отметить также, что мадыгенские отпечатки сохранились в искаженном виде вследствие деформации вмещающей породы, поэтому наибольшее внимание уделялось тем особенностям жилкования, которые сохраняются при искажении (узлы ветвления жилок, сочетания жилок, количество ветвей и прочее).

Чтобы яснее определить место надсемейства *Hagloidea* в системе *Ensifera*, целесообразно привести упрощенную классификацию подотряда, принятую в данной работе.

1. Инфраотряд *Oedischiiidea*
2. Инфраотряд *Elcaniidea*
3. Инфраотряд *Tettigoniidea*
  - 1) надсем. *Hagloidea*
  - 2) надсем. *Gryllacridoidea*
  - 3) надсем. *Tettigonioidea*
4. Инфраотряд *Gryllidea*

Надсем. HAGLOIDEA Handlirsch, 1906

Типовой род — *Hagla* Giebel, 1856 (нижняя юра, Англия).

Надкрылье самца (рис. 1). Стридуляционный аппарат, как правило, развит, примитивного строения. Стридуляционная жилка не сильно утолщенная, образована *CuP*. Струны более или менее развиты. Ланцетовидное поле в различной степени расширенное. Ветви *CuA<sub>2</sub>* хорошо развиты. *MA* не гребенчатая. Анальная область не расширена. Интеркалярный треугольник (веерообразно складывающаяся часть надкрылья) не развит. Плектрум обычно развит.

Надкрылье самки. Стридуляционный аппарат плохо развит или отсутствует. *CuP* может быть хорошо изогнутой (стридуляционная жилка) или почти прямой. В последнем случае она обычно слегка изогнута и несколько отстоит от *2CuA<sub>2</sub>*. Струны не выражены. Ланцетовидное поле узкое. Ветви *CuA<sub>2</sub>*, *MA* и анальная область надкрылья, как у самца. Не развит также и интеркалярный треугольник. Плектрум не развит в большинстве случаев.

Заднее крыло. Сходного строения у самцов и самок. Передняя вершинная часть крыла довольно узкая и обычно углообразно выступающая.

Другие особенности. Передние голени обычно с тимпанальным органом. Стигмы переднегруди маленькие. Лапки четырехчлениковые (в одном случае почти трехчлениковые). Задние бедра прыгательные. Церки без крючков и грушевидных сенсилл. Абдоминальный стридуляционный аппарат, видимо, отсутствует. Яйцеклад, если развит, шестистворчатый, мечевидный. Гениталии самца мембранозные (описание строения тела составлено большей частью по немногочисленным современным *Hagloidea*).

От *Tettigonioidea* отличается маленькими стигмами переднегруди, строением *MA* и формой задних крыльев. Кроме того, самцы отличаются примитивным стридуляционным аппаратом и церками без крючков. От *Gryllacridoidea* — узким анальным полем надкрылий и формой задних крыльев, а самцы — наличием не абдоминального, а элитрального стридуляционного аппарата.

Надсемейство состоит из 4 семейств: *Hagloedischiiidae* fam. n., *Haglidae*, *Gryllavidae* fam. n. и *Prophalangopsidae*. Положение семейств *Phasmomimidae* Sharov, 1968 (ископаемое) и *Cooloolidae* Rentz, 1980 (современное), которые могут быть представителями *Hagloidea*, еще не выяснено.

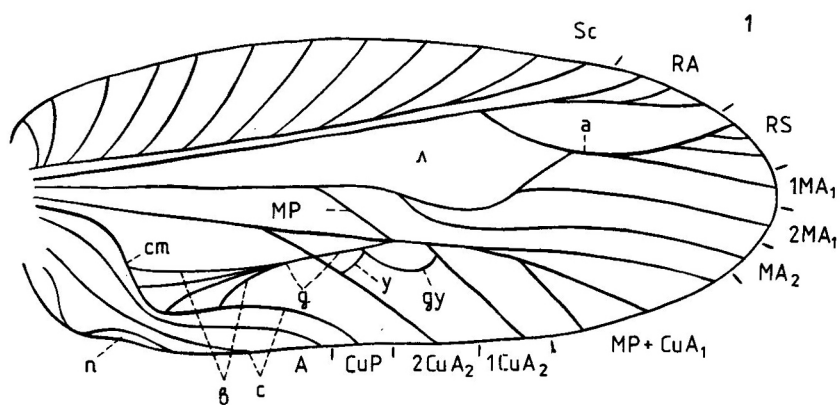


Рис. 1. Схема жилкования надкрылья самца *Hagloidea*.

*a* — анастомоз *RS* с *1MA1*; *в* — веер диагональной жилки; *д* — диагональная жилка; *ду* — дужка; *л* — ланцетовидное поле; *п* — плектрум; *с* — струны; *ст* — стридуляционная жилка; *у* — угловая жилка.

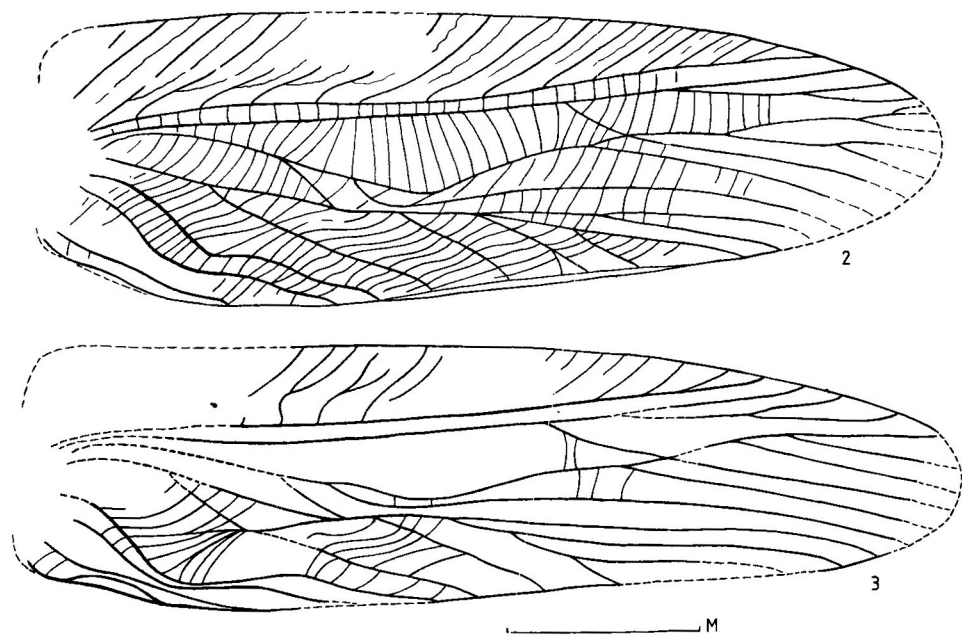


Рис. 2—3. Надкрылье самца (голотип).

2 — *Hagloedischia primitiva*; 3 — *Hagloptera intermedia*. М = 5 мм на всех рисунках.

Ряд описанных ранее родов *Hagloidea* невозможно с уверенностью отнести к этому надсемейству, так как они описаны по фрагментам вершины надкрылья или заднего крыла: *Notopamphagopsis* Cabrera, 1928, *Eospilopteron* Cockerell, 1916, *Pseudohumbertiella* Handlirsh, 1908, *Zalmonites* Handlirsh, 1908, *Pamphagopsis* Martynov, 1925. Многие роды, описанные по надкрыльям самок, невозможно отнести к тому или иному семейству (самки *Hagloidea* имеют очень сходное жилкование): *Procyrtophyllites* Zeuner, 1935, *Prohagla* Riek, 1954, *Zalmona* Giebel, 1856, *Tshorkuphlebia* Martynov, 1937, *Jurassobatea* Zeuner, 1937, *Haglododes* Handlirsch, 1908, *Haglopsis* Handlirsch, 1908, *Sinohagla* Lin Chee-bin, 1965, *Archaeohagla* Lin Chee-bin, 1965, *Palaeorehnia* Cockerell, 1908, *Yenshania* Hong, 1982, *Hebeihagla* Hong, 1982. Роды *Neohagla* Riek, 1955 и *Zhemengia* Hong, 1982, известные по небольшим фрагментам надкрылья самца, также трудно отнести к какому-либо семейству. Соответственно неясно положение *Eospilopteronidae* Cockerell, 1916, *Pamphagopsidae* Martynov, 1925, *Palaeorehniinae* Zeuner, 1937, *Tshorkuphlebiidae* Martynov, 1937 и *Prohaglinae* Riek, 1954.

В настоящей работе использованы почти исключительно отпечатки надкрылий самцов. Самок можно лишь в редких случаях идентифицировать по надкрыльям с самцами того же вида. Практически невозможно по надкрыльям самок определить род. Лишь иногда удается установить семейство или подсемейство. Для самок *Hagloidea* можно было бы создать свою классификацию по надкрыльям, не сопоставимую с предлагаемой здесь и еще более формальную, что только затруднило бы изучение систематики и эволюции группы.

При изображении отпечатков, состоящих из нескольких фрагментов, сдвинутых относительно друг друга или налегающих друг на друга, фрагменты располагаются в соответствии с представлениями автора об их первоначальном расположении, за исключением наиболее сложных случаев. Длина отпечатка измеряется вдоль продольной оси крыла. В случае, когда отпечаток состоит из удаленных друг от друга фрагментов, измеряется длина наибольшего, а если фрагменты налегают друг на друга, — их суммарная длина вдоль оси крупнейшего.

#### Семейство **HAGLOEDISCHIIDAE** fam. n.

Типовой род — *Hagloedischia* gen. n.

Надкрылье самца. Ветви *Sc* не пересечены продольной жилкой. Ланцетовидное поле замкнутое (присутствует анастомоз *RS* с  $1MA_1$ ). Проксимальный участок *RS* (от основания до анастомоза) длинный, а проксимальный участок  $1MA_1$  (от основания до анастомоза) короткий. Дистальная часть  $1MA_1$  не смещена на *RS*.  $MA_2$  ответвляется проксимальнее наиболее выпуклой части ланцетовидного поля. Диагональная жилка не развита. Поле между проксимальными частями  $2CuA_2$  и *CuP* узкое, с прямыми поперечными жилками. *CuP* и ветви *A* слабо изогнутые, но образуют зачаточные струны и стридуляционную жилку. Плектрум, вероятно, также находится в зачаточном состоянии.

От других семейств *Hagloidea* отличается узким полем между проксимальными частями  $2CuA_2$  и *CuP*, слабо изогнутыми *CuP* и ветвями *A*, зачаточным плектрумом. Кроме того, от *Haglidae* отличается первичным отсутствием диагональной жилки и прямыми поперечными жилками между проксимальными частями  $2CuA_2$  и *CuP*, от *Gryllavidae* fam. n. — длинным проксимальным участком *RS* (от основания до анастомоза), коротким проксимальным участком  $1MA_1$  (от основания до анастомоза), отсутствием смещения дистальной части  $1MA_1$  на *RS*, и от *Prophalangopsidae* — отсутствием пересечения ветвей *Sc* продольной жилкой, замкнутым ланцетовидным полем и ответвлением  $MA_2$  проксимальнее наиболее выпуклой части ланцетовидного поля.

В семействе 1 род.

Филогенетические замечания. Это семейство является самым примитивным из *Hagloidea* и *Tettigoniidea* в целом. Оно занимает промежуточное положение между *Oedischidae* и *Tettigoniidae*, демонстрирует путь развития элитрального стридуляционного аппарата у *Ensifera*. Главные отличия *Hagloedischidae* от *Oedischidae* заключаются лишь в расширении ланцетовидного поля и характерном изгибе *CuP* и ветвей *A*.

#### HAGLOEDISCHIA gen. n.

Типовой вид — *H. primitiva* sp. n.

Надкрылье самца. Удлиненное, слегка расширенное недалеко от основания. Ланцетовидное поле посередине расширенное, снабжено довольно частыми поперечными жилками, расположенными в среднем почти перпендикулярно продольной оси надкрылья. *MP* + *CuA*<sub>1</sub> с 6 ветвями. *1CuA*<sub>2</sub> ответвляется значительно дистальнее места слияния *MP* с *CuA*. Поперечные жилки между ветвями *CuA*<sub>2</sub> несколько изогнутые, а между *2CuA*<sub>2</sub> и *CuP* — расположены под углом друг к другу.

Филогенетические замечания. Характерное нарушение порядка в расположении поперечных жилок между ветвями *CuA*<sub>2</sub> и *CuP* говорит о появлении тенденции к образованию диагональной жилки. Возможно, *Hagloedischia* представляет ту ветвь *Hagloedischidae*, которая привела к появлению *Haglidae*.

*Hagloedischia primitiva* sp. n. (рис. 2)

Голотип — № 2785/1951, негативный отпечаток почти целого надкрылья самца и небольшого фрагмента проксимальной части его переднего поля; Мадыген. Длина отпечатка 22.5 мм. *RA* с 3 ветвями. *RS* с 5 ветвями.

#### Семейство HAGLIDAE Handlirsch, 1906

Надкрылье самца. Ветви *Sc* не пересечены продольной жилкой. Ланцетовидное поле замкнутое или незамкнутое. Проксимальные участки *RS* и *1MA*<sub>1</sub> у форм с анастомозом *RS* с *1MA*<sub>1</sub> могут быть различной длины. Дистальная часть *1MA*<sub>1</sub> может быть смещена или не смещена на *RS*. *MA*<sub>2</sub> ответвляется проксимальнее наиболее выпуклой части ланцетовидного поля. Диагональная жилка развита (исходное состояние), несет веер из поперечных жилок между *2CuA*<sub>2</sub> и *CuP*, прямая или изогнутая, но не сломана углообразно в месте пересечения с *2CuA*<sub>2</sub>, иногда в той или иной степени редуцирована. Поле между проксимальными частями *2CuA*<sub>2</sub> и *CuP* широкое, с дуговидными поперечными жилками. *CuP* и ветви *A* хорошо изогнутые, ясно подразделяются на струны и стридуляционную жилку. Плектрум хорошо развит.

Надкрылье самки. Ветви *Sc* и *MA*<sub>1</sub> обычно соответствуют таковым самцов, но бывают и исключения. *RS* ветвистая. *CuP* и ветви *A* могут быть заметно изогнутыми или почти прямыми.

Задние крылья. Анальная (веерообразно складывающаяся) часть крыла небольшая.

Другие особенности. Переднеспинка, вероятно, без вытянутого верхнего заднего края (Zeuner, 1939: *Cyrtophyllites rogeri* Oppen., pl. 53, f. 4). Лапка, возможно, с остатками аролия (Шаров, 1968: *Zeunero-phlebia gigas* Shar.).

От других семейств *Hagloidea* самцы *Haglidae* отличаются первичным наличием диагональной жилки, которая не сломана в месте пересечения с *2CuA*<sub>2</sub>, дуговидными поперечными жилками между проксимальными частями *2CuA*<sub>2</sub> и *CuP*. Кроме того, от *Hagloedischidae* отличаются широким полем между проксимальными частями *2CuA*<sub>2</sub> и *CuP*, хорошо изогнутыми *CuP* и ветвями *A*, развитым плектрумом, а от *Prophalangopsidae* — отсутствием пересечения ветвей *Sc* продольной жилкой и ответвлением *MA*<sub>2</sub> проксимальнее наиболее выпуклой части ланцетовидного поля. Самки

*Haglidae* отличаются от *Gryllavidae* fam. n. более слабо изогнутыми  $CuP$  и ветвями  $A$ , а также ветвистой  $RS$ . Следует отметить, что если у самок *Prophalangopsidae* ветви  $Sc$  не пересечены продольной жилкой, как это имеет место у нижнемелового рода *Parahagla* Shag., который нужно считать представителем *Prophalangopsidae*, то их надкрылья легко спутать с некоторыми *Haglidae*. *Haglidae* также отличаются от *Prophalangopsidae* узкими задними крыльями.

В семействе 6 подсемейств: *Haglopterinae* subfam. n., *Cyrtophyllitinae*, *Haglinae*, *Voliopinae* subfam. n., *Maraginae* subfam. n. и *Isfaropterinae* Martynov, 1937. Только последнее подсемейство, включающее единственный род *Isfaroptera* Martynov, 1937, неизвестно из триаса. Возможно, оно окажется синонимом *Haglinae*, так как *Isfaroptera* выделяется, главным образом, aberrантным жилкованием.

Филогенетические замечания. *Haglidae*, очевидно, прямые потомки *Hagloedischiidae*, возникновение которых связано с дальнейшим совершенствованием стридуляционного аппарата. Прежде всего, усилился изгиб стридуляционной жилки и сформировался плектрум. Одновременно возросла роль жесткой связи между трущимся и звукоизлучающим компонентами (роль последнего, вероятно, играло расширенное ланцетовидное поле), что привело к образованию диагональной жилки.

#### Подсемейство HAGLOPTERINAE subfam. n.

Типовой род — *Hagloptera* gen. n.

Надкрылье самца. Ланцетовидное поле замкнутое. Проксимальный участок  $RS$  (от основания до анастомоза) длинный, а проксимальный участок  $1MA_1$  (от основания до анастомоза) короткий.  $RS$  и  $MA_1$  слабо сближены. Проксимальная поперечная жилка между ветвями  $CuA_2$  сильно изогнута, но не утратила связи с  $2CuA_2$ . Проксимальный и дистальный участки  $2CuA_2$ , вероятно, не смещены относительно друг друга вдоль диагональной жилки.

От других подсемейств *Haglidae* отличается наличием анастомоза между  $RS$  и  $1MA_1$  в сочетании со слабым сближением  $RS$  и  $MA_1$ .

В подсемействе 1 род.

Филогенетические замечания. Это подсемейство является наиболее примитивным из *Haglidae*. Оно сохраняет ряд черт *Hagloedischiidae* (сходное строение области  $RS-MA_1$ , слабое расширение поля между проксимальными частями  $2CuA_2$  и  $CuP$  и незначительная дуговидность соединяющих их поперечных жилок). Расширение основной звукоизлучающей структуры — ланцетовидного поля потянуло за собой и расширение области между  $RA$  и  $MA_2$ . В одном случае оно происходило за счет равномерного расширения полей  $RA-RS$ ,  $RS-MA_1$  и  $MA_1-MA_2$ , что сопровождалось удлинением проксимального участка  $1MA_1$  (от основания до анастомоза). Этот путь, вероятно, привел к возникновению подсемейства *Cyrtophyllitinae*. В другом случае происходило расширение лишь полей  $RA-RS$  и  $MA_1-MA_2$ , что сопровождалось сближением  $RS$  с  $MA_1$ . Таким путем, возможно, шло формирование подсемейства *Haglinae*.

#### HAGLOPTERA gen. n.

Типовой вид — *H. intermedia* sp. n.

Надкрылье самца. Удлиненное, слегка расширенное недалеко от основания. Ланцетовидное поле слабо расширенное. Поля  $RA-RS$  и  $MA_1-MA_2$  довольно узкие.  $1CuA_2$  ответвляется дистальнее места слияния  $MP$  с  $CuA$ . Веер диагональной жилки лежит на базальной части  $CuP$ . Стридуляционная жилка довольно пологая.

Филогенетические замечания. Узкое, даже по сравнению с предыдущим видом, ланцетовидное поле указывает на то, что *Hagloptera*

лежит в стороне от обоих намеченных выше гипотетических путей, которые вели к прогрессивному расширению ланцетовидной ячейки.

**Hagloptera intermedia** sp. n. (рис. 3)

Голотип — № 2555/1141, позитивный отпечаток почти целого надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 23.5 мм.  $RA$  с 3 ветвями.  $RS$  с 3 ветвями.

Подсемейство **CYRTOPHYLLITINAE** Zeuner, 1935

Типовой род — *Cyrtophyllites* Orpenheim, 1888 (верхняя юра, Западная Европа).

Надкрылье самца. Ланцетовидное поле замкнутое. Проксимальный участок  $RS$  (от основания до анастомоза) короткий, а проксимальный участок  $1MA_1$  (от основания до анастомоза) длинный.  $RS$  и  $MA_1$  не сближены. Проксимальная поперечная жилка между ветвями  $CuA_2$  в различной степени изогнутая, но не потеряла связи с  $2CuA_2$ ; присутствуют 1—2 угловые жилки. Проксимальный и дистальный участки  $2CuA_2$  не смещены относительно друг друга вдоль диагональной жилки.

Надкрылье самки. Достаточно достоверно известно только жилкование самки верхнеюрского *Paracyrtophyllites undulatus* Shar., в котором анастомоз  $RS$  с  $1MA_1$  отсутствует, а дистальная часть  $1MA_1$  перешла на  $RS$ .

От других подсемейств *Haglidae* самцы *Cyrtophyllitinae* отличаются наличием анастомоза между  $RS$  и  $1MA_1$  в сочетании с расставленными  $RS$  и  $MA_1$ . Жилкование самки практически не отличимо от некоторых других подсемейств.

В подсемействе, кроме типового, 4 рода: *Tuphella* gen. n., *Neotuphella* gen. n., *Archaboilus* Martynov, 1937 (юра, Средняя Азия), *Paracyrtophyllites* Sharov, 1968 (юра, Каззахстан).

**TUPHELLA** gen. n.

Типовой вид — *T. rasnitsyni* sp. n.

Надкрылье самца. Более или менее овальное, расширенное посередине. Ланцетовидное поле характерной формы, с угловидным выступом, образованным проксимальной частью  $MA_1$  и прямым дистальным краем (от угловидного выступа до  $RS$ ), посередине которого расположено основание  $2MA_1$ . Расстояние от анастомоза  $RS$  и  $1MA_1$  до  $2MA_1$  ясно меньше ширины ланцетовидного поля в области основания  $MP$ . Дистальная часть  $1MA_1$  стала нижней ветвью  $RS$ . Часть надкрылья, расположенная дистальнее ланцетовидного поля, короткая.  $RA$  и  $2MA_1$  двуветвистые. Стридуляционная жилка очень пологая и длинная.

От всех известных родов подсемейства отличается довольно коротким расстоянием от анастомоза  $RS$  и  $1MA_1$  до  $2MA_1$  и расположением основания  $2MA_1$  значительно дистальнее угловидного выступа проксимальной части  $MA_1$ .

В роде, кроме типового, 2 вида: *T. rohdendorfi* sp. n. и *T. sharovi* sp. n.

Филогенетические замечания. Сравнительно небольшое расстояние между  $RS$  и  $2MA_1$  говорит о примитивности рода. Однако он не мог быть исходным для юрских *Cyrtophyllitinae*, так как дистальная часть надкрылья была у него уже заметно редуцирована, хотя стридуляционная жилка очень сходна с таковой *Paracyrtophyllites*.

**Tuphella rasnitsyni** sp. n. (рис. 4)

Голотип — № 2240/4050, позитивный и негативный отпечатки переднего и заднего фрагментов надкрылья самца, наложенных частично друг на друга; Мадыген. Длина отпечатка 17.5 мм. Ланцетовидное поле широкое.  $RS$  с 2 ветвями.  $2CuA_2$  довольно длинная, расположена недалеко от  $1CuA_2$ .

Вид назван в честь А. П. Расницына.

**Tuphella rohdendorffi** sp. n. (рис. 5)

Голотип — № 2555/1081, позитивный и негативный отпечаток дистального фрагмента надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 12 мм. Ланцетовидное поле узкое.  $RS$  с 3 ветвями.  $2CuA_2$  короткая, заметно удалена от  $1CuA_2$ .

Вид назван в честь Б. Б. Родендорфа.

**Tuphella sharovi** sp. n. (рис. 6)

Голотип — № 2555/1159, позитивный отпечаток дистального фрагмента надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 11.5 мм. Ланцетовидное поле очень широкое.  $RS$  с 5 ветвями.

Вид назван в честь А. Г. Шарова.

**NEOTUPHELLA** gen. n.

Типовой вид — *N. minor* sp. n.

**Надкрылье самца.** Ланцетовидное поле по форме напоминает предыдущий род, но его дистальный край прямой только между  $RS$  и основанием  $2MA_1$ , а проксимальнее он расположен под тупым углом к этому прямому участку. Расстояние от анастомоза  $RS$  и  $1MA_1$  до  $2MA_1$  больше ширины ланцетовидного поля в области основания  $MP$ . Вероятно, угловидный выступ проксимальной части  $MA_1$  небольшой, а основание  $2MA_1$  расположено ближе к угловидному выступу, чем к  $RS$ .

От других родов подсемейства отличается очень мелкими размерами и характерным строением области  $RS-MA_1$ .

**Филогенетические замечания.** Этот род, видимо, более продвинутый, чем предыдущий. У него уже можно заметить характерную для юрских представителей тенденцию к расширению поля между  $RS$  и  $2MA_1$ .

**Neotuphella minor** sp. n. (рис. 7)

Голотип — № 2344/233, позитивный отпечаток небольшого фрагмента надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 7 мм. Ланцетовидное поле широкое.

Подсемейство **HAGLINAЕ** Handlirsh, 1906

**Надкрылье самца.** Ланцетовидное поле почти всегда незамкнутое, но иногда замкнутое, ясно расширенное.  $RS$  и  $MA_1$  сильно или слабо сближены. У форм с замкнутым ланцетовидным полем они сильно сближены, и проксимальный участок  $RS$  (от основания до анастомоза) ясно длиннее такового  $1MA_1$ . Проксимальная поперечная жилка между ветвями  $CuA_2$  обычно настолько сильно изогнута, что утратила связь с  $2CuA_2$  и стала дужкой. Реже она может сохранять связь с  $2CuA_2$ , причем иногда распадается на 2 компонента, один из которых выглядит, как угловая жилка, а второй становится дужкой. Проксимальный и дистальный участки  $2CuA_2$  смещены относительно друг друга вдоль дистальной жилки.

**Надкрылье самки.** Достоверно известны только самки, в жилковании которых отсутствует анастомоз  $RS$  с  $1MA_1$ . Дистальная часть  $1MA_1$ , очевидно, может находиться на  $MA_1$  ( $MA_1$  двуветвистая) или на  $RS$  ( $MA_1$  одноветвистая). Отпечаток надкрылья самки с анастомозом  $RS$  и  $1MA_1$ , определенный Шаровым (1968) как *Proisfaroptera martynovi* Shar., может с таким же успехом принадлежать и к *Haglopterinae*, и даже к *Hagloedischiidae*.

От других подсемейств *Haglidae* самцы *Haglinae* отличаются сближенными  $RS$  и  $MA_1$  и смещенными относительно друг друга проксимальным и дистальным участками  $2CuA_2$ .

Кроме типового, к подсемейству относятся 16 родов: *Haglomorpha* gen. n., *Sharovohagla* gen. n., *Euhagla* gen. n., *Modihagla* neg n., *Cantohagla* gen. n., *Dulcihagla* gen. n., *Lyrohagla* gen. n., *Sonohagla* gen. n., *Tinnihagla* gen. n., *Dolichohagla* gen. n., *Microhagla* gen. n., *Vocohagla* gen. n., *Dinohagla* gen. n., *Proisfaroptera* Sharov, 1968, *Archihagla* Sharov,



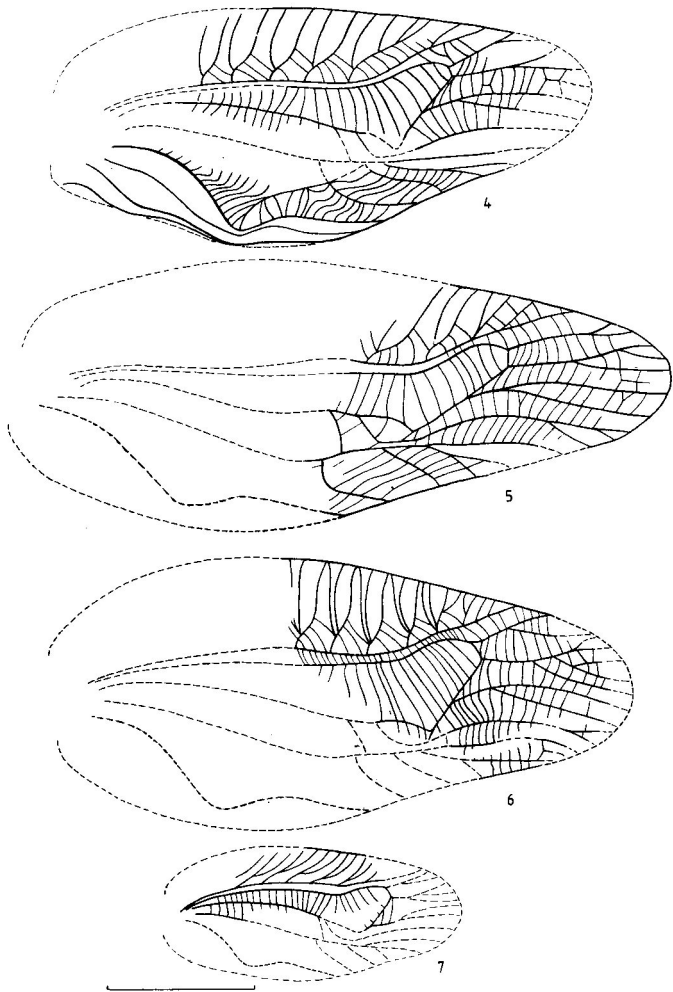


Рис. 4—7. Надкрылье самца (голотип).

4 — *Tephella rasnitsyni*; 5 — *T. rohdendorfi*; 6 — *T. sharovi*; 7 — *Neotephella minor*.

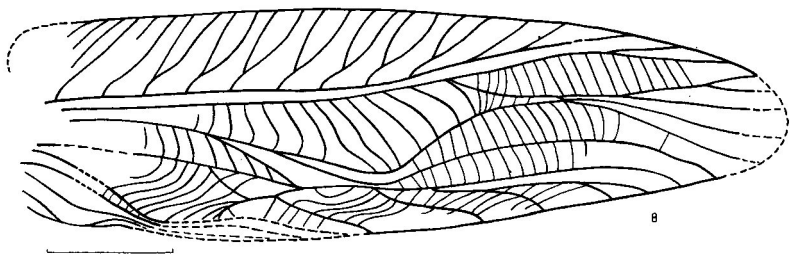


Рис. 8. Надкрылье самца *Haglomorpha martynovi* (голотип).

1968, *Protshorkuphlebida* Shafov, 1968 (триас, Мадыген). К этому подсемейству, возможно, относится также *Liassophyllum* Zeuner, 1935 (юра, Англия).

Филогенетические замечания. Род *Proisfaroptera* обладает анастомозом  $RS$  с  $1MA_1$  — очень примитивной чертой, свойственной еще *Haglopterinae*. Однако этот род все же целесообразно рассматривать в составе *Haglinae*, так как  $RS$  и  $MA_1$  у него сильно сближенные, поля  $RA-RS$  и  $MA_1-MA_2$ , а также ланцетовидное поле расширенные, и диагональная жилка настолько утолщена, что смогла частично взять на себя функцию основания дистальной ветви  $2CuA_2$ , о чем говорит смещение проксимальной и дистальной ветвей  $2CuA_2$  вдоль диагональной жилки. Все эти особенности говорят о развитии стридуляционного аппарата как раз по тому пути, который привел к образованию *Haglinae*, о чем говорилось выше. Уже у *Proisfaroptera* проксимальный участок  $1MA_1$  (от основания до анастомоза) стал рудиментом, утратив свою функцию элемента, замыкающего ланцетовидное поле, поскольку эту функцию теперь стал выполнять весь участок сближения  $RS$  с  $MA_1$ . Следующим шагом была редукция проксимальной части  $1MA_1$  или уподобление ее поперечной жилке. Дистальная часть  $1MA_1$  оказалась на  $RS$  как раз в месте сближения  $RS$  с  $2MA_1$ , т. е. стала нижней ветвью  $RS$  и могла легко перемещаться на  $2MA_1$  и обратно. Более того, даже некоторые задние ветви  $RS$  могли переместить свое основание на  $2MA_1$ , как это имеет место у рода *Santohagla* gen. n. (рис. 15). Наряду с этим процессом у ряда форм происходила некоторая редукция стридуляционного аппарата, сопровождающаяся уменьшением размеров ланцетовидного поля и увеличением расстояния между  $RS$  и  $MA_1$ . Этот эволюционный путь привел, как мне кажется, к возникновению двух остальных подсемейств *Haglidae*. Интересен также факт сохранения у некоторых форм *Haglinae*, в том числе и у *Proisfaroptera*, связи проксимальной поперечной жилки между ветвями  $CuA_2$  с  $2CuA_2$ . Это может быть примитивным признаком, но может и возникать вторично, как следствие сближения ветвей  $CuA_2$ , происходящего в результате подтягивания основания  $1CuA_2$  к месту слияния  $MP$  с  $CuA$ .

#### HAGLOMORPHA gen. n.

Типовой вид — *H. martynovi* sp. n.

Надкрылье самца. Удлиненное, слегка расширенное недалеко от основания. Ланцетовидное поле сильно расширенное, занимает почти всю центральную часть надкрылья. Поперечные жилки ланцетовидного поля расположены наклонно по отношению к продольной оси надкрылья.  $RS$  и  $MA_1$  сильно сближенные. Между ними короткая утолщенная поперечная жилка (возможно, остаток проксимальной части  $1MA_1$ ).  $MA_1$  двуветвистая. Основание  $MA_2$  находится довольно близко к основанию  $MP$ . Основание передней ветви  $MP + CuA_1$  расположено проксимальнее основания ее задней ветви. Основание  $1CuA_2$  расположено значительно дистальнее места слияния  $MP$  с  $CuA$ . Стридуляционная жилка пологая. Поле между  $M$  и задним краем надкрылья очень узкое.

От других родов *Haglinae* отличается двуветвистой  $MA_1$  в сочетании с широким ланцетовидным полем, пересеченным косыми поперечными жилками, сближенными основаниями  $MP$  и  $MA_2$  и узким полем между  $M$  и задним краем надкрылья.

Филогенетические замечания. Этот род демонстрирует эволюционный путь, который мог привести к редукции диагональной жилки, свойственной нижнеюрскому роду *Hagla*.  $2CuA_2$  у *Hagla* характерно изогнута. Этот изгиб можно получить, если допустить возможность редукции веера у *Haglomorpha*. Участок диагональной жилки между  $CuA$  и  $2CuA_2$  уподобляется поперечной жилке, и  $2CuA_2$  становится состоящей из 3 элементов: проксимального участка  $2CuA_2$ , среднего участка диагональной жилки и дистальной части  $2CuA_2$ .

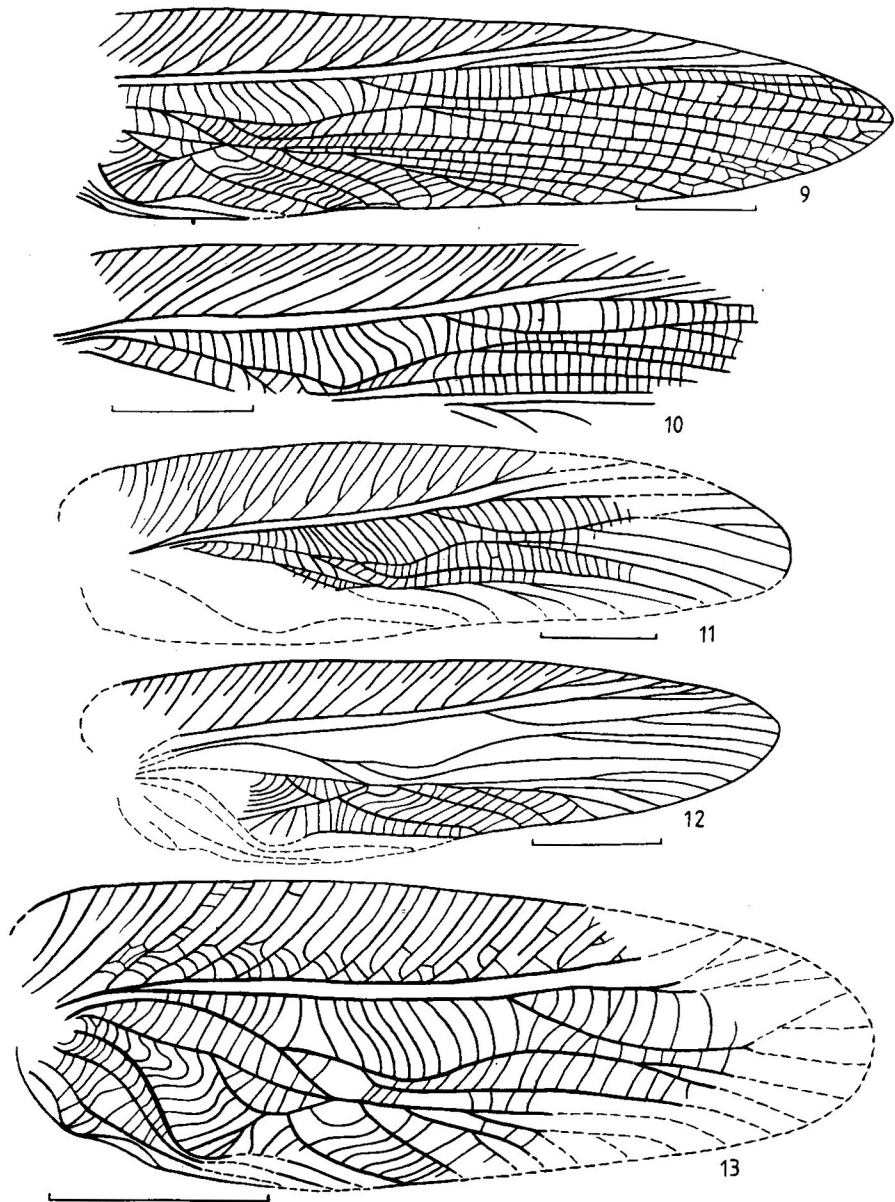


Рис. 9—13. Надкрылье самца (голотип).

9 — *Protshorkuphlebina similis*; 10 — *P. kirgizica*; 11 — *Sharovohagla plana*; 12 — *Archihagla tenuis*;  
13 — *Euhagla saurensis*.

**Haglomorpha martynovi** sp. n. (рис. 8)

Голотип — № 2785/2378 и № 2785/1991, первый негативный, а второй позитивный отпечатки почти целого надкрылья самца, а также фрагментов другого надкрылья и заднего крыла; Мадыген. Надкрылье. Длина отпечатка 30 мм.  $RA$  с 2 ветвями.  $RS$  с 3 ветвями. Ветви  $CuA_2$  сильно удалены друг от друга.

Вид назван в честь А. В. Мартынова.

**Protshorkuphlebja similis** sp. n. (рис. 9)

Голотип — № 2555/1092, позитивный и негативный отпечатки сложенных вместе надкрылий и части заднего крыла самца; Мадыген. Надкрылье. Длина отпечатка 34 мм. Ланцетовидное поле очень слабо выпуклое, расположено в проксимальной части надкрылья.  $MA_1$  двуветвистая.  $RA$  с 5 ветвями.  $RS$  с 4 ветвями. Точка ветвления  $MA_1$  расположена значительно дистальнее основания  $RS$ . Ветви  $CuA_2$  сближены.  $1CuA_2$  ответвляется почти от места слияния  $MP$  и  $CuA$ . Передняя и задняя ветви  $MP + CuA_1$  ответвляются почти в одной и той же точке. От *P. triassica* Shag. отличается меньшим количеством ветвей  $RA$  и  $RS$  (у *P. triassica* соответственно 6 и 5 ветвей) и характером ветвления  $MP + CuA_1$ , а от *P. kirgizica* sp. n. — формой ланцетовидного поля и расположением точки ветвления  $MA_1$ .

**Protshorkuphlebja kirgizica** sp. n. (рис. 10)

Голотип — № 2240/40326, позитивный и негативный отпечатки фрагмента надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 25 мм. От *P. triassica* и *P. similis* отличается более выпуклым ланцетовидным полем и расположением точки ветвления  $MA_1$  незначительно дистальнее основания  $RS$ .

**SHAROVHAGLA** gen. n.

Типовой вид — *Sh. plana* sp. n.

Надкрылье самца. Удлиненное. Ланцетовидное поле довольно узкое, с косыми поперечными жилками, расположено в центре надкрылья.  $RS$  и  $MA_1$  очень слабо расставлены.  $MA_1$  двуветвистая. Основания  $MP$  и  $MA_2$  слабо сближены. Передняя ветвь  $MP + CuA_1$  ответвляется дистальнее ее задней ветви. Поле между  $CuA$  и проксимальной частью  $2CuA_2$  очень узкое. Основание  $1CuA_2$  расположено заметно дистальнее места слияния  $MP$  с  $CuA$ .

От других родов подсемейства отличается очень узким полем между проксимальной частью  $2CuA_2$  и  $CuA$  в сочетании с двуветвистой  $MA_1$ , довольно узким ланцетовидным полем, расположенным в центре надкрылья, а также расположением основания передней ветви  $MP + CuA_1$ .

Род назван в честь А. Г. Шарова.

**Sharovhagla plana** sp. n. (рис. 11)

Голотип — № 2240/4016, позитивный и негативный отпечатки фрагмента надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 30 мм.  $RA$  с 2 или более ветвями.  $RS$  с 4 ветвями.  $MA_1$  ветвится в месте наибольшего сближения ее с  $RS$ .

**Archihagla tenuis** sp. n. (рис. 12)

Голотип — № 2555/1128, негативный отпечаток почти целого надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 25 мм. Ланцетовидное поле довольно узкое, расположено в центре надкрылья.  $MA_1$  двуветвистая.  $RA$  с 5 ветвями.  $RS$  с 3 ветвями. Ветви  $CuA_2$  слабо сближены.  $1CuA_2$  ответвляется заметно дистальнее места слияния  $MP$  с  $CuA$ . Передняя ветвь  $MP + CuA_1$  на вершине раздваивается, ответвляется проксимальнее ее задней ветви. От *A. zeuneri* Shag. отличается явно более узким ланцетовидным полем и раздвоенной передней ветвью  $MP + CuA_1$ .

**EUHAGLA** gen. n.

Типовой вид — *E. saurensis* sp. n.

Надкрылье самца. Удлиненное, слегка расширенное в прокси-

мальной части. Ланцетовидное поле слабо расширенное, с косыми поперечными жилками, расположено в центре надкрылья. *RS* и *MA*<sub>1</sub> заметно расставлены. *MA*<sub>1</sub> двуветвистая. Основание *MA*<sub>2</sub> сильно удалено от основания *MP*. Основание передней ветви *MP* + *CuA*<sub>1</sub> расположено дистальнее основания ее задней ветви. Основание *1CuA*<sub>2</sub> расположено несколько дистальнее места слияния *MP* с *CuA*. Стридуляционная жилка не пологая.

От других родов *Haglinae* отличается двуветвистой *MA*<sub>1</sub> в сочетании с очень сильно удаленными друг от друга основаниями *MP* и *MA*<sub>2</sub>.

***Euhagla saurensis* sp. n.** (рис. 13)

Голотип — № 2496/32, позитивный и негативный отпечатки почти целого надкрылья самца; Кендерлык. Длина отпечатка 17 мм. *RA* и *RS* с 2 или более ветвями каждая. *MA*<sub>1</sub> ветвится на значительном удалении от основания *RS*.

#### **MODIHAGLA gen. n.**

Типовой вид — *M. ovalis* sp. n.

Надкрылье самца. Широкое, почти овальное. Ланцетовидное поле сильно расширенное, с поперечными жилками, расположенными почти перпендикулярно продольной оси надкрылья, занимает большую часть центральной части надкрылья. *RS* и *MA*<sub>1</sub> не очень сильно сближены. *MA*<sub>1</sub> двуветвистая. Основание *MA*<sub>2</sub> расположено недалеко от основания *MP*. Основание передней ветви *MP* + *CuA*<sub>1</sub> расположено проксимальнее основания ее задней ветви. Поле между *M* и задним краем надкрылья широкое в проксимальной части и более или менее узкое в дистальной. Основание *1CuA*<sub>2</sub> расположено дистальнее места слияния *MP* с *CuA*. Стридуляционная жилка слабо поперечная.

От других родов *Haglinae* отличается двуветвистой *MA*<sub>1</sub>, овальной формой надкрылья и характерным строением ланцетовидного поля.

***Modihagla ovalis* sp. n.** (рис. 14)

Голотип — № 2785/2340, негативный отпечаток надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 29 мм. *RA* с 4 ветвями, а *RS* с 3 ветвями. Поперечные жилки между *CuP* и *CuA* очень густо расположенные.

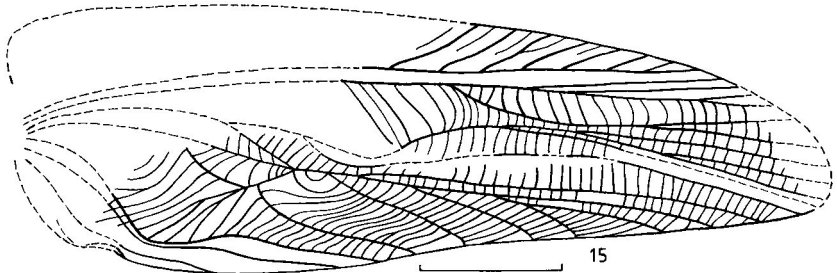
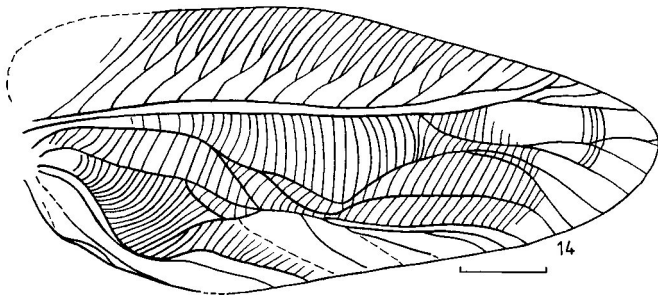


Рис. 14—15. Надкрылье самца (голотип).

14 — *Modihagla ovalis*; 15 — *Cantohagla gracilis*.

Типовой вид — *C. gracilis* sp. n.

Надкрылье самца. Удлиненное. Ланцетовидное поле расширенное, с косыми поперечными жилками, расположено в центре надкрылья.  $MA_1$  с 4 ветвями. Основание передней ветви  $MP + CuA_1$  расположено проксимальнее основания ее задней ветви. Имеется дополнительная дужка.

От других родов подсемейства отличается многоветвистой  $MA_1$ .

**Cantohagla gracilis** sp. n. (рис. 15)

Голотип — № 2069/2442, негативный отпечаток фрагмента надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 26 мм.  $RA$  с 4 ветвями.  $RS$  с 2 ветвями.  $MA_1$  начинает ветвиться заметно проксимальнее места наибольшего сближения  $RS$  и  $MA_1$ .

#### DULCIHAGLA gen. n.

Типовой вид — *D. beybienkoi* sp. n.

Надкрылье самца. Расширенное, почти овальное, с лопастевидно выдающейся задней проксимальной частью. Ланцетовидное поле сильно увеличенное, расположено в центре надкрылья, с поперечными жилками, расположенными перпендикулярно продольной оси надкрылья.  $RS$  и  $MA_1$  не очень сильно сближены, а сближенный участок довольно короткий.  $MA_1$  одноветвистая. Наиболее широкая часть поля  $MA_1—MA_2$  расположена ближе к наиболее выпуклой части ланцетовидного поля, чем к вершине  $MA_1$ . Поперечные жилки в полях  $RA—RS$  и  $MA_1—MA_2$  в среднем расположены косо, их задние части смещены проксимальнее передних. Основание  $1CuA_2$  расположено несколько дистальнее места слияния  $MP$  с  $CuA$ . Имеется дополнительная дужка. Стридуляционная жилка поперечная.

От других родов подсемейства отличается одноветвистой  $MA_1$  в сочетании с характерным строением ланцетовидного поля, сближенного участка  $RS—MA_1$  и поля  $MA_1—MA_2$ , а также общей формой надкрылья.

В роде, кроме типового, 1 вид — *D. mistshenkoi* sp. n.

**Dulcihagla beybienkoi** sp. n. (рис. 16)

Голотип — № 2555/1150, позитивный и негативный отпечатки надкрылья самца без проксимальной части переднего поля; Мадыген. Длина отпечатка 27 мм. Надкрылье не очень широкое. Поле между  $M$  и задним краем надкрылья также не очень широкое. Задняя ветвь  $RS$  ответвляется далеко от основания  $RS$  и расстояние между сближенными участками  $RS$  и  $MA_1$  маленькое.

Вид назван в честь Г. Я. Бей-Биенко.

**Dulcihagla mistshenkoi** sp. n. (рис. 17)

Голотип — № 2785/1961, негативный отпечаток почти полного надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 21 мм. Надкрылье очень широкое. Поле между  $M$  и задним краем надкрылья также очень широкое. Задняя ветвь  $RS$  ответвляется недалеко от основания  $RS$  и расстояние между сближенными участками  $RS$  и  $MA_1$  ясно больше, чем у предыдущего вида.

Вид назван в честь Л. Л. Мищенко.

#### LYROHAGLA gen. n.

Типовой вид — *L. uvarovi* sp. n.

Надкрылье самца. Почти округлое. Ланцетовидное поле чрезвычайно расширенное, его наиболее выпуклая часть направлена несколько к вершине надкрылья. Это поле занимает всю центральную часть крыла, пересечено косыми поперечными жилками, задние части которых расположены дистальнее передних.  $RS$  и  $MA_1$  сильно или не очень сильно

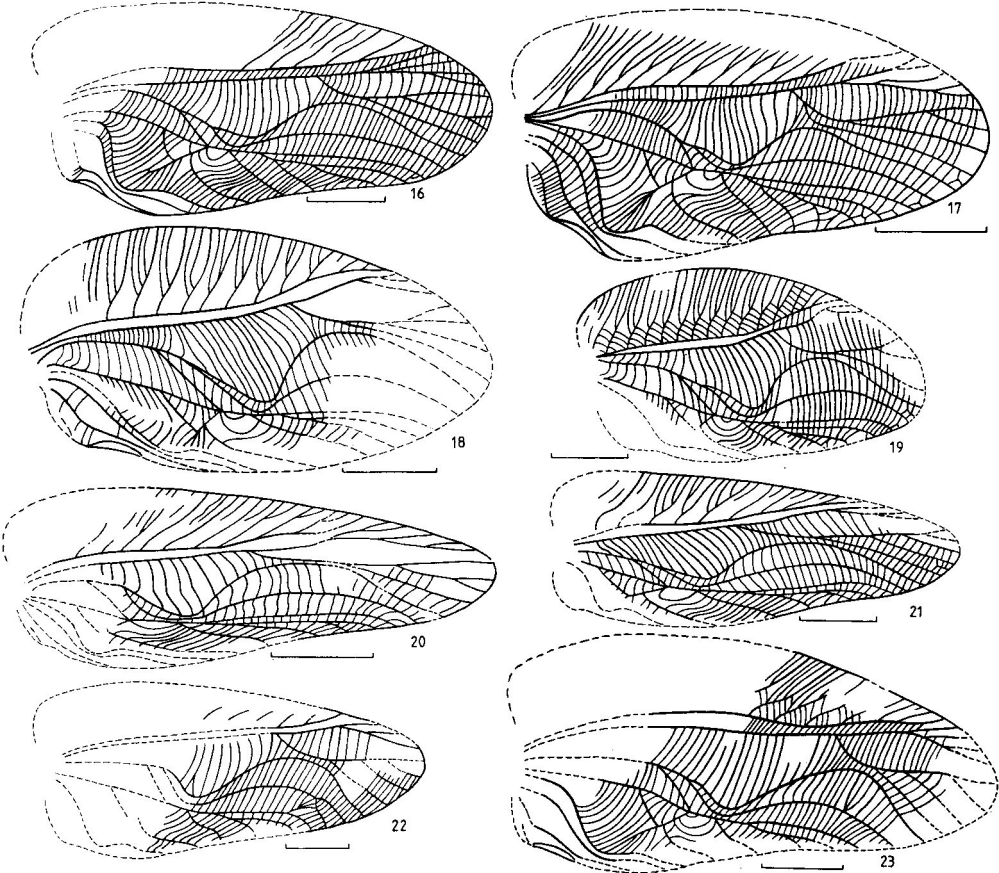


Рис. 16—23. Надкрылье самца (голотип).

16 — *Dulcihagla beybienkoi*; 17 — *D. mistshenkoi*; 18 — *Lyrohagla uvarovi*; 19 — *L. pravdini*; 20 — *Sonohagla chopardi*; 21 — *S. saussurei*; 22 — *Tinnihagla zeuneri*; 23 — *T. handlirschi*.

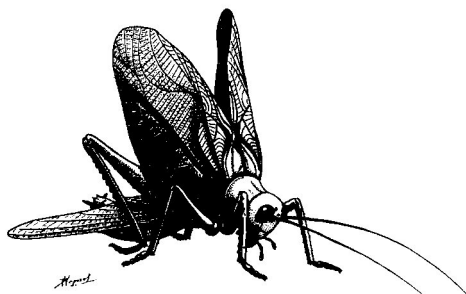


Рис. 24. Реконструкция предполагаемого внешнего вида самца *Lyrohagla uvarovi*.

сближены, причем сближенный участок довольно короткий.  $MA_1$  одноветвистая. Наиболее широкая часть поля  $MA_1—MA_2$  расположена ближе к наиболее выпуклой части ланцетовидного поля, чем к вершине  $MA_1$ . Поперечные жилки в полях  $RA—RS$  и  $MA_1—MA_2$  в среднем расположены косо, их задние части смещены дистальнее передних. Основание  $1CuA_2$  расположено несколько дистальнее места слияния  $MP$  с  $CuA$ . Имеются дополнительные дужки. Стридуляционная жилка довольно пологая.

От других родов подсемейства отличается одноветвистой  $MA_1$  в сочетании с очень широким ланцетовидным полем характерной формы и довольно пологой стридуляционной жилкой.

Кроме типового вида, в роде 2 вида: *L. pravdini* sp. n. и *L. decipiens* sp. n.

***Lyrohagla uvarovi* sp. n.** (рис. 18, 24)

Голотип — № 2785/1877, позитивный отпечаток фрагмента надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 18 мм. Основание нижней ветви  $RS$  расположено в месте сближения  $RS$  и  $MA_1$ . Поле между  $MP$  и проксимальным участком  $MA_2$  длинное. Проксимальная часть  $2CuA_2$  образует с  $CuA$  и диагональной жилкой широкий треугольник. Дужек 2, из которых 1 дополнительная. Наружная дужка начинается почти от места слияния  $MP$  с  $CuA_1$ .

Вид назван в честь Б. П. Уварова.

***Lyrohagla pravdini* sp. n.** (рис. 19)

Голотип — № 2555/1165, позитивный и негативный отпечатки фрагмента надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 22 мм. Основание нижней ветви  $RS$  расположено несколько дистальнее места сближения  $RS$  и  $MA_1$ . Поле между  $MP$  и проксимальным участком  $MA_2$  короткое. Дужек 3, из которых 2 дополнительные. 2 наружные дужки начинаются от диагональной жилки.

Вид назван в честь Ф. Н. Правдина.

***Lyrohagla decipiens* sp. n.** (рис. 30)

Голотип — № 2555/1125, негативный отпечаток небольшого фрагмента надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 12.5 мм. Вид включен в род *Lyrohagla* на основании сходства строения задней проксимальной части надкрылья (области стридуляционной жилки и плектрума). Отличается от *L. uvarovi* узким треугольником между проксимальной частью  $2CuA_2$ ,  $CuA$  и диагональной жилкой. От *L. pravdini* отличается наличием всего 2 дужек, из которых только наружная начинается, как и у *L. uvarovi*, от диагональной жилки почти в месте слияния  $MP$  с  $CuA$ .

#### SONOHAGLA gen. n.

Типовой вид — *S. saussurei* sp. n.

Надкрылье самца. Удлиненное, расширенное в проксимальной половине и суженное в дистальной. Ланцетовидное поле сильно увеличенное, расположено по большей части в проксимальной половине надкрылья, с поперечными жилками, как у рода *Lyrohagla*.  $RS$  и  $MA_1$  сильно сближенные, а сближенный участок вытянутый.  $MA_1$  одноветвистая. Наиболее широкая часть поля  $MA_1—MA_2$  расположена ближе к наиболее выпуклой части ланцетовидного поля, чем к вершине  $MA_1$ . Поперечные жилки в полях  $RA—RS$  и  $MA_1—MA_2$  в среднем расположены, как у рода *Lyrohagla*. Основание  $1CuA_2$  расположено значительно дистальнее места слияния  $MP$  с  $CuA_1$ , в связи с чем ячейка, ограниченная дужкой, очень удлиненная.

От других родов подсемейства отличается одноветвистой  $MA_1$  в сочетании с вытянутым сближенным участком  $RS—MA_1$ , расширенным ланцетовидным полем с характерно расположенными поперечными жилками и удлиненной ячейкой, ограниченной дужкой.

Кроме типового вида, род включает 2 вида: *S. chopardi* sp. n. и *S. curta* sp. n.



**Sonohagla saussurei** sp. n. (рис. 21)

Голотип — № 2555/1102, негативный отпечаток сложенных вместе надкрылий самца; Мадыген. Длина отпечатка надкрылья 25 мм. Ланцетовидное поле в области  $MP$  довольно широкое. Поперечные жилки в ланцетовидном поле многочисленны. Поперечные жилки в поле между  $MA_2$  и  $MP + CuA_1$  косые. Наиболее выпуклая часть ланцетовидного поля не подходит близко к  $CuA$ . Дужка выпуклая.

Вид назван в честь Г. Соссюра (H. Saussure).

**Sonohagla chopardi** sp. n. (рис. 20)

Голотип — № 2555/1118, позитивный отпечаток надкрылья самца без проксимальной части; Мадыген. Длина отпечатка 21 мм. Ланцетовидное поле в области основания  $MP$  довольно узкое. Поперечные жилки в ланцетовидном поле немногочисленные. Поперечные жилки в поле между  $MA_2$  и  $MP + CuA_1$  расположены почти перпендикулярно продольной оси надкрылья. Наиболее выпуклая часть ланцетовидного поля подходит очень близко к  $CuA$ . Дужка пологая.

Вид назван в честь Л. Шопара (L. Chopard).

**Sonohagla curta** sp. n. (рис. 31)

Голотип — № 2785/2335, позитивный отпечаток небольшого фрагмента надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 19 мм. Вид отнесен к роду *Sonohagla* на основании сходства в строении дужки, ветвей  $CuA_2$  и формы нижней части ланцетовидного поля. От *S. saussurei* отличается узким ланцетовидным полем в области основания  $MP$ , очень близко расположенными наиболее выпуклой частью ланцетовидного поля и  $CuA$  и пологой дужкой. От *S. chopardi* — многочисленными поперечными жилками в ланцетовидном поле.

**TINNIHAGLA** gen. n.

Типовой вид — *T. zeuneri* sp. n.

Надкрылье самца. Расширенное в той или иной степени. Ланцетовидное поле сильно увеличенное, расположено в центре надкрылья, с косыми поперечными жилками, задние части которых расположены проксимальнее передних. Наиболее выпуклая часть ланцетовидного поля направлена несколько к основанию надкрылья.  $RS$  и  $MA_1$  сильно или не очень сильно сближены, причем сближенный участок короткий.  $MA_1$  одноветвистая. Наиболее широкая часть поля  $MA_1 - MA_2$  расположена ближе к вершине  $MA_1$ , чем к наиболее выпуклой части ланцетовидного поля. Поперечные жилки в полях  $RA - RS$  и  $MA_1 - MA_2$  в среднем расположены, как у рода *Dulcihagla*. Основание  $1CuA_2$  расположено несколько дистальнее места слияния  $MP$  и  $CuA$ . Имеются дополнительные дужки. Стридуляционная жилка более или менее поперечная.

От других родов подсемейства отличается одноветвистой  $MA_1$  в сочетании с характерной формой ланцетовидного поля и поля  $MA_1 - MA_2$ .

Кроме типового, содержит еще 1 вид — *T. handlirschi* sp. n.

**Tinnihagla zeuneri** sp. n. (рис. 22)

Голотип — № 2785/2343, позитивный отпечаток фрагментов сложенных вместе надкрылий самца; Мадыген. Длина отпечатка надкрылья 18 мм. Основание нижней ветви  $RS$  значительно удалено от основания  $RS$ . Изгиб дистальной части  $MA_1$  пологий.  $MA_2$  на вершине раздвоена.

Вид назван в честь Ф. Э. Цейнера (F. E. Zeuner).

**Tinnihagla handlirschi** sp. n. (рис. 23)

Голотип — № 2069/2418, позитивный и негативный отпечатки фрагментов сложенных вместе надкрылий самца; Мадыген. Длина отпечатка надкрылья 25 мм. Основание нижней ветви  $RS$  не столь значительно удалено от основания  $RS$ . Изгиб дистальной части  $MA_1$  крутой.  $MA_2$  не раздвоена.

Вид назван в честь А. Гандлирша (A. Handlirsch).

Типовой вид — *D. longa* sp. n.

Надкрылье самца. Удлиненное, слегка расширенное в проксимальной части. Ланцетовидное поле слабо расширенное, пересечено довольно многочисленными поперечными жилками, перпендикулярными к продольной оси надкрылья. *RS* и *MA*<sub>1</sub> несколько расставлены. *MA*<sub>1</sub> одноветвистая. Дужка ограничивает довольно вытянутую ячейку. Основание *1CuA*<sub>2</sub> расположено дистальнее места слияния *MP* с *CuA*. Стридуляционная жилка почти поперечная.

От других родов подсемейства отличается одноветвистой *MA*<sub>1</sub>, слабо расширенным ланцетовидным полем и наличием дужки, а также заметным смещением основания *1CuA*<sub>2</sub> от места слияния *MP* с *CuA*.

***Dolichohagla longa* sp. n.** (рис. 25)

Голотип — № 2785/2368, позитивный отпечаток почти полного надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 36 мм. *RA* с 3 ветвями. *RS* с 4 или более ветвями. *MP* + *CuA*<sub>1</sub> с 4 ветвями. Ячейки вершины надкрылья неравномерные.

#### MICROHAGLA gen. n.

Типовой вид — *M. minuta* sp. n.

Надкрылье самца. Удлиненное. Ланцетовидное поле несколько расширенное, пересечено лишь несколькими очень косыми поперечными жилками. *RS* и *MA*<sub>1</sub> не сильно сближены. *MA*<sub>1</sub> одноветвистая. Дужка ограничивает вытянутую ячейку. Основание *1CuA*<sub>2</sub> расположено значительно дистальнее места слияния *MP* с *CuA*.

От прочих *Haglinae* отличается мелкими размерами, одноветвистой *MA*<sub>1</sub> и характерным строением ланцетовидного поля.

***Microhagla minuta* sp. n.** (рис. 26)

Голотип — № 2555/1134, негативный отпечаток фрагмента надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 17,5 мм. *RA* с 3 ветвями. *RS* с 4 ветвями. *MP* + *CuA*<sub>1</sub> с 6 ветвями. *RS* начинает ветвиться в месте наибольшего сближения *RS* и *MA*<sub>1</sub>.

#### VOCOHAGLA gen. n.

Типовой вид — *V. clara* sp. n.

Надкрылье самца. Широкое, почти овальное. Ланцетовидное поле расширенное, но небольшое. *RS* и *MA*<sub>1</sub> более или менее расставлены. *MA*<sub>1</sub> одноветвистая. *1CuA*<sub>2</sub> ответвляется почти от места слияния *MP* с *CuA*. Проксимальная поперечная жилка между ветвями *CuA*<sub>2</sub> выглядит почти как дужка. Стридуляционная жилка слабо поперечная.

От других родов подсемейства отличается одноветвистой *MA*<sub>1</sub> в сочетании с овальной формой надкрылья и небольшим ланцетовидным полем.

В роду, кроме типового, 1 вид — *V. tarbinskyi* sp. n.

***Vocohagla clara* sp. n.** (рис. 28)

Голотип — № 2240/4032а, позитивный и негативный отпечатки надкрылья самца без дистальной части; Мадыген. Длина отпечатка 20 мм. Основания задних ветвей *RS* удалены друг от друга. *RS* и *MA*<sub>1</sub> ясно расставлены. Поле между выпуклой частью ланцетовидного поля и *CuA* широкое. Передняя ветвь *MP* + *CuA*<sub>1</sub> раздвоенная. От *V. tarbinskyi* sp. n., кроме того, отличается мелкими размерами.

***Vocohagla tarbinskyi* sp. n.** (рис. 27)

Голотип — № 2240/4035, позитивный и негативный отпечатки надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 31 мм. Основания задних ветвей *RS* сближены. *RS* и *MA*<sub>1</sub> слабо расставлены. Поле между выпуклой частью ланцетовидного поля и *CuA* довольно узкое. Передняя ветвь *MP* + *CuA*<sub>1</sub> не раздвояна. От *V. clara*, кроме того, отличается крупными размерами.

Вид назван в честь С. П. Тарбинского.

Типовой вид — *D. corrugata* sp. n.

Надкрылье самца. Удлиненное, очевидно, несколько расширенное в проксимальной части. Ланцетовидное поле слабо расширенное.  $1CuA_2$  ответвляется почти от места слияния  $MP$  с  $CuA$ . Дужка не развита.

От других родов подсемейства отличается формой надкрылья, ответвлением  $1CuA_2$  почти от места слияния  $MP$  с  $CuA$  и отсутствием дужки. Следует отметить, что этот род очень напоминает *Protshorkuphlebja*. Однако дистальная часть надкрылья, очевидно, не столь длинная и  $MA_1$  почти на всем своем протяжении выглядит как одноветвистая, то есть на ней не видно узла ветвления. Отсутствие дужки также говорит о целесообразности выделения особого рода.

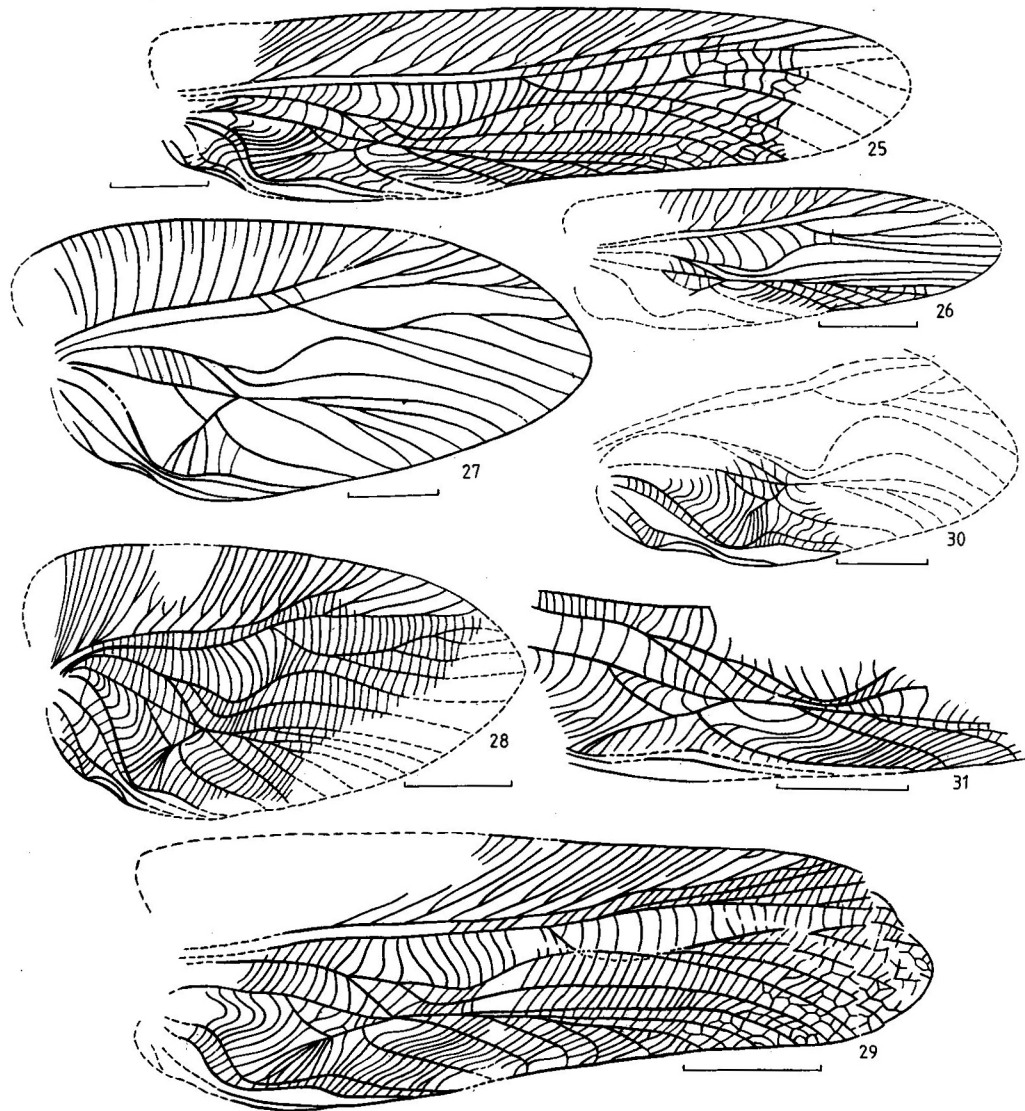


Рис. 25—31. Надкрылье самца (голотип).

25 — *Dolichohagla longa*; 26 — *Microhagla minuta*; 27 — *Vocohagla tarbinskyi*; 28 — *V. clara*; 29 — *Dinohagla corrugata*; 30 — *Lyrohagla decipiens*; 31 — *Sonohagla curta*.

***Dinohagla corrugata* sp. n.** (рис. 29)

Голотип — № 2555/1137, позитивный и негативный отпечатки надкрылья самца без проксимального участка переднего поля (дистальная часть надкрылья смята в гармошку и в области сближения  $RS$  и  $MA_1$  имеется складка); Мадыген. Длина отпечатка 27 мм.  $RA$  и  $RS$  с 4 или более ветвями.  $MP + CuA_1$  с 6 ветвями.

Подсемейство **VOLIOPINAE** subfam. n.

Типовой род — *Voliopus* gen. n.

Надкрылья самца. Ланцетовидное поле незамкнутое, ясно расширенное.  $RS$  и  $MA_1$  не сближены.  $MA_1$  одноветвистая. Поперечные жилки вершины ланцетовидного поля изогнуты таким образом, что образуют в той или иной степени замыкающую это поле вторичную структуру, которую иногда можно даже принять за проксимальную часть  $1MA_1$ . Проксимальная поперечная жилка между ветвями  $CuA_2$  образует дужку и угловую жилку. Присутствуют дополнительные дужки и угловые жилки. Жилкование между ветвями  $CuA_2$  у продвинутых форм неравномерное. Проксимальный и дистальный участки  $2CuA_2$  не смещены относительно друг друга.

Надкрылье самки.  $RS$  и  $MA$  устроены, как у самца. Поле между  $M$  и  $Cu$  в основании бывает значительно расширено (отпечатки № 2240/4088, № 2240/4020, № 2240/4100 и № 2555/1079 из Мадыгена, 3 из которых изображены на рис. 32—34).

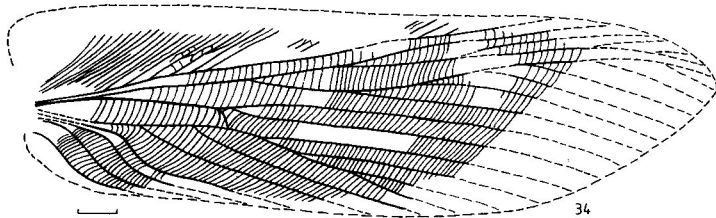
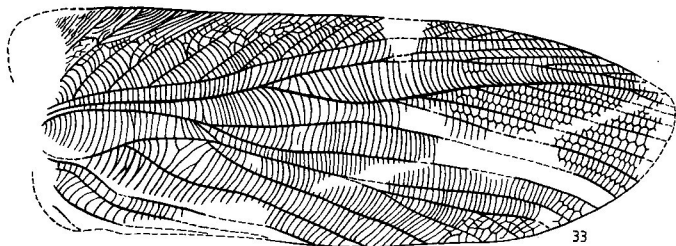
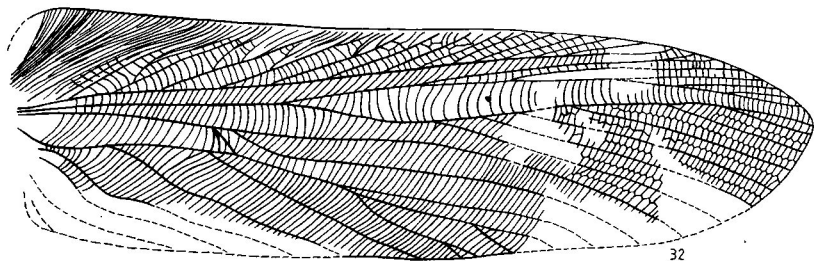


Рис. 32—34. Надкрылье самки подсемейства *Voliopinae*.

32 — № 2240/4088; 33 — № 2240/4020; 34 — № 2240/4100.

От других подсемейств *Haglidae* отличается очень крупными размерами и нередко встречающейся пятнистой окраской. Кроме того, самцы отличаются широко расставленными  $RS$  и  $MA_1$ , характерным строением поперечных жилок ланцетовидного поля и области ветвей  $CuA_2$ , а также одноветвистой  $MA_1$ .

К подсемейству относятся 12 родов: *Voliopus* gen. n., *Euvoliopus* gen. n., *Phonovoliopus* gen. n., *Melovoliopus* gen. n., *Platyvoliopus* gen. n., *Macrovoliopus* gen. n., *Stenovoliopus* gen. n., *Phyllovoliopus* gen. n., *Paravoliopus* gen. n., *Zavoliopus* gen. n., *Voliopellus* gen. n., *Zeunerophlebia* Sharov, 1968 (триас, Мадыген). Из этого же местонахождения описан по надкрылью самки род *Turkestaniania* Sharov, 1968, который тоже можно отнести к *Voliopininae*.

Филогенетические замечания. Предками *Voliopininae* были, очевидно, *Haglinae* с одноветвистой  $MA_1$ , у которых происходила редукция стридуляционного аппарата, сопровождавшаяся увеличением расстояния между  $RS$  и  $MA_1$  и исчезновением сдвига проксимальной части  $2CuA_2$  относительно дистальной. При расставленных  $RS$  и  $MA_1$  перемещение дистальной части  $1MA_1$  от  $RS$  к  $2MA_1$  становится невозможным. Усиление роли стридуляционного аппарата вызвало вторичное расширение ланцетовидного поля, замыкающим элементом которого становятся характерным образом расположенные поперечные жилки. Наряду с этим, появляются дополнительные дужки и дополнительные угловые жилки, а также беспорядочность в жилковании между ветвями  $CuA_2$ .

#### VOLIOPUS gen. n.

Типовой вид — *V. ancestralis* sp. n.

Надкрылье самца. Удлиненное. Основания ветвей  $RS$  более или менее удалены друг от друга. Ланцетовидное поле слабо расширено, расположено в центре надкрылья. Поперечные жилки, замыкающие звукоизлучающую часть этого поля, еще не образуют структуру, косо связывающую  $RS$  и  $MA_1$ , но уже характерно изогнуты. Проксимальная часть  $MA_2$  сближена с  $MA_1$ . Поле между  $CuA$  и задним краем надкрылья довольно узкое. Проксимальная часть  $2CuA_2$  сближена с  $CuA$ . Между ветвями  $CuA_2$  имеются 2 дужки и 2 угловые жилки, а другие поперечные жилки без дополнительных жилок, то есть жилкование не беспорядочное. Стридуляционная жилка довольно пологая.

От других родов подсемейства отличается относительно небольшими размерами, удлиненной формой надкрылья, слабым расширением ланцетовидного поля, расположением его расширенной части в центре надкрылья, расставленными основаниями ветвей  $RS$  и упорядоченным расположением поперечных жилок между ветвями  $CuA_2$ .

Филогенетические замечания. Этот род, вероятно, наиболее примитивный из изученных *Voliopininae*. Он сохраняет ряд черт, свойственных *Haglinae* (упорядоченность жилкования между ветвями  $CuA_2$ , расставленные основания ветвей  $RS$ , сравнительно мелкие размеры и характер строения поперечных жилок ланцетовидного поля).

*Voliopus ancestralis* sp. n. (рис. 35)

Голотип — № 2785/1947, негативный отпечаток надкрылья самца без проксимального фрагмента переднего поля; Мадыген. Длина отпечатка 41 мм.  $RA$  с 5 ветвями.  $RS$  с 6 ветвями.  $MP + CuA_1$  с 5 ветвями.

#### EUVOLIOPUS gen. n.

Типовой вид — *E. giganteus* sp. n.

Надкрылье самца. Надкрылье длинное. Основания ветвей  $RS$ , очевидно, удалены друг от друга. Ланцетовидное поле слабо расширено ближе к основанию надкрылья. Поперечные жилки ланцетовидного поля характерно изогнуты, но еще не образуют структуру, косо связывающую  $RS$  с  $MA_1$ . Проксимальная часть  $MA_2$  сближена с  $MA_1$ . Поле между  $CuA$

и задним краем надкрылья очень узкое. Проксимальная часть  $2CuA_2$  сближена с  $CuA$ . Между ветвями  $CuA_2$  имеются 2 дужки и 2 угловые жилки; расположение других поперечных жилок довольно упорядоченное, но уже появляются в небольшом числе дополнительные жилки. Стридуляционная жилка довольно пологая.

Близок к *Voliopus*, но отличается очень крупными размерами, расположением расширенной части ланцетовидного поля, более узким полем между  $CuA$  и задним краем надкрылья и менее упорядоченным жилкованием между ветвями  $CuA_2$ . От других родов подсемейства отличается узким надкрыльем и слабо расширенным ланцетовидным полем.

***Euvoliopus giganteus* sp. n.** (рис. 36)

Голотип — № 2785/2380, позитивный и негативный отпечатки сложенных вместе надкрылья, от дистальной части которого остались лишь маленькие фрагменты, и заднего крыла. Надкрылье. Длина отпечатка 81 мм.  $RS$  с 6 или более ветвями.  $MP + CuA_1$  с 9 ветвями. Веер диагональной жилки слабый.

**PHONOVOLIOPUS** gen. n.

Типовой вид — *Ph. musicus* sp. n.

Надкрылье самца. Значительно расширено. Основания ветвей  $RS$  удалены друг от друга. Ланцетовидное поле сильно расширенное. Поперечные жилки, замыкающие звукоизлучающую часть этого поля, еще не образуют структуру, косо связывающую  $RS$  с  $MA_1$ . Проксимальная часть  $MA_2$  сближена с  $MA_1$ . Поле между  $CuA$  и задним краем надкрылья, вероятно, довольно узкое. Проксимальная часть  $2CuA_2$  сближена с  $CuA$ . Между ветвями  $CuA_2$  имеются 2 дужки и 2 угловые жилки, но другие поперечные жилки уже довольно беспорядочные, с дополнительными жилками.

От других *Voliopinae* отличается сильно расширенным ланцетовидным полем в сочетании с характерным расположением ветвей  $RS$ , свободными дужками и угловыми жилками, небольшими размерами.

***Phonovoliopus musicus* sp. n.** (рис. 37)

Голотип — № 2240/4029, позитивный и негативный отпечатки фрагмента надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 24 мм.  $RA$  с 5 ветвями.  $RS$  с 6 ветвями.  $MP + CuA_1$  с 3 или более ветвями. Веер диагональной жилки небольшой, но густой.

**MELOVOLIOPUS** gen. n.

Типовой вид — *M. fasciatus* sp. n.

Надкрылье самца. Слабо расширенное, сужающееся к вершине. Основания ветвей  $RS$ , очевидно, удалены друг от друга. Ланцетовидное поле расширенное, с многочисленными поперечными жилками; замыкающие поперечные жилки, как у предыдущих родов. Проксимальные части  $MA_2$  и  $2CuA_2$ , как у предыдущих родов. Поле между  $CuA$  и задним краем надкрылья шире, чем у предыдущих родов. Между ветвями  $2CuA_2$  есть 2 дужки, 2 угловых жилки и довольно беспорядочно расположенные поперечные жилки.

От прочих родов подсемейства отличается очень густым жилкованием ланцетовидного поля, свободными дужками и угловыми жилками и, возможно, расставленными основаниями ветвей  $RS$ .

***Melovoliopus fasciatus* sp. n.** (рис. 38)

Голотип — № 2240/4082, позитивный и негативный отпечатки надкрылья самца без проксимальной части; Мадыген. Длина отпечатка 55 мм.  $RA$  с 5 ветвями.  $RS$  с 7 ветвями.  $MP + CuA_1$  с 5 ветвями. Сохранились следы пятнистой окраски.

Типовой вид — *P. maximus* sp. n.

Надкрылье самца. Очень широкое, вероятно, почти овальное. Основания задних ветвей *RS* сильно сближены. Ланцетовидное поле расширенное, поперечные жилки, замыкающие звукоизлучающую часть этого поля, образуют структуру, косо связывающую *RS* и *MA*<sub>1</sub> и напоминающую проксимальный участок *1MA*<sub>1</sub>. Проксимальная часть *MA*<sub>2</sub> характерно изогнута и не сближена с *MA*<sub>1</sub>. Поле между *CuA* и задним краем надкрылья довольно широкое. Поля *RA—RS* и *MA*<sub>1—MA</sub><sub>2</sub> широкие. Ветви *CuA*<sub>2</sub> короткие, между ними расположены довольно беспорядочные поперечные жилки, с многочисленными дополнительными жилками. Дужки и угловые жилки также связаны дополнительными жилками. Ветви *MP + CuA*<sub>1</sub> расставлены; основание передней ветви расположено проксимальнее основания задней. *1CuA*<sub>2</sub> изогнута. Стридуляционная жилка, вероятно, поперечная. Поперечные жилки расположены очень густо.

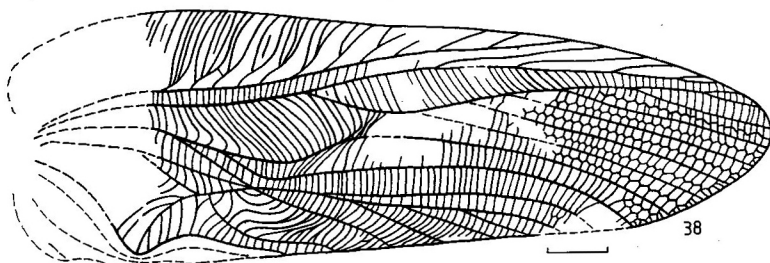
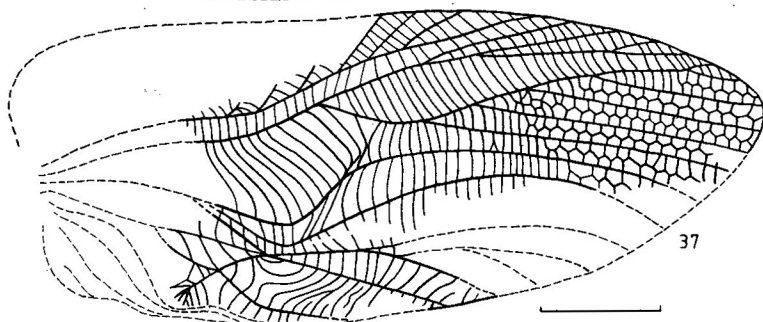
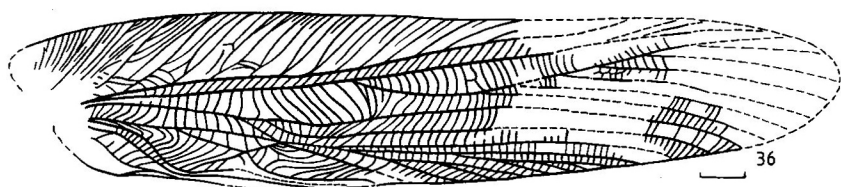
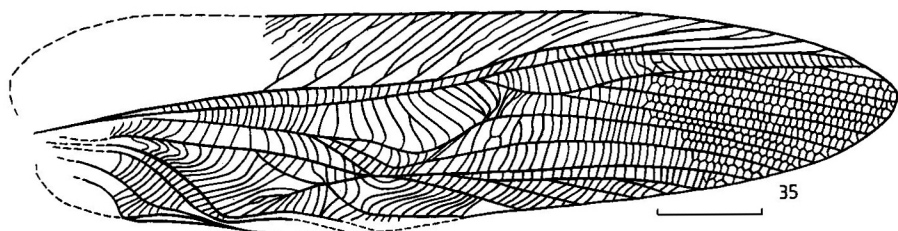


Рис. 35—38. Надкрылье самца (голотип).

35 — *Voliopus ancestralis*; 36 — *Euvoliopus giganteus*; 37 — *Phonovoliopus musicus*; 38 — *Melovoliopus fasciatus*.

Ближе всего к *Zeunerophlebia*, от которой отличается формой надкрылья и ветвей  $CuA_2$ , расположением передней ветви  $MP + CuA_1$  и сохранением типичных дужек. От прочих родов подсемейства отличается расположением ветвей  $RS$ , строением ланцетовидного поля, формой ветвей  $CuA_2$ ,  $MP + CuA_1$  и шириной поля между  $CuA$  и задним краем надкрылья.

**Филогенетические замечания.** Этот род, вместе с *Zeunerophlebia*, представляет продвинутую ветвь *Voliopinae*, для которой характерно образование почти совсем замкнутого ланцетовидного поля.

#### ***Platyvoliopus maximus* sp. n. (рис. 39)**

Голотип — № 2555/1168, позитивный и негативный отпечатки неполного надкрылья самца (в области  $MA_2$  и  $MP + CuA_1$  имеется складка); Мадыген. Длина отпечатка 57 мм.  $MP + CuA_1$  с 7 ветвями. Поле между  $RS$  и  $RA$  сильно расширено в проксимальной половине.

### **MACROVOLIOPUS gen. n.**

Типовой вид — *M. declivis* sp. n.

**Надкрылье самца.** Довольно длинное, очень сходное по строению с *Platyvoliopus* и *Zeunerophlebia*, от которых отличается широким и длинным полем между  $CuA$  и задним краем надкрылья, довольно узкими ланцетовидным полем и полем  $MA_1 - MA_2$ , полой стридуляционной жилкой и сближенными ветвями  $CuA_2$ . Кроме того, от *Platyvoliopus* отличается более или менее редуцированными дужками и проксимальной частью  $2CuA_2$ , сближенной с  $CuA$ , а от *Zeunerophlebia* — слабо изогнутыми проксимальными частями ветвей  $A$ . От остальных предыдущих родов отличается беспорядочным жилкованием между ветвями  $CuA_2$ .

#### ***Macrovoliopus declivis* sp. n. (рис. 40)**

Голотип — № 2785/1856, позитивный и негативный отпечатки неполного надкрылья самца (в области ланцетовидного поля складка) и небольшого фрагмента области  $RS - MA_1$ , частично налегающего на область  $MP + CuA_1$ ; Мадыген. Длина отпечатка 72 мм.  $MP + CuA_1$  с 7 или более ветвями. Веер диагональной жилки не широкий. Струны довольно хорошо изогнуты.

### **STENOVOLIOPUS gen. n.**

Типовой вид — *S. elongatus* sp. n.

**Надкрылье самца.** Очевидно, довольно длинное. По строению задней части надкрылья близок к *Platyvoliopus*, *Zeunerophlebia* и *Macrovoliopus*. Отличается от них узким и длинным полем между  $CuA$  и задним краем надкрылья, сближенными основаниями задней ветви  $MP + CuA_1$  и  $1CuA_2$ . Кроме того, от *Zeunerophlebia* и *Platyvoliopus* отличается наличием длинной дужки и узким полем между проксимальной частью  $2CuA_2$  и  $CuA$ , а от *Macrovoliopus* — короткими ветвями  $CuA_2$ . От остальных предыдущих родов отличается беспорядочным жилкованием между ветвями  $CuA_2$ .

#### ***Stenovaliopus elongatus* sp. n. (рис. 41)**

Голотип — № 2555/1119, позитивный отпечаток небольшого фрагмента надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 48 мм.  $MP + CuA_1$  с 4 или более ветвями. Струны весьма слабо изогнутые.

### **PHYLLOVOLIOPUS gen. n.**

Типовой вид — *Ph. insufficiens* sp. n.

**Надкрылье самца.** По сближенным основаниям задних ветвей  $RS$  должен быть близок к группе *Platyvoliopus*, но отличается тем, что поперечные жилки, замыкающие ланцетовидное поле, не образуют структуру, косо соединяющую  $RS$  с  $MA_1$ , хотя эти жилки имеют характерное для подсемейства строение. Характерны также сближенные ветви  $MP + CuA_1$ .



**Phyllovoliopus insufficiens** sp. n. (рис. 42)

Голотип — № 2240/4102, негативный отпечаток небольшого фрагмента надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 26 мм.  $MP+CuA_1$  с 7 ветвями. Поле  $MA_1—MA_2$  узкое.

**PARAVOLIOPUS** gen. n.

Типовой вид — *P. dorsalis* sp. n.

Надкрылье самца. От группы *Platyvoliopus* отличается отсутствием характерного изгиба проксимальной части  $MA_2$  и сближением ее с  $MA_1$ . От остальных родов подсемейства — появлением некоторой беспорядочности в области дужек и угловых жилок, крупными размерами, формой поля  $MA_1—MA_2$ , которое не расширяется в середине, а по всей длине одинаковой ширины, более или менее широким полем между  $CuA$  и задним краем надкрылья, слабо изогнутыми диагональной жилкой и струнами и более или менее широко расставленными ветвями  $MP+CuA_1$ .

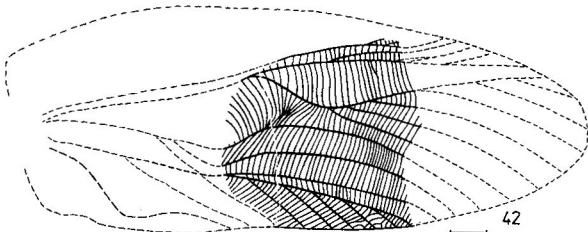
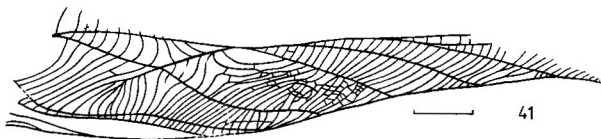
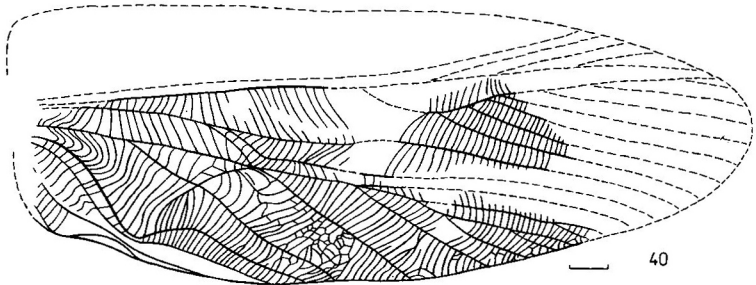
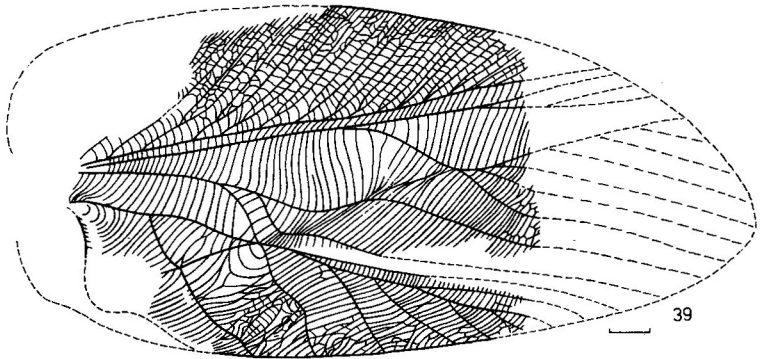


Рис. 39—42. Надкрылье самца (голотип).

39 — *Platyvoliopus maximus*; 40 — *Macrovoliopus declivis*; 41 — *Stenovoliopus elongatus*; 42 — *Phyllovoliopus insufficiens*.

**Paravoliopus dorsalis** sp. n. (рис. 43)

Голотип — № 2785/1892—3, негативный отпечаток фрагмента надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 52 мм.  $MP+CuA_1$  с 5 ветвями. Веер диагональной жилки густой. Струны очень пологие.

**ZAVOLIOPUS** gen. n.

Типовой вид — *Z. densus* sp. n.

Надкрылье самца. От всех *Voliopinae* отличается укороченной вершиной надкрылья, о чем свидетельствует довольно крутой сгиб дистальных частей двух передних ветвей  $MP+CuA_1$ , жилки  $MA_2$ ,  $MA_1$  и задней ветви  $RS$ . Кроме того, характерны широко расставленные проксимальные части  $MA_1$  и  $MA_2$ , отсутствие характерного для группы *Platyvoliopus* изгиба  $RS$ , расставленные проксимальная часть  $2CuA_2$  и  $CuA$ .

**Zavoliopus densus** sp. n. (рис. 44)

Голотип — № 2555/1148, позитивный и негативный отпечатки фрагмента надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 31 мм.  $MP+CuA_1$  с 5 ветвями. Веер диагональной жилки не очень густой. Жилкование между ветвями  $CuA_2$  на отпечатке видно плохо, однако, кажется, можно различить 2 дужки и 2 угловых жилки, а поперечные жилки кажутся упорядоченными.

**VOLIOPELLUS** gen. n.

Типовой вид — *V. latus* sp. n.

Надкрылье самца. По дополнительным жилкам, связывающим дужки с другими поперечными жилками между ветвями  $CuA_2$ , и по широкому промежутку между проксимальной частью  $MA_2$  и  $MA_1$  приближается к группе *Platyvoliopus*. Отличается от этой группы короткой проксимальной частью  $2CuA_2$  и узким полем между ней и  $CuA$ . Последний признак отличает этот род также и от *Zavoliopus*. От остальных родов подсемейства отличается расширенными ланцетовидным полем и полем между проксимальной частью  $MA_2$  и  $MA_1$ , сильной изогнутостью струн и  $2CuA_2$ . От *Phyllovoliopus* отличается меньшими размерами, но, так как *Phyllovoliopus* известен по дистальной части надкрылья, а описываемый род — по проксимальной, сравнить их строение невозможно.

**Voliopellus latus** sp. n. (рис. 45)

Голотип — № 2785/1861, позитивный и негативный отпечатки проксимальной части надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 24 мм. Веер диагональной жилки не густой. Ветви  $A$  сильно изогнутые.

Подсемейство **MARAGINAE** subfam. n.

Типовой род — *Maraga* gen. n.

Надкрылье самца. Ланцетовидное поле незамкнутое, очень слабо расширенное.  $RS$  и  $MA_1$  не сближены.  $MA_1$  двуветвистая. Поперечные жилки ланцетовидного поля простые, не образуют вторичную структуру, замыкающую это поле. Дужка между ветвями  $CuA_2$  обычно отсутствует, но иногда (у примитивных форм) развита. Угловых жилок нет, но иногда (у поздних форм) проксимальная поперечная жилка между ветвями  $CuA_2$  может терять связь с  $1CuA_2$  и выглядеть, как угловая жилка. Проксимальный и дистальный участки  $2CuA_2$  не смещены относительно друг друга. Ветви  $MP+CuA_1$  у поздних форм параллелизованы.

От других *Haglidae* это подсемейство отличается двуветвистой  $MA_1$  в сочетании с широко расставленными  $RS$  и  $MA_1$ , узким ланцетовидным полем и тенденцией к параллелизации ветвей  $MP+CuA_1$ .

Кроме типового рода, к подсемейству относятся 5 родов: *Paramaraga* gen. n., *Zamaraga* gen. n., *Eumaraga* gen. n., *Maragella* gen. n., *Paratshorkuphlebica* Sharov, 1968 (Юра, Средняя Азия).

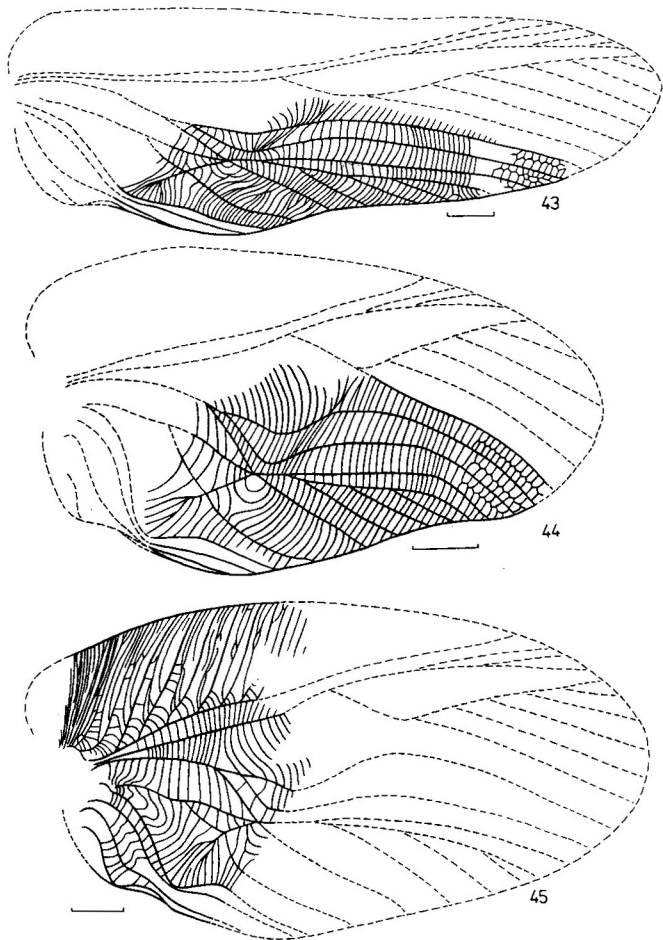


Рис. 43—45. Надкрылье самца (голотип).

43 — *Paravoliopus dorsalis*; 44 — *Zavoliopus densus*; 45 — *Voliopellus latus*.

Филогенетические замечания. Предками *Maraginae* могли быть *Haglinae* с двуветвистой  $MA_1$  (типа *Protshorkuphlebia*), у которых так же, как и у предков *Voliopinae*, происходили редукция стридуляционного аппарата, сопровождавшаяся увеличением расстояния между  $RS$  и  $MA_1$ , и исчезновение сдвига проксимальной части  $2CuA_2$  относительно дистальной. Перемещение дистальной части  $1MA_1$  от  $2MA_1$  к  $RS$  становится невозможным в связи с появлением широкого промежутка между  $RS$  и  $MA_1$  (явление, аналогичное таковому в эволюции *Voliopinae*). Вторичного усиления стридуляционного аппарата не происходит. Наоборот, в одной ветви *Maraginae* наблюдается все более полная редукция стридуляционного аппарата вплоть до исчезновения диагональной жилки (*Maragella* gen. n., рис. 51). В другой ветви происходит параллелизация жилкования (*Paratshorkuphlebia*).

#### MARAGA gen. n.

Типовой вид — *M. angusta* sp. n.

Надкрылье самца. Длинное, узкое, особенно сильно сужается в дистальной половине. Ланцетовидное поле слегка расширено, с редкими поперечными жилками.  $RS$  и  $MA_1$  не очень сильно расставлены.  $1CuA_2$  ответвляется от места слияния  $MP$  с  $CuA$ . Развита небольшая дужка.  $2CuA_2$

с изломом. Диагональная жилка развита. Стридуляционная жилка слабо поперечная.

От других родов подсемейства отличается строением ланцетовидного поля, наличием дужки и диагональной жилки и формой дистальной части надкрылья.

В роде, кроме типового, 1 вид — *M. tshorkuphlebioides* sp. n.

Филогенетические замечания. Наиболее примитивный род подсемейства. Жилкование еще сильно напоминает *Haglinae* (дужка, некоторое сужение поля  $RS-MA_1$ ). Наряду с этим наблюдается некоторая параллелизация ветвей  $MP+CuA_1$ , что указывает на связь с юрскими представителями подсемейства.

***Maraga angusta* sp. n.** (рис. 46)

Голотип — № 2785/2359, негативный отпечаток почти целого надкрылья самца и фрагмента средней части его переднего поля; Мадыген. Длина отпечатка 50 мм. Поперечные жилки между  $RS$  и  $1MA_1$  равномерно расположенные. Точка ветвления  $MA_1$  расположена заметно дистальнее основания  $RS$ .  $MP+CuA_1$  с 5 ветвями, которые не сильно параллелизованы. Основания ее передних ветвей удалены от основания  $1CuA_2$ .

***Maraga tshorkuphlebioides* sp. n.** (рис. 47)

Голотип — № 2555/1099, позитивный и негативный отпечатки фрагмента надкрылья самца (отсутствуют проксимальный и дистальный участки); Мадыген. Длина отпечатка 22 мм. Поперечные жилки между  $RS$  и  $1MA_1$  расположены несколько неравномерно. Точка ветвления  $MA_1$  расположена почти на уровне основания  $RS$ .  $MP+CuA_1$  с не менее, чем 6 ветвями, которые более сильно параллелизованы; основания ее передних ветвей сближены с основанием  $1CuA_2$ .

#### PARAMARAGA gen. n.

Типовой вид — *P. fusca* sp. n.

Надкрылье самца. Удлиненное, но не такое узкое, как у *Maraga*, и не сужается в дистальной половине. Ланцетовидное поле слегка расширено, с частыми поперечными жилками. Расстояние между  $RS$  и  $MA_1$  довольно широкое.  $RA$  оканчивается близко у вершины крыла. Задний край надкрылья без выемки перед вершиной. Поперечные жилки в полях  $RA-RS$ ,  $RS-MA_1$ ,  $MA_1-MA_2$  и  $MA_2-MP+CuA_1$  расположены несколько наклонно, их задние части смещены проксимальнее передних. Параллелизация ветвей  $MP+CuA_1$  не выражена. Основание  $1CuA_2$  сдвинуто дистальнее места слияния  $MP$  с  $CuA$ . Дужки, вероятно, нет.  $2CuA_2$  с изломом. Диагональная жилка развита. Стридуляционная жилка, очевидно, слабо поперечная.

От других родов подсемейства отличается слегка расширенным ланцетовидным полем с частыми поперечными жилками и широко расставленными  $RS$  и  $MA_1$ , расположением вершины  $RA$  недалеко от вершины надкрылья, направлением наклона поперечных жилок между  $RA$  и  $MP+CuA_1$ , довольно широкой дистальной частью надкрылья без каких-либо выемок и наличием диагональной жилки.

***Paramaraga fusca* sp. n.** (рис. 48)

Голотип — № 1361/155, позитивный и негативный отпечатки неполного надкрылья самца; Кетмень. Длина отпечатка 37 мм.  $RS$  с 5 ветвями.  $MP+CuA_1$  с 4 ветвями. Сохраняются следы темной окраски надкрылья.

#### ZAMARAGA gen. n.

Типовой вид — *Z. reticulata* sp. n.

Надкрылье самца. Похоже на *Paramaraga*, но отличается оканчивающейся довольно далеко от вершины надкрылья  $RA$ , более узким ланцетовидным полем в области  $RS-MA_1$ , наличием пологой выемки на заднем крае надкрылья перед вершиной, наклоном поперечных

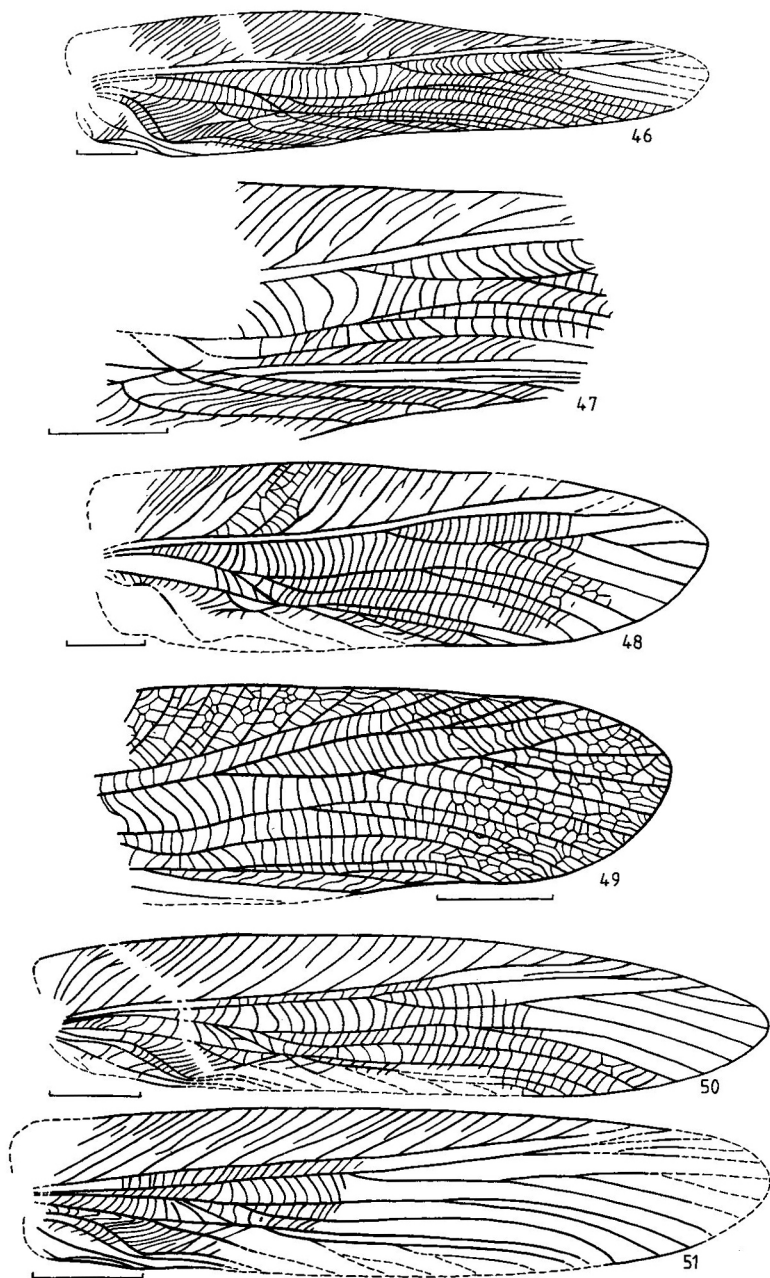


Рис. 46—51. Надкрылье самца (голотип).

46 — *Maraga angusta*; 47 — *M. tshorkuphlebioides*; 48 — *Paramaraga fusca*; 49 — *Zamaraga reticulata*; 50 — *Eumaraga madygenica*; 51 — *Maragella reducta*.

жилок между  $RA$  и  $MP + CuA_1$  в другую, чем у *Paramaraga*, сторону, особенно в поле  $RA-RS$ . От других родов подсемейства отличается частыми поперечными жилками в ланцетовидном поле, довольно широкой вершинной надкрыльях, отсутствием параллелизации ветвей  $MP + CuA_1$  и слегка расширенным ланцетовидным полем.

***Zamaraga reticulata* sp. n.** (рис. 49)

Голотип — № 2785/1992, позитивный отпечаток дистальной части надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 24 мм.  $RA$  с 3 ветвями.  $RS$  с 5 ветвями. Дистальная часть надкрылья с довольно беспорядочным расположением поперечных жилок.

**EUMARAGA** gen. n.

Типовой вид — *E. madygenica* sp. n.

**Надкрылье самца.** Длинное и узкое, особенно вершина, но без сужения всей дистальной половины. Ланцетовидное поле почти не расширено, с поперечными жилками, расположенными лишь незначительно чаще, чем у *Maraga*.  $RS$  и  $MA_1$  расставлены сильнее, чем у *Maraga*, но слабее, чем у *Paramaraga* и *Zamaraga*. Дужка не развита. Ветви  $MP + CuA_1$ , вероятно, без параллелизации. Диагональная жилка развита. Стридуляционная жилка довольно пологая.

От других родов подсемейства отличается характерной формой надкрылья в сочетании с наличием диагональной жилки.

***Eumaraga madygenica* sp. n.** (рис. 50)

Голотип — № 2555/1085, негативный отпечаток неполного надкрылья самца, состоящего из двух фрагментов, слегка налегающих друг на друга; Мадыген. Длина отпечатка 41 мм.  $RS$  с 5 ветвями. Точка ветвления  $MA_1$  расположена значительно дистальнее основания  $RS$ .

**MARAGELLA** gen. n.

Типовой вид — *M. reducta* sp. n.

**Надкрылье самца.** По форме близко к предыдущему роду. Отличается от него и от других *Maraginae* значительной редукцией стридуляционного аппарата. Ланцетовидное поле не расширено. Нет сужения между  $RS$  и  $MA_1$ . Диагональная жилка и дужка отсутствуют. Стридуляционная жилка пологая, но плектрум и дуговидность поперечных жилок между проксимальными частями  $2CuA_2$  и  $CuP$  сохраняются.

**Филогенетические замечания.** У этого рода наиболее редуцированный вариант стридуляционного аппарата среди подсемейства.

***Maragella reducta* sp. n.** (рис. 51)

Голотип — № 2069/2374, позитивный отпечаток неполного надкрылья самца; Мадыген. Длина отпечатка 33 мм.  $RA$  с 4 ветвями.  $RS$  с 3 или более ветвями. Точка ветвления  $MA_1$  удалена от основания  $RS$ .

Семейство **GRYLLAVIDAE** fam. n.

Типовой род — *Gryllavus* Sharov, 1968 (средний или верхний триас, Мадыген).

**Надкрылье самца.** Ветви  $Sc$  не пересечены продольной жилкой. Ланцетовидное поле замкнутое (присутствует анастомоз  $RS$  с  $1MA_1$ ). Проксимальный участок  $RS$  (от основания до анастомоза) очень короткий (анастомоз расположен почти в самом основании  $RS$ ), а проксимальный участок  $1MA_1$  (от основания до анастомоза) длинный. Дистальная часть  $1MA_1$  смещена на  $RS$ .  $MA_2$  ответвляется проксимальнее наиболее выпуклой части ланцетовидного поля. Диагональная жилка не развита или не полностью развита (развит только ее передний компонент). Поле между проксимальными частями  $2CuA_2$  и  $CuP$  широкое, с прямыми поперечными жилками.  $CuP$  и ветви  $A$  хорошо изогнутые, ясно подразделяются на струны и стридуляционную жилку. Плектрум хорошо развит.

Надкрылье самки. Ветви  $Sc$ , как у самца. Анастомоз  $RS$  с  $1MA_1$  не развит; проксимальная часть  $1MA_1$  редуцирована, а дистальная часть ее, как у самца.  $RS$  одноветвистая.  $CuP$  и ветви  $A$  сильно изогнутые. Задние крылья и другие особенности строения неизвестны.

Самцы *Gryllavidae* отличаются от *Hagloedischiidae* широким полем между проксимальными частями  $2CuA_2$  и  $CuP$ , длинным проксимальным участком  $1MA_1$  и расположением анастомоза  $1MA_1$  с  $RS$  почти в основании последней, смещением дистальной части  $1MA_1$  на  $RS$ , хорошо изогнутыми  $CuP$  и ветвями  $A$  и развитым плектрумом. От *Haglidae* они отличаются отсутствием диагональной жилки и прямыми поперечными жилками между проксимальными частями  $2CuA_2$  и  $CuP$ , а от *Prophalangopsidae* — отсутствием пересечения ветвей  $Sc$  продольной жилкой, замкнутым ланцетовидным полем и ответвлением  $MA_2$  проксимальнее наиболее выпуклой части ланцетовидного поля. Самки *Gryllavidae* хорошо отличаются от других *Hagloidea* сильно изогнутыми  $CuP$  и ветвями  $A$ , а также одноветвистой  $RS$ .

В семействе, кроме типового, 2 рода: *Paragryllavus* gen. n. и *Zagryllavus* gen. n.

Филогенетические замечания. *Gryllavidae* обнаруживают сходство с 3 различными группами *Ensifera*. С *Hagloedischiidae* их объединяют прямые поперечные жилки между проксимальными частями  $2CuA_2$  и  $CuP$ , отсутствие диагональной жилки и наличие анастомоза  $RS$  с  $1MA_1$ , с *Cyrtophyllitinae* — некоторые особенности строения ланцетовидного поля самца, а с *Grylloidea* — еще и увеличенная область ветвей  $MP+CuA_1$ . Почти несомненно, что *Gryllavidae* — некое промежуточное звено между примитивными *Hagloidea* и *Grylloidea*. Условно *Gryllavidae* помещены мной в *Hagloidea*, что является более целесообразным, чем включение их в *Grylloidea* (Шаров, 1968), так как отсутствие интеркалярного треугольника у *Gryllavidae* предполагает иной тип складывания надкрылий, распространенный среди *Hagloidea*. Нет особых сомнений в происхождении *Gryllavidae* от примитивных *Cyrtophyllitinae*, так как характерное для этого семейства строение ланцетовидного поля легко выводится из такого *Cyrtophyllitinae*. Сходство *Gryllavidae* с *Hagloedischiidae* можно объяснить вторичными исчезновением диагональной жилки и выпрямлением поперечных жилок между  $CuA$  и  $CuP$ , которые могли быть следствием некоторой редукции звукоизлучающей части стридуляционного аппарата.

#### PARAGRYLLAVUS gen. n.

Типовой вид — *P. curvatus* sp. n.

Надкрылье самца. Очевидно, довольно короткое. Проксимальный участок  $MP$  вогнут по отношению к ланцетовидному полю. Ветви  $CuA_2$  сильно изогнутые и короткие. Диагональная жилка полностью отсутствует. Струны круто изогнутые. Промежуток между струнами и стридуляционной жилкой небольшой. Стридуляционная жилка поперечная, но не угловидно согнутая посередине. Поперечные жилки частые.

Надкрылье самки. Ветви  $CuA_2$  и  $MP+CuA_1$  несколько сближены. Стридуляционная жилка небольшая и не угловидно изогнутая посередине. Струны не приближены к заднему краю надкрылья. Поперечные жилки, как у самца.

Самец отличается от *Gryllavus* короткими ветвями  $CuA_2$ , круто изогнутыми струнами, формой стридуляционной жилки и отсутствием зачатка диагональной жилки между ветвями  $CuA_2$ . От *Zagryllavus* gen. n. он отличается короткими ветвями  $CuA_2$ , формой проксимальной части  $MP$ , частыми поперечными жилками и небольшим расстоянием между струнами и стридуляционной жилкой. Самка отличается от таковой *Gryllavus* несколько иной формой струн и стридуляционной жилки, сближенными ветвями  $CuA_2$  и  $MP+CuA_1$  и частыми поперечными жилками.

Филогенетические замечания. *Paragryllavus*, вероятно, более продвинутый род по сравнению с *Gryllavus*, так как у него диаго-

нальная жилка вообще отсутствует, тогда как у *Gryllavus* от нее остается небольшой участок между  $2CuA_2$  и  $CuA$ .

**Paragryllavus curvatus** sp. n. (рис. 52, 53)

Голотип — № 2785/1945 и 2785/1952, первый позитивный, а второй негативный отпечатки фрагмента надкрылья самца, и паратип — № 2785/1955, позитивный отпечаток фрагмента надкрылья самки; Мадыген. Самец. Длина отпечатка 11.5 мм. Наиболее выпуклая часть струн расположена ближе к их вершине, чем к основанию.  $2CuA_2$  изломана недалеко от своей вершины. Самка. Длина отпечатка 10.5 мм. Струны довольно широко отстоят друг от друга.

**ZAGRYLLAVUS** gen. n.

Типовой вид — *Z. elongatus* sp. n.

Надкрылье самца. Удлиненное. Проксимальный участок *MP* по отношению к ланцетовидному полю выпуклый. Ветви  $CuA_2$  слабо изогнутые и длинные. Диагональная жилка полностью отсутствует. Струны довольно круто изогнутые. Промежуток между струнами и стридуляционной жилкой большой. Поперечные жилки редкие.

От *Gryllavus* отличается полным отсутствием диагональной жилки, иной формой проксимальной части *MP*, изогнутостью струн и промежутком между ними и стридуляционной жилкой, а также более редкими поперечными жилками. От *Paragryllavus* — длинными ветвями  $CuA_2$ , формой проксимальной части *MP*, редкими поперечными жилками и большим расстоянием между струнами и стридуляционной жилкой.

Филогенетические замечания. Близок к предыдущему роду и находится в таких же филогенетических отношениях с родом *Gryllavus*.

**Zagryllavus elongatus** sp. n. (рис. 54)

Голотип — № 2785/1941, позитивный и негативный отпечатки двух фрагментов надкрылья самца, частично налегающих друг на друга, и небольшого фрагмента основания заднего крыла; Мадыген. Надкрылье. Длина отпечатка 16 мм. Наиболее выпуклая часть струн расположена ближе к основанию, чем к их вершине.  $MP+CuA_1$  с 6 ветвями.

Семейство **PROPHALANGOPSIDAE** Caudell, 1911

Типовой род — *Prophalangopsis* Walker, 1871 (современный, Индия).

Надкрылье самца. Ветви *Sc* обычно пересечены продольной жилкой, но нередко эта жилка отсутствует. Ланцетовидное поле незамкнутое (анастомоз *RS* с передней ветвью  $MA_1$  отсутствует). Дистальная часть  $1MA_1$  расположена не на своей проксимальной части, которая редуцирована, а на *RS*.  $MA_2$  ответвляется в наиболее выпуклой части ланцетовидного поля. Диагональная жилка частично не развита (имеется только ее передний компонент) или угловидно изогнута посередине и без такого мощного веера из поперечных жилок, как у *Haglidae*. Поле между проксимальными частями  $2CuA_2$  и  $CuP$  средней ширины (с одной стороны  $CuP$  изогнута, как у *Haglidae* и *Gryllavidae*, а с другой стороны основание  $2CuA_2$  расположено очень близко к основанию стридуляционной жилки, как у *Hagloedischiidae*), с прямыми поперечными жилками.  $CuP$  и ветви *A* хорошо изогнутые, ясно подразделяются на струны и стридуляционную жилку. Плектрум хорошо развит.

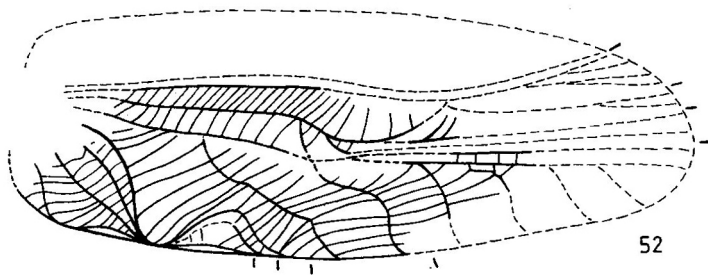
Надкрылье самки. Ветви *Sc* и  $MA_1$ , как у самца. *RS* одноветвистая.  $CuP$  и ветви *A* более или менее изогнутые.

Задние крылья. Анальная (веерообразно складывающаяся) часть крыла сильно расширена.

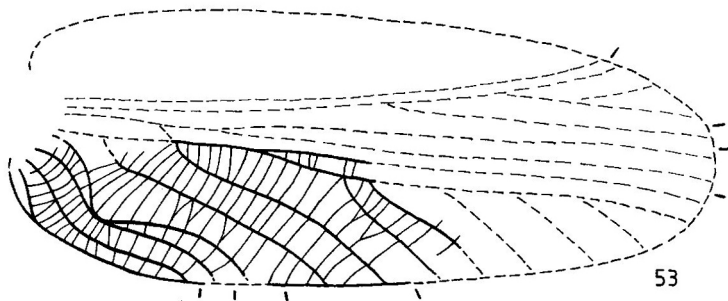
Другие особенности. Переднеспинка с вытянутым верхним задним краем. Лапка без аролия, в одном случае почти трехчлениковая.



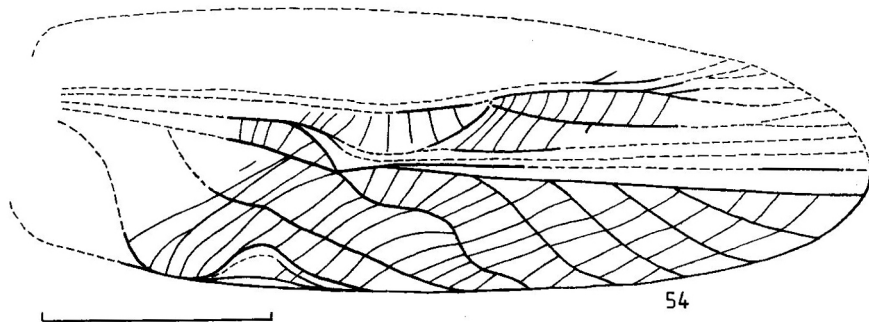
От других семейств надсемейства отличается наличием продольной жилки, пересекающей ветви  $Sc$ . Формы без этой жилки отличаются ответвлением  $MA_2$  от наиболее выпуклой части ланцетовидного поля самца и широкими задними крыльями. Кроме того, от *Hagloedischiidae* и *Gryllavidae* самцы отличаются отсутствием анастомоза  $RS$  с  $1MA_1$ , а от *Haglidae* — прямыми поперечными жилками между  $CuP$  и  $2CuA_2$  и формой диагональной жилки. Самок *Prophalangopsidae* легко также отличить от *Gryllavidae* по не столь сильно изогнутым  $CuP$  и ветвям  $A$  и по ветвистой  $RS$ . В некоторых случаях, если самки *Prophalangopsidae* лишены жилки, пересекающей ветви  $Sc$ , их почти невозможно отличить от *Haglidae*.



52



53



54

Рис. 52—54. Надкрылье.

52 — *Paragryllavus curvatus*, самец (голотип); 53 — то же, самка (паратип); 54 — *Zagryllavus elongatus*, самец (голотип).

Семейство состоит по крайней мере из 4 подсемейств: *Aboilinae* Martynov, 1925 (верхнеюрские *Aboilus* Martynov, 1925, Казахстан, *Pseudohagla* Sharov, 1962, Зап. Сибирь и, возможно, *Pycnophlebia* Deichmuller, 1886, Германия, а также меловые *Prophalangopsides* Sharov, 1968, Бурятская АССР, *Nipponohagla* Fujiyama, 1978, Япония и *Sinoprophalangopsis* Hong, 1982, Китай), *Chifengiinae* Hong, 1982 (меловые *Chifengia* Hong, 1982, Китай, *Parahagla* Sharov, 1968, Бурятская АССР и, возможно, *Alloma* Hong, 1982, Китай), *Termitidiinae* Zeuner, 1939 (*Termitidium* Westwood, 1854, юра, Англия) и *Prophalangopsinae* Caudell, 1911, в которое входит лишь типовой род семейства. Включение трех других современных родов *Hagloidea* в семейство *Haglidae*, как теперь кажется, довольно сомнительно. Не исключено, что они также принадлежат к *Prophalangopsidae*. Не ясно систематическое положение несомненных *Prophalangopsidae* — юрских *Brunneus* Hong, 1983 и *Sinoprophalangopsis* Hong, 1983, палеогенового *Albertoilus* Kevan et Wighton, 1981, известных по фрагментам, и нижнемелового *Huabeius* Hong, 1982, у которого имеется продольная жилка, пересекающая ветви *Sc*, но совершенно непонятно изображено строение остальной части надкрылья (Hong, 1982). Не выяснено также систематическое положение нижнеюрского *Mesogryllus* Handlirsch, 1908, которого Шаров (1968) сблизил с *Prophalangopsidae*, а предыдущие авторы — с *Grylloidea*. Изображение отпечатка, по которому описан род *Mesogryllus*, сильно отличается в работах разных авторов (Westwood, 1854: pl. 18, f. 26; Handlirsch, 1908: taf. 44, f. 14; Zeuner, 1939: pl. 37, f. 1; Ragge, 1955: f. 17). У двух первых авторов изображено надкрылье с целой проксимальной частью, которое поверхностно напоминает *Grylloidea*, а у других двух — надкрылье с дефектной проксимальной частью, явно не принадлежащее к *Grylloidea*.

Филогенетические замечания. Наиболее вероятным кажется происхождение *Prophalangopsidae* от примитивных *Voliopinae*, от которых они могли унаследовать редукцию проксимальной части  $MA_1$  и переход ее дистальной части на *RS*, расставленные *RS* и  $MA_1$ , диагональную жилку, развитые плектрум, струны и стридуляционную жилку. В этом случае приходится предполагать вторичное приобретение прямых поперечных жилок между  $2CuA_2$  и *CuP* и приближение основания  $2CuA_2$  к основанию стридуляционной жилки, полную редукцию дужек и частичную редукцию диагональной жилки. В своей эволюции *Prophalangopsidae*, вероятно, прошли этап некоторой редукции стридуляционного аппарата, затрагивающей хотя бы ланцетовидное поле. На это указывает расположение основания  $MA_2$  на самой выпуклой точке ланцетовидного поля. Подобное преобразование могло бы иметь место у *Maraginae*, у которых ланцетовидное поле бывает почти совсем невыпуклым (для этого подсемейства характерна двуветвистая  $MA_1$ , в связи с чем оно не может претендовать на роль предка *Prophalangopsidae*).

Обобщая все разбросанные в тексте филогенетические замечания, можно набросать упрощенную схему филогении *Hagloidea* (рис. 55). Семейство *Hagloedischidae*, известное только из среднего или верхнего триаса, было, очевидно, исходным для всех остальных *Hagloidea*. Оно, вероятно, дало начало *Haglidae*, а именно, наиболее примитивному подсемейству *Haglopterinae*, которое также известно только из среднего или верхнего триаса. *Haglopterinae* могли быть предковой группой для *Cyrtophyllitinae* (средний или верхний триас—верхняя юра) и *Haglinae* (средний или верхний триас—нижняя юра). Последнее подсемейство, по видимому, было исходным для *Voliopinae* (средний или верхний триас) и *Maraginae* (средний или верхний триас—нижняя юра). Семейство *Prophalangopsidae* скорее всего является потомком подсемейства *Voliopinae* (*Haglidae*). Оно известно с юры до настоящего времени. Семейство *Gryllavidae*, известное только из среднего или верхнего триаса, вероятнее всего, было потомком *Cyrtophyllitinae* (*Haglidae*).

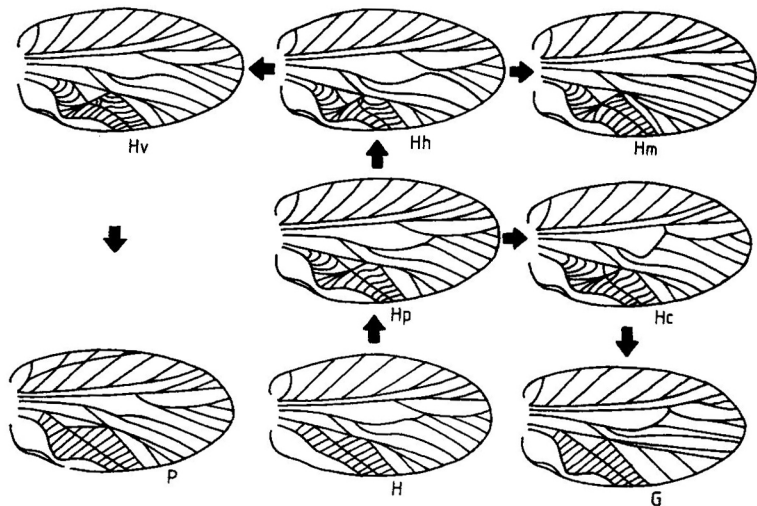


Рис. 55. Схема филогении триасовых *Hagloidea*.

G — *Gryllavidae*; H — *Hagloedischidae*; Hc—Hv — *Haglidae*: Hc — *Cyrtophyllitinae*, Hh — *Haglinae*, Hm — *Maraginae*, Hp — *Haglopterinae*, Hv — *Volliopinae*; P — *Prophalangopsidae*.

В связи с тем, что в перми *Hagloidea* не найдены, хотя другие *Ensifera* в пермских отложениях не редкость, возникновение и интенсивная дифференциация *Hagloidea* должны были происходить в нижнем триасе. В более позднем триасе *Hagloidea* уже многочисленны и разнообразны. Их стридуляционный аппарат уже весьма совершенен и прошел довольно сложный путь развития. Дальнейшая эволюция *Hagloidea* происходила уже куда менее быстрыми темпами. В нижней юре появляются подсемейство *Isfaropterinae* (возможно, aberrантные *Haglinae*) и, может быть, семейство *Prophalangopsidae*, которое доминирует в верхней юре. К нижнему триасу, возможно, следует отнести и время появления инфраотряда *Gryllodea* (в верхнем триасе уже появляются представители *Grylloidea*), обнаруживающего определенную связь с *Gryllavidae*, а также ряда других семейств *Ensifera* (*Triassomanteidae*, *Vitimidae*, *Bintoniellidae*, *Propargyllacrididae* и, вероятно, *Elcanidae*). Возникновение подотряда *Caelifera* также могло происходить именно в нижнем триасе. Семейства *Kamidae*, *Permoraphidiidae*, *Tcholmanvissiidae*, распространенные в перми, уже неизвестны из триасовых отложений. Только семейства *Oedischidae*, *Tettavidae* и *Permelcanidae* переходят из перми в триас, да и те известны из триаса лишь по 1—2 видам и не встречаются позднее триаса.

Сравнивая эту колоссальную смену фауны прямокрылых, происходившую на рубеже палеозоя и мезозоя, с подобным явлением в мелу (появление современных семейств *Grylloidea*, возможно, возникновение *Tettigonioidea* и *Gryllacridoidea* — потомков *Prophalangopsidae*, исчезновение ряда мезозойских семейств, изменения внутри *Caelifera*), можно сделать вывод о значительно большем размахе событий в первом случае, чем во втором. Значимость нижнетриасовых эволюционных преобразований для *Orthoptera* сравнима лишь с карбоновыми (возникновение отряда).

## ЛИТЕРАТУРА

*Шаров А. Г.* Филогения ортоптероидных насекомых. М., Наука, 1968, 218 с.

*Chopard L.* Results of Dr. E. Mjöberg's Swedish Scientific Expeditions to Australia 1910—1913, 46. Gryllidae. — *Ark. Zool.*, 1925, Bd 18A, N 6, S. 1—57.

*Handlirsch A.* Die Fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig, 1908, 1430 S., 51 Taf.

*Hong Youchong.* Fossil Haglidae (Orthoptera) in China. — *Scientia Sinica (B)*, 1982, vol. 25, N 10, p. 1118—1129, pl. 1—3.

*Otte D. and R. D. Alexander.* The Australian crickets (Orthoptera: Gryllidae). Philadelphia, 1983, 477 p.

*Ragge D. R.* The wing-venation of the Orthoptera Saltatoria with notes on Dictyopteran wing-venation. London, 1955, 159 p.

*Westwood J. O.* Contributions to fossil entomology. — *Quart. J. Geol. Soc. London*, 1854, vol. 10, p. 378—396, pl. 14—18.

*Zeuner F. E.* Fossil Orthoptera Ensifera. London, 1939, 321 p., 53 pl.