

УДК ????

**НОВЫЕ СЕМЕЙСТВО, РОД И ВИД ПРИМИТИВНЫХ ЭМБИЙ
ИЗ ТРИАСА КИРГИЗИИ И ЗАМЕЧАНИЯ ПО КЛАССИФИКАЦИИ
ОТРЯДА ЕМБИОПТЕРА**

© 2021 г. А. В. Горохов

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
e-mail: orthopt@zin.ru

Поступила 01.07.2021 г.
После доработки 02.08.2021 г.
Принята к публикации 02.08.2021 г.

Из триаса Киргизии описаны новое семейство, род и вид примитивных эмбий: *Rasnalexiiidae* **fam. n.**, *Rasnalexia rasnitsyni* **gen. et sp. n.** Рассмотрен новый вариант высшей классификации отряда Embioptera, в котором предложено пока не выделять подотряды, а все более или менее достоверные современные и ископаемые семейства распределить по двум инфраотрядам и трем надсемействам: инфраотряд Brachyphyllophagidea Rasnitsyn, 2000, **stat. n.** с семействами *Rasnalexiiidae*, *Brachyphyllophagidae* Rasnitsyn, 2000 (юра) и, возможно, *Gallophasmatidae* Nel et al., 2010 (эоцен); инфраотряд Embiidea Burmeister, 1839 с надсемейством *Alexarasnioidea* Gorochov, 2011, **stat. n.** (= подотряд *Palembiidea* Shcherbakov, 2015, **syn. n.**), содержащим лишь семейство *Alexarasniidae* Gorochov, 2011 (верхняя пермь и триас), и с надсемейством *Embioidea* Burmeister, 1839 (= подотряд *Euembiidea* Shcherbakov, 2015, **syn. n.**), включающим все современные семейства эмбий, а также, вероятно, ископаемые семейства *Sinembiidae* Huang et Nel, 2009 (юра) и *Sorellembiidae* Engel et Grimaldi, 2006 (мел).

Ключевые слова: ископаемые эмбии, систематика, классификация, новые таксоны, триас, Киргизия.

DOI: 10.31857/S0367144521030114

Попытки найти предков современных эмбий среди ископаемых остатков домелового возраста начались еще в начале XX в. – к отряду Embioptera или к его ближайшим предкам разными авторами были отнесены несомненные или возможные представители следующих валидных или синонимичных палеозойских семейств: *Hadentomidae* Handlirsch, 1906; *Palaeomanteidae* Handlirsch, 1906; *Lemmatophoridae* Sellards, 1909; *Probnidae* Sellards, 1909; *Megagnathidae* Tillyard, 1918; *Protembaliidae* Tillyard, 1937; *Permembaliidae* Tillyard, 1937; *Tillyardembaliidae* Zalesky, 1938; *Sheimiidae* Martynova, 1958. Однако все они были переведены в другие отряды последующими авторами [краткий обзор литературы по этому вопросу дан Щербаковым (Shcherbakov, 2015)]. Юрские семейства *Brachyphyllophagidae* Rasnitsyn, 2000 и *Sinembiidae* Huang et Nel, 2009 были также включены в Embioptera, а затем удалены из этого отряда без отне-

сения их к какому-либо иному отряду (Engel et al., 2011; Shcherbakov, 2015). Но, возможно, оба последних семейства были удалены из Embioptera ошибочно (см. раздел о классификации Embioptera ниже).

Новый этап поисков древних эмбий начался с описания сем. Alexarasniidae Gorochov, 2011, обнаруженного в богатом верхнепермском местонахождении ископаемых насекомых «Исады» (Вологодская обл. России). Горохов (Gorochov, 2011) описал его как загадочное семейство, принадлежащее к инфраклассу Polyneoptera, но не включенное ни в один из известных отрядов этого инфракласса (рис. 1, 1). Позднее это семейство было включено в состав отряда эмбий и пополнено новыми родами из верхней перми и триаса (Shcherbakov, 2015); кроме того, в той же статье для сем. Alexarasniidae был установлен особый подотряд, а все остальные эмбии оказались в составе второго подотряда. Автор данной публикации нашел весомые аргументы для включения Alexarasniidae в отряд эмбий, но обоснованность установления вышеупомянутых подотрядов выглядит недостаточной (см. раздел о классификации Embioptera ниже). Принадлежность Alexarasniidae к эмбиям была поддержана также Аристовым (2017), который включил в это семейство несколько новых видов из перми и триаса. Однако авторы двух последних статей (Shcherbakov, 2015; Аристов, 2017) предложили в них разных возможных предков для отряда эмбий: первый из них указал на Atactophlebiidae Martynov, 1930 из перми или на какое-то близкородственное семейство, которые он относит к сборной группе Protorthoptera; второй же написал, что эмбии произошли от пермо-триасового сем. Mesorthopteridae Tillyard, 1916, помещаемого им в отряд Eoblattida.

Более того, не исключено, что многие палеозойские формы, в том числе принадлежащие к некоторым из вышеперечисленных семейств, в действительности могут оказаться примитивными эмбиями, еще не приобретшими основных морфологических признаков, характерных для современных специализированных представителей Embioptera. Поводом задуматься над этой проблемой послужила находка отпечатка небольшого крыла среди необработанного материала Палеонтологического института РАН (ПИН) из богатейшего триасового лагерштетта «Мадыген» в Киргизии (рис. 1, 3). Это крыло помогает связать Brachyphyllophagidae с Alexarasniidae, предложить новый вариант деления отряда эмбий на таксоны высоких рангов и высказать ряд предположений о систематическом положении некоторых недавно описанных загадочных таксонов Polyneoptera.

Сем. **RASNALEXIIDAE** Gorochov, fam. n.

Типовой род – *Rasnalexia* gen. n., название женского рода.

Надкрылье удлиненное, более или менее перепончатое и со следующими особенностями жилкования (рис. 1, 3): ствол Sc тонкий, значительно не достигает вершины RA; костальное и субкостальное поля узкие, с редкими ветвями лишь в основании первого поля, лишенного поперечного жилкования, и с редуцированным жилкованием второго поля; RA заметно утолщенная, почти прямая, без заметных ветвей, заканчивается недалеко от вершины надкрылья; RS ответвляется в средней трети надкрылья, с несколькими заметными ветвями; интеррадиальное поле слегка расширенное; MA одиночная, заканчивается недалеко от вершины надкрылья; MP + CuA1 с несколькими ветвями, но проксимальный участок MP не сохранился (вероятно, уподоблен поперечной жилке); CuP довольно длинная (заканчивается позади середины надкрылья), слабо

S-образная, утолщенная, без ветвей; 1A тонкая, частично редуцированная; поперечное жилкование умеренно редкое, но более густое, чем у современных эмбий; продольные углубления (бороздки) на мембранах между продольными жилками незаметны. Остальные части тела неизвестны.

С о с т а в. Только типовой род.

С р а в н е н и е. Новое семейство по строению Sc надкрылья и ближайших (костального и субкостального) полей вокруг этой жилки, а также по длине ствола MP + CuA1, достигающего дистальной трети надкрылья, сходно с Alexarasniidae и Brachyphyllophagidae. От первого из них оно хорошо отличается надкрыльем с немного более широкими костальным и субкостальным полями и проксимальной частью интеррадиального поля, с расположением основания RS в средней (но не в проксимальной) трети надкрылья, с наличием более чем двух ветвей на этой жилке, с одиночной MA и с более длинной и слегка S-образной CuP, но без явных продольных бороздок (углублений) между продольными жилками (ср. рис. 1, 1 и 1, 3), а от Brachyphyllophagidae – надкрыльями с менее узкими костальным и субкостальным полями, с менее чем пятью ветвями на Sc, с не одноветвистой MP + CuA1 и с менее прямой CuP (ср. рис. 1, 3 и 1, 4). От всех других известных представителей Embioptera новое семейство отличается теми же признаками, что и от Alexarasniidae (кроме легкого изгиба CuP надкрылья, который может быть выражен также у некоторых современных форм; рис. 1, 2), но также отсутствием в надкрылье длинного анастомоза суббазальных участков RS и MA1, более многочисленными ветвями MP + CuA1, отсутствием слияний M + CuA с проксимальной или средней частями CuP (ср. рис. 1, 2 и 1, 3), а также более частыми поперечными жилками (по крайней мере в некоторых местах; рис. 1, 3). От многочисленных палеозойских и триасово-юрских форм с более или менее сходным жилкованием, включаемых в разные семейства и относимых разными авторами к нескольким сборным (или возможно сборным) ископаемым отрядам (Protorthoptera, Paraplecoptera, Protoblattodea, Eoblattida, Snemidolestida, Grylloblattida и др.), Rasnalexiiidae отличаются главным образом строением костального и субкостального полей надкрылья, которые у них уже и почти лишены ветвей и поперечных жилок; если же некоторые из таких форм имеют сходное с Rasnalexiiidae строение области Sc в надкрылье, то у них либо в целом жилкование надкрылья намного более густое (Atactophlebiidae; Protembiidae; Mesorthopteridae; Megakhosaridae Sharov, 1961; Blattogryllidae Rasnitsyn, 1976; Gorochoviidae Storozhenko, 1994), либо RS в надкрылье с 1 или 2 ветвями, либо MA надкрылья с 2 или бóльшим числом ветвей (Lemmatorphoridae; Permembiiidae; Sheimiidae; Oecanthoperlidae Storozhenko, 1992; Neleidae Anzorge, 1996), либо поля между MA и CuP в надкрылье значительно более широкие (*Dorniella primitiva* Storozhenko, 1992, помещенный автором в Blattogryllidae, но, вероятно, к этим семейству и роду отношения не имеющий).

З а м е ч а н и я. Принадлежность Rasnalexiiidae к Embioptera несколько проблематична, что, впрочем, можно сказать почти обо всех многочисленных группах палеозойско-мезозойских мелких насекомых, скорее всего, принадлежащих к Polyneoptera и лишенных немногочисленных морфологических специализаций, которые присущи современным представителям отрядов и сохраняются на ископаемых отпечатках. Для современных эмбий характерны следующие морфоспециализации, которые могут быть обнаружены у ископаемых форм:

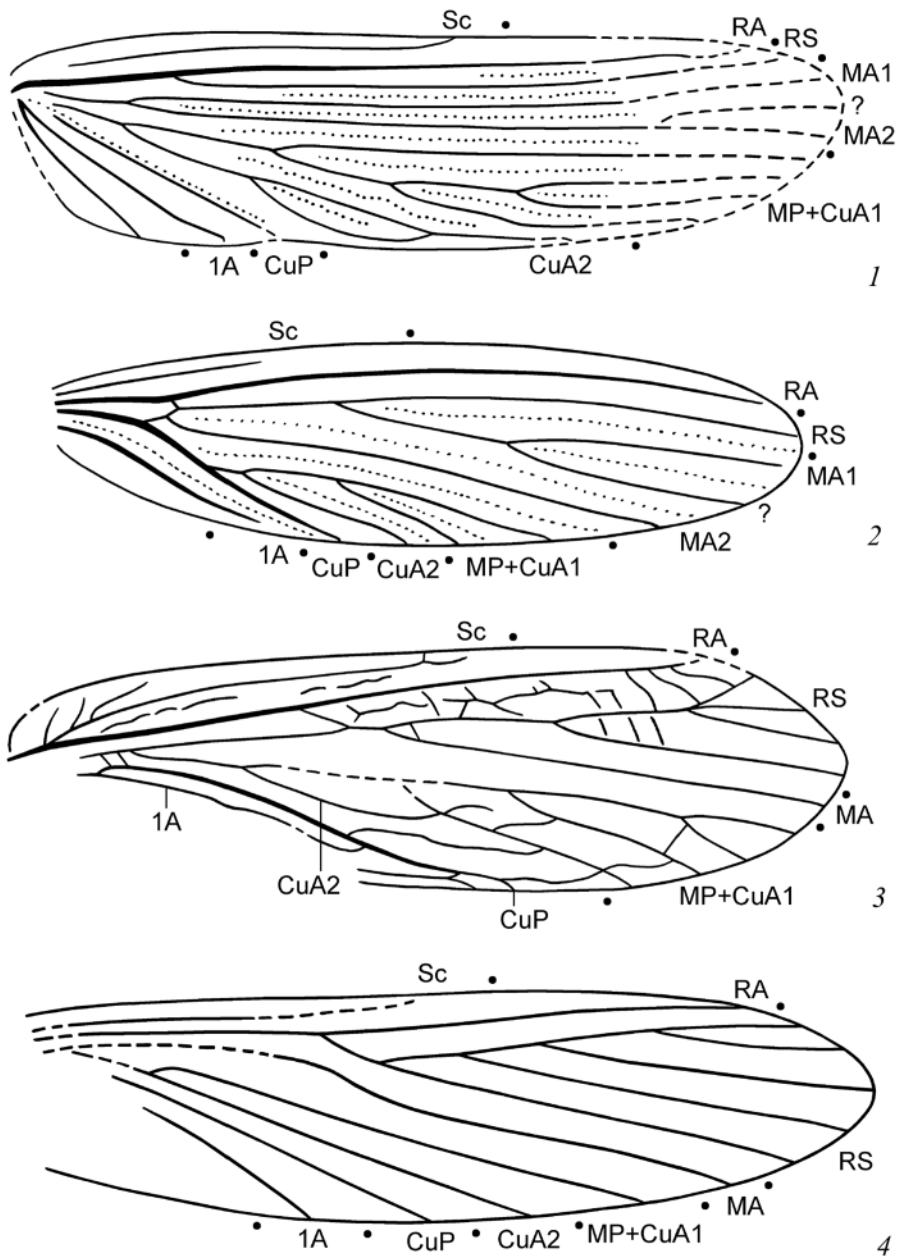


Рис. 1. Embioptera. Жилкование надкрылий: (1, 2, 4) схематично, т. е. без большинства поперечных жилок; (3) со всеми жилками, видимыми на отпечатке.

1 – *Alexarasnia rossica* Gor. (Alexarasniidae), голотип, верхняя пермь России; 2 – *Clothoda* sp. (Clothodidae), современный вид из Перу; 3 – *Rasnalexia rasnitsyni* gen. et sp. n. (Rasnalexidae fam. n.), голотип, средний триас Киргизии; 4 – *Brachyphyllophagus phasma* Rasn. (Brachyphyllophagidae), голотип, верхняя юра Казахстана. Продольные углубления или бороздки между продольными жилками, если они присутствуют, показаны рядами точек.

1) частичная редукция Sc в надкрыльях, полное или почти полное исчезновение ветвей и поперечных жилок в их костальном и субкостальном полях, а также значительное сужение этих полей [такие особенности присутствуют у *Rasnalexidae*, *Alexarasniidae* и *Brachyphyllophagidae*, но они не уникальны для эмбий и могут независимо возникать у других полинеоптер];

2) наличие крепкого склеротизованного моста, отчетливо связывающего боковые части эпикраниума одну с другой позади основания лабиума и слитого с эпикраниумом [этот признак уникален среди современных *Polynoptera* и известен у юрских *Brachyphyllophagidae* (Расницын, Красилов, 2000), но у других сходных с *Embiodoptera* домеловых форм тела либо неизвестны, либо недостаточно сохранились, либо плохо изучены];

3) способность крыльев становиться очень мягкими (легко сворачиваемыми и скручиваемыми) за счет оттока гемолимфы в нормальном состоянии (т. е. не в полете), что позволяет насекомому быстро перемещаться даже задним ходом в узких галереях с шелковинными стенками без повреждения крыльев, причем в таком состоянии крылья становятся несколько сморщенными и между их продольными жилками появляются заметные продольные углубления или бороздки, видимые и на ископаемых отпечатках [эти бороздки обнаружены у современных эмбий и у *Alexarasniidae* (рис. 1, 1; 2, 2), но отсутствуют у *Rasnalexidae* (рис. 1, 3) и *Brachyphyllophagidae* (рис. 1, 4), а также не отмечены у других сходных пермо-триасовых форм];

4) параллелизация жилкования, особенно в надкрыльях, выраженная в уменьшении числа ветвей RS и смещении основания этой жилки в проксимальную часть крыла, также может быть возможной специализацией к такому образу жизни, так как предполагает лучшую защиту их от повреждений в узких ходах [такая модификация RS развита у многих современных эмбий и *Alexarasniidae* (но не у *Rasnalexidae* и *Brachyphyllophagidae*), причем она не уникальна и может встречаться у других ископаемых форм];

5) развитие специальных гемолимфальных синусов в крыльях, которые обеспечивают жесткость (упругость) крыльев в полете за счет нагнетания в них гемолимфы [у современных эмбий в надкрыльях такие синусы располагаются главным образом в заметно утолщенных стволах RA и CuP (рис. 1, 2), а также в менее утолщенных стволах Sc и 1A (Ross, 2000), но у *Alexarasniidae* и *Rasnalexidae* хорошо заметны только утолщение RA (рис. 1, 1; 2, 2) или утолщения RA и CuP (рис. 1, 3; 2, 1) соответственно, а у *Brachyphyllophagidae* жилкование надкрылий сохранилось недостаточно и такие утолщения неясны (рис. 1, 4)];

6) исчезновение складывающейся (подворачивающейся) в покое анальной лопасти заднего крыла [вероятно, это также следствие вышеназванного образа жизни в паутиных ходах, при котором полет становится лишь очень кратковременным явлением; подробнее об этом процессе написано Гороховым (2004)].

Таким образом, из выделенных здесь шести основных морфоспециализаций современных эмбий, которые могут быть найдены на ископаемых отпечатках, две (1-я и 2-я) свойственны (или вероятно свойственны) также *Alexarasniidae*, *Brachyphyllophagidae* и *Rasnalexidae*, одна (5-я) частично развита у *Alexarasniidae* и *Rasnalexidae*, и еще три (3-я, 4-я и 6-я) присущи лишь *Alexarasniidae*, но они, возможно, связаны с характерным для современных эмбий образом жизни в паутиных ходах. В связи с этим возник

кает вопрос: такой образ жизни был характерен для отряда эмбий с самого начала его ответвления от какого-то предкового отряда или он сформировался позднее? Если допустить первое, то Brachyphyllophagidae и Rasnalexiiidae, видимо, придется оставить за пределами Embioptera в одном из сборных отрядов, которых было уже создано множество и которые нужно шаг за шагом расформировывать. Однако следует учесть и то, что по молекулярным данным эмбий чаще всего сближают с палочниками (Whiting et al., 1997; Wheeler et al., 2001; Whiting, 2002; Terry, Whiting, 2005; Kjer et al., 2006; Ishiwata et al., 2011; Miller et al., 2012), а между этими отрядами (даже если учесть палеозойских палочников) имеются большие морфологические различия, предполагающие длительную независимую эволюцию и, следовательно, наличие многочисленных вымерших промежуточных форм, у которых могла сохраниться складывающаяся анальная лопасть заднего крыла (как в отряде Dictyoptera: у примитивных представителей подотряда термитов эта лопасть маленькая, у продвинутых термитов – полностью утраченная, а у их предков из подотряда Blattina эта лопасть была хорошо развита) и еще не сформировались перечисленные выше адаптации к жизни в паутиных ходах; т. е., образ жизни этих промежуточных форм мог быть менее специализированным, а у некоторых из их возможных потомков (Brachyphyllophagidae) он мог стать даже отчасти палочникоподобным.

Род RASNALEXIA Gorochov, gen. n.

Типовой вид – *Rasnalexia rasnitsyni* sp. n.

Надкрылье (рис. 1, 3) небольшое (см. промеры в описании вида), с вершиной Sc заходящей за середину надкрылья, с проксимальной частью RS и средней третью MA слитыми одна с другой на небольшом участке, и с ветвями RS, ответвляющимися в дистальной половине этого ствола.

С о с т а в. Только типовой вид.

Э т и м о л о г и я. Родовое название представляет собой анаграмму названия рода *Alexarasnia*.

Rasnalexia rasnitsyni Gorochov, sp. n. (рис. 1, 3; 2, 1).

Голотип (ПИН), № 2240/4189, позитивный отпечаток почти целого надкрылья; **Киргизия, Ошская обл.**, местонахождение Джайлоучо (урочище Мадыген); средний триас, мадыгенская свита; сборы палеоэнтомологической экспедиции 1963–1964 гг. Паратипы и другие отпечатки этого вида отсутствуют.

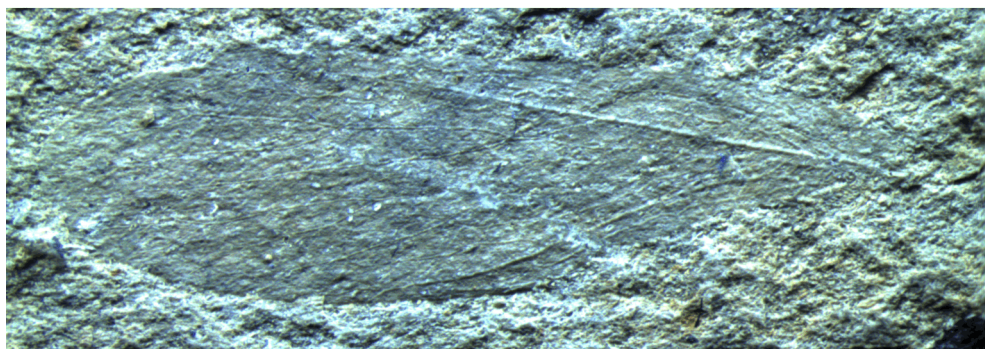
Надкрылье с 3 слабо выраженными ветвями в основании Sc, 4 ветвями RS, 4 ветвями MP + CuA1 и одноветвистой CuA2, которая не достигает анального края надкрылья, но образует петлю, замыкающуюся на передней ветви MP + CuA1.

Промеры. Длина надкрылья 11.3 мм.

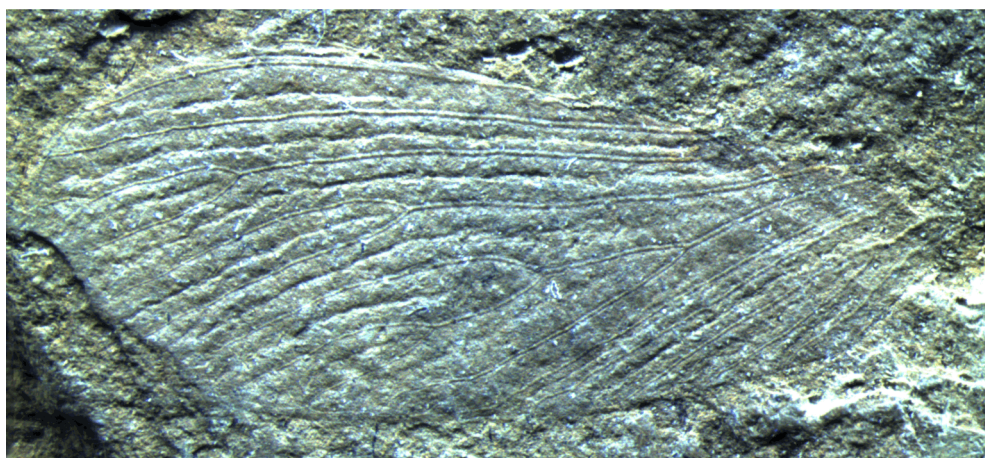
Э т и м о л о г и я. Вид назван в честь крупнейшего современного палеоэнтомолога А. П. Расницына в связи с его восьмидесятипятилетием в 2021 г.

КРАТКАЯ ДИСКУССИЯ ПО КЛАССИФИКАЦИИ ОТРЯДА EMBIOPTERA

Среди ортоптероидных насекомых (инфракласс Polyneoptera) есть отряды, включающие современных представителей нескольких древних ветвей, обособившихся одна



1



2

Рис. 2. Embioptera. Фотографии отпечатков надкрылий.

- 1 – *Rasnalexia rasnitsyni* gen. et sp. n. (Rasnalexiiidae fam. n.), голотип, средний триас Киргизии;
2 – *Nestorembia* sp. (Alexarasniidae) из этого же триасового местонахождения (ПИН № 2555/1873).
Масштабная линейка – 5 мм.

от другой в триасе или еще раньше (Orthoptera) и приобретших серьезные морфологические отличия в течение длительного независимого эволюционирования, но есть и такие отряды, которые представлены в современной фауне лишь одной голофилетической группой, распадение которой на высшие таксоны происходило значительно позже – во второй половине мезозоя и позднее (Phasmatoptera, Embioptera и, возможно, Dermaptera). Различия между такими высшими таксонами незначительны по сравнению с более длительно эволюционировавшими подотрядами и инфраотрядами Orthoptera. Однако систематики, часто не обращая внимания на другие отряды, не сравнивая высшие таксоны в этих отрядах по уровню морфологических отличий, не принимая в расчет ископаемые формы и, видимо, всерьез не задумываясь об эволюции Polyneoptera, делят такие довольно близко родственные группы на все имеющиеся в арсенале систематики ранги высших таксонов (подотряды и инфраотряды). В итоге получаются совершенно не сбалансированные по рангам высших таксонов классифи-

кации для разных отрядов (информацию о разных точках зрения на высшую классификацию некоторых из этих отрядов можно найти на следующих сайтах: Cigliano et al., 2021; Maehr et al., 2021). При этом для многих древних ископаемых групп, существенно отличающихся от их современных потомков, приходится создавать высшие таксоны того же ранга, что и для поздних и намного более близких подгрупп. Так, все семейства современных эмбий вместе взятые по уровню своего морфологического разнообразия не превышают такие древние группы Orthoptera, как инфраотряды Gryllidea, Tettigoniidea, Tridactylidea и Acrididea, а сами эти семейства большей частью соответствуют подсемействам последних. Но даже если принять их или часть из них как семейства, что теперь уже традиционно, то более высокие таксономические ранги для них лучше не использовать, а объединить их всех в одно надсемейство Embioidea, к которому целесообразно отнести также некоторых позднемезозойских ископаемых.

Сходные размышления заставляют меня пересмотреть также классификацию Щербачова (Shcherbakov, 2015), в которой довольно близкое к Embioidea сем. Alexarasniidae повышено в ранге до подотряда, а для более примитивных форм Embioptera, которые должны будут со временем закрыть большой пробел в наших знаниях по эволюции этого отряда от общих предков с палочниками или другими полинеоптерами до Alexarasniidae, более высоких таксонов не оставлено. Поэтому я предлагаю здесь оставить выделение второго подотряда Embioptera для этих примитивных групп и их возможных специализированных (но вымерших) потомков, а остальных представителей, более или менее проблематично относимых нами к этому отряду, разделить лишь на инфраотряды и надсемейства.

Новая классификация отряда Embioptera

Инфраотряд BRACHYPHYLLOPHAGIDEA Rasnitsyn, 2000, stat. n.

Этот инфраотряд включает одно или два семейства: Brachyphyllophagidae Rasnitsyn, 2000 из верхней юры и, возможно, описываемое здесь Rasnalexiidae fam. n. из триаса. Диагностические признаки этого инфраотряда следующие: надкрылье с RS, отвечающей в средней трети надкрылья и снабженной не менее чем 3 ветвями, и с одиночной MA; задние крылья, вероятно, со складывающейся анальной лопастью, характерной для большинства Polyneoptera (такое строение задних крыльев отмечено у Brachyphyllophagidae, но задние крылья у Rasnalexiidae неизвестны). Следует отметить также, что Rasnalexiidae представляют такой тип жилкования надкрылий, из которого может быть выведено жилкование надкрылий Brachyphyllophagidae (сужение коостального и субкоостального полей, увеличение числа ветвей RS, уменьшение числа ветвей MP + CuA1 и, возможно, редукция гемолимфальных синусов). Однако прямое выведение одного семейства из другого кажется преждевременным, хотя бы до обнаружения остатков тел и задних крыльев Rasnalexiidae, и, кроме того, различия между этими семействами достаточно значительны и даже предполагают надсемейственный статус, но об этом можно будет судить более обоснованно лишь после новых находок.

Кроме того, к инфраотряду Brachyphyllophagidea может оказаться близким сем. Gallophasmatidae Nel, Delfosse, Robillard et Petrulevicius, 2010 из эоценового янтаря Франции (Nel et al., 2010), отнесенное его авторами к палочникам, но явно к этому отряду не относящееся, поскольку жилкование его полностью развитых надкрылий несколько напоминает таковое Brachyphyllophagidae и Rasnalexiidae, но никак не жил-

кование ископаемых палочников (современные палочники имеют надкрылья укороченные или редуцированные, либо они совсем бескрылы), а его церки отчетливо членистые (что совсем не характерно для Phasmoptera). К сожалению, строение нижней части эпикраниума Gallophasmatidae не описано, хотя, судя по фотографиям, жесткий мост, связывающий нижние эпикраниальные части позади лабиума, вероятно, можно было бы попытаться разглядеть. Что касается наличия яйцеклада у Gallophasmatidae, то его наличие не может быть препятствием для отнесения этого семейства к Brachyphyllophagidea, поскольку у обоих других семейств этого инфраотряда вершина брюшка неизвестна, а для одной из недостаточно понятных юрских форм, отнесенной к Embioptera, короткий яйцеклад указывался (Nel et al., 2009).

Инфраотряд EMBIOIDEA Burmeister, 1839

Этот инфраотряд включает два надсемейства, характеризующиеся следующими признаками: надкрылье с одиночной или двуветвистой RS; основание RS расположено в проксимальной части надкрылья; MA надкрылья с двумя длинными ветвями (MA1 и MA2), но короткие дополнительные веточки могут развиваться на одной из этих ветвей или на обеих ветвях у разных экземпляров, возможно, одного и того же вида из триаса (рис. 2, 2); задние крылья без подворачивающейся анальной лопасти (т. е., эта лопасть полностью утрачена).

Надсем. ALEXARASNIIOIDEA Gorochov, 2011, stat. n.

= Palembiodea Shcherbakov, 2015 (как подотряд), syn. n.

Надсемейство включает одно семейство (Alexarasniidae Gorochov, 2011) из верхней перми и триаса и характеризуется отсутствием слияния на некоторой дистанции проксимальных участков RS и MA1 в надкрыльях, крупными размерами области надкрылья, занятой ветвями MP + CuA, а также отсутствием явной утолщенности CuP надкрылья (т. е., значение гемолимфального синуса этой жилки существенно меньше, чем такового RA, и его вероятная редукция – одна из непонятных специализаций Alexarasniidae, возможно, отсутствовавшая у предков этого семейства: рис. 1, 1; 2, 2).

Надсем. EMBIOIDEA Burmeister, 1839

= Euembiodea Shcherbakov, 2015 (как подотряд), syn. n.

Надсемейство, вероятно, включает юрское сем. Sinembiidae Huang et Nel, 2009, меловое сем. Sorellembiidae Engel et Grimaldi, 2006 и все современные семейства, которые были ранее распределены по 3 подотрядам и 4 инфраотрядам (Maehr et al., 2021). Не исключено, что семействами следует считать лишь самые высшие из этих таксонов современных эмбий, а остальные современные семейства более целесообразно считать подсемействами. Надсем. Embioidea sensu Gorochov отличается надкрыльями со слиянием на некоторой дистанции проксимальных участков RS и MA1, слиянием оснований M + CuA с CuP, и небольшими относительными размерами области надкрылья, занятой ветвями MP + CuA, а также наличием явной утолщенности CuP надкрылья (т. е., значение гемолимфального синуса этой жилки у Embioidea и Rasnalexidae почти столь же велико, как и такового RA, и может свидетельствовать о появлении этих двух синусов еще у общих предков рассмотренных здесь инфраотрядов, возможно, до приспособления к жизни в паутинных галереях: см. рис. 1, 2, 3).

На юрском семействе *Sinembiidae* следует остановиться подробнее, поскольку некоторые авторы высказывают сомнение в его принадлежности к *Embioptera* в связи с наличием яйцеклада и полностью развитых крыльев у самки, отсутствием специализаций 1-го членика передних лапок, отсутствием гемолимфального синуса в RA надкрылий и трехчлениковыми церками (Engel et al., 2011). Однако описание этого семейства основано на двух родах (Huang, Nel, 2006), для одного из которых (типового) пол не установлен, передняя лапка и церки не сохранились, а указание на наличие основного гемолимфального синуса в Sc (не в RA) может быть основано на путанице, поскольку эти же авторы пишут, что присутствие субкостального и кубитального синусов – главные синапоморфии отряда эмбий (Huang, Nel, 2006), но остальные специалисты считают одними из главных синапоморфий современных эмбий наличие радиального и кубитального синусов (Ross, 2000, и др.). Более того, вопреки мнению авторов *Sinembiidae*, в надкрыльях этого рода MA, видимо, с двумя главными ветвями (MA1 слита частично с RS, а MA2 свободная, но интерпретирована ими как MP), причем основание MA2 ими не было изображено (плохо заметно на отпечатке?). Таким образом, надкрылья данного рода вполне могут оказаться близкими по строению к остальным группам *Embioidea*, а наличие кубитального синуса в надкрыльях и задние крылья без подворачивающейся анальной лопасти (сходные с надкрыльями) вполне соответствуют тому, что известно в этом же надсемействе. Другое дело – второй род, отнесенный теми же авторами к *Sinembiidae*. Строение его крыльев недостаточно понятно (они полностью развиты, но недостаточно сохранились), короткий яйцеклад присутствует и, кроме того, про церки и базальный членик передних лапок написано, что первые трехчлениковые, а второй вздутый (однако это невозможно рассмотреть на приведенных фотографиях); т. е. последний род может не принадлежать к данному семейству или даже к надсем. *Embioidea*, но он может относиться к какому-либо более примитивному таксону этого отряда.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен коллективу Лаборатории членистоногих ПИН за предоставленную возможность изучить коллекции этого учреждения по ортоптероидным насекомым.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного исследовательского проекта Российской Федерации № АААА-А19-119082990107-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристов Д. С. 2017. Новые насекомые (Insecta: Eoblattida, Embiida) из перми России и триаса Кыргызстана и происхождение эмбий. Палеонтологический журнал (2): 54–62. <https://doi.org/10.1134/S0031030117020046>
- Горохов А. В. 2004. Примитивные Titanoptera и ранняя эволюция Polyneoptera. В кн.: Чтения памяти Н. А. Холодковского, т. 57, ч. 1, 54 с.
- Расницын А. П., Красилов В. А. 2000. Первое подтверждение филофагии домеловых насекомых: листовые ткани в кишечнике верхнеюрских насекомых из Южного Казахстана. Палеонтологический журнал (3): 73–81.
- Cigliano M. M., Braun H., Eades D. C., Otte D. 2021. Orthoptera Species File Online (Version 5.0/5.0). [URL: <http://orthoptera.speciesfile.org>] (дата обращения: 26 июня 2021).
- Engel M. S., Grimaldi D. A., Singh H., Nascimbene P. C. 2011. Webspinners in Early Eocene amber from Western India (Insecta, Embioidea). *ZooKeys* (148): 197–208. <https://doi.org/10.3897/zookeys.148.1712>

- Gorochov A. V. 2011. A new, enigmatic family for new genus and species of Polyneoptera from the Upper Permian of Russia. *ZooKeys* (130): 131–136. <https://doi.org/10.3897/zookeys.130.1487>
- Huang D.-Y., Nel A. 2009. Oldest web-spinners from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China (Insecta: Embioidea). *Zoological Journal of the Linnean Society* **156**: 889–895. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00499.x>
- Ishiwata K., Sasaki G., Ogawa J., Miyata T., Su Z.-H. 2011. Phylogenetic relationships among insect orders based on three nuclear protein-coding gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **58** (2): 169–180. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.11.001>
- Kjer K. M., Carle F. L., Litman J., Ware J. 2006. A molecular phylogeny of Insecta. *Arthropod Systematics and Phylogeny* **64** (1): 35–44.
- Maehr M. D., Hopkins H., Eades D. C. 2021. Embioptera Species File Online (Version 5.0/5.0). [URL: <http://embioptera.speciesfile.org>] (дата обращения: 26 июня 2021).
- Miller K. B., Hayashi Ch., Whiting M. F., Svenson G. J., Edgerly J. S. 2012. The phylogeny and classification of Embioptera (Insecta). *Systematic Entomology* **37**: 550–570. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2012.00628.x>
- Nel A., Delfosse E., Robillard T., Petrulevičius J. 2010. An early winged crown group stick insect from the Early Eocene amber of France (Insecta, Phasmatodea). *Systematic Entomology* **35**: 340–346. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2009.00515.x>
- Ross E. S. 2000. Contributions to the biosystematics of the insect order Embiidina. Part 1. Origin, relationships and integumental anatomy of the insect order Embiidina. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* **149**: 1–53.
- Shcherbakov D. E. 2015. Permian and Triassic ancestors of web-spinners (Embioidea). *Russian Entomological Journal* **24** (3): 187–200.
- Terry M. D., Whiting M. F. 2005. Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. *Cladistics* **21** (3): 240–257. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2005.00062.x>
- Wheeler W. C., Whiting M., Wheeler Q. D., Carpenter J. M. 2001. The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics* **17**: 113–169.
- Whiting M. F. 2002. Phylogeny of the holometabolous insects orders: molecular evidence. *Zoologica Scripta* **31** (1): 3–15.
- Whiting M. F., Carpenter J. C., Wheeler Q. D., Wheeler W. C. 1997. The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Systematic Biology* **46** (1): 1–68.

NEW FAMILY, GENUS AND SPECIES OF THE PRIMITIVE EMBIOPTERA
FROM THE TRIASSIC OF KYRGYZSTAN AND REMARKS
ON THE CLASSIFICATION OF THIS ORDER

A. V. Gorochov

Key words: fossil Embioptera, systematics, classification, new taxa, Triassic, Kyrgyzstan.

SUMMARY

New family, genus and species of the primitive Embioptera (*Rasnalexidae* **fam. n.**, *Rasnalexia rasnitsyni* **gen. et sp. n.**) are described from Triassic of Kyrgyzstan. A new variant of the higher classification of the order Embioptera is considered. This classification should not yet have suborders, and all the more or less reliable recent and fossil families are distributed over two infraorders and three superfamilies: the infraorder Brachyphyllophagidea Rasnitsyn, 2000, **stat. n.** with the families *Rasnalexidae*, *Brachyphyllophagidae* Rasnitsyn, 2000 (Jurassic) and possibly *Gallophasmatidae* Nel et al., 2010 (Eocene); the infraorder Embiidea Burmeister, 1839 with the superfamily *Alexarasnioidea* Gorochov, 2011, **stat. n.** (= suborder *Palembiidea* Shcherbakov, 2015, **syn. n.**) including only the family *Alexarasniidae* Gorochov, 2011 (Upper Permian and Triassic), and the superfamily *Embioidea* Burmeister, 1839 (=suborder *Euembiidea* Shcherbakov, 2015, **syn. n.**) including all the recent families of Embioptera as well as probably the fossil families *Sinembiidae* Huang et Nel, 2009 (Jurassic) and *Sorellembiidae* Engel et Grimaldi, 2006 (Cretaceous).