

УДК 565.733.3:551.75(571.17)

ПЕРВЫЕ СТРЕКОЗЫ СЕМЕЙСТВА KENNEDYIDAE (ODONATA: PROTOZYGOPTERA) ИЗ ПОГРАНИЧНЫХ ПЕРМО-ТРИАСОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ КУЗНЕЦКОГО БАССЕЙНА РОССИИ

© 2021 г. А. С. Фелькер*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

**e-mail: lab@palaeoentomolog.ru*

Поступила в редакцию 13.12.2019 г.

После доработки 21.01.2020 г.

Принята к публикации 21.01.2020 г.

Из предположительно нижнетриасовой толщи приграничного пермо-триасового местонахождения Бабий Камень описаны два новых вида стрекоз семейства Kennedyidae – *Kennedyia kedrovkensis* sp. nov. и *Progoneura kemerovensis* sp. nov. По основным признакам жилкования крыльев новые виды уверенно отличаются от ранее известных видов *Kennedyia* и *Progoneura*.

Ключевые слова: Odonata, ProtozYGoptera, Kennedyidae, нижний триас, Кузбасс, новые виды

DOI: 10.31857/S0031031X21020057

ВВЕДЕНИЕ

Описываемые в настоящей статье новые виды родов *Kennedyia* и *Progoneura* – первые представители стрекоз из межтрапповых отложений Кузнецкого бассейна. Актуальность изучения биоты данного интервала связана с нерешенными проблемами геологической датировки этих отложений, а также пока еще недостаточной изученностью приграничных пермо-триасовых и особенно раннетриасовых энтомофаун.

Кроме родов *Kennedyia* и *Progoneura*, в состав семейства Kennedyidae входят еще три рода: *Opter*, известный исключительно из нижней перми Северной Америки, *Sushkinia* и *Progophlebia* из средней и верхней перми России, соответственно (Tillyard, 1925; Carpenter, 1931, 1933, 1939, 1947; Nel et al., 2012; Felker, 2020). При этом *Opter* и *Sushkinia* не раз меняли свое систематическое положение, и их долгое время относили к другим семействам и даже отрядам (Sellards, 1909; Tillyard, 1925; Martynov, 1930, 1932). К сожалению, материал, по которому описаны эти роды, не позволяет с достоверностью отнести их даже к семейству Kennedyidae. Поэтому в настоящей статье мы принимаем их за кеннедиид, хотя, вероятно, правильнее относить их к протозигоптерам неопределенного систематического положения, близким как к Kennedyidae, так и, возможно, к Permigrionidae (Nel et al., 2012).

Представители родов *Kennedyia* и *Progoneura* первоначально были известны из пермских отло-

жений США: местонахождения Эльмо и Мидко (формация Веллингтон, кунгурский ярус) (Tillyard, 1925; Carpenter, 1931, 1933, 1939, 1947; Nel et al., 2012). На территории России единственный вид рода *Progoneura* описан из местонахождения Большой Китяк Кировской области (казанский ярус), а виды рода *Kennedyia* – из пермских местонаждений Восточно-Европейской платформы: Чекарда (кунгурский ярус), Тюлькино (уфимский ярус), Сояна (казанский ярус), а также из триаса Киргизии, местонахождение Джайлоучо (ладин–карний) (Притыкина, 1981; Nel et al., 2012; Felker, 2020). Таким образом, род *Progoneura* из триаса до сих пор известен не был, *Kennedyia* же имеет распространение от нижней перми до среднего триаса.

К семейству Kennedyidae новый материал мы относим на основании следующих признаков: редуцированное жилкование и небольшое число поперечных жилок, характерное для семейства строение дискоидальной и узелковой областей, укороченная анальная жилка.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал представляет собой два изолированных крыла неполной сохранности. У экз. ПИН, № 4887/144 отсутствует дистальная треть крыла, у экз. ПИН, № 4887/145 присутствует только средняя часть крыла на приблизительном промежутке от N до вершины IR₃. Оба остатка найдены в 2013 г.

Д.В. Василенко и А.С. Башкуевым [лаб. артропод Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН] в черных аргиллитах кедровской подсвиты мальцевской свиты триасовой части разреза местонахождения Бабий Камень.

Изображения получены с помощью стереомикроскопа Leica M165C и камеры Leica DFC425. Наилучший результат был получен при смачивании этанолом, что позволило повысить контрастность между отпечатками крыльев и основной породой. При обработке изображений использовались графические редакторы Adobe Photoshop CS6 и CorelDraw Graphics Suite 2019. Уточнение морфологии и корректировка рисунка проводились с использованием стереомикроскопа Olympus SZX10.

Для обоих экземпляров предложены реконструкции отсутствующих фрагментов крыльев, на рисунках выполнены пунктиром. При описании материала использованы следующие обозначения жилок: С – костальная жилка; Sc – субкостальная жилка; Rs – радиальный сектор; R₁, R₂, R₃, R₄₊₅ – ветви радиуса; IR₂, IR₃ – интеркалярные радиальные жилки; MA – передняя медиальная жилка; CuA – передняя кубитальная жилка; CuP – задняя кубитальная жилка; A – анальная жилка; An₁, An₂ – антеннодальные поперечные жилки; Agc – дужка; q – дискоидальная ячейка; sq – субдискоидальная ячейка; pscv – опорная поперечная жилка CuA; Asn – заметная поперечная жилка, расположенная между R₁ и R₂ на интервале от дужки до узелка; N – узелок; n – нодальная жилка (опорная жилка узелка); sn – субнодальная поперечная жилка; Pn – постнодальные поперечные жилки; Psn – постсубнодальные поперечные жилки; Pt – птеростигма; br – опорная жилка птеростигмы. Типовой материал хранится в ПИН РАН, колл. 4887.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ

Опорный разрез Бабий Камень расположен по правому берегу р. Томи, примерно в 8.5 км северо-восточнее поселка Усть-Нарык в Новокузнецком р-не Кемеровской области. обнажение представляет собой довольно протяженные, более 1 км, и высокие, до 30 м, местами задернованные выходы коренных пород перми и триаса вдоль берега реки. Слои падают на север под углом примерно 30°. Южная (верхняя по течению реки) часть обнажения представлена пермскими угленосными отложениями тайлуганской свиты ерунаковской подсерии кольчугинской серии. Севернее, ниже по течению, данная толща со скрытым несогласием перекрывается вулканогенно-осадочной толщей мальцевской свиты абинской серии (Владимирович, Лебедев, 1967; Радченко, 1973; Бетехтина и др., 1986).

Мальцевская свита богата растительными остатками, ихтиолитами, раковинами неморских двустворок, конхострак, остракод и отпечатками насекомых. По палеонтологическим данным она была разделена на четыре группы слоев, позже переведенных в ранг подсвит: тараканихинскую, барсучью, кедровскую и рябокаменскую (Владимирович и др., 1967; Решения..., 1981). Нижнюю границу мальцевской свиты по палеоботаническим данным проводят в 4 м выше по разрезу от последнего угольного пласта (Радченко, 1973): в 2–3 м выше него найдены типичные для верхней перми виды растений, а уже в 4.4–5 м выше угля обнаружены мезозойские формы (Радченко, 1973; Бетехтина и др., 1986). Литологическими признаками мальцевской свиты являются: полное отсутствие угольных пластов, смена окраски с сероцветной, характерной для тайлуганской свиты, на более темную и зеленоватую, и присутствие скорлуповатой отдельности, свойственной вулканогенно-осадочным породам. По литологии границу свит проводили в 20 м выше последнего угольного пласта (Корсак, 1969), хотя указанные признаки появляются еще до этого уровня (Нейбург, 1936).

Вопрос о положении границы перми и триаса в разрезе Бабьего Камня много лет служит предметом дискуссии. Согласно точке зрения, принятой в региональной стратиграфической схеме (Решения..., 1981), нижняя граница мальцевской свиты соответствует границе перми и триаса. Однако некоторые авторы предполагают, что мальцевская свита частично или полностью относится к перми (Бетехтина и др., 1986; Ponomarenko, Volkov, 2013). Согласно новым радиометрическим, палеомагнитным и палеонтологическим данным, полученным геологами и геофизиками Казанского федерального ун-та (Davudov et al., 2019; Kuzina et al., 2019; Силантьев и др., 2020; В.В. Силантьев, личн. сообщ., 28.01.2020), граница перми и триаса проходит в 40–45 м стратиграфически выше последнего угольного пласта, т.е., внутри барсучьей подсвиты.

Впервые насекомые на Бабьем Камне были найдены в 30-х гг. прошлого века (Нейбург, 1936; Zalessky, 1936; Мартынов, 1936, 1938) – менее 10 экз. на трех уровнях в пределах кедровской и рябокаменской подсвит мальцевской свиты. Специальные палеознтомологические сборы на этом местонахождении были проведены уже в наши дни. Экспедиции лаб. артропод ПИН РАН 2001, 2013 и 2018 гг. собрали более 900 экз. ископаемых насекомых, в том числе и в тараканихинской подсвите, имеющей пермский возраст.

Данные по насекомым не позволяют однозначно датировать комплекс мальцевской свиты. По соотношению палеозойских и постпалеозойских групп он считается переходным, с преобла-

данием групп, встречающихся в мезозое: почти треть из найденных здесь семейств насекомых не известны из более древних, “довятских” отложений, а 80% семейств переходят в мезозой (Rasnitsyn et al., 2013; Д.С. Аристов, личн. сообщ., 04.11.2017). Однако состав комплекса жуков предполагает скорее позднепермский возраст (Ponomarenko, Volkov, 2013). Необходимо также отметить, что мезозойский облик энтомофауны на уровне семейств характерен для всех местонахождений, начиная с вятского яруса (Rasnitsyn et al., 2013).

Автор выражает благодарность Д.В. Василенко и Д.Е. Щербакову за помощь в подготовке рукописи и ценные замечания, а также С.В. Николаевой за редактирование английской версии статьи.

ОТ Р Я Д O D O N A T A
ПОДОТ Р Я Д P R O T O Z Y G O P T E R A
СЕМЕЙСТВО KENNEDYIDAE TILLYARD, 1925
Род Kennedyya Tillyard, 1925
Kennedyya kedrovkensis Felker, sp. nov.

На з в а н и е в и д а — от названия подсветы, в отложениях которой был найден отпечаток.

Г о л о т и п — ПИН, №4887/144, позитивный и негативный отпечатки неполного крыла; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, прав. берег р. Томи в 8.5 км ниже пос. Усть-Нарык, между устьем р. Сосновки и мысом Рябый Камень, местонахождение Бабий Камень; нижний триас, индский ярус, мальцевская свита, кедровская подсвета.

О п и с а н и е (рис. 1). Стебелек средней длины. An две: An₁ расположена в проксимальной трети расстояния между основанием крыла и N, An₂ на уровне базального края Agc. Расстояние между An₁ и An₂ почти вдвое меньше расстояния между An₂ и N. N, по-видимому, расположен значительно проксимальнее середины крыла, образован примерно равным изгибом C и Sc. Перпендикулярная переднему краю крыла n находится прямо под N, слегка наклоненная sn смещена немного дистальнее n. Sc заметно сближена с R на интервале от основания крыла до Asp. Передний край крыла, а также R₁ и дистальная половина Sc заметно утолщены. Немного базальнее N, в поле между Sc и R₁ находится одна наклонная поперечная жилка. С небольшим проксимальным смещением относительно нее в следующем поле между R₁ и R₂ лежит Asp. Расстояние между Asp и N вдвое меньше расстояния между N и основанием R₄₊₅. Постнодальное поле дистальнее N почти вдвое уже постсубнодального. На представленном экземпляре присутствует только одна пара Pn и Psn, причем Pn расположена значительно дистальнее Psn.

R заметно сближена с Sc на интервале от An₂ до Asp и практически полностью примыкает к ней на расстоянии от основания крыла до An₂. CuA средней длины, сливается с Cu + A в середине стебелька, pcv расположена немного дистальнее этого уровня. Agc неполный, средний, равен длине переднего края q, его базальный край расположен на уровне An₂; q открытая, передний и задний ее края немного изогнуты в разных направлениях, проксимальный край отсутствует, дистальный наклонен к основанию крыла. Задний край q вдвое длиннее ее дистального края, sq закрытая, треугольная, вытянутая, ее передний край сильно изогнут. Базальный край sq находится немного дистальнее основания R₂. Дистальный край sq слегка изогнут и наклонен в сторону основания крыла. CuP имеет характерный сигмоидальный изгиб от места ее разделения с A до уровня Asp. Дистальнее sq кубитальное поле заметно расширено. Между CuP и A расположены две поперечные жилки. A довольно короткая, выходит на край крыла на середине расстояния между Asp и N. Поле между A и задним краем крыла очень узкое. Поле между CuP и задним краем крыла в пять раз шире поля A. Между A и задним краем крыла находятся четыре поперечные жилки. Между вершинами A и CuP не менее 6 ячеек (установить точнее не позволяет сохранность).

Основание R₄₊₅ расположено заметно дистальнее N, на середине расстояния между sn и первой Psn. Основание R₄₊₅ равноудалено от Asp и основания IR₃. Основание IR₃ расположено немного дистальнее уровня первой Pn. Между основаниями Rs (R₄₊₅ и IR₃) на сохранившемся фрагменте по одной ячейке. Поперечные жилки между R₄₊₅ и MA слегка смещены относительно поперечных между MA и CuP.

Р а з м е р ы. Длина сохранившегося остатка (базальная половина крыла) — 12.8 мм (примерная длина реконструированного крыла — 21.0 мм), максимальная ширина сохранившегося фрагмента (на уровне основания IR₃) — 3.0 мм. Расстояние от основания крыла до An₁ — 2.5 мм, между An₁ и An₂ — 1.6 мм. Расстояние от основания крыла до N — 8.1 мм. Расстояние от основания крыла до Agc — 4.1 мм, от Agc до N — 4.0 мм. Длина Agc 0.5 мм, базальный край sq расположен в 4.7 мм от основания крыла, длина sq — 1.3 мм. Длина CuA (от основания крыла до места ее соединения с Cu + A) — 1.9 мм. Основание R₄₊₅ расположено в 9.7 мм от начала крыла, основание IR₃ — в 12.4 мм. Вершина A находится в 7.5 мм от основания крыла.

С р а в н е н и е. *K. kedrovkensis* отличается от всех видов рода *Kennedyya*, за исключением *K. tyulkinensis* и *K. reducta*, размерами и формой sq, характерным сигмоидальным изгибом CuP на интервале от ее отделения от Cu+A до уровня Asp, и

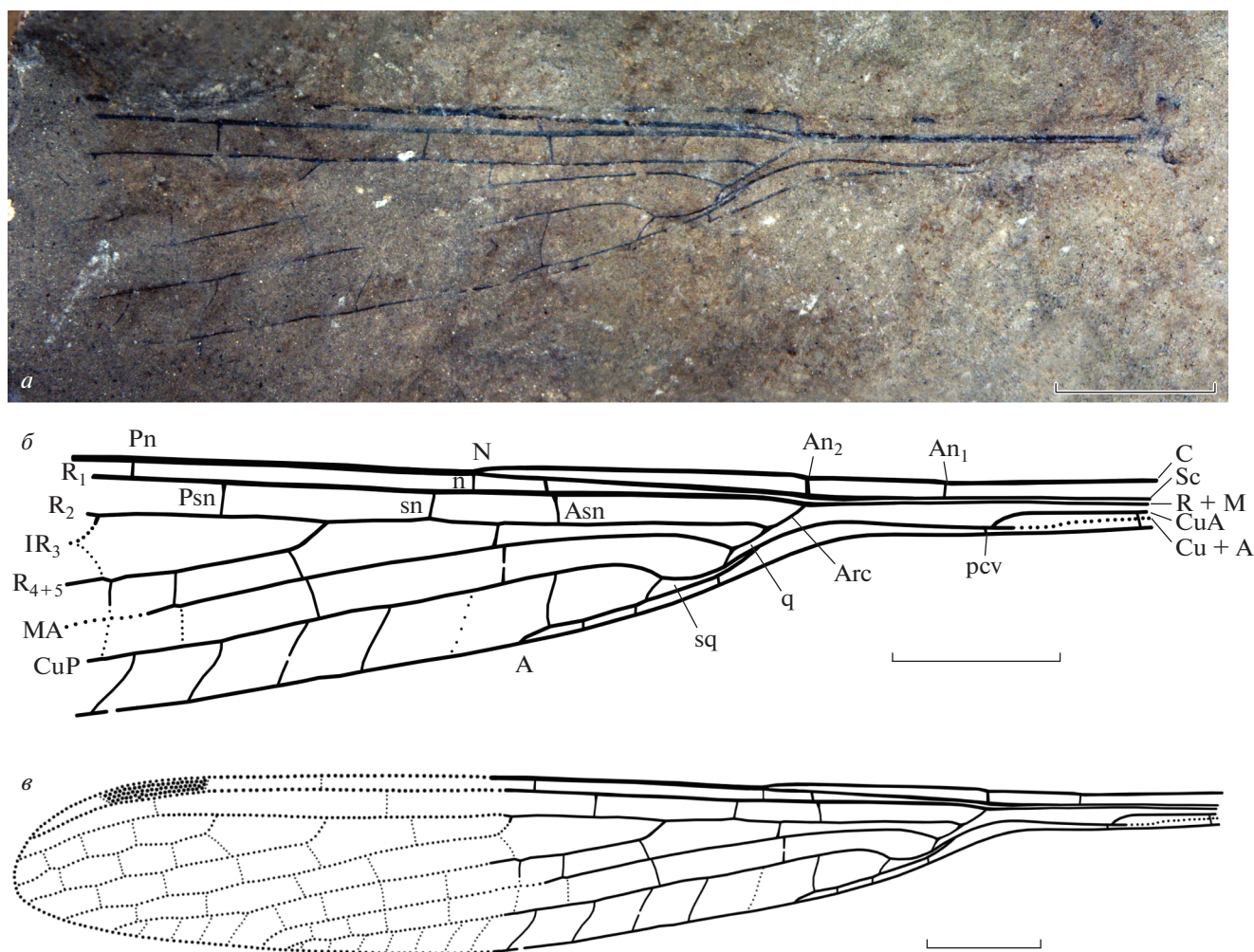


Рис. 1. *Kennedyya kedrovkensis* sp. nov., голотип ПИН, № 4887/144: а – фотография; б – прорисовка остатка; в – реконструированное крыло; Россия, местонахождение Бабий Камень; индский ярус, мальцевская свита. Обозначения названий жилок указаны в работе. Масштабный отрезок соответствует 2 мм.

меньшими размерами крыла. С *K. carpenteri* и *K. ivensis* схож узким полем между А и задним краем крыла и коротким Arc. Кроме того, с *K. carpenteri* сходен заметным сближением Sc и R на интервале от основания крыла до N и шириной поля между CuP и задним краем крыла, а с *K. azari* – длиной А. От *K. mirabilis*, *K. tillyardi*, *K. pritykinae* и *K. ivensis* отличается положением An₂. От *K. ivensis* отличается меньшей длиной стебелька, широким полем между CuP и задним краем крыла, а также меньшим расстоянием между основаниями R₄₊₅ и IR₃. Сравнение с *K. reducta* и *K. tyulkinensis* затруднено из-за неполной сохранности материала: голотип *K. kedrovkensis* представлен проксимальной частью крыла (около двух третей), *K. reducta* и *K. tyulkinensis* – только дистальными фрагментами (от уровня основания IR₃). Однако даже на этих остатках заметны небольшие различия. Так, от *K. reducta* новый вид отличается проксимальным

положением основания IR₃, от *K. tyulkinensis* – смещением Pn и Psn жилок друг относительно друга (на голотипе *K. kedrovkensis* известно расположение только первой пары).

Замечания. Дистальная часть крыла от уровня основания IR₃ не сохранилась. Крыло предположительно переднее.

Материал. Голотип.

Род *Progoneura* Carpenter, 1931

Progoneura kemerovensis Felker, sp. nov.

Название вида – от Кемеровской области, в которой находится местонахождение.

Голотип – ПИН, № 4887/145, негативный отпечаток неполного крыла; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, прав. берег р. Томи в 8.5 км ниже пос. Усть-Нарык, между устьем р. Сосновки и мысом Рябый Камень, местонахождение Бабий

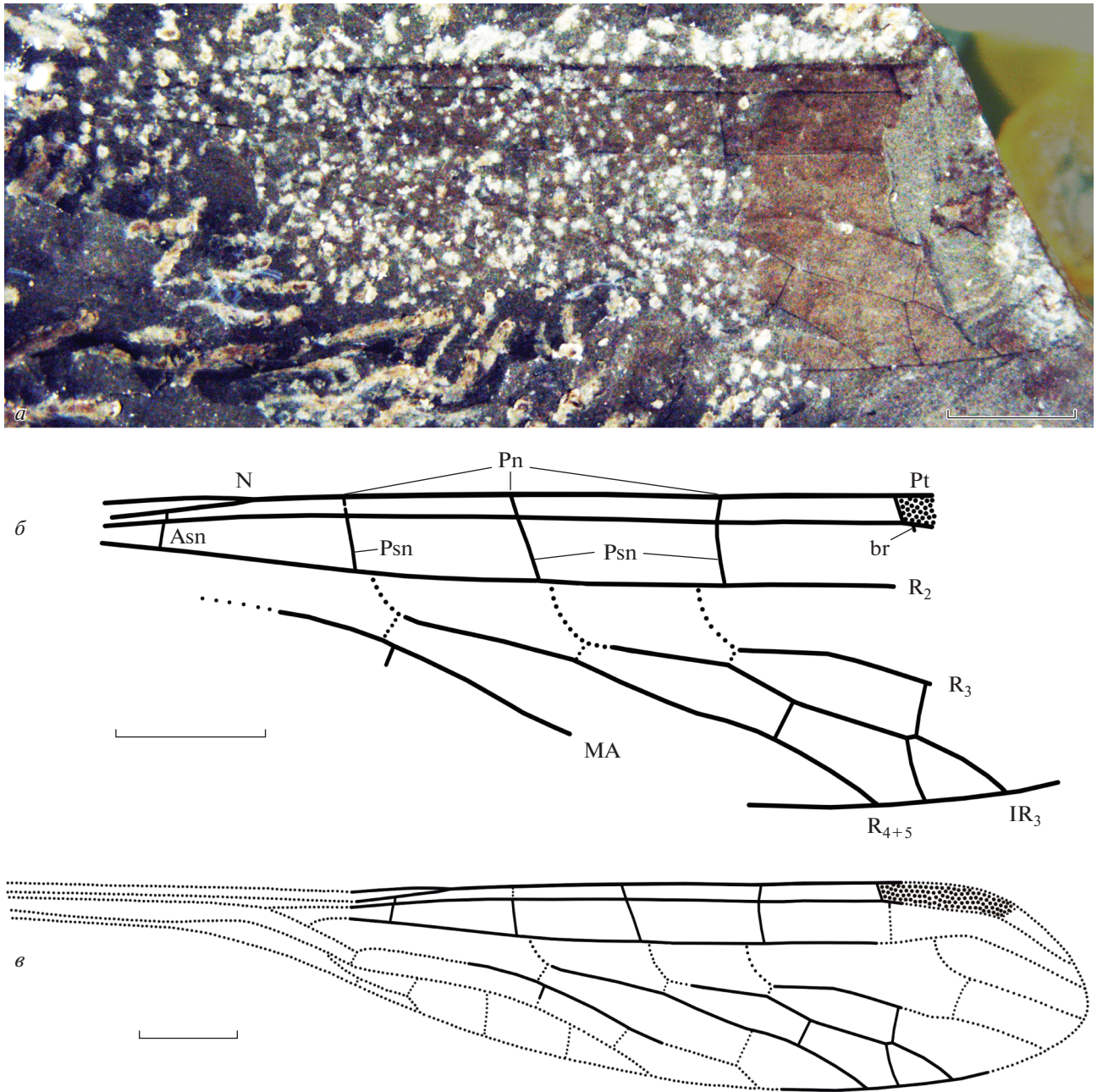


Рис. 2. *Progoneura kemerovensis* sp. nov., голотип ПИН, № 4887/145: *a* – фотография; *б* – прорисовка остатка; *в* – реконструированное крыло; Россия, местонахождение Бабий Камень; индский ярус, мальцевская свита. Обозначения названий жилок указаны в работе. Масштабный отрезок соответствует 2 мм.

Камень; нижний триас, индский ярус, мальцевская свита, кедровская подсвита.

О п и с а н и е (рис. 2). *Sc* и *Sc* практически прямые при образовании *N* и проксимальнее его уровня. *N* простой, *p* и *sn* отсутствуют. *Sc* и *R*₁ сильно сближены проксимальнее уровня *N*. Немного проксимальнее *N* в поле между *Sc* и *R*₁ находится одна поперечная жилка, с небольшим смещением в следующем поле продолжающаяся *Asn*. Расстояние между *Asn* и *N* равняется рассто-

янию от *N* до первой пары *Pn* и *Psn*. Три слегка наклоненные в разных направлениях *Pn* продолжают тремя *Psn* без смещения. Первая пара *Pn* и *Psn* расположена на равном расстоянии от *Asn* и от второй пары *Pn* и *Psn*. Третья пара *Pn* и *Psn* равноудалена от второй пары и *Pt*. Постсубнодальное поле между *R*₁ и *R*₂ втрое шире постнодального на расстоянии от *N* до *Pt*; *br*, по-видимому, перпендикулярна *R*₁ и *R*₂, расположена под проксимальной частью *Pt*. Основание *R*₄₊₅, вероятно,

расположено немного дистальнее N, примерно на уровне первой Pn; основание IR₃ находится между второй и третьей Pn, скорее всего, ближе ко второй; основание R₃, вероятно, расположено немного проксимальнее третьей Pn. Основание IR₂, по-видимому, сильно удалено от оснований остальных ветвей радиуса и расположено под Pt или несколько дистальнее ее.

Все сохранившиеся ветви Rs (R₃, IR₃ и R₄₊₅) слегка зигзагообразные, MA немного изогнута. Вершина R₄₊₅ находится немного проксимальнее Pt, вершина IR₃, по-видимому, расположена под Pt. Между вершинами R₄₊₅ и IR₃ две ячейки.

Размеры. Длина сохранившегося остатка (до уровня вершины IR₃) – 12.4 мм (примерная длина реконструированного крыла – 22.2 мм), максимальная ширина (на уровне вершины R₄₊₅) – 4.3 мм.

Сравнение. От всех остальных видов рода *Progoneura* отличается проксимальным положением br и удаленностью основания IR₂ от оснований остальных ветвей Rs. Отличие от *P. minuta* – разная ширина Pn и Psn полей. От всех известных видов, за исключением *P. minuta*, отличается большим размером, несмещенными Pn и Psn жилками (для *P. minuta* их положение неизвестно) и отсутствием n и sn [*P. minuta* считается полиморфным по этому признаку (Nel et al., 2012)].

Замечания. Вследствие неполной сохранности для изучения доступна только средняя часть крыла, начинающаяся немного базальнее N и заканчивающаяся примерно на уровне вершины IR₃. Задний край крыла также неполный, присутствует область от предполагаемой вершины MA до вершины IR₃.

Этот вид, несмотря на появление в триасе, по-видимому, демонстрирует довольно архаичный признак (отсутствие n и sn), ранее зарегистрированный только у двух (из трех) экземпляров *P. minuta* и, возможно, *P. nobilis* (Nel et al., 2012; см. Обсуждение).

Материал. Голотип.

ОБСУЖДЕНИЕ

Стрекозы из местонахождения Бабий Камень представлены только пятью экземплярами протозигоптер: три экз. Permagnionidae и два – Kennedyidae. Ископаемые остатки кеннедиид известны исключительно из местонахождений Северного полушария (США, Россия, Киргизия) и приурочены к возрастному интервалу от ранней перми (кунгур) до среднего–позднего триаса (ладин–карний).

Кеннедииды из Бабьего Камня в целом не похожи на известных представителей из других местонахождений, но по некоторым признакам тя-

готеют к отдельным видам весьма отдаленного возраста. Так, *P. kemerovensis*, по-видимому, демонстрирует довольно необычный признак: редукцию n и sn, ранее зарегистрированную только у двух (из трех) экземпляров *P. minuta* (Nel et al., 2012), известного исключительно из кунгурских отложений формации Веллингтон. Значимость этого признака уже подробно обсуждалась в работе А. Неля и соавт. (Nel et al., 2012) в связи с тем, что присутствие «неполного» узелка весьма архаично и могло бы стать уникальным отличием *Progoneura* от остальных протозигоптер. До ревизии Неля, на большинстве реконструкций этого рода [*P. minuta* (голотип), *P. nobilis* и *P. venula*] также было продемонстрировано отсутствие n и sn, причем на прорисовке *P. venula* присутствуют поперечные жилки в районе N, однако они были интерпретированы автором (Carpenter, 1947) как первые постнодальная и постсубнодальная. После переизучения материала автору ревизии заметили, что практически на всех экземплярах (за исключением двух *P. minuta*) n и sn присутствуют, однако были неверно проинтерпретированы из-за неполной сохранности (Nel et al., 2012). Вопросы вызывает лишь голотип *P. nobilis*, на фотографии которого увидеть полный N весьма затруднительно. Кроме того, в последние годы было описано еще два новых вида: *P. grimaldii* Nel et al., 2012 и *P. kityakensis* Felker, 2020, на которых n и sn отчетливо видны (Nel et al., 2012; Felker, 2020). Таким образом, *P. kemerovensis* по одному из самых спорных, но определяющих признаков сближается с раннепермским *P. minuta* (считаемся полиморфным) и, возможно, *P. nobilis* из того же возрастного интервала.

Кроме того, некоторые морфологические особенности, а именно: соотношение ширины постнодального и постсубнодального полей, изогнутость CuP, слабая зигзагообразность IR₃, наличие дополнительных ячеек между вершинами IR₃ и R₄₊₅ и схожие размеры позволяют предположить, что новый род более близок к *P. nobilis*, нежели к другим видам рода *Progoneura*. В то же время предполагается присутствие признака (вследствие неполной сохранности остатка судить о нем можно только с определенной долей вероятности), до этого не встреченного у прочих кеннедиид, а именно – наличия поперечной жилки, расположенной практически под самым началом Pt. К сожалению, вершина крыла не сохранилась, поэтому невозможно понять, является ли эта жилка под птеростигмой единственной, вследствие чего она была интерпретирована нами как br. Проксимальное положение br уверенно отличает новый вид от всех представителей рода *Progoneura* и остальных кеннедиид.

В свою очередь, *Kennedyia kedrovkensis* морфологически наиболее близка к ладин–карнийско-

му *K. carpenteri*. Остаток представлен проксимальной частью крыла, но, несмотря на это, на нем присутствуют признаки, дающие возможность судить о строении стебелька: форма дискоидальной области и дужки, строение узелка, форма и длина продольных жилок A и CuP. Все это позволяет нам сравнить новый вид с уже известными представителями рода *Kennedya* из других местонахождений, за исключением *K. reducta* и *K. tyulkinensis*, которые были описаны по дистальным частям крыла. Хотя частичное сравнение с *K. tyulkinensis* все-таки возможно, т.к. на остатке сохранился N и часть нодальной области.

По строению узелковой области *K. kedrovkensis* не отличается от других кеннедий: наличие полного N, присутствие нодальной и субнодальной жилок, перпендикулярных переднему краю крыла и R₁, а также их расположение (sn немного смещена в дистальном направлении относительно n, находящейся непосредственно под N) — эти признаки сходны с таковыми у *K. mirabilis* и *K. tilyardi* из кунгурской формации Веллингтон и *K. pritykinae* из казанского местонахождения Сояна. Намного интереснее особенности строения стебелька и заднего края крыла. Так, в стебельке *K. kedrovkensis* субкоста и радиальный ствол заметно сближаются друг с другом; подобное положение этих жилок известно только у *K. carpenteri* (два из пяти экз. типовой серии) из триаса Джайлоучо, *Progoneura kityakensis* из местонахождения Б. Китяк (казанский ярус), *Scytolestes stigmalis Martynov*, 1937 из северодвинских отложений Каргалы, двух пока неописанных кеннедий из местонахождения Исады (северодвинский ярус) и двух пермагрионид из Каргалы и Сояны (казанский ярус). Этот признак может являться артефактом сохранности на экземплярах из Каргалы, Б. Китяка и, возможно, Джайлоучо, однако остатки стрекоз из других местонахождений (Исады, Сояна и Бабий Камень), по-видимому, не испытывали заметных механических изменений в процессе захоронения. Сближение нескольких ветвей основных продольных жилок в стебельке привело к его заметному сужению, что, по-видимому, положительно сказывалось на маневренности полета.

Другой заметный признак *Kennedya kedrovkensis* — небольшая ширина поля между задним краем крыла и A — вновь сближает новый вид с триасовым *K. carpenteri* (Джайлоучо) и среднепермским *K. ivensis* (Сояна). Кроме того, схожая длина и форма A на описываемом экземпляре и одном из остатков, определенном как *K. ivensis* (неописанный экз. ПИН, отпечаток № 117/128 и противотпечаток № 117/14, представляющий собой отпечаток груди и брюшка плохой сохранности, а также пару крыльев), позволяют предположить, что голотип *K. kedrovkensis* является передним крылом (т.к. на задних крыльях A заметно длин-

нее и зачастую имеет зигзагообразную форму в дистальной части).

Вместе с тем, по строению дискоидальной области и окружающих ее структур новый вид схож только с *K. carpenteri* (Джайлоучо). Так, оба вида отличаются от всех остальных кеннедий меньшей длиной Arc, приблизительно равной длине переднего края q, и характерной, изогнутой формой sq, обусловленной заметным сигмоидальным изгибом CuP, сильнее проявленным у *K. kedrovkensis*.

Таким образом, кеннедииды из местонахождения Бабий Камень имеют заметные отличия от уже известных представителей семейства, чем обусловлено выделение новых таксонов. В то же время, некоторые черты строения *K. kedrovkensis* подобны *K. carpenteri*, что косвенно подтверждает триасовый возраст насекомоносного слоя местонахождения. *P. kemerovensis* — на данный момент единственный известный вид *Progoneura*, обнаруженный в триасовых отложениях Азии, что значительно расширяет географическое и стратиграфическое распространение этого рода, а особенности его морфологии позволяют дополнить сведения о строении узелковой области и полиморфизме по этому признаку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бетехтина О.А., Могучева Н.К., Батяева С.К., Кушнарев М.П.* Граница перми и триаса в стратотипе мальцевской свиты Кузбасса // Биостратиграфия мезозоя Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1986. С. 31–38.
- Владимирович В.П., Лебедев В.М., Попов Ю.Н. и др.* Стратиграфия триасовых отложений Средней Сибири // Стратиграфия мезозоя и кайнозоя Средней Сибири / Ред. Грейнер Р.Н. Новосибирск: Наука, 1967. С. 3–7.
- Корсак О.Г.* Мальцевская серия // Геология месторождений угля и горючих сланцев СССР. Т. 7 / Ред. Яворский В.И. М.: Недра, 1969. С. 107–121.
- Мартынов А.В.* О некоторых новых материалах членистоногих животных из Кузнецкого бассейна // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1936. № 6. С. 1251–1264.
- Мартынов А.В.* Местонахождения ископаемых насекомых в пределах СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1938. Т. 7. Вып. 3. С. 6–28.
- Нейбург М.Ф.* К стратиграфии угленосных отложений Кузнецкого бассейна // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1936. № 4. С. 469–510.
- Притыкина Л.Н.* Новые триасовые стрекозы Средней Азии // Новые ископаемые насекомые с территории СССР / Ред. Вишнякова В.Н., Длусский Г.М., Притыкина Л.Н. М.: Наука, 1981. С. 5–42.
- Радченко Г.П.* Алтае-Саянская складчатая область // Стратиграфия СССР. Триасовая система / Ред. Наливкин Д.В. М.: Недра, 1973. С. 223–232.
- Решения 3-го Межведомственного регионального совещания по мезозою и кайнозою Средней Сибири (г. Новосибирск, 1978). Новосибирск, 1981. 90 с.

- Силантьев В.В., Уразаева М.Н., Нургалиева Н.Г. Неморские двустворчатые моллюски из терминальной перми и нижнего триаса Кузнецкого бассейна // Палеонстрат-2020. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. Прогр. и тезисы докл. / Ред. Алексеев А.С., Назарова В.М. М.: ПИН РАН, 2020. С. 53–54.
- Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas. Part 2. The orders Paleodictyoptera, Protodonta and Odonata // Amer. J. Sci. Ser. 5. 1931. V. 21. P. 97–139. <https://doi.org/10.2475/ajs.s5-21.122.97>
- Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas. Part 6: Delopteridae, Protelytroptera, Plectoptera and a new collection of Protodonata, Odonata, Megasecoptera, Homoptera and Psocoptera // Proc. Amer. Acad. Arts & Sci. 1933. V. 68. № 11. P. 411–505. <https://doi.org/10.2307/20022959>
- Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas. Part 8. Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, Plectoptera, and Protoperlaria // Proc. Amer. Acad. Arts & Sci. 1939. V. 73. № 3. P. 29–70. <https://doi.org/10.2307/25130151>
- Carpenter F.M. Lower Permian insects from Oklahoma. Part 1. Introduction and the orders Megasecoptera, Protodonata, and Odonata // Proc. Amer. Acad. Arts & Sci. 1947. V. 76. № 2. P. 25–54. <https://doi.org/10.2307/20023497>
- Davydov V.I., Zharinova V.V., Silantiev V.V. Late Permian and Early Triassic conchostracans from the Babii Kamen section (Kuznetsk coal basin) // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2019. Т. 161, кн. 2. С. 339–347. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2019.2.339-347>
- Felker A.S. New damselflies of the family Kennedyidae from Permian deposits of European Russia // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 7. P. 734–742. <https://doi.org/10.1134/S0031030120070047>
- Kuzina D., Kosareva L., Gilmetdinov I. et al. Preliminary magnetic investigation of samples from reference Permian-Triassic sequence, Kemerovo Region, Russia // Recent Advances in Rock Magnetism, Environmental Magnetism and Paleomagnetism. Ser. Springer Geophysics / Eds. Nurgaliev D., Shcherbakov V., Kosterov A., Spassov S. Springer Nature, 2019. P. 225–234. https://doi.org/10.1007/978-3-319-90437-5_17
- Martynov A.V. New Permian insects from Tikhie Gory, Kazan province. 1. Palaeoptera // Тр. Геол. музея АН СССР. 1930. С. 69–86.
- Martynov A.V. New Permian Palaeoptera with the discussion of some problems of their evolution // Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. 1932. Т. 1. С. 1–44.
- Nel A., Bechly G., Prokop J. et al. Systematics and evolution of Paleozoic and Mesozoic damselfly like Odonatoptera of the Protozygopteran grade // J. Paleontol. 2012. V. 86. № 1. P. 81–104. <https://doi.org/10.2307/41409133>
- Ponomarenko A.G., Volkov A.N. Ademosynoides asiaticus Martynov, 1936, the earliest known member of an extant beetle family (Insecta, Coleoptera, Trachypachidae) // Paleontol. J. 2013. V. 47. № 6. P. 601–606. <https://doi.org/10.1134/S0031030113060063>
- Rasnitsyn A.P., Aristov D.S., Rasnitsyn D.A. 3.1. Insects of the Permian and Early Triassic (Urzhumian–Olenekian Ages) and the problem of the Permian–Triassic biodiversity crisis // Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia / Ed. Aristov D.S. N.Y., 2013. P. 793–823 (Paleontol. J. V. 47. № 7). <https://doi.org/10.1134/S003103011307001>
- Sellards E.H. Types of Permian insects. Part III: Megasecoptera, Orycoblattinidae and Protorthoptera // Amer. J. Sci. 1909. V. 27. № 158. P. 151–173.
- Tillyard R.J. Kansas Permian insects. Part 5. The orders Protodonata and Odonata // Amer. J. Sci. Ser. 5. 1925. V. 10. P. 41–73. <https://doi.org/10.2475/ajs.s5-10.55.41>
- Zalensky Ju.M. Observations sur la nervation des ailes des Odonates et des Ephemeropteres et leur evolution phylogenetique a la lumiere de l'étude de l'insecte permien Pholidoptilon camense // Bull. Soc. Géol. France. Sér. 5. 1936. T. 3. P. 497–520.

The First Damselflies of the Family Kennedyidae (Odonata: Protozygoptera) from the Permian-Triassic Boundary Deposits of the Kuznetsk Basin, Russia

A. S. Felker

Two new fossil damselfly species of the family Kennedyidae: *Kennedyia kedrovkensis* sp. nov. and *Progoneura kemerovensis* sp. nov. are described from presumably lower Triassic beds of the Permian–Triassic boundary sequence of the Babii Kamen' locality. The new species confidently differ from previously known species of *Kennedyia* and *Progoneura* according to the main characters of wing venation.

Keywords: Odonata, Protozygoptera, Kennedyidae, Lower Triassic, Kuznetsk Basin, new species