

УДК 595.73:551.736.1(7/4)

ОБЗОР СЕМЕЙСТВА ТОСОКЛАДИДАЕ CARPENTER (INSECTA: EOBLATTIDA) ИЗ ПЕРМИ СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ И ЕВРОПЫ

© 2021 г. А. П. Расницын^{а, b, *}, Д. С. Аристов^{а, с, **}

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

^бМузей естественной истории, Лондон, Великобритания

^сЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия

*e-mail: alex.rasnitsyn@gmail.com

**e-mail: danil_aristov@mail.ru

Поступила в редакцию 16.12.2019 г.

После доработки 25.12.2019 г.

Принята к публикации 25.12.2019 г.

Семейство Tococladidae перенесено в отряд Eoblattida. Семейство включает в себя три пермских рода: Tococladus Carpenter, 1966 из США, Франции и России, Tshekardocladus Rasnitsyn et Aristov, 2015 из России и Elmocladus gen. nov. (типовой вид – Opistocladus strictus Carpenter, 1976 из нижней перми США). Opistocladus kargalensis Rasnitsyn et Aristov, 2013 из средней перми России переописан и перенесен в род Tococladus. Составлена определительная таблица родов Tococladidae.

Ключевые слова: Insecta, Eoblattida, Tococladidae, пермь, США, Россия

DOI: 10.31857/S0031031X21020124

Семейство Tococladidae было описано из нижней перми Северной Америки в отряде Protorthoptera (Carpenter, 1966). Впоследствии оно рассматривалось в составе отрядов Protorthoptera (Carpenter, 1992) или Нуроперлида (Rasnitsyn, 2002). Тококкладид относили также к надотряду Archaeorthoptera в качестве семейства, не отнесенного к какому-либо отряду (Béthoux, Nel, 2002; Béthoux et al., 2003; Béthoux, 2007), или к отряду Snemidolestodea в Archaeorthoptera (Coty et al., 2014; Prokop et al., 2015). Недостатки концепции таксона “Archaeorthoptera” обсуждались первым автором ранее (Расницын, 2007). В соответствии с этой концепцией Cu в самом основании крыла разделяется на CuA и CuP. Выпуклая передняя ветвь Cu в основании же крыла сливается с M и дистальнее отходит от нее, сливаясь с вогнутой передней ветвью CuP. То есть CuA + M у “археортоптер” соответствует основанию M в общепринятом понимании, свободная часть CuA – M₅, а передняя ветвь CuP (CuP_a) – стволу CuA.

Из такой интерпретации жилкования следует, что не все Tococladidae относятся к надотряду Archaeorthoptera. В пределах рода Tococladus знак обсуждаемой жилки может быть разным. У T. rallus Carpenter, 1966 указанная жилка нейтральная, т.е. соответствует плану жилкования Archaeorthoptera (Béthoux et al., 2003, рис. 2). Однако, у T. garrici Béthoux, Nel, Galtier, Lapeyrie et Gand, 2003 эта жилка выпуклая (Béthoux et al., 2003, рис. 4). Та-

ким образом, утверждение, что “Tococladus has an ‘archaeorthopterid’ structure of the vein Cu, with a concave branch of CuP distally fused with a convex CuA emerging from a common stem M + CuA. Thus, it can be attributed to the Archaeorthoptera” (Béthoux, Nel, 2002, с. 25), оказывается справедливым не для всех представителей рода.

Отнесению Tococladidae к Нуроперлида препятствует, прежде всего, грызущий ротовой аппарат без заостренных мандибул и без следов обособленных палочко- или стилетовидных лациний (табл. III, фиг. 3; см. вклейку). У представителей Нуроперлида ротовые органы были с вышеупомянутыми признаками и предназначались для выгрызания и высасывания содержимого спорангиев (Rasnitsyn, 2002). По жилкованию передних крыльев наиболее существенным различием является наличие у тококкладид задних ветвей CuA в интеркубитальном поле (у гипоперлид этот признак отсутствует).

Описанные особенности строения тела и жилкования характерны для представителей отряда Eoblattida, в который семейство Tococladidae здесь переносится (подробнее см. ниже).

Кроме типового рода, к семейству Tococladidae были отнесены (Rasnitsyn, 2002) также роды Heteroptilon Carpenter, 1976, Nugonioneura Tilliard, 1937 и Opistocladus Carpenter, 1976 из нижнепермского местонахождения Эльмо в США (лео-

нардский ярус Канзаса: Carpenter, 1976). После ревизии эти роды отнесены к семействам Tulliardembiidae, Nugonioneuridae и Parmapteridae, соответственно (отряд Snemidolestida: Aristov, 2020).

Авторы признательны А.Г. Пономаренко (ПИН РАН) и С.Ю. Стороженко (ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН) за замечания по рукописи. Работа поддержана Программой 15 Президиума Российской академии наук “Проблемы происхождения жизни и становления биосферы” и грантом РФФИ № 18-04-00322.

О Т Р Я Д EOBLETTIDA

СЕМЕЙСТВО TOSOCCLADIDAE CARPENTER, 1966

Tococladidae: Carpenter, 1966, с. 76; 1976, с. 341; Расницын, 1980, с. 43; Carpenter, 1992, с. 126; Новокшонов, 1999, с. 52; Rasnitsyn, 2002, с. 112; Béthoux, Nel, 2002, с. 15; Béthoux et al., 2003, с. 278; Béthoux, 2007, с. 3; Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 686; Coty et al., 2014, с. 464; Aristov, Rasnitsyn, 2015, с. 19.

Типовой род – *Tococladus* Carpenter, 1966.

Диагноз. Средних и мелких размеров насекомые. Голова прогнатная, с грызущим ротовым аппаратом. Пронотум с параноталиями. Ноги средней длины, бегательные. В переднем крыле прерадиальное поле широкое. SC заканчивается развилком на С и R. М с выраженной М₅ или слита с CuA, начинает ветвиться в базальной трети крыла. CuA с более или менее мощными задними ветвями в интеркубитальном поле. CuP в своей середине меняет знак с вогнутого на выпуклый. Анальная область преобразована в клавус. Ноги бегательные (на отпечатке расположены голеними назад).

Состав. Три рода из нижней перми: *Tococladus* Carpenter, 1966 из США, Франции и России, *Tshekardocladus* Rasnitsyn et Aristov, 2015 из России и *Elmocladus* gen. nov. из США.

Сравнение. Среди эоблаттидовых наиболее сходны по строению тела и жилкованию переднего крыла (прежде всего, по строению CuA) с *Megakhosaridae*. Отличаются SC, заканчивающейся развилком, и анальной областью, преобразованной в клавус. У мегакхозарид SC заканчивается на С, клавус не выражен (Aristov, 2015).

Определительная таблица родов семейства Tococladidae

- 1(4) Вершина SC не сближена с основанием RS, RS начинается в базальной трети крыла, S-образно изогнут в основании.
 2(3) М₅ короткая. CuA образует передний или задний гребень ветвей.....
*Tococladus* Carpenter, 1966
 3(2) М₅ длинная. CuA ветвится беспорядочно.....
*Tshekardocladus* Rasnitsyn et Aristov, 2015

- 4(1) Вершина SC сближена с основанием RS, RS начинается у середины крыла, не изогнут S-образно в основании.....
*Elmocladus* gen. nov.

Род *Tococladus* Carpenter, 1966

Tococladus: Carpenter, 1966, с. 77; 1976, с. 341; 1992, с. 126; Новокшонов, 1999, с. 52; Rasnitsyn, 2002, с. 112; Béthoux, Nel, 2002, с. 25; Béthoux et al., 2003, с. 279; Béthoux, 2007, с. 3; Coty et al., 2014, с. 464; Aristov, Rasnitsyn, 2015, с. 19.

Типовой вид – *Tococladus rallus* Carpenter, 1966 из Эльмо (США, Канзас; нижняя пермь, кунгурский ярус).

Диагноз. В переднем крыле “С” отсутствует или очень короткая. RS начинается в базальной трети крыла, изогнут в основании S-образно. М не слита с CuA. М₅ короткая, CuA начинает ветвиться за своей базальной третью, образует передний или задний гребень ветвей.

Видовой состав. Помимо типового вида, *T. similis* Novokshonov, 1999 из Чекарды (Россия, Пермский край; нижняя пермь, кунгурский ярус), *T. garrici* Béthoux, Nel, Galtier, Lapeyrie et Gand, 2003 из Лодева (Франция, Эро, бассейн Лодева; средняя пермь, свита Салагоу) и *T. kargalensis* (Rasnitsyn et Aristov, 2013), comb. nov. из Каргалы (Россия, Оренбургская обл.; средняя пермь, уржумский ярус).

Замечания. Из местонахождения Лодева, кроме *T. garrici*, упоминался фрагмент заднего крыла, определенного как cf. *Tococladus* sp. (Prokor et al., 2015). На наш взгляд, нет оснований относить этот фрагмент к *Tococladidae*. Судя по рисунку (Prokor et al., 2015, рис. 5), SC у этого экземпляра заканчивается в базальной четверти крыла, CuA гребенчатая вперед с четырьмя или более ветвями. У *Elmocladus*, единственной тококляди, для которой известно заднее крыло, SC длиннее, а CuA простая (рис. 1, з). К роду *Tococladus* была отнесена также вершина крыла из местонахождения Terril No 7, Avion (Франция, Падде-Кале; верхний карбон, вестфальский ярус В-С: Coty et al., 2014). Для этого крыла характерна короткая SC и передний гребень поперечных жилок на дистальной ветви RS. Эти же признаки известны у некоторых экземпляров пермского *T. garrici* (Béthoux et al., 2003, рис. 5, 7). Этих признаков, на наш взгляд, недостаточно для уверенного отнесения этого фрагмента к *Tococladidae*. Точно так же вершина крыла выглядит, например, у карбоновых родов *Longzhua* (Gu et al., 2011, рис. 5) или *Xixia* (Gu et al., 2014, рис. 2), относящихся к семейству *Spanioderidae* (отряд *Snemidolestida*: Aristov, 2014).

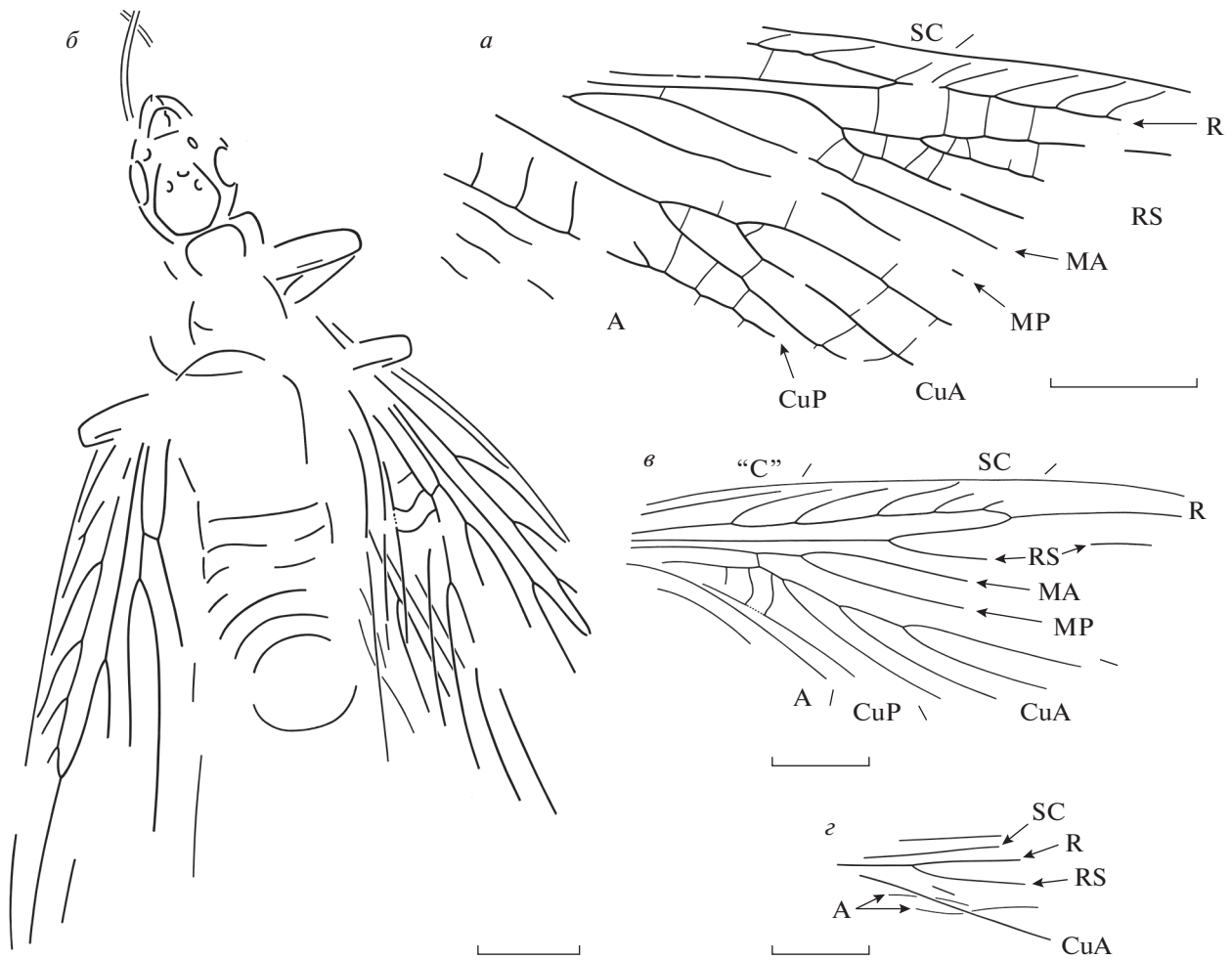


Рис. 1. Представители семейства Tococlididae: *a* – *Tococladus kargalensis* (Rasnitsyn et Aristov, 2013) comb. nov., голотип ПИН, № 199/374, переднее крыло; Россия, Оренбургская обл., местонахождение Каргала; средняя пермь, уржумский ярус; *б–г* – *Elmocladus strictus* (Carpenter, 1976) comb. nov., голотип MCZ, № 5881a, *б* – общий вид, *в* – переднее крыло, *г* – заднее крыло; США, Канзас, местонахождение Эльмо; нижняя пермь, леонардский ярус. Длина масштабной линейки 2 мм.

***Tococladus kargalensis* (Rasnitsyn et Aristov, 2013) comb. nov.**

Табл. III, фиг. 1

Opistocladus kargalensis: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 686, рис. 11, f; 12, g.

Г о л о т и п – ПИН, № 199/374, обратный отпечаток неполного, немного деформированного переднего крыла; Россия, Оренбургская обл., Сакмарский р-н, отвалы Каргалинских медных рудников; средняя пермь, уржумский ярус, аманакская свита.

О п и с а н и е (рис. 1, *a*). Передний край переднего крыла выпуклый. Костальное поле в базальной трети крыла уже субкостального. SC с редкими, простыми передними ветвями, заканчивается на R у середины крыла. R с простыми передними ветвями. RS начинается в базальной четверти крыла. Ствол RS в своем основании сближен с R, перед вершиной SC изогнут S-образно, гребенчатый назад, более чем с тремя ветвями. Макси-

мальная ширина интеррадиального поля равна таковой прерадиального. M разделяется на MA и MP перед основанием RS. Основание MA параллельно стволу RS, MA и MP до дистальной трети крыла простые. CuA со слегка S-образно изогнутыми задними ветвями в интеркубитальном поле. CuA начинает ветвиться у своей середины, гребенчатая назад, с тремя ветвями. Основание интеркубитального поля широкое, CuP прямая, с изломами в местах впадения задних ветвей CuA. Поля между анальными жилками узкие. Поперечные жилки простые.

Р а з м е р ы в м м: предполагаемая длина переднего крыла около 20.

С р а в н е н и е. *T. kargalensis* наиболее сходен с *T. garrici* Béthoux, Nel, Galtier, Lapeyrie et Gand, 2003 из средней перми Франции, от которого от-

личается свободным основанием MA, тогда как у *T. garrici* MA слита с RS (Béthoux et al., 2003).

З а м е ч а н и е. Вид был описан в составе рода *Opistocladus* (Rasnitsyn, Aristov, 2013), типовой вид которого, *O. arcuatus* Carpenter, 1976, позже был отнесен к семейству Parmapteridae (Сnemidolestida: Aristov, 2020). Из-за наличия характерного S-образно изогнутого RS и задних ветвей CuA в интеркубитальном поле *O. kargalensis* отнесен нами к роду *Tococladus*.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Tshekardocladus* Aristov et Rasnitsyn, 2015

Tshekardocladus: Aristov, Rasnitsyn, 2015, с. 19.

Типовой вид — *Tshekardocladus sparsus* Aristov et Rasnitsyn, 2015.

Д и а г н о з. RS начинается в базальной трети крыла, S-образно изогнут в основании. М не слита с CuA, M₅ длинная. CuA начинает беспорядочно ветвиться за своей базальной третью.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид из нижней перми Чекарды.

Род *Elmocladus* Rasnitsyn et Aristov, gen. nov.

Типовой вид — *Opistocladus strictus* Carpenter, 1976.

Д и а г н о з. Мелкие насекомые. В основании костального поля переднего крыла проходит длинная “С”, заканчивающаяся в базальной четверти крыла. SC заканчивается перед дистальной третью крыла. Вершина SC сближена с основанием слабоизогнутого S-образно RS; RS начинается у середины крыла, интеррадиальное поле не сужено в основании. М начинает ветвиться в базальной трети крыла, ближе к M₅, чем к основанию RS; MA не сближена с RS. M₅ сливается с CuA до ее разделения на ветви. CuA гребенчатая назад. Задние ветви CuA слабые, S-образно изогнутые. CuP меняет знак с вогнутого на выпуклый перед своей серединой. Клавус заканчивается в базальной трети крыла.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид из нижней перми США.

З а м е ч а н и я. Ложная коста (“С”), выпуклая жилка, проходящая в основании костального поля, является синапоморфией надотряда Orthopteroidea (Горохов, 2004). Однако этот признак встречается и у других отрядов гриллоновых. В одних случаях этот признак характеризует семейства, напр., у Necrophasmatidae (отряд Сnemidolestida: Aristov, 2018). В других может встречаться у отдельных видов, и не быть характерным для других видов и родов семейства. Например, ложная коста характеризует только один вид рода *Chauliodites* Heer, 1864 из семейства Chaulioditidae (Аристов, 2013) или только один из родов семей-

ства Geinitziidae (Аристов, 2020). Оба эти семейства относятся к отряду Reculida (Aristov, 2015). Для эоблаттидовых этот признак ранее известен не был (Aristov, 2015). У *Tococladidae* ложная коста может быть развита в разной степени. У *Elmocladus strictus* это длинная жилка, у *Tococladus similis* Novokshonov, 1999 короткая, заканчивающаяся развилком (Новокшонов, 1999, рис. 1). У остальных тококкладид ложная коста отсутствует.

Elmocladus strictus (Carpenter, 1976) comb. nov.

Табл. III, фиг. 2, 3

Opistocladus strictus: Carpenter, 1976, с. 344, рис. 5, 6; Béthoux et al., 2003, с. 278; Aristov, Rasnitsyn, 2013, с. 687.

Г о л о т и п — MCZ, № 5881a, b, прямой и обратный отпечатки целого насекомого; США, Канзас, округ Дикинсон, р-н Баннер, в 5 км юго-восточнее г. Эльмо, местонахождение Эльмо; нижняя пермь, низы леонардского яруса, серия Самнер, свита Веллингтон, пачка Карлтон.

О п и с а н и е (рис. 1, б–г). Голова крупная. Антенны тонкие, мандибулы мощные, грызущие, с притупленной вершиной, с зубцами по крайней мере в вершинной части. Глаза небольшие, простые глазки умеренно крупные, в широком почти прямоугольном треугольнике. Пронотум округло-трапецевидный, паранотальное кольцо узкое спереди, расширено по бокам (сзади не сохранилось). Мезонотум поперечный, с неясным скутумом, метанотум крупный, продольный. Передние ноги средней величины, средние несколько длиннее передних (задние не сохранились). В переднем крыле SC с длинными, S-образно изогнутыми передними ветвями. MA и MP до дистальной трети крыла простые. CuA с четырьмя ветвями, задняя из которых без изломов в местах впадения поперечных жилок. Интеркубитальное поле расширено в основании. CuP меняет знак с вогнутого на выпуклый. CuP, A₁ и передняя ветвь A₂ плавно изогнуты. Брюшко короткое.

Р а з м е р ы в мм: длина тела 7, переднего крыла около 8.

М а т е р и а л. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристов Д.С. Новые Grylloblattida (Insecta) из верхней перми и нижнего триаса Европейской России и верхней перми Казахстана // Палеонтол. журн. 2013. № 1. С. 48–56.
- Аристов Д.С. Новые гриллоновые насекомые (Insecta: Gryllones) из местонахождения Бабий Камень (верхняя пермь России). Часть 2. Отряд Reculida и Gryllones ordinis incertis // Палеонтол. журн. 2020. № 2. С. 40–49.
- Горохов А.В. Примитивные Titanoptera и ранняя эволюция Polyneoptera // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Т. 54. № 1. СПб., 2004. С. 1–54.

- Новокионов В.Г. Новые ископаемые насекомые (Insecta: Huperperlida, Panorpida, ordinis incertis) из местонахождения Чекарда // Палеонтол. журн. 1999. № 1. С. 54–57.
- Расницын А.П. Отряд Huperperlida // Историческое развитие класса насекомых. М., 1980. С. 41–43 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 178).
- Расницын А.П. К дискуссии о жилковании крыльев Archaeorthoptera (Insecta) // Палеонтол. журн. 2007. № 3. С. 105–108.
- Aristov D.S. Classification of the order Cnemidolestida (Insecta; Perlidea) with description of new taxa // Far East. Entomol. 2014. № 277. С. 1–46.
- Aristov D.S. Classification of order Eoblattida (Insecta; Blattidea) with description of new taxa // Far East. Entomol. 2015. № 301. P. 1–56.
- Aristov D.S. Revision of the family Necrophasmatidae (Insecta: Cnemidolestida) // Far East. Entomol. 2018. № 359. P. 7–11.
- Aristov D.S. A revision of the genera Heteroptilon, Nugonioneura, and Opistocladus from Lower Permian of USA (Insecta: Cnemidolestida: Tylliardemiidae, Nugonioneuridae and Parmapteridae) // Far East. Entomol. 2020. № 401. С. 1–9.
- Aristov D.S., Rasnitsyn A.P. New insects from the Kungurian of Tshekarda fossil site in Permian territory of Russia // Russ. Entomol. J. 2015. V. 24. P. 17–35.
- Béthoux O. Ordinal assignment of the genus Tococladus Carpenter 1996 (Insecta: Archaeorthoptera) // Alavesia. 2007. № 1. P. 3.
- Béthoux O., Nel A. Venation pattern and revision of Orthoptera sensu nov. and sister groups. Phylogeny of Palaeozoic and Mesozoic Orthoptera sensu nov. // Zootaxa. 2002. V. 96. P. 1–88.
- Béthoux O., Nel A., Galtier J. et al. A new species of Tococladidae Carpenter, 1966 from the Permian of France (Insecta: Archaeorthoptera) // Geobios. 2003. V. 36. P. 275–283.
- Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas: Part 11. The orders Protorthoptera and Orthoptera // Psyche. 1966. V. 73. № 1. P. 46–88.
- Carpenter F.M. The Lower Permian insects of Kansas: Part 12. Protorthoptera (continued), Neuroptera, additional Palaeodictyoptera & families of uncertain position // Psyche. 1976. V. 83. P. 336–376.
- Carpenter F.M. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt R. Arthropoda 4. Vol. 3: Superclass Hexapoda. Lawrence, Boulder, 1992. 655 p.
- Coty D., Háva J., Procop J. et al. New archaeorthopteran insects from the Late Carboniferous of the Nord and Pas-de-Calais basins in northern France (Insecta: Cnemidolestodea, Panorthoptera) // Zootaxa. 2014. V. 3878. № 5. P. 462–470.
- Gu J.-J., Béthoux O., Ren D. Longzhua loculata n. gen. n. sp., one of the most completely documented Pennsylvanian Archaeorthoptera (Insecta; Ningxia, China) // J. Paleontol. 2011. V. 85. № 2. P. 303–314.
- Gu J.-J., Béthoux O., Ren D. A new cnemidolestodean stem-orthopteran insect from the Late Carboniferous of China // Acta Palaeontol. Pol. 2014. V. 59. № 3. P. 689–696.
- Prokop J., Szewo J., Lapeyrie J. et al. New Middle Permian insects from Salagou Formation of the Lodève Basin in southern France (Insecta: Pterygota) // Ann. Soc. Entomol. France. 2015. V. 51. P. 14–51.
- Rasnitsyn A.P. Superorder Huperperlida Martynov, 1928. Order Huperperlida Martynov, 1928 // History of Insects / Eds. Rasnitsyn A.P. & Quicke D.L.Q. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 111–115.
- Rasnitsyn A.P., Aristov D.S. New fossil insects (Insecta: Caloneurida, Huperperlida, Palaeomanteida, Jurinida) from the Middle and Upper Permian of European Russia // Paleontol. J. 2013. V. 47. № 7. P. 678–704.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1. Tococladus kargalensis (Rasnitsyn et Aristov, 2013) comb. nov., голотип ПИН, № 199/374, переднее крыло; Россия, Оренбургская обл., местонахождение Каргала; уржумский ярус средней перми.

Фиг. 2, 3. Elmoocladus strictus (Carpenter, 1976) comb. nov., голотип MCZ, № 5881a, b: 2 – общий вид, 3 – голова и пронотум; США, Канзас, местонахождение Эльмо; леонардский ярус нижней перми.

Review of the Family Tococladidae Carpenter (Insecta: Eoblattida) in Permian of North America and Europe

A. P. Rasnitsyn, D. S. Aristov

Family Tococladidae is transferred to the order Eoblattida. The family consists of 3 Permian genera: *Tococladus* Carpenter, 1966 from USA, France and Russia, *Tshekardocladus* Rasnitsyn et Aristov, 2015 from Russia and *Elmoocladus* gen. nov. (type species – *Opistocladus strictus* Carpenter, 1976 from the lower Permian of USA). *Opistocladus kargalensis* Rasnitsyn et Aristov, 2013 from the middle Permian of Russia is redescribed and transferred to the genus *Tococladus*. A key to the genera of Tococladidae is provided.

Keywords: Insecta, Eoblattida, Tococladidae, Permian, USA, Russia

