

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
Том 221

Н.Д. СЕНИЧЕНКОВА

**ИСТОРИЧЕСКОЕ
РАЗВИТИЕ
ВЕСНЯНОК**

Ответственный редактор
доктор биологических наук
А.П. РАСНИЦЫН



МОСКВА
"НАУКА"
1987

Синицкова Н.Д. Историческое развитие веснянок. — М.: Наука, 1987.

В монографии описываются новые таксоны пермских, триасовых, юрских и раннемеловых веснянок Урала, Сибири и Монголии. Внесены изменения в филогенетическую схему веснянок с учетом изученных ископаемых форм. Впервые подробно реконструирована экология ископаемых веснянок.

Для палеонтологов, энтомологов и географов.

Фототабл. 8, ил. 92, библиогр. 211 назв.

Рецензенты:

А.Г. Пономаренко, Л.Н. Медведев

ВВЕДЕНИЕ

Веснянки (Perlida = Plecoptera) — сравнительно немногочисленный отряд насекомых, насчитывающий в современной фауне около 2000 видов, объединенных в 15 семейств. Отряд Perlida входит в состав надотряда Perlidea инфракласса Gryllones подкласса Scarabaeona (= Pterygota) по системе класса насекомых, предложенной А.П. Расницыным (1980а). Современные веснянки сохранили многие примитивные черты строения. Это единственная современная группа гриллоновых, у которой в онтогенезе происходит смена среды обитания. Яйца, личинки и нимфы веснянок развиваются в воде, а имаго — типичные воздушные насекомые. Для веснянок характерны некоторые особенности физиологии, которые редко встречаются у других насекомых. Так, холодное время большинство насекомых переживает в состоянии диапаузы, у веснянок же с наступлением зимы нимфальное развитие ускоряется, а в теплые месяцы нимфы первых возрастов не развиваются. По-видимому, уход преимагинальных стадий развития в воду и возникновение способности развиваться в холодное время года, когда резко ослаблен пресс хищников и конкурентов, относится к числу важнейших адаптаций, позволивших веснянкам, этим древним и примитивным насекомым, дожить до настоящего времени.

Современные веснянки населяют преимущественно текучие водоемы, где играют важную роль, нередко доминируя среди бентосных беспозвоночных (Леванидова и др., 1977; Hynes, 1976; Zwick, 1980) и являясь важным компонентом пищи пресноводных рыб. Благодаря своей оксифильности нимфы веснянок обитают почти исключительно в чистых водоемах и быстро исчезают при загрязнении (Caspers, 1982; Hynes, 1976), поэтому они являются превосходным объектом для биоиндикации состояния водоемов. Для неарктических веснянок показано, что они даже на родовом уровне оказываются прекрасным индикатором качества воды из-за своей высокой чувствительности к тепловому и химическому загрязнению (Baumann, 1979).

Древнейшие представители отряда Perlida известны с конца ранней перми. В палеозое находки веснянок сравнительно немногочисленны, а в некоторых мезозойских (особенно в юрских) озерных ориктоценозах они настолько многочисленны, что часто занимают доминирующее или субдоминирующее положение среди водных насекомых. Очевидно, что их роль в озерных биоценозах мезозоя была значительной. К концу мезозоя веснянки почти полностью исчезают из геологической летописи, в кайнозое их находки также редки. Изучение своеобразной и необычной для водных насекомых геологической истории веснянок поможет понять особенности мезозойских озерных биоценозов, а отсюда и особенности мезозойской биоты в целом.

Первые описания ископаемых веснянок появились почти сто лет назад, но каких-либо специальных исследований этой группы не предпринималось. Имеются лишь разрозненные описания отдельных немногочисленных таксонов из различных регионов, поэтому до настоящего времени веснянки оставались одной из наименее изученных групп ископаемых насекомых. Книга является сводкой по ископаемым веснянкам, насчитывающим 158 видов, 68 родов, 17 семейств (из них 77 видов, 26 родов и 2 семейства описываются как новые). Впервые проанализированы особенности экологии ископаемых веснянок и их географического распространения. Показана значительная

роль некоторых мезозойских веснянок для корреляции континентальных толщ, выделены комплексы веснянок, характеризующие различные стратиграфические уровни мезозоя Азии. Внесены изменения и дополнения в филогенетическую схему отряда с учетом ископаемых форм.

Материалом для исследований послужили обширные коллекции ископаемых веснянок, собранные в основном за последние 30 лет и хранящиеся в Палеонтологическом институте АН СССР. Кайнозойские веснянки в наших материалах отсутствуют, данные по ним взяты из литературных источников.

Автор приносит искреннюю благодарность за большую помощь в работе и ценные советы А.П. Расницыну, за ценные советы и сведения о местонахождениях А.Г. Пономаренко и В.В. Жерихину, за предоставление материала и сведений о местонахождениях, в которых он собран, Г.Р. Колосницыной, С.М. Синице и В.М. Скобло; за материал и консультации по современным веснянкам, а также за предоставление обширной литературы по этой группе — Л.А. Жильцовой.

СПИСОК МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ИСКОПАЕМЫХ ВЕСНЯНОК НА ТЕРРИТОРИИ СССР И МОНГОЛИИ

Пермские и триасовые местонахождения перечислены в алфавитном порядке, более многочисленные юрские и меловые перечислены по географическим регионам, внутри которых они даны также в алфавитном порядке. Для каждого местонахождения дается перечень найденных здесь веснянок с указанием количества определенных остатков нимф (n) и имаго (im).

ПАЛЕОЗОЙ

Пермь

1. Воркута, Кол. ПИН, № 1631. Коми АССР, Воркутский угольный бассейн, Косью-Роговской и Коротайхинский прогибы. Воркутская серия, рудничная подсвита, верхняя пермь. Palaeonemouridae: *Uralonympha vorkutica* sp. nov. (1n); *Kaltanemoura derosa* sp. nov. (1n).

2. Калтан. Кол. ПИН, № 504, 600, 746, 966, 1197. Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н правый берег р. Кондомы у нижней окраины дер. В. Калтан. Кузнецкая свита, митинская подсвита, нижнеказанский подъярус, верхняя пермь. Palaeoperlidae: *Palaeoperla exacta* Sharov (3 im), *P. prisca* Sharov (6 n). Palaeonemouridae: *Palaeotaeniopteryx elegans* Sharov (2 n, 2 im); *Palaeonemoura clara* Sharov (1 im), *P. altaica* Sharov (2 im); *Kaltanemoura kaltanica* (Sharov) (3 n), *K. depravata* sp. nov. (3 n).

3. Каракан. Кол. ПИН, № 1991. Кемеровская обл., Беловский р-н, окр. дер. Каракан, скв. уропской геол.-развед. партии, уч. Уропский Южный, скв. 522, гл. 189, 0, обр. 885. Ерунаковская (?) свита, верхняя пермь. Palaeonemouridae: *Kaltanemoura repentina* sp. nov. (2 n).

4. Караунгир-II. Кол. ПИН, № 2495, 2781. Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, хр. Саур, правый берег р. Караунгир в 400–500 м ниже руч. Майчат. Акколканская свита (в 2–3 м выше ее подошвы), верхнетатарский (?) подъярус, верхняя пермь. Palaeoperlidae: *Kargaloperla avulsa* sp. nov. (2 im). Palaeonemouridae: *Palaeonemoura zwicki* sp. nov. (7 im); *Kaltanemoura sharovi* sp. nov. (2 n).

5. Каргала. Кол. ПИН, № 199. Оренбургская обл., Сакмарский р-н, Конторские, Кузьминские, Николаевские, Никольские и Уральские отвалы Карагалинских медных рудников. Большекинельская или аманакская свита, уржумский горизонт, нижнетатарский подъярус, верхняя пермь. Palaeonemouridae: *Kargaloperla exsuperata* sp. nov. (1 im). Palaeoperlidae: *Permolectropsis gracilis* Mart. (1 n).

6. Китяк. Кол. ПИН, № 1366. Кировская обл., Малмыжский р-н, Вяткинское поднятие, левый берег р. Китяк, бас. р. Вятки, против с. Б. Китяк. Белебеевская свита, верхнеказанский подъярус, верхняя пермь. Palaeonemouridae: *Uralonympha* sp. (1 n).

7. Ново-Александровка. Кол. ПИН, № 3700. Оренбургская обл., левый берег р. Купли в дер. Ново-Александровка, 6 км севернее с. Троицкое. Средняя часть северодвинского горизонта, верхнетатарский подъярус, верхняя пермь. Palaeoperlidae: *Palaeoperla perfracta* sp. nov. (1 im).

8. Пелятка. Кол. ПИН, № 1699, 1999. Красноярский край, Туруханский р-н, р. В. Пе-

лятка в 10 км выше устья (1699) и в 10 км ниже устья (1999), левый приток р. Н. Тунгуски в 90 км выше ее устья. Пеляткинское угольное месторождение, Присяяно-Енисейский предгорный прогиб. Пеляткинская свита, нижнетатарский (?) подъярус, верхняя пермь. Palaeoperlidae: *Properla tungussica* Sharov (1 in). *Perlomorpha* inc. sed.: *Tungussonympha meyeui* sp. nov. (1 n).

9. Соколово-И. Кол. ПИН, № 506. Кемеровская обл., Прокопьевский р-н, левый берег р. В. Тыхты, притока Уската, против дер. Соколовой. Ерунаковская свита, татарский ярус, верхняя пермь. Palaeonemouridae: *Palaeonemoura* sp. (1 im).

10. Чекарда. Кол. ПИН, № 99, 118, 168, 212, 1700. Пермская обл., Суксунский р-н, левый берег р. Сылвы у дер. Чекарда. Кошелевская свита, верхи иренского горизонта, кунгурский ярус, нижняя пермь. Perlipseidae: *Perlopsis filicornis* Mart. (около 60 im). *P. oppressa* sp. nov. (7 im), *P. calamitosa* sp. nov. (10 im). Tshekardoperlidae: *Tshekardoperla expulsa* sp. nov. (3 n), *Tsh. depicta* sp. nov. (1 n), *Tsh. squarrosa* sp. nov. (1 n); *Sylvoperlodes zhiltzovae* sp. nov. (1 n). Palaeonemouridae: *Uralonympha varica* G. Žal. (1 n); *Rasilopsis irrita* sp. nov. (9 im). *Nemourina* inc. sed.: *Barathronympha victima* sp. nov. (1 n).

МЕЗОЗОЙ

Триас

11. Гаражовка. Кол. ПИН, № 3320. Харьковская обл., Изюмский р-н, устье р. Береки, приток р. Северский Донец; правый берег между с. Гаражовка и с. Большая Камышеваха. Протопивская свита, верхний триас. Siberioperlidae: *Siberioperla angulata* sp. nov. (2 n). *Perlomorpha* inc. sed.: *Trianguliperla innoxia* sp. nov. (1 n); *Berekia neglecta* sp. nov. (5 n). Неопределимым остался один остаток (№ 3320/25) переднего крыла без кубитальной части, смятый на вершине.

12. Джайляучо. Кол. ПИН, № 2069, 2070, 2240, 2344, 2555. Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Мадыген, северная площадь, в 30 км к западу от г. Шураб, в северных отрогах Туркестанского хребта. Мадыгенская свита (верхняя часть), средний или верхний триас. Perlariopseidae: *Dicronemoura declinata* sp. nov. (3 im), *D. dira* sp. nov. (15 im), *D. acaulis* sp. nov. (18 im); *Tritaniella mera* sp. nov. (6 im), *T. synneura* sp. nov. (7 im), *T. pectinata* sp. nov. (2 im), *T. perlonga* sp. nov. (2 im); *Fritaniopsis remota* sp. nov. (4 im), *F. brevicaulis* sp. nov. (10 im), *F. dependens* sp. nov. (3 im); *Cristonemoura porrecta* sp. nov. (1 im), *C. binerva* sp. nov. (1 im); *Ramonemoura constricta* sp. nov. (1 im).

13. Кендерлык. Кол. ПИН, № 1362, 1417, 1418, 2496. Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., хр. Саур, южный склон хр. Сайкан, долина р. Акколки (1417, 1418); правобережная сторона долины р. Акколки, в 350–400 м северо-восточнее истока оврага Тактырбайсой, в вершине другого оврага. Тологойская свита, верхний триас. Siberioperlidae: *Siberioperla ovalis* sp. nov. (5 n). *Perlomorpha* inc. sed.: *Trianguliperla aequalis* sp. nov. (12 n).

14. Мадыген. Кол. ПИН, № 2083, 2087, 2971. Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Мадыген, юго-западная площадь, приблизительно в 1 км восточнее русла Суук-Танга (2087). Мадыгенская свита, средний или верхний триас. Siberioperlidae: *Siberioperla ovalis* sp. nov. (1 n). Mesoleuctridae: *Mesoleuctra brachypoda* sp. nov. (10 n).

Юра

Сибирь

15. Басалаевка. Кол. ПИН, № 4119. Иркутская обл., Зиминский р-н, р. Зима, между с. Басалаевка и с. Игнай. Черемховская свита, нижняя или средняя юра. Platyperlidae: *Platyperla platypoda* Br., Rdtb., Gglb. (1 n).

16. Букукун. Кол. ПИН, № 2089, 3964. Восточное Забайкалье, Читинская обл., Кыринский р-н, Букукунская впадина, левый берег р. Букукун напротив с. Букукун. Букукунская свита, верхняя юра. *Siberioperlidae*: *Siberioperla bukukunica* Sinitsh. (2 im, 52 n).

17. Былыра. Кол. ПИН, № 2238, 2239. Восточное Забайкалье, Читинская обл., Кыринский р-н, Алтано-Кыринская впадина, бас. р. Онон, правобережье р. Былыры притока р. Кыры, водораздел падей Кулинда и Добыгкыл. Букукунская свита, верхняя юра. *Siberioperlidae*: *Siberioperla bukukunica* Sinitsh. (1 n).

18. Дарасатуй. Кол. ПИН, № 1569, 1605, 1744, 3619. Восточное Забайкалье, Читинская обл., Приаргунский р-н, окр. п. Кути, падь Дарасатуй. Приаргунская серия, нижняя юра или начало средней юры. *Mesoleuctridae*: *Mesoleuctroides saturatus* Sinitsh. (93 n).

19. Ичетуй-II. Кол. ПИН, № 1982, 3611. Западное Забайкалье, Бурятская АССР, Джидинский р-н, правый берег долины р. Ичетуй, в 3 км ниже устья пади Илота, распадок Палеозерный в 0,5–1,5 км выше устья. Ичетуйская свита, нижняя или средняя юра. *Mesoleuctridae*: *Mesoleuctroides saturatus* Sinitsh. (50 n).

20. Ия. Кол. ПИН, № 508, 1487, 1588, 1669. Иркутский бассейн, Иркутская обл., Тулунский р-н, левый берег р. Ия у дер. Владимировка, береговые обнажения. Черемховская свита (верхняя часть), нижняя юра — начало средней юры. *Mesoleuctridae*: *Mesoleuctra gracilis* (около 400 n). *Perlariopseidae*: *Mesotaeniopteryx semisessilis* Sinitsh. (2 im).

21. Капчеранга. Кол. ПИН, № 1808. Западное Забайкалье, Бурятская АССР, Мухоршибирский р-н, падь Капчеранга, Тугнуйская депрессия. Ичетуйская свита, нижняя или средняя юра. *Perlida inc. sed.*: *Kaptsheranga porrecta* Sinitsh. (13 n).

22. Колтыгей (Брянка). Кол. ПИН, 1690, 1811, 1856, 2364. Западное Забайкалье, Бурятская АССР, бас. р. Брянки, вблизи устья ключа Колтыгей и в канавах на обнажениях 800 и 805 в районе Старобрянской депрессии на р. Брянке. Ичетуйская свита, нижняя или средняя юра. *Mesoleuctridae*: *Mesoleuctroides saturatus* (2 n).

23. Красноярск. Кол. ПИН, № 1256. Красноярский край, левый берег р. Енисей, в черте Красноярска, против нижнего по течению конца о-ва Татышева. Макаровская свита, нижняя юра. *Valeopterygidae*: *Valeopteryx altera* Sinitsh. (1 n).

24. Кубеково. Кол. ПИН, № 1255. Чулымо-Енисейская впадина, Красноярский край, Емельяновский р-н, цепь обнажений по левому берегу р. Енисей ниже с. Кубеково. Итатская свита, средняя юра. *Platyperlidae*: *Platyperla conferta* Sinitsh. (2 n). *Perlariopseidae*: *Perlariopsis* sp. 2 (1 im). *Valeopterygidae*: *Udopteryx kovalevi* Sinitsh. (2 im); *Plutopteryx popovi* Sinitsh. (3 im).

25. Литвиново. Кол. ПИН, № 1068, 1844. Кузнецкий бассейн, Кемеровская обл., Ленинск-Кузнецкий р-н, скважина Ю-31 у дер. Литвиново, интервал гл. 125–137 м. Абашевская свита (верхняя часть), нижняя юра или начало средней юры. *Mesoleuctridae*: *Mesoleuctra gracilis* (2 n).

26. Могзон. Кол. ПИН, № 3084. Центральное Забайкалье, Читинская обл., Могзонский прогиб, Хилокский р-н, группа местонахождений в окр. пос. Могзон: обнажения по левому борту долины р. Зун-Неметей, участок "Вишневы", скв. 68, гл. 38–37 м. Удинская свита, верхняя юра. *Siberioperlidae*: *Siberioperla scobloi* Sinitsh. (1 n) ("Вишневы"). *Perlariopseidae*: *Mogzonoperla truncata* Sinitsh. (2 n, скв. 68).

27. Новая Брянь. Кол. ПИН, № 1569, 1605, 1690, 2744. Западное Забайкалье, Бурятская АССР, Мухоршибирский р-н, падь Новая Брянь у дер. Новая Брянь. Ичетуйская свита, нижняя или средняя юра. *Siberioperlidae*: *Siberioperla lacunosa* Sinitsh. (1 n).

28. Новоспасское. Кол. ПИН, № 1690, 1809, 3000. Западное Забайкалье, Бурятская АССР, Мухоршибирский р-н, канавы у с. Новоспасское. Ичетуйская свита, нижняя или средняя юра. *Siberioperlidae*: *Siberioperla lacunosa* (17 im, 38 n). *Mesoleuctridae*: *Mesoleuctroides saturatus* (34 n). *Perlariopseidae*: *Perlariopsis stipitata* Sinitsh. (6 im); *Spinoperla spinosa* Sinitsh. (1 n).

29. Олонь-Шибирь. Кол. ПИН, № 4008. Западное Забайкалье, Бурятская АССР, Мухоршибирский р-н, Тугнуйская впадина, Олонь-Шибирское угольное месторождение, скв. 35, гл. 165–176 м (165,5–167,5; 170,0–175,5). Ичетуйская свита; нижняя или средняя юра. Perlariopseidae: *Perlariopsis* sp. 1, близкий к *P. stipitata* (1 im).

30. Половина. Кол. ПИН, № 4118. Иркутская обл., Черемховский р-н, 2 км севернее ст. Половина. Черемховская свита, нижняя или средняя юра. Mesoleuctridae: *Mesoleuctra gracilis* (15 n).

31. Терсь Кол. ПИН, № 3183. Кузнецкий бассейн, Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, правобережье р. Н. Терсь, канава 104. Осиновская свита, нижняя или средняя юра. Platyperlidae: *Platyperla condiculata* (1 n).

32. Толстый мыс. Кол. ПИН, № 458, 4074, Иркутский бассейн, Иркутская обл., Боханский р-н правобережье р. Ангары, участок "Толстый Мыс", 15 км ниже с. Усть-Балей. Черемховская свита, нижняя или средняя юра. Platyperlidae: *Platyperla platypoda* (1 n). *Perlomorpha* inc. sed.: *Perlisca aufuga* Sinitsh. (3 n). Mesoleuctridae: *Mesoleuctra gracilis* (14 n). Perlariopseidae: *Dicronemoura martynovae* (Kolosl.) (1 im).

33. Тыпкучи. Кол. ПИН, № 4073. Восточное Забайкалье, Читинская обл., Приаргунский р-н, южная часть Абагайтуйской впадины, участок Тыпкучи, скв. 3710, гл. 155–183 м. Приаргунская (?) свита, верхняя юра. Siberioperlidae: *Siberioperla undulata* sp. nov. (3 im, 2 n).

34. Уда. Кол. ПИН, № 1740, 2022, 3053. Центральное Забайкалье, Бурятская АССР, Еравненский р-н, правый берег р. Уды, между улусами Улай-Майло и Ашей. Удинская свита, верхняя юра. Siberioperlidae: *Siberioperla scobloi* (1 im, 2 n). *Perlomorpha* inc. sed.: *Chloroperloides fusiformis* Sinitsh. (1 n). Baleyopterygidae: *Udopteryx complicata* Sinitsh. (3 im, 1 n).

35. Усть-Балей. Кол. ПИН, № 443, 509, 515, 722, 1082, 1604, 1670 1873, 2375. Иркутский бассейн, Иркутская обл., Олонковский р-н, правый берег р. Ангары, ниже устья р. Балей и дер. Усть-Балей в двух расположенных близко друг от друга точках – выше Алешиной пади и на мысе Содомском. Черемховская свита (верхняя часть) нижняя или средняя юра. Platyperlidae: *Platyperla platypoda* (87 n). *Perlomorpha* inc. sed.: *Perlisca aufuga* (4 n). Mesoleuctridae: *Mesoleuctra gracilis* (167 n). Perlariopseidae: *Mesonemoura maaki* Br., Rdtb., Gglb. (1 im). Baleyopterygidae: *Baleyopteryx orthoclada* Sinitsh. (1 im).

36. Холболжин. Кол. ПИН, № 1810. Западное Забайкалье, Бурятская АССР, Мухоршибирский р-н, с. Холболжин. Ичетуйская свита, нижняя или средняя юра. Siberioperlidae: *Siberioperla lacunosa* (1 n). *Perlomorpha* inc. sed.: *Perlomimus multus* Sinitsh. (64 n).

37. Худога. Кол. ПИН, № 2363, 3051. Западное Забайкалье, Бурятская АССР, Джидинский р-н, бассейн р. Ичетуй, водораздел падей Худога и Правый Самхак. Ичетуйская свита, нижняя или средняя юра. Siberioperlidae: *Siberioperla lacunosa* (7 im).

38. Черемза. Кол. ПИН, № 2009. Кузнецкий бассейн, Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, правый берег р. Черемзы, скв. 21, гл. 112,0–117,4 м. Осиновская свита (нижняя подсвита), нижняя юра или начало средней юры. Mesoleuctridae: *Mesoleuctra tibialis* Sinitsh. (3 n), *M. gigantea* Sinitsh. (1 n).

39. Черный Этап-I (Лягушье). Кол. ПИН, № 1068, 1842, 2245, 2386, 2791. Кузнецкий бассейн, Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, левый берег р. Томи выше бывшего с. Черный Этап, канавы 76, 78, 81, 82, 83. Абашевская (верхняя часть, канавы 81, 82, 83) и осиновская (нижняя часть, канавы 76, 78) свиты, конец нижней юры или начало средней юры. Platyperlidae: *Platyperla platypoda* (45 n, обе свиты). Mesoleuctridae: *Mesoleuctra gracilis* (более 500n, обе свиты), *M. gigantea* (4n, абашевская свита). Baleyopterygidae: *Baleyopteryx orthoclada* (8 im и 2n, обе свиты).

40. Эрдем. Кол. ПИН, № 2023. Западное Забайкалье, Тугнуйская депрессия, Эрдемский участок, скв. 316, гл. 145–149 м. Ичетуйская свита, нижняя или верхняя юра. Siberioperlidae: *Siberioperla lacunosa* (2 n).

41. Юрта. Кол. ПИН, № 1843. Кузнецкий бас., Кемеровская обл., Ленинск-Кузнец-

кий р-н, окр. с. Юрта, скв. 32, гл. 34,8 м. Абашевская свита (верхняя часть), нижняя или средняя юра. *Platyperlidae*: *Platyperla platypoda* (2n). *Mesoleuctridae*: *Mesoleuctra gracilis* (2n).

Средняя Азия и Казахстан

42. Караганда (Дубовка). Кол. ПИН, № 458, 1391, 1419. Центральный Казахстан, Карагандинская обл., Верхне-Сокурская мульда, район пос. Дубовка, скв. 21, гл. 329 м; скв. 62, гл. 27 м. Дубовская свита, нижняя или средняя юра. *Platyperlidae*: *Platyperla platypoda* (2n). *Mesoleuctridae*: *Mesoleuctra gigantea* (2n).

43. Каратау. Кол. ПИН, № 2066, 2239, 2384, 2784, 2904, 2997. Южный Казахстан, Чимкенская обл., Алгабасский р-н, близ дер. Михайловка (Аулие). Карабастауская свита, верхняя юра. *Perlariopseidae*: *Perlariopsis mediana* sp. nov. (2im), *P. martynovi* sp. nov. (2im); *Karanemoura abrupta* sp. nov. (3im), *K. divaricata* sp. nov. (3im). *Baleopterugidae*: *Udopteryx expansa* Sinitsh. (4 im).

44. Кызыл-Кия. Кол. ПИН, № 1059. Киргизская ССР, Ошская обл., 11 км от ст. Кызыл-Кия, Учкурганское месторождение, в районе бывших французских разработок. Нижняя юра. *Perlariopseidae*: *Dicronemoura turanica* (Mart.) (1 im).

45. Сай-Сагул. Кол. ПИН, № 2032, 2345, 2389, 3073. Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, местонахождение Сай-Сагул. Согульская свита, нижняя или средняя юра. *Perlariopseidae*: *Perlariopsis gravis* sp. nov. (1im); *Karanemoura brevis* sp. nov. (5 im), *Fritaniopsis inflata* sp. nov. (8 im); *Perlariopseidae* inc. sed. (7 im).

46. Согюты. Кол. ПИН, № 371, 2903. Киргизская ССР. Тонский р-н, северный берег оз. Иссык-Куль, правый борт долины Ак-сай, немного к востоку от старой шахты. Джильская свита, нижняя юра. *Perlariopseidae*: *Karanemoura distalis* sp. nov. (16 im).

47. Тургайская впадина. Кол. ПИН, № 718, 1276. Тургайская впадина. Западный Казахстан, Кустанайская обл., скв. 1332, гл. 120,6 м. Кушмурунская свита, нижняя или средняя юра. *Platyperlidae*: *Platyperla rigida* sp. nov. (3n).

48. Шураб-II. Кол. ПИН, № 53,169, 1057, 2068. Таджикская ССР, Исфаринский р-н, окр. г. Шураб, Промежуточное поле, канава 63. Согульская свита, нижняя или средняя юра. *Perlariopseidae*: *Mesotaeniopteryx elongata* Mart. (2im, канава 63), *M. splendida* Mart. (2 im, канава 63), *M. klapaleki* Mart. (1 im, канава 63). *Mesoleuctridae*: *Mesoleuctra exserta* sp. nov. (5 n, промежуточное поле), *M. quadrata* sp. nov. (2 n, промежуточное поле).

Монголия

49. Бахар. Кол. ПИН, № 3791. Центральная Монголия, Баян-Хонгорский аймак, около 12 км к северо-востоку от г. Цэцэн-ула, обн. 208/4 и 275/1. Бахарская свита, нижняя или средняя юра. *Perlariopseidae*: *Perlariopsis fidelis* sp. nov. (5 im, обн. 208/4, 275/2); *Mesotaeniopteryx sinitsae* sp. nov. (4 im, обн. 275/1).

50. Баян-Тэг. Кол. ПИН, № 4023. Центральная Монголия, Увэр-Хангайский аймак, карьер Баян-Тэг, севернее хребта Ушугийн, обн. 291/4. Средняя юра. *Baleopterugidae*: *Plutopteryx beata* Sinitsh. (около 1000 im, 20 n).

51. Джаргалант. Кол. ПИН, № 3793. Западная Монголия, Кобдосский аймак, Жаргалантское угольное месторождение, юго-восточнее предгорья хр. Джергаланту, обнажения по ключу Боро-Булак и открытые угольные выработки. Жаргалантская свита, нижняя или средняя юра. *Mesoleuctridae*: *Mesoleuctra gracilis* (80 n).

52. Дулан-Богд. Кол. ПИН, № 4026. Центральная Монголия, Баян-Хонгорский аймак, хр. Дулан-Богд, северный склон Их-Богдо, южнее озера Орог-Нур. Бахарская свита, нижняя или средняя юра. *Platyperlidae*: *Platyperla propeta* sp. nov. (1 n).

53. Ошин-Боро-Удзюр-Ула. Кол. ПИН, № 3792. Западная Монголия, Кобдосский аймак, гряда Ошин-Боро-Удзюр-Ула, к юго-востоку от озера Хара-Ус-Нур. Жаргалантская свита, нижняя или средняя юра. *Perlomorpha* inc. sed.: *Trianguliperla orbiculata* Sinitsh. (2 n). *Mesoleuctridae*: *Mesoleuctroides latus* Sinitsh. (2 n).

54. Тушилга. Кол. ПИН, № 4024. Восточная Монголия, Восточно-Гобийский аймак, в 1,5 км юго-западнее сомона Сайн-Шанд, г. Тушилга. Хамархубуринская свита, нижняя или средняя юра. *Platyperlidae*: *Platyperla admissa* sp. nov. (4 n). *Perlariopseidae*: *Meso-taeniopteryx turgida* sp. nov. (1 im).

55. Холбо-Хонгор. Кол. ПИН, № 4025. Восточная Монголия, Восточно-Гобийский аймак, 16 км юго-восточнее Ихэ-Боро-Ундур-Обо и 100 км юго-восточнее Дархана, 30 км северо-восточнее Джаргалана. Уланэрэгская свита, верхняя юра. *Valeopterygidae*: *Valeopteryx urocornis* sp. nov. (6 n).

56. Хонгор-Обо. Кол. ПИН, № 3510. Восточная Монголия, Средне-Гобийский аймак, в районе Цаган-Дэлгэр сомона, западнее бригады Замын-Улаан-Худук, в местности Хонгор-Обо. Дороготская свита, верхняя юра. *Siberioperlidae*: *Siberioperla longipes* sp. nov. (64n).

57. Хоутийн-Хотгор. Кол. ПИН, № 3688. Восточная Монголия, Средне-Гобийский аймак, 23 км юго-западнее сомона Баян-Жаргалан, обн. 296/17. Уланэрэгская свита, верхняя юра. *Siberioperlidae*: *Siberioperla abbreviata* sp. nov. (3im, 1n). *Perlariopseidae*: *Perlariopsis basalis* sp. nov. (12im), *P. terna* sp. nov. (1im); *Karanemoura desiliens* sp. nov. (3im), *K. appropinquata* sp. nov. (1im). 30 экз. (№ 3688/198–228) более мелких веснянок определить не удалось.

Мел

Сибирь (Забайкалье)

58. Байса Кол. ПИН, № 1008, 1668, 1989, 3064. Западное Забайкалье, Бурятская АССР, Еравненский р-н, Зазинская впадина, зона впадин Витимского нагорья, левый берег р. Витим в 9 км ниже устья р. Байсы. Зазинская свита, нижний мел. *Perlariopseidae*: *Accretionemoura grata* sp. nov. (1im). *Valeopterygidae*: *Baissoleuctra irinae* sp. nov. (1im), *B. sparsa* sp. nov. (1im).

59. Волчья. Кол. ПИН, № 4043. Восточное Забайкалье, Читинская обл., Балейский р-н, правый берег р. Унды, гора Волчья, в 3 км выше с. Казаковка, обн. № 119/2. Балейская свита, нижний мел. *Leuctridae*: *Lycoleuctra lupina* sp. nov. (2n).

60. Дая. Кол. ПИН, № 3063. Восточное Забайкалье, Читинская обл., Шелопугинский р-н, Ундино-Даинская впадина в Ундино-Даинской депрессионной зоне, левый берег р. Дая, выше устья пади Шивия. Балейская свита, нижний мел. *Siberioperlidae*: *Uroperla daja* sp. nov. (1n). *Perlomorpha* inc. sed.: *Perlitodes aenigmaticus* sp. nov. (1n). *Chloroperlidae*: *Dipsoperla serpentis* sp. nov. (2n). *Taeniopterygidae*: *Positopteryx dubia* sp. nov. (1im). *Nemouridae*: *Nemourisca diligens* sp. nov. (3n). *Leuctridae*: *Lycoleuctra lupina* sp. nov. (2n).

61. Карабон. Кол. ПИН, № 1847. Восточное Забайкалье, Читинская обл., Калганский р-н, левый борт пади Карабон (308, циклит 3). Верхняя часть тургинской (?) свиты, нижний мел. *Siberioperlidae*: *Uroperla karabonensis* sp. nov. (13n).

62. Оловская впадина. Кол. ПИН, № 4072. Восточное Забайкалье, Читинская обл., Чернышевский р-н, Оловская впадина, скв. 560, гл. 340 м. Укурейская свита, нижний мел. *Siberioperlidae*: *Flexoperla recusata* sp. nov. (2n).

63. Онохой. Кол. ПИН, № 4099. Восточное Забайкалье, Читинская обл., Приаргунский р-н, левобережье р. Аргуни, левый борт пади Онохой (обн. 249). Гадымбойская свита (нижняя часть), нижний мел. Фрагмент крыла мелкой веснянки неясного систематического положения.

64. Савина. Кол. ПИН, № 1858. Восточное Забайкалье, Читинская обл., Балейский р-н, левый берег р. Унды, правый борт пади Савина, обн. 5023, сл. 2; 9,5 м от подошвы слоя. Балейская свита, нижний мел. *Perlomorpha* inc. sed.: *Savina laeta* sp. nov. (1n).

65. Унда. Кол. ПИН, № 1745, 1849, 1857, 3015. Восточное Забайкалье, Читинская обл., Балейский р-н, обн. 64/9 — левый берег р. Унды в 0,5 км выше с. Жидка; обн. 63/4 — правый берег р. Унды, в 2 км выше с. Жидка, распадок Змеиный. Балейская свита, нижний мел. *Taeniopterygidae*: *Positopteryx dubia* sp. nov. (2im, обн. 64/9). *Chloroperlidae*: *Dipsoperla serpentis* sp. nov. (1n, обн. 63/4).

66. Усть-Кара. Кол. ПИН, № 2100. Восточное Забайкалье, Читинская обл., Сретенский р-н, Шилкинская депрессионная зона, Усть-Карская впадина, левый берег р. Шилки, в 150 км от устья пади Кара, обн. 150/16. Устькарская свита, нижний мел. *Siberioperlidae*: *Uroperla daja* sp. nov. (22n).

67. Чалуниха. Кол. ПИН, № 4042. Восточное Забайкалье, Читинская обл., Балейский р-н, правый берег р. Унды, в 500 м от кладбища с. Жидка, южный склон г. Чалуниха, обн. 65/1, 65/4, 65/10. Балейская свита, нижний мел. *Siberioperlidae*: *Flexoperla flexuosa* sp. nov. (11m, 42n).

68. Шевья. Кол. ПИН, № 3795. Восточное Забайкалье, Читинская обл., Чернышевский р-н, правый берег р. Куэнги, между пос. Укурей и с. Шевья, точка 10, сл. 3. Укурейская свита, нижний мел. *Perlomorpha* inc. sed.: *Pectinoperla notabilis* sp. nov. (1m). Кроме того, имеются обрывки крыльев мелкой веснянки (№ 3795/1134).

Монголия.

69. Гурван-Эрэний-Нуру. Кол. ПИН, № 3149, 3062. Западная Монголия, Гоби-Алтайский аймак, западная часть Ихэснурской котловины, хр. Гурван-Эрэний-Нуру. Гурванэрэнская свита, нижний мел. *Taeniopterygidae*: *Gurvanopteryx effeta* Sinitsh. (1m), *G. impleta* Sinitsh. (1m).

70. Мянгад. Кол. ПИН, № 3152. Западная Монголия, Кобдоский аймак, 8 км севернее сомона Мянгад. Гурванэрэнская свита, нижний мел. *Siberioperlidae*: *Uroperla lacerata* (?) sp. nov. (1n).

71. Холботу-Гол. Кол. ПИН, № 3147. Центральная Монголия, Баян-Хонгорский аймак, хр. Баян-Цаган-Ула, севернее г. Цэцэн-Ула, в верховьях р. Холботу-Гол, обн. 197/30. Ундурухинская свита, нижний мел. *Perlariopseidae*: *Accretionemoura radiata* sp. nov. (1m).

72. Хутэл-Хара. Кол. ПИН, № 3965. Восточная Монголия, Восточно-Гобийский аймак, у подножия г. Хутэл-Хара, приблизительно в 70 км юго-восточнее аймака Сайн-Шанд, обн. 300/1. Цаганцабская свита, нижний мел. *Siberioperlidae*: *Uroperla lacerata* sp. nov. (14n). *Perlomorpha* inc. sed.: *Trianguliperla quassa* sp. nov. (9n). *Perlariopseidae* inc. sed. (1m; N 3965/477).

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР ИСКОПАЕМЫХ ВЕСНЯНОК

Мировая фауна ископаемых веснянок насчитывает в настоящее время 158 видов, 68 родов, объединенных в 17 семейств. Большая их часть приходится на мезозойское время (108 видов, 43 рода, 11 семейств), в палеозое их почти втрое меньше (34 вида, 18 родов, 5 семейств), а в кайнозое почти вдвое меньше, чем в палеозое (16 видов, 8 родов, 5 семейств). В палеозое веснянки были представлены всеми тремя подотрядами, причем ни один из них не доминирует (*Perloperleina* — 10 видов, 5 родов, 2 семейства; *Perlina* — 10 видов, 6 родов, 3 семейства; *Nemourina* — 14 видов, 7 родов одного семейства). В мезозое и кайнозое *Perloperleina* отсутствуют, а немуриновые (в мезозое 69 видов, 25 родов, 6 семейств; в кайнозое соответственно 13, 5, 3) явно преобладают над перлиновыми (в мезозое — 37 видов, 16 родов, 5 семейств; в кайнозое — 3, 3, 2).

Большинство видов (88) ископаемых веснянок известно по имаго, многие — по изолированным передним крыльям, по нимфам известно 59 видов, но к ним относятся наиболее массовые. Для 11 видов описаны нимфы и имаго, среди этих видов также встречаются массовые формы.

Ниже описываются 77 новых видов, 26 родов и 2 семейства. Подробная этикетка к местонахождениям для голотипов не приводится, указывается лишь название местонахождения в соответствии со списком, приведенным выше. Рубрики "родовой состав"

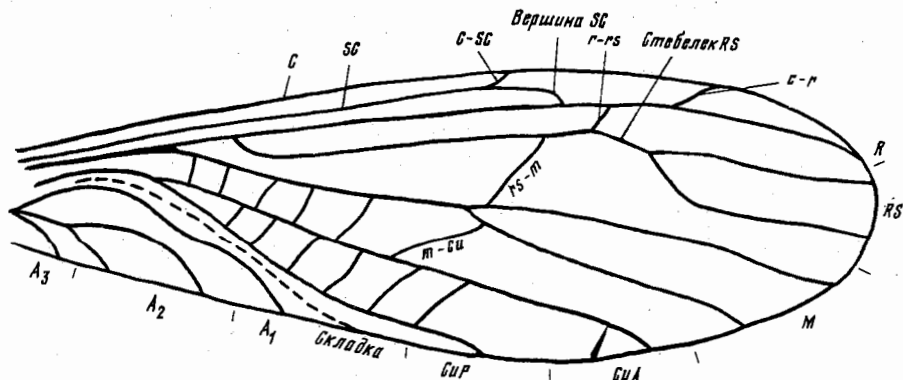


Рис. 1. Схема обозначений жилкования крыла веснянки

и "видовой состав" опущены, поскольку для каждого семейства или рода перечисляются все известные роды и соответственно виды. Большинство видов известны из одного местонахождения, сведения о котором приводятся при голотипе, поэтому рубрика "распространение" опущена.

В описаниях использованы обозначения жилкования, показанные на рис. 1.

О Т Р Я Д PERLIDA (= PLECOPTERA) LATREILLE, 1802

ПОДОТ Р Я Д PERLOPSEINA MARTYNOV, 1940

Permoplecoptera: Мартынов, 1940, с. 31.

Веснянки от средних до крупных размеров с антеннами, состоящими из длинных члеников (длина членика в 3–6 раз превышает их ширину). Передний край переднего крыла выпуклый либо прямой, RS трех-пятыветвистый. В кубитальном поле многочисленные поперечные жилки, могут быть дополнительные поперечные r-rs и rs-m, CuA трехветвистая, гребенчатая назад, реже двуветвистая, CuP короткая. Лапки с длинными I и III члениками и укороченным II.

С Е М Е Й С Т В О PERLOPSEIDAE MARTYNOV, 1940

Perlopsididae: Мартынов, 1940, с. 31.

Perlopseidae: Шаров, 1962, с. 136.

Д и а г н о з. Имаго. Веснянки от средних до крупных размеров, с нормально развитыми крыльями, длинными антеннами, стройным телом и короткими церками. В срединной трети антенн длина члеников в 4–6 раз превышает их ширину. Передний край переднего крыла прямой, SC значительно длиннее половины длины крыла. Жилкование богатое: RS четырех-пятыветвистый, основания стволы R и M соединяются, CuA трехветвистая, гребенчатая назад. В костальном поле не менее 6 поперечных жилок, могут быть дополнительные r-rs и rs-m. Ноги тонкие, длинные.

Р о д *Perlopsis* Martynov, 1940

Perlopsis: Мартынов, 1940, с. 31.

Т и п о в о й в и д — *P. filicornis* Martynov, 1940; нижняя пермь Приуралья.

Д и а г н о з. Имаго. Переднеспинка поперечная, немного короче головы. Передняя нога короче тела.

Perlopsis filicornis Martynov, 1940

P. filicornis: Мартынов, 1940, с. 31, рис. 32, 33. Шаров, 1962, с. 136, рис. 347. Расницын, 1980б, с. 155, рис. 79.

Г о л о т и п — ПИН, № 99/21, прямой отпечаток почти целого имаго; Чекарда, кошелевская свита.

О п и с а н и е (рис. 2). Имаго. На передних крыльях *c-sc* впадает в *C* проксимальнее вершины *SC*, впадающей в *R* почти на уровне *r-rs*. *RS* четырехветвистый, концевая вилка *RS* широкая и короткая, *RS* ветвится дистальнее *rs-m*. На вершине крыла имеется дополнительная *r-rs*. *A*₁ простая, почти прямая, *A*₂ трехветвистая, *A*₃ простая, дугообразно изогнута. I членик задней лапки немного длиннее III, II примерно в 2,5 раза короче I.

Р а з м е р ы (мм): длина тела 13–15, длина переднего крыла 15–16, длина заднего крыла 13–14.

М а т е р и а л. Кроме голотипа из того же местонахождения около 60 экз. имаго из коллекций 118, 168, 212 и большая часть из коллекции 1700.

Perlopsis oppressa Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1.

Н а з в а н и е вида от *oppressus* (лат.) — заглушенный.

Г о л о т и п — ПИН, № 1700/431, прямой и обратный отпечатки почти целого имаго; Чекарда, кошелевская свита.

О п и с а н и е (рис. 3). Имаго. На передних крыльях *RS* пятиветвистый, *SC* впадает в *R* почти на уровне *r-rs*; *c-sc* длинная, впадает в *C* значительно проксимальнее вершины *SC*. Первое ветвление *RS* дистальнее *r-rs*, концевая вилка *RS* короткая и широкая. Между *RS* и *M* может быть 3 поперечных жилки, в первом развилке одна поперечная. На задних крыльях *c-sc* впадает в *C* дистальнее вершины *SC*, впадающей в *R* почти на уровне *r-rs*. *RS* ветвится дистальнее *r-rs*, его передняя ветвь дважды дихотомически делится. I и III членики задней лапки почти равны по длине, II почти в 2 раза короче I.

Р а з м е р ы (мм): длина тела 16,5–17,0, длина переднего крыла 19,5, длина заднего крыла 17,5–18,0.

С р а в н е н и е. От типового вида отличается большими размерами и пятиветвистым *RS*.

З а м е ч а н и я. На передних крыльях голотипа наблюдается некоторая изменчивость в жилковании. На левом крыле первый развилок *RS* проксимальнее, а на правом (как и на экз. № 1700/3416) — дистальнее *r-rs*.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, из того же местонахождения 6 паратипов № 1700/1213, 1220, 1244а, 3416, 3418, 3424 (имаго).

Perlopsis calamitosa Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. I, фиг. 2.

Н а з в а н и е вида от *calamitosus* (лат.) — глубоко несчастный.

Г о л о т и п — ПИН, № 1700/1222, прямой и обратный отпечатки переднего крыла без основания; Чекарда, кошелевская свита.

О п и с а н и е (рис. 4). Имаго. На передних крыльях *c-sc* впадает в *C* проксимальнее вершины *SC*, впадающей в *R* между двумя *r-rs*. *RS* четырехветвистый, ветвится дистальнее *r-rs*, его концевая вилка узкая и длинная. II членик передней лапки почти в 2 раза короче I.

Р а з м е р ы (мм): длина тела 8–9 мм, длина переднего крыла 11,5–12,0, длина заднего крыла 10,0–10,5.

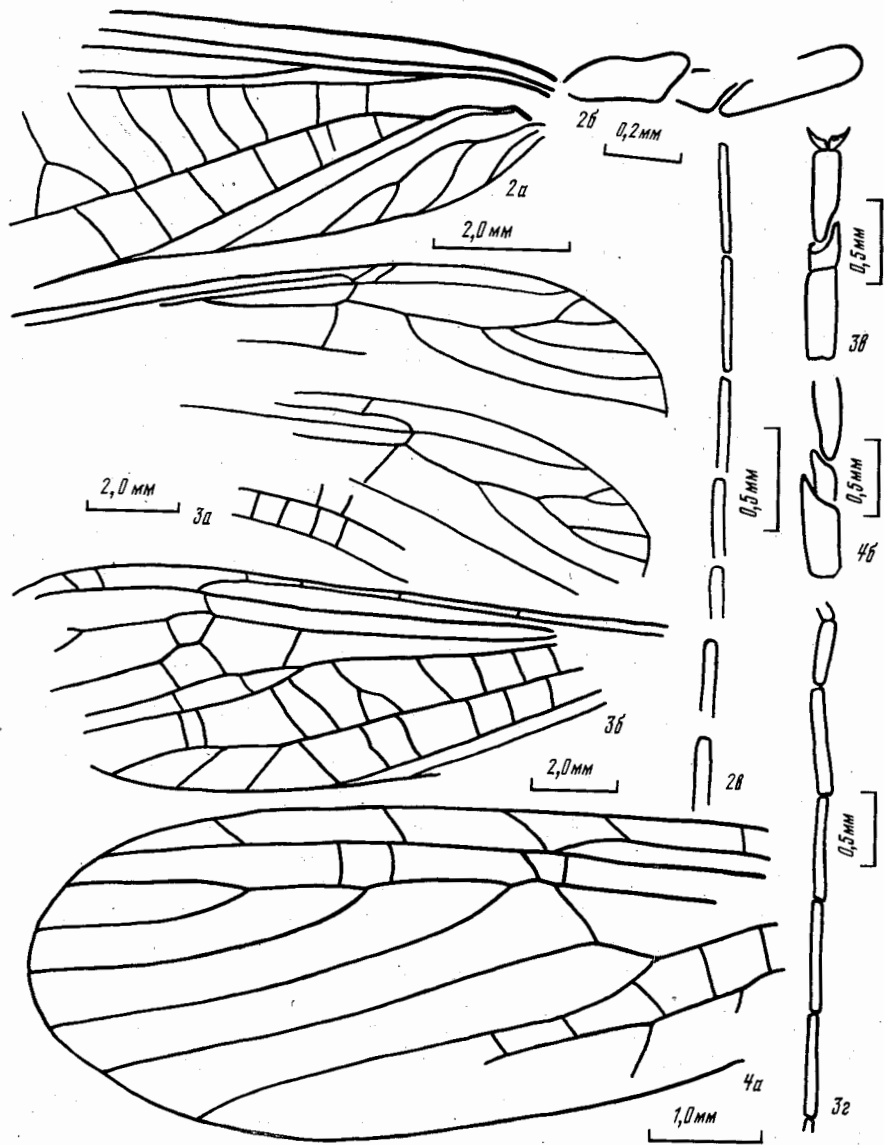


Рис. 2-4. Представители рода *Perlopsis*

2 — *P. filicornis* Mart.: а — основание переднего крыла, экз. ПИН, № 1700/3414, б-в — голотип ПИН, № 99/21; б — передняя лапка, в — фрагмент антенны; 3 — *P. oppressa* sp. nov.: а — голотип ПИН, № 1700/431, фрагменты переднего и заднего крыльев, б — паратип ПИН, № 1700/3416, основание переднего крыла, в-г — паратип ПИН, № 1700/1213; в — задняя лапка, г — фрагмент антенны; 4 — *P. calamitosa* sp. nov.: а — голотип ПИН, № 1700/1222, переднее крыло, б — паратип ПИН, № 1700/3419, Чекарда, кошелевская свита

С р а в н е н и е. От двух предыдущих видов отличается меньшими размерами, длинной и узкой концевой вилкой RS.

М а т е р и а л. Кроме голотипа из того же местонахождения 9 паратипов № 1700/1202, 1246, 1256, 3163, 3396, 3406, 3419, 3421, 3383.

Palaeoperlidae: Шаров, 1961, с. 227. Шаров, 1962, с. 134.

Д и а г н о з. Имаго. Мелкие и средней величины веснянки с нормально развитыми крыльями и длинными антеннами. Передний край переднего крыла выпуклый. В костальном поле 6 и более поперечных жилок, в том числе 2 или более поперечных в птеростигмальном поле. SC немного длиннее половины длины крыла, RS трех-четырёхветвистый; основания стволов R и M не соединяются, CuA двухветвистая. Медиальное поле широкое. Длина члеников антенн в их срединной части примерно в 3 раза превышает ширину.

Н и м ф а. Крыловые чехлы короткие, первые два членика лапок короткие, вместе взятые примерно в 2,5 раза короче III. Членики антенн длинные, как у имаго.

С р а в н е н и е. По имаго резко отличается от Perlipseidae выпуклым передним краем переднего крыла, несливающимися стволами R и M.

Р о д Palaeoperla Sharov, 1961

Palaeoperla: Шаров, 1961, с. 227. Шаров, 1962, с. 134.

Т и п о в о й в и д — *P. exacta* Sharov, 1961; верхняя пермь Кузбасса.

Д и а г н о з. Имаго. Мелкие веснянки; передний край переднего крыла слегка выпуклый. Костальное поле в области вершинной трети SC уже субкостального. RS четырехветвистый; развилка M и первый развилка CuA почти на одном уровне.

Н и м ф а. Вершины крыловых зачатков заострены. Длина брюшка в 2,5 раза превышает длину груди. Длина тела в 2,6 раза превышает длину задней ноги. Задняя голень почти в 2 раза длиннее лапки.

Palaeoperla exacta Sharov, 1961

P. exacta: Шаров, 1961, с. 227, рис. 166; табл. 17, фиг. 110. Шаров, 1962, с. 134, рис. 345.

Г о л о т и п — ПИН, № 600/505, прямой и обратный отпечатки почти целого переднего крыла; Калтан, кузнецкая свита.

О п и с а н а по двум отпечаткам передних крыльев из кузнецкой свиты (верхняя пермь) Кузбасса (Калтан). К этому же виду мы относим еще один экземпляр № 1197/342 (рис. 5) из того же местонахождения, определенный в работе А.Г. Шарова (1961) как *Palaeotaeniopteryx elegans* Sharov. Идентификация основана на сходстве в строении антенн нимфы *P. prisca* (рис. 6) и имаго (№ 1197/342).

Palaeoperla prisca Sharov, 1961

P. prisca: Шаров, 1961, с. 228, рис. 167, 168; Табл. 17, фиг. 111, 112. Шаров, 1962, с. 135, рис. 346.

Г о л о т и п — ПИН, № 600/495, прямой и обратный отпечатки почти целой нимфы; Калтан, кузнецкая свита.

О п и с а н а по 6 остаткам нимф из кузнецкой свиты (верхняя пермь) Кузбасса (Калтан).

Palaeoperla perfracta Sinitschenkova, sp. nov.

Название вида от *perfractus* (лат.) — разбитый.

Г о л о т и п — ПИН, № 3700/7, прямой и обратный отпечатки фрагмента переднего крыла; Ново-Александровка, верхнетатарский подъярус.

О п и с а н и е (рис. 7). Имаго. На переднем крыле с-сc расположена значительно проксимальнее вершины SC, которая впадает в R дистальнее r-rs; rs-m впадает в RS немного проксимальнее r-rs. Задняя ветвь CuA с короткой концевой вилкой.

Р а з м е р ы (мм): длина переднего крыла около 10.

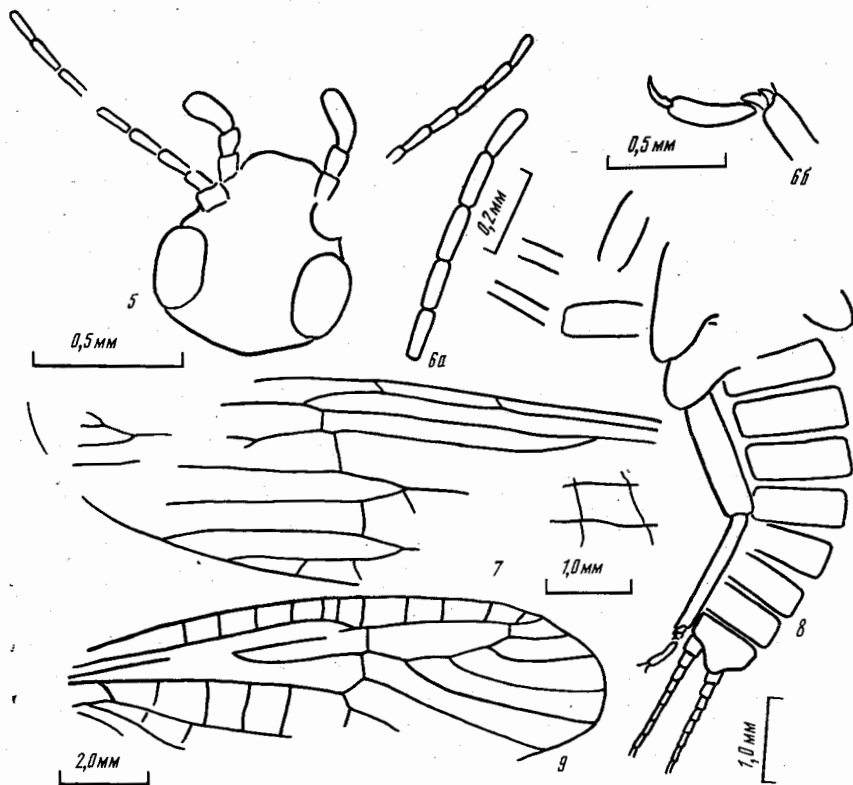


Рис. 5-9. Представители семейства Palaeoperlidae

5 - *Palaeoperla exasta* Sharov, экз. ПИН, № 1197/342, голова имаго; 6 - *P. prisca* Sharov, экз. ПИН, № 1197/876: а - фрагмент антенны, б - средняя лапка, Калтан, кузнецкая свита; 7 - *P. refracta* sp. nov., голотип ПИН, № 3700/7, переднее крыло, Ново-Александровка, верхнетатарский подъярус; 8 - *Permoleuctropsis gracilis* Mart., голотип ПИН, № 100/15, нимфа, Каргала, большекинельская, или аманакская свита; 9 - *Properla tungussica* Sharov, голотип ПИН, № 1699/1, переднее крыло, Пелятка пеляткинская свита

С р а в н е н и е. От типового вида отличается дистальным впадением SC в R и наличием концевой вилки на задней ветви CuA.

М а т е р и а л. Голотип.

Р о д *Permoleuctropsis* Martynov, 1937

Permoleuctropsis: Мартынов, 1937б, с. 34.

Т и п о в о й в и д - *P. gracilis* Martynov, 1937; верхняя пермь Южного Урала.

Д и а г н о з. Нимфа. Вершины крыловых зачатков широко закруглены. Длина брюшка почти в 2 раза превышает длину груди. Длина тела превышает длину задней ноги менее чем в 2 раза. Задняя голень почти в 2,5 раза длиннее лапки.

С р а в н е н и е. Отличается от *Palaeoperla* широко закругленными вершинами крыловых чехлов и более длинными ногами.

Permoleuctropsis gracilis Martynov, 1937

P. gracilis: Мартынов, 1937б, с. 34, рис. 14. Шаров, 1962, с. 138.

Г о л о т и п - ПИН, № 100/15, прямой отпечаток фрагмента нимфы (без передней части тела); Каргала, большекинельская или аманакская свита.

О п и с а н и е (рис. 8). Нимфа. Длина задних бедер почти в 4 раза превышает их ширину. Длина члеников антенн примерно в 6 раз превышает их ширину. Задний край X тергита брюшка вытянут и закруглен на вершине выступа. В основании церков длина члеников почти равна их ширине, длина остальных члеников вдвое превышает их ширину.

Р а з м е р ы (мм): длина тела нимфы около 7.

З а м е ч а н и я. При переизучении голотипа удалось отпрепарировать его так, что хорошо стали видны антенны, крыловые чехлы и задние ноги. При первоописании заднее бедро принималось, по-видимому, за задний крыловой зачаток, поэтому зачатки изображались длинными, что не соответствует действительности. Наличие длинных члеников антенн и коротких крыловых зачатков позволили отнести *P. gracilis* к семейству Palaeoperlidae.

В работе А.В. Мартынова (1937) и на этикетке отмечены прямой и обратный отпечатки голотипа. Вероятно, обратный отпечаток утрачен, нам удалось найти и переизучить лишь прямой.

М а т е р и а л. Голотип.

Р о д *Properla* Sharov, 1961

Properla: Sharov, 1961, p. 298.

Т и п о в о й в и д — *P. tungussica* Sharov, 1961; верхняя пермь Тунгусского бассейна.

Д и а г н о з. Имаго. Мелкие веснянки. Передний край переднего крыла сильно выпуклый. Костальное поле в области вершинной трети SC шире субкостального, RS четырехветвистый.

С р а в н е н и е. От *Palaeoperla* отличается сильно выпуклым передним краем переднего крыла и широким костальным полем.

Properla tungussica Sharov, 1961

P. tungussica: Sharov, 1961, p. 298.

Г о л о т и п — ПИН, № 1699/1, прямой отпечаток почти целого переднего крыла; Пелятка, пеляткинская свита.

О п и с а н и е (рис. 9). Имаго. На переднем крыле в костальном поле 11 поперечных, в том числе 5 дистальнее вершины SC, впадающей в R немного проксимальнее r-rs; на вершине крыла имеется дополнительная r-rs; rs-m соединяется с RS немного проксимальнее r-rs.

Р а з м е р ы (мм): длина переднего крыла около 11 мм.

З а м е ч а н и я. Статья А.Г. Шарова (Sharov, 1961), в которой впервые упоминается *Properla tungussica*, представляет собой тезисы доклада, где очень кратко указаны некоторые отличительные признаки этой веснянки. Ни точное местонахождение, ни коллекционный номер не приведены, но сказано, что он происходит из Тунгусского бассейна. В коллекции ПИН АН СССР, с которой работал Шаров, имеется всего два остатка веснянок из перми Тунгусского бассейна, из которых только экземпляр № 1699/1 является остатком крыла имаго. В черновиках Шарова нашлись неопубликованные рисунки к цитированной выше работе. Среди них рисунок крыла веснянки из Тунгусского бассейна, полностью совпадающий с экз. № 1699/1. Поэтому нет никаких сомнений, что именно для этой веснянки Шаров предложил название *Properla tungussica*.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Kargaloperla* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода от местонахождения Каргала и рода *Perla*.

Типовой вид — *K. exuperata* sp. nov.; верхняя Пермь Южного Урала.

Д и а г н о з. Имаго. Веснянки средних размеров. Передний край переднего крыла сильно выпуклый; костальное поле в области вершинной трети SC шире субкостального. RS трехветвистый, CuA двухветвистая.

С р а в н е н и е. От *Palaeoperla* отличается трехветвистым RS, двухветвистой CuA и широким костальным полем. Наличие сильно выпуклого переднего края переднего крыла и широкого костального поля сближает *Kargaloperla* с *Properla*, от которой отличается трехветвистым RS.

Kargaloperla exuperata Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от *exuperatus* (лат.) — побежденный.

Г о л о т и п — ПИН, № 199/135 (136), прямой и обратный отпечатки почти целого переднего крыла без основания; Каргала, большекиньельская или аманакская свита.

О п и с а н и е (рис. 10). Имаго. На переднем крыле SC впадает в R почти на уровне r-rs; в костальном поле не менее 7 поперечных жилок, в том числе не менее 3 в птеростигмальной области. На вершине крыла имеется добавочная r-rs; rs-m впадает в RS немного проксимальнее r-rs. Добавочная rs-m расположена несколько дистальнее первого развилка RS. Между M и CuA не менее 5 поперечных жилок.

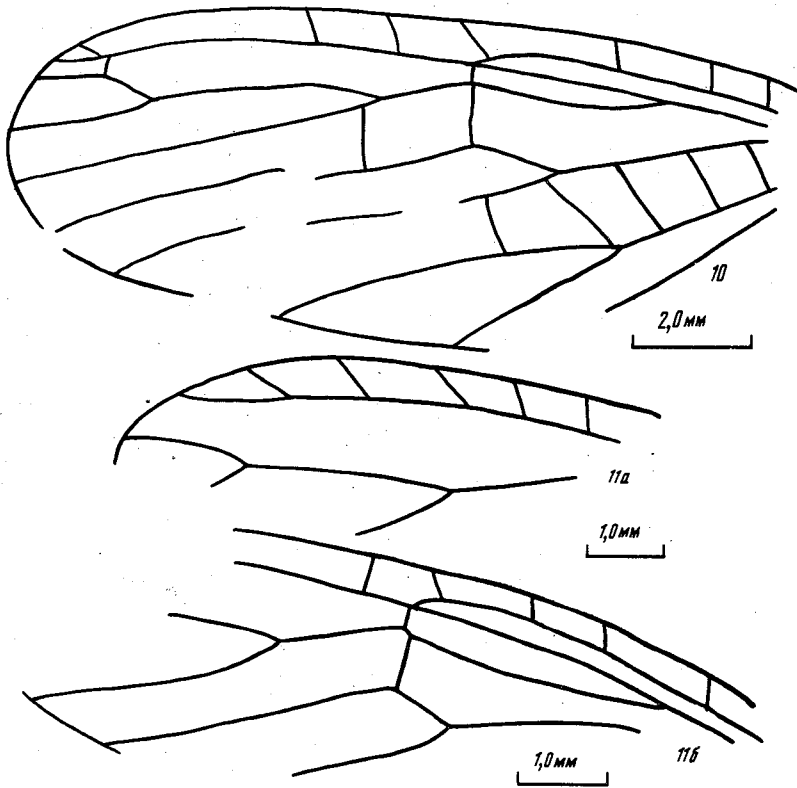


Рис. 10–11. Представители рода *Kargaloperla*

10 — *K. exuperata* sp. nov., голотип ПИН, № 199/135 (136), переднее крыло, Каргала, большекиньельская, или аманакская, свита; 11 — *K. avulsa* sp. nov.; а — голотип ПИН, № 2781/12, переднее крыло, б — паратип ПИН, № 2781/13, переднее крыло, Караунгир, акколканская свита

Размеры (мм): длина переднего крыла около 14,5.
Материал. Голотип.

Kargaloperla avulsa Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от *avulsus* (лат.) — оборванный.

Голотип — ПИН, № 2781/12, прямой отпечаток фрагмента переднего крыла; Караунгир-II, акколканская свита.

Описание (рис. 11). Имаго. На переднем крыле SC впадает в R немного проксимальнее r-gs. В костальном поле не менее 9 поперечных жилок, в том числе 5 в птеростигмальной области; rs-m впадает в RS почти на уровне r-gs.

Размеры (мм): длина переднего крыла около 11.

Сравнение. Отличается от типового вида меньшими размерами, отсутствием добавочных r-gs и rs-m.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения паратип № 2781/13 (вершина переднего крыла).

ПОДОТРЯД PERLINA LATREILLE, 1802

Веснянки крупных и средних размеров, редко мелкие, характеризуются полимеризованным жилкованием, часто с густой сетью поперечных жилок по всей поверхности крыловой пластинки. Передний край переднего крыла прямой; CuA более чем двухветвистая. У нимф и имаго два базальных членика лапок сильно укорочены, за исключением бескрылого имаго *Scoruridae* и некоторых бескрылых *Griopterygidae*, у которых первый членик лапок длинный; церки длинные. Нимфы современных видов обычно с жабрами различного строения, крыловые зачатки короткие и широкие.

ИНФРАОТРЯД GRIOPTERYGOMORPHA ENDERLEIN, 1909

Всегда крупных размеров, с густой сетью поперечных жилок по всей поверхности крыла; CuA явно гребенчатая вперед. Нимфы чаще с массивной переднегрудью и короткими ногами; жабры у современных видов брюшные латеральные или анальные различного строения.

СЕМЕЙСТВО EUXENOPERLIDAE RIEK, 1976, STAT. NOV.

Замечания. Признаки, указанные Риком (Riek, 1976в) при выделении подсемейства *Euxenoperlinae* в составе семейства *Griopterygidae*, можно считать в настоящее время, когда известно большее число ископаемых гриптоптеригоморф, характерными для таксона семейственного ранга.

Род *Euxenoperla* Riek, 1973

Euxenoperla: Riek, 1973, p. 521. Riek, 1976a, p. 766.

Типовой вид — *E. simplex* Riek, 1973; верхняя пермь Южной Африки.

Euxenoperla simplex Riek, 1973

E. simplex: Riek, 1973, p. 521, fig. 6, 7, Pl. 1. fig. 5, 6. Riek, 1976a, p. 769, Pl. 2, fig. 3.

Описан по многочисленным неполным остаткам крыльев (рис. 12) из средней части серии Бофорт (зона *Dartoserphalus*; верхняя пермь) из Южной Африки (ЮАР, пров. Наталь, местонахождение Муи Ривер).

Euxenoperla similis Riek, 1973

E. similis: Riek, 1973, p. 522, fig. 8, Pl. 1, fig. 7. Riek, 1976a, p. 766.

Описан по шести неполным остаткам крыльев из средней части серии Бофорт (зона *Dartoserphalus*; верхняя пермь) Южной Африки (ЮАР, пров. Наталь, местонахождения Балуэр и Муи Ривер).

Euxenoperla oliveri Riek, 1976

E. oliveri: Riek, 1976a, p. 769, fig. 9, Pl. 2, fig. 5.

Описан по двум остаткам передних крыльев из средней части серии Бофорт (зона *Dartoserphalus*; верхняя пермь) Южной Африки (ЮАР, пров. Наталь, местонахождения Лиджетон и Муи Ривер).

Euxenoperla clara Riek, 1976

E. clara: Riek, 1976b, p. 798, fig. 6, Pl. 2, fig. 1, 2.

Описана по неполному остатку переднего крыла из свиты Мольтено (верхний триас) Южной Африки (Бердз Ривер).

Euxenoperla sp.

Euxenoperla spp. indet.: Riek, 1976a, p. 769, fig. 10, 11. Pl. 2, fig. 4.

Указано 17 фрагментов передних и задних крыльев и 1 фрагмент тела из средней части серии Бофорт (зона *Dartoserphalus*; верхняя пермь) Южной Африки (ЮАР, пров. Наталь, Муи Ривер).

Р о д *Euxenoperlella* Riek, 1976

Euxenoperlella: Riek, 1976a, p. 770.

Т и п о в о й в и д — *E. jacquesi* Riek, 1976; верхняя пермь Южной Африки.

Euxenoperlella jacquesi Riek, 1976

E. jacquesi: Riek, 1976a, p. 770, fig. 12, Pl. 3, fig. 1.

Описан по единственному неполному остатку переднего крыла из средней части серии Бофорт (зона *Dartoserphalus*; верхняя пермь) из Южной Африки (ЮАР, пров. Наталь, Муи Ривер).

Р о д *Gondwanoperlidium* Pinto et Purper, 1978

Gondwanoperlidium: Pinto et Purper, 1978, p. 78.

Т и п о в о й в и д — *G. argentinorum* Pinto et Purper; 1978; верхний триас Южной Америки.

Gondwanoperlidium argentinorum Pinto et Purper, 1978

G. argentinorum: Pinto et Purper, 1978, p. 80, Pl. 1, fig. 3, Pl. 2, fig. 1.

Описан по фрагменту переднего крыла (рис. 13) из свиты Потрелильос (верхний триас) Южной Америки (Аргентина, пров. Мендоса, Качеута).

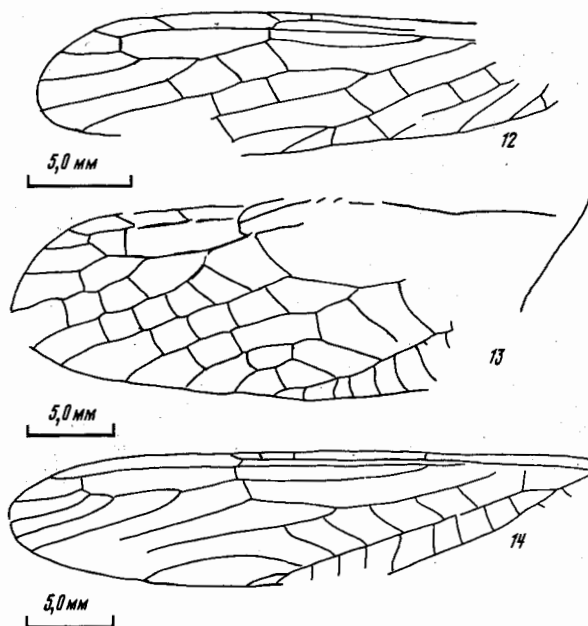


Рис. 12–14. Представители семейств Euxenoperlidae (12–13) и Eustheniidae (14)

12 – *Euxenoperla simplex* Riek, переднее крыло, верхняя пермь Южной Америки (по: Riek, 1973);
 13 – *Gondwanoperlidium argentinorum* Pinto et Purper, переднее крыло, верхний триас Южной Америки
 (по: Pinto, Purper, 1978); 14 – *Stenoperlidium permianum* Tillyard, переднее крыло, верхняя пермь Австра-
 лии (по: Pinto, Purper, 1978)

Gondwanoperlidium mendozense Pinto et Purper, 1978

G. mendosensis: Pinto et Purper, 1978, p. 81, Pl. 1, fig. 4, Pl. 2, fig. 2.

Описан по неполному остатку переднего крыла из свиты Потрелильос (верхний триас) Южной Америки (Аргентина, пров. Мендоса, Качеута).

Gondwanoperlidium triassicum (Riek, 1956)

Stenoperlidium triassicum: Riek, 1956, p. 107–109, fig. 4.

Euxenoperla triassica: Riek, 1973, p. 521.

Gondwanoperlidium triassicum: Pinto et Purper, 1978, p. 79.

Описан по 2 остаткам передних крыльев из серии Ипсвич (триас) Австралии (Ден-
 марк Хилл, Квинсленд).

СЕМЕЙСТВО EUSTHENIIDAE TILLYARD, 1921

Род *Stenoperlidium* Tillyard, 1935

Stenoperlidium: Tillyard, 1935a, p. 386.

Типовой вид – *S. permianum* Tillyard, 1935; верхняя пермь Австралии.

Stenoperlidium permianum Tillyard, 1935

S. permianum: Tillyard, 1935a, p. 387, fig. 1, Pl. 12, fig. 4.

Описан по единственному отпечатку переднего крыла (рис. 14) из угленосной толщи Ньюкасл (верхняя пермь) Австралии (Новый Южный Уэльс, Уорнерс Бэй).

Siberioperlidae: Синиченкова, 1983, с. 96.

Род *Siberioperla* Sinitshenkova, 1983

Siberioperla: Синиченкова, 1983, с. 96.

Типовой вид — *S. lacunosa* Sinitsh., 1983; нижняя—средняя юра Западного Забайкалья.***Siberioperla lacunosa* Sinitshenkova, 1983**

Табл. II, фиг. 1—4.

S. lacunosa: Синиченкова, 1983, с. 97, рис. 1, 2; табл. 10, фиг. 1—4.

Многочисленный вид, описанный по имаго и нимфам из ичетуйской свиты (нижняя—средняя юра) Западного Забайкалья (Новая Брянь, Новоспасское, Холболжин, Худога, Эрдем).

***Siberioperla scobloi* Sinitshenkova, 1983**

Табл. II, фиг. 5, 6.

S. scobloi: Синиченкова, 1983, с. 98, рис. 3, а—в; табл. 10, фиг. 5, 6.

Описаны целое переднее крыло и 3 нимфы из удинской свиты (верхняя юра) Центрального Забайкалья (Уда, Могзон — "Вишневы").

Siberioperla bukukunica* Sinitshenkova, 1983S. bukukunica*: Синиченкова, 1983, с. 100, рис. 3, г, д; табл. 10, фиг. 7.

Описана по одному остатку имаго и 53 нимфам из букукунской свиты (верхняя юра) Восточного Забайкалья (Букукун, Былыра).

***Siberioperla angulata* Sinitshenkova, sp. nov.**Название вида от *angulatus* (лат.) — угловатый.

Голотип — ПИН, № 3320/24, прямой и обратный отпечатки почти целой нимфы без ног; Гаражовка, протопивская свита.

Описание (рис. 15). Нимфа. Голова немного короче и в 1,4 раза уже передне-спинки, имеющей почти овальную форму, ее ширина превышает длину в 1,6 раза. Средне- и заднегрудь со скошенными передними и слегка оттянутыми задними углами. Переднегрудь заметно длиннее среднегрудки, которая, в свою очередь, немного длиннее заднегрудки. Длина брюшка примерно в 2,2 раза длиннее грудного отдела. Ширина брюшных сегментов почти в 3 раза превышает их длину.

Размеры (мм): длина тела нимфы младшего возраста 11,2.

Сравнение. От предыдущих видов отличается меньшими размерами и строением грудного отдела.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения паратип № 3320/29 (нимфа).

***Siberioperla ovalis* Sinitshenkova, sp. nov.**Название вида *ovalis* (лат.) — овальная.

Голотип — ПИН, № 2496/15, прямой отпечаток нимфы без вершины брюшка; Кендерлык, тологойская свита.

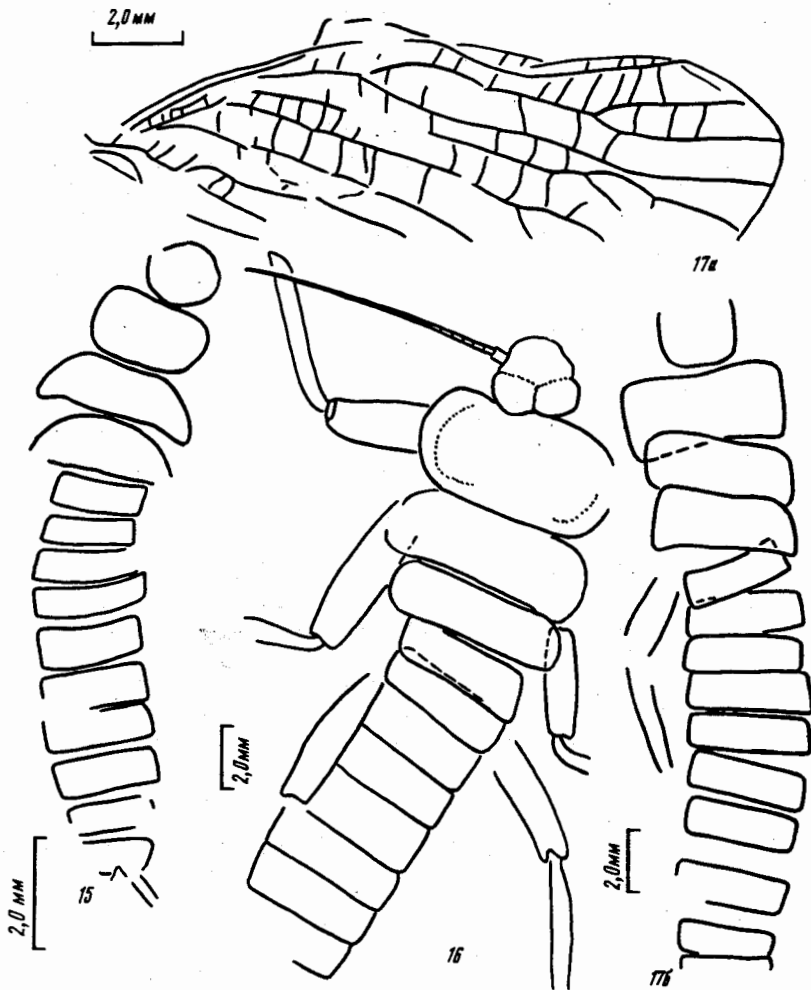


Рис. 15–17. Представители рода *Siberioperla*

15 – *S. angulata* sp. nov., голотип ПИН, № 3320/24, нимфа, Гаражовка, протопивская свита; 16 – *S. ovalis* sp. nov., голотип ПИН, № 2496/15, нимфа, Кендерлык, тологойская свита; 17 – *S. abbreviata* sp. nov.: а – голотип ПИН, № 3688/195, переднее крыло, б – паратип ПИН, № 3688/197, нимфа, Хойтийи-Хотгор, уланэрэгская свита

О п и с а н и е (рис. 16). Нимфа. Голова значительно короче и примерно в 2,2 раза уже переднеспинки. Переднеспинка массивная, овальная, ее ширина превышает длину почти в 2 раза. Средне- и заднегрудь с закругленными передними углами, крыловые зачатки слабо выражены. Длина переднегруды в 1,5 раза превышает длину среднегруды и почти в 2 раза длину заднегруды. Бедрa в 2,5 раза шире голеней. Длина брюшка в 2 раза превышает длину грудного отдела. Ширина брюшных сегментов примерно в 3 раза превышает их длину.

Р а з м е р ы (мм): длина тела нимфы старшего возраста около 22.

С р а в н е н и е. Резко отличается от всех видов массивной овальной переднеспинкой.

М а т е р и а л. Кроме голотипа из того же местонахождения 5 паратипов № 1362/13; 1417/2; 2496/13; 23 и 1 экз. № 2083/206 из Мадыгена (нимфы).

Название вида от *abbreviatus* лат. — укороченный.

Голотип — ПИН, № 3688/195, прямой и обратный отпечатки почти целого переднего укороченного крыла; Хоутийн-Хотгор, уланэрэгская свита.

Описание (рис. 17). Нимфа. Голова заметно короче и почти в 2,5 раза уже переднеспинки. Все отделы груди с широко закругленными передними и слегка оттянутыми задними углами. Ширина переднеспинки в 1,8 раза превышает ее длину. Переднегрудь почти в 1,5 раза длиннее средне- и заднегруды. Заднее бедро вдвое шире голени. Длина брюшка превышает длину грудного отдела примерно в 2,2 раза. Ширина брюшных сегментов почти в 3 раза превышает их длину.

Имаго. Крылья укороченные, в сложном состоянии не выступают за вершину брюшка. SC длиннее $\frac{2}{3}$ длины крыла, RS трехветвистый, M простая, Cu делится в основании крыла. Крылья, вероятно, имели пятнистый рисунок, на остатках заметны следы пятен, более интенсивно окрашенные, чем остальная мембрана крыла.

Размеры (мм): длина тела имаго 15, длина укороченного переднего крыла 12–16, длина тела нимфы 19.

Сравнение. От *S. lacunosa*, *S. scobloi* и *S. bukukunica* отличается меньшими размерами; по имаго хорошо отличается укороченными крыльями, по нимфе от всех видов отличается формой переднеспинки.

Замечания. Различия в размерах крыльев вполне укладываются в обычный для веснянок половой диморфизм: как правило, самцы веснянок мельче; по-видимому, экземпляры № 3688/196 и 3688/231 являются остатками самцов, а № 3688/195 и нимфа № 3688/197 — остатками самок.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 3 паратипа: № 3688/196 (обн. 296/17) и 3688/231 (обн. 296/14) (имаго); № 3688/197 (обн. 296/14) (нимфа).

Siberioperla longipes Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида *longipes* (лат.) — длинноногая.

Голотип — ПИН, № 3510/7, прямой отпечаток почти целой нимфы; Хонгор-Обо, дороготская свита.

Описание (рис. 18). Нимфа. Голова заметно короче овальной переднеспинки, ширина которой в 1,5 раза превышает длину. Средне- и заднегрудь прямоугольные, с закругленными передними и задними углами. Среднегрудь немного короче переднегруды и немного длиннее заднегруды. Ноги длинные, бедра немного короче и шире голени; вершина заднего бедра доходит примерно до вершины третьего брюшного сегмента, переднего — до первого сегмента. Длина брюшка почти в 2,5 раза превышает длину грудного отдела. Ширина брюшных сегментов менее чем в 3 раза превышает их длину.

Размеры (мм): длина тела нимфы среднего возраста около 15, нимфы старшего возраста — около 20.

Сравнение. Хорошо отличается от других видов длинными ногами.

Замечания. Остатки веснянок в Хонгор-Обо фрагментарны, часто плохой сохранности. К виду *S. longipes* мы относим еще 63 экземпляра, на которых хорошо видны ноги и сегменты брюшка.

Среди нимф *S. longipes* большая часть принадлежит нимфам среднего возраста, лишь несколько экземпляров (№ 3510/6, 8) представляют собой остатки взрослых нимф.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 63 паратипа № 3510/1–6, 10, 13, 15–29, 31–54, 56–71 (нимфы).

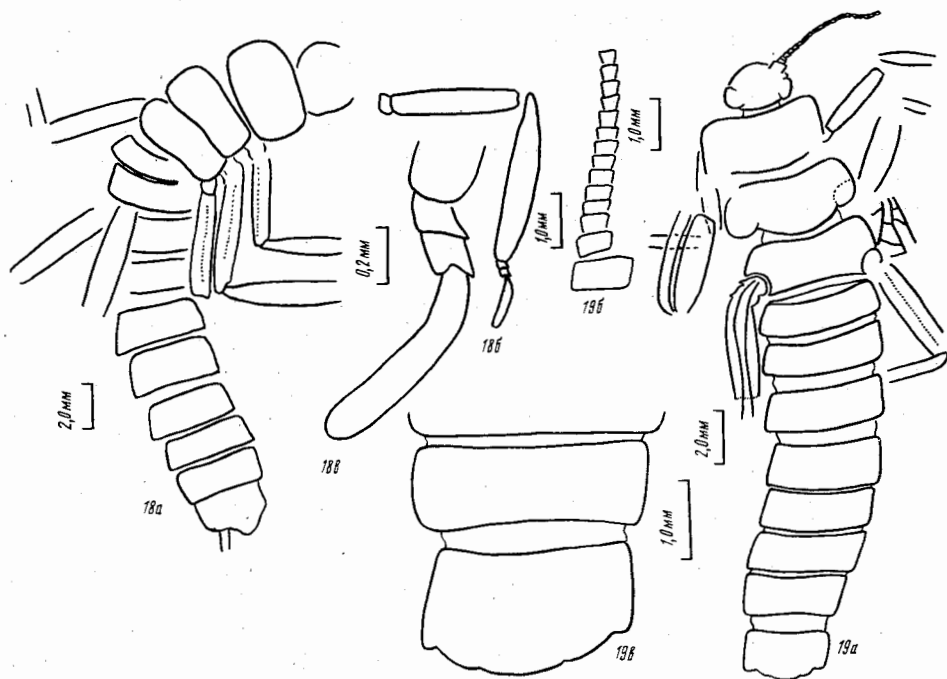


Рис. 18—19. Представители рода *Siberioperla*

18 — *S. longipes* sp. nov.: а — голотип ПИН, № 3510/7, нимфа; б-в — паратип ПИН, № 3510/46: б — нога, в — лапка, Хонгор-Обо, дороготская свита; 19 — *S. undulata* sp. nov., голотип ПИН, № 4073/1: а — имаго самка, б — фрагмент антенны, в — субгенитальная пластинка, Тьпкучи, приаргунская (?) свита

Siberioperla undulata Sinitschenkova, sp. nov.

Табл. II, фиг. 8.

Название вида от *undulatus* (лат.) — волнистый.

Голотип — ПИН, № 4073/1, прямой и обратный отпечатки почти целой самки без крыльев; Тьпкучи, приаргунская (?) свита.

Описание (рис. 19). Имаго. Членики антенн с затемненными вершинами. Переднеспинка с закругленными передними углами, массивная, почти в 2 раза шире головы. Средние и задние бедра почти в 2 раза шире передних; передние бедра немного шире голеней, средние и задние бедра в 1,6 раза шире голеней. Ширина средних сегментов брюшка почти в 4 раза превышает их длину. Постгенитальная пластинка самки с широко закругленным слабо выступающим задним краем, на котором заметны две очень слабые выемки.

Размеры (мм): длина тела имаго около 30.

Сравнение. По размерам и строению переднеспинки *S. undulata* наиболее близка к *S. bukiukunica*, от которой отличается строением постгенитальной пластинки самки.

Замечания. Оба остатка нимф, которых мы относим к виду *S. undulata*, фрагментарны, имеются лишь отдельные сегменты брюшка и основания церков, поэтому в диагнозе вида черты строения нимф не включены.

На остатках имаго крылья не сохранились. Судя по небольшому фрагменту основания крыла у голотипа (веснянка видна с вентральной стороны), можно предположить, что самки имели нормально развитые крылья.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 4 паратипа № 4073/2, 3 (имаго), № 4073/4, 5 (нимфы).

Род *Flexoperla Sinitshenkova, gen. nov.*

Название рода от *flexilis* лат. — гибкий и рода *Perla*.

Типовой вид — *F. flexuosa* sp. nov.; нижний мел Восточного Забайкалья.

Диагноз. Нимфа. Переднеспинка почти прямоугольная с закругленными углами. Брюшко длинное и узкое, с сильно растянутыми межсегментными мембранами. Длина брюшка превышает длину груди почти в 2,5 раза, свою ширину — почти в 5,5 раза. Ширина брюшных сегментов в 2–2,2 раза превышает их длину. Средне- и заднегрудь с сильно скошенными передними углами и очень короткими широко закругленными крыловыми зачатками.

Имаго. Брюшные сегменты почти квадратные со слегка выпуклыми боковыми краями, межсегментные мембраны незаметны. Церки, широко расходящиеся в основании.

Сравнение. От *Siberioperla* отличается узким и длинным гибким брюшком, сильно скошенными передними углами средне- и заднегруды.

Flexoperla flexuosa Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от *flexuosus* лат. — извилистый

Голотип — ПИН, № 4042/12, прямой и обратный отпечатки нимфы среднего возраста; Чалуниха, балеysкая свита.

Описание (рис. 20). Нимфа. Голова немного короче и примерно в 1,6 раза уже переднеспинки, у которой передние углы немного округлены. Ширина переднеспинки вдвое превышает ее длину. Переднегрудь в 1,3 раза длиннее среднегруды, которая во столько же раз длиннее заднегруды. Ноги короткие, бедра почти вдвое шире голеней. Первый брюшной сегмент в 1,5 раза короче остальных.

Имаго. Ширина брюшных сегментов примерно в 1,6–1,7 раза превышает их длину. Десятый сегмент брюшка почти вдвое короче предыдущего.

Размеры (мм): длина тела взрослых нимф около 35, длина тела имаго около 40.

Замечания. Некоторые, явно одновозрастные нимфы *F. flexuosa* отличаются степенью развития крыловых зачатков. По-видимому, *F. flexuosa*, так же как и другие сибериоперлиды, была диморфной по степени развития крыльев.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 53 паратипа № 4042/13–53, 59 (нимфы) и 4042/1–11 (имаго).

Flexoperla recusata Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. II, фиг. 9.

Название вида от *recusatus* (лат.) — непризнанный.

Голотип — ПИН, № 4072/2, прямой и обратный отпечатки нимфы без вершины брюшка; Оловская депрессия, укурейская свита.

Описание (рис. 21). Нимфа. Голова немного длиннее переднеспинки; последняя с широко закругленными заднебоковыми углами и слабо закругленными передними, ее длина равна длине среднегруды и превышает длину заднегруды. Ноги длинные, тонкие; бедра немного короче и шире голеней; лапка почти в 2,5 раза короче голеней. Шипик на вершине голеней короткий. I членик средней лапки длиннее II, III в 1,7 раза длиннее первых двух вместе взятых. Первый сегмент брюшка вдвое короче остальных.

Размеры (мм): длина тела нимфы среднего возраста около 16.

Сравнение. Отличается от типового вида более длинными и узкими ногами.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения паратип № 4072/3 (нимфа).

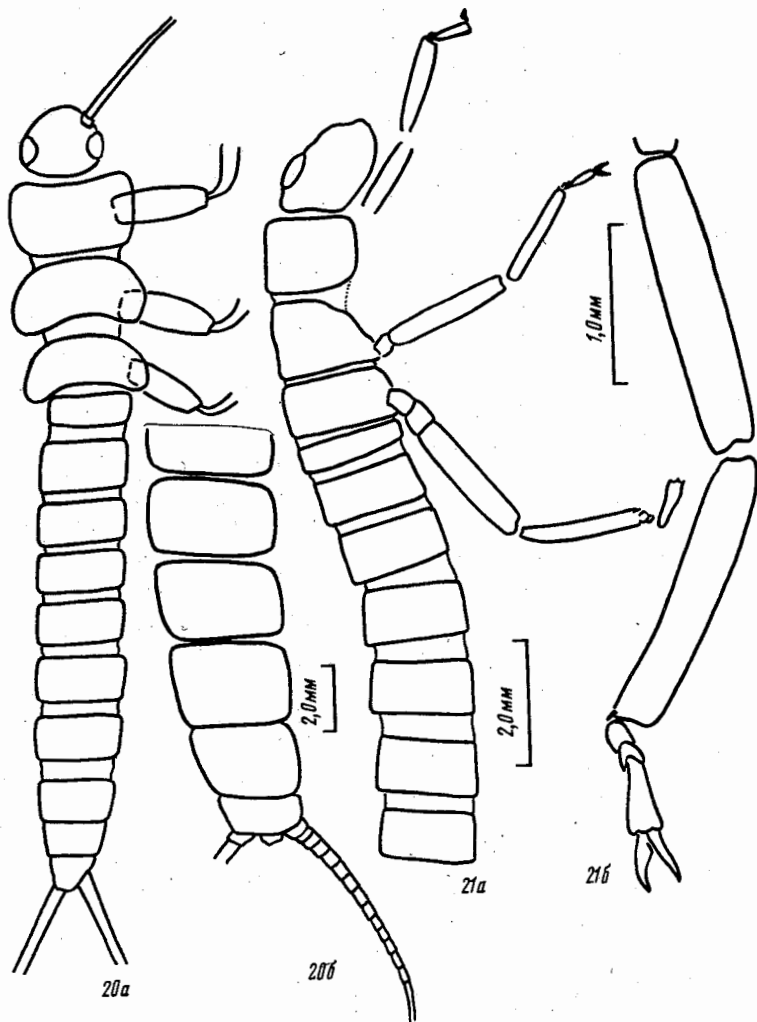


Рис. 20—21. Представители рода *Flexoperla*

20 — *F. flexuosa* sp. nov.: а — реконструкция нимфы на основе голотипа ПИН, № 4042/12, б — вершина брюшка имаго, паратип ПИН, № 4042/2, Чулуниха, балейская свита; 21 — *F. recusata* sp. nov., голотип ПИН, № 4072/2: а — общий вид нимфы, б — средняя нога, Оловская депрессия, укурейская свита

Род *Uroperla* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода от ига (греч.) — хвост и рода *Perla*.

Типовой вид — *U. daja* sp. nov.; нижний мел Восточного Забайкалья.

Диагноз. Нимфа. Крупные веснянки с длинными антеннами и церками. Переднеспинка прямоугольно-овальной формы, ее ширина немного более чем в 2 раза превышает ее длину. Средне- и заднегрудь с сильно скошенными передними углами; крыловые зачатки очень короткие. Ноги короткие; бедра шире голеней. Длина брюшка превышает длину грудного отдела примерно в 2 раза, свою ширину в 2,5 раза. Ширина брюшных сегментов в 3—4 раза превышает их длину. Последний тергит брюшка с хорошо развитым срединным выростом заднего края, заостренным на вершине.

Сравнение. От *Siberioerla* и *Flexoperla* отличается формой переднеспинки и наличием хорошо развитого заостренного на вершине срединного выроста на послед-

нем тергите брюшка. По строению средне- и заднегруди с сильно скошенными передними углами *Uroperla* близка к *Flexoperla*, но отличается от нее, помимо указанных признаков, более коротким и широким брюшком.

Uroperla daja Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. II, фиг. 10.

Название вида от реки Даи.

Голотип — ПИН, № 3063/725, прямой и обратный отпечатки целой нимфы; нижний мел; балейская свита.

Описание (рис. 22). Нимфа. Переднеспинка почти в 1,5 раза шире головы, почти овальной формы, ее боковые края сильно выпуклые, все углы широко закруглены. Длина переднегруди почти равна длине среднегруди. I членик задней лапки немного длиннее II; III заметно длиннее первых двух вместе взятых. Ширина брюшных сегментов примерно в 3 раза превышает их длину. Длина церков менее половины длины тела. Срединный вырост последнего тергита брюшка длинный.

Размеры (мм): длина тела нимфы среднего возраста 18, самой крупной нимфы (экз. № 3512/25 из Усть-Кары) около 30.

Материал. Кроме голотипа 22 паратипа из местонахождения Усть-Кара № 3512/32—35, 37, 38, 41, 46, 50, 164—175 (нимфы).

Uroperla lacerata Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. II, фиг. 11.

Название вида от *laceratus* (лат.) — разорванный.

Голотип — ПИН, № 3965/113, прямой отпечаток нимфы без ног и вершины брюшка; Хутэл-Хара (обн. 300/1), цаганцабская свита.

Описание (рис. 23). Нимфа. Переднеспинка в 1,5 раза шире головы, почти прямоугольной формы с закругленными углами и немного выпуклыми боковыми краями. Длина переднегруди немного превышает длину среднегруди. Ширина брюшных сегментов превышает их длину в 4 раза. Срединный вырост последнего тергита брюшка длинный.

Размеры (мм): длина тела самой крупной нимфы около 30.

Сравнение. От типового вида отличается формой переднеспинки и более широкими сегментами брюшка.

Замечания. Материал по *U. lacerata* представляет собой остатки нимф разных возрастов. Длина тела самой молодой нимфы (экз., № 3965/103) 4,5 мм, более старших (экз. № 3965/119) от 12 до 15 мм (экз. № 3965/117) и 22 мм (3965/113).

Большинство остатков — несомненно личиночные шкурки, почти все они фрагментарны, без ног, с оторванными сегментами, хотя сохранность очень тонкая, позволяющая детально изучить сохранившиеся остатки.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 13 паратипов № 3965/95, 103, 106, 109, 112, 114—121. По-видимому, сюда же относится не включаемая в типовую серию единственная нимфа плохой сохранности (№ 3152/2104) из гурванэрэнской свиты (нижний мел) Западной Монголии (Мянгад).

Uroperla karabonensis Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от пади Карабон.

Голотип — ПИН, № 1847/476, прямой отпечаток почти целой нимфы: Карабон, верхняя часть тургинской (?) свиты.

Описание (рис. 24). Нимфа. Переднеспинка в 1,4 раза шире головы, почти прямоугольной формы, со слабо выпуклыми боковыми краями. Длина переднегруди почти

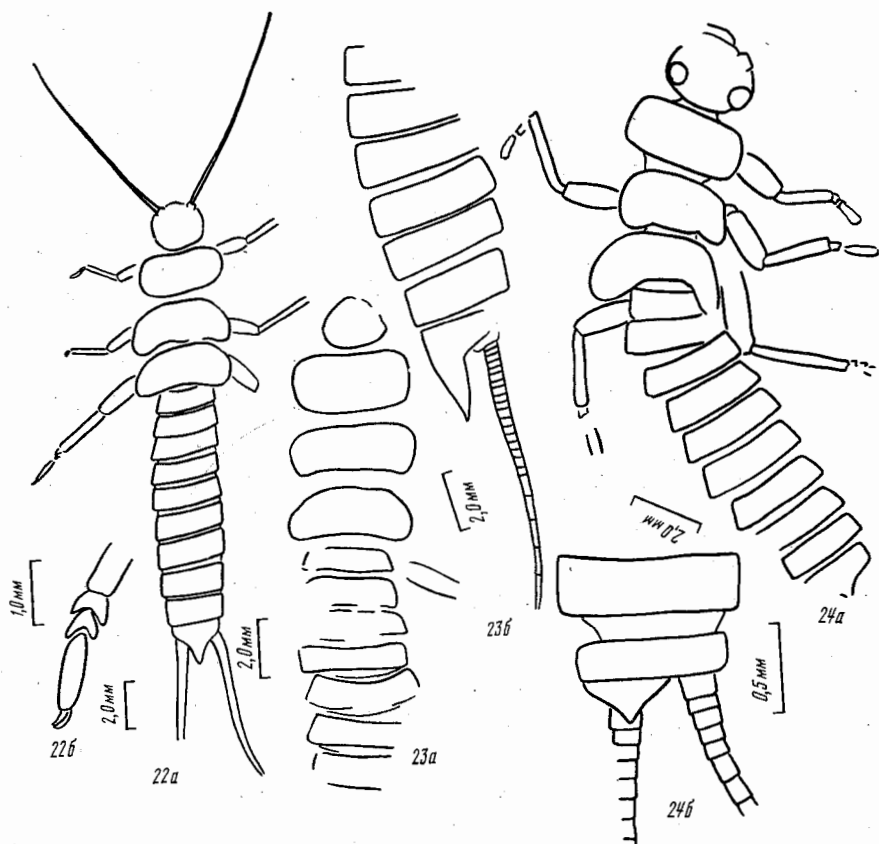


Рис. 22–24. Представители рода *Uroperla*

22 – *U. daja* sp. nov., голотип ПИН, № 3063/725: а – общий вид нимфы, б – задняя лапка, Дая, балейская свита; 23 – *U. laserata* sp. nov.: а – голотип ПИН, № 3965/113, нимфа, б – паратип ПИН, № 3965/114, верхина брюшка нимфы, Хутэл-Хара, цаганцабская свита; 24 – *U. karabonensis* sp. nov.: а – голотип ПИН, № 1847/476, нимфа, б – паратип ПИН, № 1847/468, верхина брюшка нимфы, Карабон, верхняя часть тургинской (?) свиты

равна длине среднегруди. Ширина брюшных сегментов примерно в 3,5 раза превышает их длину. Срединный вырост последнего тергита брюшка короткий.

Размеры (мм): длина тела самой крупной нимфы (голотип) 18,0.

Сравнение. Хорошо отличается от двух предыдущих видов коротким срединным выростом последнего тергита брюшка. По форме переднеспинки сходна с *U. laserata*.

Замечания. Отпечатки *U. karabonensis* представляют собой остатки нимф разных возрастов; длина тела самой молодой нимфы (экз. № 1847/475) около 5 мм. Возможно, что в имеющемся материале отсутствуют нимфы старшего возраста.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 12 паратипов № 1847/467–475, 477–479 (нимфы).

ИНФРАОТРЯД PERLOMORPHA LATREILLE, 1802

Веснянки обычно средних размеров, реже крупных и мелких. Крупные формы имеют крылья с богатым жилкованием, у мелких – жилкование редуцировано. *SuA* многоветвистая, но очень редко явственно гребенчатая вперед. Поперечные жилки позади *SuA* далеко заходят за вершину *SuP*. Нимфы коренастые, с относительно ко-

ротким брюшком и длинной грудью, ноги короткие с сильными бедрами. Жабры, если имеются (и то только у современных), плевральные, субментальные или анальные; многие современные и все ископаемые нимфы безжаберные.

СЕМЕЙСТВО TSHEKARDOPERLIDAE SINITSHENKOVA, FAM. NOV.

Д и а г н о з. Нимфа. Крупные и средней величины нимфы с длинными крыловыми зачатками. Длина члеников в срединной трети антенн в 2–3 раза превышает их ширину. Бедра немного короче и значительно шире голеней. Первые два членика лапок вместе взятые в 1,8–2,6 раза короче III, причем I немного длиннее II. Ширина брюшных сегментов заметно превышает их длину; церки длинные.

С р а в н е н и е. Отличается длинными крыловыми зачатками и длинными члениками антенн.

Р о д *Tshekardoperla* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода от р. Чекарды и рода *Perla*.

Типовой вид — *Tsh. expulsa* sp. nov.; нижняя пермь Приуралья.

Д и а г н о з. Нимфа. Крупные и средней величины веснянки. Переднеспинка поперечная, заметно шире головы, ее передний край прямой или немного вогнутый. Голова немного длиннее переднеспинки. Передний край среднегруди шире переднеспинки.

З а м е ч а н и я. Габитуально нимфы *Tshekardoperla* больше всего напоминают современных нимф *Perlidae*.

Tshekardoperla expulsa Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от *expulsus* (лат.) — выброшенный.

Голотип — ПИН, № 1700/1211, прямой и обратный отпечатки почти целой нимфы; Чекарда, кошелевская свита.

О п и с а н и е (рис. 25). Нимфа. Задний и боковые края головы равномерно закруглены, ее длина почти равно ширине. Длина члеников в срединной части антенн втрое превышает их ширину. Ширина переднеспинки в 1,6 раза превышает ее длину, ее передний и задний края прямые. Длина переднего бедра превышает ширину примерно вдвое, среднего и заднего — в 2,7–2,8 раза. Длина тела превышает длину передней ноги в 3 раза, средней — в 2,7 раза, задней — в 2,4 раза. Длина брюшка в 1,8 раза превышает длину грудного отдела. Ширина тергитов средних брюшных сегментов превышает их длину почти в 2,5 раза.

Р а з м е р ы (мм): длина тела нимфы старшего возраста 22.

М а т е р и а л. Кроме голотипа из того же местонахождения 2 паратипа № 1700/1237, 1255 (нимфы).

Tshekardoperla depicta Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. I, фиг. 3.

Perlopsis sp.: Расницын, 1980в, с. 155, рис. 80.

Название вида от *depictus* (лат.) — нарисованный.

Голотип — ПИН, № 1700/1263, прямой и обратный отпечатки целой нимфы; Чекарда, кошелевская свита.

О п и с а н и е (рис. 26). Нимфа. Задний край головы выпуклый, ее ширина немного превышает длину. Длина члеников в срединной трети антенн вдвое превышает их ширину. Ширина переднеспинки в 2,5 раза превышает длину, ее передний и задний края прямые. Длина переднего бедра превышает ширину почти в 1,5 раза, среднего — в 2,3 раза, заднего — в 2,6 раза. Длина тела превышает длину передней ноги в 2,6 раза, средней — в 2,4 раза, задней — в 1,8 раза. Брюшко почти в 2 раза длиннее груди. Ши-

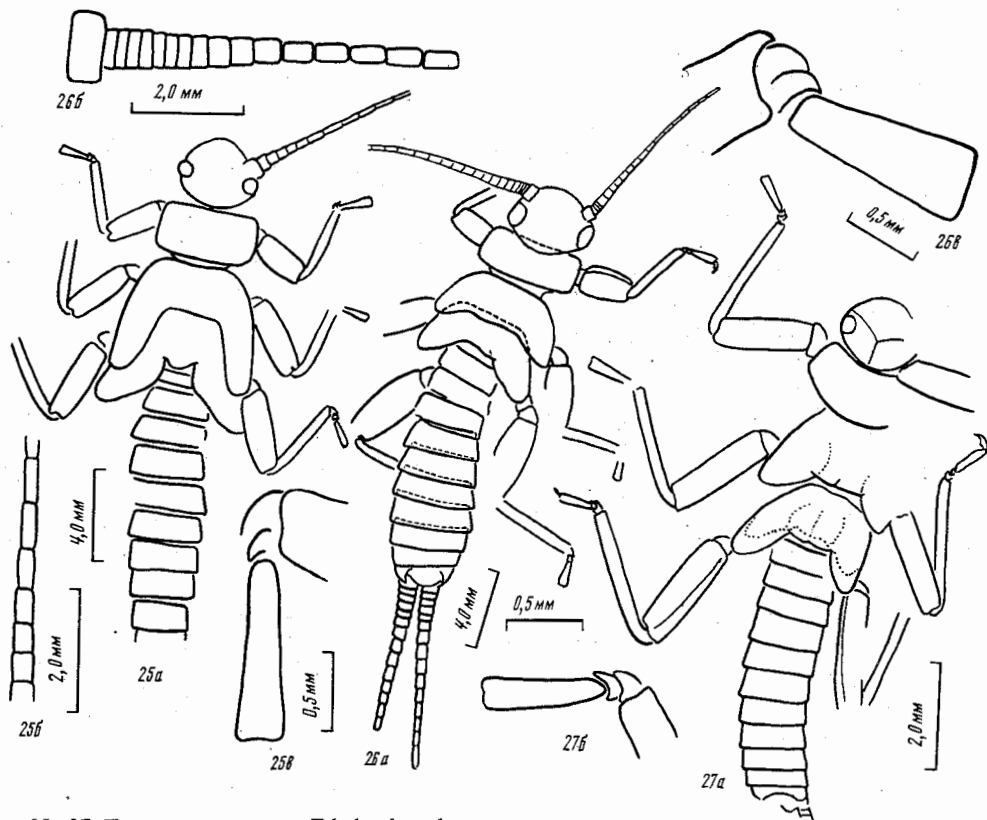


Рис. 25–27. Представители рода *Tshekardoperla*

25 – *Tsh. expulsa* sp. nov., голотип ПИН, № 1700/1211: а – общий вид нимфы, б – фрагмент антенны, в – задняя лапка, Чекарда, кошелевская свита; 26 – *Tsh. depicta* sp. nov., голотип ПИН, № 1700/1263: а – общий вид, б – фрагмент антенны, в – передняя лапка, там же; 27 – *Tsh. squarrosa* sp. nov., голотип ПИН, № 1700/1235: а – общий вид нимфы, б – задняя лапка, там же

рина тергитов средних брюшных сегментов превышает их длину почти в 2,5 раза. Церки примернов 2,5 раза короче тела.

Размеры (мм): длина тела нимфы среднего возраста 18,6, длина церков 7,5.

Сравнение. От типового вида отличается более короткой переднеспинкой, более широкими бедрами.

Материал. Голотип.

Tshekardoperla squarrosa Sinitschenkova, sp. nov.

Название вида от *squarrosus* (лат.) – оттопыренный.

Голотип – ПИН, № 1700/1235, прямой и обратный отпечатки нимфы без вершины брюшка; Чекарда, кошелевская свита.

Описание (рис. 27). Нимфа. Голова округлая, ее задний край немного выпуклый, боковые края выпуклые. Ширина головы немного превышает ее длину. Ширина переднеспинки вдвое превышает ее длину. Передний край переднеспинки сильно вогнутый, задний – сильно выпуклый, боковые края почти прямые. Длина передних бедер превышает их ширину в 3,1 раза, средних – почти в 3,5 раза, задних – почти в 3,3 раза. Передние и средние ноги примерно в 1,8 раза, задние примерно в 1,7 раза короче тела. Брюшко длиннее груди примерно в 1,4 раза. Ширина средних сегментов брюшка примерно в 3 раза превышает их длину.

Размеры (мм): длина тела нимфы старшего возраста 10,3.

Сравнение. Отличается от двух предыдущих видов меньшими размерами, более длинными ногами и формой переднеспинки.

Материал. Голотип.

Род *Sylvoperlodes* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода от р. Сылвы и рода *Perlodes*.

Типовой вид — *S. zhiltzovae* sp. nov.; нижняя пермь Приуралья.

Диагноз. Нимфа. Крупные веснянки. Ширина переднеспинки почти не превышает ширину головы, ее передний край слегка выпуклый. Голова в 1,6 раза длиннее переднеспинки. Передний край среднегруди не шире переднеспинки.

Сравнение. От *Tshekardoperla* отличается более крупной головой и узкой среднегрудью. Габитуально больше всего напоминает современных нимф *Perlodidae*.

Sylvoperlodes zhiltzovae Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. I, фиг. 4.

Название вида в честь плекоптеролога Л.А. Жильцовой.

Голотип — ПИН, № 1700/3403, прямой и обратный отпечатки целой нимфы; Чекарда, кошелевская свита.

Описание (рис. 28). Нимфа. Задний край головы выпуклый, равномерно закруглен, боковые края прямые. Длина головы почти не превышает ее ширину. Длина

члеников в срединной части антенн в 1,5 раза превышает их ширину. Ширина переднеспинки в 1,6 раза превышает ее длину. Передний и задний края переднеспинки слегка выпуклые, боковые края почти прямые, передние углы широко закруглены. Длина переднего бедра превышает его ширину в 2,8 раза, среднего — в 3,5 раза, заднего — почти в 4 раза. Длина тела превышает длину средней ноги почти в 2 раза. Длина брюшка превышает длину груди в 1,5 раза. Ширина средних сегментов брюшка примерно в 2,5 раза превышает их длину. Церки в 2,2 раза короче тела.

Размеры (мм): длина тела нимфы старшего возраста 29,5, длина церков 13,3.

Материал. Голотип.

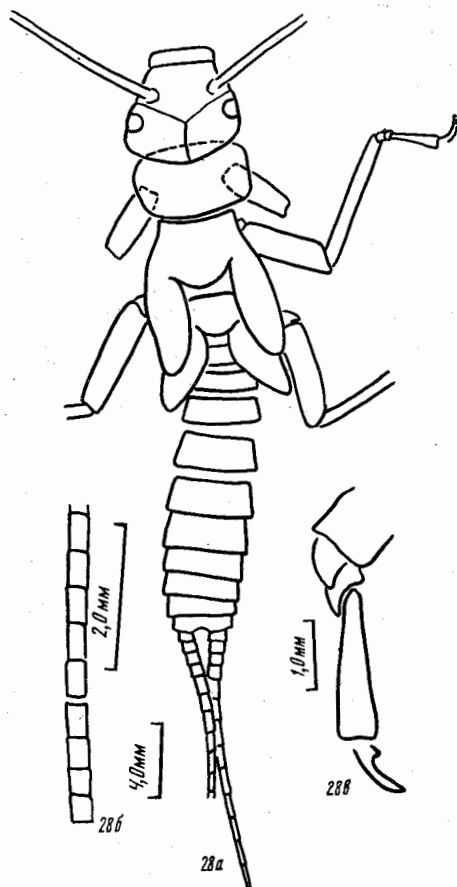


Рис. 28. — *Sylvoperlodes zhiltzovae* sp. nov.

Голотип ПИН, № 1700/3403: а — общий вид нимфы, б — фрагмент антенны, в — передняя лапка, Чекарда, кошелевская свита

Platyperlidae: Синиченкова, 1982, с. 118.

Род *Platyperla* Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer, 1889

Platyperla: Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer, 1889, S. 10. Синиченкова, 1982, с. 119.
Sinoephemera: Ping, 1935, p. 111; syn. nov.

Типовой вид — *P. platypoda* Br., Rdtb, Gglb., 1889; нижняя—средняя юра Южной Сибири и Казахстана.

Platyperla platypoda Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer, 1889

Табл. III, фиг. 1.

P. platypoda: Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer, 1889, S. 10, Taf. 2, Fig. 12.
 Шаров, 1962, с. 138, рис. 358. Синиченкова, 1982, с. 120, рис. 2; табл. I, фиг. 4—6.

Вид переописан по многочисленным остаткам нимф из черемховской свиты (нижняя—средняя юра) Иркутского бассейна (Басалаевка, Толстый Мыс, Усть-Балей), верхней части абашевской и нижней подсвиты осиновской свит (нижняя—средняя юра) Кузбасса (Черный Этап, Юрта) и дубовской свиты (нижняя—средняя юра) Центрального Казахстана (Караганда). Этот же вид был недавно указан Хуном (Hong, 1983a) из средней юры Восточного Китая (свита Хайфангоу бассейна Бэйпяо в провинции Ляонин и свита Сяоинцзи в провинции Цзилинь).

Platyperla kingi (Ping, 1935), comb. nov.

Sinoephemera kingi: Ping, 1935, p. 112, Fig. 3.

Описана по единственному фрагменту нимфы из серии Шуйсигоу (нижняя—средняя юра) Северо-Западного Китая — провинции Синьцзян, Турфанская впадина (Региональная страиграфия Китая, 1960, с. 63).

Platyperla caudiculata Sinitschenkova, 1985

Табл. III, фиг. 2.

P. caudiculata: Синиченкова, 1985, с. 150, рис. 1.

Описана по одному остатку нимфы из осиновской свиты (нижняя—средняя юра) Кузбасса (Терсь).

Platyperla conferta Sinitschenkova, 1985

Табл. III, фиг. 3.

P. conferta: Синиченкова, 1985, с. 171, рис. 19.

Описана по двум остаткам нимф из итатской свиты (средняя юра) Чулымо-Енисейской впадины (Кубеково).

Platyperla rigida Sinitschenkova, sp. nov.

Табл. III, фиг. 4.

Название вида от *rigidus* (лат.) — грубый.

Голотип — ПИН, № 718/38, прямой и обратный отпечатки брюшка нимфы среднего возраста; Тургайская впадина (скв. 1576, гл. 332 м), кушмурунская свита.

Описана по двум остаткам нимф из итатской свиты (средняя юра) Чулымо-Енисей-

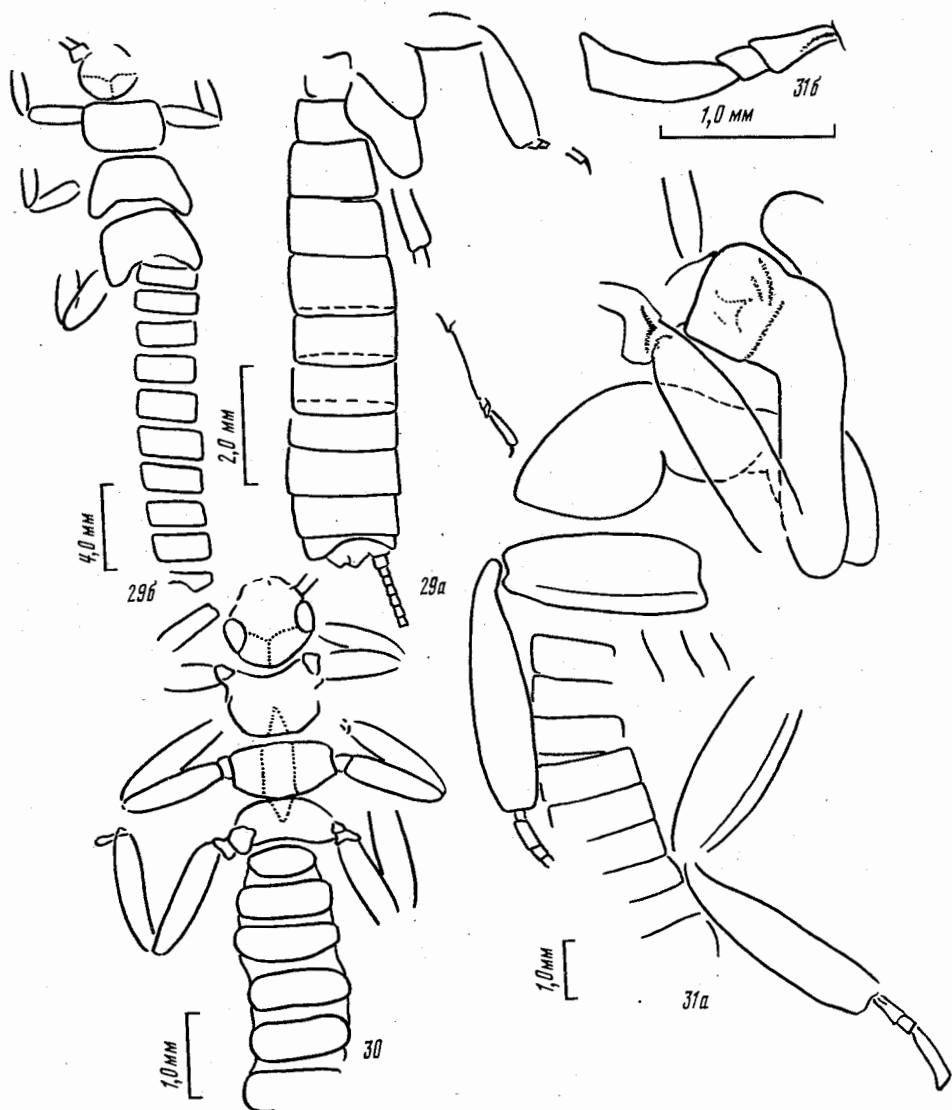


Рис. 29–31. Представители рода *Platyperla*

29 – *P. rigida* sp. nov.: а – голотип ПИН, № 718/38, нимфа, б – паратип ПИН, № 718/39, Тургайская впадина, кушмурунская свита; 30 – *P. proregea* sp. nov., голотип ПИН, № 4026/1, нимфа, Дулан-Богд, бахарская свита; 31 – *P. admissa* sp. nov., голотип ПИН, № 4024/56: а – общий вид нимфы, б – задняя лапка, Тушилга, хамархубуринская свита

превышает длину; средне- и заднегрудь со скошенными округленными передними углами. Длина средней голени в 3,6 раза превышает ее ширину. Ширина I–IX тергитов брюшка превышает их длину в 1,5–2 раза. X стернит с глубоким и широким вырезом посередине заднего края, задний край X тергита вытянут, сужен, на вершине несет неглубокую выемку.

Размеры (мм): длина тела нимфы среднего возраста (паратип) 24.

Сравнение. От всех предыдущих видов отличается строением X тергита и последнего стернита брюшка.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 2 паратипа № 718/37 (скв. 1438, гл. 251,7 м), 718/39 (скв. 1332, гл. 120,6 м) (нимфы).

Platyperla propera Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. III, фиг. 5.

Название вида от *properus* (лат.) — быстрый, проворный.

Голотип — ПИН, № 4026/1; прямой и обратный отпечатки нимфы с вентральной стороны; Дулан-Богд, бахарская свита.

Описание (рис. 30). Нимфа. Переднегрудь с вентральной стороны с вогнутым передним и выпуклым задним краями, ее длина почти равна длине среднегруды и заметно превышает длину заднегруды. Ширина переднегруды превышает ее длину в 1,6 раза. Длина передних бедер втрое превышает их ширину, длина средних и задних голеней превышает их ширину в 4,7 раза. Стерниты брюшка с закругленными углами, их ширина почти в 3 раза превышает длину; 1 стернит самый узкий, его ширина лишь вдвое превышает длину.

Размеры (мм): длина фрагмента 7,0, длина тела нимфы около 9.

Сравнение. От всех видов отличается более узкими ногами.

Замечания. На единственном отпечатке нимфа расположена таким образом, что можно рассмотреть только вентральную сторону, крыловые зачатки совсем не видны. Поэтому неясен возраст нимфы. Скорее всего это молодая нимфа, так как все остальные виды *Platyperla* значительно крупнее.

Материал. Голотип.

Platyperla admissa Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от *admissus* (лат.) — допущенный.

Голотип — ПИН, № 4024/56, прямой и обратный отпечатки смятой личиночной нимфальной шкурки; Тушига, хамархубуринская свита.

Описание (рис. 31). Нимфа. Переднеспинка поперечная, с сильно выпуклыми округленными боковыми краями. На задних ногах длина бедра в 2,4 раза превышает их ширину, длина голеней — почти в 4 раза; лапка вдвое короче голени, I членик задней лапки в 2,4 раза длиннее II и в 1,7 раза короче III. Ширина средних сегментов брюшка примерно в 2,5 раза превышает их длину.

Размеры (мм): длина тела взрослой нимфы около 25.

Сравнение. По размерам и строению ног *P. admissa* наиболее близка к *P. conferta*, от которой отличается формой переднеспинки и более длинными двумя первыми члениками задней лапки.

Замечания. Все 4 остатка *P. admissa* сильно смяты и фрагментарны, по-видимому, все это личиночные шкурки, причем две из них от нимф старшего возраста, две другие — от нимф младшего возраста.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 3 паратипа 4024/55, 57, 69 (личиночные шкурки).

СЕМЕЙСТВО CHLOROPERLIDAE OKAMOTO, 1912

Род *Dipsoperla* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода от *dipsos* (греч.) — змея и рода *Perla*.

Типовой вид — *D. serpentis* sp. nov.; нижний мел Восточного Забайкалья.

Диагноз. Нимфа. Мелкие весняки с длинными антеннами и церками. Все отделы груди почти одинаковой длины. Длина брюшка вдвое превышает длину грудного отдела. Тергиты и стерниты брюшка разделены мембраной. Второй членик лапок заметно короче I.

Dipsoperla serpentis Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 7.

Название вида *serpentis* (лат.) — змеиная.

Голотип — ПИН, № 3015/1247, прямой и обратный отпечатки целой нимфы; Унда (обн. 83/4), балейская свита.

Описание (рис. 32). Нимфа. Длина головы почти равна длине переднеспинки. Ноги короткие: задние ноги, самые длинные, более чем вдвое короче тела. Бедра немного короче и в 1,5 раза шире голеней. Длина бедер в 3–3,5 раза превышает их ширину; длина передних голеней в 4,5 раза превышает их ширину, длина средних и задних почти в 6 раз. Длина антенн почти равна длине церков и примерно в 1,8 раза короче тела. III членик лапки в 1,5–2 раза длиннее первых двух вместе взятых. Последние членики антенн и церков удлиненные.

Размеры (мм): длина тела нимфы 4,8, длина антенн и церков 2,6.

Замечания. На всех отпечатках нимф крыловые зачатки очень короткие, что характерно и для современных представителей семейства Chloroperlidae.

Материал. Кроме голотипа 2 паратипа № 3063/925, 927 (нимфы) из местонахождения Дая.

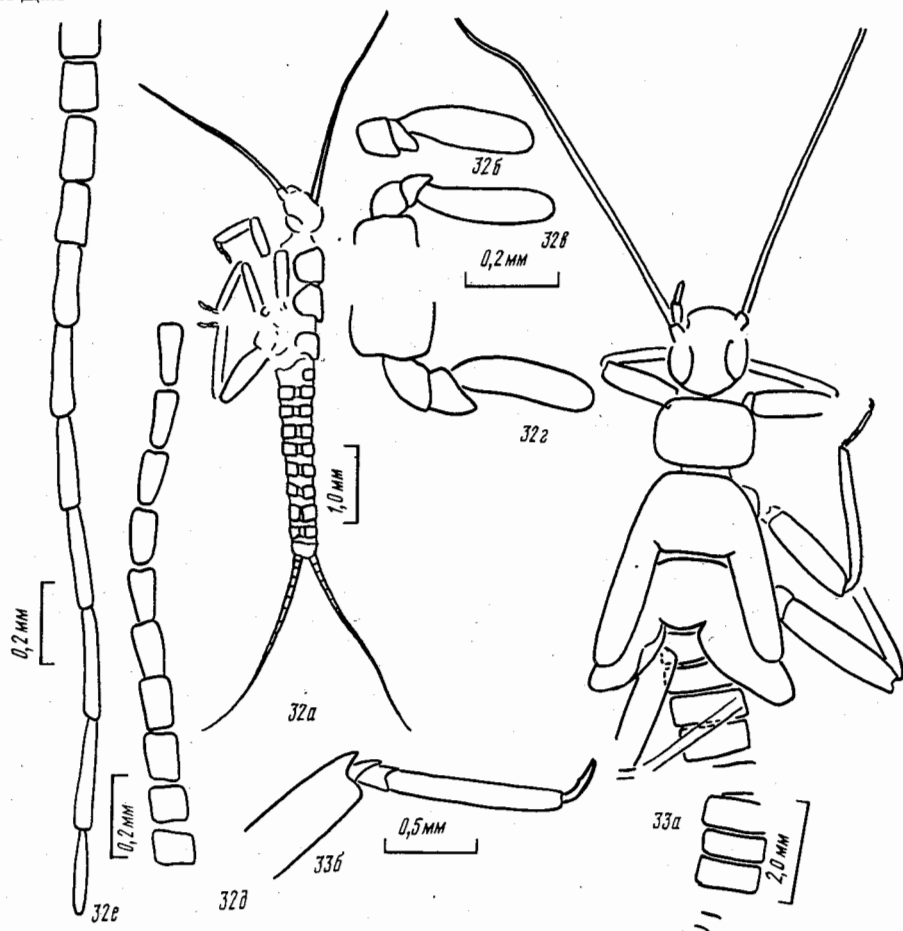


Рис. 32–33. Представители инфраотряда Perlomorpha

32 — *Dipsoperla serpentis* sp. nov., голотип ПИН, № 3015/1247: а — общий вид нимфы, б — передняя лапка, в — средняя лапка, г — задняя лапка, д — фрагмент антенны, е — церк, Унда, балейская свита; 33 — *Tungusoperla meyeri* sp. nov., голотип ПИН, № 1999/2: а — общий вид нимфы, б — средняя лапка, Пелятка, пеляткинская свита

СЕМЕЙСТВО PERLIDAE LATREILLE, 1802

Род *Perla* Geoffroy, 1762

Типовой вид — *P. bipunctata* Pictet, 1833; рецентный.

Perla prisca Pictet, 1856

P. prisca: Pictet, in Pictet-Baraban und Hagen, 1856, S. 65, Tab. 6, Fig. 7 (b, c, d). Шlies, 1965, p. 121.

Описана по одному остатку имаго из верхнеэоценового балтийского янтаря.

Perla sp.

Perla sp.: Krüger, 1979, S. 404.

Имеется лишь упоминание в списке видов из позднего плиоцена Виллерсхаузена (Гарц, ФРГ).

СЕМЕЙСТВО PERLODIDAE KLAPÁLEK, 1909

Род *Isoperla* Banks, 1906

Типовой вид — *Sialis bilineata* Say, 1823; рецентный.

Isoperla succinica (Hagen, 1856)

Perla succinica: Hagen, in Pictet-Baraban und Hagen, 1856, S. 67.

Isoperla succinea: Шlies, 1965, p. 121.

Описана по 4 остаткам имаго и одному остатку нимфальной шкурки из верхнеэоценового балтийского янтаря.

Род *Perlodes* Banks, 1903

Типовой вид — *Perla microcephala* Pictet, 1833; рецентный.

Perlodes resinatus (Hagen, 1856)

Perla resinata: Hagen, in Pictet-Baraban und Hagen, 1856, S. 66, Tab. 8, Fig. 1.

Perlodes resinata: Шlies, 1965, p. 121.

Описан по 3 остаткам имаго и двумя нимфальным шкуркам из верхнеэоценового балтийского янтаря.

Perlomorpha incertae sedis

Род *Tungussonympha* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода от р. Нижняя Тунгуска и *nympha* (греч.) — нимфа.

Типовой вид — *T. meueni* sp. nov.; верхняя пермь Тунгусского бассейна.

Диагноз. Нимфа. Голова округлая, глаза крупные, расположены по бокам головы; в срединной трети антенн длина члеников в 2–2,5 раза превышает их ширину. Переднеспинка не длиннее головы; крыловые зачатки длинные, передние узкие, задние значительно шире передних. Ноги длинные тонкие. Первые два членика лапок короткие, тонкий и длинный III почти в 4 раза длиннее первых двух вместе взятых. Максиллярный щупик с тонким концевым члеником.

Замечания. Наличие коротких первых двух члеников лапок позволяет отнести *Tungussonympha* к подотряду *Perlina*. Среди перлиновых она сходна с хищными *Perlomorpha*, для которых характерен тонкий концевой членик максиллярного щупика.

Крупные глаза по бокам головы также могут свидетельствовать о хищном образе жизни. Однако по строению крыловых зачатков *Tungussonympha* обнаруживает большое сходство с *Nemourina*. Сочетание признаков, характерных для продвинутых перломорф и типичных немуриновых, определяет обособленное положение *Tungussonympha* в инфраотряде *Perlomorpha*.

Tungussonympha meyeri Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида в честь палеоботаника С.В. Мейена.

Голотип — ПИН, № 1999/2, прямой отпечаток почти целой нимфы без вершины брюшка; Пелятка, пеляткинская свита.

Описание (рис. 33). Нимфа. Голова с сильно выпуклым, равномерно закругленным задним краем, ее ширина немного превышает длину. Переднеспинка не шире головы, с широко закругленными углами и почти прямыми боковыми краями; ее ширина немного превышает длину. Задние крыловые зачатки направлены примерно под углом в 30° к продольной оси тела, передние — почти параллельно ей. Бедра в 2,5 раза шире и заметно короче голеней. Длина бедер примерно в 3 раза превышает их ширину. Первый членик средней лапки немного короче II, длина III членика примерно в 6,5 раз превышает его ширину. Ширина брюшных сегментов в 2–2,5 раза превышает длину.

Размеры (мм): длина тела нимфы 11,5.

Материал. Голотип.

Род *Chloroperloides* Sinitshenkova, 1985

Chloroperloides: Синиченкова, 1985б, с. 151.

Типовой вид — *Ch. fusiformis* Sinitsh., 1985; верхняя юра Центрального Забайкалья.

Chloroperloides fusiformis Sinitshenkova, 1985

Ch. fusiformis: Синиченкова, 1985б, с. 151, рис. 2.

Описан по одному остатку нимфы из удинской свиты (верхняя юра) Центрального Забайкалья (Уда).

Род *Perlomimus* Sinitshenkova, 1985

Perlomimus: Синиченкова, 1985б, с. 151.

Типовой вид — *P. multus* Sinitsh., 1985; нижняя—средняя юра Западного Забайкалья.

Perlomimus multus Sinitshenkova, 1985

P. multus: Синиченкова, 1985б, с. 152, рис. 2.

Описан по 64 остаткам нимф из ичетуйской свиты (нижняя—средняя юра) Западного Забайкалья (Холболжин).

Род *Perlisca* Sinitshenkova, 1985

Perlisca: Синиченкова, 1985б, с. 152.

Типовой вид — *P. aufuga* Sinitsh., 1985; нижняя—средняя юра Иркутского бассейна.

Perlisca aufuga Sinitshenkova, 1985

Табл. III, фиг. 6.

P. aufuga: Синиченкова, 1985б, с. 152, рис. 4.

Описана по 7 остаткам нимф из черемховской свиты (нижняя—средняя юра) Иркутского бассейна (Усть-Балей, Толстый Мыс).

Р о д *Trianguliperla* Sinitshenkova, 1985

Trianguliperla: Синиченкова, 1985б, с. 169

Типовой вид — *T. orbiculata* Sinitsh., 1985; нижняя—средняя юра Западной Монголии.

Trianguliperla orbiculata Sinitshenkova, 1985

T. orbiculata: Синиченкова, 1985б, с. 170, рис. 18.

Описана по 2 остаткам нимф из жаргалантской свиты (нижняя—средняя юра) Западной Монголии (Отин-Боро—Удзюр-Ула).

Trianguliperla quassa Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. III, фиг. 7.

Название вида от *quassus* (лат.) — разбитый.

Голотип — ПИН, № 3965/101 (102); прямой и обратный отпечатки нимфы без вершины брюшка; Хутэл-Хара, цаганцабская свита.

Описание (рис. 34). Нимфа. Голова немного шире переднегруди у нимф младшего возраста и почти не превышает ее по ширине у нимф старшего возраста. Ободок на переднеспинке широкий. Мандибулы и максиллы с острыми зубцами на вершинах. Крыловые чехлы у нимф старшего возраста почти достигают заднего края второго брюшного сегмента. Бедро в 1,3 раза короче и в 1,7 раза шире голени. Первые два членика лапок вместе взятые почти в 3,5 раза короче III; коготки втрое короче лапок. Средние и задние голени в 2,7 раза длиннее лапки. Брюшко немного длиннее груди; ширина брюшных сегментов превышает их длину почти в 6 раз у нимф младшего возраста и в 4 раза у нимф старшего возраста. Последний тергит брюшка без среднего выроста.

Размеры (мм): длина тела нимфы старшего возраста (голотип) около 18.

Сравнение. От типового вида отличается более широким и коротким брюшком и более крупной головой.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 8 паратипов № 3965/96–100, 105, 108, 110 (нимфы).

Trianguliperla aequalis Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида *aequalis* (лат.) — равновеликая.

Голотип — ПИН, № 1362/5, прямой и обратный отпечатки нимфы без головы, ног и вершины брюшка; Кендерлык, гологояская свита.

Описание (рис. 35). Нимфа. У нимф среднего возраста все отделы груди почти одинаковой длины и ширины, ободок на переднеспинке широкий. У нимф старшего возраста заднегрудь немного длиннее среднегруди. Передне- и среднегрудь овальные, заднегрудь с широко закругленными передними углами и прямым задним краем. Переднее бедро в 1,7 раза короче голени, которая в 3 раза длиннее лапки. Средняя голень в 3,3 раза длиннее лапки. Бедро почти вдвое шире голени. Первые два членика

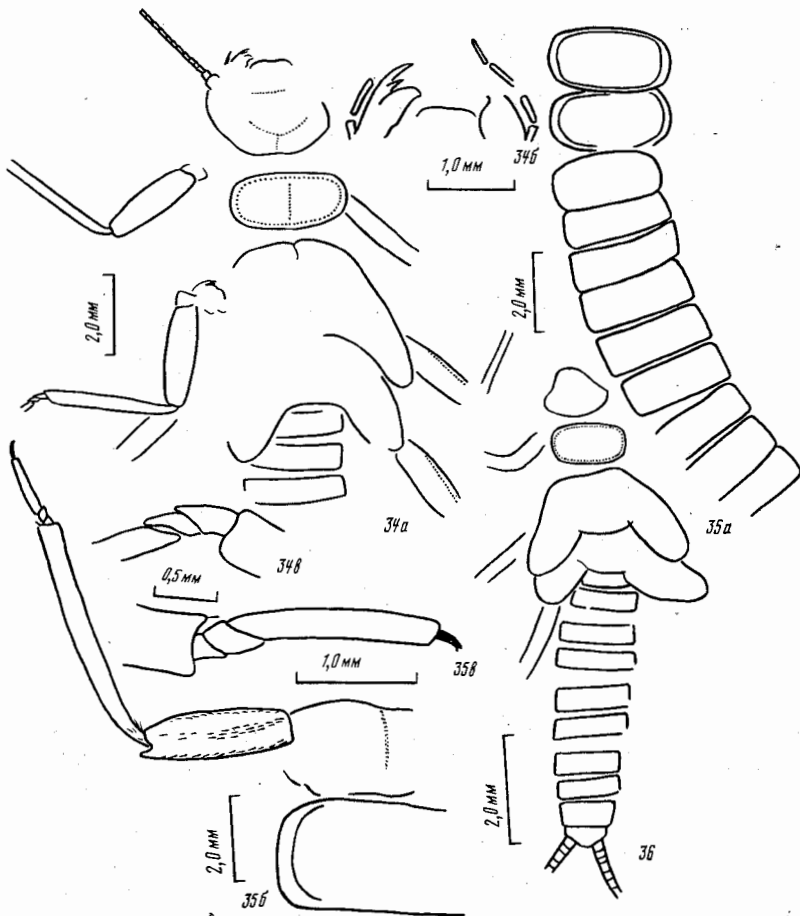


Рис. 34–36. Представители рода *Trianguliperla*

34 – *T. quassa* sp. nov., голотип ПИН, № 3965/101 (102): а – фрагмент нимфы, б – фрагмент максиллы и верхней губы, в – средняя лапка, Хутэл-Хара, цаганцабская свита; 35 – *T. aequalis* sp. nov.: а – голотип ПИН, № 1362/5, грудь и брюшко нимфы: б–в – паратип ПИН, № 1362/14: б – фрагмент груди с передней ногой, в – передняя лапка, Кендерльк, тологойская свита; 36 – *T. innoxia* sp. nov., голотип ПИН, № 3320/23, нимфа, Гаражовка, протоливская свита

лапки вместе взятые в 2,5 раза короче III. Ширина брюшных сегментов втрое превышает их длину. Последний тергит брюшка без срединного выроста.

Размеры (мм): длина тела нимфы старшего возраста около 37.

Сравнение. Хорошо отличается от других видов строением груди.

Замечания. У нимф старшего возраста полностью отсутствуют какие-либо зачатки крыльев, по-видимому, имаго *T. aequalis* были бескрылыми.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 11 паратипов № 1362/3, 12, 14–16; 1417/4 (6); 1418/1; 2496/8, 9, 14, 19 (нимфы).

Trianguliperla innoxia Sinitschenkova, sp. nov.

Название вида от *innoxius* лат. – безвредный.

Голотип – ПИН, № 3320/23, прямой отпечаток нимфы без ног; Гаражовка, протоливская свита.

Описание (рис. 36). Нимфа. Переднеспинка в 1,3 раза короче головы. Ободок на переднеспинке очень узкий; крыловые зачатки длинные. Ширина брюшных сегмен-

тов почти в 3 раза превышает их длину. Последний тергит брюшка со срединным закругленным выростом заднего края.

Размеры (мм): длина тела нимфы старшего возраста 9,1.

Сравнение. Отличается от остальных видов меньшими размерами, узким ободком на переднеспинке и наличием срединного выроста на заднем крае последнего тергита брюшка.

Материал. Голотип.

Род *Triassoperla* Lin, 1977

Triassoperla: Lin, 1977, p. 374.

Типовой вид — *T. yongrenensis* Lin, 1977; верхний триас Южного Китая.

Triassoperla yongrenensis Lin, 1977

T. yongrenensis: Lin, 1977, p. 374, Tabl. 1, Fig. 1.

Описана по 2 остаткам нимф из свиты Налатин (верхний триас) Южного Китая (Юнрэн).

Род *Berekia* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода от гр. Береки.

Типовой вид — *B. neglecta* sp. nov.; верхний триас Донбасса.

Диагноз. Нимфа. Антенны длинные, переднеспинка подковообразная, значительно шире головы. Крыловые зачатки направлены в стороны примерно под углом в 45° к продольной оси тела.

Сравнение. *Berekia* наиболее близка к *Triassoperla*, от которой отличается формой переднеспинки и крыловых зачатков.

Berekia neglecta Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от *neglectus* лат. — заброшенный.

Голотип — ПИН, № 3320/26, прямой и обратный отпечатки целой нимфы; Гаражовка, протопивская свита.

Описание (рис. 37). Переднеспинка более чем в 1,5 раза шире головы, ее задние углы сильно усечены, передние широко закруглены. Ширина переднеспинки вдвое превышает ее наибольшую длину. Среднегрудь длиннее других отделов груди. Ноги длинные; голени немного длиннее и почти вдвое уже бедер. Длина задних бедер превышает их ширину в 5 раз. Ширина брюшных сегментов примерно в 2,7 раза превышает их длину. Последний тергит брюшка с коротким заостренным срединным выростом заднего края.

Размеры (мм): длина тела самой крупной нимфы (голотип) 9,3.

Замечания. К *B. neglecta* отнесены еще 4 остатка нимф из того же местонахождения. Все они худшей сохранности и мельче, но на них хорошо заметны либо длинные крыловые зачатки и характерная переднеспинка (экз. № 3320/27, 30, 31), либо последний тергит брюшка с характерным выростом (экз. № 3320/28).

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 4 паратипа № 3320/27, 28, 30, 31 (нимфы).

Род *Pectinoperla* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода от *pecten* лат. — гребень и рода *Perla*.

Типовой вид — *P. notabilis* sp. nov.; нижний мел Восточного Забайкалья.

Диагноз. Имаго. Крупные веснянки с сильно укороченными крыльями. A_2 явно

гребенчатая назад, многоветвистая. На вершине крыла в радиальном поле несколько поперечных жилок. CuA гребенчатая назад, многоветвистая.

З а м е ч а н и я. По наличию гребенчатой назад CuA и отсутствию поперечных жилок в анальной области крыла мы отнесли *Pectinoperla* к *Perlomorpha*. По наличию нескольких поперечных жилок в радиальном поле на вершине крыла *Pectinoperla*, вероятно, можно, сближать с представителями *Perlodidae*.

Pectinoperla notabilis Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. III, фиг. 8.

Название вида *notabilis* (лат.) — замечательная.

Голотип — ПИН, № 3795/1132, прямой и обратный отпечатки переднего крыла с фрагментом груди; Шевья (т. 10, сл. 3), балейская свита.

О п и с а н и е (рис. 38). Имаго. На переднем укороченном крыле RS отходит от R в вершинной половине крыла, в радиальном поле 3 поперечных жилки близ вершины. Cu ветвится в базальной трети крыла; CuA четырехветвистая. От CuA вперед отходит 8, назад 6 поперечных жилок; A₂ пятиветвистая. Укороченное переднее крыло доходило, по-видимому, до середины второго сегмента брюшка.

Р а з м е р ы (мм): длина переднего укороченного крыла 6,8, длина тела, вероятно, около 30.

М а т е р и а л. Голотип.

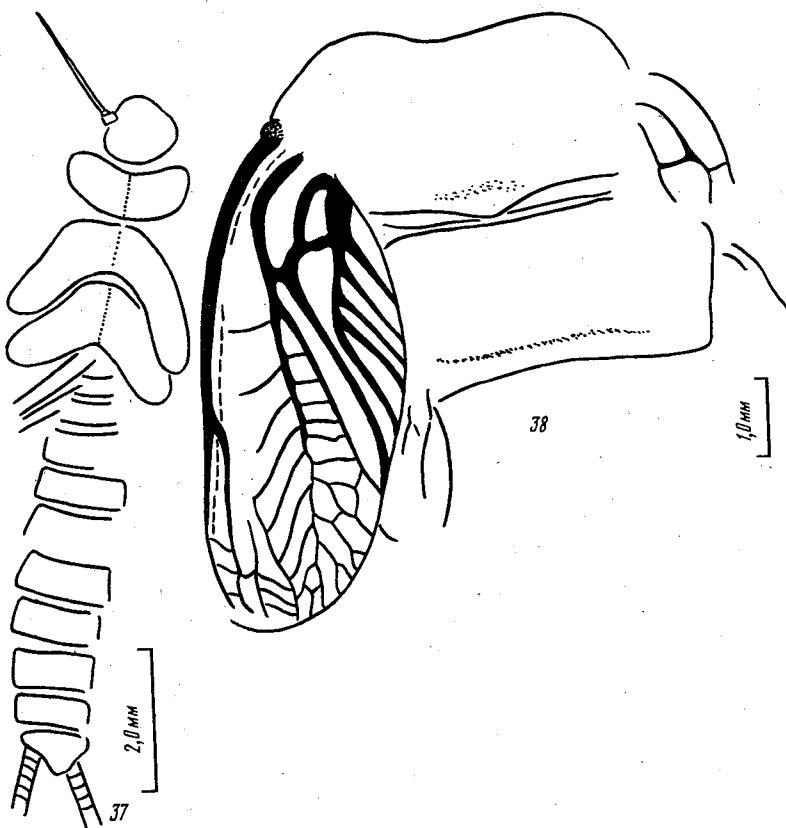


Рис. 37–38. Представители инфраотряда *Perlomorpha*

37 — *Verekia neglecta* sp. nov., голотип ПИН, № 3320/26, нимфа, Гаражовка, протоливская свита;
38 — *Pectinoperla notabilis* sp. nov., голотип ПИН, № 3795/1132, фрагмент груди с укороченным передним крылом, Шевья, балейская свита

Род *Savina Sinitshenkova, gen. nov.*

Название рода от пади Савиной.

Типовой вид — *S. laeta* sp. nov.; нижний мел Восточного Забайкалья.

Диагноз. Нимфа. Веснянки средних размеров с длинными крыловыми чехлами. Задние крыловые зачатки немного шире передних и распростерты в стороны под таким же углом к продольной оси тела, как и передние. Переднеспинка немного уже переднего края среднегруди, ее ширина немного превышает длину; ободок по краю отсутствует. Первые два членика лапок короткие, вместе взятые они не более чем в 2 раза короче III. Брюшко с короткими и широкими сегментами. Жабры отсутствуют, антенны длинные, церки немного длиннее тела.

Сравнение. Отличается длинными крыловыми зачатками, относительно длинными первыми двумя члениками лапок и коротким III члеником, длинными церками.

Savina laeta Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. III, фиг. 9.

Название вида от *laetus* (лат.) — веселый, радостный.

Голотип — ПИН, № 1858/44, прямой и обратный отпечатки целой нимфы хорошей сохранности; Савина, балейская свита.

Описание (рис. 39). Голова почти с прямым задним краем, немного длиннее переднеспинки; глаза боковые. Ширина головы почти в 1,5 раза превышает ее длину. Переднеспинка с широко закругленными задними и скошенными передними углами, ее ширина в 1,6 раза превышает длину. Длина передних и задних крыловых зачатков почти одинаковая. Переднее бедро заметно короче и почти в два раза шире голени. Первые два членика передней лапки почти треугольные, I немного длиннее II, вместе взятые менее чем в 1,5 раза короче III; первые два членика средней лапки вместе взятые почти в два раза короче III. Ширина средних сегментов брюшка примерно в 3,5 раза превышает их длину, задний край последнего тергита со срединным выростом, закругленным на вершине.

Размеры (мм): длина тела нимфы старшего возраста 5,3, длина церков 5,7.

Материал. Голотип.

Род *Perlisodes Sinitshenkova, gen. nov.*

Название рода от рода *Perlodes*.

Типовой вид — *P. aenigmaticus* sp. nov.; нижний мел Восточного Забайкалья.

Диагноз. Нимфа. Крупные веснянки с хорошо выраженными крыловыми чехлами. Задние крыловые зачатки явственно шире передних и распростерты в стороны под большим углом к продольной оси тела, чем передние. Брюшко длинное, сегменты его широкие и короткие. Первые два членика лапок короткие, вместе взятые они значительно короче III. Жабры отсутствуют; церки длинные.

Сравнение. Отличается короткими крыловыми зачатками и более крупными размерами.

Замечания. Отсутствие на отпечатке головы и переднеспинки не позволяет провести сравнение *Perlisodes* с современными родами, судя по другим признакам (крупные размеры, строение крыловых чехлов, ног, брюшка, отсутствие жабр), можно отметить, что *Perlisodes* имеет наибольшее сходство с представителями семейства *Perlodidae*.

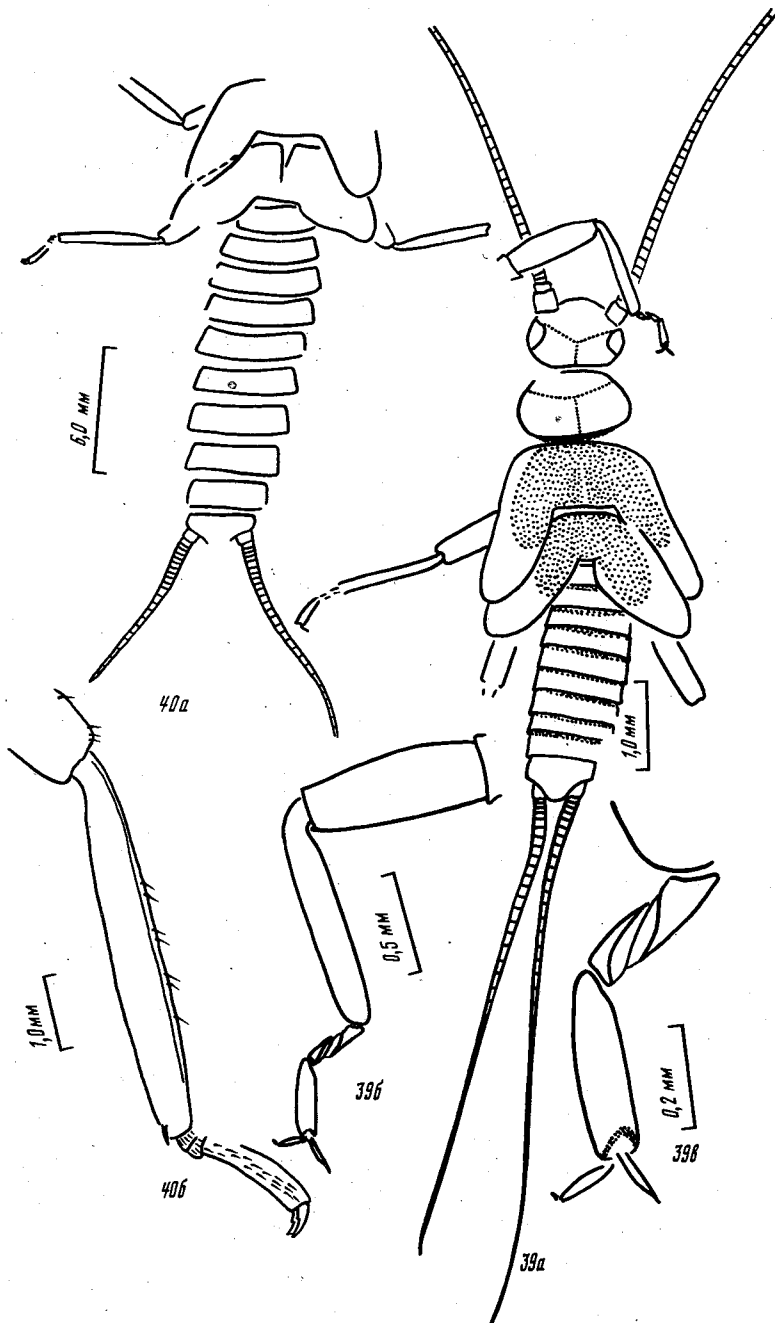


Рис. 39–40. Представители инфраотряда Perlomorpha

39 – *Savina laeta* sp. nov., голотип ПИН, № 1858/44: а – общий вид нимфы, б – передняя нога, в – передняя лапка, Савина, балейская свита; 40 – *Perlitodes aenigmaticus* sp. nov., голотип ПИН, № 3063/613: а – общий вид нимфы, б – задняя нога, Дая, балейская свита

Perlitodes aenigmaticus Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1

Название вида *aenigmaticus* греч. — загадочный.

Голотип — ПИН, № 3063/613, прямой и обратный отпечатки нимфы без головы и переднеспинки; Дая (обн. 66/4), балейская свита.

Описание (рис. 40). Нимфа. I членик передней лапки немного длиннее второго, первые два членика лапок вместе взятые почти в 2,5 раза короче III; коготки в 2,3 раза короче III членика лапок. Два базальных членика задней лапки в 2,7 раза короче III, который втрое длиннее коготка. На передних и средних ногах лапка с коготком почти в 2 раза короче голени. По заднему краю бедер и голени расположены крепкие короткие щетинки. Ширина сегментов брюшка в 3—4 раза превышает их длину. Церки почти в 1,5 раза короче брюшка.

Размеры (мм): длина тела нимфы старшего возраста около 30.

Материал. Голотип.

ПОДОТРЯД NEMOURINA NEWMAN, 1853

Средней величины и мелкие веснянки, с олигомеризованным жилкованием крыльев, на которых поперечные жилки в дистальной части крыла отсутствуют. CuA чаще простая, если она более чем двухветвистая, то явно гребенчатая вперед (за исключением триасовой *Cristonemoura*); поперечные жилки позади CuA не заходят или лишь едва заходят за вершину CuP. Ноги тонкие, длинные, I и III членики лапок длинные, II сильно укороченный (лишь в семействе *Taeniopterygidae* все три членика лапок у имаго почти одинаковой величины); церки часто укороченные. Нимфы чаще грацильные (кроме некоторых *Nemouridae*), с длинными узкими крыловыми зачатками. Обычно II членик лапок самый короткий, реже (только у *Taeniopterygidae* и у юрской *Spinoptera*) на всех лапках укорочен I членик. Жабры обычно отсутствуют, реже, и только у современных, имеются простеральные или коксальные жабры.

СЕМЕЙСТВО PALAEONEMOURIDAE SINITSHENKOVA, FAM. NOV.

Диагноз. Имаго. Мелкие и средней величины веснянки. В срединной трети антенн длина члеников примерно в 1,5 раза превышает их ширину. Передний край передних крыльев прямой или слегка вогнутый, задних — слегка вогнутый. SC значительно длиннее половины длины крыла. В костальном поле не более 4 поперечных жилок, в том числе одна в птеростигмальной области. Стволы M и R соединяются в базальной четверти крыла. RS и M двухветвистые, медиальное поле узкое; могут быть дополнительные rs-m. CuA трехветвистая, ее задняя ветвь сильно отклоняется к основанию; CuP короткая, впадает в край крыла в его базальной трети.

Нимфа. Антенны длинные; переднеспинка не шире или немного шире головы. Крыловые зачатки узкие и длинные, задние немного шире передних. Ноги тонкие, длинные. Брюшко состоит из длинных сегментов, реже из коротких.

Род *Palaeonemoura* Sharov, 1961.

Palaeonemoura: Шаров, 1961, с. 232. Шаров, 1962, с. 136.

Типовой вид — *P. clara* Sharov, 1961; верхняя пермь Кузбасса.

Диагноз. Имаго. Мелкие веснянки. На переднем крыле SC впадает в R проксимальнее r-rs. Стебелек RS примерно в 2—3 раза короче его вилки; может быть дополнительная rs-m. M ветвится значительно проксимальнее r-rs.

Замечания. А.Г. Шаров (1961) относил *Palaeonemoura* и *Palaeotaeniopteryx* к современному семейству *Taeniopterygidae*. Изучение дополнительного материала показало, что жилкование пермских веснянок значительно примитивнее такового

Taeniopterygidae (у которых CuP всегда длиннее, ни одна из поперечных жилок позади CuA не впадает в край крыла, отсутствуют дополнительные rs-m и четко выражена X-образная структура на крыльях) и они заслуживают выделения в особое семейство.

Palaeonemoura clara Sharov, 1961

P. clara: Шаров, 1961, с. 233, рис. 174; табл. 17, фиг. 118. Шаров, 1962, с. 136, рис. 349.

Голотип — ПИН, № 1197/335, прямой и обратный неполные отпечатки переднего крыла; Калтан, кузнецкая свита.

Описание. Имаго. На переднем крыле c-sc впадает в С проксимальнее вершины SC, которая впадает в R заметно проксимальнее r-rs. Единственная rs-m впадает в RS на уровне r-rs. Стебелек RS в 2,6 раза короче вилки.

Размеры (мм): длина переднего крыла 8,3.

Материал. Голотип.

Palaeonemoura altaica Sharov, 1961

Табл. I, фиг. 5

P. altaica: Шаров, 1961, с. 233, рис. 175; табл. 17, фиг. 119.

Голотип — ПИН, № 1197/340, прямой и обратный неполные отпечатки переднего крыла; Калтан, кузнецкая свита.

Описание. Имаго. На переднем крыле c-sc впадает в С значительно проксимальнее вершины SC, которая впадает в R немного проксимальнее r-rs. Эта поперечная впадает в RS между двумя rs-m. Стебелек RS немного более чем в 3 раза короче его вилки.

Размеры (мм): длина переднего крыла 8,4.

Сравнение. От типового вида отличается более коротким стебельком RS, наличием двух rs-m и более дистальным положением c-sc.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения паратип № 1197/338 (фрагмент переднего крыла).

Palaeonemoura zwicki Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. I, фиг. 6

Название вида в честь плекоптеролога П. Цвика (*P. Zwick*).

Голотип — ПИН, № 2495/121, прямой и обратный отпечатки почти целого переднего крыла; Караунгир-II, акколканская свита.

Описание (рис. 41). Имаго. На переднем крыле c-sc впадает в С дистальнее вершины SC, которая впадает в R проксимальнее r-rs. Единственная rs-m впадает в RS проксимальнее r-rs. Стебелек RS вдвое короче его вилки.

Размеры (мм): длина переднего крыла 9,0–10,0.

Сравнение. От двух предыдущих видов отличается более длинным стебельком RS, дистальным впадением c-sc в С и проксимальным расположением rs-m.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 6 паратипов № 2495/39 (53), 122–124, 126, 128 (имаго).

Род *Palaeotaeniopteryx* Sharov, 1961

Palaeotaeniopteryx: Шаров, 1961, с. 230. Шаров, 1962, с. 136.

Типовой вид — *P. elegans* Sharov, 1961; верхняя пермь Кузбасса.

Диагноз. Имаго. Мелкие веснянки. На переднем крыле SC впадает в R почти на уровне r-rs. Вилка RS немного длиннее его стебелька. Дополнительные rs-m отсутствуют. М ветвистая значительно проксимальнее r-rs.

Нимфа. Глаза небольшие. Переднеспинка слегка шире головы, ее длина заметно превышает ширину. Задние крыловые зачатки немного шире и длиннее передних. Крыловые чехлы расположены почти параллельно продольной оси тела. Ширина брюшных сегментов немного более чем в 2 раза превышает их длину.

С р а в н е н и е. По имаго от *Palaeonemoura* отличается более длинным стебельком RS, отсутствием дополнительных rs-m.

Palaeotaeniopteryx elegans Sharov, 1961

Табл. I, фиг. 7

P. elegans: Шаров, 1961, с. 230, рис. 169–172; табл. 17, фиг. 113–116. Шаров, 1962, с. 136, рис. 348.

Голотип — ПИН, № 1197/333, прямой отпечаток почти целого переднего крыла; Калтан, кузнецкая свита.

Описан по двум неполным остаткам передних крыльев, одному остатку заднего крыла и одной нимфе из кузнецкой свиты (верхняя пермь) Кузбасса (Калтан). Из этого же местонахождения к данному виду мы относим экземпляр № 1197/832, представляющий собой прямой и обратный отпечатки нимфы.

Р о д *Kaltanemoura* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода от р. Калтан и рода *Nemoura*.

Типовой вид — *Palaeotaeniopteryx kaltanica* Sharov, 1961; верхняя пермь Кузбасса.

Диагноз. Нимфа. Мелкие веснянки. Глаза небольшие; переднеспинка немного шире головы, поперечная. Задние крыловые зачатки заметно шире передних, выступают примерно на треть своей длины. Крыловые зачатки расположены под острым углом к продольной оси тела. Ширина брюшных сегментов в 1,5–3 раза превышает их длину.

С р а в н е н и е. От *Palaeotaeniopteryx* отличается короткой поперечной переднеспинкой, более широкими и длинными задними крыловыми зачатками, расположенными под острым углом к продольной оси тела.

Kaltanemoura kaltanica (Sharov, 1961)

Palaeotaeniopteryx kaltanicus: Шаров, 1961, с. 232, рис. 173; табл. 17, фиг. 117.

Голотип — ПИН, № 1197/873, прямой и обратный отпечатки почти целой нимфы; Калтан, кузнецкая свита.

Описание (рис. 42). Нимфа. Голова округлая, ее задний край немного выпуклый. Ширина переднеспинки в 1,5 раза превышает ее длину. Задние углы переднеспинки сильно закруглены, передний край ее почти прямой, задний — выпуклый, плавно закруглен. Ширина брюшных сегментов в 2 раза превышает их длину.

Размеры (мм): длина тела нимфы старшего возраста 4,5.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 2 паратипа № 1197/826, 861 (нимфы).

Kaltanemoura derosa Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от *derosus* (лат.) — обглоданный.

Голотип — ПИН, № 1631/384, прямой отпечаток нимфы без головы, вершины брюшка и ног; Воркута, воркутская серия.

Описание (рис. 43). Нимфа. Переднеспинка прямоугольная, передние углы ее широко закруглены, задние острые. Ширина брюшных сегментов примерно в 1,5 раза превышает их длину.

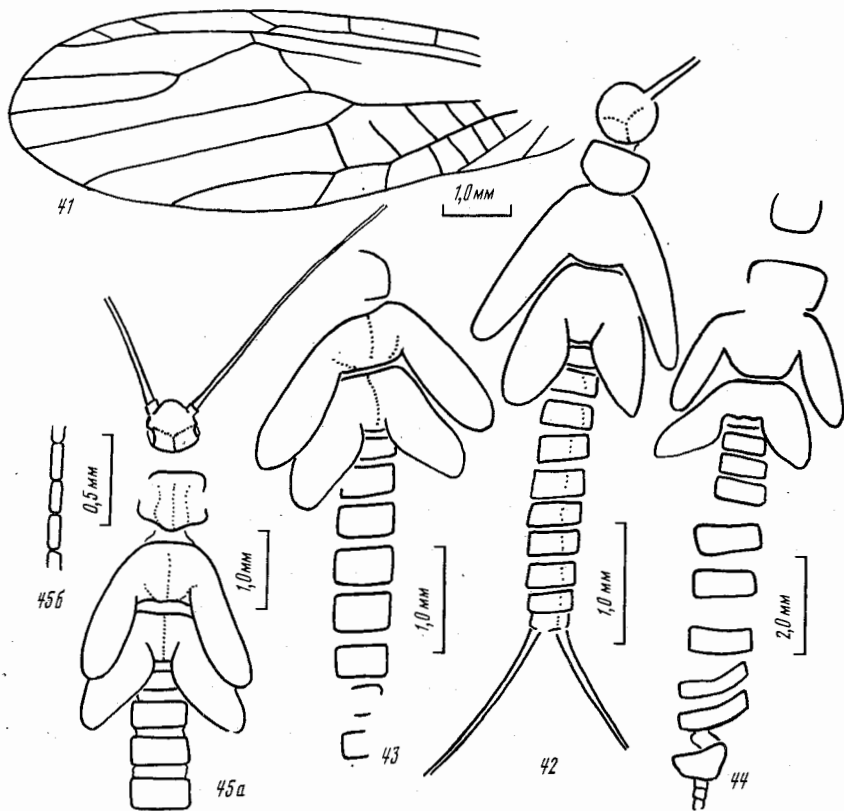


Рис. 41–45. Представители семейства Palaeonemouridae

41 – *Palaeonemoura zwicki* sp. nov., голотип ПИН, № 2495/121, переднее крыло, Караунгир-II, акколканская свита; 42 – *Kaltanemoura kaltanica* (Sharov), голотип ПИН, № 1197/873, нимфа, Калтан, кузнецкая свита; 43 – *K. derosa* sp. nov., голотип ПИН, № 1631/384, нимфа, Воркута, воркутская серия; 44 – *K. depravata* sp. nov., голотип ПИН, № 966/78, нимфа, Калтан, кузнецкая свита; 45 – *K. gerentina* sp. nov., голотип ПИН, № 1991/1: а – нимфа без вершины брюшка, б – фрагмент антенны, Каракан, ерунаковская (?) свита

Размеры (мм): длина тела нимфы старшего возраста около 6.

Сравнение. От типового вида отличается формой переднеспинки и более длинными брюшными сегментами.

Материал. Голотип.

Kaltanemoura depravata Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от *depravatus* лат. – испорченный.

Голотип – ПИН, № 966/78, прямой отпечаток почти целой нимфы без ног; Калтан, кузнецкая свита.

Описание (рис. 44). Нимфа. Переднеспинка прямоугольная, передние и задние углы ее немного закруглены. Ширина средних (IV–VI) сегментов брюшка немного более чем в 2 раза превышает их длину, вершинных (VII–IX) – в 3 раза. Последний тергит брюшка длинный, с плоским выростом заднего края.

Размеры (мм): длина тела нимфы старшего возраста около 8–10.

Сравнение. От двух предыдущих видов отличается более крупными размерами, укороченными VII–IX тергитами брюшка и наличием плоского выроста заднего края X тергита брюшка.

З а м е ч а н и я. На всех экземплярах *K. depravata* сегменты брюшка или даже склериты груди сильно разошлись, поэтому определить размеры нимф точнее не удастся.

М а т е р и а л. Кроме голотипа из того же местонахождения 2 паратипа № 2197/848, 872 (нимфы).

Kaltanemoura repentina Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. I, фиг. 8

Н а з в а н и е в и д а от *repentinus* лат. — неожиданный, внезапный.

Г о л о т и п — ПИН, № 1991/1, прямой и обратный отпечатки нимфы без вершины брюшка и ног; Каракан, ерунаковская (?) свита.

О п и с а н и е (рис. 45). Нимфа. Голова округлая, ее задний край слегка выпуклый, равномерно закруглен. Передний край переднеспинки прямой, задний — с небольшим срединным выступом, закругленным на вершине; боковые края почти прямые. Ширина переднеспинки немного превышает ее длину. Ширина брюшных сегментов примерно в 2 раза превышает их длину.

Р а з м е р ы (мм): длина тела нимфы старшего возраста около 8.

С р а в н е н и е. Хорошо отличается от других видов формой переднеспинки.

М а т е р и а л. Кроме голотипа из того же местонахождения паратип № 1991/2 (нимфа).

Kaltanemoura sharovi Sinitshenkova, sp. nov.

Н а з в а н и е в и д а в честь палеоэнтомолога А.Г. Шарова.

Г о л о т и п — ПИН, № 2781/209, прямой и обратный отпечатки нимфы старшего возраста; Караунгир-II, акколканская свита.

О п и с а н и е (рис. 46). Нимфа. Голова с выпуклым задним краем и прямым передним. Ширина переднеспинки в 2,3 раза превышает ее длину. Задний край переднеспинки выпуклый. Лапка дугообразно изогнута, границы члеников нечеткие. Ширина брюшных сегментов примерно в 2 раза превышает их длину.

Р а з м е р ы (мм): длина тела нимфы старшего возраста около 5,5.

С р а в н е н и е. Отличается от других видов короткой переднеспинкой.

З а м е ч а н и я. Экземпляр № 2781/207 (208), представляющий собой изолированный нимфальный крыловой чехлик, отнесен к *K. sharovi* на основании сходства формы и размеров с крыловым чехликом голотипа.

М а т е р и а л. Кроме голотипа из того же местонахождения паратип № 2781/207 (208) (нимфа).

Р о д *Uralonympha* G. Zalesky, 1939

Uralonympha: Ю. Залесский, 1939, с. 64.

Т и п о в о й в и д — *U. varica* G. Zalesky, 1939; нижняя пермь Приуралья.

Д и а г н о з. Нимфа. Глаза небольшие. Переднеспинка немного шире головы, с широким ободком по краю. Крыловые зачатки расположены под углом к продольной оси тела, задние немного шире передних, выступают из-под них примерно на треть своей длины. Ширина брюшных сегментов не более чем в 2 раза превышает их длину.

С р а в н е н и е. От других родов отличается наличием широкого ободка по краям переднеспинки.

Uralonympha varica G. Zalesky, 1939

U. varica: Ю. Залесский, 1939, с. 64, рис. 45; табл. I, рис. 5. Шаров, 1962, с. 138. Carpenter, 1969, p. 423, fig. 6.

Описана по единственному неполному остатку нимфы из кошелевской свиты (нижняя пермь) Приуралья (Чекарда).

З а м е ч а н и я. Переизучить голотип *U. varica* не удалось, поскольку неизвестно место его хранения.

В местонахождении Китяк (белебеевская свита) единственный остаток нимфы не удается отличить от *U. varica*: совпадают и размеры тела (длина тела нимфы из Китяка около 10 мм), и форма переднеспинки с широким ободком. Все же из-за плохой сохранности этой нимфы и из-за невозможности переизучить голотип *U. varica* мы воздерживаемся от идентификации этих двух видов. Нимфу из Китяка мы определяем как *Uralonympha* sp.

Uralonympha vorkutica Sinitshenkova, sp. nov.

Н а з в а н и е в и д а от р. Воркуты.

Г о л о т и п — ПИН, № 1631/250, прямой отпечаток нимфы без ног; Воркута, воркутская серия, рудницкая подсвита лекворкутской свиты.

О п и с а н и е (рис. 47). Нимфа. Ширина переднеспинки примерно в 2 раза превышает ее длину. Передние крыловые зачатки не достигают заднего края первого брюшного сегмента, задние — достигают середины второго сегмента брюшка. Ширина брюшных сегментов примерно в 1,5 раза превышает их длину. Последний тергит брюшка с заостренным выростом заднего края.

Р а з м е р ы (мм): длина тела нимфы около 13.

С р а в н е н и е. От типового вида отличается большими размерами, более широким грудным отделом, наличием заостренного выроста последнего тергита брюшка.

М а т е р и а л. Голотип.

Р о д *Ohionympha* Sinitshenkova, gen. nov.

Uralonympha: Carpenter, 1969, p. 423, part.

Н а з в а н и е р о д а от хребта Огайо и *nympha* (греч.) — нимфа.

Т и п о в о й в и д — *Uralonympha schopfi* Carpenter, 1969; верхняя (?) пермь Антарктиды.

Д и а г н о з. Нимфа. Глаза небольшие. Переднеспинка поперечно-овальная, не шире головы. Задние крыловые чехлы заметно шире передних, расположены под большим углом к продольной оси тела, чем передние. Ширина брюшных сегментов почти в 3 раза превышает их длину. Задние крыловые зачатки выступают примерно на треть своей длины из-под передних.

С р а в н е н и е. Хорошо отличается от других родов короткими брюшными сегментами и поперечно-овальной переднеспинкой.

Ohionympha schopfi (Carpenter, 1969), comb. nov.

Uralonympha schopfi: Carpenter, 1969, p. 423, fig. 4, 5.

Описана по единственному неполному остатку нимфы из свиты Маунт-Глоссоптерис (верхняя ? пермь; зона *Leaia*) Антарктиды (хребет Огайо, местонахождение Мерсер Ридж).

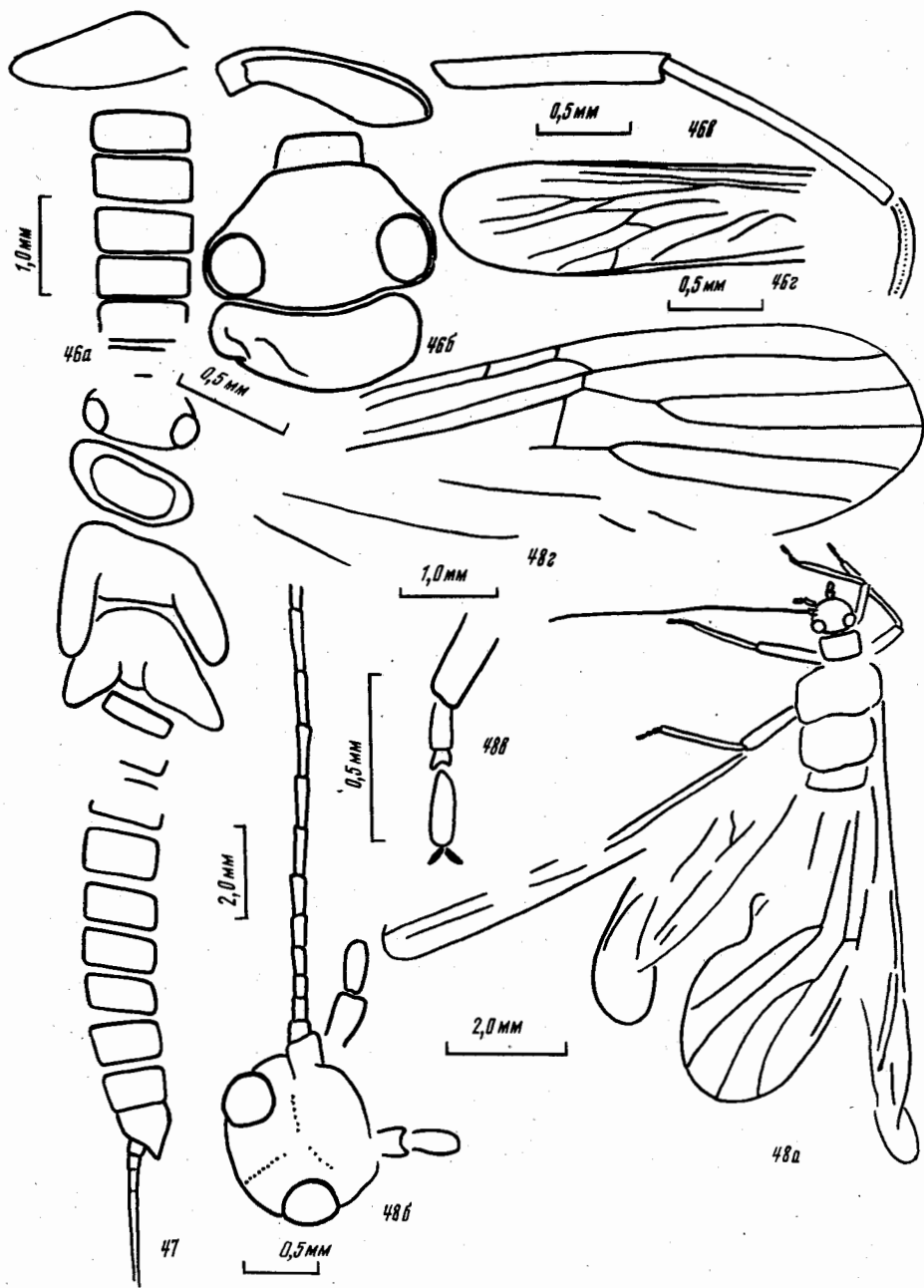


Рис. 46–48. Представители семейства Palaeonemouridae

46 – *Kaltanemoura sharovi* sp. nov.: а–в – голотип ПИН, № 2781/209: а – фрагмент брюшка нимфы с крыловыми чехлами, б – голова с переднеспинкой, в – нога; г – паратип ПИН, № 2781/207 (208), крыловой чехлик, Караунгир-II, акколканская свита; 47 – *Uralonympha vorkutica* sp. nov., голотип ПИН, № 1631/250, нимфа, Воркута, воркутская серия; 48 – *Rasilopsis irrita* sp. nov.: а–в – голотип ПИН, № 1700/3408: а – общий вид имаго, б – голова с основанием антенны, в – средняя лапка; г – паратип ПИН, № 1700/1236, переднее крыло, Чекарда, кошелевская свита

Р о д *Rasilopsis* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода от *rasilis* (лат.) — гладкий и рода *Perlopsis*.

Типовой вид — *R. irrita* sp. nov.; нижняя пермь Приуралья.

Диагноз. Имаго. Мелкие веснянки с поперечной переднеспинкой, которая почти в 1,5 раза короче головы. На переднем крыле SC впадает в R немного дистальнее r-gs. Стебелек RS в 3–3,5 раза короче его вилки. Дополнительные r-m отсутствуют. М ветвится дистальнее (на задних крыльях на уровне) r-gs.

Сравнение. От *Palaeonemoura* и *Palaeotaenipterux* отличается дистальным ветвлением М, дистальным впадением SC в R и более коротким стебельком RS.

Rasilopsis irrita Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. I, фиг. 9

Название вида от *irritus* (лат.) — неудавшийся.

Голотип — ПИН, № 1700/3408, прямой и обратный отпечатки почти целого имаго; Чекарда, кошелевская свита.

Описание (рис. 48). Имаго. Голова округлая, переднеспинка не шире головы. В срединной трети антенн длина члеников втрое превышает их длину. Ширина переднеспинки примерно в 1,5 раза превышает ее длину; ее передний край слегка вогнутый, задний — прямой, боковые немного выпуклые. Максиллярные пальпы утолщенные. Среднегрудь немного длиннее заднегруды. На передних крыльях с-sc впадает в С проксимальнее вершины SC; М ветвится проксимальнее первого развилка CuA. I членик средней лапки примерно в 2,5 раза длиннее второго и в 1,5 раза короче III.

Размеры (мм): длина тела имаго 6,0–7,6, длина переднего крыла 7,5–8,6, длина заднего крыла 6,6–7,2.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 10 паратипов № 1700/1236, 1254, 1259, 1260, 1270, 3162, 3390, 3398, 3415, 3422 (имаго).

СЕМЕЙСТВО MESOLEUCTRIDAE SINITSHENKOVA, STAT. NOV.

Mesoleuctrinae: Синиченкова, 1982, с. 113.

Р о д *Mesoleuctra* Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer, 1889

Mesoleuctra: Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer, 1889, S. 2. Синиченкова, 1982, с. 115.

Типовой вид — *M. gracilis* Br., Rdtb., Gglb., 1889; нижняя—средняя юра Кузнецкого и Иркутского бассейнов и Монголии.

Mesoleuctra gracilis Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer, 1889

Табл. IV, фиг. 2

M. gracilis: Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer, 1889, S. 2, Taf. 2, Fig. 11. Weissberg, 1925, s. 114, fig. Лебедев, 1950, с. 142, рис. 3, 4. Шаров, 1962, с. 138, рис. 357. Синиченкова, 1982, с. 117, рис. 1; табл. 1, фиг. 1–3.

Переописана по многочисленным остаткам нимф из верхней части абашевской и нижней подсистемы осиново-Юрты (нижняя—средняя юра) Кузбасса (Черный Этап-I, Литвиново, Юрта), из черемховской свиты (нижняя—средняя юра) Иркутского бассейна (Усть-Балей, Ия, Жилкино, Половина) и из жаргалантской свиты (нижняя—средняя юра) Западной Монголии (Джаргалант).

Mesoleuctra gigantea Sinitshenkova, 1985

Табл. IV, фиг. 7

M. gigantea: Синиченкова, 1985б, с. 154, рис. 5; табл. 21, фиг. 7.

Описана по 5 остаткам нимф из дубовской свиты (нижняя—средняя юра) Карагандинского бассейна (Караганда) и абашевской свиты (нижняя—средняя юра) Кузбасса (Черемза, Черный Этап-I).

Mesoleuctra tibialis Sinitshenkova, 1985

Табл. IV, фиг. 6

M. tibialis: Синиченкова, 1985б, с. 155, рис. 6; табл. 21, фиг. 8.

Описана по трем остаткам нимф из абашевской свиты (нижняя—средняя юра) Кузбасса (Черемза).

Mesoleuctra reipiaoensis Ping, 1928

M. reipiaoensis: Ping, 1928, p. 27, fig. 8.

Описана по двум остаткам нимф очень плохой сохранности из свиты Бэйпяо (нижняя—средняя юра) Северо-Восточного Китая (Бэйпяо).

Mesoleuctra quadrata Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 4

Название вида от *quadratus* лат. — квадратный.

Голотип — ПИН, № 2068/30, прямой отпечаток фрагмента нимфы; Шураб-II, согульская свита.

Описание (рис. 49). Нимфа. Переднеспинка квадратная, немного шире головы и почти такой же длины. Передние крыловые зачатки очень узкие. Ширина средних сегментов брюшка примерно в 2 раза превышает их длину.

Размеры (мм): длина тела нимфы старшего возраста около 20.

Сравнение. Хорошо отличается от других видов квадратной переднеспинкой.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения пар: тип № 2068/24 (нимфа).

Mesoleuctra exserta Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 5

Название вида от *exsertus* (лат.) — выступающий.

Голотип — ПИН, № 2068/20, прямой отпечаток почти целой нимфы; Шураб-II, согульская свита.

Описание (рис. 50). Нимфа. Переднеспинка с угловидно выступающими боковыми краями, заметно шире и длиннее головы. Передние ноги в 2,4 раза короче тела; I членик лапки в 1,5 раза короче III и в 2,5 раза длиннее II. Заднее бедро в 1,5 раза длиннее среднего и в 1,9 раза — переднего. Ширина средних сегментов брюшка примерно в 1,3 раза превышает их длину.

Размеры (мм): длина тела нимфы старшего возраста около 21.

Сравнение. Хорошо отличается от других видов формой переднеспинки.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения еще 4 паратипа № 2068/28, 79—81 (нимфы).

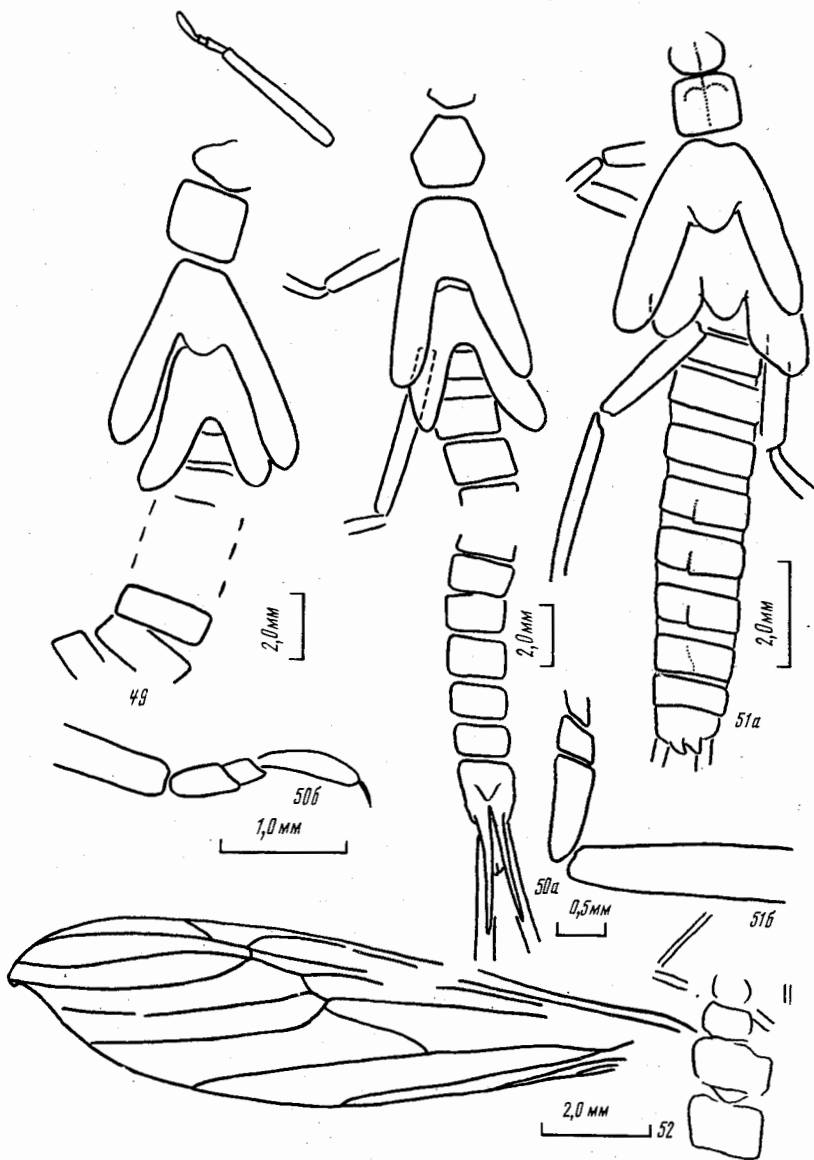


Рис. 49–52. Представители семейств Mesoleuctridae (49–51) и Perlariopseidae (52)

49 – *Mesoleuctra quadrata* sp. nov., голотип ПИН, № 2068/30, нимфа, Шураб-II, согульская свита; 50 – *M. exserta* sp. nov., голотип ПИН, № 2068/20; а – общий вид нимфы, б – передняя лапка, там же; 51 – *M. brachypoda* sp. nov.: а – голотип ПИН, № 2031/22, общий вид нимфы, б – паратип ПИН, № 2031/23, задняя лапка, Мадьген, мадыгенская свита; 52 – *Perlariopsis fidelis* sp. nov., голотип ПИН, № 3791/1220, фрагмент тела с передним крылом, Бахар, бахарская свита

Mesoleuctra brachypoda Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 3

Название вида *brachypoda* греч. – коротконогая.

Голотип – ПИН, № 2031/22, прямой отпечаток почти целой нимфы; Мадьген, мадыгенская свита.

Описание (рис. 51). Нимфа. Голова в 1,3 раза короче переднеспинки, углы

которой закруглены, а длина почти равна ширине. Бедрa короткие, в 1,5 раза короче голени. Средние ноги в 4 раза, задние в 2 раза короче тела. II членик задней лапки почти вдвое короче I. Ширина средних сегментов брюшка более чем в 2 раза превышает их длину.

Размеры (мм): длина тела нимфы старшего возраста 17,0.

Сравнение. Хорошо отличается от других видов короткими ногами.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 9 паратипов № 2031/23–30, 2087/26 (нимфы).

Род *Mesoleuctroides* Sinitshenkova, 1985

Mesoleuctroides: Синиченкова, 1985б, с. 115.

Типовой вид — *M. saturatus* Sinitsh., 1985; нижняя—средняя юра Западного Забайкалья.

Mesoleuctroides saturatus Sinitshenkova, 1985

Табл. IV, фиг. 8

M. saturatus: Синиченкова, 1985б, с. 155, рис. 7; табл. 22, фиг. 1

Описан по многочисленным остаткам нимф из ичетуйской свиты (нижняя—средняя юра) Западного Забайкалья (Новоспасское, Ичетуй-II, Колтыгей) и приаргунской серии Восточного Забайкалья (Дарасатуй).

Mesoleuctroides latus Sinitshenkova, 1985

M. latus: Синиченкова, 1985б, с. 157, рис. 8.

Описан по 2 остаткам нимф из жаргалантской свиты (нижняя—средняя юра) Западной Монголии (Ошин-Боро-Удзюр-Ула).

СЕМЕЙСТВО PERLARIOPEIDAE SINITSHENKOVA, 1985

Perlariopseidae: Синиченкова, 1985б, с. 157.

Род *Perlariopsis* Ping, 1928

Perlariopsis: Ping, 1928, p. 31. Синиченкова, 1985б, с. 159.

Типовой вид — *P. peipiaoensis* Ping, 1928; нижняя—средняя юра Северо-Восточного Китая.

Perlariopsis peipiaoensis Ping, 1928

P. peipiaoensis: Ping, 1928, p. 31, fig. 12.

Описан по 2 остаткам имаго из свиты Бэйпяо (нижняя—средняя юра) Северо-Восточного Китая (Бэйпяо).

Perlariopsis stipitata Sinitshenkova, 1985

Табл. V, фиг. 1.

P. stipitatus: Синиченкова, 1985б, с. 160, рис. 10; табл. 22, фиг. 2.

Описан по 6 остаткам имаго из ичетуйской свиты (нижняя—средняя юра) Западного Забайкалья (Новоспасское).

Perlariopsis fidelis Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида *fidelis* лат. — верная, надежная.

Голотип — ПИН, № 3791/1220, прямой и обратный отпечатки переднего крыла с головой и грудью; Бахар, бахарская свита.

Описание (рис. 52). Имаго. Переднеспинка значительно короче и уже среднегруды и заднегруды, которые по этим параметрам почти равны между собой. На передних крыльях поперечная жилка с-г четкая; с-sc впадает в С значительно проксимальнее вершины SC, которая впадает в R на уровне r-rs; с-г заметно дистальнее вершины SC. RS двухветвистый, его развилка на уровне r-rs и заметно дистальнее rs-m; M ветвится базальнее rs-m и m-cu.

Размеры (в мм): длина переднего крыла 12,0.

Сравнение. Отличается базальным положением с-г и базальным ветвлением RS и M.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 4 паратипа № 3791/1225, 1232—1234 (имаго).

Perlariopsis basalis Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 2.

Название вида *basalis* лат. — базальная.

Голотип — ПИН, № 3688/188, почти целое имаго; Хоутийн-Хотгор (обн. 296/17), уланэрэгская свита.

Описание (рис. 53). Имаго. Антенны длинные, состоят из прямоугольных члеников. Переднеспинка с закругленными боковыми краями, в 1,3 раза шире головы. Средне- и заднегрудь одинаковой длины. Ноги тонкие, длинные; передние ноги в 2,2, задние — в 1,2 раза короче тела. На передних крыльях с-г тонкая; с-sc впадает в С немного базальнее вершины SC, которая впадает в R немного дистальнее r-rs. RS двухветвистый, его развилка заметно дистальнее r-rs. Крылья выступают за вершину брюшка менее чем на треть своей длины. I членик задней лапки вдвое длиннее второго.

Размеры (мм): длина тела 6,7 (экз. № 3688/189) — 7,5 (голотип), длина переднего крыла 7,8 (экз. 3688/189) — 9,0 (голотип).

Сравнение. По размерам и по жилкованию переднего крыла наиболее близок к *P. stipitata*, от которого отличается, так же как и от других видов, положением r-rs базальнее вершины SC.

Замечания. Некоторые экземпляры плохой сохранности с неразличимым жилкованием крыльев отнесены к данному виду на основании сходства в размерах и строении отдельных частей тела и ног.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 4 паратипа № 3688/189—191, 230 (имаго).

Perlariopsis gravis Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида *gravis* лат. — неприятная.

Голотип — ПИН, № 3073/221, обратный отпечаток фрагмента переднего крыла; Сай-Сагул, согульская свита.

Описание (рис. 54). Имаго. На переднем крыле с-г четкая, с-sc впадает в С немного базальнее вершины SC, которая впадает в R немного базальнее r-rs; с-г значительно дистальнее вершины SC; RS двухветвистый, его развилка значительно дистальнее r-rs; развилка M заметно базальнее равномерно выпуклой дистально rs-m.

Размеры (мм): длина переднего крыла 12, его наибольшая ширина 3,8.

Сравнение. Резко отличается от других видов дистальным ветвлением RS и базальным развилком M.

Материал. Голотип.

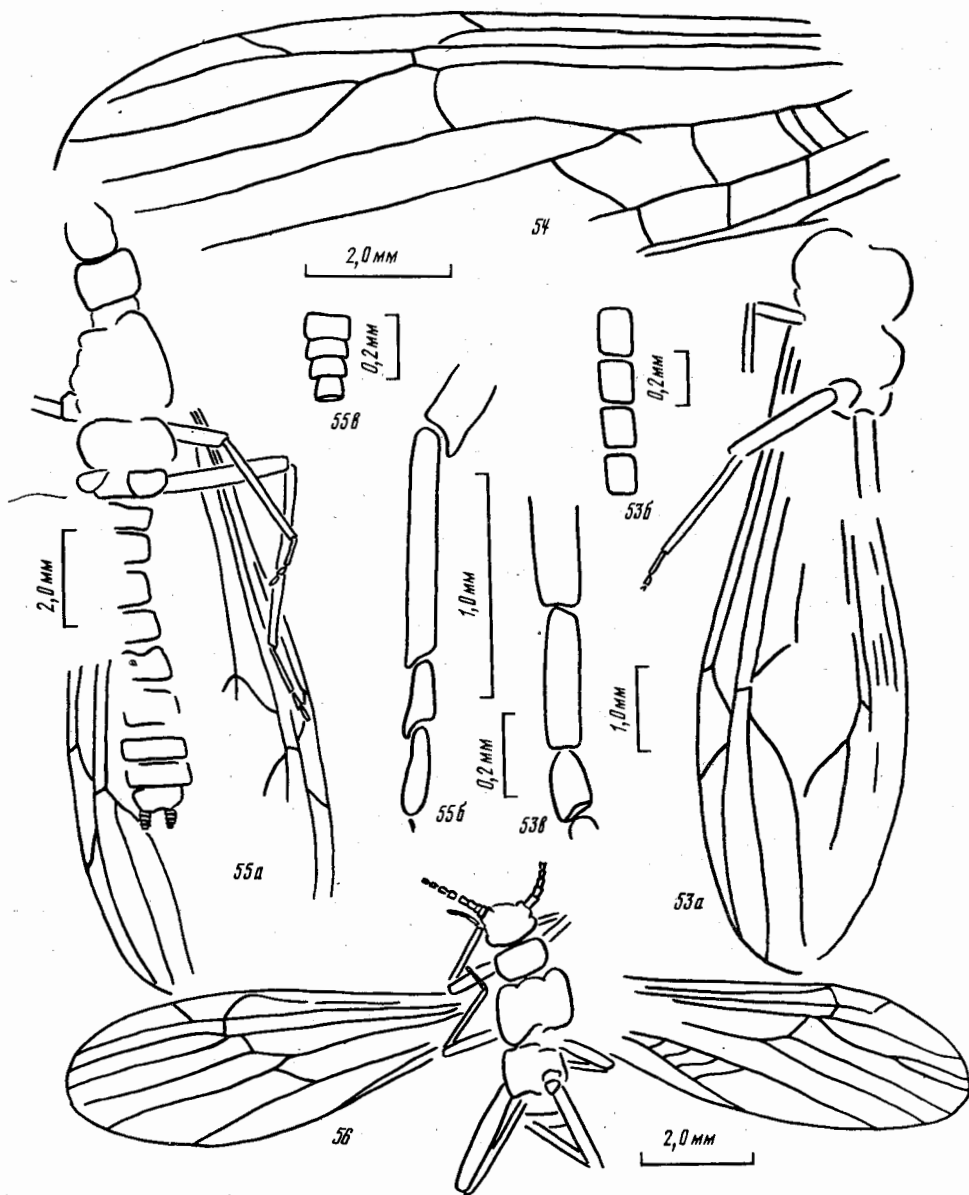


Рис. 53–56. Представители рода *Perlariopsis*

53 – *P. basalis* sp. nov., голотип ПИН, № 3688/188: а – фрагмент тела с передним крылом, б – фрагмент антенны, в – задняя лапка, Хоутийн-Хотгор, уланэргэская свита; 54 – *P. gravis* sp. nov., голотип ПИН, № 3073/221, переднее крыло, Сай-Сагул, согульская свита; 55 – *P. mediana* sp. nov., голотип ПИН, № 2239/386: а – фрагмент тела с крыльями, б – задняя лапка, в – церк, Каратау, карабаustaская свита; 56 – *P. terna* sp. nov., голотип ПИН, № 3688/229, фрагмент тела с передними крыльями, Хоутийн-Хотгор, уланэргэская свита

Perlariopsis mediana Sinitschenkova, sp. nov.

Название вида от *medianus* лат. – срединный.

Голотип – ПИН, № 2239/386, прямой и обратный отпечатки почти целого имаго; Каратау, карабаustaская свита.

Описание (рис. 55). Имаго. Переднеспинка немного шире и короче головы, ее боковые края слегка выпуклые, почти прямые; среднегрудь почти в 1,5 раза длиннее

заднегрудь. Задние ноги менее чем в 1,5 раза короче тела. Крылья выступают за вершину брюшка почти на четверть своей длины. На передних крыльях с-г четкая, заметно дистальнее вершины SC; с-с впадает в С заметно базальнее вершины SC, которая впадает в R заметно базальнее r-rs. RS двухветвистый, его развилка на уровне r-rs либо немного дистальнее; rs-m длинная, изогнутая. М делится на уровне rs-m.

Размеры (мм): длина тела 12,5, длина переднего крыла 12,0.

Сравнение. По размерам и строению переднего крыла наиболее близок к *P. gravis*, от которого отличается более дистальным ветвлением М и более базальным развилком RS.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения паратип № 2066/802 (имаго).

Perlariopsis terna Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от *ternus* лат. — тройной.

Голотип — ПИН, № 3688/229, прямой отпечаток почти целого имаго; Хоутин-Хотгор, уланэрэгская свита.

Описание. (рис. 56). Имаго. Голова заметно длиннее и немного уже переднеспинки; ширина переднеспинки примерно в 1,7 раза превышает ее длину. Ноги длинные, тонкие; голени немного длиннее и вдовое уже бедер. Задние бедра немного короче грудного отдела, немного менее чем в 2 раза длиннее средних и немного более чем в 2 раза длиннее передних бедер. На передних крыльях SC близ вершины анастомозирует с С; с-г тонкая, немного дистальнее вершины SC. Развилка RS немного базальнее r-rs.

Размеры (мм): длина переднего крыла 7,7, его наибольшая ширина 2,7, длина тела 7,7.

Сравнение. Отличается от предыдущих видов меньшими размерами и наличием анастомоза между С и SC.

Замечания. На правом крыле голотипа RS трехветвистый, причем ветвится его задняя ветвь. По-видимому, это не видовой признак, а изменчивость жилкования или даже уродство.

Брюшка голотипа почти не сохранилось, изобразить его не удалось, но заметный след от брюшка позволил измерить длину тела.

Материал. Голотип.

Perlariopsis martynovi Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 3.

Название вида в честь палеоэнтомолога А.В. Мартынова.

Голотип — ПИН, № 2997/287, прямой отпечаток почти целого имаго; Каратау, карабауская свита.

Описание. (рис. 57). Имаго. Антенны длинные, состоящие из четковидных члеников; I членик в 1,5 раза длиннее последующих. Переднеспинка не шире головы. Заднее бедро почти в 2 раза короче грудного отдела. I членик задней лапки в 2,5—3 раза длиннее II и почти равен по длине II и III вместе взятым. Крылья выступают за конец брюшка почти на половину своей длины. На передних крыльях SC близ вершины анастомозирует с С; с-г тонкая, немного дистальнее вершины SC, которая впадает в R немного базальнее r-rs; RS двухветвистый, его развилка немного базальнее r-rs; М ветвится немного базальнее rs-m.

Размеры (мм): длина тела 5,3, длина переднего крыла 7,7, его наибольшая ширина 2,4.

Сравнение. По размерам и особенностям жилкования наиболее близок к *P. terna*, от которого отличается более короткими задними ногами.

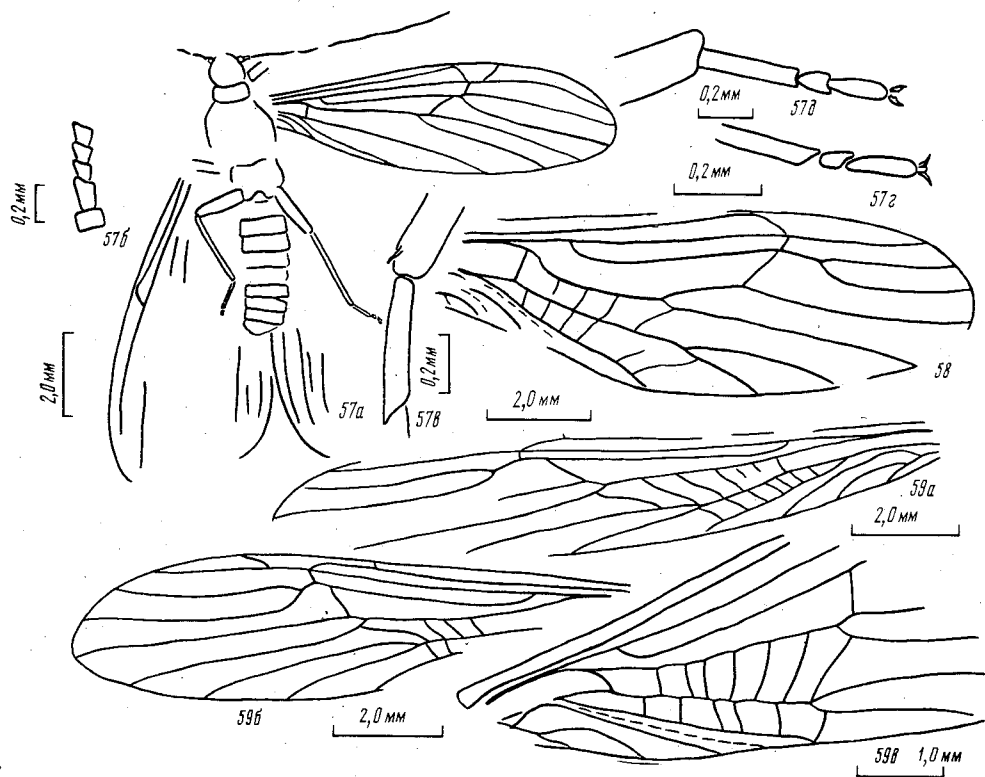


Рис. 57–59. Представители семейства Perlariopseidae

57 — *Perlariopsis martynovi* sp. nov., а–г — голотип ПИН, № 2997/287: а — тело с крыльями, б — фрагмент антенны, в — вершина задней голени с I члеником лапки, г — задняя лапка; д — паратип ПИН, № 2997/288, Каратау, карабастауская свита, задняя лапка; 58 — *Dicronemoura turanica* (Martn.), голотип ПИН, № 1039/26, переднее крыло, Кызыл-Кия, нижняя юра; 59 — *D. dira* sp. nov.; а — голотип ПИН, № 2069/1909, переднее крыло, б — паратип ПИН, № 2344/502, переднее крыло, в — паратип ПИН, № 2240/1023, основание переднего крыла, Джайляучо, мадыгенская свита

М а т е р и а л. Кроме голотипа из того же местонахождения паратип № 2997/288 (имаго).

Perlariopsis sp. 1

Один фрагмент переднего крыла из ичетуйской свиты (нижняя–средняя юра) Западного Забайкалья (Олонь–Шибирь). Больше всего сходен с *P. stipitata* (Синиченкова, 1985б, с. 160, рис. 11).

Perlariopsis sp. 2

Один фрагмент переднего крыла из итатской свиты (средняя юра) Чулымо-Енисейской впадины (Кубеково). Больше всего сходен с *P. mediana* (Синиченкова, 1985в, с. 116, рис. 1,а).

Р о д *Dicronemoura* Sinitschenkova, 1985

Dicronemoura: Синиченкова, 1985б, с. 162.

Т и п о в о й в и д — *Mesonemura turanica* Martynov, 1937; нижняя юра Средней Азии.

Dicronemoura turanica (Martynov, 1937)

Табл. V, фиг. 4.

Mesonemoura turanica: Мартынов, 1937а, с. 85, рис. 42; табл. 5, фиг. 3.

Описана по одному остатку целого переднего крыла (рис. 58) из нижней юры Средней Азии (Кызыл-Кия).

Dicronemoura martynovae (Kolosnitsyna, 1982)

Mesotaeniopteryx martynovi: Колосницына, 1982, с. 15, рис. 15.

Описана по одному остатку почти целого переднего крыла из черемховской свиты (нижняя—средняя юра) Иркутского бассейна (Толстый мыс).

Dicronemoura dira Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 5.

Название вида от *dirus* лат. — страшный.

Голотип — ПИН, № 2069/1909, прямой отпечаток переднего крыла; Джайляучо, мадыгенская свита.

Описание (рис. 59). Имаго. На передних крыльях с-г хорошо заметна; вершина SC заметно дистальнее с-sc, SC впадает в R на уровне r-rs; RS ветвится заметно дистальнее r-rs. Развилка Cu базальнее развилка M.

Размеры (мм): длина переднего крыла 9,0–10,4, его наибольшая ширина 2,0–3,3.

Сравнение. Дистальным ветвлением RS сходна с *D. turanica*, от которой отличается ветвлением Cu базальнее развилка M.

Замечания. К данному виду отнесены экземпляры, деформированные растяжением в разных направлениях; всех их объединяет однотипность жилкования передних крыльев. Заметной изменчивости в жилковании не обнаружено, кроме длины стелька RS, составляющего 1/8–1/12 длины вилки RS.

Материал. Кроме голотипа, из того же местонахождения 14 паратипов № 2069/1906; 2240/1023, 2191 (2194), 2201, 2223; 2344/218, 502, 503, 506, 508; 2555/1015, 1034, 1035; 2070/540 (имаго).

Dicronemoura acaulis Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида *acaulis* лат. — бесстельная.

Голотип — ПИН, № 2240/2199, прямой отпечаток переднего крыла; Джайляучо, мадыгенская свита.

Описание (рис. 60). Имаго. На переднем крыле с-г очень тонкая; вершина SC значительно дистальнее с-sc, SC впадает в R почти на уровне r-rs; RS обычно ветвится базальнее r-rs; развилка Cu заметно базальнее либо на уровне развилка M.

Размеры (мм): длина переднего крыла 12,2–17,3, его наибольшая ширина 3,0–4,0.

Сравнение. По жилкованию крыла очень близка к *D. martynovae*, от которой отличается впадением SC в R на уровне r-rs (у *D. martynovae* SC впадает в R значительно базальнее r-rs), а также положением развилка Cu базальнее развилка M.

Замечания. Изменчивость в жилковании отмечается лишь в строении RS: обычно RS ветвится базальнее r-rs, но встречаются экземпляры, у которых RS ветвится на уровне r-rs (например, № 2069/1908; 2240/2203, 2219).

Значительные колебания в размерах крыльев связаны с различной степенью деформации крыльев растяжением, которая накладывается на обычную внутривидовую изменчивость.

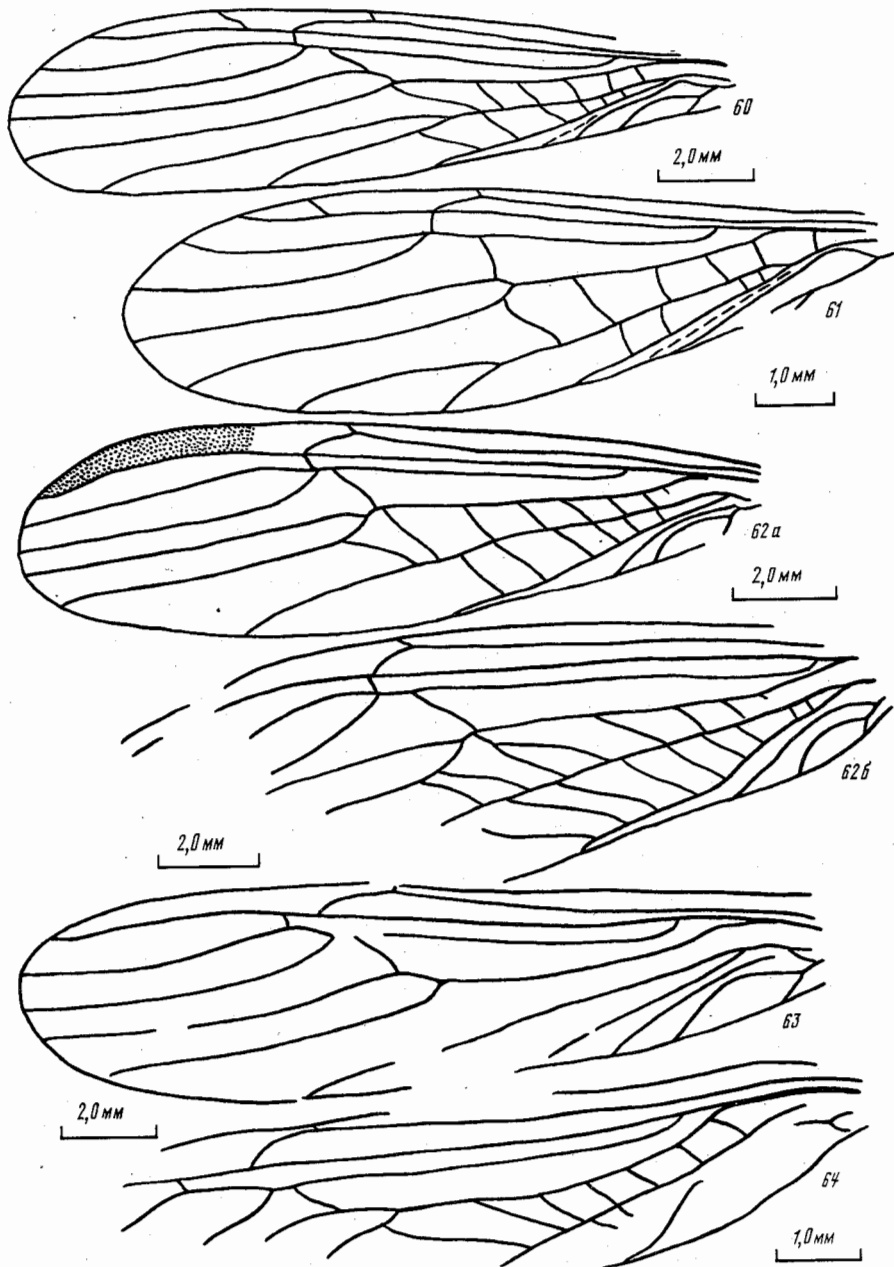


Рис. 60–64. Представители семейства Perlariopseidae

60 – *Dicronemoura ascaulis* sp. nov., голотип ПИН, № 2240/2199, переднее крыло; 61 – *D. declinata* sp. nov., голотип ПИН, № 2240/3480, переднее крыло, Джайляучо, мадыгенская свита; 62 – *Kaenamoura abrupta* sp. nov.; а – голотип ПИН, № 2784/2367, переднее крыло, б – паратип ПИН, № 2384/208, переднее крыло, Каратау, карабастауская свита; 63 – *K. distalis* sp. nov., голотип ПИН, № 371/1804, переднее крыло, Союты, джилъская свита; 64 – *K. brevis* sp. nov., голотип ПИН, № 3073/217, фрагмент переднего крыла, Сай-Сагул, согульская свита

М а т е р и а л. Кроме голотипа из того же местонахождения 17 паратипов № 2069/1905, 1908, 1910; 2240/2192, 2202, 2203, 2206, 2207, 2208, 2219; 2344/512; 2555/1014, 1016, 1020, 1022, 1028, 1031 (имаго).

Dicronemoura declinata Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 6.

Название вида от *declinatus* лат. — отогнутый назад.

Г о л о т и п — ПИН, № 2240/3489, прямой отпечаток переднего крыла; Джайляучо, мадыгенская свита.

О п и с а н и е (рис. 61). Имаго. На передних крыльях с-г хорошо заметна; вершина SC немного дистальнее с-sc, SC впадает в R либо немного базальнее либо на уровне r-rs; RS ветвится немного дистальнее r-rs. Развилка Cu дистальнее развилка M.

Р а з м е р ы (мм): длина переднего крыла 6,5 (2344/505) — 9,0 (голотип), его наибольшая ширина 1,6—2,3.

С р а в н е н и е. По расположению развилка Cu дистальнее развилка M *D. declinata* обближается с *D. turanica*, от которой отличается более коротким стебельком RS.

З а м е ч а н и я. Экземпляр № 2344/505 значительно мельче остальных по размерам (длина крыла 6,5 мм), все же мы сочли целесообразным отнести его к данному виду, поскольку принципиальных отличий в жилковании крыла не обнаружено, за исключением короткой концевой вилки RS.

М а т е р и а л. Кроме голотипа из того же местонахождения 2 паратипа № 2240/2204; 2344/505 (имаго).

Р о д *Karanemoura* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода ст хребта Каратау и рода *Nemoura*.

Типовой вид — *K. abrupta* sp. nov.; верхняя юра Южного Казахстана.

Д и а г н о з. Имаго. Веснянки средних размеров. На передних крыльях SC не изогнута близ вершины, с-г отсутствует, RS обычно двухветвистый, реже трехветвистый, его развилка чаще базальнее, реже дистальнее r-rs. Развилка M обычно базальнее, реже немного дистальнее rs-m и m-cu. CuA и CuP простые, CuP прямая, впадает в задний край крыла значительно базальнее вершины SC.

С р а в н е н и е. *Karanemoura* наиболее близка к *Perlariopsis*, от которого отличается отсутствием с-г. Олигомеризация жилкования достигает того же уровня, что и у современных *Nomouridae*.

Karanemoura abrupta Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 7.

Название вида от *abruptus* (лат.) — резкий.

Г о л о т и п — ПИН, № 2384/2367, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Каратау, карабастауская свита.

О п и с а н и е (рис. 62). Имаго. На передних крыльях вершина SC немного дистальнее с-sc, SC впадает в R немного базальнее r-rs. RS двухветвистый, его ветвление базальнее r-rs. Развилка M дистальнее rs-m и m-cu; вершина CuP значительно базальнее вершины SC.

Р а з м е р ы (мм): длина переднего крыла 15—18, его наибольшая ширина 4,2—5,8.

З а м е ч а н и я. Различия в размерах крыльев могут быть связаны с половым диморфизмом.

М а т е р и а л. Кроме голотипа из того же местонахождения 2 паратипа № 2066/800; 2784/208 (имаго).

Karanemoura distalis Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 8.

Название вида *distalis* (лат.) — дистальная, удаленная.

Голотип — ПИН, № 371/1804, прямой и обратный отпечатки почти целого переднего крыла; Согюты, джилская свита.

Описание (рис. 63). Имаго. На передних крыльях вершина SC значительно дистальнее с-сs, SC впадает в R заметно базальнее r-rs; RS двухветвистый, его развилок базальнее r-rs. Развилка M проксимальнее rs-m и m-cu.

Размеры (мм): длина переднего крыла 14–17, его наибольшая ширина 3,7–4,3.

Сравнение. От типового вида отличается проксимальным расположением развилка M относительно rs-m и m-cu.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 15 паратипов № 358/765, 832; 371/670, 1805, 1871; 381/74; 2903/349, 350, 352–354, 357–360 (имаго).

Karanemoura brevis Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида *brevis* (лат.) — непродолжительная.

Голотип — ПИН, № 3073/217, прямой отпечаток почти целого переднего крыла; Сай-Сагул, согульская свита.

Описание (рис. 64). Имаго. На передних крыльях вершина SC значительно дистальнее с-сs, SC впадает в R значительно базальнее r-rs; RS двухветвистый, его развилок значительно базальнее r-rs. Развилка M острый, расположен базальнее rs-m и m-cu.

Размеры (мм): длина переднего крыла 11–13.

Сравнение. Наиболее близка к *K. distalis*, от которой отличается более базальным положением вершины SC и развилка RS относительно r-rs, а также более острым развилком M и меньшими размерами.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 4 паратипа № 2345/242; 2389/419; 3073/210, 885 (имаго).

Karanemoura divaricata Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от *divaricatus* лат. — растопыренный.

Голотип — ПИН, № 2997/1719, прямой отпечаток целого переднего крыла; Карагау, карабастуская свита.

Описание (рис. 65). Имаго. На передних крыльях птеростигма затемнена, вершина SC немного дистальнее с-сs, SC впадает в R немного дистальнее либо немного базальнее r-rs; RS двухветвистый, его развилок базальнее r-rs. Развилка M базальнее rs-m и m-cu.

Размеры (мм): длина переднего крыла 12,5 (голотип) — 13,0 (экз. № 2904/439), его наибольшая ширина 3,1.

Сравнение. По размерам и характеру жилкования близка к *K. distalis* и *K. brevis*, но отличается от них более дистальным положением r-rs относительно вершины SC и развилка RS.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 2 паратипа № 2904/439, 1559 (имаго).

Karanemoura desiliens Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида *desiliens* (лат.) — отскакивающая.

Голотип — ПИН, № 3688/192, прямой и обратный отпечатки почти целого имаго; Хоутийн-Хотгор, уланэрэгская свита.

Описание (рис. 66). Имаго. Переднеспинка почти в 2 раза шире головы, с выпуклыми и закругленными боковыми краями, ее передний край вогнутый. Средне- и задне-

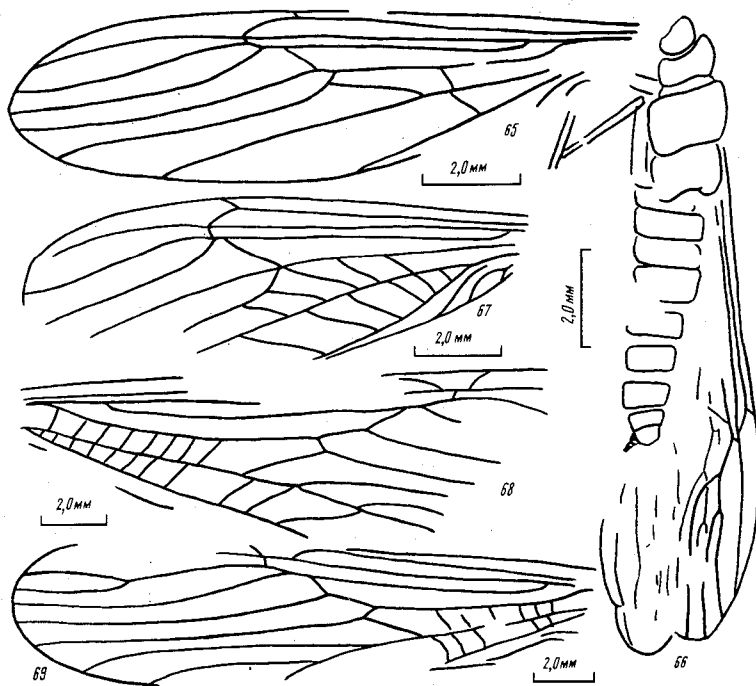


Рис. 65–69. Представители семейства Perlariopseidae

65 – *Karanemoura divaricata* sp. nov., голотип ПИН, № 2997/1719, переднее крыло, Каратау, карабастауская свита; 66 – *K. desiliens* sp. nov., голотип ПИН, № 3688/192, тело с фрагментом крыльев, Хоутийн-Хотгор, уланэрэгская свита; 67 – *K. appropinquata* sp. nov., голотип ПИН, № 3688/187, переднее крыло, там же; 68 – *Mesotaeniopterys elongata* Mart., голотип ПИН, № 1057/10, переднее крыло, Шураб-II, согульская свита; 69 – *M. splendida* Mart., голотип ПИН, № 1057/7, переднее крыло, там же

грудь массивные, причем средний отдел груди заметно длиннее заднего. На переднем крыле вершина SC немного дистальнее c-sc, SC впадает в R немного базальнее r-rs; RS трехветвистый, его первый развилок дистальнее r-rs, вторично ветвится передняя ветвь. Крылья выступают за вершину брюшка немного более чем на треть своей длины.

Размеры (мм): длина переднего крыла 10, длина тела 8,5.

Сравнение. Резко отличается от остальных видов трехветвистым RS.

Замечания. Увеличение числа продольных жилок (трехветвистый RS) при уменьшении размеров настолько необычно для видов рода *Karanemoura*, что не исключена возможность выделения особого рода для *K. desiliens*. В настоящее время это представляется преждевременным, поскольку строение тела других видов неизвестно.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 2 паратипа № 3688/193, 194 (имаго).

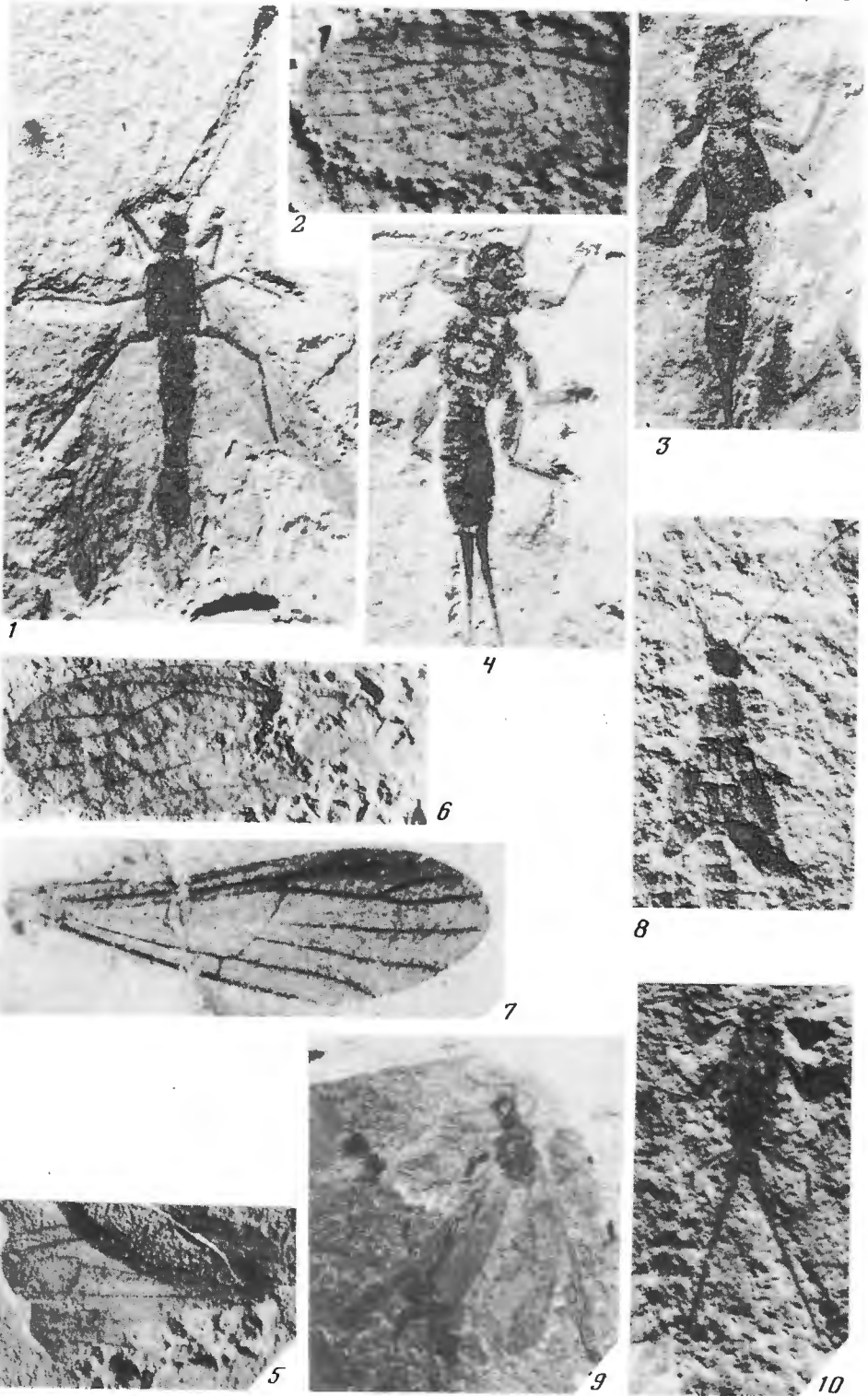
Karanemoura appropinquata Sinitshenkova, sp. nov.

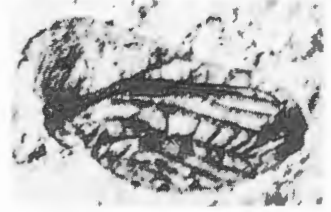
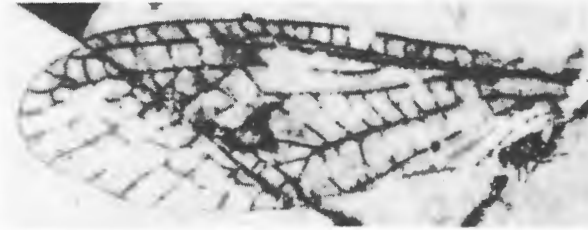
Название вида от *appropinquatus* лат. – приближенный.

Голотип – ПИН, № 3688/187, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Хоутийн-Хотгор (обн. 296/11), уланэрэгская свита.

Описание (рис. 67). Имаго. На передних крыльях вершина SC немного дистальнее c-sc, SC впадает в R на уровне r-rs; RS двухветвистый, его развилок немного базальнее r-rs. Развилок M острый, расположен немного дистальнее rs-m.

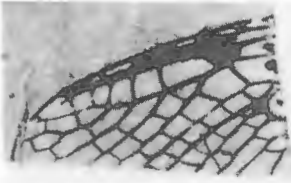
Размеры (мм): длина переднего крыла 12, его наибольшая ширина 3,8.



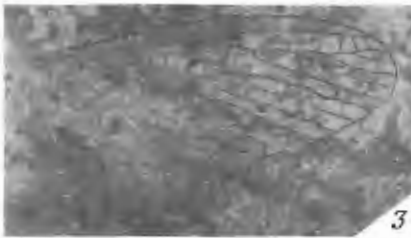


5

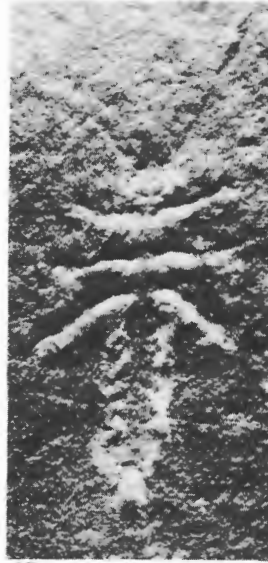
2



1



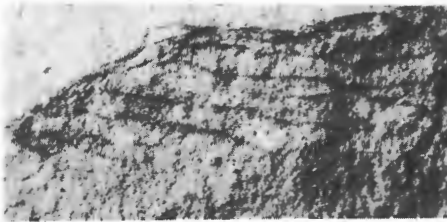
3



10



11



7



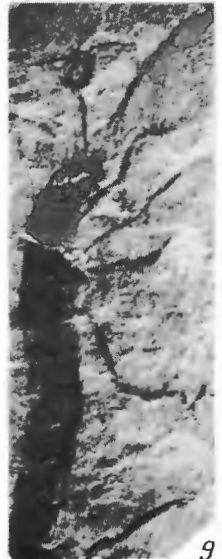
6



8



4

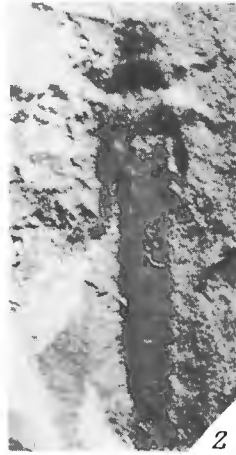


9

Таблица III



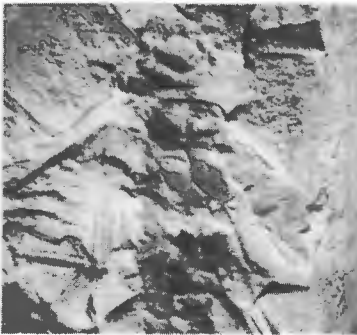
1



2



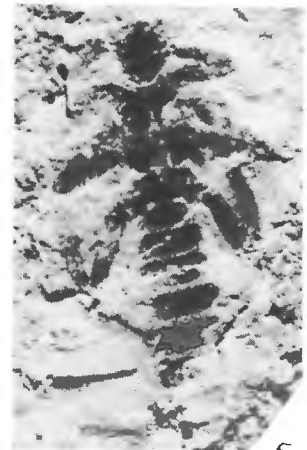
3



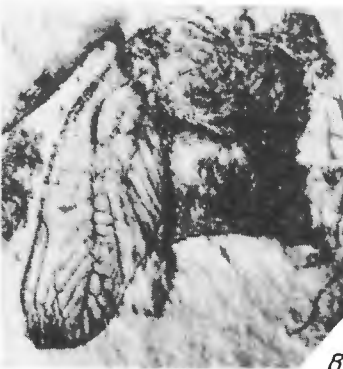
7



4



5



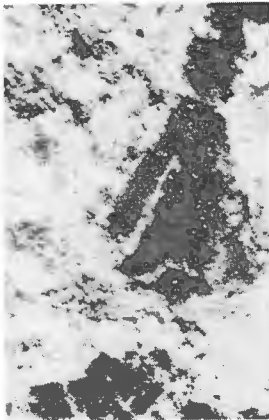
8



6



9



1

2

3

4

5

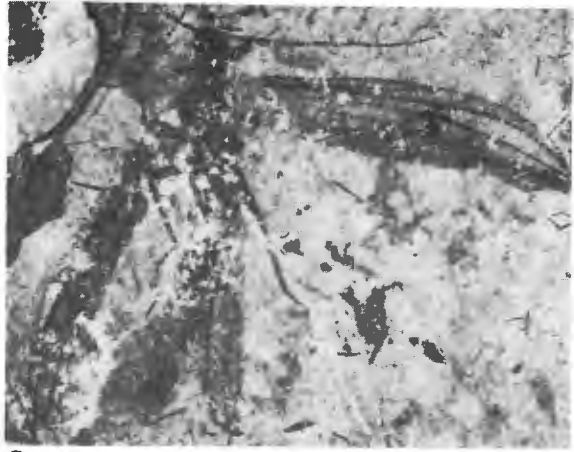
6

7

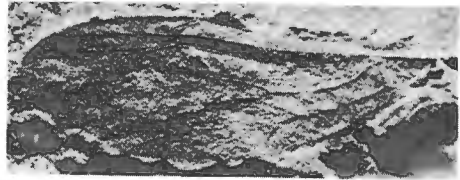
8



1



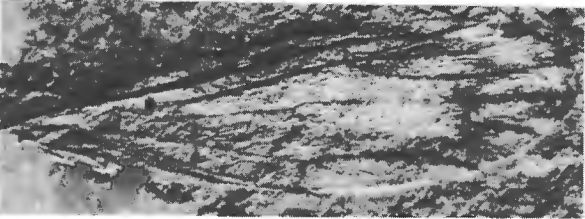
3



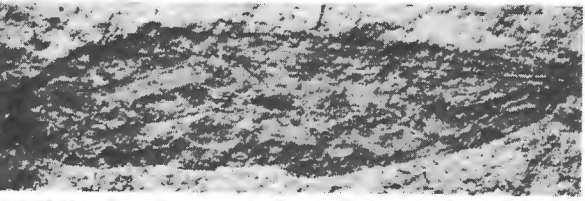
4



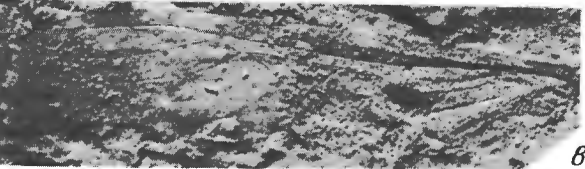
5



6



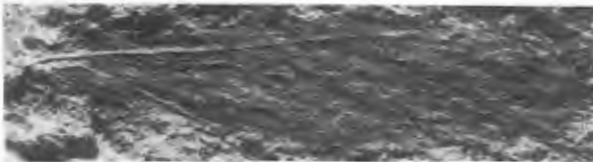
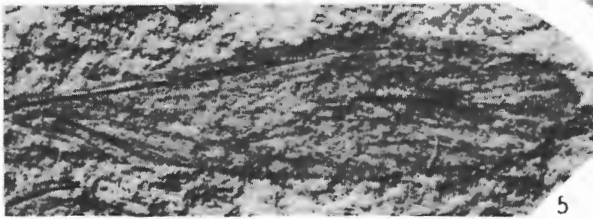
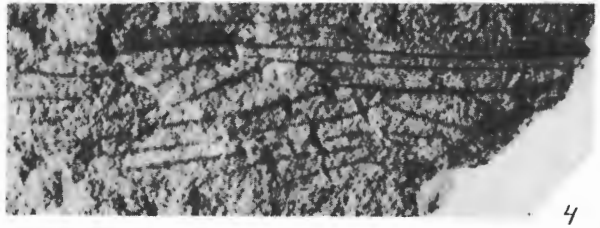
7



8

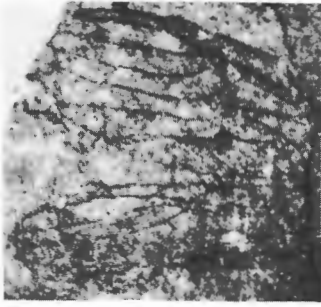


2



6





1



2



3



4



5



7



6



8



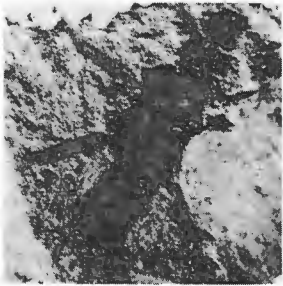
1



2



3



4



5



6



7

С р а в н е н и е. Наиболее близка к *K. abrupta*, от которой отличается меньшими размерами, более проксимальным ветвлением М относительно *rs-m*.

Материал. Голотип.

Р о д *Mesotaeniopteryx* Martynov, 1937

Mesotaeniopteryx: Мартынов, 1937а, с. 81. Синиченкова, 1985б, с. 160.

Типовой вид — *M. elongata* Martynov, 1937; нижняя—средняя юра Средней Азии.

Mesotaeniopteryx elongata Martynov, 1937

M. elongata: Мартынов, 1937а, с. 81, рис. 36, 37; табл. 5, фиг. 1.

Описан по 2 остаткам передних крыльев (рис. 68) из согульской свиты (нижняя—средняя юра) Средней Азии (Шураб-II).

Mesotaeniopteryx splendida Martynov, 1937

Табл. VI, фиг. 2.

M. splendida: Мартынов, 1937а, с. 82, рис. 38, 39.

Описан по 2 остаткам передних крыльев (рис. 69) из согульской свиты (нижняя—средняя юра) Средней Азии (Шураб-II).

Mesotaeniopteryx klapaleki Martynov, 1937

M. klapaleki: Мартынов, 1937а, с. 83, рис. 40; табл. 5, фиг. 2.

Описан по одному остатку базальной части переднего крыла из согульской свиты (нижняя—средняя юра) Средней Азии (Шураб-II).

Mesotaeniopteryx semisessilis Sinitschenkova, 1985

Табл. VI, фиг. 3.

M. semisessilis: Синиченкова, 1985б, с. 161, рис. 12; табл. 22, фиг. 3.

Описан по 2 остаткам целых передних крыльев из черемховской свиты (нижняя—средняя юра) Иркутского бассейна (Ия).

Mesotaeniopteryx sinitsae Sinitschenkova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 4.

Название вида в честь палеонтолога С.М. Синыцы.

Г о л о т и п — ПИН, № 3791/1227, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Бахар (обн. 275/1), бахарская свита.

О п и с а н и е (рис. 70). Имаго. Птеростигма затемнена, с-г короткая, с-с значительно базальнее вершины SC. Первый развилок RS немного базальнее *r-rs*; между вершинным отрезком R и основанием передней ветви RS широкое поле.

Р а з м е р ы (мм): длина переднего крыла около 18.

С р а в н е н и е. От *M. elongata* и *M. splendida* отличается меньшими размерами, более дистальным первым развилком RS. От *M. semisessilis*, помимо более базального расположения с-г, отличается более широким полем между вершинным отрезком R и основанием передней ветви RS.

М а т е р и а л. Кроме голотипа из того же местонахождения 3 паратипа № 3791/1226, 1229, 1230 (имаго).

Mesotaeniopteryx turgida Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от *turgidus* (лат.) — вздувшийся.

Голотип — ПИН, № 4024/58, прямой отпечаток фрагмента переднего крыла; Тушилга, хамархубуринская свита.

Описание (рис. 71). Имаго. На передних крыльях птеростигма не окрашенная; с-г четкая, косая, расположена значительно дистальнее короткой r-rs; c-sc значительно базальнее вершины SC, впадающей в R немного базальнее r-rs. Первый развилок RS базальнее r-rs, его ветви в основании изогнуты.

Размеры (мм): длина переднего крыла около 23.

Сравнение. По размерам и строению SC наиболее близка к *M. elongata* и *M. splendida*, от которых отличается более дистальным положением с-г и вершины SC, более короткой r-rs и формой первого развилка RS.

Материал. Голотип.

Род *Fritaniopsis* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода — произвольное сочетание букв.

Типовой вид — *F. brevicaulis* sp. nov.; средний или верхний триас Средней Азии.

Диагноз. Имаго. Веснянки средних размеров. На передних крыльях с-г длинная; вершина SC немного либо значительно дистальнее c-sc, SC впадает в R немного базальнее либо на уровне r-rs. RS двухветвистый; CuA трехветвистая, ее ветви заметно расходятся после ветвления, задняя ветвь отклоняется базально. A₂ простая.

Сравнение. От *Karanemoura*, *Perlariopsis* и *Dicronemoura* отличается трехветвистой CuA, от *Mesotaeniopteryx* — дихотомическим ветвлением CuA.

Fritaniopsis brevicaulis Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 5.

Название вида *brevicaulis* (лат.) — короткостебельная.

Голотип — ПИН, № 2555/1013, прямой и обратный отпечатки целого переднего крыла; Джайляучо, мадыгенская свита.

Описание (рис. 72). Имаго. На передних крыльях с-г очень тонкая; вершина SC значительно дистальнее c-sc; SC впадает в R немного проксимальнее либо на уровне r-rs; RS ветвится дистальнее r-rs, его стебелек верьерирует от 1/5 до 1/3 длины вилки RS. Первый развилок CuA базальнее, второй дистальнее либо почти на уровне развилка M.

Размеры (мм): длина переднего крыла 9,0–12,5, его наибольшая ширина 2,2–3,2.

Замечания. Большая изменчивость крыльев по размерам объясняется сильной деформацией некоторых экземпляров поперечным растяжением, при этом ширина крыла оказывается значительно больше, чем у других, не деформированных экземпляров. В действительности различия по длине крыльев были незначительными.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 9 паратипов № 2240/2189, 2197, 2200 (3958), 2213, 2221; 2344/510, 520; 2555/1017; 2785/3740 (имаго).

Fritaniopsis inflata Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от *inflatus* лат. — вздутый.

Голотип — ПИН, № 3073/208, прямой и обратный отпечатки почти целого переднего крыла; Сай-Сагул, согульская свита.

Описание (рис. 73). Имаго. На передних крыльях с-г не заметна; вершина SC немного проксимальнее c-sc, SC впадает в R заметно базальнее r-rs; RS ветвится базальнее r-rs, передняя его ветвь сильно изогнута. Первый развилок CuA почти на уровне развилка M, второй — дистальнее.

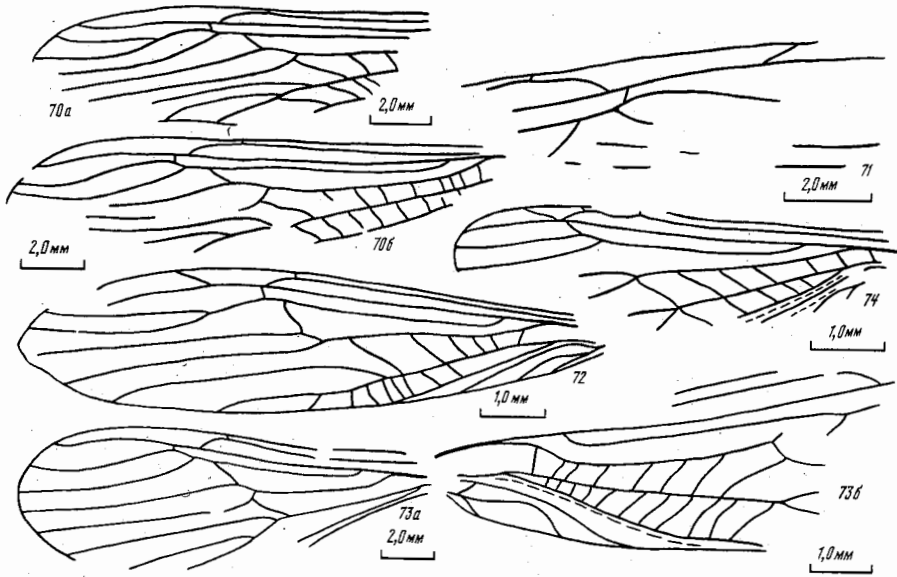


Рис. 70–74. Представители семейства Perlariopseidae

70 – *Mesotaeniopteryx sinitsae* sp. nov.: а – голотип ПИН, № 3791/1227, фрагмент переднего крыла, б – паратип ПИН, № 3791/1229, переднее крыло, Бахар, бахарская свита; 71 – *M. turgida* sp. nov., голотип ПИН, № 4024/58, фрагмент переднего крыла, Тушилга, хамархубуринская свита; 72 – *Fritaniopsis brevicaulis* sp. nov., голотип ПИН, № 2555/1013, переднее крыло, Джайляучо, мадыгенская свита; 73 – *F. inflata* sp. nov.: а – голотип ПИН, № 3073/208, переднее крыло, б – паратип ПИН, № 3073/211, основание переднего крыла, Сай-Сагул, согульская свита; 74 – *F. dependens* sp. nov., голотип ПИН, № 2240/2216, переднее крыло, Джайляучо, мадыгенская свита

Размеры (мм): длина переднего крыла 15–16, его наибольшая ширина 5.

Сравнение. От типового вида отличается большими размерами и более базальным положением вершины SC.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 7 паратипов № 2032/36 (82); 2389/312; 3073/6, 209, 211, 212, 219 (имаго).

Fritaniopsis dependens Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида *dependens* лат. – повисающая.

Голотип – ПИН, № 2240/2216, прямой отпечаток почти целого переднего крыла; Джайляучо, мадыгенская свита.

Описание (рис. 74). Имаго. На передних крыльях с-г тонкая, лишь немного дистальнее вершины SC; с-с впадает в С заметно базальнее вершины SC, впадающей в R немного дистальнее либо немного проксимальнее r-rs; RS ветвится проксимальнее r-rs. Первый развилок CuA немного проксимальнее либо на уровне развилка M; A₂ длинная.

Размеры (мм): длина переднего крыла 7,0–10,5, его наибольшая ширина 2,5.

Сравнение. По характеру ветвления RS близок к *F. inflata*, от которого отличается меньшими размерами и более дистальным положением вершины SC.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 2 паратипа № 2240/2224; 2344/519 (имаго).

Fritaniopsis remota Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от *remotus* лат. – отодвинутый.

Голотип – ПИН, № 2555/1027, обратный отпечаток целого переднего крыла; Джайляучо, мадыгенская свита.

Описание (рис. 75). Имаго. На передних крыльях с-г хорошо заметна, короткая, расположена немного дистальнее r-rs; вершина SC немного дистальнее с-сс, SC впадает в R немного базальнее r-rs; RS ветвится дистальнее r-rs, его стебелек длинный, почти вдвое короче вилки RS. Оба развилка CuA дистальнее развилка M.

Размеры (мм): длина переднего крыла 9,5, его наибольшая ширина 2,5.

Сравнение. Резко отличается от других видов длинным стебельком RS и дистальным ветвлением CuA.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 3 паратипа № 2069/1914; 2240/2210; 2555/1019 (имаго).

Род *Tritaniella* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода — произвольное сочетание букв.

Типовой вид — *T. mera* sp. nov.; средний или верхний триас Средней Азии.

Диагноз. Имаго. Веснянки средних размеров. На передних крыльях с-г длинная, иногда тонкая, плохо заметная. Вершина SC впадает в R почти на уровне r-rs; RS двухветвистый, его развилок дистальнее r-rs. CuA гребенчатая вперед, трехветвистая, со слегка расходящимися базально ветвями; задняя ветвь CuA не отклоняется базально. A₂ простая либо гребенчатая назад.

Сравнение. По строению CuA наиболее близка к *Mesotaeniopteryx*, от которого отличается меньшими размерами, двухветвистым RS, длинной с-г и не отклоняющейся базально задней ветвью CuA.

Tritaniella mera Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от *merus* лат. — не смешанный, чистый.

Голотип — ПИН, № 2555/1036, прямой отпечаток переднего крыла; Джайляучо, мадыгенская свита.

Описание (рис. 76). Имаго. На передних крыльях с-г немного дистальнее r-rs, очень длинная; вершина SC немного дистальнее с-сс, SC впадает в R почти на уровне r-rs. Стебелек RS короткий. Оба развилка CuA базальнее развилка M; A₂ плавно дугообразно изогнута.

Размеры (мм): длина переднего крыла 10–12, его наибольшая ширина 2,3–2,7.

Замечания. Изменчивость в жилковании передних крыльев затрагивает только RS; его стебелек может быть очень коротким либо составлять до 1/4 длина вилки RS.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 5 паратипов № 2069/1907, 1915; 2240/2193; 2344/504, 509 (имаго).

Tritaniella perlonga Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 6.

Название вида от *perlongus* (лат.) — очень длинный.

Голотип — ПИН, № 2344/516, прямой и обратный отпечатки целого переднего крыла; Джайляучо, мадыгенская свита.

Описание (рис. 77). Имаго. На передних крыльях с-г значительно дистальнее r-rs, довольно короткая; вершина SC немного дистальнее с-сс, SC впадает в R базальнее r-rs. Стебелек RS длинный, составляет более половины длины вилки RS. Первый развилок CuA базальнее, а второй дистальнее развилка M. A₂ с длинной задней ветвью.

Размеры (мм): длина переднего крыла 14,0–14,5, его наибольшая ширина 3,4.

Сравнение. От типового вида отличается более крупными размерами и длинной задней ветвью A₂.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения паратип № 2344/517 (имаго).

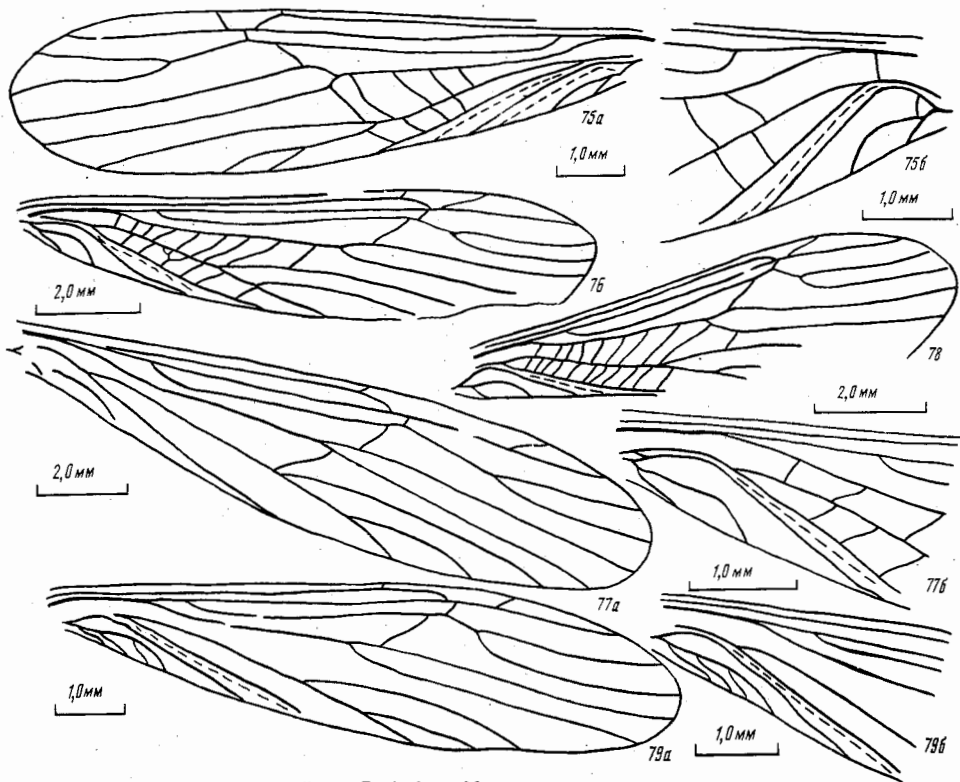


Рис. 75–79. Представители семейства Perlariopseidae

75 — *Fritaniopsis remota* sp. nov.: а — голотип ПИН, № 2555/1027, переднее крыло, б — паратип ПИН, № 2240/2210, основание переднего крыла, Джайляучо, мадыгенская свита; 76 — *Tritaniella mega* sp. nov., голотип ПИН, № 2555/1036, переднее крыло, там же; 77 — *T. perlonga* sp. nov.: а — голотип ПИН, № 2344/516, переднее крыло, б — паратип ПИН, № 2344/517, основание переднего крыла, там же; 78 — *T. synneura* sp. nov., голотип ПИН, № 2344/514, переднее крыло, там же; 79 — *T. pectinata* sp. nov., голотип ПИН, № 2344/518: а — переднее крыло, б — основание переднего крыла, там же

Tritaniella synneura Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от *synneurus* (лат.) — слитножилковый.

Голотип — ПИН, № 2344/514, прямой отпечаток целого переднего крыла; Джайляучо, мадыгенская свита.

Описание (рис. 78). Имаго. На передних крыльях с-г сравнительно короткая, расположена немного дистальнее короткой r-rs; вершина SC немного дистальнее с-ss, SC впадает в R почти на уровне r-rs; стебелек RS в 4–5 раз короче вилки RS. Передняя ветвь A_2 дугообразно изогнута, задняя короткая. Первый развилок CuA базальнее, второй — дистальнее развилка M.

Размеры (мм): длина переднего крыла 7,5–8,6, его наибольшая ширина 2,1–2,5.

Сравнение. Отличается от других видов наименьшими размерами, коротким стебельком RS, более короткой с-г, расположенной немного дистальнее r-rs.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения 6 паратипов № 2069/1902, 1906, 1913; 2344/507; 2555/1024, 1029 (имаго).

Tritaniella pectinata Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от *pecten* (лат.) — гребень.

Голотип — ПИН, № 2344/518, прямой и обратный отпечатки целого переднего крыла; Джайляучо, мадыгенская свита.

Описание (рис. 79). Имаго. На передних крыльях с-г короткая, тонкая, слабо заметная, расположена значительно дистальнее г-гс; вершина SC значительно дистальнее с-сс, SC впадает в R немного базальнее г-гс. Стебелек RS короткий, составляет почти 1/6 часть вилки RS. Первый развилок CuA базальнее, второй дистальнее развилка M. A₂ гребенчатая назад, с двумя изогнутыми ветвями.

Размеры (мм) длина переднего крыла 10,0–10,2, его наибольшая ширина 2,5.

Сравнение. Резко отличается от остальных видов гребенчатой назад A₂.

Материал. Кроме голотипа из того же местонахождения паратип № 2240/2218 (имаго).

Род *Cristonemoura* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода от *crista* (лат.) — гребень и рода *Nemoura*.

Типовой вид — *C. porrecta* sp. nov.; средний или верхний триас Средней Азии.

Диагноз. Имаго. На передних крыльях с-г имеется; RS двух-трехветвистый, его первый развилок дистальнее г-гс. Передняя ветвь CuA простая, задняя — гребенчатая назад с 3–4 ветвями.

Сравнение. Резко отличается от остальных родов многоветвистой гребенчатой назад задней ветвью CuA.

Cristonemoura porrecta Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 7.

Название вида от *porrectus* (лат.) — вытянутый.

Голотип — ПИН, № 2244/2209, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Джайляучо, мадъгенская свита.

Описание (рис. 80). Имаго. На передних крыльях с-г хорошо выражена; вершина SC немного дистальнее с-сс, SC впадает в R на уровне г-гс; RS трехветвистый, дополнительно ветвится его передняя ветвь. Ветви задней ветви CuA четкие.

Размеры (мм): длина переднего крыла на отпечатке 22, его наибольшая ширина 3,2; прижизненная длина крыла, вероятно, около 19.

Замечания. Единственный остаток крыла *C. porrecta* сильно деформирован продольным растяжением.

Материал. Голотип.

Cristonemoura binerva Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от *binervus* (лат.) — двужилковый.

Голотип — ПИН, № 2240/2196, прямой отпечаток целого переднего крыла; Джайляучо, мадъгенская свита.

Описание (рис. 81). Имаго. На передних крыльях с-г очень тонкая, вершина SC значительно дистальнее с-сс, SC впадает в R немного дистальнее г-гс; RS двухветвистый, его развилок значительно дистальнее г-гс. Развилки M и первый развилок CuA почти на одном уровне; ветви задней ветви CuA тонкие, плохо заметны.

Размеры (мм): длина переднего крыла 10,7, его наибольшая ширина 2,5.

Сравнение. От типового вида отличается меньшими размерами, двухветвистым RS, тонкими ветвями задней ветви CuA.

Материал. Голотип.

Род *Ramonemoura* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода от *ramus* (лат.) — ветвь и рода *Nemoura*.

Типовой вид — *R. constricta* sp. nov.; средний или верхний триас Средней Азии.

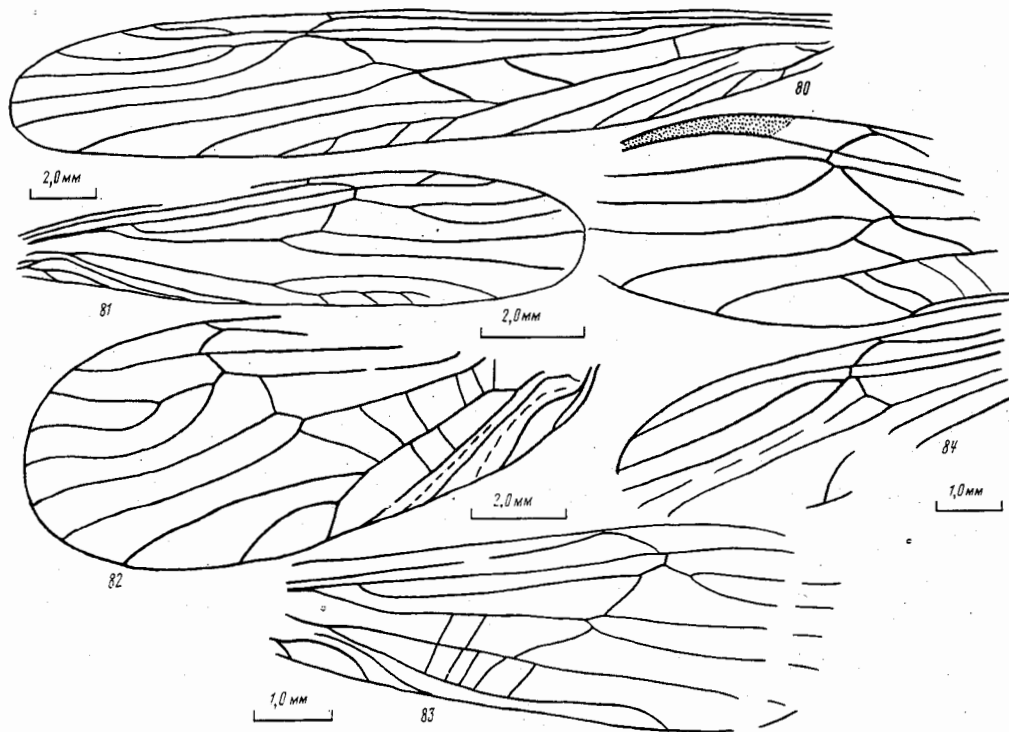


Рис. 80—84. Представители семейства Perlariopseidae

80 — *Cristonemoura porrecta* sp. nov., голотип ПИН, № 2240/2209, переднее крыло, Джайляучо, мадыгенская свита; 81 — *C. binerva* sp. nov., голотип ПИН, № 2240/2196, переднее крыло, там же; 82 — *Ramonemoura constricta* sp. nov., голотип ПИН, № 2069/1899, переднее крыло, там же; 83 — *Acsetonemoura radiata* sp. nov., голотип ПИН, № 3147/251, переднее крыло, Холботу-Гол, ундурухинская свита; 84 — *A. grata* sp. nov., голотип ПИН, № 1989/3630, вершины переднего и заднего крыльев, Байса, зазинская свита

Д и а г н о з. Имаго. На передних крыльях RS трехтрехветвистый, его первый развилоч дистальнее r-rs. Передняя ветвь CuA простая, задняя ветвится один раз; развилки CuA широкие.

С р а в н е н и е. По строению трехветвистой CuA сходна с *Fritaniopsis*, от которого отличается широкими развилками CuA и трехветвистым RS.

Ramonemoura constricta Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от *constrictus* (лат.) — стяннутый.

Голотип — ПИН, № 2069/1899, прямой и обратный отпечатки целого переднего крыла; Джайляучо, мадыгенская свита.

О п и с а н и е (рис. 82). Имаго. На передних крыльях с-r тонкая, вершина SC немного дистальнее c-sc, SC впадает в R немного дистальнее r-rs. Передняя ветвь RS ветвится, задняя простая. Первый развилоч CuA почти на одном уровне с развилком M.

Р а з м е р ы (мм): длина переднего крыла на отпечатке 12,5, его наибольшая ширина 5,0; прижизненная длина крыла, вероятно, около 15.

З а м е ч а н и я. Крыло *R. constricta* сильно деформировано поперечным растяжением.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Accretonemoura* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода от *accretus* (лат.) — разросшийся и рода *Nemoura*.

Типовой вид — *A. radiata* sp. nov.; нижний мел Центральной Монголии.

Диагноз. Имаго. Мелкие веснянки. На передних крыльях с-г отсутствует, SC изогнута на вершине так, что с-sc очень короткая; RS двухветвистый, его развилок базальнее либо дистальнее r-rs. RS и M в вершинной половине крыла изогнуты. Развилка M немного базальнее либо дистальнее rs-m и базальнее m-cu. CuA и CuP простые, CuP изогнута, впадает в задний край крыла на уровне вершины SC либо немного базальнее.

Сравнение. Наиболее близка к *Капанемуре*, от которой отличается значительно меньшими размерами, изогнутыми SC и CuP, значительно более дистальным положением вершины CuP.

Accretonemoura radiata Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида от *radiatus* (лат.) — лучистый.

Голотип — ПИН, № 3147/251, прямой отпечаток переднего крыла; Холботу-Гол (обн. 197/30), ундурухинская свита.

Описание (рис. 83). Имаго. На переднем крыле SC впадает в R немного базальнее r-rs. Развилка RS заметно дистальнее r-rs, развилка M немного базальнее rs-m и m-cu; CuP впадает в задний край крыла почти на уровне вершины SC, вершинная треть CuP сильно изогнута.

Размеры (мм): длина переднего крыла 8,5, его наибольшая ширина 2,6.

Материал. Голотип.

Accretonemoura grata Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 1.

Название вида от *gratus* (лат.) — приятный.

Голотип — ПИН, № 1989/3630, прямой и обратный отпечатки переднего и заднего крыльев без вершин и оснований; Байса (сл. 22), зазинская свита.

Описание (рис. 84). Имаго. На переднем крыле SC впадает в R почти на уровне r-rs, птеростигма заметно затемнена. Развилка RS немного базальнее r-rs, rs-m длинная, косая. Развилка M дистальнее rs-m и базальнее m-cu; CuP впадает в задний край крыла немного базальнее вершины SC. На заднем крыле развилка RS дистальнее r-rs, rs-m короткая.

Размеры (мм): длина переднего крыла около 9, его наибольшая ширина 3.

Сравнение. От типового вида отличается более короткой CuP, более базальным ветвлением RS, проксимальным положением m-cu.

Материал. Голотип.

Род *Spinoperla* Sinitshenkova, 1985

Spinoperla: Синиченкова, 1985б, с. 162.

Типовой вид — *S. spinosa* Sinitsh., 1985; нижняя—средняя юра Западного Забайкалья.

Spinoperla spinosa Sinitshenkova, 1985

Табл. VI, фиг. 8.

S. spinosa: Синиченкова, 1985б, с. 163, рис. 13; табл. 22, фиг. 4.

Описана по одному остатку личинной шкурки очень хорошей сохранности из ичетуйской свиты (нижняя—средняя юра) Западного Забайкалья (Новоспасское).

Р о д *Mogzonoperla* Sinitshenkova, 1985

Mogzonoperla: Синиченкова, 1985б, с. 163.

Т и п о в о й в и д — *M. truncata* Sinitsh., 1985; верхняя юра Центрального Забайкалья.

Mogzonoperla truncata Sinitshenkova, 1985

Табл. VI, фиг. 1.

M. truncata: Синиченкова, 1985б, с. 163, рис. 14.

Описана по двум остаткам нимф из удинской свиты (верхняя юра) Центрального Забайкалья (Могзон).

Р о д *Rectonemoura* Hong, 1983

Rectonemoura: Hong, 1983а, р. 37.

Т и п о в о й в и д — *R. yujiagouensis* Hong, 1983; средняя юра Северо-Восточного Китая.

Rectonemoura yujiagouensis Hong, 1983

R. yujiagouensis: Hong, 1983а, р. 38, fig. 25, Pl. 7, fig. 1, 2.

Описан по единственному остатку имаго из свиты Хайфангоу (средняя юра) Северо-Восточного Китая (пров. Ляонин, бассейн Бэйпяо, местонахождение Юцзягоу).

Р о д *Sinotaeniopteryx* Hong, 1983

Sinotaeniopteryx: Hong, 1983а, р. 39.

Т и п о в о й в и д — *S. luanpingensis* Hong, 1983; средняя юра Северо-Восточного Китая.

Sinotaeniopteryx luanpingensis Hong, 1983

S. luanpingensis: Hong, 1983а, р. 40, fig. 26, Pl. 14, fig. 7.

Описан по единственному остатку имаго из свиты Цзюлоншань (средняя юра) Северо-Восточного Китая (пров. Хэбэй, бассейн Луаньбин, местонахождение Чжоуинцзи).

Sinotaeniopteryx chengdeensis Hong, 1983

S. chengdeensis: Hong, 1983а, р. 41, fig. 27, Pl. 7, fig. 3, 4.

Описан по единственному остатку имаго из свиты Цзюлоншань (средняя юра) Северо-Восточного Китая (бассейн Чендэ, местонахождения Сяофаньчжанцзи).

Р о д *Mesonemura* Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer, 1889

Mesonemura: Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer, 1889, S. 11.

Т и п о в о й в и д — *M. maaki*, Br., Rdtb., Gglb., 1889; нижняя—средняя юра Иркутского бассейна.

Mesonemura maaki Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer, 1889

M. maaki: Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer, 1889, S. 11, Taf. 2, fig. 13.

Описана по одному остатку переднего крыла плохой сохранности из черемховской свиты (нижняя—средняя юра) Иркутского бассейна (Усть-Балей).

Р о д *Sinoperla* Ping, 1928

Sinoperla: Ping, 1928, p. 29.

Т и п о в о й в и д — *S. abdominalis* Ping, 1928; нижняя—средняя юра Северо-Восточного Китая.

Sinoperla abdominalis Ping, 1928

S. abdominalis: Ping, 1928, p. 29, fig. 9—11.

Описана по многочисленным остаткам имаго из свиты Бэйпяо (нижняя—средняя юра) Северо-Восточного Китая.

С Е М Е Й С Т В О BALEYOPTERYGIDAE SINITSHENKOVA, 1985

Baleyopterygidae: Синиченкова, 1985б, с. 164.

Р о д *Baleyopteryx* Sinitshenkova, 1985

Baleyopteryx: Синиченкова, 1985б, с. 165.

Т и п о в о й в и д — *B. orthoclada* Sinitsh., 1985; нижняя—средняя юра Кузнецкого и Иркутского бассейнов.

Baleyopteryx orthoclada Sinitshenkova, 1985

Табл. VII, фиг. 2, 3.

B. orthoclada: Синиченкова, 1985б, с. 165, рис. 15; табл. 22, фиг. 5; 6.

Описан по 9 остаткам имаго и 3 остаткам нимф из черемховской свиты (нижняя—средняя юра) Иркутского бассейна (Усть-Балей) и абашевской и осиновской свит (нижняя—средняя юра) Кузбасса (Черный Этап-I).

Baleyopteryx altera Sinitshenkova, 1985

B. altera: Синиченкова, 1985в, с. 117, рис. 1, е.

Описан по одному полному остатку нимфы из макаровской свиты (нижняя юра) Чулымо-Енисейской впадины (Красноярск).

Baleyopteryx urocornis Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 4.

Название вида *urocornis* (лат.) — хвосторогая.

Г о л о т и п — ПИН, № 4025/4, прямой отпечаток личинной шкурки; Холбо-Хонгор, уланэрэгская свита.

О п и с а н и е (рис. 85). Нимфа. Антенны длинные, голова значительно уже передне-спинки, ширина которой в 2,7 раза превышает длину; боковые края передне-спинки сильно выпуклые. Бедрa немного короче голеней и почти такой же ширины. Первые два членика передних лапок почти равной длины, III равен первым двум вместе взятым. Ширина средних сегментов брюшка примерно в 2,5 раза превышает их длину. IX тергит брюшка с парой коротких треугольных выростов, X — с длинным срединным выростом. Церки длинные.

Р а з м е р ы (мм): длина тела нимфы старшего возраста около 5,7.

С р а в н е н и е. Отличается от других видов более широкими голеними, формой передне-спинки, наличием выростов на двух последних сегментах брюшка.

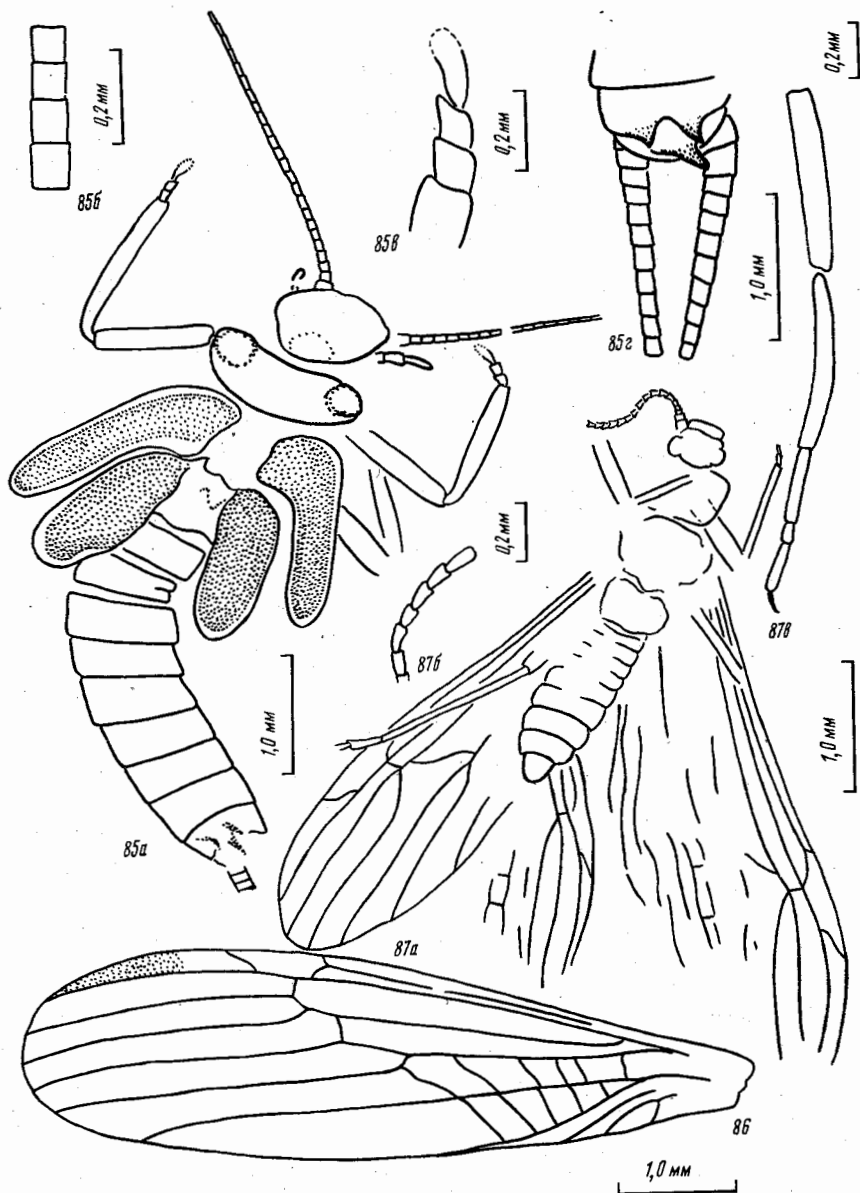


Рис. 85–87. Представители семейства Baleyoptyergidae

85 – *Valeoptyerux urocornis* sp. nov., а–в – голотип ПИН, № 4025/4: а – общий вид нимфы, б – фрагмент антенны, в – передняя лапка; г – паратип ПИН, № 4025/5, верхина брюшка нимфы, Холбо-Хонгор, уланэрэгская свита; 86 – *Baissoleuctra irinae* sp. nov., голотип ПИН, № 1989/59, переднее крыло, Байса, зазинская свита; 87 – *B. sparsa* sp. nov., голотип ПИН, № 1989/3275: а – общий вид имаго, б – фрагмент антенны, в – средняя нога, там же

М а т е р и а л. Кроме голотипа из того же местонахождения 5 паратипов № 4025/2, 3, 5, 6, 7 (нимфы с черными крыловыми чехлами).

Р о д *Udoptyerux* Sinitshenkova, 1985

Udoptyerux: Синиченкова, 1985б, с. 167.

Т и н о в о й в и д – *U. complicata* Sinitsh., 1985; верхняя юра Центрального Забайкалья.

Udopteryx complicata Sinitshenkova, 1985

Табл. VII, фиг. 5.

U. complicata: Синиченкова, 1985б, с. 168, рис. 16.

Описан по 3 остаткам имаго и одному остатку нимфы из удинской свиты (верхняя юра) Центрального Забайкалья (Уда).

Udopteryx expansa Sinitshenkova, 1985

U. expansa: Синиченкова, 1985в, с. 118, рис. 1, з.

Описан по 3 остаткам имаго из карабастауской свиты (верхняя юра) Южного Казахстана (Каратау). К этому же виду мы относим еще один экземпляр № 2997/773 из Каратау.

Udopteryx kovalevi Sinitshenkova, 1985

U. kovalevi: Синиченкова, 1985в, с. 118, рис. 1, д-е.

Описан по 2 остаткам имаго из итатской свиты (средняя юра) Чулымо-Енисейской впадины (Кубеково).

Р о д *Plutopteryx* Sinitshenkova, 1985

Plutopteryx: Синиченкова, 1985в, с. 118.

Типовой вид — *P. beata* Sinitsh., 1985; средняя юра Центральной Монголии.

Plutopteryx beata Sinitshenkova, 1985

Табл. VII, фиг. 6, 7.

P. beata: Синиченкова, 1985в, с. 118, рис. 2, а-ж.

Описан по многочисленным остаткам имаго и нимф из среднеюрских отложений Центральной Монголии (Баян-Тэг).

Plutopteryx porovi Sinitshenkova, 1985

Табл. VII, фиг. 8.

P. porovi: Синиченкова, 1985в, с. 120, рис. 2, з.

Описан по 3 остаткам имаго из итатской свиты (средняя юра) Чулымо-Енисейской впадины (Кубеково).

Р о д *Baissoleuctra* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода от р. Байсы и рода *Leuctra*.

Типовой вид — *B. irinae* sp. nov.; нижний мел Западного Забайкалья.

Д и а г н о з. Имаго. На передних крыльях с-sc хорошо выражена; с-г тонкая, рудиментарная, более четкая на задних крыльях. CuP короткая, впадает в край крыла значительно базальнее r-rs. Ряд поперечных жилок впереди CuA немного короче, чем за CuA. На задней лапке I и III членики длинные, II значительно короче.

С р а в н е н и е. Отличается от других родов наличием рудиментарной с-г и короткой CuP.

Baissoleuctra irinae Sinitshenkova, sp. nov.

Название вида в честь И.Л. Доброхотовой.

Голотип — ПИН, № 1989/59, обратный отпечаток целого переднего крыла; Байса, зазинская свита.

Описание (рис. 86). Имаго. Длина переднего крыла превышает его наибольшую ширину в 3,4 раза. Птеростигма затемнена; вершинная треть SC отстоит от C и R на одинаковом расстоянии; SC впадает в R немного проксимальнее r-rs. RS ветвится проксимальнее r-rs. Вперед от CuA отходит 5 поперечных жилок (не считая m-cu), назад — 8.

Размеры (в мм): длина переднего крыла 6,8, его наибольшая ширина 2,0.

Материал. Голотип.

Baissoleuctra sparsa Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1.

Название вида от *sparsus* (лат.) — разбросанный.

Голотип — ПИН, № 1989/3275, прямой отпечаток почти целого имаго; Байса, зазинская свита.

Описание (рис. 87). Имаго. Голова немного короче и заметно уже переднеспинки. Длина базальных члеников антенн равна их ширине, последующих — превышает. Переднеспинка прямоугольная с прямыми боковыми краями и закругленными углами. На передних крыльях c-sc короткая, вершинная треть SC сближена с C; SC впадает в R почти на уровне r-rs. RS ветвится сразу же за r-rs. На задних крыльях c-g более четкая, ее основание утолщено; RS ветвится немного дистальнее r-rs. Крылья почти наполовину своей длины выступают за вершину брюшка. На задней лапке I и III членики почти равны между собой по длине, II — почти втрое короче I.

Размеры (в мм): длина переднего крыла 5,8, длина тела 4,4.

Сравнение. От типового вида отличается меньшими размерами, сближением с вершинной трети SC и базальным положением r-rs.

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО TAENIOPTERYGIDAE KLAPÁLEK, 1905

Род *Gurvanopteryx* Sinitshenkova, 1986

Gurvanopteryx: Синиченкова, 1986, с. 170.

Типовой вид — *G. effeta* Sinitsh., 1986; нижний мел Западной Монголии.

Gurvanopteryx effeta Sinitshenkova, 1986

Табл. VIII, фиг. 3.

G. effeta: Синиченкова, 1986, с. 170, рис. 152.

Описан по одному остатку имаго из гурванэрэнской свиты (нижний мел) Западной Монголии (Гурван-Эрэний-Нуру).

Geuvanopteryx impleta Sinitshenkova, 1986

Табл. VIII, фиг. 4.

G. impleta: Синиченкова, 1986, с. 171, рис. 153, табл. 20, фиг. 6.

Описан по одному остатку имаго из гурванэрэнской свиты (нижний мел) Западной Монголии (Гурван-Эрэний-Нуру).

Род *Positopteryx* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода от *positos* (греч.) — приближенный и *pteron* (греч.) — крыло. Типовой вид — *P. dubia* sp. nov.; нижний мел Восточного Забайкалья.

Диагноз. Имаго. Мелкие веснянки с длинными крыльями. Крылья выступают за вершину брюшка немного менее чем наполовину своей длины. I членик лапок равен по длине III, II немного короче I. На передних крыльях с—г отсутствует, CuA двухветвистая.

Сравнение. Отличается от современных родов мелкими размерами и относительно более коротким II члеником лапок.

Positopteryx dubia Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 2.

Название вида от *dubius* (лат.) — сомнительный.

Голотип — Пин, № 2372/41, прямой и обратный отпечатки целого имаго; Дая, байкальская свита.

Описание (рис. 88). Имаго. Голова немного уже и почти в 2 раза длиннее переднеспинки. Ширина переднеспинки почти в 2,5 раза превышает ее длину. Заднегрудь немного короче среднегруды и почти в 2 раза длиннее переднеспинки. Лапки в 1,7–1,8 раза короче голеней. На передних крыльях вершина SC заметно дистальнее с—sc, впадает в R базальнее r—rs. Развилка RS дистальнее r—rs, развилка CuA базальнее развилка M. Вперед от CuA отходит 5-6, назад — 7-8 поперечных жилок.

Размеры (в мм): длина переднего крыла 7,5–9,7, длина тела 5,5.

Материал. Кроме голотипа 2 паратипа № 3015/1618, 1619 из местонахождения Унда.

Род *Taeniopteryx* Pictet, 1841

Типовой вид — *Phryganea nebulosa* Linnaeus, 1758; рецентный.

Taeniopteryx ciliata Pictet, 1854

Nemoura (*Taeniopteryx*) *ciliata*: Pictet, 1854, p. 375.

Taeniopteryx ciliata: Pictet, in Pictet-Baraban und Hagen, 1856, S. 68, Tab. 6, Fig. 8 (b–g). Illies, 1965, p. 121.

Описан по одному остатку имаго из верхнеэоценового балтийского янтаря.

Taeniopteryx elongata Hagen, 1856

T. elongata: Hagen, in Pictet-Baraban und Hagen, 1856, S. 68, Tab. 8, Fig. 4. Illies, 1965, p. 121.

Описан по одному остатку имаго из верхнеэоценового балтийского янтаря.

Род *Brachyptera* Newport, 1849

Типовой вид — *Nemoura trifasciata* Pictet, 1832; рецентный.

Brachyptera schmidti Illies, 1967

B. schmidti: Illies, 1967b, S. 52, Abb. 4–5.

Описана по одному остатку имаго из позднего плиоцена Виллерсхаузена (Гарц, ФРГ).

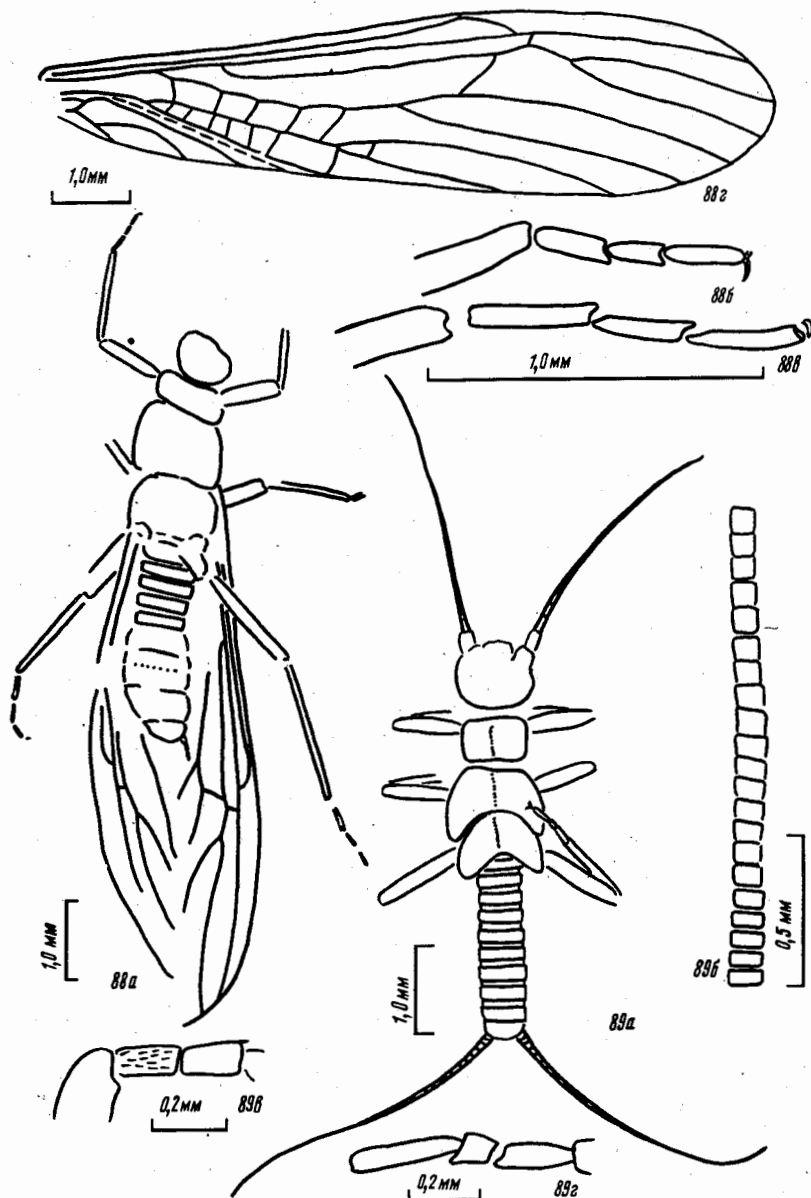


Рис. 88—89. Представители семейств Taeniopterygidae (88) и Nemouridae (89)

88 — *Positopteryx dubia* sp. nov., а-в — голотип ПИН, № 2372/41: а — общий вид имаго, б — передняя лапка, в — задняя лапка, Дая, балейская свита, г — паратип ПИН, № 3015/1619, переднее крыло, Унда, балейская свита; 89 — *Nemourisca diligens* sp. nov., голотип ПИН, № 3063/726: а — общий вид нимфы, б — фрагмент антенны, в — передняя лапка, г — задняя лапка, Дая, балейская свита

СЕМЕЙСТВО NEMOURIDAE NEWMAN, 1853

Род *Nemourisca* Sinitschenkova, gen. nov.

Название рода от рода *Nemoura*.

Типовой вид — *N. diligens* sp. nov.; нижний мел Восточного Забайкалья.

Диагноз. Нимфа. Мелкие веснянки, нимфы с длинными антеннами и церками. Голова крупная, почти такой же ширины, как и переднеспинка. Среднегрудь самая

широкая и длинная по сравнению с другими отделами груди. Длина брюшка немного превышает длину грудного отдела. II членик лапок почти в 2 раза короче I.

С р а в н е н и е. Габитуально наиболее сходна с *Nemoura*, но отличается более длинным II члеником лапок.

Nemourisca diligens Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 6.

Название вида *diligens* (лат.) — аккуратная.

Г о л о т и п — ПИН, № 3063/726, прямой и обратный отпечатки целой нимфы; Дая, балейская свита.

О п и с а н и е (рис. 89). Нимфа. Голова длиннее прямоугольной переднеспинки, ширина переднеспинки примерно в 1,7 раза превышает ее длину. Голени немного короче бедер, задние лапки в 1,8 раза короче голеней. Брюшко к основанию и вершине немного суживается. Антенны и церки почти одинаковой длины, примерно в 1,3 раза короче тела.

Р а з м е р ы (в мм): длина тела нимфы 4,5.

М а т е р и а л. Кроме голотипа из того же местонахождения 2 паратипа № 3063/556, 926 (нимфы).

Р о д *Nemoura* Latreille, 1796

Т и п о в о й в и д — *Perla cinerea* Retzius, 1783; рецентный.

Nemoura affinis Behrendt, 1856

N. affinis: Behrendt, in Pictet—Baraban und Hagen, 1856, S. 72, Tab. 6, Fig. 12 (b—d). Illies, 1965, p. 121.

Описана по двум остаткам имаго из верхнеэоценового балтийского янтаря.

Nemoura lata Hagen, 1856

N. lata: Hagen, in Pictet—Baraban und Hagen, 1856, S. 72. Illies, 1965, p. 121.

Описана по одному остатку имаго из верхнеэоценового балтийского янтаря.

Nemoura puncticollis Hagen, 1856

N. puncticollis: Hagen, in Pictet—Baraban und Hagen, 1856, S. 73.

Описана по трем остаткам имаго из верхнеэоценового балтийского янтаря.

Nemoura ocularis Pictet, 1856

N. ocularis: Pictet, in Pictet—Baraban und Hagen, 1856, S. 71, Tab. 6, Fig. 11 (b—f). Illies, 1965, p. 121.

Описана по пяти остаткам имаго из верхнеэоценового балтийского янтаря.

Nemoura sp.

Указаны, но не описаны одна нимфальная шкурка и одна нимфа (Pictet—Baraban und Hagen, 1856) из верхнеэоценового балтийского янтаря.

Род *Lycoleuctra* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода от *lykos* греч. — волк и рода *Leuctra*.

Типовой вид — *L. lupina* sp. nov.; нижний мел Восточного Забайкалья.

Диагноз. Нимфа. Мелкие веснянки с длинными антеннами и церками. Первые два членика лапок почти одинаковой длины, III почти равен первым двум вместе взятым. Максиллярные щупики длинные, далеко выступающие за край головы.

Сравнение. От современных родов отличается относительно более длинным II члеником лапок.

Lycoleuctra lupina Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 5.

Название вида от *lupinus* (лат.) — волчий.

Голотип — ПИН, № 4043/3, прямой отпечаток целой нимфы; Волчья, балеяская свита.

Описание (рис. 90). Нимфа. Голова длиннее переднеспинки, имеющей прямоугольную форму с закругленными боковыми краями. Концевой членик максиллярного щупика немного длиннее предыдущего. Бедрa почти в 3 раза шире и немного короче голеней. Антенны в 1,5 раза короче тела, церки немного короче тела.

Размеры (в мм): длина тела нимфы старшего возраста 6,8, длина антенн 4,0, длина церков 5,5.

Замечания. На отпечатке голотипа хорошо заметно почернение крыловых чехлов, характерное для нимф старшего возраста.

Материал. Кроме голотипа 3 паратипа: один, № 4043/10 из того же местонахождения, что и голотип; два, № 3063/923, 924 из местонахождения Дая (нимфы).

Род *Leuctra* Stephens, 1836

Типовой вид — *Phryganea fusca* L., 1758; верхний эоцен—ныне, Европа.

Leuctra picteti Sinitshenkova, nom. nov.

Nemoura (*Leuctra*) *fusca*: Pictet, 1854, p. 375 (nec Linnaeus, 1758).

Leuctra fusca: Pictet, in Pictet—Baraban und Hagen, 1856, S. 70, Tab. 6, Fig. 10 (b, d). Illies, 1965, p. 121.

Описана по 5 остаткам имаго из верхнеэоценового балтийского янтаря. Ввиду того что название *L. fusca* преокупировано, предложено новое название для этого вида.

Leuctra gracilis Pictet, 1854

Nemoura (*Leuctra*) *gracilis*: Pictet, 1854, p. 375.

Leuctra gracilis: Pictet, in Pictet—Baraban und Hagen, 1856, S. 69, Tab. 6, Fig. 9 (b—f), Tab. 8, Fig. 2. Illies, 1965, p. 121.

Описана по 6 остаткам имаго из верхнеэоценового балтийского янтаря.

Leuctra linearis Hagen, 1856

L. linearis: Hagen, in Pictet—Baraban und Hagen, 1856, S. 69, Tab. 8, Fig. 3. Illies, 1965, p. 121.

Описана по 9 остаткам имаго из верхнеэоценового балтийского янтаря.

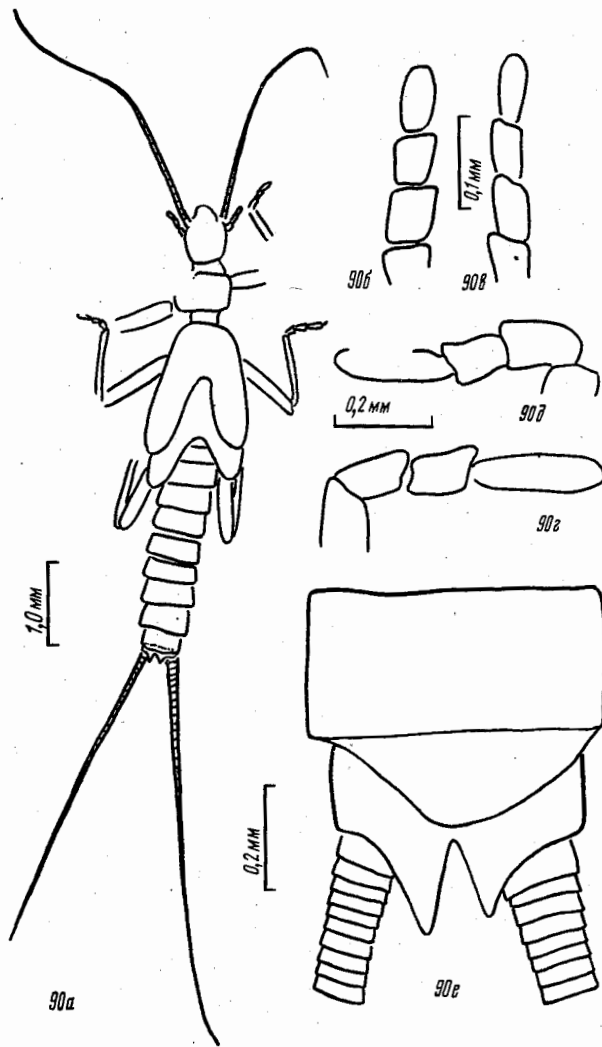


Рис. 90. *Lycoleuctra lupina* sp. nov.

Голотип ПИН, № 4043/3: а – общий вид нимфы, б–в – максиллярные щупики, г – передняя лапка, д – средняя лапка, е – вершина брюшка, Волчья, балейская свита

Leuctra minuscula Hagen, 1856

L. minuscula: Hagen, in Pictet–Baraban und Hagen, 1856, S. 71. Illies, 1965, p. 121.

Описана по 2 остаткам имаго из верхнеэоценового балтийского янтаря.

Leuctra priscula (Cockerell, 1922)

Nemoura (s. lat.) *priscula*: Cockerell, 1922, p. 34, fig. 2.

Leuctra priscula: Jarzembowski, 1980, p. 253, Fig. 22.

Описана по I фрагменту переднего крыла из толщи бембриджские мергели (верхний эоцен–нижний олигоцен) местонахождения Гарнард Бэй (о-в Уайт, Южная Англия).

Leuctra antiqua Hagen, 1863

L. antiqua: Hagen, 1863, S. 251, Taf. 44, Fig. 3, 4. Шies, 1965, p. 121.

Описана по I остатку имаго из нижнего миоцена (аквитан) Зап. Европы (ФРГ, окрестности Бонна, местонахождение Ротт).

Р о д *Megaleuctra* Neave, 1934

Типовой вид — *Nemoura stigmata* Banks, 1900; рецентный.

Megaleuctra neavei Ricker, 1936

M. neavei: Ricker, 1936, p. 259. Шies, 1967a, p. 131, Abb. 4 (c, d).

Описана по I остатку имаго из верхнеэоценового балтийского янтаря.

Megaleuctra jewetti Lewis, 1969

M. jewetti: Lewis, 1969, p. 102, Pl. 1 B.

Описана по I остатку почти целого переднего крыла из свиты Лэйтэх (средний—верхний миоцен) США (Айдахо, местонахождение Джульетта).

Nemouromorpha incertae sedis

Р о д *Varathronympha* Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода от *barathrum* (греч.) — подземное царство и *nympha* греч. — нимфа.

Типовой вид — *V. victima* sp. nov.; нижняя пермь Приуралья.

Диагноз. Нимфа. Мелкие веснянки с телом обтекаемой формы. Ширина передне-спинки почти не превышает ширину головы и переднего края среднегруди. Ноги длинные, с утолщенными бедрами, голени и бедра уплощены; I членик лапок самый короткий, III — самый длинный. Голени немного длиннее бедер, коготки короткие. Церки длинные, не короче тела.

Varathronympha victima Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. I, фиг. 10.

Название вида *victima* (лат.) — жертвенное животное.

Голотип — ПИН, № 1700/1258, прямой и обратный отпечатки целой нимфы; Чекарда, кошелевская свита.

Описание (рис. 91). Нимфа. Голова короткая, ее ширина в 1,5 раза превышает длину, задний край угловато-выпуклый. Длина члеников антенн примерно в 1,5 раза превышает их ширину. Передне-спинка немного короче головы, ее передний край глубоко вогнутый. Длина передних и средних бедер превышает их ширину почти в 3 раза, задних — почти в 3,3 раза. Передняя и средняя ноги почти в 1,5 раза, задняя — примерно в 1,2 раза короче тела. I членик лапок немного короче II и почти в 2 раза короче III. Вершинная половина III членика покрыта густыми волосками. Брюшко примерно в 1,4 раза длиннее груди. Ширина средних брюшных сегментов в 3 раза превышает их длину. Длина церков почти равна длине тела.

Размеры (мм): длина тела нимфы старшего возраста 5,8, длина церков 5,6.

Замечания. Своеобразное строение нимфы с передней частью тела обтекаемой формы, длинными уплощенными ногами, с короткими волосками на последнем членике лапок, длинными церками свидетельствует об обитании в быстротекущем потоке.

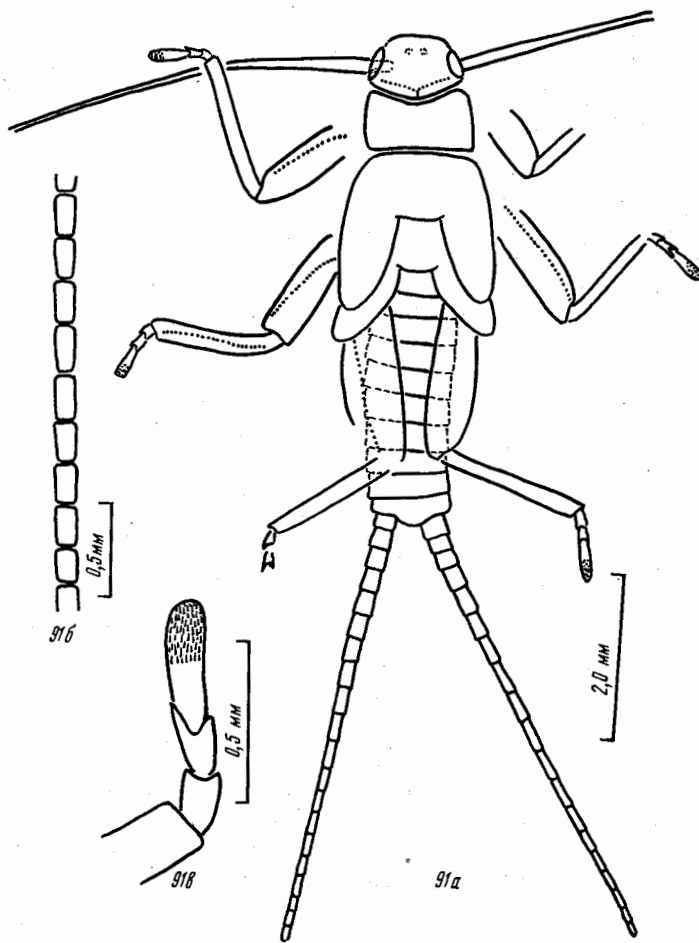


Рис. 91. *Varathronympha victima* sp. nov.

Голотип ПИН, № 1700/1258: а — общий вид нимфы, б — фрагмент антенны, в — задняя лапка, Чекарда, кошелевская свита

Подобные адаптации отсутствуют у современных веснянок. Габитуально *V. victima* сильно напоминает реофильных нимф поденок семейства *Heptageniidae*. Находка нимфы *V. victima* представляет собой один из очень редких в палеоэнтомологии случаев захоронения несомненных обитателей ритрали.

PERLIDA INCERTAE SEDIS

Род *Kaptsheranga* Sinitshenkova, 1985

Kaptsheranga: Синиченкова, 19856, с. 168.

Типовой вид — *K. porrecta* Sinitsh., 1985; нижняя—средняя юра Западного Забайкалья.

Kaptsheranga porrecta Sinitshenkova, 1985

K. porrecta: Синиченкова, 19856, с. 169, рис. 17.

Описана по 13 остаткам нимф из ичетуйской свиты (нижняя—средняя юра) Западного Забайкалья (Капчеранга).

Род *Fluminiperla* Lin, 1980

Fluminiperla: Lin, 1980, с. 219.

Типовой вид — *P. hastis* Lin, 1980; нижний мел Восточного Китая.

Fluminiperla hastis Lin, 1980

P. hastis: Lin, 1980, с. 220, рис. 5, табл. 3, фиг. 1.

Описана по неполному остатку нимфы из свиты Гуаньдоу (нижний мел) Восточного Китая.

Stenoperlidium sp.

Stenoperlidium sp.: Riek, 1955, p. 689, fig. 40.

Описан по единственному остатку, представляющему собой небольшой фрагмент средней части переднего крыла, из серии Ипсвич (триас) Австралии (Денмарк Хилл, Квинсленд).

Plescoptera (без дополнительных данных): США, Монтана, Раби Ривер; олигоцен, свита Пассамаара: Wilson, 1978, p. 18.

Plescoptera (переднее крыло): Дания, Лимфьорд; эоцен, глины Мо: Larsson, 1975, p. 203.

Plescoptera (1 экземпляр имаго): Япония, Хонсю, Сандзугава; миоцен: Fujiyama, 1983, p. 83.

Plescoptera (2 экземпляра имаго): Япония, Хонсю, Камивада; миоцен, свита Вада: Fujiyama, 1983, p. 85.

Perlodidae gen. et sp. indet. (фрагмент крыла): Япония, Хонсю, Ирике-тоге; плиоцен: Fujiyama, Iwao, 1975, p. 36, 39, pl. 13, fig. 3.

Leuctridae (1 целое имаго): ГДР, Биттерфельд; миоценовый янтарь: Barthel, Hetzer, 1982, S. 324, Taf. 3, Fig. 3.

?*Mesonemura* sp. (1 экземпляр имаго): Китай, Ляонин, Линьюань; нижний мел: Жерихин, 1978, с. 27.

ФОРМЫ, ОШИБОЧНО ВКЛЮЧАВШИЕСЯ В ОТРЯД PERLIDA

В заключение обзора представляется полезным дать список ископаемых насекомых, отнесение которых к отряду веснянок оказалось ошибочным. Они перечисляются в алфавитном порядке; формы, не получившие названий, указаны в конце списка.

Chalcoyachus welchia Handl.: Южный Урал, Каргала; верхняя пермь, "медистые сланцы с *Walchia*": Handlirsch, 1909, S. 382, fig. 1–2; в действительности относится к отряду *Grylloblattida* (= *Paraplescoptera*), на что впервые указал А.В. Мартынов (1925).

Diadozoarium raphurus Handl.: Южный Урал, Каргала; верхняя пермь: Handlirsch, 1904, S. 7; в действительности относится к отряду *Grylloblattida* (= *Paraplescoptera*), на что впервые указал А.В. Мартынов (1925).

Eoperlites paradoxus Haupt: ГДР, Гейзельталь; эоцен: Haupt, 1956, S. 33, Abb. 32; в действительности цикада из семейства *Ricaniidae* (Demoulin, 1957).

Nuroperla elegans Mart.: Архангельская обл., Сояна; верхняя пермь, Ивагорские слои; первоначально описана А.В. Мартыновым (Martynov, 1928, p. 58, Pl. 5, fig. 4, Pl. 7, fig. 6) в составе отряда *Protorthoptera*; в отряд веснянок перенесена Ю.М. Залесским (1948), установившим для семейства *Nuroperlidae* особый подотряд *Nuroperloidea*. Вновь исключен из состава веснянок А.Г. Шаровым (1961); А.П. Расницыным (1980б) включается в отряд *Nuroperlida*.

Nuroperlopsis splendens G. Zal.: Приуралье, Чекарда; нижняя пермь, кошелевская свита; Залесский, 1948, с. 1052, рис. 1; систематическое положение см. *Nuroperla*.

Mesonotoperla sinuata Riek: Австралия, Новый Южный Уэльс, Бруквейл; средний

триас: Riek, 1954b, p. 167, fig. 5. *Insecta incertae sedis*; на сомнительность отнесения к веснянкам уже указал А.П. Расницын (1980б).

Nemuroopsis tenuis Mart.: Южное Приморье, южный склон горы Комарова, верхняя пермь; первоначально описан А.В. Мартыновым (1925, с. 41) в составе отряда *Papilioptera*. Позднее ошибочно включался А. Гандлиршем (Handlirsch, 1937, S. 118) в отряд веснянок.

Palaeopteron complexus Rice: Канада, Лабрадор, Редмонд; верхи нижнего—низы верхнего мела, свита Редмонд: Rice, 1969, p. 7, fig. 4; в действительности относится к прямокрылым (Жерихин, 1978; Kevan, Wighton, 1983).

Pseudoperla shanwangensis Hong: Восточный Китай, Шаньдун, Сецзянхэ; миоцен, свита Шаньван: Hong, 1983b, p. 1, pl. 2, fig. 7. *Insecta incertae sedis*.

Sinopemoura grabaui Ping: Восточный Китай, Лайян, Бэйпяо; нижняя—средняя юра, свита Бэйпяо: Ping, 1928, p. 25, fig. 7. *Insecta incertae sedis*.

Stenoperlidium sp. (фрагмент брюшка): Австралия, Новый Южный Уэльс, Уорнерс Бэй; верхняя пермь, угленосная толща Ньюкасл: Tillyard, 1935b, p. 388, fig. 5. *Insecta Incertae sedis*.

А. Гандлирш (Handlirsch, 1908) отнес к веснянкам личинок *Ephemera culleni* Etheridge et Olliff, 1890, описанных первоначально в отряде поденок. Позднее Э. Рик, пересмотревший типовый материал, подтвердил принадлежность этого вида к поденкам (Riek, 1954a). Тем же автором (Handlirsch, 1937) ошибочно был отнесен к веснянкам остаток насекомого из нижнего мела Забайкалья, изображенный О.М. Рейсом (1910, табл. 5, фиг. 1) как принадлежащий стрекозе; судя по изображению, это фрагмент крыла поденки *Ephemeroptera trisetalis* Eichw. В монографии В.В. Жерихина (1978, с. 84 и 119) указаны остатки веснянок из верхнего мела Таймыра (хетская свита, местонахождение Янтардах) и палеоцена Приморья (тадушинская свита, местонахождение Зеркальная); в действительности первый из них — фрагмент нимфы таракана, а второй — фрагмент крыла прямокрылого¹.

РАЗВИТИЕ ИСКОПАЕМЫХ ВЕСНЯНОК И ПРОБЛЕМА СОПОСТАВЛЕНИЯ НИМФ И ИМАГО

Схема развития ископаемых веснянок, очевидно, должна была быть такой же, как в настоящее время: самки откладывали яйца в воду, где развивались личинки и нимфы; нимфы последнего возраста выползали из воды и вблизи водоема линяли на имаго. Число линек ни для одного из ископаемых видов не установлено даже приблизительно; у современных веснянок оно обычно составляет от 12 до 23 (Zwick, 1980). Вылет имаго современных видов происходит чаще всего весной или осенью, обычно в сжатые сроки, реже сильно растянут. Для ископаемых веснянок никаких данных, позволяющих хотя бы предположительно судить о сезонности вылета, нет.

В ископаемом состоянии встречаются как нимфы, так и имаго веснянок. Установление их конспецифичности сталкивается с рядом затруднений. Пока удалось ассоциировать друг с другом нимф и имаго 10 видов.

Для доказательства конспецифичности нимф и имаго нами используются следующие критерии: совместные находки их остатков; наличие и у тех и у других признаков, свидетельствующих о принадлежности к одному таксону высшего ранга (этот

¹ После окончания монографии появилось еще два сообщения об ископаемых веснянках. Из нижней юры Китая описана нимфа *Marsiperla curta* Lin (Lin, 1986); судя по фотографии, типовой экземпляр этого вида к веснянкам не относится, скорее это нимфа поденки. Отнесение в той же статье сетчатокрылого *Osmulitidae* к веснянкам основано на недоразумении. Из плейстоценовых травертинов Веймара (ГДР) указана нимфа *Isoptera* sp. (Joost, 1984), это первая находка веснянки в плейстоцене.

критерий можно назвать "таксономической совместимостью"); соответствие размеров тела. При соблюдении всех трех критериев мы считаем возможным относить нимф и имаго к одному виду, в остальных случаях рассматриваем их как представителей разных видов, учитывая, что ошибочное объединение их в один вид может повлечь за собой более серьезные последствия (например, для стратиграфии или палеоэкологии), чем ошибочное разделение онтогенетических стадий одного вида. Ниже мы рассматриваем сомнительные случаи такого рода, но вначале остановимся на более определенных.

Совместные находки определяемых нимф и имаго веснянок известны из сравнительно немногих пермских (Калтан, Караунгир-II, Пелятка, Чекарда), юрских (Баян-Тэг, Букукун, Бэйпяо, Ия, Кубеково, Новоспасское, Толстый Мыс, Тушилга, Тыпкучи, Уда, Усть-Балей, Черный Этап-I, Хоутийн-Хотгор) и меловых (Дая, Унда, Чалуниха) местонахождений, которые заслуживают дальнейшего рассмотрения. Мы не анализируем находки из Шураба-II, поскольку здесь имаго и нимфы веснянок найдены не совместно, а в разных частях разреза. Нет уверенности и в совместной встречаемости веснянок из Каргалы, поскольку материал собран в рудничных отвалах и не имеет точной привязки. Наконец, совместно найденные нимфы и имаго из Кунварры также не могут рассматриваться в этом аспекте, поскольку остаются пока неописанными.

В наиболее простых случаях в ориктоценозе местонахождения представлен один вид имаго и один вид нимф веснянок, причем таксономический и размерный критерии соблюдаются. Здесь ассоциация друг с другом имаго и нимф практически не вызывает сомнений. Таким образом сопоставлены нимфы и имаго *Plutopteryx beata* из Баян-Тэга, *Siberioperla bukukunica* из Букукуна, *S. undulata* из Тыпкучи, *Flexoperla flexuosa* из Чалунихи.

При резких различиях по размерам и по систематическому положению между совместно встречающимися видами вопрос об ассоциации нимф и имаго также решается просто. Так, в Новоспасском, Уде и Хоутийн-Хотгоре вместе с более мелкими веснянками найдено по одному виду очень крупных нимф и таких же крупных имаго, причем и те, и другие представлены в этих местонахождениях близкими видами. Это позволило связать нимф и имаго *Siberioperla lacunosa* из Новоспасского, *S. scobloi* из Уды и *S. abbreviata* из Хоутийн-Хотгора.

В Черном-Этапе I вместе с крупными нимфами *Platyperla* и *Mesoleuctra* найдены мелкие нимфы и соответствующие им по размерам имаго, что позволило нам отнести тех и других к одному виду *Baleyopteryx orthoclada*. Правда, в другом местонахождении (Усть-Балей) вместе с *Platyperla*, *Mesoleuctra* и одним имаго *B. orthoclada* найдена другая мелкая нимфа — *Perlisca aufuga*. Поскольку *Perlisca* обладает признаками подотряда *Perlina*, а *Baleyopteryx* — подотряда *Nemourina*, их связь исключается. Находка в Уде мелких имаго и одного остатка личинной шкурки мелкой нимфы, обнаруживающих явное сходство с соответствующими стадиями *Baleyopteryx*, позволяет отнести их к виду *Udopteryx complicata*, принадлежащему к тому же семейству *Baleyopterygidae*.

Более сложная и менее ясная картина наблюдается в местонахождении Калтан. Здесь среди нимф и среди имаго удастся установить по 4 вида, причем в обоих случаях один из них принадлежит к *Perlipseina*, а три — к *Nemourina*. Среди немуриновых А.Г. Шаров (1961) ассоциировал нимф и имаго *Palaeotaeniopteryx elegans*; мы принимаем их сопоставление, поскольку оно соответствует используемым нами критериям. *Kaltanemoura depravata* может оказаться нимфой любого из двух калтанских видов *Palaeonemoura*, с которыми она достаточно сходна по размерам; однако второй вид *Kaltanemoura* из Калтана, *K. kaltanica*, не может быть ассоциирован ни с одним из них. Это заставляет осторожно подходить к сопоставлению *Kaltanemoura* и *Palaeonemoura*, тем более что в местонахождении Караунгир-II, где они найдены совместно, допущению конспецифичности *K. sharovi* и *P. zwicki* также противоречит несопадение размеров. Поэтому пока мы предпочитаем рассматривать эти роды в качестве различных, хотя не исключено, что впоследствии удастся обосновать их синонимию.

Таким образом, возможности более или менее уверенного отнесения к одному виду нимф и имаго изученных ископаемых веснянок пока ограничиваются. Й. Иллис (Illies, 1965) предполагал, что либо *Sinonemoura grabaui*, либо *Mesoleuctra peipiaoensis* является нимфой *Perlariopsis peipiaoensis*. Систематическое положение *Sinonemoura* совершенно неясно и не может быть установлено без ревизии типового материала, оставшегося нам недоступным. На вопросе о возможном существовании имаго *Mesoleuctra* и *Mesoleuctridae* вообще целесообразно остановиться несколько подробнее.

Mesoleuctridae, как и второе характерное мезозойское семейство веснянок, *Platyperlidae*, до сих пор известны только по нимфам. Более того, среди нимф *Mesoleuctra* и *Platyperla* нет даже экземпляров с темными крыловыми чехлами, т.е. готовых к линьке на имаго (потемнение крыловых чехлов связано с тем, что под их покровами находится уже полностью сформированное и многократно сложенное крыло имаго). Поскольку *Mesoleuctra* обладает необычайно развитыми для нимф гениталиями, нами даже было высказано предположение о возможной неотении наиболее массового вида этого рода, *M. gracilis* (Синиченкова, 1982). По аналогии неотения допускалась и для второго массового вида веснянок, известного из тех же местонахождений только по нимфам — *Platyperla platypoda*. Однако последующее изучение материалов по поденкам из тех же местонахождений показало, что ни один из пяти массовых видов этого отряда также не представлен в коллекциях ни крылатыми стадиями, ни нимфами с темными крыловыми чехлами (Синиченкова, 1985а). Предположение о том, что неотеническими могли быть практически все наиболее массовые водные насекомые целой фауны, выглядит слишком маловероятным. Кроме того, за пределами ареала *Mesoleuctra* и *Platyperla*, в Забайкалье, один из встречающихся вместе с ними массовых видов поденок, а именно *Mesobaetis sibirica* Br., Rdtb., Gglb., представлен в захоронениях не только нимфами, но и многочисленными имаго (Синиченкова, 1985а). Поэтому вполне возможно, что имаго *Platyperla* и *Mesoleuctra* неизвестны по каким-то пока еще неясным тафономическим причинам.

Нельзя вполне исключить возможность того, что нимфам *Mesoleuctra* соответствуют имаго *Mesotaeniopteryx*. Эти два рода принадлежат к одной и той же группе немуриновых. Правда, по жилкованию крыльев мы помещаем *Mesotaeniopteryx* в семейство *Perlariopseidae*, но строение тела этих веснянок неизвестно, так что не исключено, что они могли обладать теми своеобразными особенностями строения брюшка, на основании которых установлено семейство *Mesoleuctridae*. Представители обоих родов сходны по размерам, а их стратиграфическое распространение в основном совпадает. В местонахождениях Шураб—II и Ия *Mesotaeniopteryx* и *Mesoleuctra* встречены совместно. Однако в других случаях вместе с *Mesoleuctra* найдены имаго другого рода *Perlariopseidae* — *Dicronemoura* (Толстый Мыс), а имаго *Mesotaeniopteryx* обнаружены и в таких местонахождениях, где нимфы *Mesoleuctra* отсутствуют (Тушилга, Бахар). Поэтому до нахождения остатков тел *Mesotaeniopteryx* мы считаем нецелесообразным включать его в семейство *Mesoleuctridae* и связывать с ним нимф *Mesoleuctra*.

Как уже говорилось ранее (Синиченкова, 1985б), не удастся найти имаго и второго рода *Mesoleuctridae* — *Mesoleuctrides*, однако для него возможность неотении можно совершенно определенно исключить, так как из местонахождения Новоспасское известен ряд остатков нимф *M. saturatus* с темными крыловыми чехлами.

Что касается ассоциации нимф *Mesoleuctridae* с имаго *Perlariopsis*, то и эту возможность приходится отвергнуть. Во-первых, как нами отмечалось ранее (Синиченкова, 1985б), строение лапок и гениталий заставляет рассматривать *Perlariopsis* как представителя иного семейства; во-вторых, если нимфы *Mesoleuctridae* известны из триаса и нижней юры, то имаго *Perlariopsis* не обнаружены в триасе, зато в юре известны не только из нижнего, но и из среднего и верхнего отделов.

Если для нимф *Mesoleuctridae* можно обсуждать различные варианты ассоциации с имаго, ни один из которых не кажется удовлетворительным, то относительно *Platyperlidae* можно вполне определенно сказать, что их имаго не встречены до сих пор ни в

одном захоронении, поскольку из юры вообще неизвестно ни одного остатка имаго каких-либо перломорф.

Не вполне исключена синонимия нимфы *Perlitodes aenigmaticus* и имаго *Pectinoperla notabilis*. Оба вида сходны по размерам (длина тела взрослой нимфы и имаго около 30 мм), относятся к одному инфраотряду *Perlomorpha* (их семейственная принадлежность неясна) и найдены в одновозрастных и охарактеризованных достаточно сходными комплексами насекомых отложениях. Правда, крыло *P. notabilis* принадлежит микроптерной веснянке, а нимфа *P. aenigmaticus* имеет длинные крыловые зачатки; но микроптеризм часто является не видовой, а половой особенностью. Все же достаточных оснований считать *P. aenigmaticus* нимфой *P. notabilis* нет. К тому же они обнаружены не совместно, а в разных, хотя и предположительно одновозрастных, местонахождениях, в географически близких, но все же разобщенных геологических структурах: *P. aenigmaticus* в балеической свите Ундино-Даинской депрессии (Дая), а *P. notabilis* в укурейской свите Оловской депрессии (Шевья).

Вопрос о веснянках из местонахождения Чекарда довольно сложный. Подавляющее большинство имаго здесь принадлежит перлопсеиновым рода *Perlopsis*, а большинство нимф — перлиновым рода *Tshekardoperla*, сопоставление которых исключается из-за резкого морфологического несходства. Немуриновые представлены нимфами *Varathronympha victima* и *Uralonympha varica* и имаго *Rasilopsis irrita*. *Varathronympha* резко аномальная форма, которую невозможно сблизить ни с какими другими известными нимфами веснянок, тогда как *Rasilopsis* достаточно сходен с другими родами *Palaeonemouridae*, и его отнесение к этому семейству сомнений не вызывает. Однако и с *U. varica*, относимой к тому же семейству, ассоциировать его не удастся из-за различий в размерах.

В местонахождениях Пелятка, Дая, Унда все найденные нимфы и имаго веснянок таксономически несовместимы.

Завершая рассмотрение этого сложного и не до конца решенного вопроса, следует подчеркнуть, что синонимия таксонов ископаемых веснянок, установленных по нимфам и по имаго, кажется возможной лишь в немногих случаях (*Pectinoperla* и *Perlitodes*, *Mesoleuctra* и *Mesotaeniopteryx*, *Palaeonemoura* и *Kaltanemoura*), и поэтому наши оценки разнообразия этого отряда в геологическом прошлом вряд ли могут быть существенно завышенными.

ОСОБЕННОСТИ ТАФНОМИИ ИСКОПАЕМЫХ ВЕСНЯНОК

Характер сохранности остатков веснянок и типы их захоронений в разных местонахождениях существенно различаются. При этом одни типы захоронений встречаются в толщах различного возраста, тогда как другие характерны лишь для определенных этапов истории отряда. Захоронения веснянок встречаются в озерных, лагунных, дельтовых и морских отложениях и в ископаемых смолах и содержат остатки нимф и имаго; ископаемые находки яиц веснянок пока не известны.

В одних случаях веснянки представлены в захоронениях главным образом или исключительно остатками нимф (часто личиночными шкурками), обычно целыми, с хорошей сохранностью не только тела, но и антенн, ног и церков, реже поврежденными. Число остатков веснянок в таких местонахождениях значительно, нередко они оказываются численно доминирующим отрядом насекомых. Такие захоронения интерпретируются нами как тафномически автохтонные, т.е. принимается, что развитие веснянок происходило в тех же водоемах, что и накопление насекомоносных осадков. Они известны только из мезозоя (преимущественно из юры), всегда связаны с озерными отложениями и обычно содержат нимф *Mesoleuctridae* или *Platyperlidae*, реже — других веснянок. Число видов нимф в автохтонных местонахождениях обычно 1–2, реже 3–4. К числу таких местонахождений относятся Букукун, Дарасатуй,

Ичетуй, Ия, Карабон, Кендерлык, Новоспасское, Толстый Мыс, Усть-Балей, Усть-Кара, Чалуниха, Черный Этап-I в СССР, Джергалант, Ошин-Боро-Удзор-Ула, Холбо-Хонгор, Хонгор-Обо в Монголии, Кунварра в Австралии. С большей или меньшей степенью вероятности сюда же можно причислить ряд местонахождений, коллекции из которых слишком невелики для вполне однозначного отнесения их к этой категории, — Басалаевку, Былыру, Дулан-Богд, Капчерангу, Караганду, Колтыгей, Литвиново, Могзон, Новую Брянь, Оловскую впадину, Половину, Терсь, Тургайскую впадину, Турфан, Тушилгу, Черемзу, Эрдем, Юрту, а также некоторые ориктоценозы Мадыгена (юго-западная площадь) и Шураба-II (промежуточное поле), содержащие многочисленных нимф Mesoleuctridae.

В других случаях в захоронениях представлены только имаго веснянок различной сохранности (целые или более или менее поврежденные тела, изолированные крылья или их фрагменты). Если коллекции из таких местонахождений представительны по объему, то веснянки в них всегда оказываются немногочисленными, составляя не более нескольких процентов от общего числа остатков насекомых, но число видов при этом может быть существенно большим, чем в автохтонных захоронениях. Такие местонахождения встречаются в толщах различного генезиса (озерных, дельтовых, морских) и различного возраста (от перми до неогена). Мы рассматриваем такие захоронения как свидетельство связи обнаруженных в них веснянок с какими-то иными водоемами (скорее всего, текучими). К числу таких местонахождений относятся Байса, Джайляучо, Каратау, Кызыл-Кия, Онохой, Сай-Сагул, Согюты, Соколово-II, Шевья и некоторые ориктоценозы Шураба-II (канавы 63) в СССР; Бахар, Гурван-Эрэний-Нуру, Холботу-Гол в Монголии, местонахождения пермских и триасовых веснянок в Африке, Австралии и Южной Америке и все местонахождения кайнозойских веснянок (кроме захоронений в смолах, о которых далее будет сказано особо). По-видимому, к этой же категории относится большинство китайских мезозойских местонахождений (Линьюань, Сяофань, Чжоуинцзи, Юцзягоу). Нередко и в захоронениях тафономически автохтонных нимф присутствуют единичные имаго других видов веснянок, также развивавшихся, вероятно, вне мест накопления насекомоносных осадков (в Ие, Новоспасском, Толстом Мысе, Тушилге, Усть-Балее). При малом объеме сборов отсутствие нимф веснянок может объясняться и случайностью (например, в Олонь-Шибири).

Среди местонахождений, в которых найдены исключительно имаго веснянок, особенно интересно триасовое местонахождение Джайляучо (Средняя Азия). Уникальность его заключается в значительном для веснянок таксономическом разнообразии. Из 74 определимых остатков веснянок мы различаем 13 видов пяти родов одного семейства. Из числа других водных насекомых в Джайляучо чрезвычайно разнообразны стрекозы, от которых сохранились также лишь изолированные крылья (Притыкина, 1981). Количество видов в Джайляучо сравнимо с видовым разнообразием веснянок в современных бассейнах небольших речек, правда, здесь веснянки относятся к нескольким различным семействам (Meierhoff, Prill, 1982; Gonzalez del Tanago et al., 1983), тогда как все виды из Джайляучо принадлежат одному семейству Perlariopseidae.

Помимо этих двух основных групп местонахождений известен также ряд захоронений более или менее промежуточных типов. Так, виды семейства *Siberioperlidae* часто представлены как нимфами, так и имаго, причем число вторых ненамного меньше, а нередко и больше числа первых. Сохранность остатков нередко хорошая, а их число довольно значительно. Остатки захоронены в озерных отложениях. Можно предполагать, что захоронения нимф здесь субавтохтонны: они обитали в этом же водоеме, но не в самой зоне накопления насекомоносных осадков, а вне ее (например, в прибрежной части озера). Таковы захоронения *Siberioperla* в Новоспасском, Тыпкучи, Уде, Хоутийн-Хотгоре; возможно, тем же объясняется и отсутствие нимф веснянок в небольшой по объему коллекции из Худуги.

В других случаях веснянки представлены немногочисленными остатками как нимф, так и имаго, или единичными нимфами, сохранность которых может быть различной. К этой категории относятся местонахождения Волчья, Воркута, Гаражовка,

Дая, Калтан, Караунгир-II, Каргала, Китяк, Красноярск, Кубеково, Савина, Уда, Унда в СССР, Мянгад и Хутэл-Хара в Монголии и, возможно, Бэйпяо в Китае. В большинстве случаев эти местонахождения имеют озерный генезис (кроме, по-видимому, Воркуты, Калтана, Каргалы и Китяка). Интерпретация таких захоронений как тафономически авто- или, напротив, аллохтонных часто затруднительна. Редкость остатков нимф может указывать либо на их принос к месту захоронения текучими водами, т.е. на тафономическую аллохтонность, либо, как в уже разобранный выше случае с *Siberioperla*, на субавтохтонность, либо, наконец, просто на низкую численность в фауне водоема при тафономической автохтонности.

Сделать выбор в пользу какой-либо одной из этих возможностей трудно. Можно отметить, что ни в верхнемеловых, ни в кайнозойских местонахождениях насекомых (общий объем коллекций которых вполне сравним с мезозойскими) до сих пор не найдено ни одного остатка нимф веснянок (за исключением нимфальных шкурочек в балтийском янтаре), хотя единичные остатки имаго иногда встречаются. Отсутствие нимф веснянок в кайнозойских материалах уже отмечалось ранее (Жерихин, 1978; Калугина, Жерихин, 1975; Расницын, 1980а). Вместе с тем в современной фауне различных районов веснянки отнюдь не составляют исключительной редкости и во многих местах достаточно обычны; как правило, они связаны с текучими водами (подробнее см. в "Экологии веснянок геологического прошлого"). Поэтому ситуация, наблюдаемая в кайнозойских захоронениях, свидетельствует против возможности аллохтонного захоронения речных или ручьевых нимф веснянок в озерных осадках. С другой стороны, дрейф современных нимф веснянок по течению — обычное явление, часто отмечаемое в литературе (Benedetto, 1976; Walton et al., 1977; Krueger et Cook, 1981). При этом нимфы речных веснянок могут выноситься в озера и иногда длительное время выживать в них (Brinck, 1949); известны даже находки живых нимф веснянок, явно вынесенных реками, в опресненных морских заливах, например, в Ботническом, где нимфы успешно заканчивали свое развитие до вылета имаго (Müller, Mendl, 1980; Mendl, Müller, 1982). Среди других водных насекомых, в частности поденок, известны случаи почти несомненно аллохтонных захоронений реобионтов в озерных отложениях. В этой связи можно указать на находку личинок поденок *Mesogenesia petersae* Tshern. и *Archaeobehningia edmundsi* Tshern. в юрском местонахождении Уда (Чернова, 1977) и *Litobranchia palaeartica* McCaf., Sinitsh. в олигоцене Приморья (McCafferty, Sinitshenkova, 1983). Поэтому кажется, что такую возможность нельзя полностью исключить и для веснянок. На перенос уже погибших нимф может указывать и фрагментарность остатков, но во многих местонахождениях (Волчья, Дая, Савина, Унда, Хутэл-Хара) сохранность нимф веснянок достаточно хорошая и не может рассматриваться как веский аргумент в пользу аллохтонности.

Из сказанного видно, что вопрос о тафономической авто- или аллохтонности веснянок достаточно сложен. Не исключено, что в некоторых из указанных выше местонахождениях нимфы веснянок аллохтонны, но вряд ли во всех. Что касается захоронений нимф в большом количестве (десятки, а тем более сотни экземпляров из одного местонахождения), то для них возможность аллохтонного захоронения можно с уверенностью исключить.

Исключением является, вероятно, совершенно необычное захоронение нимф веснянок в юрском местонахождении Холболжин (Западное Забайкалье). Здесь многочисленные остатки нимф веснянок сплошь покрывают поверхность породы. При этом почти все нимфы принадлежат одному виду *Perlomimus multus* (из 65 экземпляров только один относится к другому виду), почти все они одновозрастны, у всех экземпляров обломаны ноги и почти у всех — церки. Даже остатки таких многочисленных и широко распространенных видов, как *Mesoleuctra gracilis*, *Platyperla platypoda*, *Siberioperla lacunosa* и *Mesoleuctroides saturatus*, встречающихся в нескольких местонахождениях, никогда не образуют подобных скоплений. Тип захоронения *P. multus* может объясняться катастрофическим действием какого-либо фактора, приведшего к массовой одновременной гибели нимф с последующим сносом их трупов к месту захоронения.

Поскольку насекомоносная порода в Холболжине представляет собой туффит, естественно предположить, что гибель нимф вызвана выпадением вулканического пепла при извержении. Забайкалье в юрское время характеризовалось активным вулканизмом, при котором описанное выше явление часто могло иметь место. Однако результаты таких катастрофических событий редко обнаруживаются в ориктоценозах. Образцы из Холболжина до сих пор остаются уникальными в этом отношении.

Еще один необычный тип захоронения веснянок отмечен в юрском местонахождении Баян-Тэг (Центральная Монголия). В одном из слоев в этом местонахождении некоторые плоскости напластования сплошь покрыты остатками имаго веснянок — в одних случаях целыми (но сильно смятыми) телами, в других случаях — изолированными крыльями. Реже встречаются нимфы, причем все они с темными крыловыми чехлами. Все остатки принадлежат одному виду *Plutopteryx beata*. Нигде более имаго веснянок не встречаются в таком огромном количестве (более 1000 остатков); более того, из всех ископаемых насекомых вообще лишь имаго водных двукрылых (например, мезозойских *Chaoboridae*) иногда бывают столь же обильны в ориктоценозах. Ранее уже делалась попытка объяснить это явление ранневесенним вылетом *P. beata* (Синиченкова, 1985в), но такое объяснение плохо согласуется с палеонтологическими и палеоклиматическими данными и не может считаться удовлетворительным. Причины необычного типа захоронения *P. beata* до сих пор остаются неясными.

Отдельного упоминания заслуживает также нижнепермское местонахождение Чекарда. Веснянки здесь захоронены в лагунных отложениях и представлены имаго и нимфами хорошей сохранности, причем нимфы встречаются очень редко (семь остатков пяти видов), а имаго сравнительно часто, хотя и занимают среди насекомых в целом довольно скромное место (в коллекциях ПИН АН СССР около 90 остатков), зато менее разнообразны (четыре вида). Среди нимф здесь найдена *Varathronympha victima*, имеющая явно реофильный облик. Нам кажется, что Чекарда представляет собой пока единственный несомненный пример захоронения аллохтонных нимф веснянок, вынесенных к месту захоронения реками.

Находки веснянок в ископаемых смолах редки; до сих пор они известны только из эоценового балтийского янтаря (Pictet-Baraban, Hagen, 1856; Larsson, 1978) и миоценового саксонского янтаря (Barthel, Hetzer, 1982). Обычно в смолах попадают имаго, но из балтийского янтаря указаны и находки личинок шкурки нимф. Поскольку линька нимф на имаго происходит на суше и часто на стволах деревьев, эти находки не вызывают особого удивления. Редкость веснянок в смолах объясняется, вероятно, в первую очередь их сравнительно крупными размерами, неблагоприятными для захоронения в смоле. Поскольку вынос смол к месту захоронения осуществляется обычно реками (Жерихин, 1980а), то в них, вероятно, встречаются виды, развивавшиеся в этих реках.

Относительно некоторых местонахождений мы не располагаем информацией, позволяющей оценить характер захоронения веснянок. Таковы местонахождения Каракан, Ново-Александровка и Пелятка в СССР, Юнрэн в Китае, Мерсер-Ридж в Антарктиде.

В заключение можно сказать несколько слов о характере изменения типов захоронений веснянок во времени. Наиболее древние, пермские захоронения связаны главным образом с окраинными частями суши, что отражает, вероятно, не распределение самих веснянок, а редкость внутриконтинентальных осадков в палеозое вообще (Ефремов, 1950). Среди них нет несомненно автохтонных, хотя в некоторых случаях автохтонность можно предполагать (например, в Калтане и особенно в Караунгире-II). В мезозое преобладают автохтонные захоронения нимф в озерных осадках. Они особенно распространены в юре, но встречаются также в нижнем мелу и в триасе. Позднее они совершенно исчезают, что можно объяснить только изменениями образа жизни веснянок. В кайнозое все захоронения веснянок аллохтонны, а само число местонахождений, где они встречены, удивительно невелико. Специфически кайнозойскими являются захоронения в ископаемых смолах; вероятно, это объясняется тем, что все известные пока мезозойские смолы содержат лишь инклюзы мелких насекомых.

ЭКОЛОГИЯ ИСКОПАЕМЫХ ВЕСНЯНОК

Подавляющее большинство известных семейств ископаемых веснянок относится к вымершим семействам, судить об их экологии по аналогии с близкими современными формами трудно, поэтому мы стремились реконструировать их экологию главным образом на основе функционально-морфологических, тафономических и палеогеографических соображений. В тех случаях, когда мы обращались к аналогиям с современными видами, мы ориентировались прежде всего на районы с тепло-умеренным и субтропическим климатом (Средиземноморье, Япония, юг Северной Америки), более или менее сравнимым с тем, в условиях которого обитало большинство известных ископаемых веснянок.

БИОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ

Ископаемых веснянок можно разделить на две группы соответственно характеру водоемов, в которых развивались их нимфы, а именно на лимнобионтных (развивающихся в стоячих водоемах) и реобионтных (развивавшихся в текучих водоемах). Внутри каждой группы намечаются дополнительные подразделения. Среди современных веснянок имеются также немногочисленные формы, развитие которых проходит во влажных наземных биотопах; среди ископаемых веснянок пока неизвестны такие, для которых можно было бы предполагать подобный образ жизни.

В качестве лимнобионтов мы рассматриваем все те виды, нимфы которых более или менее регулярно встречаются в отложениях пресных стоячих водоемов. К числу лимнобионтов можно достаточно уверенно отнести виды родов *Siberioperla*, *Flexoperla*, *Uroperla*, *Platyperla*, *Trianguliperla*, *Kaltanemoura*, *Mesoleuctra*, *Mesoleuctroides*, *Plutopteryx*, *Kaptsheranga* и со значительной степенью вероятности также ряд других. При этом мы скорее преуменьшаем число лимнобионтных видов по сравнению с действительностью, чем преувеличиваем его, поскольку малочисленные или обитавшие в прибрежной зоне лимнобионтные формы по принятым нами критериям не удается отделить от реобионтов.

Среди раннепермских веснянок нет таких, которые могли бы считаться лимнобионтами. В верхней перми нимфы веснянок в осадках стоячих водоемов встречаются, хотя и в сравнительно небольшом количестве. По меньшей мере в двух пермских местонахождениях можно предполагать тафономическую автохтонность нимф веснянок — в Калтане и Караунгире-II; не исключено, что то же относится и к местонахождению Каракан. Во всех этих случаях известны повторяющиеся находки нимф рода *Kaltanemoura*; в Калтане найдены также нимфы *Palaeperla* и *Palaeopteryx*. К сожалению, реконструкция условий осадконакопления для наиболее богатого из этих местонахождений — Калтана, невозможна, поскольку из-за плохой обнаженности его разрез известен чрезвычайно неполно и ни характер седиментации, ни распределение фаунистических остатков охарактеризовать не удается (Мартьянова, 1961). Нет достаточных сведений и о местонахождении Каракан. В целом палеозойские стоячие континентальные водоемы, по-видимому, обладали значительной спецификой по сравнению с более поздними и не имеют сколько-нибудь близких современных аналогов (Бетехтина, 1966, 1974), но конкретные их специфические черты пока остаются во многом неясными. Однако эти представления относятся в первую очередь к тем наиболее часто представленным в геологической летописи верхнего палеозоя континентальным водоемам, в которых нимфы веснянок либо вообще отсутствуют, либо встречаются единично. Только для относящегося к самому концу перми местонахождения Караунгир-II предполагается, что оно образовалось в обстановке крупного озера, в общих чертах напоминавшего крупные слабо гипотрофные озера мезозоя (Жерихин, 1986). Сведения о пермских лимнобионтных веснянках слишком фрагментарны, чтобы на их основании можно было бы попытаться внести какую-либо ясность в этот вопрос;

отметим лишь, что веснянки из Караунгира-II относятся к типично пермскому семейству Palaeonemouridae, возможно, предковому для мезозойских реобийонтных Perlariopseidae и не обнаруживающему близкого сходства с какими-либо мезозойскими лимнобийонтными веснянками.

В триасе, как и в перми, остатки нимф веснянок в лимнических толщах довольно редки. Все они приурочены к средне- и верхнетриасовым отложениям, что неудивительно, поскольку раннетриасовые насекомые вообще остаются пока почти неизвестными. Находки нимф веснянок в Гаражовке и Мадыгене связаны с озерными осадками в составе пойменных или дельтовых фациальных комплексов (Станиславский, 1976; Икрамов, 1967). Веснянки здесь немногочисленны, но представлены теми же родами, которые типичны для лимнических юрских фаун (*Siberioperla*, *Trianguliperla*, *Mesoleuctra*); только род *Berekia* известен исключительно из триаса. Лишь в верхах верхнего триаса (Кендерлык) появляются первые массовые захоронения нимф *Siberioperla* и *Trianguliperla*, приуроченные также к осадкам пойменных озер. Следует, однако, отметить, что с подобными фациями связано вообще большинство местонахождений триасовых насекомых, и не исключено, что по мере роста изученности других типов триасовых захоронений нимфы веснянок будут обнаружены и в них.

Юрские насекомые известны из отложений гораздо более широкого круга разнообразных водоемов. Остатки веснянок и в юре чаще всего приурочены к комплексам фаций крупных речных долин (но не только к ним). К этой категории относятся находки в дубовской свите Караганды (Воронцов, 1965), абашевской и осиновской свитах Кузнецкого бассейна (Яворский, 1957; Звонарев, 1962), черемховской свите Иркутского бассейна (Тимофеев, 1970), кушмурунской свите Тургайской впадины (Бунина, 1960), согульской свите Ферганы (Алиев и др., 1981), тологойской свите Кендерлыкской впадины (Василенко, 1961), жаргалантской свите Западной Монголии (Хосбаяр, 1972), хамархубуринской свите Восточной Монголии (Шувалов, 1982), свите Бэйпяо Восточного Китая (Региональная стратиграфия Китая, 1960). К сожалению, не всегда имеются точные сведения о фациальной приуроченности захоронений насекомых внутри этих толщ, но в тех случаях, когда она известна, остатки нимф веснянок неизменно оказываются захороненными в отложениях небольших пойменных озер, преимущественно стариц. Для местонахождений, расположенных в Южной Сибири, Карагандинском бассейне и Западной Монголии, это продемонстрировано в коллективной монографии "Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий" (1985). В этих условиях нередко встречаются массовые захоронения нимф веснянок, во многих ориктоценозах оказывающихся самыми обильными водными насекомыми вообще. Наиболее типичны для подобных фаций виды родов *Mesoleuctra* и *Platyperla*, в Монголии в них отмечены также *Mesoleuctroides latus*, *Trianguliperla orbiculata* (Ошин-Боро-Удзюр-Ула) и *Plutopteryx beata* (Баян-Тэг). Все известные местонахождения веснянок в отложениях пойменных озер относятся к первой половине юры. При появлении признаков проточности в пойменных озерах разнообразие веснянок падает (Жерихин, Калугина, 1985).

Более широким стратиграфическим диапазоном обладают захоронения в туфогенно-осадочных толщах, но они распространены, естественно, на гораздо более ограниченных территориях, в областях древнего вулканизма. К этой категории относятся находки в ичетуйской, удинской (Скобло, 1968) и букукунской свитах (Синица, 1985б) и в приаргунской серии Забайкалья, а также в чойбалсанской серии Центральной Монголии (Хосбаяр, 1972). В этих случаях остатки нимф встречаются в отложениях горных озер плотинного типа, возникавших главным образом при подпруживании горных рек лавовыми потоками или обвалами (Скобло, 1968; Юрские континентальные биоценозы ..., 1985), а в среднем менее обильны, чем в ориктоценозах пойменных озер. Во всяком случае, численное доминирование остатков веснянок над другими водными насекомыми отмечается здесь гораздо реже. Наиболее характерны для этих условий виды рода *Siberioperla*, в Забайкалье — также *Mesoleuctroides saturatus*, в Монголии — *Baleopteryx urocornis*.

Все основные местонахождения юрских нимф веснянок относятся к двум перечисленным категориям, но единично остатки нимф встречаются также в отложениях открытых частей крупных равнинных или долинных озер. К этой группе принадлежат местонахождения Кубеково и Хоутийн-Хотгор. Полной уверенности в тафономической автохтонности нимф веснянок в этих захоронениях нет, и, во всяком случае, они не были в таких озерах многочисленными. В Кубеково отмечены нимфы *Platyperla conferta*, в Хоутийн-Хотгоре — *Siberioperla abbreviata*, т.е. видов, родственных несомненно лимническим.

В нижнем мелу, как и в юре, известно большое количество местонахождений насекомых, связанных с различными фациальными обстановками. Однако находки ранне-меловых нимф веснянок немногочисленны и связаны почти всегда с осадками горных плотинных озер. Так, в Забайкалье меловые веснянки известны в составе "фауны Proameletus—Sinitzia", обитавшей, как считается, в горных озерах (Жерихин, 1978, 1986). В Монголии находки нимф в местонахождении Хутэл-Хара сделаны в небольшой линзе озерных отложений, залегающей среди базальтовых потоков. Ни в отложениях крупных озер, населенных "фауной Ephemeroptera—Coeloclaava" (Жерихин, 1978), ни в угленосных отложениях речных долин с многочисленными старицами, объединяемых в Восточном Забайкалье в кутинскую свиту (Писцов, 1968), нимфы веснянок не обнаружены, несмотря на наличие достаточно обширных и представительных коллекций ископаемых насекомых. Только в Карабоне нимфы *Uroperla* встречены в осадках небольшого пойменного озера совместно с поденками *Ephemeroptera*, жуком *Coeloclaava* и двукрылыми семейства Chaoboridae (Жерихин, 1986). Среди меловых лимнических и предположительно лимнических веснянок известны виды родов *Siberioperla*, *Uroperla*, *Trianguliperla*, *Dipsoperla*, *Lycoleuctra*.

В верхнем мелу веснянки не встречены даже в отложениях горных озер, хотя вообще находки насекомых в таких фациях известны (например, в сеноманском местонахождении Обещающий в Магаданской области). Совершенно нет нимф веснянок и в кайнозое.

Следует подчеркнуть, что проведенный выше анализ фациального распределения палеозойских и мезозойских лимнобионтных веснянок относится только к Азии. Наблюдается ли сходная картина и в других частях света, сказать в настоящее время невозможно, поскольку за пределами Азии пока известно только одно местонахождение мезозойских нимф веснянок, которых можно считать автохтонными, — Кунварра в Австралии (Riek, 1970).

Среди современных веснянок облигатных лимнобионтов очень немного. Известно всего три вида семейства Carniidae — два из рода *Baikaloperla* (Запекина-Дулькейт, Жильцова, 1973; Жильцова, Запекина-Дулькейт, 1977) и один из рода *Carnia* (Jewett, 1963), развивающихся исключительно в озерах. Все три вида приурочены к холодноводным резко олиготрофным озерам и высоко специализированы. Имаго *Baikaloperla* найдены на берегу озера под камнями, а имаго *Carnia lacustra* были собраны на глубине 60–80 м в воде. По-видимому, это один из очень немногих полностью водных видов насекомых (Hynes, 1976).

Гораздо более многочисленны среди современных веснянок факультативные лимнобионты, нормально развивающиеся в текучих водоемах, но способные выживать и заканчивать развитие в стоячих водоемах, если попадают туда из рек или ручьев. Факультативные лимнобионты могут развиваться лишь в чистых олиготрофных озерах с невысокой температурой воды, чаще всего в волноприбойной зоне, где аэрация приближается к уровню, наблюдающемуся в текучих водоемах (Zwick, 1980). В районах, где такие озера достаточно распространены, число факультативно лимнобионтных видов веснянок может быть довольно значительным. Так, в Скандинавии почти половина всех местных видов веснянок встречается в многочисленных в этой части Европы холодноводных олиготрофных озерах с каменистым дном (Brinck, 1949). Уже в условиях равнин Средней Европы даже в олиготрофных озерах выживают лишь немногие, наиболее эврибионтные виды, сравнительно толерантные к недостатку кислорода, такие,

как *Nemoura cinerea* и *N. avicularis* (Zwick, 1980). Среди североамериканских видов веснянок, согласно данным Р. Бауманна (Baumann, 1979), нет выживающих в теплых стоячих водоемах, т.е. в таких, температура воды в которых поднимается выше 16°. В районах с субтропическим и тропическим климатом лимнические веснянки ныне совершенно отсутствуют (Zwick, 1980).

Разумеется, невозможно точно установить, были ли древние лимнобионтные веснянки облигатными или факультативными лимнобионтами, но все же более вероятно, что наиболее массовые и широко распространенные из них населяли исключительно или по меньшей мере преимущественно озера. Факультативными лимнобионтами скорее могли быть редкие в захоронениях виды, такие, как *Kaltanemoura*, *Udopteryx complicata*, *Lycoleuctra lupina*, *Dipsoperla serpentis*, *Nemourisca diligens*, да и то не все.

Во всяком случае, несомненно, что лимнобионтные веснянки в мезозое были гораздо более распространены и разнообразны, чем ныне, и играли гораздо большую роль в озерных экосистемах. Это заметно даже на примере фауны горных озер, не говоря уже о долинных. По-видимому, лимнобионтные веснянки появились в конце перми. Время их расцвета приходится на первую половину юры, захватывая, быть может, и самый конец триаса (судя по находкам в местонахождении Кендерлык). Окончательное исчезновение мезозойских лимнобионтных веснянок происходит в течение раннего мела, но резкий их упадок наблюдается раньше, еще в поздней юре, когда они почти исчезают из долинных озер, сохраняясь в горных.

Однозначно установить причины, обусловившие расцвет лимнобионтных веснянок в начале юры и их постепенное исчезновение впоследствии, в настоящее время невозможно. Можно выдвинуть ряд гипотез, не всегда взаимоисключающих, но ни одна из них не кажется вполне убедительной.

Самым простым объяснением было бы сильное понижение температуры в конце триаса—начале юры, что должно было бы привести к повышению содержания в воде растворенного кислорода. Со второй половины юры в таком случае должно было бы отмечаться прогрессирующее потепление, продолжавшееся до середины мела. Такое объяснение вступает в резкое противоречие со всей совокупностью данных о климатах мезозоя.

Другое возможное объяснение — увеличение содержания кислорода в атмосфере и соответственно в воде водоемов. Вопрос об изменениях содержания кислорода в атмосфере в течение геологической истории рассмотрен М.И. Будыко (1981; Будыко и др., 1985). Согласно этим данным, пик максимального содержания кислорода в атмосфере приходится на юру—ранний мел. Если расцвет лимнических веснянок действительно был связан с повышением содержания кислорода, то неясно, почему их инвазия в стоячие водоемы оказалась столь кратковременной и охватила, по существу, даже не всю юру, так что говорить о совпадении наших данных с результатами Будыко нельзя.

Оба рассмотренных объяснения предусматривают глобальные изменения некоторых абиотических факторов. В противоположность этому Н.С. Калугина и В.В. Жерихин (Калугина, Жерихин, 1975; Калугина, 1980; Жерихин, Калугина, 1985; Жерихин, 1986), отмечая общий оксифильный облик лимнической фауны значительной части мезозоя, склонны объяснять прежде всего спецификой биотической среды.

По мнению этих авторов, горные плотинные озера Забайкалья в юре в общих чертах были сходны с аналогичными современными водоемами. Это были типично олиготрофные небольшие озера с высокой прозрачностью воды, слабой степенью ее минерализации, низким содержанием растворенного органического вещества, невысокой температурой воды, высоким содержанием растворенного кислорода, невысокой первичной продукцией и значительной величиной ее потребления консументами. В таких озерах и сейчас обитают многие оксифильные организмы, в том числе и нимфы веснянок.

Напротив, пойменные озера межгорных долин Кузнецкого и Иркутского бассейнов и Западной Монголии Жерихин и Калугина (1985) относят к особому типу, наз-

ванному ими "озерами с подавленной трофностью" или "гипотрофными". Они считают эти озера не имеющими современных аналогов, но до некоторой степени совмещающими черты олиготрофных и дистрофных озер современности. Этот тип озер характеризовался значительным поступлением аллохтонного органического вещества с растительным опадом при пониженной первичной продукции и резко подавленной микробной активности, вследствие чего расход кислорода был значительно ниже обычно наблюдающегося в современных озерах.

Таким образом, причины, обеспечивавшие возможность существования оксифильной фауны в этих двух типах озер, Жерихин и Калугина считают совершенно различными. Исчезновение оксифильной фауны из озер они связывают со сменой растительности в середине мела и эвтрофирующим воздействием опада покрытосеменных (Калугина, 1974, 1980; Калугина, Жерихин, 1975).

С точки зрения известных сейчас фактов истории веснянок эта концепция также неудовлетворительна, прежде всего потому, что постепенное вымирание мезозойских лимнобионтных веснянок началось задолго до появления первых известных покрытосеменных. Эвтрофирующим действием последних, самое большее, может объясняться исчезновение озерных веснянок в мелу, но не их упадок в конце юры.

Можно также предположить, что исчезновению лимнобионтных веснянок способствовало появление какой-то новой, более конкурентоспособной группы животных, успешно вытеснившей их сначала из долинных, а потом и из горных озер, но не сумевшей достаточно эффективно освоить текучие воды. Однако появление такой группы должно было бы отразиться и в палеонтологической летописи, чего в действительности не наблюдается. Возможным кандидатом на роль таких конкурентов среди бентосных животных могли бы считаться ручейники, да и то едва ли. Массовое появление щелочных ручейников в палеонтологической летописи приходится на начало раннего мела, т.е. происходило значительно позднее, чем начинается упадок озерных веснянок (Сукачева, 1982). По мнению И.Д. Сукачевой, скорее исчезновение озерных веснянок способствовало экспансии озерных ручейников, чем наоборот.

Все перечисленные гипотезы исходят из допущения, что мезозойские веснянки были столь же оксифильные, как и современные, и основным фактором, определявшим возможность заселения ими озер, была обеспеченность кислородом. Можно, однако, допустить, что мезозойские семейства лимнобионтных веснянок (которые все были слепыми филогенетическими ветвями, не оставившими потомков, о чем подробнее говорится в главе по филогении) физиологически отличались от современных и были адаптированы к более бедным кислородом водам. В таком случае и причины вымирания лимнобионтных веснянок надо искать не в изменениях содержания кислорода, а в чем-то другом.

Однако, как будет показано далее, географическое распределение ископаемых веснянок в общих чертах аналогично современному, так что наиболее вероятно, что оно контролировалось теми же факторами, что и ныне, т.е. в первую очередь температурой воды, определяющей содержание в ней кислорода. Кроме того, в мезозойских озерах были обильны не только веснянки, но и другие ныне оксифильные группы водных насекомых, например, комары-звонцы подсемейства *Podonominae* (Калугина, 1980; Калугина, Ковалев, 1985). Строение дыхательного аппарата лимнических личинок стрекоз вымершего семейства *Campteroptelebiidae*, широко распространенного в мезозое, также указывает на их оксифильность (Притыкина, 1985).

Таким образом, предложить вполне удовлетворительное объяснение изменений роли веснянок в озерных экосистемах прошлого не удастся, хотя рассмотренные гипотезы могут содержать зерно истины. Вероятнее всего, причина расцвета лимнических веснянок в начале юры и их последующего упадка и исчезновения были сложными, комплексными и не сводились к одному какому-либо изменению самих веснянок или среды их обитания.

История реобионтных веснянок по тафономическим причинам известна гораздо хуже, чем лимнобионтных, а их экологические требования можно попытаться восста-

новить лишь в самом общем виде по косвенным соображениям. Реобионтными мы предположительно считаем всех тех ископаемых веснянок, которые известны только по имаго, в том числе все виды из ископаемых смол, а также некоторые виды, известные по единичным находкам нимф, морфологически сходных с нимфами современных реобионтных веснянок (*Tshekardoperlidae*, *Spinoperla spinosa*, *Chloroperloides fusiformis*, *Varathronympha*). Как говорилось в главе по тафономии, к числу реобионтов может также принадлежать и *Perlomimus multus*.

Предположительно реобионтные веснянки встречаются как вместе с лимнобионтами, так и в местонахождениях, где последние совершенно отсутствуют (преимущественно в отложениях крупных озер, дельт и лагун). Их находки известны начиная с нижней перми и, несмотря на редкость реобионтов в ископаемом состоянии, число их видов значительно больше числа видов лимнобионтов. По-видимому, в течение всей своей истории веснянки оставались преимущественно реобионтной группой насекомых. В перми, например, к числу реобионтов относятся такие характерные и разнообразные семейства, как *Perlipseidae* и *Tshekardoperlidae*, а в мезозое — *Perlariopseidae* и подавляющее большинство *Valeopterlygidae*. Реобионтами были и все известные кайнозойские ископаемые веснянки. При этом совершенно очевидно, что в палеонтологической летописи реобионтные группы веснянок должны быть отражены несравненно более отрывочно и неполно, чем лимнобионтные.

Современные текучеводные биотопы разделяются на два основных типа — ритральных и потамальных. Такое разделение было впервые предложено Иллисом (Illies, 1961). В этой работе он исходил из структуры животного населения и биоценологических особенностей, и его первоначальные подразделения, которые он именовал "большими биоценозами" (*Grossbiozönosen*), носили названия "ритрон" и "потамон". В современной литературе эти названия закреплены за населением соответствующих биотопов, а термины "ритраль" и "потамаль" — за самими зонами (типами биотопов), хотя в первой работе Иллиса такого разделения не проводилось, что привело к терминологической путанице в некоторых работах. Обсуждение этой терминологической проблемы содержится в статьях ряда авторов, в том числе отечественных (Illies, 1971; Schwoerbel, 1971; Botosaneanu, 1979; Леванидов, 1981; Леванидова, 1982), и сейчас терминологию можно считать уже устоявшейся.

Понятия "ритраль" и "потамаль" не являются вполне строгими. В общем ритраль соответствует быстрым ручьям и горным рекам, а потамаль — равнинным рекам. Первоначально Иллис привел ряд критериев для различения ритрала и потамала по гидрологическим параметрам (температура воды, скорость течения, расход воды, характер накопления осадков, тип донного субстрата, насыщенность кислородом; Illies, 1961). Однако позднее было показано, что предложенные им для европейских и южноамериканских рек критерии не универсальны и в зависимости от местных особенностей могут существенно смешаться (Hynes, 1970; Леванидов, 1977, 1981; Леванидова, 1982). Поэтому разделение ритрала и потамала оказывается основанным на качественных, физиологических, а не на строгих количественных оценках, хотя важнейшие различия между ними определяются скоростью течения (т.е. уклоном и в конечном счете — степенью выработанности ложа потока) и связанными с этим аэрацией и температурой воды.

Поскольку характер текучих водоемов закономерно связан с формами рельефа, можно, хотя бы в грубом приближении, определить, какие типы текучих водоемов были распространены в районе данного местонахождения во время образования насекомоносных осадков, и, исходя из этого, предположительно реконструировать биотопические требования встреченных в захоронении реобионтных видов.

Легче всего вычленил комплекс ритробионтов, т.е. обитателей ритральной зоны водотоков, для юры и мела. В условиях молодого рельефа в зоне активного вулканизма потамальные биотопы должны были практически отсутствовать, поэтому реобионтных юрских веснянок Забайкалья естественно связывать с ритралью. Находки меловых веснянок в Забайкалье и в Китае также связаны с гористой обстановкой.

Д.В. Панфилов (1968) предполагал, что с горными водотоками ритрального типа были связаны также позднерурские веснянки из Каратау (тогда не описанные). В настоящее время показано, что палеогеографическая реконструкция Р.Ф. Геккера (1948) для Каратау, на которую опирался Д.В. Панфилов, во многом неточна. Считается, что каратауское бессточное озеро существовало среди относительно выравненной засушливой местности, а впадавшие в него водотоки оцениваются как маловодные и спокойные (Полянский, Долуденко, 1978). Однако, поскольку в такой местности могли существовать и ритральные, и потамальные водотоки, биотопическая приуроченность каратауских веснянок остается неясной. Возможно, что некоторые из них развивались в сезонных, пересыхающих водотоках. То же можно предположить и для веснянок из нижнего мела Западной Монголии (*Gurvanopteryx*).

Почти все аллохтонные местонахождения мезозойских веснянок в других частях Сибири, в Средней Азии, в Монголии и юрские местонахождения в Китае приурочены к обстановкам крупных речных долин или дельт. Разумеется, в соответствующих ландшафтах должны были существовать и малые водотоки, но большинство аллохтонных водных насекомых в этих захоронениях происходит, скорее всего, из крупных рек (Жерихин, Калугина, 1985). Поэтому соответствующих веснянок мы считаем потамальными или связанными с нижней подзоной ритрала, население которой Иллис (Illies, 1961) обозначал как гипоритрон.

В сформировавшемся в лагунной обстановке ориктоценозе Чекарды число находок аллохтонных нимф веснянок больше, чем в каком-либо ином местонахождении. Это заставляет предполагать, что здесь существовал мощный источник их выноса — достаточно крупная река или реки, возможно, существенно опреснявшие лагуну. О том же свидетельствует наличие здесь водных нимф других насекомых (Калугина, 1980). Скорее всего, такие реки должны были принадлежать к потамальной группе, поэтому мы считаем большинство веснянок Чекарды потамальными. Исключение составляет *Varathronympha victima*, имеющая облик насекомого, адаптированного к обитанию в условиях быстрого течения; ее мы предположительно считаем ритральной.

Для других палеозойских реобионтов уточнить тип водоема, в котором они развились, пока не удастся. Невозможно это и для подавляющего большинства кайнозойских веснянок. Можно лишь предполагать по палеогеографическим соображениям, что неописанные веснянки из кайнозоя Японии, упоминающиеся в литературе (Fujiyama, Iwao, 1975; Fujiyama, 1983), были, скорее всего, ритробионтами, как и единственная также неописанная веснянка из олигоцена Раби-Ривер в Монтане (США) (Wilson, 1978). В балтийском янтаре, судя по другим водным насекомым, встречается много ритробионтов (Larsson, 1978), поэтому, скорее всего, к их числу принадлежит и большинство балтийских веснянок, но все ли — неизвестно, так что мы предпочитаем рассматривать их как реобионтов неизвестного типа.

Более детально экологические требования аллохтонных веснянок можно иногда реконструировать по функционально-морфологическим соображениям, прежде всего по строению ног; такая попытка предпринята ниже, при анализе требований вымерших веснянок к факторам абитической среды.

Таким образом, известных сейчас ископаемых веснянок можно, исходя из их предполагаемой биотопической приуроченности, сгруппировать следующим образом.

I. Лимнобионты.

A. Горные лимнобионты

- a) облигатные: *Siberioperla lacunosa*, *S. bukukunica*, *S. longipes*, *Mesoleuctroides saturatus*, а также, возможно, *S. undulata*, *Flexoperla flexuosa*, *Uroperla daja*, *U. laerata*, *Trianguliperla quassa*, *Baleyopteryx urocornis*;
- b) факультативные: *Udopteryx complicata*, *Dipsoperla serpentis*, *Nemourisca diligens*, *Lycoleuctra lupina*, а также, возможно, *Perlitodes aenigmaticus*, *Savina laeta*, *Mogzonoperla truncata*, *Kaptsheranga porrecta*;

в) верность¹ озерным биотопам неясна: *Siberioperla scobloi*, *Flexoperla recusata*, а также, возможно, *Fluminiperla hastis*.

Б. Долинные лимнобионты

а) облигатные²: *Platyperla platypoda*, *Mesoleuctra gracilis*, а также, возможно, *Siberioperla ovalis*, *Uroperla karabonensis*, *Platyperla rigida*, *P. admissa*, *Perlisca aufuga*, *Trianguliperla aequalis*, *Mesoleuctra gigantea*, *M. tibialis*, *M. peipiaoensis*, *M. quadrata*, *M. exserta*, *M. brachypoda*, *Plutopteryx beata*;

б) факультативные³: *Siberioperla abbreviata*, *Platyperla conferta*, а также, возможно, *Kaltanemoura sharovi*;

в) верность озерным биотопам неясна: *Siberioperla angulata*, *Platyperla kingi*, *P. caudiculata*, *P. propera*, *Trianguliperla orbiculata*, *T. innoxia*, *Berekia neglecta*, *Mesoleuctroides latus*, *Baleopteryx orthoclada*, *B. altera*.

В. Лимнобионты неизвестного типа, верность озерным биотопам неясна: *Palaeoperla prisca*, *Palaeotaeniopteryx elegans*, *Kaltanemoura kaltanica*, *K. depravata*, *K. repentina*.

II. Реобионты.

А. Ритробионты

а) обитатели постоянных водотоков: *Chloroperloides fusiformis*, *Perlariopsis stipitata*, *Perlariopsis* sp. 1, *Accretanemoura grata*, *Baissoleuctra irinae*, *B. sparsa*, *Positopteryx dubia*, *Varathronympha victima*, а также, возможно, *Perlomimus multus*, *Pectinoperla notabilis*, *Spinoperla spinosa*;

б) обитатели пересыхающих водотоков: возможно, *Gurvanopteryx effeta*, *G. impleta*, а также некоторые виды из Каратау из числа отнесенных нами в группу "В".

Б. Потамобионты⁴: *Perlopsis filicornis*, *P. calamitosa*, *P. oppressa*, *Tshekardoperla expulsa*, *Tsh. depicta*, *Tsh. squarrosa*, *Sylvoperlodes zhiltzovae*, *Uralonympha varica*, *Rasilopsis irrita*, *Perlariopsis peipiaoensis*, *P. gravis*, *Perlariopsis* sp. 2, *Dicronemoura turanica*, *D. martynovae*, *D. dira*, *D. acaulis*, *D. declinata*, *Karanemoura brevis*, *Mesotaeniopteryx elongata*, *M. splendida*, *M. klapaleki*, *M. semisessilis*, *M. turgida*, *Fritaniopsis brevicaulis*, *F. inflata*, *F. dependens*, *F. remota*, *Tritaniella mera*, *T. perlonga*, *T. synneura*, *T. pectinata*, *Cristonemoura porrecta*, *C. binerva*, *Ramonemoura constricta*, *Rectonemoura youjiagouensis*, *Mesonemoura maaki*, *Sinoperla abdominalis*, *Plutopteryx popovi*.

В. Реобионты неизвестного типа: *Palaeoperla exacta*, *P. perfracta*, *Properla tungussica*, *Kargaloperla exuperata*, *K. avulsa*, *Euxenoperla simplex*, *E. similis*, *E. oliveri*, *E. clara*, *Euxenoperlella jacquesi*, *Gondwanoperlidium argentinorum*, *G. mendozense*, *G. triassicum*, *Stenoperlidium permianum*, *Perla prisca*, *Isoperla succinica*, *Perlodes resinatus*, *Palaeonemoura clara*, *P. altaica*, *P. zwicky*, *Perlariopsis fidelis*, *P. basalis*, *P. mediana*, *P. terna*, *P. martynovi*, *Karanemoura abrupta*, *K. distalis*, *K. divaricata*, *K. desiliens*, *K. appropinquata*, *Mesotaeniopteryx sinitsae*, *Accretanemoura radiata*, *Sinotaeniopteryx luanpingensis*, *S. chengdeensis*, *Udopteryx expansa*, *U. kovalevi*, *Taeniopteryx ciliata*, *T. elongata*, *Brachyptera schmidti*, *Nemoura puncticollis*, *N. ocularis*, *Leuctra fusca*, *L. gracilis*, *L. linearis*, *L. minuscula*, *L. priscula*, *L. antiqua*, *Megaleuctra neavei*, *M. jewetti*.

III. Биотопическая приуроченность неизвестна: *Permoleuctropsis gracilis*, *Tungussonympha meyeri*, *Triassoperla yongrenensis*, *Kaltanemoura derosa*, *Uralonympha vorkutica*, *Ohionympha schopfi*.

¹ "Верностью" в экологической литературе называют степень связи вида с каким-либо биотопом (Макфедьен, 1965; Грейг-Смит, 1967; Беклемишев, 1970).

² Всегда связаны с небольшими пойменными озерами.

³ Всегда в крупных озерах, куда впадали многочисленные реки, служившие основным биотопом для этих видов.

⁴ Возможно, часть или даже большинство этих видов в действительности правильнее считать гипотриальными.

ПИТАНИЕ НИМФ

Среди современных веснянок есть как хищные, так и растительноядные формы. Они хорошо различаются по строению ротовых органов. У растительноядных нимф ротовой аппарат жующего типа с массивными мандибулами и пальпами и развитыми глоссами (Brinck, 1949, fig. 36B). У хищных нимф он видоизменен: мандибулы становятся изогнутыми, заостренными, глоссы редуцируются, членики максиллярных и лабиальных пальп утончаются (Brinck, 1949, fig. 36A). Растительноядные нимфы питаются в большинстве случаев мертвыми и разлагающимися растительными тканями, и лишь относительно редко — живыми растениями (включая водоросли), поэтому их правильнее называть фитосапрофагами, хотя в литературе по веснянкам принято говорить о них как о "фитофагах" или "растительноядных" (*herbivorous* в англоязычной литературе) формах. Молодые личинки всех веснянок, как фитосапрофагов, так и хищников, питаются тонким детритом. Некоторые виды обладают смешанным питанием: в их кишечнике преобладают остатки животных, но встречаются также водоросли и растительный детрит. Иногда такие "всеядные" нимфы и по строению ротового аппарата занимают промежуточное положение между фитосапрофагами и типичными хищниками (Sephton, Hynes, 1983). Нимфы некоторых видов поедают трупы животных и мертвую икру рыб (Ellis, 1970).

По-видимому, хищные нимфы обычно относительно мало специализированы и поедают любую добычу, которую могут поймать и удержать; наиболее обычная их пища — личинки поденок и водных двукрылых, реже — других веснянок. Однако известны и некоторые факты, свидетельствующие об определенной избирательности хищничества. Так, веснянки очень редко поедают амфипод, даже если последние очень обильны (Hynes, 1976). Указывается, что нимфы *Perl*a поедают преимущественно личинок мошек (Scheldon, 1972), но возможно, что это связано не с трофическим предпочтением в истинном смысле, а просто с легкой доступностью этого вида пищи. Среди фитосапрофагов случаи более или менее выраженной трофической избирательности, хотя и не слишком строгой, встречаются, по-видимому, чаще, чем среди хищников, причем предпочтение зависит не только от вида растений, но и от стадии разложения; так, жесткие листья *Mugis*a поедаются на более поздних стадиях разложения, чем мягкие листья ольхи (Richard, Moreau, 1983).

Характер питания нимф связан с их систематической принадлежностью: если все немуриновые — фитосапрофаги, то большинство перлиновых — хищники, хотя в последнем подотряде среди грипоптеригоморф известен и ряд фитосапрофагов. При этом характер изменений ротового аппарата у хищных грипоптеригоморфных и перломорфных веснянок в общем сходен. По-видимому, эти изменения происходили параллельно в связи с переходом к питанию менее грубой, не требующей интенсивного перетирания пищей. Исходным типом ротового аппарата должен был быть нередуцированный жующий, что позволяет предполагать первичность фитосапрофагии для отряда в целом.

О характере питания вымерших веснянок можно судить по строению ротовых органов нимф и косвенно — по их систематической принадлежности. Первый путь, разумеется, надежнее, но сохранность остатков далеко не всегда позволяет изучить строение ротового аппарата. В настоящее время оно достаточно хорошо известно для *Mesoleuctridae* (*Mesoleuctra gracilis*: Синиченкова, 1982, рис. 1, б, в; *Mesoleuctroides saturatus*: Синиченкова, 1985, рис. 7, б, в), *Siberioperlidae* (*Siberioperla lacunosa*: Синиченкова, 1983, рис. 2, б), *Platyperlidae* (*Platyperla platypoda*: Синиченкова, 1982, рис. 2, б–е; *P. conferta*: Синиченкова, 1985, рис. 19, б) и *Trianguliperla quassa* (рис. 34, б) из *Perlomorpha incertae sedis*. Среди этих видов имеются как сапрофитофаги, так и хищники.

У *Mesoleuctridae* и *Siberioperlidae* мандибулы массивные, на отпечатках они часто хорошо видны, их контуры четкие, даже когда остальная часть нимфы плохо видна; концевые членики максиллярных и лабиальных пальп не тоньше предыдущих. Такое строение типично для современных фитосапрофагов. Вместе с тем в упомянутых семействах оно не вполне одинаково. У *Siberioperla lacunosa* мандибулы больше всего напоминают

таковые современных Austroperlidae и Pteronarcyidae, нимфы которых питаются остатками жестких, грубых растительных тканей. Однако у *S. lacunosa* они представляют еще более совершенное истирающее устройство, чем у видов этих современных семейств: вершина мандибулы сильнее загнута вовнутрь и несет более сильные, короткие и тупые зубцы. Возможно, пищей *Siberioperla* служили какие-то особенно жесткие растения, например содержащие кремнезем стебли хвощей (они довольно часто встречаются в тех же ориктоценозах, что и нимфы *Siberioperla*) или известковистые ткани харовых. У *Mesoleuctridae* мандибулы более обычного строения. Наиболее вероятно, что их нимфы питались листьями папоротников или голосеменных.

Среди современных водных растительноядных беспозвоночных выделяется несколько групп в зависимости от способа захвата ими пищи. Это деление, разработанное К. Камминсом (Cummins, 1973), было несколько уточнено В.Я. Леванидовым (1981), который предложил также русские эквиваленты английских терминов, введенных Камминсом. В соответствии с этой классификацией нимфы веснянок относятся к группе измельчителей, превращающих относительно крупные куски растительных тканей в тонкий детрит. Более крупные нимфы относятся к подгруппе макроизмельчителей, использующих целые листья или их крупные фрагменты. Из числа мезозойских веснянок сюда могут быть отнесены *Siberioperlidae*. Более мелкие нимфы, перерабатывающие грубый детрит в тонкий, принадлежат к подгруппе микроизмельчителей; сюда, вероятно, относились *Palaeonemouridae* и *Mesoleuctridae*. Очень молодые нимфы всех веснянок, как уже упоминалось, используют тонкий детрит; по терминологии Камминса-Леванидова они обозначаются как коллекторы, или, точнее, подбирающие коллекторы. Среди современных веснянок известны также некоторые представители группы соскребателей, питающиеся перифитоном, например, *Brachyptera* из семейства *Taeniopterygidae* (Леванидов, 1981). По аналогии с современными видами такую экологию можно предположить для плиоценовой *B. schmidti*. Какие-либо палеозойские или мезозойские формы, которых можно было бы уверенно отнести к этой группе, пока неизвестны, можно лишь предположительно говорить о подобном типе питания для нимф *Spinoperla spinosa* (*Perlariopseidae*).

К хищникам следует причислить нимф *Platyperlidae* и *Trianguliperla*. У них мандибулы узкие, с острыми зубцами на вершине, максиллы с острыми удлинненными зубцами, максиллярные пальпы с тонким вершинным члеником. Мандибулы *Platyperla* на отпечатках часто смяты, их контуры видны нечетко или даже совсем неразличимы; по-видимому, они были слабо склеротизированы. Все эти особенности указывают на питание животной пищей. Нами исследован также микроскопический препарат нимфы *P. platyropa* из Усть-Балая с сохранившимся содержимым кишечника; в нем видны отдельные фрагменты темного плотного вещества (хитиновый покров?) и бесструктурная масса, но совершенно отсутствуют фрагменты растительной кутикулы. Скорее всего, основной пищей *Platyperla* служили личинки и молодые нимфы поденок, часто встречающиеся совместно с этими веснянками. Своеобразное строение ног *Platyperla*, не имеющее аналогов среди современных веснянок, может быть по крайней мере отчасти связано с охотничьим поведением. Нимфы современных поденок, сходные со встречающимися вместе с *Platyperla* *Mesobaetis* и *Epeoromimus*, держатся на поверхности дна или на растениях, но, будучи потревоженными, молниеносно переплывают на расстояние, измеряемое иногда первыми десятками сантиметров. Возможно, что нимфы *Platyperla* были способны совершать подобный же бросок за добычей, используя при этом свои уплощенные ноги как гребное приспособление. Нимфы *Trianguliperla quassa* могли питаться личинками двукрылых, но другие виды того же рода найдены в местонахождениях, где водные двукрылые отсутствуют.

Таким образом, по характеру питания ископаемые веснянки были достаточно сходны с современными; как и ныне, перломорфные были хищниками, а немуринные и по меньшей мере некоторые грипоптеригоморфы — фитосапрофагами. Во всяком случае, среди тех форм, для которых удалось изучить строение ротового аппарата, эта закономерность не нарушается. Это позволяет нам распространить ее и на те вы-

мершие таксоны, для которых строение ротовых органов нимф неизвестно, и предположительно считать всех древних перломорф хищниками, а немуриновых — фитосапрофагами, в большинстве случаев измельчителями. Характер питания гриппотероморф без знания строения ротовых органов установить невозможно; он неизвестен также для перлопсеиновых. Таким образом, по характеру питания нимф старших возрастов мы делим ископаемых веснянок на следующие группы.

I. Фитосапрофаги-измельчители

А. Макроизмельчители: *Siberioperla* и, вероятно, другие роды *Siberioperlidae*.

Б. Микроизмельчители: *Mesoleuctridae* и, вероятно, *Palaeonemouridae*, большинство *Perlariopseidae* (кроме, возможно, *Spinoperla*), *Baleopterigidae*, большинство *Taeniopterygidae* (кроме *Brachyptera*), *Nemouridae*, *Leuctridae*, *Barathronympha*.

II. Фитофаги-соскребатели: предположительно *Spinoperla spinosa*, *Brachyptera schmidti*.

III. Хищники: *Platyperlidae*, *Trianguliperla*, и, вероятно, *Stenoperlidium*, *Tshekaroperlidae*, *Dipsoperla*, *Perlidae*, *Perlodidae*, *Tungussonympha*, *Chloroperloides*, *Perloimimus*, *Perlisca*, *Triassoperla*, *Berekia*, *Pectinoperla*, *Perlitodes*, *Savina*.

IV. Характер питания нимф неизвестен: *Perlopseidae*, *Palaeoperlidae*, *Euxenoperlidae*, *Kaptsheranga*, *Fluminiperla*.

ДЫХАНИЕ НИМФ

Нимфы всех современных веснянок имеют замкнутую трахейную систему, а газообмен у них осуществляется через покровы (Zwick, 1973). Нередко для этой цели служат все участки тела с тонкими покровами, пронизанные густой сетью трахей, а какие-либо специальные морфологически выраженные жаберные структуры отсутствуют. В других случаях нимфы обладают жабрами — выростами с тонкой кутикулой, весьма разнообразными по форме и локализации. В последнее время появились данные о том, что газообмен — не единственная, а возможно, и не основная функция подобных выростов у значительной части веснянок. Покровы этих выростов изобилуют особыми специализированными структурами — "хлоридными клетками", имеющими, как сейчас показано, осморегуляторную функцию (Wichard, Komnick, 1973, 1974). В некоторых случаях эти структуры обладают также иннервацией и, может быть, служат осморецепторами (Кароог, 1979; Кароог, Zachariah, 1978). В связи с их предполагаемой осморегуляционной функцией такие "жаберные" выросты предложено называть осмобранхиями (Shepard, Stewart, 1983).

Обычно считается, что наличие жабр у веснянок первично, а их редукция вторична. За исходное состояние принимается наличие членистых метамерных жабр на брюшных сегментах; в процессе эволюций их число, как считается, уменьшалось (Ricker, 1950; Illies, 1965). Эта точка зрения основывается на признании происхождения веснянок от водных предков, уже обладавших жабрами. В последнее время предложена иная концепция эволюции жаберного аппарата, исходящая из представления о происхождении веснянок от наземных форм (Shepard, Stewart, 1983). Согласно этой концепции, древнейшие веснянки были лишены жабр. Эти последние первоначально возникли как осморегуляторные органы (осмобранхии) и лишь позднее приняли на себя также функцию газообмена. Предпосылкой такого расширения их функции было то, что и хлоридные клетки, и разветвления трахей имеют одинаковую локализацию (связаны с участками с тонкими покровами). Чтобы объяснить различия в локализации осмобранхий между современными семействами веснянок, приходится допустить, что их формирование имело место уже после дивергенции этих семейств или их предковых стволов.

Вопросу о жабрах ископаемых веснянок до сих пор не уделялось внимания. В литературе имеются данные об их наличии у верхнепермского австралийского *Stenoperlidium* sp. (Tillyard, 1935b) и у юрской китайской *Sinonemoura grabau* (Ping, 1928). У *Stenoperlidium* sp. Тильярдом описаны и изображены короткие выросты по бокам брюшных сегментов, напоминающие жабра современных *Eustheniidae*. У *S. grabau* Бин упоми-

нает о наличии торакальных жабр, но на рисунке в его работе (Ping, 1928, fig. 7) они не изображены. Сохранность обоих остатков неудовлетворительна; трудно быть уверенным даже в их принадлежности вообще веснянкам, и мы рассматриваем их как *Insecta incertae sedis*.

Среди более чем 2,5 тыс. ископаемых нимф веснянок, просмотренных нами, ни на одной не удалось обнаружить никаких следов жабр. Предположение, что эти тонкие структуры на ископаемых остатках просто не сохраняются, приходится отвергнуть. Во многих местонахождениях (Кендерлык, Усть-Балей, Новоспасское, Хутэл-Хара, Унда, Дая) сохранность нимф превосходна и позволяет различить очень мелкие детали строения, причем в некоторых из этих местонахождений собран массовый материал. Хотя и отличающиеся по строению от жабр веснянок, но также очень тонкие жаберные пластинки нимф поденок прекрасно различимы на остатках из тех же местонахождений, и их удается изучить достаточно полно (Синиченкова, 1975, 1976, 1985а). В Новоспасском и ряде других местонахождений найдено даже немало личинок комаров неплохой сохранности, несмотря на их очень нежные покровы (Калугина, Ковалев, 1985). Крупные же латеральные метамерные жабры, подобные таковым современных *Eustheniidae* и некоторых *Perlodidae* и обычно считающиеся первичными для веснянок, должны быть различимы даже на остатках довольно посредственной сохранности.

Таким образом, по-видимому, ископаемые нимфы веснянок, по крайней мере лимнические, не имели жабр, и весь газообмен у них осуществлялся непосредственно через покровы. В связи с этим интересно отметить, что и немногие современные озерные веснянки имеют безжаберных нимф (Zwick, 1980). Поскольку реобионтные ископаемые нимфы известны по единичным находкам, отвергать наличие жабр у всех вымерших реобионтных представителей отряда нет достаточных оснований. Однако едва ли в геологическом прошлом жабры имелись у большей доли веснянок, чем ныне; скорее можно думать, что относительная роль обладающих жабрами форм возросла.

Наши данные говорят скорее в пользу точки зрения У. Шепарда и К. Стюарта, чем более традиционных представлений. Из общих соображений также довольно трудно допустить, что основным направлением эволюции жаберного аппарата обитающих в воде нимф оказалась его редукция. Поэтому мы склонны присоединиться к мнению об относительно позднем приобретении жабр или осмобранхий, независимо от того, какая их функция была первичной. Таким образом наличие жабр приходится считать не плезиоморфией, а апоморфией и соответственно пересмотреть их значение для реконструкции филогенетических отношений внутри отряда.

Что касается требований ископаемых веснянок к содержанию растворенного кислорода, то, как уже говорилось выше, они едва ли существенно отличались в этом отношении от современных. Оксифильность была, по-видимому, характерной чертой веснянок на протяжении всей их истории.

СВЯЗЬ НИМФ С ТИПАМИ СУБСТРАТА

Нимфы современных веснянок чаще всего населяют твердые донные субстраты, — гальку, крупные валуны, погруженные в воду куски дерева (как голые, так и покрытые мхом). Другой тип субстрата, охотно заселяемый веснянками, — скопление растительных остатков, прежде всего опавших листьев. Нимфы некоторых видов не обитают постоянно на поверхности дна, а на более или менее длительное время проникают в толщу грунта, используя его естественные скважины и полости. Особенно характерно такое поведение для обитателей периодически пересыхающих водотоков, но нередко наблюдается и у других видов, особенно у молодых нимф (Hynes, 1974; Williams, Hynes, 1974; Zwick, 1980). Специализированные роющие формы среди веснянок известны, но немногочисленны (Hynes, 1978; Zwick, 1980). Они заселяют преимущественно мягкие грунты, слабо используемые остальными веснянками. Кроме них, на песчаных и илистых участках дна встречаются лишь немногие наиболее эврибионтные виды, не являющиеся специфическими для этих субстратов (Zwick, 1980). Вероят-

но, это объясняется не самим по себе типом субстрата, а относительно медленным течением и соответственно худшей обеспеченностью кислородом. По той же причине веснянки обычно избегают зарослей погруженных или полупогруженных макрофитов (кроме мхов, часто поселяющихся на участках с быстрым течением).

Среди мезозойских веснянок, в отличие от современных, существовали, по-видимому, постоянные обитатели мягких грунтов. К их числу относились *Mesoleuctridae* и *Platyperlidae*, населявшие небольшие пойменные озера. Осадки этих водоемов образуют небольшие алевропелитовые линзы среди аллювиальных толщ преимущественно песчаного состава (Жерихин, Калугина, 1985). Участков твердого каменистого дна в таких водоемах просто не было, и очень многочисленные в них нимфы веснянок передвигались по мягкому илу. В связи с этим интересно отметить, что и *Mesoleuctridae* и *Platyperlidae* отличаются от современных веснянок по строению ног. *Platyperlidae* обладали расширенными и уплощенными бедрами и голеними, очень характерными и отличающими их от всех других известных веснянок, как современных, так и вымерших. Возможно, однако, что такое строение их ног связано не с характером дна, а с адаптацией к плаванию. Для *Mesoleuctridae*, напротив, характерны тонкие и длинные ходильные ноги, несколько напоминающие таковые современных наземных нимф, но не имеющие аналогов у других развивающихся в воде веснянок. Впрочем, и в этом случае необычное строение ног не обязательно связано именно с особенностями субстрата. Современные веснянки почти всегда обитают в условиях достаточно подвижной воды, и строение их ног приспособлено к тому, чтобы животное могло удержаться на поверхности субстрата при быстром течении или волнении. Передвигаются такие нимфы, плотно прижимаясь к субстрату; ноги у них соответственно короткие и снабжены сильной мускулатурой. *Mesoleuctridae* же обитали в спокойных стоячих водоемах, где необходимости крепко удерживаться на месте не возникало.

Другие ископаемые веснянки, вероятно, предпочитали те же типы субстрата, что и современные. По строению конечностей и общему габитусу они достаточно близко напоминают последних. Наиболее высоко специализированные типы нимф (например, роющие) в ископаемом состоянии неизвестны, однако, самый образ жизни видов с подобной экологией делает их шансы на захоронение близкими к нулю. Большинство известных палеозойских и мезозойских нимф обитало явно на поверхности субстрата, но некоторые из них, возможно, заселяли интерстициальные полости; на это указывает их сильно удлинненное гибкое тело и короткие ноги. К числу таких форм относятся *Chloroperloides*, *Dipsoperla*, *Nemourisca*, *Lycoleuctra* и *Flexoperla*.

СВЯЗЬ НИМФ СО СКОРОСТЬЮ ТЕЧЕНИЯ

Современные нимфы веснянок, несмотря на свою преимущественную связь с текущими водами, редко обладают сильно выраженными морфологическими адаптациями к жизни в условиях быстрого течения. Часто отмечается, что в этом отношении веснянки значительно уступают поденкам (К. Бродский, 1976; Hynes, 1970; Zwick, 1980). Более того, эти преимущественно реофильные насекомые в общем предпочитают умеренные (1 м/с и менее) скорости течения, а на очень быстрых участках водотоков зачастую вообще отсутствуют. В экспериментах Г. Дитмара (Dittmar, 1955) максимальная скорость течения, которую выдерживали нимфы веснянок, была значительно меньшей, чем для нимф многих поденок и личинок ряда ручейников и двукрылых. К быстрому течению нимфы веснянок обычно адаптируются скорее поведенчески, избегая его прямого воздействия (обитание под камнями, в полостях дна и т.п.), чем морфологически. Умеренно уплощенное тело, короткие и сильные ноги, бахромка волосков на них — таковы те относительно слабо выраженные морфологические признаки обитания на относительно быстром течении, которые встречаются у веснянок.

Среди ископаемых нимф веснянок, как уже говорилось, мало реобионтов, а по морфологии имаго судить о требованиях нимф к скорости течения затруднительно.

Мы касаемся этого вопроса в связи с находкой замечательного пермского рода *Varathronympha*. Нимфа *V. victima* (рис. 91) резко отличается от всех других известных нимф веснянок и габитуально напоминает нимф современных поденок семейства *Heptageniidae*: широкая голова, сильно сужающееся кзади, обтекаемое и, по видимому, сильно уплощенное тело, короткие, сильно расширенные и уплощенные бедра, уплощенные и расширенные голени, очень длинные церки придают ей характерный облик крайнего реофила. Эти особенности заставляют предполагать, что нимфа *V. victima* обитала открыто на участках с быстрым (вероятно, более 1 м/с) течением. Насколько такой образ жизни был распространен в прошлом среди веснянок, сказать невозможно. Остальные известные нам предположительно реобионтные ископаемые нимфы не обладают какими-либо необычными особенностями по сравнению с современными.

МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ НИМФ ВЕСНЯНОК

До сих пор для веснянок не предлагалось системы жизненных форм, аналогичной разработанной для некоторых других водных насекомых, например, поденок (Чернова, 1952) или стрекоз (Притыкина, 1965). Попытки систематизации данных об их экологической приуроченности были, по существу, классификацией водоемов или биотопов внутри водоемов, различающихся по фауне веснянок, а не морфоэкологической классификацией самих веснянок (Schoenemund, 1924; Hynes, 1941; Ricker, 1943; Brinck, 1949; Baumann, 1979, и др.). При изучении вымерших форм возможность судить об их экологической приуроченности по морфологическим особенностям приобретает большое значение. Поэтому мы попытались выделить морфоэкологические типы нимф, опираясь для современных веснянок на литературные данные по экологии (кроме цитированных выше работ, Масан, 1962; Illies, 1964, 1968, 1969, 1975), а для вымерших — на изложенные выше экологические соображения.

Нимфы большинства веснянок живут более или менее скрытно, и определенные их морфологические типы связаны с различными типами укрытий. Сравнительно многочисленными открыто живущие нимфы также разделяются на типы в соответствии с заселяемыми ими микробиотопами. Границы между типами, особенно наиболее генерализованными, довольно условны, и морфологическую характеристику типов не удастся сделать вполне определенной. Это связано с существованием в природе ряда экологически переходных форм, отнесение которых к определенному типу затруднительно. Так, скважинных криптобионтов, обитающих в естественных полостях грунта, нельзя четко отделить, с одной стороны, от более генерализованных литофильных криптобионтов, живущих на нижней стороне камней на дне, а с другой — от более специализированных роющих криптобионтов, активно закапывающихся в грунт. Аналогичные трудности возникают и в других случаях. Всего нами выделено 10 типов, в том числе три неизвестных в ископаемом состоянии и три вымерших, отсутствующих в современной фауне. Приводимая схема является предварительной и не претендует на исчерпывающую полноту в отношении современных форм, но для наших целей она достаточна.

I тип. Литофильные криптобионты

К этому типу относятся обитатели нижней стороны камней в ручьях, реках и на каменистой литорали озер. Эта группа объединяет преимущественно слабо специализированные, генерализованные формы, среди которых есть как фитосапрофаги, так и хищники; более специализированные ее представители — хищные *Perlidae*, *Perlodidae* и *Eustheniidae* и фитосапрофаги *Diamphipnoidea*. Представители этого типа характеризуются более или менее дорсовентрально уплощенным телом и широко расставленными довольно короткими ногами, несущими у более специализированных реофильных видов более или менее густую бахрому волосков, позволяющую животным

му плотнее прижиматься к поверхности камня. Большинство представителей этого типа имеют крупные или средние размеры. Жабры весьма разнообразные по строению и локализации, либо отсутствуют. Из числа ископаемых веснянок к этому типу относятся большинство видов *Siberioperla* (*S. lacunosa*, *S. bukukunica*, *S. scobloi*, *S. abbreviata*, *S. undulata*, *S. angulata*, *S. ovalis*) и ряд видов *Perlomorpha* (все *Tshekardoperlidae*, *Perlitodes aenigmaticus*, *Trianguliperla orbiculata*, *T. quassa*, *T. aequalis*, *T. innoxia* и, возможно *Perlominus multus*), причем *Siberioperla* были фитосапрофагами, а остальные перечисленные формы — хищниками.

II тип. Фитофильные криптобионты

Представители этого типа используют в качестве укрытий заросли мха или скопления растительных остатков, преимущественно аллохтонных, и соответственно могут быть распределены в два подтипа — бриофильных и детритофильных криптобионтов. Как и в предыдущей группе, среди них преобладают генерализованные формы, не имеющие ярко выраженных морфологических особенностей. Большинство из них — фитосапрофаги, относительно немногие формы — хищники. Среди современных веснянок к числу фитофильных криптобионтов относятся прежде всего различные *Nemouridae* и *Taeniopterygidae*, а также *Peltoperlidae*, *Pteronarcyidae*, некоторые *Gripopterygidae* (*Araucanioperla*). В отличие от литофильных, для фитофильных криптобионтов характерно слабо уплощенное, вальковатое тело и менее короткие, менее широко расставленные и менее уплощенные ноги. Эти отличия связаны в первую очередь с тем, что фитофильные формы либо обитают на участках со сравнительно слабым течением (где преимущественно накапливается растительный детрит), либо даже в быстро текущих водах сравнительно хорошо защищены от сноса течением (бриофилы). Жабры часто имеются, разнообразны по строению и локализации. Нимфы разнообразны по размерам. Среди более или менее специализированных бриофилов преобладают мелкие формы со сравнительно короткими брюшком и ногами, нередко имеющие шипы на дорсальной поверхности, функция которых неясна (Zwick, 1980). Среди детритофилов преобладают крупные и средней величины формы. Среди ископаемых веснянок к числу слабо специализированных фитофилов можно предположительно отнести фитосапрофагов *Paraetaeniopteryx elegans*, *Uralonympha varica*, *Udopteryx complicata*, *Plutopteryx beata*, *Baleopteryx orthoclada*, *B. altera*, *B. urocomis* (*Baleopterygidae*) и *Siberioperla longipes* (*Siberioperlidae*), хищников *Tungussonympha meyeri*, *Triassoperla yongrenensis*, *Berekia neglecta*, *Savina laeta* и *Perlisca aufuga* (*Perlomorpha* inc. sed.). Более специализированными детритофилами, возможно, были фитосапрофаги *Uoperla daja*, *U. lacerata*, *U. karabonensis* (*Siberioperlidae*) и, возможно, *Fluminiperla hastis*, систематическое положение и характер питания которой неясны. Специализированным бриофилом могла быть *Spinoperla spinosa* (*Perlariopseidae*), хотя среди современных бриофилов такие крупные формы не встречаются.

III тип. Сквжинные криптобионты

Представители этого типа обитают в естественных скважинах и полостях донного субстрата и являются фитосапрофагами, реже хищниками. Среди современных веснянок сюда относятся многие *Leuctridae*, *Carniidae* и *Chloroperlidae*. Для представителей этого типа характерно сильно удлиненное узкое вальковатое гибкое тело, сильно укороченные ноги и обычно небольшие размеры. Жабры, как правило, отсутствуют. Из числа ископаемых форм сюда можно предположительно отнести хищников *Chloroperloides fusiformis* (*Perlomorpha* inc. sed.) и *Dipsoperla serpentis* (*Chloroperlidae*) и фитосапрофагов *Nemourisca diligens* (*Nemouridae*), *Lycoleuctra lupina* (*Leuctridae*), *Flexoperla flexuosa* и *F. recusata* (*Siberioperlidae*); последние два вида обладали необычными для сквжинников крупными размерами.

IV тип. Роющие криптобионты

Сюда относятся нимфы, активно закапывающиеся в грунт, как фитосапрофаги, так и хищники. В современной фауне специализированные роющие формы известны среди представителей различных семейств (*Eustheniidae*, *Chloroperlidae*, *Leuctridae*, *Capniidae*). Они обладают удлинённым вальковатым телом, короткими сильными ногами, иногда своеобразно изменёнными антеннами (*Euleuctra geniculata*); волоски на теле почти не развиты, часто ослаблена и его пигментация. Размеры обычно мелкие, но известны и очень крупные роющие формы (*Thaumatoperla*). Жабры отсутствуют, реже имеются. Среди известных ископаемых видов нет представителей этого типа. Следует, однако, иметь в виду, что захоронение роющих нимф вообще маловероятно.

V тип. Скрытноживущие литофилы

Представители этого типа активно ползают по поверхности камней, питаются детритом или водорослевыми обрастаниями. Для них характерно умеренно длинное, стройное, обычно несколько уплощённое тело, сравнительно короткие расширенные бедра и узкие, довольно длинные голени, длинные антенны и церки. Обычно формы средней величины. Жабры обычно отсутствуют. В современной фауне к этому типу принадлежат некоторые *Taeniopterygidae*, преимущественно водорослеядные *Brachypterinae*. Из числа ископаемых веснянок сюда можно предположительно отнести *Mogzopoperla truncata* (*Perlariopseidae*).

VI тип. Открытоживущие пелофилы

Этот тип не имеет современных представителей. Предполагается, что эти веснянки обитали открыто на мягких илистых грунтах в условиях отсутствия течения. Для них характерно стройное вальковатое тело, сильно удлинённые тонкие бедра и голени, длинные и тонкие антенны и церки. Все известные представители этого типа — средней величины безжаберные веснянки, питавшиеся растительной пищей. Сюда относятся все виды семейства *Mesoleuctridae*.

VII тип. Плавающие пелофилы

Этот тип также известен только среди вымерших веснянок. Предполагается, что его представители обитали вместе с *Mesoleuctridae* в тех же биотопах, но были способны к плаванию при преследовании добычи. Они также обладали стройным вальковатым телом, но отличались короткими, сильно расширенными и уплощёнными бедрами и голеними и были хищниками: они имели средние размеры и были лишены жабр. К этой группе относятся все представители семейства *Platyperlidae*.

VIII тип. Открытоживущие реофилы

Этот тип также известен только среди вымерших веснянок. Мелкие нимфы с обтекаемой формой тела, широкой головой, расширенными и уплощёнными бедрами и голеними, короткими волосками на вершине третьих члеников лапок, длинными (равными примерно длине тела) церками. Нимфы, вероятно, сидели на камнях на быстром течении. Единственный известный представитель этого типа — раннепермская *Varathronympha victima*.

IX тип. Гигропетробиионты

Представители этой группы живут более или менее открыто в своеобразных и довольно редко встречающихся биотопах — там, где вода сочится по вертикальным каменным поверхностям, образуя на них тонкую постоянно проточную пленку. К это-

му типу принадлежат некоторые современные австралийские и новозеландские *Notoperlidae*. Их нимфы мелкие или средней величины, коренастые, с уплощенным телом, сильно расширенными бедрами и иногда сильно увеличенными задними ногами. Жабры отсутствуют. Подробных данных о питании гигропетриобионтов нет, но они, несомненно, растительноядны. Среди ископаемых нимф веснянок нет представителей этого типа, связанного с исключительно неблагоприятными тафономическими условиями местобитаниями.

Х тип. Гео- и амфибионты

Представители этой группы развиваются на суше, обитая во мху или подстилке в условиях высокой влажности, обычно вблизи водотоков. Сюда относятся некоторые современные южноамериканские и новозеландские *Gripopterygidae*. Для них характерно удлиненное вальковатое тело, длинные тонкие ходильные ноги (строением ног они напоминают пелофилов), укороченные церки. Примечательно, что некоторые из них обладают жабрами (Zwick, 1980). Это средних размеров или крупные растительноядные формы. К этому же типу, по-видимому, относятся хищные нимфы *Osoptera* из семейства *Perlodidae* (Stark, 1985). Среди известных ископаемых веснянок наземных форм, по-видимому, нет.

Для тех ископаемых веснянок, которые известны только по имаго, морфоэкологический тип нимф, разумеется, остается неустановленным. Из-за плохой сохранности материала (прежде всего отсутствие достаточно сохранившихся конечностей) неясно также, к какому типу следует относить нимф *Ohionympha*, *Kaltanemoura*, *Uralonympha vorkutica*, *Kaptsheranga*.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ СИНЭКОЛОГИИ

Подробное рассмотрение взаимоотношений ископаемых веснянок с другими организмами требует детального изучения этих последних и не входит в нашу задачу. Мы можем коснуться этого вопроса лишь вкратце. О биоте текучих водоемов прошлого существуют лишь отрывочные данные, не позволяющие представить себе структуру соответствующих экосистем. Можно лишь предполагать, что по крайней мере с юры они в общих чертах были аналогичны современным (Жерихин, Калугина, 1985). Поэтому мы остановимся только на лимнических экосистемах.

Как уже говорилось выше, в современных озерах веснянки почти никогда не бывают обильными. В мезозое же, особенно в первой половине юры, они по крайней мере в некоторых типах озер принадлежали к числу доминантов или субдоминантов макробентоса. Соответственно и их биоценологическая роль была несомненно гораздо большей, чем в современных озерах. Чаще всего лимнические веснянки были измельчителями грубого растительного детрита, т.е. занимали, по-видимому, то экологическое место, которое ныне принадлежит личинкам целлюлозопоглощающих ручейников (*Phryganeina* = *Integrilipia*). Эта последняя группа известна в ископаемом состоянии, начиная с верхней юры, а обильной делается лишь с нижнего мела (Сукачева, 1982), т.е. уже тогда, когда веснянки в озерных биоценозах почти исчезли. В тех случаях, когда в одном озере обитали два вида веснянок-измельчителей, они сильно различались по размерам и, вероятно, использовали различные растения (например, *Siberioptera lacunosa* и *Mesoleuctroides saturatus* в ичетуйских озерах Западного Забайкалья). По-видимому, веснянки в большинстве случаев играли роль первичных макроизмельчителей; переработанный ими тонкий детрит использовался другими фитосапрофитами, такими, как нимфы поденок или личинки хирономид. Таким образом, они занимали важное и даже ключевое положение в детритных трофических цепях, переводя детрит в форму, доступную другим бентосным насекомым.

Иногда веснянкам принадлежало довольно заметное место и среди хищных лимнических насекомых. Озерными хищниками были *Platyperla* и *Trianguliperla*, в не-

которых местонахождениях оказываются наиболее многочисленными хищниками своего размерного класса. Это наблюдается только в ориктоценозах пойменных озер того типа, который Жерихин и Калугина (1985) обозначают как гипотрофный. В горных озерах олиготрофного типа обычно обитали, по-видимому, только растительноядные веснянки. Среди горных лимнобионтов известен только один хищник — *Trianguliperla quassa*, найденная в единственном местонахождении. Причины этого пока не ясны.

В тех водоемах, где веснянки встречались в большом количестве, они, вероятно, занимали важное место в питании крупных хищников-бентофагов — нимф стрекоз *Samataga* и *Dinosamataga* и рыб семейства *Palaeoniscidae*. Однако прямых свидетельств этого (например, находок определенных фрагментов нимф веснянок в копролитах рыб) пока нет.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ИМАГО

Имаго почти всех современных веснянок обитают на суше. Лишь имаго *Carpia lacustra* не покидают водоема и во взрослом состоянии и принадлежат к числу полностью водных насекомых. Среди ископаемых веснянок нет видов, для которых можно было бы предположить подобный образ жизни.

Продолжительность жизни имаго веснянок обычно невелика и составляет часто всего лишь несколько дней. В связи с этим многие взрослые веснянки не питаются. Это особенно характерно для *Perlomorpha*, у имаго которых ротовой аппарат более или менее редуцирован. Однако имаго многих *Gripopterygomorpha* и *Nemourina* поедают лишайники, наземные водоросли, листовая опад или, реже, живые ткани высших растений (Brinck, 1949; Zwick, 1980). Некоторые виды питаются трупами насекомых (Kohshima, Hidaka, 1981). Среди известных имаго докайнозойских веснянок нет видов с редуцированным ротовым аппаратом, но эти данные относятся лишь к немуриновым и грипоптеригоморфам, т.е. группам, для которых его редукция вообще не характерна. У *Gurvanopteryx impleta* на отпечатке видна темная масса, заполняющая кишечник, что определенно свидетельствует о питании этого вида на имагинальной стадии. Характер его пищи неизвестен.

Основные функции имаго веснянок — размножение и расселение, однако, их расселительные возможности весьма ограничены. Обычно преобладающее направление лета имаго — вверх по долине водотока; таким образом компенсируется снос нимф течением. Дальность перелета невелика и достигает самое большее 2–3 км (Zwick, 1980). Расселения через водоразделы, как правило, не происходит. Строение крыльев ископаемых и современных веснянок достаточно сходно; несомненно, их расселительные возможности в течение всей истории развития оставались приблизительно одинаковыми.

В различных семействах современных веснянок независимо наблюдается более или менее выраженная редукция крыльев. В зависимости от степени этой редукции различают брахиптеризм, микроптеризм и бескрылость (Brinck, 1949).

Брахиптерными называют особи, у которых длина крыла составляет 50–90% от нормальной. Нередко брахиптеризм не является специфической чертой и характеризует лишь некоторые популяции, часто брахиптерным является лишь один пол (обычно самцы). Способность к полету брахиптерные особи нередко сохраняют. Брахиптеризм не сопровождается значительными перестройками жилкования крыла или его пропорций.

Уменьшение длины крыла более чем вдвое по сравнению с нормальной именуется микроптеризмом. Эта форма редукции крыльев также нередко наблюдается лишь у одного пола и также более характерна для самцов. Однако в отличие от брахиптеризма она является константной видовой чертой. Форма и жилкование крыла при микроптеризме существенно изменены; летать микроптерные особи не способны.

Полное исчезновение крыльев у веснянок — довольно редкое явление, известное,

однако, и у перлиновых (Gripopterygidae, Scopuridae), и у немуриновых (Capniidae, Leuctridae). У бескрылых видов крыльев лишены как самцы, так и самки. Нередко утрата крыльев имеет место у видов с необычной экологией (например, имеющих водное имаго или наземных нимф).

Редукция крыльев часто связана со специфическими условиями обитания. Из-за слабого полета веснянок риск гибели при случайном залете или заносе ветром даже на не слишком значительное расстояние от водоема для них всегда велик и особенно резко увеличивается с уменьшением числа пригодных для заселения водоемов в ландшафте. Поэтому утрата способности к полету особенно часто наблюдается там, где число пригодных местообитаний невелико (например, в аридных районах), или там, где частые сильные ветры делают риск заноса в неблагоприятные биотопы особенно большим (горы, острова). То, что самки теряют способность к полету реже, чем самцы, объясняется как уже упоминавшейся необходимостью компенсации сноса нимф течением, так и тем, что откладка яиц у многих веснянок происходит на лету (Brinck, 1949).

Среди ископаемых веснянок редукция крыльев известна у *Siberioperlidae* и у *Pectinoperla notabilis*. Среди видов рода *Siberioperlidae* известны как брахиптерные (*S. abbreviata* из верхней юры Монголии, крылья которой достигают лишь вершины брюшка; рис. 17), так и микроптерные формы (*S. lacunosa*, *S. bukukunica*; табл. II, фиг. 1—4, 8). Все известные микроптерные особи, пол которых можно установить, являются самцами. Вместе с микроптерными самцами *S. lacunosa* в Новоспасском найдены изолированные нормально развитые крылья, принадлежащие, по-видимому, самкам того же вида. Судя по коротким крыловым зачаткам у нимф других видов *Siberioperlidae* (рис. 15, 16, 18, 19), их имаго, вероятно, также были микроптерными. Короткие крыловые зачатки имеет и нимфа меловой *Uroperla daja* (рис. 22). В мелу Забайкалья найдено и изолированное укороченное крыло микроптерной *Pectinoperla notabilis*; следует отметить, что этот вид принадлежит к *Perlomorpha*, среди которых микроптеризм встречается сравнительно редко.

Все микроптерные веснянки, известные из мезозоя, обнаружены в отложениях горных озер плотинного типа и, следовательно, обитали в таких же условиях, в каких ныне у веснянок редукция крыльев наблюдается особенно часто. Поскольку виды *Siberioperlidae* были лимнобионтами, они не нуждались в компенсаторных миграциях имаго, поэтому наличие у них макроптерных самок позволяет предположить, что яйца *Siberioperlidae* откладывали на лету непосредственно в воду, как и большинство современных веснянок.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ФИЛОГЕНИЯ ВЕСНЯНОК

Вопрос о происхождении и родственных связях веснянок затрагивался многими авторами. Первоначально веснянки включались в огромную сборную группу сетчатокрылых насекомых' (Neuroptera). В начале нашего века А. Гандлирш указал на близость предковой формы веснянок к Orthoptera и Blattodea (Handlirsch, 1908). С такой точкой зрения соглашался в свое время и А.В. Мартынов, называя семейства *Ischo-neuridae*, *Laspeyresiidae*, *Spanioderidae* и *Geraridae*, включавшиеся в Protorthoptera (в понимании Гандлирша), ядром особого "плекоптероидного" комплекса, который он считал древним "провозвестником" веснянок (Мартынов, 1925). Но по мере накопления сведений о палеозойских насекомых представления о предке веснянок менялись и уточнялись.

При ревизии семейства Lemmatophoridae из нижней перми Канзаса Р. Тильярд выделил его в особый отряд Protoperlaria, из которого он и выводил веснянок (Tillyard, 1928). Более подробно эта точка зрения была аргументирована Ф. Карпентером (Carpenter, 1935). А.В. Мартынов, не отрицая близкого родства веснянок с Protoperlaria,

считал, что Lemmatophoridae не могли быть непосредственными предками веснянок, сближение стволов этих двух групп можно ожидать лишь в карбоне (Мартынов, 1938). Предками веснянок Мартынов предполагал древнейших Paraplecoptera или их предков, живших в раннекарбовое время. На ряд общих черт сходства Paraplecoptera из перми Моравии (ЧССР) с современными веснянками указывала и Я. Кукалова (Kukalová, 1964). В отличие от предыдущих авторов А.Г. Шаров (1961; Sharov, 1961) определенно считал, что начало веснянкам дали Narkemidae (а именно род Narkemina из позднего карбона Кузбасса). Все эти гипотезы строились на основании сходства черт жилкования крыльев веснянок и их предполагаемых предков, строение тела при этом почти не обсуждалось.

По характеру жилкования к веснянкам действительно наиболее близки Narkemidae (Grylloblattida). Только у них сочетаются следующие признаки: SC впадает в C, M поздно ветвится лишь на 2 ветви, каждая из которых близ основания соединена поперечными с RS и CuA соответственно, причем MP лишена характерного для большинства гриллоблаттидовых десклеротизованного участка, между CuA и CuP имеется правильный ряд простых поперечных жилок. Из такого крыла достаточно легко выводятся и крылья крупных Perlina с богатым жилкованием, и крылья более мелких Perlipseina. Среди последних Palaeoperlidae по строению крыльев наиболее сходны с Narkemina, причем это сходство затрагивает такие признаки, которые можно трактовать как наиболее примитивные. Они не встречаются больше ни у каких веснянок. К их числу относятся выпуклый передний край крыла, образующий широкое костальное поле, и короткая SC в сочетании с широко закругленной вершиной переднего крыла. Palaeoperlidae значительно мельче Narkemina, длина их крыльев составляет лишь 10–14,5 мм (у Narkemina — 35–40 мм). Среди всех Palaeoperlidae наиболее архаичным состоянием указанных признаков обладает *Properla tungussica*.

К сожалению, одного сходства с веснянками по особенностям жилкования крыльев недостаточно для того, чтобы считать именно Narkemidae их ближайшими родственниками, как это делал Шаров. Это становится особенно очевидным на следующем примере. Как удалось установить по заметкам и рисунку в архиве Шарова, упоминавшееся им (Sharov, 1961) неопищенное крыло из Чекарды, которое он считал промежуточным между крыльями Narkemidae и веснянок, принадлежит какому-то новому представителю семейства Toco cladidae. Для одного из американских видов Toco cladidae описано строение тела (Carpenter, 1976), которое определенно свидетельствует о том, что это семейство не имеет ничего общего ни с гриллоблаттидовыми, ни с веснянками. А.П. Расницын (1980б) помещает его в отряд Нуроперлида, принадлежащий к другому инфраклассу крылатых насекомых — Scarabaеones, но напоминающий веснянок по жилкованию крыльев. Что касается строения тела Narkemidae, то оно остается пока неизвестным. Еще одно обстоятельство, затрудняющее выведение веснянок из наркемид, хотя и не исключающее его при современном уровне изученности раннепермской энтомофауны, — разрыв во времени существования наркемид (средний и поздний карбон) и веснянок (кунгурский век ранней перми — ныне), охватывающий почти всю раннюю пермь.

Помимо Narkemidae, определенное сходство с веснянками демонстрируют гриллоблаттидовые семейства Lemmatophoridae, на что указывал еще Р. Тильярд (Tillyard, 1928). Эта группа, согласно Расницыну (1980б), очень далека от Narkemidae и принадлежит к обширному и нечеткому "лиомоптероидному" комплексу семейств.

Особенно примечательно сходство с веснянками нимф Lemmatophoridae, описанных из нижней перми Канзаса. По-видимому, в отличие от большинства гриллоблаттидовых, лемматофориды развивались в воде, на что указывают небольшие, но отчетливо видимые латеральные жабры на брюшных сегментах их нимф (Carpenter, 1935, Fig. 10, 11). Кроме того, их нимфы лишены паранотальных выростов на переднегруды (отсутствующих у веснянок, но имеющих у большинства гриллоблаттидовых), хотя у имаго такие выросты хорошо развиты. Нимфы Lemmatophoridae обладали сокращенным (до

4 или даже 3) числом члеников лапок, но у имаго лапки были пятичлениковые; у веснянок на всех стадиях лапки трехчлениковые.

Вместе с тем на роль непосредственного предка веснянок *Lemmatophoridae* явно не подходят хотя бы из-за обедненного по сравнению с примитивными веснянками жилкования, что подчеркивал еще А.Г. Шаров (1961). Кроме того, большинство нимф пермских веснянок было лишено жабр, и мы склонны думать, что они были первично безжаберными. В таком случае жабры возникли у лемматофорид и веснянок независимо и параллельно.

Помимо лемматофорид, уменьшение числа члеников лапок до 3 установлено у *Probnisidae* и нимф *Atactophlebia*, отнюдь не близких к веснянкам по другим признакам, и, вероятно, имело место у целого ряда неродственных друг другу гриллоблаттидовых.

Таким образом, в настоящее время кажется бесспорным происхождение веснянок от каких-то наземных *Grylloblattida*, но непосредственно предковая для них группа среди гриллоблаттидовых либо неизвестна, либо не опознана. Отдельные признаки, характерные для веснянок, возникали во многих группах, даже очень далеких филогенетически.

Попытаемся сформулировать, какие признаки следует искать у предковой формы веснянок. Нимфы развивались в воде, имагинальное состояние достигалось после многочисленных линек. Нимфы не имели параноталий и жабр, их тело было стройным, крыловые зачатки узкими и длинными, ноги длинными, со слабо утолщенными бедрами, церки средней длины; I и III членики лапок были удлинненными, II — укороченными. У взрослых насекомых параноталии также отсутствовали, узкое стройное тело оканчивалось короткими церками, ноги, и в частности лапки, по строению были сходны с нимфальными. Жилкование крыльев в общих чертах было сходно с таковым *Narke-midae* и *Palaeoperlidae*.

Переходя к рассмотрению филогенетических отношений в пределах отряда, следует оговориться, что палеонтологическая летопись такой преимущественно реофильной группы, как веснянки, чрезвычайно неполна и отрывочна. Скорее всего, нам неизвестно даже большинство семейств веснянок геологического прошлого. Естественно, столь отрывочные данные не дают надежной базы для реконструкции филогенеза. Группы, которые можно достоверно счесть связанными отношениями "предок—потомок", очень немногочисленны; корни большинства современных и вымерших таксонов, по-видимому, остаются неизвестными. Поэтому наши выводы о филогенетических отношениях внутри отряда имеют весьма общий и провизорный характер.

Отряд *Perlida* мы делим на три подотряда — *Perlopseina*, *Perlina* и *Nemourina*. Представители всех трех подотрядов встречаются уже в нижнепермских отложениях — самых древних, откуда вообще известны веснянки. Позднепермские перлиновые уже четко разделены на *Perlomorpha* и *Griopterygomorpha*. Это свидетельствует о том, что к концу пермского периода все основные стволы отряда уже обособились; вероятно, разошлись они на самой ранней стадии эволюции веснянок — в позднем карбоне или самом начале ранней перми (рис. 92).

Подотряд *Perlopseina* включает два семейства — *Perlopseidae* и *Palaeoperlidae*. Последние уже обсуждались выше. *Perlopseidae* найдены только в нижней перми Приуралья и представлены тремя видами одного рода. С *Palaeoperlidae* они должны были разойтись довольно рано, о чем свидетельствуют значительные различия в строении крыльев. Для *Palaeoperlidae* почти неизвестно строение тела и совсем неизвестно строение лапок, поэтому сравнение этих двух семейств можно проводить лишь по крыльям и немногим другим признакам, в частности, строению антенн. У перлопсеид передний край крыла уже прямой, как и у всех остальных веснянок, но сохраняется еще богатое жилкование. Своеобразное строение антенн *Perlopseidae*, состоящих из очень длинных члеников (длина в 4–6 раз превышает ширину), не встречается больше ни в каких группах веснянок и может с уверенностью рассматриваться как аутопоморфия этого семейства. У

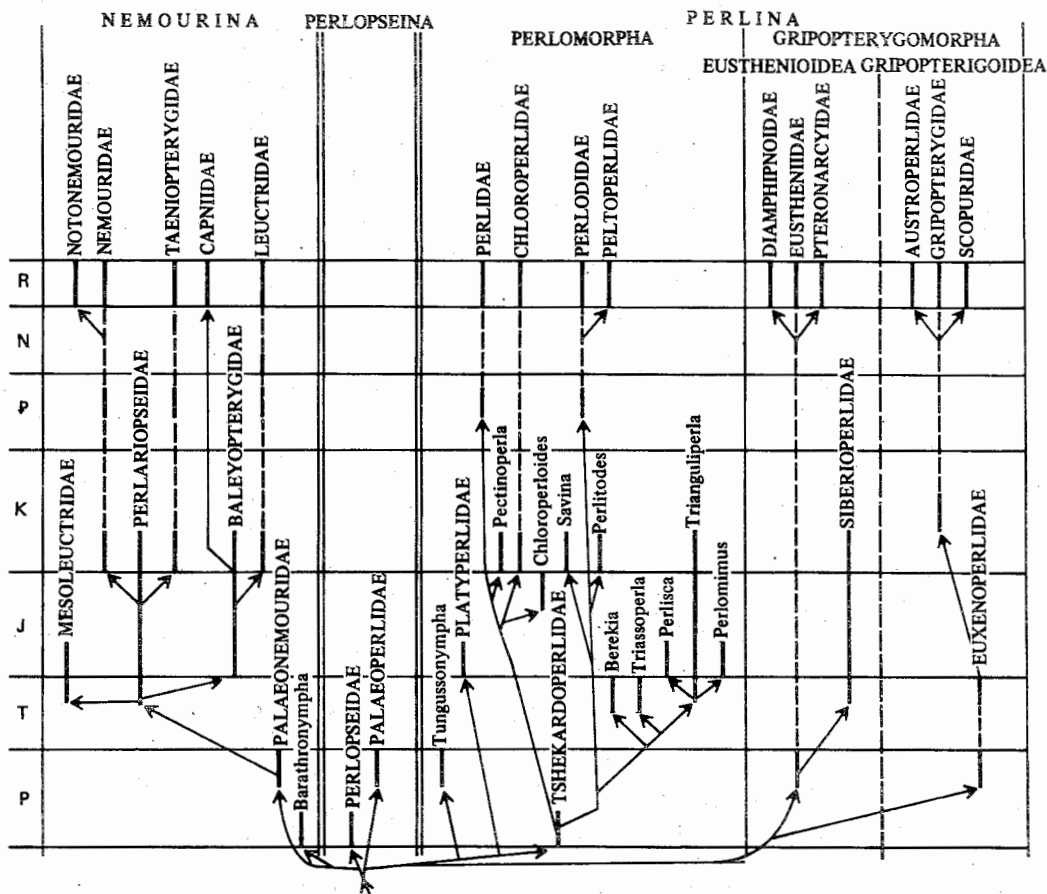


Рис. 92. Схема филогенеза отряда Perlida

Palaeoperlidae антенны состоят из более коротких членков (их длина в 3 раза превышает ширину).

Многие признаки строения тела Perlipseidae (узкое стройное тело, длинные тонкие ноги, укороченный II членок лапок при длинных I и III, короткие церки) сходны с таковым Nemourina. Жилкование крыльев пермских немуриновых семейства Palaeonemouridae (строение тела для большинства из них неизвестно) отличается от Perlipseidae лишь редукцией ветвей RS и поперечных жилок, а сохранение у них дополнительных rs-m, нескольких поперечных в костальном поле, трехветвистой CuA, по строению полностью сходной с CuA Perlipseidae, свидетельствует о близком родстве этих двух групп.

На основании изложенных выше фактов представляется возможным говорить о происхождении Nemourina от каких-то древних Perlipseina, менее продвинутых, чем все известные в настоящее время. Становление подотряда немуриновых должно было сопровождаться существенной редукцией жилкования, возможно, в связи с уменьшением размеров насекомого. Перестройки жилкования у Nemourina заходят гораздо дальше, чем у остальных веснянок. Важнейшие из них — редукция поперечных жилок, редукция ветвей RS, перестройка CuA (либо редуцируется через промежуточные состояния до простой, либо становится гребенчатой вперед), формирование нодальной линии, с r-rs, rs-m и m-cu, выстроенными почти в один поперечный ряд, вдоль которого происходит деформация крыловой пластинки в полете. Одновременно у немуриновых сохраняется относительно примитивное строение лапки с длинным первым члеником.

Палеозойские *Nemourina* представлены семейством *Palaeonemouridae* и нимфой *Varathronympha victima* неясного систематического положения. *V. victima* отнесена к *Nemourina* на основании небольших размеров и строения крыловых зачатков. Лапка, хотя и не вполне характерная для *Nemourina*, все же имеет сходство с некоторыми представителями этой группы. Так, у современных нимф *Brachyptera* (*Taeniopterygidae*) и юрской нимфы *Spinoperla spinosa* (*Perlariopseidae*) I членик лапок очень короткий, II несколько длиннее, III — самый длинный. У *V. victima* I членик тоже несколько короче II, но в меньшей степени, чем у выше названных форм, а III — также самый длинный. Вместе с тем *Varathronympha* — очень специализированная форма, по ряду признаков резко отличная от всех остальных веснянок вообще. Вероятно, она принадлежит к особой, рано отделившейся и далеко отошедшей от основного ствола ветви немуриновых.

Нимфы семейства *Palaeonemouridae* имеют вполне обычный для немуриновых облик, но все известные остатки неполные, почти отсутствуют ноги. Имаго этого семейства известны в основном по изолированным крыльям. Судя по этим весьма неполным данным, *Palaeonemouridae*, сохраняя некоторые плезиоморфии, имели уже черты сходства с мезозойскими *Nemourina*. В настоящее время нет серьезных возражений против того, чтобы пермских *Palaeonemouridae* считать предками мезозойских *Perlariopseidae*. В свою очередь, *Perlariopseidae* можно считать исходной группой для всех остальных мезозойских и современных *Nemourina*.

Большинство *Perlariopseidae* известно лишь по имаго, чаще всего по изолированным передним крыльям, поэтому их эволюцию мы можем проследить главным образом по изменению жилкования крыльев и реже по изменениям в строении лапок, гениталий, антенн и других структур у имаго. О нимфах *Perlariopseidae* известно мало. Наиболее древние представители *Perlariopseidae* обнаружены в среднем или верхнем триасе Средней Азии, откуда сейчас известно 5 родов с 13 видами. В юре это семейство более многочисленно и широко распространено в Сибири, Средней Азии, Восточной и Центральной Монголии и Восточном Китае. В мелу *Perlariopseidae* встречаются редко, известен лишь один раннемеловой род *Accretonemoura* с двумя видами из Западного Забайкалья и Центральной Монголии.

Развитие жилкования крыльев перлариопсеид от более древних к более молодым может быть представлено в виде единого морфологического ряда, в котором происходит перестройка систем *CuA* и *RS*, в основном в направлении редукции. В ходе эволюции имели место, по-видимому, и случаи вторичной полимеризации жилкования, что было связано с увеличением размеров веснянок. Такой ряд довольно условен и скорее характеризует тенденции морфологических изменений внутри семейства в целом, чем действительные родственные отношения конкретных родов.

Самое примитивное жилкование имеет триасовый род *Cristonemoura* (рис. 80, 81), у которого передняя ветвь *CuA* простая, а задняя явно гребенчатая назад, при этом *RS* двух- или трехветвистый (у разных видов). Тенденция к олигомеризации жилкования улавливается уже в пределах этого рода. Если у *C. porrecta* (рис. 80) развилки задней ветви *CuA* четкие, *RS* трехветвистый, то у *C. binerva* *RS* двухветвистый, а развилки задней ветви *CuA* значительно тоньше, чем у *C. porrecta* (рис. 81). Процесс редукции приводит к такому строению *CuA*, при котором ее передняя ветвь остается простой, а задняя делится лишь один раз, при этом ветви *CuA* после развилки широко расходятся. Описанное строение наиболее хорошо выражено у монотипического триасового рода *Ramonemoura*, сохраняющего к тому же такой примитивный признак, как трехветвистый *RS* (рис. 82). Расхождение ветвей *CuA*, хотя и менее четкое, свойственно также третьему поздне триасовому роду *Fritaniopsis* (рис. 72–75), но здесь *RS* уже всегда двухветвистый.

При выпрямлении задней ветви *CuA* эта жилка становится гребенчатой вперед. Такое состояние встречается у поздне триасовой *Tritaniella* и у ранне-среднеюрского рода *Mesotaeniopteryx*. Все виды *Tritaniella* имеют двухветвистый *RS* (рис. 76–79), а у видов *Mesotaeniopteryx* *RS* несет три ветви (рис. 68–71). Если предположить, что жил-

кование *Mesotaeniopteryx* плезиоморфно по отношению к *Tritaniella*, то тогда трудно объяснить его отсутствие в триасе, где остатков *Perlariopseidae* очень много. Скорее можно думать, что выпрямление задней ветви *CuA* у двух этих родов происходило независимо на базе различного исходного жилкования, либо что *Mesotaeniopteryx* происходит от форм с жилкованием типа *Tritaniella*, а ветви *RS* у него вторично полимеризованы в связи с увеличением размеров, как это наблюдается, например, у некоторых современных *Capniidae*. Длина переднего крыла у *Tritaniella* 7,5–14,5 мм, а у *Mesotaeniopteryx* — 15–21 мм; но у *Mesotaeniopteryx* происходит не только увеличение размеров крыльев, но и изменение их формы. В более длинных и узких крыльях *Mesotaeniopteryx* ветви *CuA* становятся более длинными, чем у *Tritaniella*.

Процесс дальнейшей редукции жилкования приводит к двухветвистой *CuA* при сохранении двухветвистого *RS*. Веснянки с таким жилкованием отнесены нами к роду *Discopemoura* (рис. 58–61). Впервые в палеонтологической летописи они появляются уже в позднем триасе и доживают до ранней и, возможно, средней юры.

В конце ранней юры появился род *Perlariopsis*, для которого характерна простая *CuA* при сохранении двухветвистого *RS* и косой поперечной в птеростигмальном поле *c-r* (рис. 52–57). *Perlariopsis* — один из наиболее богатых видами родов *Perlariopseidae*, широко распространенный в Азии вплоть до поздней юры.

Наиболее сильная редукция жилкования среди *Perlariopseidae* наблюдается в роде *Karanemoura*, близком к *Perlariopsis* по строению *CuA* и *RS* и отличающемся редукцией *c-r* (рис. 62–67). По размерам *Karanemoura* крупнее, чем виды многих других родов (длина переднего крыла варьирует от 8,5 до 18 мм). Нет сомнений, что олигомеризация жилкования в данном случае связана не с уменьшением размеров насекомого, а с совершенствованием летных качеств крыла.

Наконец, для раннемелового рода *Accretionemoura* наряду с такой же степенью редукции продольных и поперечных жилок, как у *Karanemoura*, характерна также перестройка *CuP*, становящейся длинной и изогнутой (рис. 83–84).

Таким образом, последовательность появления различных вариантов жилкования *Perlariopseidae* в палеонтологической летописи в общем соответствует реконструируемому нами ряду редукции жилкования, хотя уже древнейшие известные представители этого семейства (средне-позднетриасовые) в некоторых случаях характеризовались довольно далеко зашедшими процессами такой редукции.

Нимф *Perlariopseidae* известно немного, и представить себе основные направления их изменений в эволюции пока невозможно. Мы рассматриваем их при анализе родственных связей *Perlariopseidae* с другими семействами *Nemourina*. То же относится и к строению тела имаго *Perlariopseidae*.

Семейство *Valeyopterygidae*, по-видимому, произошло от продвинутых *Perlariopseidae* в ранней юре; древнейшие находки его представителей относятся к верхам нижней юры. От *Perlariopseidae* *Valeyopterygidae* унаследовали короткие церки, укороченный второй членик лапок и олигомеризованное жилкование, напоминающее таковое *Perlariopsis*, *Karanemoura* или *Accretionemoura*. Аутономорфиями *Valeyopterygidae*, позволяющими рассматривать эту группу в качестве особого семейства, являются строение гениталий и антенн (рис. 85–87).

В отношении изменений жилкования крыльев среди *Valeyopterygidae* наблюдаются в общем те же тенденции, что и среди продвинутых юрских и меловых *Perlariopseidae*. Так, у *Valeyopteryx* и *Udopteryx*, подобно *Karanemoura*, редуцируется *c-r*, но у других *Valeyopterygidae* она сохраняется вплоть до раннего мела (*Baissoleuctra*). Изменение формы *CuP* у *Plutopteryx* аналогично таковому у *Accretionemoura*, тогда как у других родов она в общем сохраняет плезиоморфное строение.

Преобразование лапки *Valeyopterygidae* шло по двум направлениям, причем исходное состояние для обоих мы находим среди *Perlariopsis*. В одном морфологическом ряду от *P. stipitata* и *P. martynovi* к *Udopteryx* и *Baissoleuctra* сохраняются длинными первый и третий членики лапок (рис. 57, в, 2; 87, в); в другом ряду от *P. mediana* и *P. basalis* к *Valeyopteryx* и *Plutopteryx* происходит укорочение первого членика лапок

и сохранение второго и третьего почти одинаковой длины (рис. 53, в; 55, е). У самцов и самок *Baleyopteryx* пропорции члеников лапок несколько различны (Синиченкова, 1985б, рис. 15, в, ж).

Антенны *Baleyopterygidae*, состоящие из длинных члеников, расширенных к вершине и суженных в основании (рис. 87, б), могли развиваться из нитевидных антенн (как у *Perlariopsis basalis*; рис. 53, б) через четковидные, но с еще короткими члениками (как у *P. martynovi*; рис. 57, б).

Преобразование копулятивного аппарата *Baleyopterygidae* шло также в разных направлениях. У одних форм (*Plutopteryx*) развился удлинённый, загнутый кверху эпипрокт, у других (*Baleyopteryx*) при сохранении генерализованного полового аппарата увеличивалась подвижность брюшка самца, которая обеспечивалась особым изменением переднего края тергита. Сходные морфологические преобразования встречаются у рецентных семейств *Nemourina*: *Carniidae* (Kawai, 1967; Jewett, 1959), *Taeniopterygidae* (Jewett, 1959) и *Nemouridae* (Okamoto, 1922). Они связаны с положением самца при копуляции.

Тенденции морфологической эволюции внутри *Baleyopterygidae* прослеживаются гораздо хуже, чем внутри *Perlariopseidae*. Отчасти это связано просто с небольшим числом известных родов *Baleyopterygidae*, отчасти же с тем, что жилкование крыльев в этом семействе вообще стабильнее, чем у *Perlariopseidae*, а морфологическая эволюция других органов у последних известна плохо и вполне могла быть столь же сложной и разнонаправленной, как у *Baleyopterygidae*. Сходство некоторых тенденций морфологической эволюции внутри этих двух близких семейств, отмеченное выше, основано, скорее всего, на параллелизмах; полифилетическое происхождение *Baleyopterygidae* от различных родов *Perlariopseidae* представляет маловероятным.

Нимфы *Baleyopterygidae* по строению тела, крыловых зачатков и ног сходны с нимфами перлариопсеид рода *Mogzonoperla*, отличаясь прежде всего меньшими размерами и сильно укороченными церками. У нимф *Perlariopseidae* церки, насколько известно, длиннее (почти равны длине тела у *Mogzonoperla*; длиннее половины длины тела у *Spinoperla*). У нимф балеюптеригид отчетливо выражена тенденция к их укорочению: у *Udopteryx* церки заметно короче половины длины тела, у *Baleyopteryx* составляют примерно треть длины тела, а у *Plutopteryx* укорочены до нескольких члеников.

Дальнейшим совершенствованием жилкования крыльев и строения гениталий сопровождается возникновение семейств *Carniidae* и *Leuctridae*, предками которых, видимо, были *Baleyopterygidae*. *Carniidae* известны лишь в современной фауне, а древнейшие *Leuctridae* — с раннего мела доныне.

Среди *Baleyopterygidae* род *Baissoleuctra* к *Leuctridae* наиболее близок по строению лапок и антенн, а также по некоторым признакам жилкования. Некоторое удлинение передних крыльев у *Baissoleuctra* приводит к выпрямлению продольных жилок; поперечные r-rs и rs-m принимают при этом положение, перпендикулярное к продольным. Такое преобразование жилкования характерно для *Leuctridae*, но при этом у *Baissoleuctra* еще сохраняются свойственные *Baleyopterygidae* с-r и короткая CuP. Для *Leuctridae* аутопоморфными признаками являются длинная изогнутая CuP и развитие длинного ряда поперечных жилок позади CuA, а у нимф — крупные треугольные парапрокты.

К *Carniidae* среди *Baleyopterygidae* наиболее близок род *Plutopteryx*. Жилкование *Carniidae* можно вывести из жилкования *Baleyopterygidae* путем дальнейшей редукции анальной области заднего крыла до трех анальных жилок (у *Plutopteryx* их 5) и исчезновения с-r. Некоторые виды *Carnia* сохраняют с-r, а у некоторых *Carniidae* (*Carnia aligera*, *Isocarnia*), кроме с-r, появляются еще несколько поперечных жилок в костальном поле переднего крыла, не свойственных *Baleyopterygidae* и *Perlariopseidae*. По-видимому, появление дополнительных поперечных жилок, как и увеличение числа ветвей некоторых продольных (у *Isocarnia* RS и CuA трехветвистые), происходит вторично в связи с увеличением размеров веснянок (Baumann et al., 1977). О времени воз-

никновения Carniidae говорить трудно из-за отсутствия палеонтологических данных по этому семейству, но, вероятно, оно произошло не позднее раннего мела.

Семейства Nemouridae и Taeniopterygidae, известные с раннего мела доныне, обособились, вероятно, непосредственно от Perlariopseidae двумя независимыми стволами. Taeniopterygidae унаследовали от Perlariopseidae относительно богатое жилкование. Некоторые таenioптеригиды по жилкованию настолько сходны с юрскими Mesotaeniopteryx, что прежние авторы даже относили этот род к Taeniopterygidae (Шаров, 1962; Шlies, 1965). Другие Taeniopterygidae с более бедным жилкованием сходны с Dicroneoura (рис. 58–61). Мелкие виды имеют еще более бедное жилкование, но у них, в отличие от Perlariopseidae, редукция никогда не доходит до простой CuA. Таким образом и здесь, как и в случае Baleopterygidae, основные тенденции изменений жилкования параллельны таковым у Perlariopseidae. Аутопоморфиями Taeniopterygidae являются специфическое строение гениталий и своеобразная лапка, состоящая из почти равных по длине члеников. Близким к исходному состоянию, от которого произошла лапка Taeniopterygidae, можно считать строение лапки у Perlariopsis stipitata (Синиченкова, 1985б; рис. 10, б). У этого вида второй членик лапки лишь немного короче первого и третьего, которые почти равны по длине друг другу.

Строение лапки у раннемеловых Taeniopterygidae еще не устоялось. У Gurvanopteryx первый членик немного короче второго и третьего, а у Posipopteryx несколько укорочен второй членик, что характерно и для всех рецентных Taeniopterygidae. О происхождении Taeniopterygidae от Perlariopseidae свидетельствует и сходство нимфы Spinoperla с нимфами некоторых Taeniopterygidae. Строение лапки Spinoperla сближает ее с современным родом Brachyptera, у которого базальные членики лапок сильно укорочены, причем первый короче второго. Кроме того, о близости Spinoperla к Taeniopterygidae может свидетельствовать и наличие у нее дорсальных парных шипов на брюшке (Синиченкова, 1985б).

Nemouridae унаследовали от предковой группы редуцированное жилкование крыльев, лапку с длинными первым и третьим члениками и коротким вторым. У некоторых видов Perlariopsis (*P. stipitata*, *P. basalis*, *P. mediana* Perlariopsis sp. 2; рис. 53, 55) отмечается тенденция к формированию характерной для Nemouridae X-образной структуры в вершинной части крыла. *P. martynovi* уже имел лапку, в общем сходную по строению с лапкой Nemouridae, но еще с относительно длинным вторым члеником. Нимфы Nemouridae имеют сходное строение с Mogzoperla, но последняя не может считаться непосредственным предком современных Nemouridae из-за своеобразного строения переднеспинки.

Известные лишь по нимфам мезозойские Mesoleuctridae представляют собой вымершую в юре боковую ветвь Nemourina, обособившуюся, скорее всего, от каких-то Perlariopseidae еще в триасе. Специфические признаки мезолеуктрид — строение субгенитальной пластинки нимфы самца, длинные тонкие ноги, развившиеся в связи со своеобразным образом жизни (рис. 49–51), сильно отличают нимф Mesoleuctridae от известных Perlariopseidae; впрочем, нимфы триасовых представителей последних пока не обнаружены. У нас нет достаточных данных для уверенного обоснования происхождения Mesoleuctridae от Perlariopseidae, но нет и серьезных возражений против такого предположения.

Mesoleuctridae имеют типичный немуриновый облик с длинными крыловыми чехлами, ротовым аппаратом, характерным для растительноядных форм, типичной для немуриновой лапкой. Прежнее отнесение их к Notonemouridae (Синиченкова, 1982) на основании сходства гениталий самца, по-видимому, неверно, поскольку у нимф Notonemouridae имагинальные структуры развиваются под специальным чехлом и никогда так не выражены, как у Mesoleuctridae. Скорее всего, сходные структуры Mesoleuctridae и Notonemouridae возникли независимо. Поскольку имеется предположение о том, что Notonemouridae вообще являются сборной группой (Zwick, 1980), то родственные отношения этого семейства определить затруднительно. В настоящее

время его сближают с *Nemouridae*. Ископаемые веснянки не дают каких-либо позитивных данных для выяснения этой проблемы.

Филогенетические связи внутри *Perlina* значительно менее ясны, чем внутри *Nemourina*, поскольку палеонтологическая летопись этого подотряда значительно беднее и фрагментарнее. Ископаемые представители перлиновых известны начиная с перми, причем в это время среди них вполне отчетливо прослеживаются оба современных инфраотряда — *Perlomorpha* и *Griopterygomorpha*. По нашему мнению, эти две группы гораздо ближе друг к другу, чем к немуриновым, хотя Цвик (*Zwick*, 1973) объединял перломорф и немуриновых в нашем понимании в подотряд *Arctoperlaria* и противопоставлял их грипоптеригоморфам (у него подотряд *Antarctoperlaria*). На ненадежность синапоморфий *Arctoperlaria* и возможность сближения *Antarctoperlaria* с *Perlomorpha* уже указывал А.П. Расницын (1980в), к точке зрения которого мы полностью присоединяемся. Данные А.К. Бродского (1981, 1982), изучавшего эволюцию крылового аппарата веснянок, также подтвердили искусственность групп *Arctoperlaria* и *Antarctoperlaria* и подчеркнули необходимость пересмотра системы отряда, предложенной Цвиком.

По-видимому, *Perlomorpha* и *Griopterygomorpha* — две очень рано обособившиеся ветви внутри перлиновых, ни одна из которых не может с достоверным основанием считаться предковой для другой (рис. 92). Ископаемые *Perlomorpha* известны пока почти исключительно по нимфам (кроме раннемеловой *Pectinoperla* и немногих кайнозойских представителей современных семейств). Поэтому выяснение их родственных отношений оказывается особенно трудным.

В перми *Perlomorpha* представлены семейством *Tshekardoperlidae*, установленным для нимф из нижней перми Приуралья, и нимфой неясного систематического положения *Tungussonympha meyni* из верхней перми Тунгусского бассейна. Чекардоперлиды имели коренастое тело, сильные утолщенные бедра, сильно укороченные базальные членики лапок при длинном и несколько уплощенном третьем членике и довольно длинные и узкие крыловые зачатки. Все эти признаки, кроме последнего, делают чекардоперлид более продвинутыми, чем мезозойские перломорфы, и не позволяют выводить из них более молодых представителей инфраотряда; наличие длинных и узких крыловых зачатков является плезиоморфией. Еще более примитивное состояние этого признака мы находим у *T. meyni*, которая габитуально сходна с нимфами немуриновых, но имеет сильно укороченные базальные членики лапок и тонкий концевой членик максиллярного щупика, что позволяет помешать ее в *Perlina*.

У триасовых нимф перломорф известно вполне типичное для этого инфраотряда строение лапок (рис. 35б, в), а у юрских также характерное для современных хищных перломорф строение ротового аппарата (рис. 34б). Однако фактический материал по мезозойским перломорфам столь скуден, что установить их связи друг с другом и с современными семействами также не удастся. Можно наметить лишь некоторые тенденции морфологической эволюции нимф.

Насколько можно судить по имеющемуся материалу, в течение мезозоя у нимф *Perlomorpha* наблюдалось укорочение крыловых зачатков, укорочение и расширение сегментов брюшка и, возможно, укорочение брюшка относительно груди. Проследить изменения последнего признака с уверенностью трудно, поскольку на ископаемых остатках брюшко может казаться более длинным, чем оно было в действительности, за счет раздвигания сегментов при разложении трупа, а у живых рецентных нимф сегменты несколько втянуты телескопически один в другой, что создает впечатление короткого брюшка и придает перломорфным нимфам характерный облик.

Наиболее примитивное состояние указанных признаков среди мезозойских форм обнаруживается у триасовых *Triassoperla* и *Berekia* (рис. 37), у которых крыловые зачатки доходят примерно до середины третьего сегмента (в прижизненном состоянии), а ширина брюшных сегментов менее чем в три раза превышает их длину. Такое состояние архаичнее даже, чем у известных пермских перломорф. У юрских *Perlomimus* и *Trianguliperla* крыловые зачатки немного заходят за задний край второго сегмента,

а ширина сегментов уже почти в четыре раза превышает их длину (рис. 34–36). Крыловые зачатки у юрских *Perlissa* и *Chloroperloides* лишь слегка заходят за передний край первого брюшного сегмента, ширина сегментов в три-четыре раза превышает их длину. Строение крыловых чехлов и брюшка у раннемелового *Perlitodes* (рис. 40) больше всего напоминает современных *Perloidea*. Второй раннемеловой род *Savina* (рис. 39) демонстрирует резкую гетеробатмию по этим признакам: сегменты брюшка у него короткие и широкие, но крыловые зачатки очень длинные, не короче, чем у триасовых родов. Одновременно у *Savina* наблюдается сравнительно плезиоморфное строение лапки с относительно длинными (для перломорф) базальными члениками. Возможно, что *Savina* принадлежит к особой, очень рано отделившейся от общего ствола перломорф группе.

Слепой ветвью перломорф являются юрские *Platyperlidae*, которые наряду с сохранением таких плезиоморфий, как длинные крыловые зачатки, длинное сравнительно узкое брюшко (состоящее из длинных узких сегментов), приобрели короткие и расширенные к вершине голени (рис. 29–31) — уникальную для веснянок аутопоморфию. Своеобразные адаптации *Platyperlidae* связаны с их необычным образом жизни. В результате исчезновения биотопов, где они развивались, платиперлиды вымерли, не оставив потомков. В геологической летописи первые *Platyperlidae* появляются в конце ранней—начале средней юры, а последние найдены в средней юре.

Второй инфраотряд перлиновых *Gripopterygomorpha* делится на два надсемейства — *Gripopterygoidea* и *Eusthenioidea*, объем которых нами пересматривается, в связи с чем мы должны остановиться на их составе несколько подробнее. Более архаичным является, по-видимому, надсемейство *Eusthenioidea*, включающее семейства *Eustheniidae*, *Diamphipnoidae*, *Pteronarcyidae* и *Siberioperlidae* и характеризующееся особенно крупными размерами, многочисленными поперечными жилками (в некоторых случаях переходящими в архедиктий), отчетливо развитым нодальным аппаратом, большим числом (8–9) анальных жилок заднего крыла; у нимф (кроме *Siberioperlidae*; нимфы остальных семейств в ископаемом состоянии неизвестны) развиты латеральные брюшные жабры.

Семейство *Eustheniidae* известно в ископаемом состоянии лишь из верхней перми Австралии. Пермский род *Stenoperlidium* обладает наиболее примитивным жилкованием, известным сейчас среди грипоптеригоморф: нодальный аппарат у него не выражен, *CuA* гребенчатая назад. Такое строение *CuA* связано, вероятно, с изменением формы крыльев *Stenoperlidium*. Когда крыло становится более длинным и узким, отрезок *CuA* после первого развилка отгибается вперед, превращаясь в ветвь, отходящую от общего ствола *CuA*; вторая ветвь отходит от первой. В процессе эволюции вторая ветвь *CuA* переходит на основной ствол, и *CuA* становится гребенчатой вперед. У *Eustheniidae* сохраняется примитивное состояние нодальной линии, а в семействах *Diamphipnoidae*, *Pteronarcyidae* и *Siberioperlidae* она отчетливо выражена, что также указывает на возможную близость этих групп друг другу. До сих пор *Pteronarcyidae* сближались с *Perlomorpha*, но мы считаем возможным отнести их к *Gripopterygomorpha* на основании богатого жилкования крыльев с многочисленными поперечными жилками и наличия брюшных латеральных жабр у нимф, сходных по строению с таковыми у *Diamphipnoidae*.

Мезозойское семейство *Siberioperlidae* богато представлено в палеонтологической летописи (13 видов 3 родов) и известно как по нимфам, так и по имаго. Своеобразие *Siberioperlidae* заключается в комбинации признаков различных семейств *Eusthenioidea*.

Так, единственный непарный шип на вершине голени имаго, кроме *Siberioperlidae*, известен только у современных представителей семейства *Eustheniidae*, а многоветвистый *RS* у полнокрылых особей — только в семействе *Diamphipnoidae*. При этом если второй признак явно плезиоморфен, то первый, видимо, является апоморфией. Большая, почти прямоугольная переднегрудь и короткие ноги сближают *Siberioperlidae* с *Austroperlidae*, но сходство по этим признакам также легко может быть конвергентным, и мы относим эти группы к разным надсемействам. Широкое костальное

поле на укороченных крыльях встречается у некоторых Griopterygidae, правда, здесь оно значительно уже, чем у ископаемых Siberioperlidae. Филогенетическое значение этого признака также невелико. Короткий направленный назад эпипрокт имеется у части Griopterygidae и Austroperlidae. Вместе с тем полное отсутствие жабр и короткий первый членик лапок у нимф Siberioperlidae отличает их от всех остальных Griopterygomorpha. По совокупности признаков мы считаем это семейство наиболее близким к Eustheniidae. Вероятно, Siberioperlidae рано отделились от Eustheniidae или каких-то близких к ним примитивных форм. Древнейшие Siberioperlidae известны из среднего—верхнего триаса, где представлены родом Siberioperla, просуществовавшим до конца юры. Из раннего мела известно два других рода семейства — Uroperla и Flexoperla, причем оба рода известны только по нимфам. Uroperla, по-видимому, произошла от Siberioperla путем изменения формы переднеспинки и появления длинного срединного выроста X тергита брюшка. Удлинение сегментов брюшка Siberioperla и сильное развитие межсегментных мембран привело к возникновению рода Flexoperla, особенности строения которой связаны со специфическими условиями обитания. В более поздних отложениях представители Siberioperlidae не найдены. Другие семейства Eusthenioidea в ископаемом состоянии неизвестны.

Второе надсемейство грипоптеригоморф Griopterygoidea¹ более продвинуто и, вероятно, происходит от Eusthenioidea (возможно, от древних Eustheniidae). В состав Griopterygoidea мы включаем семейства Austroperlidae, Griopterygidae, Euxenoperlidae и Scoruridae. Для них характерно слабое развитие нодального аппарата крыла, редукция поперечных жилок и число анальных жилок заднего крыла, наличие анальных жабр у нимф (в ископаемом состоянии нимфы неизвестны).

Нимфы Scoruridae габитуально сходны с Austroperlidae, а по строению жабр — с Griopterygidae (Hynes, 1964). Длинный первый членик лапок бескрылых имаго Scoruridae характерен также для некоторых бескрылых Griopterygidae (Apteryoperla; Illies, 1974; McLellan, 1977). Вероятно, редукция крыльев у грипоптеригоморф коррелирует с развитием длинного первого членика лапок. На родство Scoruridae, Austroperlidae и Griopterygidae указывал еще Иллис (Illies, 1965). В системе П. Цвика (Zwick, 1980) Scoruridae относятся к Euholognatha (=Nemourina), но нам такое отношение представляется ошибочным.

В ископаемом состоянии из числа Griopterygoidea известны лишь Euxenoperlidae и Griopterygidae. Древнейшие представители первых найдены в верхней перми Южной Африки и принадлежат родам Euxenoperlella и Euxenoperla. Последний род переходит и в триас, откуда описан также род Gondwanoperlidium. Пермские и триасовые Euxenoperlidae известны лишь по крыльям, отличающимся от современных Griopterygidae (куда их ранее относили в качестве подсемейства) более густой сетью поперечных жилок. Griopterygidae указаны из нижнего мела Австралии, где обнаружены как нимфы, так и имаго (Riek, 1970), но эти материалы пока остаются неописанными.

Siberioperlidae, Pteronarcyidae и Scoruridae найдены только в Северном полушарии, остальные Griopterygomorpha — только в Южном. Исходя из того, что наиболее древние (пермские) грипоптеригоморфы происходят из Южного полушария, а в Северном эта группа встречается в геологической летописи впервые во второй половине триаса, можно предположить вслед за Цвиком (Zwick, 1980), что она произошла на Гондване, а в триасе, когда суша представляла собой Пангею, могла проникнуть в Северное полушарие. Впрочем, для всякого предполагать подобные миграции надо с осторожностью, учитывая их своеобразную экологию. Очевидно лишь, что Griopterygidae не ограничиваются в своем распространении только Южным полушарием, как считает Цвик (Zwick, 1980).

¹ Тилльяд (Tillyard, 1921) обозначал эту группу как Leptoperloidea (по Leptoperlidae, ныне считающимся одним из подсемейств Griopterygidae), а Иллис (Illies, 1965) — как Austroperloidea, но старейшим названием группы семейства является Griopterygidae Enderlein, 1909, имеющее приоритет и перед Leptoperlinae Banks, 1913, и перед Austroperlidae Tillyard, 1921.

Таким образом, веснянки произошли не позднее начала ранней перми от каких-то пока не установленных наземных гриллоблаттидовых или гераридовых. Их становление было связано с переходом к развитию в водной среде (вероятно, в текучих водоемах). Уже в ранней перми произошло обособление всех трех подотрядов. Один из них *Perloerseina* известен только из перми и дал начало двум остальным. Представители подотрядов *Perlina* и *Nemourina* сохранились доныне. Наибольшее число плезиоморфий сохранили немуриновые, их развитие шло в направлении уменьшения размеров и редукции жилкования. Преобразование перлиновых связано с переходом их к хищному образу жизни, что повлекло за собой усложнение поведения. Они сохранили крупные размеры, богатое жилкование крыла, выработали характерные ротовые органы и приобрели своеобразную лапку с укороченными базальными члениками.

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВЕСНЯНОК В ПРОШЛОМ

Географическая изученность ископаемых насекомых чрезвычайно неравномерна, что необходимо учитывать при любых попытках анализа распространения конкретных таксонов. Огромные территории (такие, как почти вся Африка, кроме ее крайнего юга, Южная Азия, северная часть Южной Америки, Антарктида) остаются почти не изученными в палеозентомологическом отношении, а, например, юрские насекомые, по существу, неизвестны за пределами северной половины Евразии. Поэтому общую картину распространения какой-либо группы насекомых в прошлом в масштабе всего мира восстановить пока совершенно невозможно. Если, однако, учитывать эту географическую неполноту во избежание ошибочных интерпретаций, то некоторые закономерности географического распределения вымерших насекомых можно установить с достаточной уверенностью. Это в полной мере относится и к веснянкам.

Ниже при оценке географической изученности ископаемых насекомых в целом мы опираемся на сводку В.В. Жерихина (1980б). Палеобиогеографическое районирование приводится по В.А. Вахрамееву и др. (1970) и В.В. Жерихину и Н.С. Калугиной (1985), палеогеография — по сводке А.С. Мониной (1977), палеоклиматические данные — по А.С. Мониному и Ю.А. Шишкову (1979) и Н.А. Ясаманову (1985), современное биогеографическое районирование — по А.Л. Тахтаджяну (1978).

Регион, в котором веснянки возникли и из которого они первоначально расселились, установить пока невозможно. Раннепермские веснянки известны только из Приуралья (Чекарда), где найдены представители всех трех подотрядов. В сочетании с находками морфологически примитивных *Palaeoperlidae* в верхней перми Северной Азии это можно рассматривать как указание на возможность ангарского происхождения отряда. Однако оснований для такого предположения пока явно недостаточно, поскольку раннепермские насекомые Сибири известны плохо, а катазиатские и гондванские практически неизвестны. С другой стороны, отсутствие находок веснянок в Средней Европе и в Северной Америке, где известно довольно много раннепермских насекомых, заслуживает внимания. Оно позволяет предположить, что уже на первых этапах своей истории веснянки были приурочены преимущественно к внетропическим районам и избегали наиболее теплых областей.

Вместе с тем очевидно, что приэкваториальные области не представляли собой абсолютно непроходимого для веснянок барьера, поскольку уже в поздней перми мы сталкиваемся с ними не только в Лавразии (в Сибири, на Урале и в Северо-Восточной Европе), но и на гондванских территориях (Южная Африка, Австралия, Антарктида). Впрочем, прямых палеонтологических свидетельств отсутствия или редкости веснянок в тропических широтах для поздней перми нет, поскольку соответствующие энтомофауны почти не известны. Однако, позднепермские фауны веснянок Северного и Южного полушария столь различны, что в их глубокой изоляции друг от друга едва ли

можно сомневаться. Основу гондванских фаун составляют грипоптеригоморфные веснянки, представленные семействами Euxenoperlidae (в Южной Африке) и Eustheniidae (в Австралии). На северных материках пермские грипоптеригоморфы не обнаружены, и можно предполагать, что этот инфраотряд исходно был гондванским. В северных позднепермских фаунах отчетливо преобладают немуриновые. Одно из пермских семейств этого подотряда Palaeonemouridae, найдено в Южном полушарии (в Антарктиде) и пока является единственным общим семейством в пермских фаунах Евразии и Гондваны. Перлопсеиновые и перломорфы найдены только в перми Евразии, но (особенно последние) редки, и поэтому об их отсутствии в других регионах невозможно говорить уверенно. Нет никаких данных о специфике пермской фауны веснянок выделяемого по другим организмам Катазиатского царства.

Все известные триасовые веснянки происходят из отложений второй половины триаса. Подобно пермским, они известны и из северного, и из южного полушария, причем различия северных и южных фаун сохраняются. В южном полушарии пока найдены только грипоптеригоморфы семейства Euxenoperlidae, широко распространенного в пределах Гондваны (Аргентина, Южная Африка, Австралия). Северные фауны выглядят более разнообразными. В их составе сохраняются немуриновые (Mesoleuctridae и Perlariopseidae в Фергане) и перломорфы (Beregia на Украине, Trianguliperla на Украине и в Восточном Казахстане); последние найдены также в Катазии (Triassoperla в Китае). Перлопсеиновые исчезают, зато появляется характерная северная ветвь грипоптеригоморф — Siberioperlidae, распространяющаяся довольно широко (Украина, Фергана, Восточный Казахстан). О характере доминирования можно говорить лишь применительно к комплексу преимущественно реобионтных веснянок из мадыгенской свиты Ферганы, где отчетливо преобладают Perlariopseidae.

Юрские веснянки очень многочисленны и разнообразны, но известны только из Евразии, что, несомненно, объясняется просто тем, что юрские насекомые других регионов пока практически не изучены. Но и в пределах Евразии находки юрских веснянок распределяются неравномерно, что должно отражать действительные особенности распространения отряда в юре.

Наибольшее число местонахождений юрских веснянок (42 из 48) приурочено к южной части Сибирской палеогеографической области. Отсутствие находок в более северных частях Сибири может объясняться опять-таки тем, что здесь юрские насекомые вообще известны еще очень плохо. В пределах Южной Сибири для Предбайкальской подобласти характерны в первую очередь находки лимнических Mesoleuctridae рода Mesoleuctra и Platyperlidae (Тургайская впадина, Карагандинский бассейн, Кузнецкий бассейн, Западная и Центральная Монголия, Канско-Ачинский бассейн, Иркутский бассейн), а для Забайкальской — лимнических Mesoleuctridae рода Mesoleuctroides и Siberioperlidae. Об особенностях юрской фауны Амурской провинции пока судить трудно, поскольку систематическое положение форм, описанных из Китая, не вполне ясно; по-видимому, она напоминает предбайкальскую присутствием Mesoleuctra и Platyperla и отсутствием Siberioperlidae. Baleyopterygidae и особенно Perlariopseidae обычно занимают в сибирских фаунах очень скромное место.

В пределах Индоевропейской области юрские веснянки известны из Средней Азии и Казахстана; в поздней юре к Индоевропейской области должна была принадлежать и Монголия, но фауна веснянок здесь скорее сходна с фауной Забайкальской подобласти Сибирской области и характеризуется преобладанием Siberioperlidae. Средняя Азия и Южный Казахстан обладают особой фауной, достаточно резко отличающейся от сибирской. Лимнобионтные веснянки здесь редки и известны только из Шураба в Фергане, где представлены немногочисленными Mesoleuctridae; ни Platyperlidae, ни Siberioperlidae здесь не встречены. Зато весьма разнообразны реобионтные веснянки семейства Perlariopseidae, которые и придают характерный облик фауне среднеазиатских местонахождений.

В других частях Индоевропейской области юрские веснянки совершенно неизвестны. При этом материалы из юры Западной Европы (ГДР, ФРГ, Англия) достаточно

обширны, для того чтобы считать отсутствие в них веснянок не случайным. Это не означает, что веснянки обязательно совершенно отсутствовали в Западной Европе в юрское время; но, во всяком случае, они должны были быть здесь гораздо более редкими, чем в Азии.

Меловые веснянки довольно редки и известны только из нижнемеловых отложений Азии и Австралии. Австралийские материалы не описаны, но по предварительным данным относятся к семейству *Gripopterygidae* (Riek, 1970); первоначальное отнесение их к ныне отсутствующему в Австралии семейству *Nemouridae* (Carroll, 1962) не подтвердилось. В Азии меловые веснянки известны почти исключительно из Сибирской области, где до конца раннего мела сохранялись *Siberioperlidae*, а в течение значительной его части — и *Perlariopseidae*. Вместе с тем в нижнем мелу Сибири уже появляются и представители современных голарктических семейств *Leuctridae*, *Nemouridae*, *Chloroperlidae* и *Taeniopterygidae*. Интересно отметить, что в Западной Монголии, где меловые энтомофауны в целом сильно отличаются от сибирских (Пономаренко, Попов, 1976; Жерихин, 1978), веснянки представлены теми же группами, что и в Сибири (*Siberioperlidae*, *Taeniopterygidae*). Еще одно заслуживающее упоминания обстоятельство — необыкновенно высокое разнообразие веснянок в балеической свите Ундино-Даинской депрессии в Восточном Забайкалье, откуда известно 5 видов перлиновых (как грипоптеригоморф, так и перломорф) и 3 вида немуриновых. Фауна балеической свиты в целом имеет необычно холодолюбивый для мезозоя облик и, вероятно, характеризует горную область с довольно холодным климатом (Жерихин, 1978). Учитывая, что веснянки сейчас являются отчетливо криофильной группой, можно считать, что высокое разнообразие их в балеической свите до некоторой степени подтверждает такую интерпретацию климата.

Палеогеновые веснянки известны только из Северной Европы (эоценовые — из балтийского янтаря и из диатомитов Мо в Дании, олигоценые — из Англии) и из Северной Америки (олигоцен Раби-Ривер в Монтане). Все они принадлежат к современным северным семействам, появившимся не ранее раннего мела, и отнесены к рецентным родам. Среди этих родов один — *Megaleuctra* — найден в балтийском янтаре, но ныне известен только из Северной Америки. Остальные роды в современной фауне распространены достаточно широко. Примечательно, что в крупнейших американских палеогеновых местонахождениях — эоценовой свите Грин-Ривер и олигоценовом местонахождении Флориссант — веснянки не обнаружены (Wilson, 1978). Интересно также их полное отсутствие в богатых олигоценовых фаунах Франции (Théobald, 1937). В Азии богатые палеогеновые энтомофауны известны пока только на Дальнем Востоке; как ни странно, в них веснянки также не обнаружены, даже в имеющей весьма холодолюбивый облик фауне палеоценовой тадушинской свите (Жерихин, 1978). В Южном полушарии палеогеновые насекомые изучены очень слабо; веснянки там пока не обнаружены.

Неогеновые веснянки, большинство которых не описано, обнаружены в Средней Европе (в миоцене ФРГ и ГДР и в плиоцене ФРГ), в Японии и в Северной Америке (в миоцене штата Айдахо). Немногие описанные виды относятся к современным голарктическим родам. Из негативных данных наиболее важно отсутствие веснянок в миоценовых ископаемых смолах из Чьяпаса в Южной Мексике (Hurd et al., 1962) и из Доминиканской республики (Baroni-Urbani, Saunders, 1982). Заслуживает упоминания также отсутствие веснянок в обширных материалах из миоцена Северного Кавказа (Ставрополь), Киргизии (Чон-Туз) и Приморья (Амгу, Великая Кема и другие местонахождения).

Изложенные выше данные о распространении веснянок в прошлом, несмотря на всю их отрывочность, интересно сравнить с картиной современного распространения отряда, хотя бы самой общей. В настоящее время веснянки распространены всесветно, но в областях с теплым климатом характерны преимущественно для горных районов (Zwick, 1980). Лимнобионтные веснянки встречаются почти исключительно в районах с холодным климатом (подробнее см. в гл. по экологии). Большинство современных

Таблица 1

Распространение современных веснянок (по: Zwick, 1980)

Семейство	Царства				
	Голарктическое	Палеотропическое	Неотропическое	Капское	Австралий-Голантарктическое
1. Eustheniidae	—	—	—	—	+ +
2. Diamphipnoidae	—	—	—	—	— + ¹
3. Austroperlidae	—	—	—	—	+ +
4. Griptopterygidae	—	—	—	—	+ +
5. Notonemouridae	—	+ ²	—	+	+ +
6. Pteronarcyidae	+ ³	—	—	—	—
7. Peltoperlidae	+ ³	+ ⁴	—	—	—
8. Perlodidae	+	—	—	—	—
9. Perlidae	+	+	+	—	—
10. Chloroperlidae	+	—	—	—	—
11. Scopuridae	+ ⁵	—	—	—	—
12. Taeniopterygidae	+	—	—	—	—
13. Nemouridae	+	+ ⁶	—	—	—
14. Capniidae	+	—	—	—	—
15. Leuctridae	+	+ ⁶	—	—	—

¹ Только в пределах Чилийско-Патагонской области.² Только в пределах Мадагаскарской области.³ В восточном полушарии только в пределах Восточноазиатской области.⁴ Только в пределах Азии (Индийская, Индокитайская и Малазийская области).⁵ Только в Восточноазиатской области.⁶ Только в Малазийской и Индокитайской областях.

семейств обладает широкими ареалами; их распространение по биогеографическим областям видно из табл. 1. Наиболее обширным ареалом обладает семейство Perlidae, наиболее ограниченными — семейства Diamphipnoidae, Peltoperlidae и Scopuridae. У большинства голарктических семейств ареал охватывает почти всю Голарктику. Фауна Голантарктического и Австралийского царств на семейственном уровне чрезвычайно обособлена от фауны других районов Земли. Крайне обеднена фауна Капского и Неотропического царств. Океанические острова практически лишены веснянок, и даже на материковых островах фауна испытывает сильное обеднение по мере удаления от континента: так, если Ява, Суматра и Калимантан еще обладают сравнительно богатой фауной, то на Новой Гвинее известен всего один вид рода *Neoperla* (Zwick, 1980). Таким образом, расселительные возможности веснянок должны быть довольно ограниченными по сравнению с большинством групп насекомых.

Сравнивая, насколько это возможно, распространение современных и ископаемых веснянок, мы находим в обоих случаях ряд общих закономерностей. Так, по мере перехода от менее теплых районов к более теплым наблюдается сначала исчезновение лимнических веснянок, а затем и уменьшение разнообразия реобионтных вплоть до почти полного их исчезновения на тропических низменностях. При этом, однако, сами температурные рубежи, на которых происходят эти изменения, во времени не оставались постоянными: в палеозое и мезозое лимнические веснянки существовали в условиях более теплого климата, чем ныне. Веснянки и в прошлом были мало характерны для островных фаун. Так, они не встречаются в мезозое и весьма ограниченно распространены в кайнозое Западной Европы, представлявшей собой в это время систему архипелагов. Как в прошлом, так и ныне морские преграды и жаркая приэкваториальная зона играли, по-видимому, роль весьма эффективных, хотя и не абсолютных барьеров для расселения веснянок. Следует, впрочем, иметь в виду, что эффективность при-

экваториального барьера может несколько преувеличиваться палеонтологическими данными: в ископаемом состоянии нам известны прежде всего лимнобионтные веснянки, для которых он должен был быть практически непреодолимым, тогда как некоторые реобионты могли проникать через него.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИСКОПАЕМЫХ ВЕСНЯНОК

Большинство видов ископаемых насекомых известно лишь из отложений какой-либо одной свиты, а очень часто — всего из одного местонахождения, поэтому обычно при сопоставлениях разных фаунистических комплексов приходится использовать не виды, а роды и даже более высокие таксоны (Родендорф, 1980). Исключения из этого правила известны главным образом среди водных, а еще точнее — среди лимнобионтных насекомых, некоторые виды которых прослеживаются в ископаемом состоянии на обширных территориях. Но многие из таких видов имеют одновременно и широкое геологическое распространение, что снижает их стратиграфическую ценность.

Большинство видов ископаемых веснянок принадлежит к числу реобионтов или факультативных лимнобионтов (подробнее см. в главе по экологии) и известно из одного или немногих местонахождений. Их распространение может анализироваться лишь на родовом и более высоких уровнях, а их стратиграфическое значение в целом не слишком велико, хотя в некоторых случаях они дают ценную информацию для решения спорных стратиграфических вопросов. Что касается мезозойских лимнобионтных веснянок, которые могут встречаться в массе, то их стратиграфическая ценность весьма значительна, поскольку некоторые их виды обладают весьма ограниченным геологическим распространением при широком географическом. Слабой стороной веснянок как стратиграфических индикаторов является в первую очередь почти полное отсутствие их остатков в морских отложениях, из-за чего при современном состоянии наших знаний эта группа насекомых практически бесполезна для прямой ярусной корреляции континентальных отложений. Поэтому далее нам придется пользоваться либо формулировками типа "нижняя половина нижней юры", либо апеллировать к ярусным сопоставлениям, проведенным другими авторами. Только в некоторых пермских местонахождениях отложения с остатками веснянок переслаиваются с морскими. Но эти находки немногочисленны, и строить по ним стратиграфические корреляции в настоящее время невозможно. Как правило, каждое такое местонахождение характеризуется особым набором видов, нигде больше не встречающихся. Поэтому фаунистические различия ниже- и верхнепермских отложений нельзя однозначно трактовать как различия, обусловленные временным фактором; они могут быть связаны и с географическими особенностями местонахождений. Однако палеозойский этап развития веснянок в целом выделяется отчетливо, поскольку большинство палеозойских семейств не переходит в мезозой. Исключение составляют семейства Euxenoperlidae и Eustheniidae. Виды рода Euxenoperla найдены как в верхней перми, так и в верхнем триасе Южной Африки, а Stenoperlidium из верхней перми Австралии отнесен к семейству Eustheniidae, существующему и ныне. Последнее вызывает большие сомнения, но, поскольку Stenoperlidium permianum известен лишь по изолированному переднему крылу, жилкование которого очень сходно с таковым современных евстениид, нет оснований устанавливать для него новый таксон семейственного ранга, хотя сходство только по жилкованию крыла, как уже обсуждалось выше, является недостаточно надежным аргументом в систематике ископаемых веснянок.

Триасовых (точнее, средне-позднетриасовых) веснянок в настоящее время известно немного, и их стратиграфическое распределение выяснено недостаточно. Массовые лимнобионтные формы среди них пока немногочисленны; можно назвать только один

вид — *Trianguliperla aequalis*. К числу родов, известных только из триаса, принадлежат *Gondwanoperlidium*, *Triassoperla*, *Berekia*, *Cristonemoura*, *Ramonemoura*, *Tritaniella*, но их стратиграфический диапазон внутри триаса пока надежно не установлен; остальные триасовые роды переходят в юру. Общий с юрой род *Trianguliperla* впервые обнаруживается в конце триаса (гологийская свита Кендерлыкской мульды, возраст которой считается средненорийским-рэтским: Добрускина, 1982) и может быть полезным при отделении норийских отложений от более древних. Но в общем возможности использования веснянок в стратиграфии триасовых отложений при современном уровне изученности невелики.

Для расчленения и корреляции юрских отложений веснянки, напротив, оказываются одной из наиболее перспективных групп насекомых благодаря широкому распространению и обилию их остатков во многих юрских континентальных толщах — по крайней мере на территории Азии. При этом наиболее массовые лимнобионтные виды веснянок оказываются именно юрскими, а возрастной диапазон не только видов, но и некоторых родов и семейств достаточно ограничен.

Из отложений нижней части нижней юры веснянок известно пока немного. Среди них есть представители родов, известных только из юры (Каганемора в джильской свите Иссыккульской впадины) или переходящих в нижнюю юру из триаса (*Discopermoura* в низах согульской свиты Ферганы); массовые лимнобионтные виды не найдены, но можно ожидать их находок в Сибирской палеобиогеографической области, когда там будут открыты энтомофауны соответствующего возраста.

Наибольшим распространением остатки веснянок пользуются в отложениях верхней части нижней юры. Для этого времени особенно характерны лимнобионтные веснянки семейства *Mesoleuctridae*, а также некоторые виды родов *Platyperla* и *Siberioperla* (сами эти роды обладают более широким стратиграфическим диапазоном).

Достаточно четко выделяющийся комплекс веснянок приурочен к отложениям верхней половины нижней юры в пределах Предбайкальской провинции Сибирской палеобиогеографической области. Этот комплекс включает в качестве наиболее характерных несколько видов рода *Mesoleuctra* (*M. gracilis*, *M. gigantea*, *M. tibialis*), а также *Platyperla platypoda* и *Valeyopteryx orthoclada*. Полный набор этих видов обнаружен только в верхней части абашевской — нижней части осиновской свит Кузнецкого бассейна, но в целом тот же комплекс прослеживается в Карагандинском бассейне (*M. gigantea* и *P. platypoda* в дубовской свите), Западной Монголии (*M. gracilis* в жаргалантской свите) и в Иркутском бассейне (*M. gracilis*, *P. platypoda* и *V. orthoclada* в верхней пачке черемховской свиты). В жаргалантской свите к этим видам добавляется известный только отсюда *Mesoleuctroides latus*. Приблизительная синхронность всех этих толщ подтверждается данными по другим насекомым ("фауна *Mesoleuctra-Mesoneta*": Жерихин, 1985), по моллюскам ("катынадырский биостратиграфический горизонт": Колесников, 1980) и по флоре ("усть-балейский горизонт": Тесленко, 1970) и не вызывает сомнений.

Второй комплекс, который можно считать приблизительно одновозрастным первому, характеризуется присутствием *Mesoleuctroides saturatus* и *Siberioperla lacunosa*. Он обнаружен в ряде местонахождений в Западном Забайкалье (ичетуйская свита Джидинской и Тугнуйской впадин) и в единственном местонахождении в Южном Приаргунье (Дарасатуй в Абагайтуйской впадине, где найден только *Mesoleuctroides saturatus*). Возраст этих забайкальских толщ дискусионен. Присутствие в них веснянок семейства *Mesoleuctridae* говорит в пользу отнесения вмещающих отложений к верхам нижней юры, что подтверждается и нашими данными по поденкам (Синиченкова, 1985а). Ичетуйская свита по совокупности геологических и палеозоологических данных датируется концом ранней — началом средней юры (Скоблео, 1968; Раснищын, 1980в, 1983; Жерихин, 1985), но палеоботаники относят ее к верхней юре и даже допускают наличие в ее составе нижнемеловых отложений (Сребродольская, Козубова, 1976; Сребродольская, Тесленко, 1979). Что касается Дарасатуя, то здесь другие органические остатки мало выразительны, поскольку растения принадлежат к видам с

очень широким стратиграфическим диапазоном (Синица, 1985б), а стрекозы и двукрылые определены лишь до рода или даже семейства (Жерихин, 1985), так что в настоящее время веснянка *M. saturatus* является единственной формой, достаточно определенно указывающей на возраст дарасатуйских отложений.

К верхам нижней юры относятся, по-видимому, и такие толщи, как верхняя часть согульской свиты Ферганы и свита Бэйяо Восточного Китая, где также найдены *Mesoleuctridae* (Региональная стратиграфия Китая, 1960; Алиев и др., 1981). Их корреляция с отложениями, содержащими фауну "Mesoleuctra-Mesoneta", подтверждается и по другим группам насекомых (Жерихин, 1985). Однако немногочисленные находки *Mesoleuctridae* известны и из более древних отложений (мадыгенская свита Ферганы, средний-верхний триас), так что считать само по себе присутствие *Mesoleuctridae* индикатором раннеюрского возраста нельзя. Из достоверно среднеюрских и более молодых отложений *Mesoleuctridae* неизвестны.

В средней юре находки веснянок, по-видимому, становятся гораздо более редкими. В это время сохраняются *Platyperlidae*, но представленные иными, отличными от *Platyperla platypoda* видами того же рода. В среднеюрской итатской свите Канско-Ачинского бассейна вместе с *Platyperla* отмечен род *Udopteryx*, известный также из верхней юры, а также *Plutopteryx*. Последний род найден еще в угленосной толще Байянтэского угольного месторождения в Центральной Монголии, что позволяет высказать предположение о ее принадлежности к средней юре. Широко распространенные лимнические виды из средней юры пока неизвестны.

В верхней юре веснянки также встречаются в общем нечасто; широко распространенных видов среди них неизвестно. В Забайкалье для этого уровня характерно присутствие нескольких близких видов рода *Siberioperla*. Из них *S. scobloi* найдена в ряде местонахождений в Удинском и Могзонском прогибах в отложениях удинской свиты, которая по геологическим данным считается средне-верхнеюрской (Скобло, 1968), а по энтомофауне ориентировочно сопоставляется с верхнеюрской карабастауской свитой Каратау в Южном Казахстане (Жерихин, 1985). *S. bukukunica* обнаружена в букукунской свите Ононской депрессионной зоны в Восточном Забайкалье, считающейся средне-верхнеюрской (Синица, 1985б). Еще один вид этой группы, *S. undulata*, найден в Абагайтуйской впадине (Южное Приморье). По сообщению В.М. Скобло, собравшего этот материал, он происходит из основания приаргунской серии, возраст которой дискусионен, а палеонтологическая изученность пока очень слаба. Мы предполагаем, что базальные горизонты приаргунской серии могут приблизительно сопоставляться с удинской свитой.

Интерес представляет также фауна веснянок Хоутийн-Хотгора в Восточной Монголии. Насекомоносная толща Хоутийн-Хотгора обычно относится к нижнему мелу (Хосбаяр, 1977; Содов, 1980), но нам представляется, что ее правильнее считать верхнеюрской. В фауне этого местонахождения присутствуют такие широко распространенные в юре роды веснянок, как *Perlariopsis* и *Karapemoura*, причем виды из Хоутийн-Хотгора наиболее близки к известным из карабастауской свиты Каратау, позднеюрский возраст которой сейчас не вызывает сомнений. Из несомненно меловых отложений эти роды неизвестны.

В нижнем мелу остатки веснянок встречаются в целом еще реже, чем в отложениях второй половины юры. Такие характерные для юры семейства, как *Perlariopseidae* и *Valeopterugidae*, сохранялись в течение по меньшей мере первой половины раннего мела, а возможно, и дольше, но были представлены новыми специфически меловыми родами (*Accretopemoura* и *Vaissoleuctra*). Наиболее поздней находкой таких форм, известной в настоящее время, является *A. radiata* из местонахождения Холботу-Гол в Центральной Монголии. Насекомоносные отложения Холботу-Гола относятся к той же толще, что и отложения Бон-Цагана в том же районе, которые моложе зазинских отложений с *Vaissoleuctra* и *Accretopemoura* в Забайкалье (Расницын, 1980а). Предполагается, что их возраст может быть барремским или даже аптским (Жерихин, 1978; Krassilov, 1982). Еще одна юрская группа, сохраняющаяся в мелу, — *Siberioperlidae*;

она представлена в меловых отложениях неизвестными из юры родами *Uroperla* и *Flexoperla*.

Помимо общих с юрой семейств, из мела известны и такие группы, как *Chloroperlidae*, *Taeniopterygidae*, *Nemouridae*, *Leuctridae*; ни одно из этих современных семейств не установлено с уверенностью в домеловых фаунах, хотя позднеюрский род *Chloroperloides* габитуально сильно напоминает представителей *Chloroperlidae*.

Наиболее существенные с точки зрения стратиграфии выводы позволяют сделать веснянки из местонахождения Хутэл-Хара в Монголии из отложений с так называемой "фауной *Proameletus-Sinitsia*" в Забайкалье.

Насекомоносные отложения Хутэл-Хары ранее включались в альб-сеноманскую сайншандинскую свиту (Мартинсон и др., 1969), но впоследствии их возраст был сочтен значительно более древним (поздний титон — валанжин), прежде всего на основании определений абсолютного возраста эффузивов (Шувалов, 1982). Фауна насекомых Хутэл-Хары по первым предварительным данным (Rasnitsyn, 1983) включает по крайней мере некоторые типично меловые группы, но в целом выглядит архаичнее, чем все ранее известные комплексы раннемеловых насекомых. Такое утверждение справедливо и по отношению к веснянкам, поскольку в Хутэл-Харе известный только из мела род *Uroperla* сочетается с известным только из триаса и юры родом *Trianguliperla*. Предварительно можно предполагать, что эта фауна относится либо к самому концу поздней юры, либо к самому началу неокома.

Что касается "фауны *Proameletus-Sinitsia*", то она характеризуется в целом еще более странным смещением древних и молодых элементов (Жерихин, 1978, 1986; Расницын, 1980а). Ранее фауны такого типа были известны только из балейской свиты Ундино-Даинской депрессии и укурейской свиты Оловской депрессии (Жерихин, 1978), но сейчас обнаружены также в устькарской свите Устькарской впадины (местонахождение Усть-Кара). Вопрос о возрасте этих фаун весьма сложен. В палеозоотомологической литературе он считается апт-альбским (Жерихин, 1978; Расницын, 1980а; Сукачева, 1982), но при этом приходится делать специальные допущения, чтобы объяснить обилие в ориктоценозах юрских элементов. Геологи ПГО "Читагеология" обосновывают принадлежность соответствующих толщ (объединяемых ими в ундино-даинскую серию) к верхней юре (Синица и др., 1984), считая несколько более молодыми устькарские отложения, где С.М. Синица (личное сообщение) обнаружила вместе с ундино-даинским комплексом насекомых остракод тургинского (т.е. неокомского) комплекса. А.Н. Олейников (1975), напротив, считает устькарскую свиту верхнеюрской, а балейскую и укурейскую — апт-альбскими.

Не претендуя на окончательное решение этой запутанной проблемы, мы можем высказать в связи с ней следующие соображения. Веснянки представлены в "фаунах *Proameletus-Sinitsia*" особыми родами *Flexoperla* (*F. flexuosa* в балейской свите Ундино-Даинской депрессии; *F. recusata* в укурейской свите Оловской депрессии), *Uroperla* (*U. daja* в балейской и устькарской свитах), *Dipsoperla* (*D. serpentis* в балейской свите), *Pectinoperla* (*P. notabilis* в укурейской свите), *Perlitodes* (*P. aenigmaticus* в балейской свите), *Nemourisca* (*N. diligens* в балейской свите), *Positopteryx* (*P. dubia* в балейской свите) и *Lycoleuctra* (*L. lupina* в балейской свите). Из этих родов ни один не известен из юры. Род *Uroperla* обнаружен также в пограничных юрско-меловых отложениях Хутэл-Хары и в нижнем мелу Западной Монголии (гурванэрэнская свита) и Забайкалья (тургинская свита). Остальные роды эндемичны, но относятся либо к неизвестным из юры семействам, присутствующим в современной фауне (*Chloroperlidae*, *Taeniopterygidae*, *Nemouridae*, *Leuctridae*), либо их систематическое положение не вполне ясно (*Pectinoperla*, *Perlitodes*, *Savina*). Представителей типично юрских групп в этих фаунах нет. Таким образом, данные по веснянкам свидетельствуют в пользу отнесения "фауны *Proameletus-Sinitsia*" к мелу, причем значительное число представителей современных семейств при отсутствии *Perlarioseidae* и *Valeopterygidae* позволяет допустить ее посленеокомский возраст.

Для стратиграфии более молодых отложений веснянки практически бесполезны из-за исключительной редкости их остатков.

ЛИТЕРАТУРА

- Алиев М.М., Генкина Р.З., Дубровская Е.Н., Никишова В.М.* Юрские континентальные отложения востока Средней Азии (датировка, расчленение, корреляция). М.: Наука, 1981. 188 с.
- Беклемишев В.Н.* Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 502 с.
- Бетехтина О.А.* Верхнепалеозойские неморские двустворки Сибири и Казахстана. М.: Наука, 1966. 220 с.
- Бетехтина О.А.* Биостратиграфия и корреляция угленосных отложений позднего палеозоя по неморским двустворкам. Новосибирск: Наука, 1974. 179 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 170).
- Бродский А.К.* Эволюция крылового аппарата веснянок (Plecoptera). Ч. III. Деформация крыльев веснянки *Isogonus pubescula* Newman во время полета // Энтомол. обозр. 1981. Т. 60, № 3. С. 523–534.
- Бродский А.К.* Эволюция крылового аппарата веснянок (Plecoptera). Ч. IV. Кинематика крыльев и общее заключение // Энтомол. обозр. 1982. Т. 61, № 3. С. 491–500.
- Бродский К.А.* Горный поток Тянь-Шаня. Эколого-фаунистический очерк. Л.: Наука, 1976. 244 с.
- Будыко М.И.* Изменения окружающей среды и формирование последовательных фаун // Палеонтол. журн. 1981. № 4. С. 3–11.
- Будыко М.И., Ронов А.Б., Яншин А.Л.* История атмосферы. Л.: Гидрометеоздат, 1985. 208 с.
- Бунина М.В.* Итоги изучения бурогольных месторождений Тургайского бассейна и оценка их перспектив // Тр. Казах. ин-та минер. сырья. 1961. Вып. 2. С. 28–46.
- Василенко В.К.* Геологическая история Зайсанской впадины. М., 1961. 276 с. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 162).
- Вахрамеев В.А., Добрускина И.А., Заклинская Е.Д., Мейен С.В.* Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеографии этого времени. М.: Наука, 1970. 426 с. (Тр. ГИН АН СССР; Т. 208).
- Воронцов В.В.* Строение и условия образования нижнемезозойской угленосной толщи Карагандинского бассейна. М.; Л.: Наука, 1965. 140 с.
- Геккер Р.Ф.* Каратауское местонахождение фауны и флоры юрского возраста // Ископаемое юрское озеро в хребте Кара-Тау. М.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 7–85. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 15, вып. 1).
- Горелова С.Г., Радченко Г.П.* Впадины Кузнецкая, Минусинская и др. // Стратиграфия СССР: Пермская система. М.: Недра, 1966. С. 306–321.
- Грейг-Смит П.* Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 459 с.
- Добрускина И.А.* Триасовые флоры Евразии. М.: Наука, 1982. 196 с.
- Ефремов И.А.* Тафономия и геологическая летопись. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 180 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 24).
- Жерихин В.В.* Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицерные). М.: Наука, 1978. 197 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 165).
- Жерихин В.В.* Особенности захоронения насекомых // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980а. С. 7–18. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 175).
- Жерихин В.В.* Насекомые в экосистемах суши // Там же. 1980б. С. 189–224. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 175).
- Жерихин В.В.* Насекомые // Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий. М.: Наука, 1985. С. 100–131. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 213).
- Жерихин В.В.* Насекомые в озерных отложениях // История озер СССР. Л.: Наука, 1986.
- Жерихин В.В., Калугина Н.С.* Ландшафты и сообщества // Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий. М.: Наука, 1985. С. 140–183. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 213).
- Жильцова Л.А., Залескина-Дулькейт Ю.И.* Личинка эндемичной байкальской веснянки *Baikaloperla kozhovi* Zap.-Dulk. et Zhiltz. (Plecoptera, Carniidae) // Энтомол. обозр. 1977. Т. 51, № 4. С. 781–784.
- Залесский Ю.М.* Пермские насекомые бассейна реки Сырлы и вопросы эволюции в классе насекомых. III. Новые представители *Photohymenoptera*, *Homoptera*, *Nemipsoptera*, *Psooptera*, *Protoperlaria*, *Isoptera* и *Protoblatoidea* // Пробл. палеонтологии. 1939. Т. 5. С. 33–91.
- Залесский Ю.М.* О новой веснянке из пермских отложений Урала // Докл. АН СССР. 1948. Т. 60, № 6. С. 1041–1043.

- Запекина-Дулькейт Ю.И., Жильцова Л.А.* Новый род веснянок (Plescoptera) из озера Байкал // *Энтомол. обзор.* 1973. Т. 52, № 2. С. 340–346.
- Звонарев И.Н.* К истории мезозойского угленакпления в Кузнецком бассейне // *Материалы Сибирской тематической комиссии по истории угленакпления.* Новосибирск: Изд-во АН СССР, 1962. Вып. 2. С. 101–120.
- Икрамов И.Р.* Петрографический состав и условия накопления мадьягской свиты // *Вопросы палеонтологии и геологии.* Ташкент, 1967. С. 6–14. (Науч. тр. Ташк. ун-та; Вып. 306).
- Калугина Н.С.* Эвтрофирование как одна из возможных причин перестройки водных биоценозов в конце мезозоя // *Антропогенное эвтрофирование водоемов: Тез. докл. на Всесоюз. симпозиум по антропогенному эвтрофированию водоемов (Борок, 1974).* Черноголовка, 1974. С. 137–139.
- Калугина Н.С.* Насекомые в водных экосистемах прошлого // *Историческое развитие класса насекомых.* М.: Наука, 1980. С. 224–240. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 175).
- Калугина Н.С., Жерихин В.В.* Изменения лимнофауны насекомых в мезозое и кайнозое и их возможная экологическая интерпретация // *История озер в мезозое, палеогене и неогене: Тез. докл. на IV Всесоюз. симпозиум по палеолимнологии.* Л.: Наука, 1975. Т. 1. С. 55–61.
- Калугина Н.С., Ковалев В.Г.* Двукрылые журы Сибири. М.: Наука, 1985. 198 с.
- Колесников Ч.М.* Система, стратиграфическое распределение и зоогеография мезозойских лимнических двусторчатых моллюсков СССР // *Лимнобиос древних озерных бассейнов Евразии.* Л.: Наука, 1980. С. 9–65.
- Колосницкая Г.Р.* Юрские насекомые Иркутского угленосного бассейна // *Органический мир Восточной Сибири в фанерозое.* Новосибирск: Наука, 1982. С. 13–25.
- Кумпан А.С.* Впадины Восточного Казахстана – Тенгизская, Зайсанская и др. // *Стратиграфия СССР: Пермская система.* М.: Недра, 1966. С. 296–306.
- Лебедев И.В.* Ископаемые насекомые из юрских отложений Центрального района Кузбасса // *Изв. Том. политехн. ин-та,* 1950. Вып. 2. С. 141–144.
- Леванидов В.Я.* Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой // *Пресноводная фауна заповедника "Кедровая падь".* Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 126–159. (Тр. Биол.-почв. ин-та; Т. 45, вып. 148).
- Леванидов В.Я.* Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // *Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока.* Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 3–21.
- Леванидова И.М.* Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР: фаунистика, экология, зоогеография Ерпемгертера, Plescoptera и Trichoptera. Л.: Наука, 1982. 214 с.
- Леванидова И.М., Леванидов В.Я., Макаренко Е.А.* Фауна водных беспозвоночных заповедника "Кедровая падь" // *Пресноводная фауна заповедника "Кедровая падь".* Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 3–43. (Тр. Биол.-почв. ин-та; Т. 45, вып. 148).
- Македонов А.В., Погоревич В.В.* Северная часть Предуральяского прогиба и хребта Пай-Хой // *Стратиграфия СССР: Пермская система.* М.: Недра, 1966. С. 244–259.
- Макфедден Э.* Экология животных: цели и методы. М.: Мир, 1965. 375 с.
- Мартинсон Г.Г., Соцава А.В., Барсболд Р.* О стратиграфическом расчленении отложений Монголии // *Докл. АН СССР,* 1969. Т. 189, № 5. С. 1081–1084.
- Мартьянов А.В.* Об одной новой форме Orthopteroidea из пермских отложений Южно-Уссурийского края // *Докл. Рос. акад. наук.* 1925. С. 41–44.
- Мартьянов А.В.* Лясовые насекомые Шураба и Кизил-Кий. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937а. 232 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 7, вып. 1).
- Мартьянов А.В.* Пермские ископаемые насекомые Каргалы и их отношения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937б. 89 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 7, вып. 2).
- Мартьянов А.В.* Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (Pterygota). Ч. I. Palaeoptera и Neoptera – Polyneoptera. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 148 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 7, вып. 4).
- Мартьянов А.В.* Пермские ископаемые насекомые Чекарды. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 5–62. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 11, вып. 1).
- Мартьянова О.М.* Местонахождения остатков палеозойских насекомых в Кузнецком бассейне и собранные коллекции // *Родендорф Б.Б., Беккер-Мигдисова Е.Э., Мартьянова О.М., Шаров А.Г.* Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 9–27. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 85).
- Монин А.С.* История Земли. Л.: Наука, 1977. 228 с.
- Монин А.С., Шишков Ю.А.* История климата. Л.: Гидрометеозидат, 1979. 407 с.
- Олейников А.Н.* Стратиграфия и филлоподы журы и мела Восточного Забайкалья. Л.: Недра, 1975. 172 с. (Тр. ВСЕГЕИ. Н.С.; Т. 138).
- Панфилов Д.В.* Эколого-ландшафтная характеристика юрской фауны насекомых Каратау // *Юрские насекомые Каратау.* М.: Наука, 1968. С. 7–22.
- Писцов Ю.П.* Верхнемезозойские озерные бассейны Центрального и Восточного Забайкалья // *Мезозойские и кайнозойские озера Сибири.* М.: Наука, 1968. С. 22–38.
- Полянский Б.В., Долуденко М.П.* О седиментогенезе верхнеюрских карбонатных флишоидных отложений хр. Каратау (Южный Казахстан) // *Литоология и полез. ископаемые.* 1978. № 3. С. 78–88.

- Пономаренко А.Г., Попов Ю.А.* Местонахождение остатков вымерших насекомых на территории Монгольской Народной Республики // Палеонтология и биостратиграфия Монголии. М.: Наука, 1976. С. 137–146. (Тр. ССМПЭ; Вып. 3).
- Притыкина Л.Н.* Материалы к морфоэкологической классификации личинок стрекоз (Odonata) // Энтомол. обзор. 1965. Т. 44, № 3. С. 503–519.
- Притыкина Л.Н.* Новые триасовые стрекозы Средней Азии // Новые ископаемые насекомые с территории СССР. М.: Наука, 1981. С. 5–42.
- Притыкина Л.Н.* Юрские стрекозы (Libellulida = Odonata) Сибири и Западной Монголии // Юрские насекомые Сибири и Монголии. М.: Наука, 1985. С. 120–138. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 211).
- Расницын А.П.* Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука, 1980а. 191 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 174).
- Расницын А.П.* Надотряд Нуроперидеа Martynov, 1928 // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980б. С. 41–43. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 175).
- Расницын А.П.* Отряд Perlida Latreille, 1802. Веснянки // Там же. 1980в. С. 154–160 (Тр. ПИН АН СССР; Т. 175).
- Расницын А.П.* Перепончатокрылые насекомые в юре Восточной Сибири // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1983. Т. 58, № 5. С. 85–94.
- Региональная стратиграфия Китая. М.: Изд-во иностр. лит., 1960. 658 с.
- Рейс О.М.* Фауна рыбных сланцев Забайкальской области // Геологические исследования и разведочные работы по линии Сибирской железной дороги. СПб., 1910. Вып. 29. С. 1–68.
- Родендорф Б.Б.* История изучения ископаемых насекомых // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 5–6. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 175).
- Синица С.М.* Геологические данные. Местонахождение Джергалант. Местонахождение Ошин-Боро-Удзюр-Ула // Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий. М.: Наука, 1985а. С. 30–41. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 213).
- Синица С.М.* Геологические данные. Восточное Забайкалье // Там же. 1985б. С. 57–67. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 213).
- Синица С.М., Старухина Л.П., Сиротенко А.А.* Проблемы стратиграфии и палеонтологии верхнего мезозоя Восточного Забайкалья // Проблема возраста геологических образований Восточной Сибири, итоги и дальнейшие направления исследований с целью подготовки к изданию "Геолкарты-50": Тез. докл. Иркутск, 1984. С. 43–44.
- Синицenkova Н.Д.* Личинки поденок семейства Hexagenetidae (Insecta, Ephemeroptera) // Палеонтол. журн. 1975. № 1. С. 82–86.
- Синицenkova Н.Д.* Новые раннемеловые поденки из Восточного Забайкалья (Insecta, Ephemeroptera) // Там же. 1976. № 2. С. 85–93.
- Синицenkova Н.Д.* Систематическое положение юрских веснянок Mesoleuctra gracilis Br., Redtb., Gangl. и Platyperla platypoda Br., Redt., Gangl. и их стратиграфическое распространение // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1982. Т. 57, вып. 4. С. 112–124.
- Синицenkova Н.Д.* Новые юрские веснянки (Perlida) из Забайкалья // Палеонтол. журн. 1983. № 1. С. 94–101.
- Синицenkova Н.Д.* Юрские поденки (Ephemeroptera = Ephemeroptera) Южной Сибири и Западной Монголии // Юрские насекомые Сибири и Монголии. М.: Наука, 1985а. С. 12–23. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 211).
- Синицenkova Н.Д.* Юрские веснянки Южной Сибири и прилегающих территорий (Perlida-Plecoptera) // Там же. 1985б. С. 148–171. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 211).
- Синицenkova Н.Д.* Новые юрские веснянки семейства Baleuopterygidae // Палеонтол. журн. 1985в. № 4. С. 116–120.
- Синицenkova Н.Д.* Веснянки Perlida (= Plecoptera) // Насекомые в раннемеловых биоценозах Западной Монголии. М.: Наука, 1986. С. 169–171. (Тр. ССМПЭ; Вып. 28).
- Скобло В.М.* Ископаемые озера в юрских вулканоогенных толщах Западного Забайкалья // Мезозойские и кайнозойские озера Сибири. М.: Наука, 1968. С. 9–21.
- Содов Ж.* Новые виды Neilungia и Pityospermum из мезозоя Юго-Восточной Монголии // Палеонтол. журн. 1980. № 4. С. 131–133.
- Сребродольская И.Н., Козубова Л.А.* О возрасте ичетуйской свиты в Западном Забайкалье // Геология и геофизика. 1976. № 7. С. 90–94.
- Сребродольская И.Н., Тесленко Ю.В.* О возрасте ичетуйского флористического комплекса Западного Забайкалья // Аблаев А.Г., Пояркова З.Н., Поярков Б.В. (ред.). Палеонтология и стратиграфия Дальнего Востока. Владивосток, 1979. С. 69–79.
- Станиславский Ф.А.* Среднекейперская флора Донецкого бассейна. Киев: Наук. думка, 1976. 168 с.
- Степанов Д.Л., Горский В.П., Липатова В.В., Лихарева Б.К.* Средняя и южная часть Уральской складчатой области и Предуральский передовой прогиб // Стратиграфия СССР: Пермская система. М.: Недра, 1966. С. 186–244.
- Степанов Д.Л., Форш Н.Н.* Центральная и восточная часть Русской платформы // Там же. С. 53–117.
- Сукачева И.Д.* Историческое развитие отряда ручейников. М.: Наука, 1982. 111 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 197).
- Тахтаджян А.Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.
- Тесленко Ю.В.* Стратиграфия и флора юрских отложений Западной Сибири и Тувы. М.: Недра, 1970. 270 с.
- Тимофеев П.П.* Юрская угленосная формация Южной Сибири и условия ее образования. М.: Наука, 1970. 408 с.
- Хосбаяр П.* Стратиграфия мезозоя Западной

- Монголии и история ее геологического развития за это время: Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. М., 1972. 25 с.
- Хосбаяр П.* К стратиграфии юрских и нижнемеловых образований Нилгинской депрессии (Северо-Восточная Монголия) // Пробл. геологии Монголии. 1977. № 3. С. 55–66.
- Чернова О.А.* Поденки (Ephemeroptera) бассейна реки Амура и прилегающих вод и их роль в питании амурских рыб // Тр. Амур. ихтиол. экспедиции 1945–1949 гг. Т. 3. Материалы к познанию фауны и флоры СССР, издаваемые МОИП. Н. С. Отд. зоол. 1952. Вып. 32(47). С. 229–360.
- Чернова О.А.* Своеобразные новые личинки поденок (Ephemeroptera: Palingeniidae, Behningiidae) из юрцы Забайкалья // Палеонтол. журн. 1977. № 2. С. 91–97.
- Шаров А.Г.* Отряд Plecoptera // Родендорф Б.Б. и др. Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 225–234.
- Шаров А.Г.* Отряд Plecoptera. Веснянки // Основы палеонтологии: Членистоногие, трахейные и хелицеровые. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 134–138.
- Шувалов В.Ф.* Палеогеография и история развития озерных систем Монголии в юрское и меловое время // Мезозойские озерные бассейны Монголии. Л.: Наука, 1982. С. 18–80.
- Яворский В.И.* Условия формирования угленосных отложений Кузнецкого бассейна и их тектоника. М.: Госгеолтехиздат, 1957. 75 с. (Тр. ВСЕГЕИ. Н. С.; Т. 19).
- Ясаманов Н.А.* Древние климаты Земли. Л.: Гидрометеиздат, 1985. 295 с.
- Baroni-Urbani C., Saunders J.B.* The fauna of the Dominican Republic amber: the present status of knowledge // Trans. 9 th Caribbean Geol. Conf. Santo Domingo, 1980. 1982. Vol. 1. P. 213–223.
- Barthel M., Hetzer H.* Bernstein-Inklusen aus dem Miözan des Bitterfelder Raumes // Ztschr. angew. Geol. 1982. Bd. 28, N. 7, S. 314–336.
- Baumann R.W.* Nearctic stonefly genera as indicators of ecological parameters (Plecoptera: Insecta) // Great Basin Natur. 1979. Vol. 39, N 3. P. 241–244.
- Baumann R.W., Gaufin A.R., Surdick R.F.* The stoneflies (Plecoptera) of the Rocky Mountains // Mem. Amer. Entomol. Soc. 1977. N 31. 208 p.
- Benedetto L.A.* Annual and diurnal periodicity of stonefly-drift at the Arctic Circle // Limnologia. 1976. Vol. 11, N 1. P. 47–55.
- Botosaneanu L.* Quinze années de recherches sur la zonation des cours d'eau 1963–1978: Revue commentée de la bibliographie et observations personnelles // Bijdr. dierk. 1979. Bd. 49, N 1. Blz. 109–134.
- Brauer F., Redtenbacher J., Ganglbauer L.* Fossile Insekten aus der Juraformation Ost-Sibiriens // Mém. Acad. Imp. Sci. St.-P. Sér. 7. 1889. Vol. 36, N 15. P. 1–22.
- Brinck P.* Studies on swedish stoneflies (Plecoptera) // Opusc. entomol. lund. 1949. 250 p.
- Carpenter F.M.* The Lower Permian insects of Kansas. Pt 7: The order Protoptera // Proc. Amer. Acad. Arts. and Sci. 1935. Vol. 70, N 4. P. 103–146.
- Carpenter F.M.* Fossil insects from Antarctica // Psyche. 1969. Vol. 76, N 4. P. 418–425.
- Carpenter F.M.* The Lower Permian insects of Kansas. Pt 12: Protorthoptera (continued), Neuroptera, additional Palaeodictyoptera and families of uncertain position // Ibid. 1976. Vol. 83, N 3/4. P. 336–378.
- Carroll E.J.* Mesozoic fossil insects from Koonwarra, South Gippsland, Victoria // Austral. J. Sci. 1962. Vol. 25, N 6. P. 264–265.
- Caspers N.* Steinfliegen, Eintagsfliegen und Zweiflügler als Indikatoren der Gewässergüte // Decheniana. 1982. Bd. 26. S. 114–119.
- Cockerell T.D.A.* Two families of insects new to British Tertiary strata // Canad. Entomol. 1922. Vol. 54. P. 33–34.
- Cummins K.W.* Trophic relations in aquatic insects // Annu. Rev. Entomol. 1973. Vol. 8. P. 183–206.
- Demoulin G.* A propos de deux insectes éocènes // Bull. Inst. roy. sci. natur. Belg. 1957. Vol. 33, N 45. P. 1–4.
- Dittmar H.* Ein Sauerlandbach: Untersuchungen an einem Wissen-Mittelgebirgsbach // Arch. Hydrobiol. 1955. Bd. 50. S. 307–544.
- Ellis J.R.* Alloperla stonefly nymphs: predators or scavengers on salmon eggs and alevins? // Trans. Amer. Fish. Soc. 1970. Vol. 99. P. 677–683.
- Fujiyama I.* Neogene termites from North-Eastern districts of Japan, with references to the occurrence of fossil insects in the districts // Mem. Nat. Sci. Mus. Tokyo. 1983. N 16. P. 83–98.
- Fujiyama I., Jwao Y.* Late Cenozoic insect faunas in the North-Western region of Kagashima Prefecture, Japan // Ibid. 1975. N 8. P. 33–50.
- Gonzalez del Tanago del Rio M., Garcia de Jalon L.D., Gonzalez A.F.* Estudio de la estructura biotopologica del rio Jarama // Graellsia. 1983. Vol. 38. P. 33–51.
- Hagen H.A.* Neuropteren aus der Braunkohle von Rott im Siebengebirge // Palaeontographica. 1983. Bd. 10. S. 248–269.
- Handlirsch A.* Über einige Insektenreste aus der Permformation Russlands // Zap. imp. Akad. nauk. Ser. 8. Fiz.-mat. отд. 1904. T. 16, № 5. S. 1–7.
- Handlirsch A.* Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen: Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen: Textband. Leipzig, 1908. 672 S.
- Handlirsch A.* Ein neues fossiles Insekt aus den permischen Kupferschiefer der Kargala-Steppe (Ohrenburg) // Mitt. Geol. Ges. Wien. 1909. Bd. 2. S. 382.
- Handlirsch A.* Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten mit Ergänzungen und Nachträgen sowie Ausblicken auf phylogenetische, palaeogeographische und allgemein biologische Probleme. 1. Teil // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1937. Bd. 48. S. 1–240.
- Haupt H.* Beitrag zur Kenntnis der eozenen Arthro-

- podenfauna des Geseltes // Nova acta leopold. N.F. 1956. Bd. 18, N 128. S. 90.
- Hong Y. Middle Jurassic fossil insects in North China. Beijing: Geol. Publ. House. 1983a. 223 p.
- Hong Y. Fossil insects in the diatomites of Shanwang // Bull. Tianjin Inst. Geol. Min. Res. 1983b. N 8. P. 1-11.
- Hurd P.D., Smith R.F., Durham J.W. The fossiliferous amber of Chiapas, Mexico // Ciênc. 1962. Vol. 21, N 3. P. 107-118.
- Hynes H.B.N. The taxonomy and ecology of the nymphs of British Plecoptera, with notes on the adults and eggs // Trans. Roy. Entomol. Soc. London. 1941. Vol. 91. P. 459-557.
- Hynes H.B.N. Some Australian Plecopteran nymphs // Gewäss. Abwäss. 1964. Bd. 34/35. S. 17-22.
- Hynes H.B.N. The ecology of running waters. Liverpool. 1970. 555 p.
- Hynes H.B.N. Further studies on the distribution of stream animals within the substratum // Limnol. and Oceanogr. 1974. Vol. 19. P. 92-99.
- Hynes H.B.N. Biology of Plecoptera // Annu. Rev. Entomol. 1976. Vol. 21. P. 135-153.
- Hynes H.B.N. An annotated key to the nymphs of the stoneflies: (Plecoptera) of the state of Victoria // Austral. Soc. Limnol. Spec. Publ. 1978. N 2. p. 1-63.
- Illies J. Versuch einer allgemeinen biozönotischen Gliederung der Fließgewässer // Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1961. Bd. 46, N 2. S. 205-213.
- Illies J. Verbreitungsgeschichtliche Typen bei den Süßwasserinsekten Mitteleuropas // Faunist. Mitt. Norddtschd, 1964. Bd. 2. S. 174-179.
- Illies J. Phylogeny and zoogeography of the Plecoptera // Annu. Rev. Entomol. 1965. Vol. 10. P. 117-140.
- Illies J. Die Gattung Megaleuctra (Plecopt., Ins.): Beitrag zur konsequent-phylogenetischen Behandlung eines incertae-sedis-problems // Ztschr. Morphol. und Ökol. Tiere. 1967a. Bd. 60. S. 124-134.
- Illies J. Megaloptera und Plecoptera (Ins.) aus den jungpliozänen Süßwassermergeln von Willershausen // Ber. Naturhist. Ges. 1967b. Bd. 111. S. 47-64.
- Illies J. The first wingless stonefly from Australia // Psyche. 1968. Vol. 75. P. 328-333.
- Illies J. Revision der Plecopterenfamilie Austroperlidae // Entomol. Ts. Arg. 1969. Bd. 90, H. 1/2. S. 19-51.
- Illies J. Einführung in die Tiergeographie. Stuttgart, 1971. 92 S.
- Illies J. Arthropoda of the subantarctic islands of New Zealand. 5: Plecoptera // N.Z. J. Zool. 1974. Vol. 1, N 3. P. 285-294.
- Illies J. Notonemouridae of Australia (Plecoptera, Ins.) // Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1975. Bd. 60. S. 221-249.
- Jarzembowski E.A. Fossil insects from the Bembridge Marls, Palaeogene of the Isle of Wight, Southern England // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Geol. 1980. Vol. 33, N 4. P. 237-293.
- Jewett S.G. The stoneflies (Plecoptera) of the Pacific Northwest. Convallis (Ore.). 1959. 95 p. (Ore. State Monogr. Stud. Entomol.; N3).
- Jewett S.G. A stonefly aquatic in the adult stage // Science. 1963. Vol. 139. P. 484-485.
- Joost W. Fossile Reste aquatischer Insekten aus dem Travertin von Weimar // Abh. und Ber. Inst. Quartärpaläontol. Weimar. 1984. Bd. 5. S. 321-324.
- Kapoor N.N. Osmotic regulation and salinity tolerance of the stonefly nymph, Paragnetina media // J. Insect. Physiol. 1979. Vol. 23. P. 17-20.
- Kapoor N.N., Zachariah K. The internal morphology of sensills on the abdominal gills of Thaumato-perla alpina (Plecoptera: Eustheniidae; subfamily: Thaumato-perlinae) // Canad. J. Zool. 1978. Vol. 56. P. 2194-2197.
- Kawai T. Fauna japonica. Plecoptera (Insecta) // Biogeogr. Soc. Jap. 1967. 211 p.
- Kevan D.K., Wighton D.C. Further observations on North American Tertiary Orthopteroids (Insecta: Grylloptera) // Canad. J. Earth Sci. 1983. Vol. 20, N 2. P. 217-224.
- Kohshima S., Hidaka T. Life cycle and behaviour of the wingless winter stonefly, Eocapnia nivalis // Biol. Intl. Water. 1981. N 2. P. 39-43.
- Krassilov V.A. Early Cretaceous flora of Mongolia // Palaeontographica B. 1982. Bd. 181. 43 S.
- Krueger C.C., Cook E.F. Life cycles, drifts and standing stocks of some stoneflies (Insecta: Plecoptera) from streams in Minnesota, US // Hydrobiologia. 1981. Vol. 83. P. 85-92.
- Kruger F.J. Tongruve Willershausen, ein geologisches Naturdenkmal // Aufschluss. 1979. Jg. 30. S. 389-408.
- Kukalova J. Permian insects of Moravia. Pt 11: Liomopteridea // Slov. geol. věd. 1964. N 3. S. 39-118.
- Larsson S.G. Palaeobiology and mode of burial of the insects of the Lower Eocene Mo-elav of Denmark // Bull. Geol. Sci. Denmark. 1975. Vol. 24. P. 193-209.
- Larsson S.G. Baltic amber - a palaeobiological study // Entomonographica. 1978. Vol. 1. P. 1-192.
- Lewis S.E. Fossil insects of the Latah-Formation (Miocene) of Eastern Washington and Northern Idaho // Northwest Sci. 1969. Vol. 43, N3. P. 99-115.
- Lin Qibin. Fossil insects from Yunnan // Mesozoic fossils from Yunnan, China. Peking: Sci. Press, 1977. Pt 2. P. 373-381.
- Lin Qibin. Линь Цибинь. Мезозойские насекомые из Чжецзяна и Аньхой // Расчленение и корреляция мезозойских вулканосадочных отложений в провинциях Чжецзян и Аньхой. Пекин: Научн. изд-во. 1980. С. 211-234 (кит.)
- Lin Qibin. Early Mesozoic fossil insects from South China // Paleontologia Sinica. 1986. N 170. 112 P. (N. S. B; N 21).
- Macan T.T. Environmental requirements of Plecoptera // Biological problems in water pollutions: Third seminar. Environmental requirements of aquatic insects. 1962. P. 105-110.
- Martynov A.V. Permian fossil insects of North-East

- Europe. 1927. C. 1-118. (Tr. Geol. Муз. AH CCCP; T. 4).
- McCafferty W.P., Sinitshenkova N.D.* Litobrancha from the Oligocene in Eastern Asia (Ephemeroptera: Ephemeridae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1983. Vol. 76, N 2. P. 205-208.
- McLellan I.D.* New alpin and southern Plecoptera from New Zealand, and new classification of the Gripopterygidae // N.Z. J. Zool. 1977. Vol. 4. P. 119-147.
- Meierhoff M.L., Prill S.D.* A survey of the benthic Macroinvertebrates of the Upper Iowa River basin // Proc. Iowa Acad. Sci. 1982. Vol. 89, N 3. P. 89-98.
- Mendl H., Müller K.* Stoneflies (Ins.: Plecoptera) in the mouth and the estuary of the river Angerån in the Northern Bothnian Sea//Coastal Research of Gulf Bothnia. Hague etc.: Junk, 1982. P. 243-252.
- Müller K., Mendl H.* On the biology of the stonefly species *Leuctra digitata* in a Northern Swedish coastal stream and its adjacent coastal area (Plecoptera: Leuctridae)//Entomol. Gen. 1980. Vol. 6, N 2/4. P. 217-223.
- Okamoto H.* Zweiter Beitrag zur Kenntnis der japanischen Plecopteren//Bull. Agr. Exp. Stat. 1922. Vol. 1, N 1. P. 1-46.
- Pictet F.J.* Traité de palaeontologie. Ed. 2. 1884. Vol. 2. 375 p.
- Pictet-Baraban F.J., Hagen H.* Die im Bernstein befindlichen Neuropteren der Vorwelt//Die im Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt. B., 1856. Bd. 2, Abt. 2. S. 41-126.
- Ping C.* Cretaceous fossil insects of China//Palaeontol. sin. B. 1928. Vol. 13, fasc. 1. P. 1-56.
- Ping C.* On four fossil insects from Sinkiang//Chin. J. Zool. 1935. Vol. 1. P. 107-115.
- Pinto I.D., Purper I.* A new genus and two new species of Plecoptera insects from the Triassic of Argentina//Pesquisas Inst. geociênc., UFRGS. 1978. Vol. 10. P. 77-86.
- Ransitsyn A.P.* Ichneumonoidea (Hymenoptera) from the Lower Cretaceous of Mongolia//Contribs Amer. Entomol. Inst. 1983. Vol. 20. P. 259-265.
- Rice H.M.A.* An antlion (Neuroptera) and a stonefly (Plecoptera) of Cretaceous age from Labrador. Newfoundland//Pap. Geol. Surv. Canada. 1969. Vol. 65/68. P. 1-11.
- Richard V., Moreau G.* Utilisation de feuilles de différentes espèces d'arbres (peuplier, aulne, myrique) par la faune benthique dans les eaux oligotrophes du Bouclier Canadien//Hydrobiologia. 1983. Vol. 96. P. 77-89.
- Ricker W.E.* New Canadian Perlidae. 2//Canad. Entomol. 1936. Vol. 67. P. 256-264.
- Ricker W.E.* Stoneflies of Southwestern British Columbia//Indiana Univ. Publ. Sci. Ser. 1943. Vol. 12. P. 1-145.
- Ricker W.E.* Some evolutionary trends in Plecoptera//Proc. Indiana Acad. Sci. 1950. Vol. 59. P. 197-209.
- Riek E.F.* A re-examination of the Upper Tertiary mayflies described by Etheridge and Olliff from the Vegetable Creek Tin-field// - Rec. Austral. Mus. 1954a. Vol. 23. P. 159-160.
- Riek E.F.* Further Triassic insects from Brockvale, N.S.W. (orders Orthoptera, Saltatoria, Protorthoptera and Perlaria)//Rec. Austral. Mus. 1954b. Vol. 23. P. 161-168.
- Riek E.F.* Fossil insects from the Triassic beds at Mt. Crosby, Queensland//Austral. J. Zool. 1955. Vol. 3, N 4. P. 654-691.
- Riek E.F.* A re-examination of the Mecopteroïd and Orthopteroïd fossils (Insecta) from the Triassic Beds at Denmark Hill, Queensland, with description of further specimens//Ibid. 1956. Vol. 4, N 1. P. 98-110.
- Riek E.F.* Fossil history//The insects of Australia. Melbourne: Univ. press, 1970. P. 168-186.
- Riek E.F.* Fossil insects from the Upper Permian of Natal, South Africa//Ann. Natal Mus. 1973. Vol. 21, N 3. P. 513-532.
- Riek E.F.* New Upper Permian insects from Natal, South Africa//Ann. Natal Mus. 1976a. Vol. 22, N 3. P. 755-789.
- Riek E.F.* A new collection of insects from the Upper Triassic of South Africa//Ibid. 1976b. Vol. 22, N 3. P. 791-820.
- Schoenemund E.* Beiträge zur Biologie der Plecopterenlarven mit besonderer Berücksichtigung der Atmung//Arch. Hydrobiol. 1924. Bd. 15. S. 339-369.
- Schwoerbel J.* Einführung in die Limnologie. Jena, 1971. 191 S.
- Sephton D.H., Hynes H.B.N.* Food and mouthpart morphology of the nymphs of several Australian Plecoptera//Austral. J. Mar. and Freshwater Res. 1983. Vol. 34. P. 893-908.
- Sharov A.G.* The origin of the order Plecoptera//Verh. XI Inter. Kongr. Entomol. Wien, 17-25 Aug. 1960. Wien, 1961. Bd. 1. S. 296-298.
- Sheldon A.L.* Comparative ecology of Arcynopteryx and Diura (Plecoptera) in a California stream//Arch. Hydrobiol. 1972. Bd. 69. S. 521-546.
- Shepard W.D., Stewart K.W.* Comparative study of nymphal gills in North American stonefly (Plecoptera) genera and a new, proposed paradigm of Plecoptera gill evolution//Miscell. Publ. Entomol. Soc. Amer. 1983. Vol. 13, N 55. P. 1-57.
- Stark B.P.* Notes on Oconoperla (Plecoptera: Perlodidae)//Entomol. News. 1985. Vol. 96, N 4. P. 151-155.
- Théobald N.* Les insectes fossiles des terrains oligocènes de France. Nancy, 1937. 473 p.
- Tillyard R.J.* A new classification of the order Perlaria//Canad. Entomol. 1921. Vol. 53. P. 35-43.
- Tillyard R.J.* Kansas Permian insects. Pt 10. The new order Protoperlaria: A study of the typical genus Lemmatophora Sellards//Amer. J. Sci. 1928. Vol. 16. P. 185-220.
- Tillyard R.J.* Upper Permian insects of New South Wales. IV: The order Odonata//Proc. Linn. Soc. N.S.W. 1935a. Vol. 60, N 5/6. P. 374-384.
- Tillyard R.J.* Upper Permian insects of New South Wales. V: The order Perlaria or stone-flies//Ibid. 1935b. Vol. 60, N 5/6. P. 385-391.
- Walton O.E. (jun.), Reice S.R., Andrews R.W.* The effects of density, sediment particle size and velocity on drift of *Acroneuria abnormis* (Plecoptera)//Oikos. 1977. Vol. 28. P. 291-298.

- Weissberg S. *Mesoleuctra gracilis* Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer//Kosmos (Lwon). 1925. T. 50. S. 114–115.
- Wichard W., Komnick H. Feinstruktureller und histochemischer Nachweis von Chloridzellen bei Steinfliegenlarven. 1: Die coniformen Chloridzellen // Cytobiologie. 1973. Bd. 7. S. 297–314.
- Wichard W., Komnick H. Feinstruktureller und histochemischer Nachweis von Chloridzellen bei Steinfliegenlarven. 2: Die caviformen und bulbiformen Chloridzellen//Ibid. 1974. Bd. 8. S. 297–311.
- Williams D.D., Hynes H.B.N. The occurrence of benthos deep in the substratum of a stream// Freshwater Biol. 1974. N 4. P. 233–256.
- Wilson M.V.H. Paleogene insect faunas of Western North America//Quaest. entomol. 1978. Vol. 14. P. 13–34.
- Zwick P. Insecta: Plecoptera. Phylogenetisches System und Katalog//Das Tierreich. B., 1973. Bd. 94. 465 S.
- Zwick P. 6. Überordnung Plecopteroidea (Perloidea) mit der einzigen Ordnung. 7. Ordnung Plecoptera (Steinfliegen)//Handb. Zool. 1980. Bd. 4(2), N 26. 115 S.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Т а б л и ц а I

- Фиг. 1.** *Perlopsis oppressa* sp. nov.; паратип № 1700/1213, ПИН, имаго (× 2,7); Чекарда, кошелевская свита.
- Фиг. 2.** *Perlopsis calamitosa* sp. nov.; голотип № 1700/1222, ПИН, переднее крыло (× 4,7); Чекарда, кошелевская свита.
- Фиг. 3.** *Tshekardoperla depicta* sp. nov.; голотип № 1700/1263, ПИН, нимфа (× 2,2); Чекарда, кошелевская свита.
- Фиг. 4.** *Sylvoperlodes zhiltzovae* sp. nov.; голотип № 1700/3403, ПИН, нимфа (× 1,7); Чекарда, кошелевская свита.
- Фиг. 5.** *Palaeonemoura altaica* Sharov; экз. № 1197/338, ПИН, переднее крыло (× 5,3); Калтан, кузнецкая свита.
- Фиг. 6.** *Palaeonemoura zwicki* sp. nov.; голотип № 2495/121, ПИН, переднее крыло (× 7,1); Караун-гир-II, акколканская свита.
- Фиг. 7.** *Palaeotaeniopteryx elegans* Sharov; паратип № 600/94, ПИН, заднее крыло (× 11,7); Калтан, кузнецкая свита.
- Фиг. 8.** *Kaltanemoura repentina* sp. nov.; голотип № 1991/1, ПИН, нимфа (× 7,5); Каракан, ерунаковская (?) свита.
- Фиг. 9.** *Rasilopsis irrita* sp. nov.; голотип № 1700/3408, ПИН, имаго (× 4,1); Чекарда, кошелевская свита.
- Фиг. 10.** *Varathronympha victima* sp. nov.; голотип № 1700/1258, ПИН, нимфа (× 4,1); Чекарда, кошелевская свита.

Т а б л и ц а II

- Фиг. 1–4.** *Siberioperla lacunosa* Sinitsh.; 1 – экз. № 3000/815, ПИН, вершина переднего крыла (× 3); 2 – экз. № 3000/836, ПИН, укороченное переднее крыло (× 5,5); 3 – экз. № 3000/811, ПИН, заднее крыло (× 2,5); 4 – голотип № 3000/871, ПИН, нимфа (× 2,2); Новоспасское, ичетуйская свита.
- Фиг. 5–6.** *Siberioperla scobloi* Sinitsh.; 5 – экз. № 3053/418, ПИН, переднее крыло (× 4); 6 – голотип № 3053/394, ПИН, нимфа (× 2,6); Уда, удинская свита.
- Фиг. 7.** *Siberioperla abbreviata* sp. nov.; голотип № 3688/195, ПИН, укороченное переднее крыло (× 3,7); Хоутийн-Хотгор, уланэрэгская свита.
- Фиг. 8.** *Siberioperla undulata* sp. nov.; голотип № 4073/1, ПИН, самка (× 1,7); Тыпкучи, приаргунская (?) серия.
- Фиг. 9.** *Flexoperla recusata* sp. nov.; голотип № 4072/2, ПИН, нимфа (× 4,5); Оловская впадина, укурейская свита.
- Фиг. 10.** *Uroperla daja* sp. nov.; голотип № 3063/725, ПИН, нимфа (× 2,7); Дая, балейская свита.
- Фиг. 11.** *Uroperla lacerata* sp. nov.; экз. № 3965/114, ПИН, вершина брюшка нимфы (× 3,2); Ху-тэл-Хара, цаганцабская свита.

Т а б л и ц а III

- Фиг. 1.** *Platyperla platypoda* Br., Rdtb. Ggib.; экз. № 2372/2, ПИН, нимфа (× 3,7); Усть-Балей, черемховская свита.
- Фиг. 2.** *Platyperla caudiculata* Sinitsh.; голотип № 3183/1 (2), ПИН, нимфа (× 5,3); Терсь, осиново-кая свита.
- Фиг. 3.** *Platyperla conferta* Sinitsh.; голотип № 1255/274, ПИН, нимфа (× 8); Кубеково, итатская свита.
- Фиг. 4.** *Platyperla rigida* sp. nov.; голотип № 718/38, ПИН, нимфа (× 5,3); Тургайская впадина, кушмурунская свита.
- Фиг. 5.** *Platyperla proroga* sp. nov.; голотип № 4026/1, ПИН, нимфа (× 8,2); Дулан-Богд, бахарская свита.

Фиг. 6. *Perlisca aufuga* Sinitsh.; голотип № 2375/66, ПИН, нимфа (×8,6); Усть-Балей, черемховская свита.

Фиг. 7. *Trianguliperla quassa* sp. nov.; голотип № 3965/101 (102), ПИН, нимфа (×3,8); Хутэл-Хара, цаганцабская свита.

Фиг. 8. *Pectinoperla notabilis* sp. nov.; голотип № 3795/1132, ПИН, фрагмент груди с укороченным передним крылом (×7); Шевья, укурейская свита.

Фиг. 9. *Savina laeta* sp. nov.; голотип № 1858/44, ПИН, нимфа (×5,8); Савина, балейская свита.

Т а б л и ц а IV

Фиг. 1. *Perlitodes aenigmaticus* sp. nov.; голотип № 3063/613, ПИН, нимфа (×1,7); Дая, балейская свита.

Фиг. 2. *Mesoleuctra gracilis* Br., Rdtb., Gglb.; экз. № 515/76, ПИН, нимфа (×2,9); Усть-Балей, черемховская свита.

Фиг. 3. *Mesoleuctra brachypoda* sp. nov.; голотип № 2031/22, ПИН, нимфа (×4); Мадыген, мадыгенская свита.

Фиг. 4. *Mesoleuctra quadrata* sp. nov.; голотип № 2068/30, ПИН, нимфа (×4,7); Шураб-II, согульская свита.

Фиг. 5. *Mesoleuctra exserta* sp. nov.; голотип № 2068/20, ПИН, нимфа (×3,2); Шураб-II, согульская свита.

Фиг. 6. *Mesoleuctra tibialis* Sinitsh.; голотип № 2990/3, ПИН, нимфа (×1,6); Черемза, осиновская свита.

Фиг. 7. *Mesoleuctra gigantea* Sinitsh.; голотип № 1391/2, ПИН, нимфа (×1,7); Караганда, дубовская свита.

Фиг. 8. *Mesoleuctroides saturatus* Sinitsh.; экз. № 3000/846, ПИН, нимфа (×3,4); Новоспасское, ичетуйская свита.

Т а б л и ц а V

Фиг. 1. *Perlariopsis stipitata* Sinitsh.; голотип № 3000/812, ПИН, имаго (×6,6); Новоспасское, ичетуйская свита.

Фиг. 2. *Perlariopsis basalis* sp. nov.; голотип № 3638/188, ПИН, имаго (×8,3); Хоутийн-Хотгор, уланэрэгская свита.

Фиг. 3. *Perlariopsis martynovi* sp. nov.; голотип № 2997/287, ПИН, имаго (×6,5); Каратау, карабастауская свита.

Фиг. 4. *Dicronemoura turanica* (Mart.); голотип № 1059/26, ПИН, переднее крыло (×5,6); Кызыл-Кия, нижняя юра.

Фиг. 5. *Dicronemoura dira* sp. nov.; голотип № 2069/1909, ПИН, переднее крыло (×7,4); Джайляучо, мадыгенская свита.

Фиг. 6. *Dicronemoura declinata* sp. nov.; голотип № 2240/3489, ПИН, переднее крыло (×8,4); Джайляучо, мадыгенская свита.

Фиг. 7. *Karanemoura abrupta* sp. nov.; голотип № 2384/2367, ПИН, переднее крыло (×4,5); Каратау, карабастауская свита.

Фиг. 8. *Karanemoura distalis* sp. nov.; голотип № 371/1804, ПИН, переднее крыло (×5,2); Согюты, джильская свита.

Т а б л и ц а VI

Фиг. 1. *Mogzonoperla truncata* Sinitsh.; голотип № 3084/40, ПИН, нимфа (×8,6); Могзон, удинская свита.

Фиг. 2. *Mesotaeniopteryx splendida* Mart.; голотип № 1057/7, ПИН, переднее крыло (×3,7); Шураб-II, согульская свита.

Фиг. 3. *Mesotaeniopteryx semisessilis* Sinitsh.; голотип № 1487/81, ПИН, переднее крыло (×4,4); Ия, черемховская свита.

Фиг. 4. *Mesotaeniopteryx sinitssae* sp. nov.; голотип № 3791/1227, ПИН, переднее крыло (×5,5); Бахар, бахарская свита.

Фиг. 5. *Tritaniopsis brevicaulis* sp. nov.; голотип № 2555/1013, ПИН, переднее крыло (×6,8); Джайляучо, мадыгенская свита.

Фиг. 6. *Tritaniella perlonga* sp. nov.; голотип № 2344/516, ПИН, переднее крыло (×5,3); Джайляучо, мадыгенская свита.

Фиг. 7. *Cristonemoura porrecta* sp. nov.; голотип № 2240/2209, ПИН, переднее крыло (×3,1); Джайляучо, мадыгенская свита.

Фиг. 8. *Spinoperla spinosa* Sinitsh.; голотип № 3000/843, ПИН, нимфа (×3); Новоспасское, ичетуйская свита.

Т а б л и ц а VII

Фиг. 1. *Ascretonemoura grata* sp. nov.; голотип № 1989/3630, ПИН, переднее и заднее крылья (x5,5); Байса, зазинская свита.

Фиг. 2–3. *Valeopterux orthoclada* Sinitsh.; 2 – экз. № 2386/136, ПИН, самец (x7,7); 3 – экз. № 2245/164, ПИН, нимфа (x6,3); Черный Этап-I, черемховская свита.

Фиг. 4. *Valeopterux urocornis* sp. nov.; голотип № 4025/4, ПИН, нимфа (x7,7); Холбо-Хонгор, уланэрэгская свита.

Фиг. 5. *Udopterux complicata* Sinitsch.; голотип № 3053/401, ПИН, имаго (x7,2); Уда, удинская свита.

Фиг. 6–7. *Plutopterux beata* Sinitsh.; 6 – экз. № 4023/9, ПИН, имаго (x4,9); 7 – экз. № 4023/388, ПИН, нимфа, (x6,8); Баян-Тэг, средняя юра.

Фиг. 8. *Plutopterux ropovi* Sinitsh.; голотип № 1255/480, ПИН, имаго (x6,1); Кубеково, итатская свита.

Т а б л и ц а VIII

Фиг. 1. *Vaissoleuctra sparsa* sp. nov.; голотип № 1989/3275, ПИН, имаго (x6,5); Байса, зазинская свита.

Фиг. 2. *Positopterux dubia* sp. nov.; голотип № 2372/41, ПИН, имаго (x8,3); Дая, балейская свита.

Фиг. 3. *Gurvanopterux effeta* Sinitsh.; голотип № 3149/507, ПИН, имаго (x4,1); Гурван-Эрэний-Нуру, гурванэрэнская свита.

Фиг. 4. *Gurvanopterux impleta* Sinitsh.; голотип № 3149/506, ПИН, имаго (x3,5); Гурван-Эрэний-Нура, гурванэрэнская свита.

Фиг. 5. *Lycoleuctra lupina* sp. nov.; голотип № 4043/3, ПИН, нимфа (x5,7); Волчя, балейская свита.

Фиг. 6. *Nemourisca diligens* sp. nov.; голотип № 3063/726, ПИН, нимфа (x8,4); Дая, балейская свита.

Фиг. 7. *Dipsoperla serpentis* sp. nov.; голотип № 3015/1247, ПИН, нимфа (x9,4); Унда, балейская свита.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- abbreviata* 10, 24, 87, 100, 107
abdominalis 74
abrupta 9, 62, 100
acaulis 6, 60, 100
acaulis 6, 60, 100
Accretonemoura 10, 11, 72, 116, 128
admissa 10, 35, 100
aenigmaticus 10, 45, 89, 99, 107
aequalis 6, 39, 100, 107
affinis 80
altaica 5, 46, 100
altera 7, 74, 100, 107
angulata 6, 22, 100, 107
Antarctoperlaria 119
antiqua 83
appropinquata 10, 64, 100
Archaeobehningia 91
Arctoperlaria 119
argentinarum 20, 100
aufuga 8, 39, 87, 100, 107
Austroperlidae 102, 120
avicularis 96
avulsa 5, 19, 100

Baikaloperla 95
Baissoleuctra 10, 76, 116, 128
Baleopterygidae 7-10, 74, 87, 98, 103, 116, 123, 129
Baleopteryx 7, 8, 10, 74, 87, 116, 127
Barathronympha 6, 83, 89, 98, 103, 106, 115
basalis 10, 56, 100
beata 9, 76, 87, 92, 94, 100, 107
Berekia 6, 41, 103, 119, 127
binerva 6, 70, 100
Blattoidea 111
brachypoda 6, 54, 100
Brachyptera 78, 103
brevicaulis 6, 66, 100
brevis 9, 63, 100
bukukunica 7, 22, 87, 99, 107

calamitosa 6, 13, 100
Camptero-phlebiidae 97
Capnia 95, 117
Capniidae 107, 111, 117
caudiculata 8, 33, 100
Chalcorychus 85
Chaoboridae 92
chengdeensis 73, 100
Chloroperlidae 10, 35, 107, 124, 129
Chloroperloides 8, 38, 103, 105, 120

ciliata 78, 100
cinerea 96
clara (*Euxenoperla*) 20, 100
clara (*Palaeonemoura*) 5, 46, 100
complexus 86
complicata 8, 76, 96, 100, 107
conferta 7, 33, 95, 100, 101
constricta 6, 71, 100
Coptoclava 95
Cristonemoura 6, 70, 115, 127
culleni 86
curta 86

daja 10, 11, 28, 99, 107, 111
declinata 6, 62, 100
dependens 6, 67, 100
depicta 6, 30, 100
depravata 5, 48, 100
derosa 5, 47, 100
desiliens 10, 63, 100
Diadozoarium 85
Diamphipnoidea 106, 120, 125
Dicronemoura 6, 8, 9, 59, 88
diligens 10, 80, 96, 99, 107
Dinosamarura 110
Dipsoperla 10, 35, 103, 105
dira 6, 60, 100
distalis 9, 63, 100
divaricata 9, 63, 100
dubia 10, 78, 100

edmundsi 91
effeta 11, 77, 100
elegans (*Hypoperla*) 85
elegans (*Palaeotaeniopteryx*) 5, 47, 100, 107
elongata (*Mesotaeniopteryx*) 9, 65, 100
elongata (*Taeniopteryx*) 78, 100
Eoperlites 85
Epeoromimus 102
Ephemera 86
Ephemeropsis 86, 95
Euhognatha 121
Eustheniidae 21, 103, 106, 108, 120, 123, 126
Eusthenioidea 120
Euxenoperla 19, 20
Euxenoperlella 20
Euxenoperlidae 19, 103, 123, 126
exacta 5, 15, 100
expansa 9, 76, 100
expulsa 6, 30, 100
exserta 9, 53, 100
exuperata 5, 18, 100

- fidelis 9, 56, 100
 filicornis 6, 13, 100
 Flexoperla 10, 11, 26, 93, 105, 129
 flexuosa 11, 26, 87, 99, 107
 Fluminiperla 85, 103
 Fritaniopsis 6, 9, 66, 115
 fusiformis 8, 38, 98, 100, 107

 Geraridae 111
 gigantea 8, 9, 53, 100
 Gondwanoperlidium 20, 21, 127
 grabaui 86, 88, 103
 gracilis (Leuctra) 81
 gracilis (Mesoleuctra) 7, 8, 9, 52, 91, 100
 gracilis (Permoleuctropsis) 5, 16, 100
 grata 10, 72, 100
 gravis 9, 56, 100
 Gripopterygidae 107, 109, 111, 124
 Gripopterygomorpha 19, 110, 113, 119
 Gripopterygoidea 120
 Grylloblattida 85
 Gurvanopteryx 11, 77, 99

 hastis 85, 100, 107
 Hypoperla 85
 Hypoperlida 85
 Hypoperlidae 85
 Hypoperlopsis 85
 impleta 11, 77, 100, 110
 inflata 9, 66, 100
 innoxia 6, 40, 100, 107
 irinae 10, 77, 100
 irrita 6, 52, 89, 100
 Ischoneuridae 111
 Isoperla 37

 jacquesi 20, 100
 jewetti 83, 100

 Kaltanemoura 5, 47, 87, 93, 96, 109
 kaltanica 5, 47, 87, 100
 Kaptsheranga 7, 84, 93, 103, 109
 karabonensis 10, 28, 100, 107
 Karanemoura 9, 10, 62, 116
 Kargaloperla 5, 18, 19
 kingi 33, 100
 klapaleki 9, 65, 100
 kovalevi 7, 76, 100

 lacerata 11, 28, 99, 107
 lacunosa 7, 8, 22, 87, 91, 99, 107, 109
 lacustra 95
 laeta 10, 43, 99, 107
 Laspeyressidae 111
 lata 80
 latus 9, 55, 94, 100
 Lemmatophoridae 112
 Leuctra 81
 Leuctridae 10, 81, 85, 103, 107, 111, 124, 129
 linearis 81
 Litobrancha 91
 longipes 10, 24, 99, 107
 luanpingensis 73, 100
 lupina 10, 81, 96, 99, 107
 Lycoleuctra 10, 81, 105, 129

 maaki 8, 73, 100
 Marciperla 86
 martynovae 8, 60, 100
 martynovi 9, 58, 100
 mediana 9, 57, 100
 Megaleuctra 83, 124
 mendozense 21, 100
 mera 6, 68, 100
 Mesobaetis 88, 102
 Mesogenesis 91
 Mesoleuctra 6, 8, 9, 52, 87, 88, 93, 127
 Mesoleuctridae 6, 7, 8, 9, 52, 88, 101, 105, 108, 118, 123, 128
 Mesoleuctroides 7, 9, 55, 88, 93, 127
 Mesonemura 8, 73, 85
 Mesonotoperla 85
 Mesotaeniopteryx 7, 9, 10, 65, 88, 116
 meyeri 6, 38, 100, 107, 119
 minuscula 82
 Mogzonoperla 7, 73, 117
 multus 8, 38, 98, 100, 107

 Narkemidae 112, 113
 Narkemina 112
 neavei 83, 100
 neglecta 6, 41, 100, 107
 Nemoura 11, 80
 Nemouridae 10, 79, 103, 107, 124, 129
 Nemourina 45, 87, 110, 113
 Nemourisca 10, 79, 105, 129
 Nemuropsis 86
 notabilis 11, 42, 89, 100, 111
 Notonemouridae 118

 ocularis 80, 100
 Ohionympha 50, 109
 oliveri 20, 100
 oppressa 6, 13, 100
 orbiculata 9, 39, 94, 100, 107
 orthoclada 8, 74, 87, 100, 107
 Osmylitidae 86
 ovalis 6, 22, 100, 107

 pachypus 85
 palaeartica 91
 Palaeonemoura 5, 45
 Palaeonemouridae 5, 6, 45, 102, 115, 123
 Palaeoniscidae 110
 Palaeoperla 5, 15, 93
 Palaeoperlidae 5, 6, 15, 103, 112, 132
 Palaeopteron 86
 Palaeotaeniopteryx 5, 46, 87, 93
 paradoxus 85
 Paraplecoptera 85
 pectinata 6, 69, 100
 Pectinoperla 11, 41, 89, 103, 129
 peipiaoensis (Mesoleuctra) 53, 100
 peipiaoensis (Perlariopsis) 55, 88, 100
 Peltoperlidae 107, 125
 perfracta 5, 15, 100
 Perla 37
 Perlariopseidae 6–11, 55, 90, 98, 102, 108, 115, 123, 129
 Perlariopsis 7–10, 55, 59, 88, 116
 Perlidae 37, 103, 106

- Perlina 11, 19, 87, 112
 Perlisca 8, 38, 103, 120
 Perlitodes 10, 43, 89, 103, 120, 129
 Perlodes 37
 Perلودidae 37, 85, 103, 104, 106
 Perlomimus 8, 38, 103, 119
 Perlomorpha 29, 110, 119
 perlonga 6, 68, 100
 Perlopeidae 6, 12, 98, 103, 113
 Perlopeina 11, 12, 87, 112
 Perlopsis 6, 12, 89
 permianum 21, 100, 126
 Permoleuctropsis 5, 16
 Permopleoptera 12
 petersae 91
 picteti 81
 Platyperla 6-10, 33, 35, 87, 93, 102, 109, 127
 Platyperlidae 6-10, 33, 101, 105, 108, 120, 123, 128
 platypoda 6, 8, 9, 33, 91, 100
 Plutopteryx 7, 9, 76, 93, 116, 128
 popovi 7, 76, 100
 porrecta (Cristonemoura) 6, 70, 100
 porrecta (Kaptsheranga) 7, 84, 99
 Positopteryx 10, 78, 129
 prisca (Palaeoperla) 5, 15, 100
 prisca (Perla) 37
 priscula 82
 Proameletus-Sinitsia 129
 propera 9, 35, 100
 Properla 6, 17, 112
 Protorthoptera 85
 Pseudoperla 86
 Pteronarcyidae 102, 107, 120
 puncticollis 80

 quadrata 9, 53, 100
 quassa 11, 39, 99, 101, 107

 radiata 11, 72, 100
 Ramonemoura 6, 70, 127
 Rasilopsis 6, 52, 89
 Rectonemoura 73
 recusata 10, 26, 100, 107
 remota 6, 67, 100
 repentina 5, 49, 100
 resinatus 37, 100
 Ricaniidae 85
 rigida 9, 33, 100

 Samarura 110
 saturatus 7, 55, 91, 99, 109
 Savina 10, 43, 103, 120, 129
 schmidti 78, 100, 102
 schopfi 50, 100
 scobloi 7, 8, 22, 87, 100, 107
 Scopuridae 111, 121, 125
 semisessilis 7, 65, 100
 serpentis 10, 36, 96, 99, 107
 shanwangensis 86
 sharovi 5, 49, 87, 100

 Siberioperla 6-8, 10, 22, 90, 93, 102, 107, 111, 127
 Siberioperlidae 6-8, 10, 22, 90, 101, 107, 120, 123
 sibirica 88
 similis 20, 100
 simplex 19, 100
 sinitsae 9, 65, 100
 Sinonemoura 86, 88
 Sinoperla 74
 Sinotaeniopteryx 73
 sinuata 85
 Spanioderidae 111
 sparsa 10, 77, 100
 Spinoperla 7, 72, 103
 spinosa 7, 72, 98, 100, 102, 107
 splendens 85
 splendida 9, 65, 100
 squarrosa 6, 31, 100
 Stenoperlidium 21, 85, 103, 120, 126
 stipitata 7, 8, 100
 succinica 37
 Sylvoperlodes 6, 32
 synneura 6, 69, 100

 Taeniopterygidae 10, 11, 77, 102, 107, 115, 124, 129
 Taeniopteryx 78
 tenius 86
 terna 10, 58, 100
 tibialis 8, 53, 100
 Trianguluperla 6, 9, 11, 39, 93, 109, 119, 127
 triassicum 21, 100
 Triassoperla 41, 103, 119, 127
 trisetalis 86
 Tritaniella 6, 68, 115, 127
 truncata 7, 73, 99
 Tshekardoperla 6, 30, 31, 89
 Tshekardoperlidae 6, 30, 98, 103, 119
 tungussica 6, 17, 100
 Tungussonympha 6, 37, 103
 turanica 9, 60, 100
 turgida 10, 66, 100

 Udopteryx 7, 8, 9, 75, 87, 116
 undulata 8, 25, 87, 99, 107
 Uralonympha 5, 6, 49, 89
 urocornis 10, 74, 94, 99, 107
 Uroperla 10, 11, 27, 28, 93, 129

 varica 6, 50, 89, 100, 107
 victima 6, 83, 100, 106, 108
 vorkutica 5, 50, 100, 109

 welchiae 85

 yongrenensis 41, 100, 107
 yujiagouensis 73, 100

 zhiltzovae 6, 32, 100
 zwicki 5, 46, 87, 100

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Список местонахождений ископаемых веснянок на территории СССР и Монголии	5
Таксономический обзор ископаемых веснянок	11
Развитие ископаемых веснянок и проблема сопоставления нимф и имаго	86
Особенности тафономии ископаемых веснянок	89
Экология ископаемых веснянок	93
Биотопическая приуроченность	93
Питание нимф	101
Дыхание нимф	103
Связь нимф с типами субстрата	104
Связь нимф со скоростью течения	105
Морфоэкологические типы нимф веснянок	106
Некоторые аспекты синэкологии	109
Некоторые особенности биологии имаго	110
Происхождение и филогения веснянок	111
Географическое распространение ископаемых веснянок в прошлом	122
Стратиграфическое значение ископаемых веснянок	126
Литература	130
Объяснения к таблицам	137
Указатель латинских названий	140

**Нина Дмитриевна
Синиченкова**

**ИСТОРИЧЕСКОЕ
РАЗВИТИЕ
ВЕСНЯНОК**

Том 221

*Утверждено к печати
Палеонтологическим институтом
Академии наук СССР*

Редактор издательства
Д.В. Петрова

Технический редактор
Г.А. Фетисова

Корректор
З.Д. Алексеева

Набор выполнен в издательстве
на наборно-печатающих автоматах

ИБ № 35033

Подписано к печати 16.01.87

Т — 06012. Формат 70 × 100 1/16

Бумажка офсетная № 1. Гарнитура Пресс-Роман

Печать офсетная. Усл.печ.л. 11,7 + 0,7 вкл.

Усл.кр.-отг. 12,6. Уч.-изд.л. 13,6

Тираж 750 экз. Тип. зак. 1136

Цена 2 р. 10 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука" 117864 ГСП-7,
Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12