

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

*На правах рукописи*



**Фелькер Анастасия Сергеевна**

**Систематика и эволюция позднепалеозойских и мезозойских  
стрекоз подотряда *Kennedyina* (*Protozygoptera*+*Archizygoptera*)**

1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата геолого-минералогических наук

Москва – 2022

Работа выполнена на кафедре палеонтологии геологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

**Научные руководители**

**Алексеев Александр Сергеевич**

*доктор геолого-минералогических наук, профессор*

**Василенко Дмитрий Владимирович**

*кандидат биологических наук*

**Официальные оппоненты**

**Наугольных Сергей Владимирович**

*доктор геолого-минералогических наук, профессор РАН, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Геологический институт Российской академии наук», главный научный сотрудник*

**Гоманьков Алексей Владимирович**

*доктор геолого-минералогических наук, старший научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Ботанический институт имени В.Л. Комарова Российской академии наук», ведущий научный сотрудник*

**Прокин Александр Александрович**

*кандидат биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук», ведущий научный сотрудник*

Защита диссертации состоится «23» декабря 2022 г. в 14:30 на заседании диссертационного совета МГУ.016.7 Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы д. 1, МГУ имени М.В.Ломоносова, Геологический факультет, ауд. 415.

E-mail: nvbadulina@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на сайте ИАС «ИСТИНА»: <https://istina.msu.ru/dissertations/506065645/>

Автореферат разослан «\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2022 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета МГУ.016.7,

кандидат геолого-минералогических наук



Ю.А. Гатовский

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследования.** Подотряд *Kennedyina* – довольно большая группа, включающая позднепалеозойских и мезозойских стебельчатокрылых стрекоз таксонов *Protozygoptera* и *Archizygoptera*. Большинство известных находок кеннедин представлено изолированными крыльями, хотя описаны и единичные целые экземпляры. Благодаря сходному жилкованию и форме крыльев, кеннедины являются экологическими аналогами и предшественниками самого многочисленного и распространенного на сегодняшний день подотряда – равнокрылых стрекоз *Zygoptera*. При этом некоторые мезозойские архизигоптеры, а именно семейство *Protomyrmeleontidae*, могут являться прямыми предками зигоптер. До сих пор нет единого мнения о филогенетических отношениях внутри этого подотряда и взаимосвязях *Kennedyina* с другими группами вымерших палеозойских и мезозойских стрекоз – *Meganeurina*, *Ditaxineurina* и *Triadophlebiina*. Актуальность изучения этой группы обусловлена до сих пор не проясненными в полной мере вопросами их филогении и таксономии. Новый и переизученный с учетом современных данных материал по *Kennedyina* дал основания предложить ряд оригинальных решений, способных прояснить филогению, таксономию, географическое распространение и стратиграфическое значение этой группы.

**Степень разработанности темы исследования.** Стрекозы подотряда *Kennedyina* не становились объектом исследования в работах отечественных и зарубежных специалистов. Подотряд *Kennedyina* был установлен Л.Н. Притыкиной в 1989 году для объединения вымерших палеозойских и мезозойских семейств стебельчатокрылых стрекоз, в настоящей работе принимаемых в рамках таксонов *Protozygoptera* и *Archizygoptera* (Притыкина, 1989). Наиболее детальные исследования состава и соотношения составляющих его таксонов были проведены коллективом зарубежных специалистов 10 лет назад (Nel et al., 2012). На сегодняшний день описано 11 семейств, 35 родов и 69 видов (Притыкина, 1981; Nel et al., 2012, 2018; Prokop et al., 2014). Известно строение тела для двух экземпляров (Nel et al., 2012). Различным аспектам изучения пермских и триасовых представителей этой группы посвящено 35 печатных работ.

**Цель и задачи.** *Целью работы* является изучение исторического развития и систематического состава ископаемых стебельчатокрылых стрекоз-кеннедин (*Protozygoptera* + *Archizygoptera*), известных из позднепалеозойских и мезозойских отложений разных регионов мира.

В соответствии с поставленной целью были определены *задачи*:

- изучить и охарактеризовать состав представителей подотряда *Kennedyina*;
- описать новый доступный материал из местонахождений России и Киргизии;

– основываясь на морфологических данных, обосновать преобразование основных крыловых структур у разных представителей подотряда;

– определить основные направления эволюции стебельчатокрылых стрекоз, а также филогенетические отношения между таксонами внутри подотряда *Kennedyina*;

– описать основные пермские комплексы стрекоз на территории ВЕП.

**Фактический материал и методы исследования.** Материалом для написания настоящей работы послужили 105 отпечатков ископаемых стебельчатокрылых стрекоз, хранящихся в лаборатории артропод Палеонтологического института РАН и Государственном Геологическом Музее им. В.И. Вернадского РАН и любезно предоставленных для изучения научными коллективами этих организаций. Изученный материал представлен 99 экземплярами крыльев и 6 отпечатками почти целых стрекоз из 10 пермских и 2 триасовых местонахождений. Этот материал был собран в ходе многочисленных палеонтологических и геологических экспедиций, проходивших в период с 1928 г. (Тихие Горы; коллектор: А.В. Мартынов) по 2021 г. (Исады; коллекторы: М.А. Чемакос и Л.К. Кунин), в 2015–2021 гг. с участием автора.

В ходе изучения экземпляры были сфотографированы и детально прорисованы. По полученным прорисовкам была проведена интерпретация жилкования и определение ископаемого материала.

**Достоверность полученных результатов** достигается детальным изучением ископаемого материала, сравнением его с типовыми экземплярами позднепалеозойских и мезозойских стрекоз, а также использованием современных методик исследования наряду с общепринятыми принципами интерпретации жилкования крыльев и строения тела.

**Личный вклад автора.** Автором систематизированы и описаны все доступные позднепалеозойские и мезозойские стебельчатокрылые стрекозы. Описан новый материал из пермских отложений ВЕП, включающий как изолированные крылья, так и экземпляры с сохранившимися структурами тела. В период с 2015 по 2021 гг. посещены многие местонахождения ВЕП, откуда известны объекты настоящего исследования и собрана значительная часть материала. Весь цикл исследования, в том числе с использованием современных методик (сканирующий электронный микроскоп), проведен лично автором. С учетом полученных данных разработана новая филогенетическая схема для стрекоз позднего палеозоя – раннего мезозоя. Изучено распределение ископаемых стрекоз в пермских отложениях ВЕП и описаны комплексы, характеризующие отдельные стратиграфические уровни в ее пределах.

**Научная новизна.** Изучен ранее не описанный материал из пермских и триасовых отложений ВЕП, Сибири и Средней Азии. Описаны новые для науки таксоны пермских стебельчатокрылых стрекоз подотряда *Kennedyina*: 2 семейства, 5 родов и 23 вида. Впервые

определен таксономический и количественный состав фаун стрекоз из пермских отложений ВЕП. Обнаружены новые морфологические признаки подотряда *Kennedyina*, подтверждающие ранее предложенное выделение *Archizyoptera*. Выявлены особенности протозигоптер семейства *Permagrionidae*, позволяющие обосновать их филогенетическое сближение с мезозойскими *Triadophlebiina*. Для ВЕП впервые предложено выделение шести комплексов по соотношению пермских и триасовых стрекоз, которые могут служить для дополнительной стратиграфической характеристики отложений указанного региона.

**Теоретическая и практическая значимость.** Отдельные семейства пермских стебельчатокрылых стрекоз (*Permagrionidae*, *Voltzialestidae*) могут иметь стратиграфическое значение в пределах Восточно-Европейской платформы. Полученные результаты могут быть использованы при реконструкции филогении подотряда и эволюции отдельных его семейств. Наличие переходных форм между протозигоптерами семейства *Permagrionidae* и триасовыми *Triadophlebiina* позволяет более подробно рассмотреть историю развития вымерших стрекоз позднего палеозоя и мезозоя. Новые сведения о морфологии прото- и архизигоптер могут быть использованы для дальнейшего определения направления филогенетического развития стебельчатокрылых стрекоз позднего палеозоя (*Permagrionidae*, *Archizyoptera*) и мезозоя (*Triadophlebiina*). Выделенные 6 комплексов стрекоз найдут свое использование при уточнении региональной стратиграфической схемы пермских отложений ВЕП, используемой при региональных геологических работах.

#### **Основные защищаемые положения:**

1. Стебельчатокрылые стрекозы подотряда *Kennedyina* из пермских отложений ВЕП и среднего-верхнего триаса Киргизии представлены 8 семействами (из них новые *Progoneuridae* и *Engellestidae*), 21 родом (из них 5 новых: *Triadolestes*, *Progophlebia*, *Issadoneura*, *Prototerskeja* и *Permosticta*) и 44 видами (23 новых).

2. Ревизия позднепалеозойских и раннемезозойских стебельчатокрылых стрекоз позволила обосновать отнесение надсемейства *Protomyrmeleontoidea*, а также семейств *Batkeniidae*, *Kennedyidae*, *Permepallagidae*, *Kaltanoneuridae*, *Luseiidae*, *Oboraneuridae*, *Progoneuridae* fam. nov., и *Engellestidae* fam. nov. к инфраотряду *Archizyoptera*. Семейство *Permagrionidae* не входит в состав *Archizyoptera* и по особенностям строения узелка и заднего края крыла сближается скорее с триасовыми *Triadophlebiina*, чем с типичными мезозойскими архизигоптерами *Protomyrmeleontidae*. *Protozyoptera*, как и весь подотряд *Kennedyina*, является парафилетической группой.

3. В пермских отложениях ВЕП выделены шесть частично несмыкающихся комплексов, установленных по соотношению четырех подотрядов стрекоз. Каждый комплекс известен в одном-трех местонахождениях и назван по присутствию наиболее характерных и

распространенных форм: *Engellestes* (верхнекунгурский подъярус), *Petrotypus* (уфимский ярус), *Permaeschna* (нижнеказанский подъярус), *Sushkinia – Solikamptilon* (верхнеказанский подъярус), *Kargalotypus* (уржумский ярус) и *Permosticta* (верхнесеверодвинский подъярус). По мере накопления материала эти комплексы могут стать основой для выделения стратиграфических подразделений в ранге слоев с фауной.

4. Позднепермский (северодвинский) комплекс стрекоз из местонахождения Исады отличается от более древних преобладанием продвинутых форм, весьма сходных с родами, ранее известными только из триасовых отложений. Таким образом фауна стрекоз приобретает триасовый облик уже в северодвинском веке пермского периода.

**Публикации и апробация работы.** Материалы диссертационной работы опубликованы в 11 работах, основополагающий вклад принадлежит соискателю: 4 статьи в рецензируемых научных изданиях, индексируемых в базах данных WoS, Scopus, RSCI и рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности 1.6.2 – «Палеонтология и стратиграфия» и 7 иных публикаций в сборниках материалов совещаний и тезисов докладов.

Результаты диссертационной работы представлены на четырех научных конференциях: Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2015; 2017) и «Палеострат: Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН» (Москва, 2019, 2020).

**Структура и объем работы.** Диссертационная работа состоит из введения, шести глав, заключения, списка литературы и приложения. Список литературы содержит 203 наименования, из них 146 на иностранных языках. Приложения состоят из 2 разделов и семи фототаблиц. В работе 95 текстовых рисунков, 5 таблиц. Общий объем работы составляет 284 страницы.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность научным руководителям А.С. Алексееву (кафедра палеонтологии геологического факультета МГУ) за безграничное терпение, конструктивную критику и помощь в написании работы и Д.В. Василенко (лаборатория артропод ПИН РАН) за консультации в изучении ископаемых стрекоз, обсуждение наиболее трудных вопросов, возникших в процессе работы, и возможность участвовать в полевых работах. Автор безмерно благодарен всему коллективу лаборатории артропод ПИН РАН – А.П. Расницыну, И.Д. Сукачевой, С.А. Кузьминой, Н.Д. Синиченковой, В.Ю. Дмитриеву, Е.Д. Лукашевич, Д.С. Аристову, А.Г. Пономаренко, А.В. Храмову, Е.В. Яну, О.В. Рыжковой, Д.С. Копылову, О.Д. Стрельниковой за поддержку и наставления. Особую благодарность автор хочет выразить Д.Е. Щербакову за ценные замечания, А.С. Башкуеву за поиск и помощь в обработке материала, Р.А. Ракитову за содействие в работе на сканирующем микроскопе и М.М. Тарасенковой за сопереживание и внимание. Автор искренне признателен В.В. Силантьеву, В.В. Жариновой и М.Н. Уразаевой (кафедра палеонтологии и стратиграфии КФУ) за совместные полевые выезды,

практические советы и обсуждение вопросов, связанных с геологией Кузбасса; М.А. Наумчевой и Н.Г. Зверькову за консультации по множеству технических и научных вопросов; И.А. Стародубцевой и всему коллективу ГГМ им. Вернадского за возможность изучения экземпляров, хранящихся в их коллекциях; коллективу кафедры палеонтологии МГУ, в составе И.С. Барскова, А.В. Лопатина, Ю.А. Гатовского, Л.И. Кононовой, В.М. Назаровой, Е.Л. Зайцевой, Е.Л. Суминой, Т.В. Кузнецовой, О.А. Орловой, Ю.И. Ростовцевой, Д.А. Мамонтова и других сотрудников за всестороннюю помощь во всех возникавших в процессе работы и многолетнего обучения вопросах, а также студентам кафедры М.М. Чемакос и Л.К. Кунину за успешные поиски важного ископаемого материала. Автор благодарит В.К. Голубева, В.В. Буланова, Е.В. Карасева, Е.И. Бояринову, Ю.А. Сучкову, М.П. Арефьева и А.В. Ульяхина за возможность участия в совместных экспедициях. Отдельную благодарность автор выражает своей семье и друзьям за постоянную заботу и терпение.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В главе подробно описан материал, на основании которого выполнена работа, указаны местонахождения, годы сбора и коллекторы. Изучение и описание материала проводилось в лаборатории артропод Палеонтологического института РАН. Исследование жилкования крыльев проводилось с помощью стереомикроскопа Olympus SZX10. Фотографирование экземпляров произведено фотокамерой Leica DFC425 со стереомикроскопом Leica M165C. Проблемные участки жилкования отдельных крыльев из коллекций 117, 2240, 2785, 3353, 3550 и 3840 изучены с помощью сканирующего электронного микроскопа TESCAN VEGA 3. По полученным изображениям проводилась прорисовка видимого жилкования в графическом редакторе Adobe Photoshop CS6.

Интерпретация рисунков основана на комбинированной схеме жилкования, объединяющей традиционную схему Р. Тильярда, с дополнением ряда элементов по Л.Н. Притыкиной (Притыкина, 1968, 1981) и А. Нэлю и Г. Бехли (Nel et al., 1993; Vechly, 1995). Аббревиатуры жилок расшифрованы в работе (рис. 1).

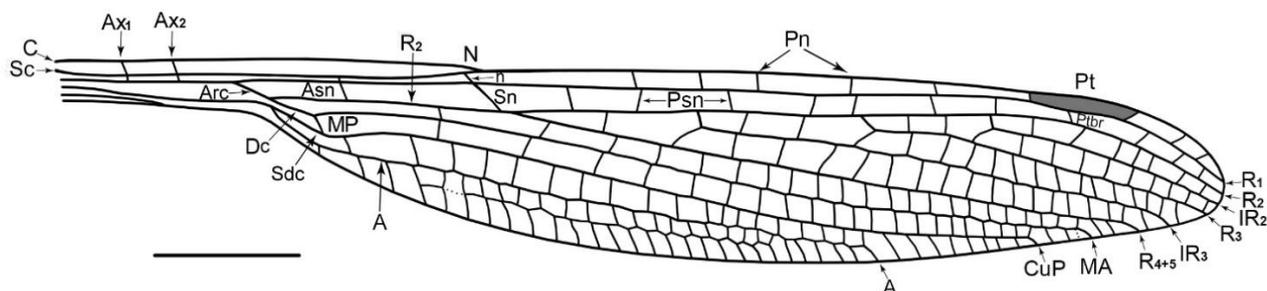


Рис. 1. Принятая в работе схема жилкования крыльев стрекоз на примере *Epilestes rasnitsyni* Felker et Vasilenko, 2021 (Felker, Vasilenko, 2021).

Морфология тела ископаемых стрекоз изучена в соответствии с работами А. Нэля и Д. Хуана с соавторами (Huang et al., 2010; Nel et al., 2012). Углы, определяющие скошенность груди, были рассчитаны в соответствии с традиционной методикой, предложенной Нидхемом и Энтони (Needham, Anthony, 1903; рис. 2) и сравнивались с углами, указанными в этой работе для разных семейств стрекоз.

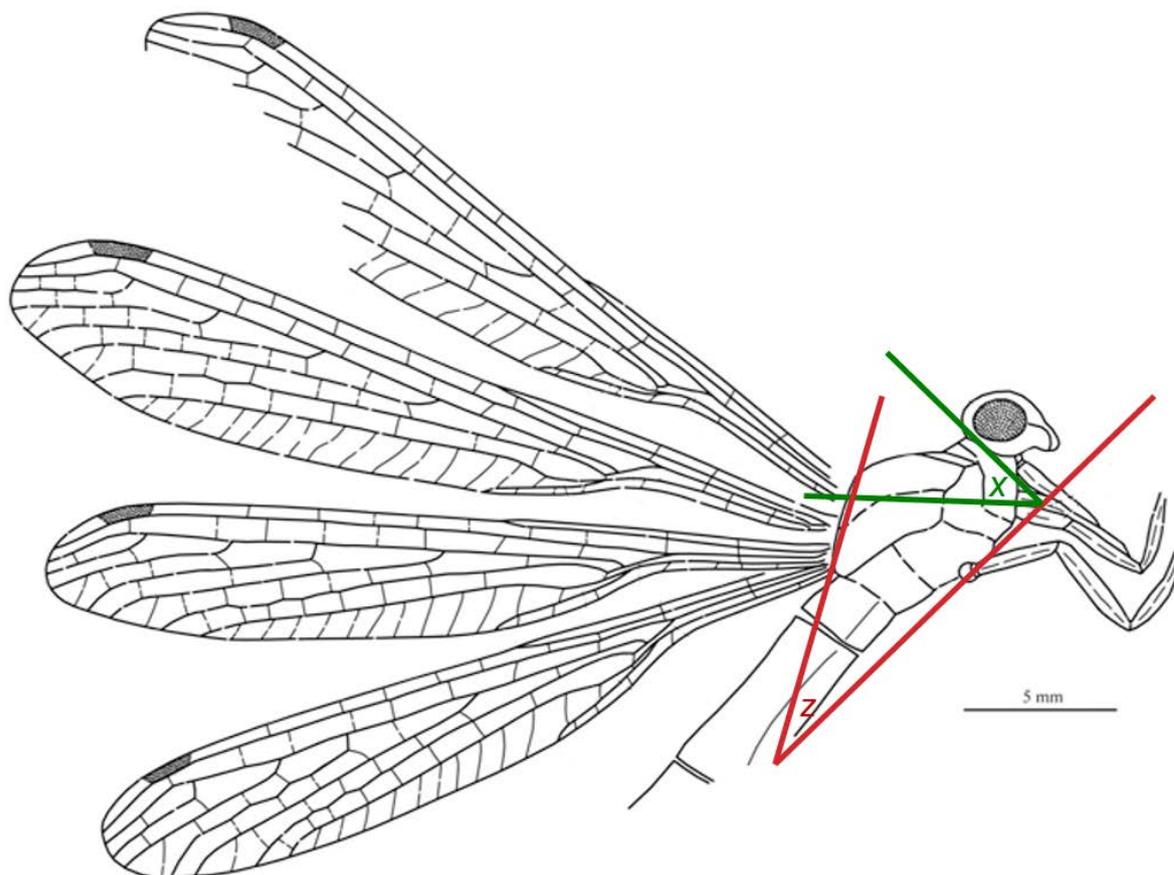


Рис. 2. Углы, определяющие скошенность груди:  $\angle x$  – между перпендикуляром к оси тела и плевральным швом;  $\angle z$  – между осью тела и линией, проходящей через основания крыльев (по Needham, Anthony, 1903)

## ГЛАВА 2. МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ

Изученный материал, включающий все доступные экземпляры позднепалеозойских и мезозойских стебельчатокрылых стрекоз, происходит из нескольких местонахождений ВЕП, Сибири и Средней Азии. Помимо этого представители указанной группы известны из ряда формаций Северной Америки, Европы, Южной Африки и с Фолклендских о-вов (рис. 3). В главе дается список и подробная характеристика местонахождений, сгруппированных по возрасту от древних к молодым:

**АВЬОН** (Франция: департамент Па-де-Кале, Террикон №7, московский ярус)

**Ритлингтон** (Великобритания: графство Сомерсет, московский ярус, формация Гроувсенд, пачки Радсток и Фаррингтон)

**Обора** (Чехия: Южноморавский край, ассельский ярус, формация Летовице)

**Карризо-Арройо** (США: Нью-Мексико, ассельский ярус, формация Барсум)

**Эльмо и Мидко** (США: Техас, Оклахома, нижнекунгурский подъярус, формация Веллингтон)

**Лодев** (Франция: департамент Эро, кунгурский ярус, формация Салагу)

**Чекарда** (Россия: Пермский край, верхнекунгурский подъярус, кошелевская свита)

**Тюлькино, Могильниково и Соликамск** (Россия: Пермский край, уфимский ярус, соликамская свита)

**Калган** (Россия: Кемеровская область, казанский ярус, кузнецкая безугольная подсерия)

**Сояна** (Россия: Архангельская область, нижеказанский подъярус, ивагорская свита)

**Тихие Горы** (Россия: Татарстан, нижеказанский подъярус, байтуганская свита)

**Китяк** (Россия: Кировская область, вышеказанский подъярус, белебеевская свита)

**Каргала** (Россия: Оренбургская область, уржумский ярус, аманакская свита)

**Вязовка** (Россия: Оренбургская область, северодвинский ярус, вязовская свита)

**Исады** (Россия: Вологодская область, северодвинский ярус, полдарская свита)

**Бабий Камень** (Россия: Кемеровская область, индский ярус, мальцевская свита)

**Боди Крик Хэд** (Фолклендские о-ва: п-ов Лафония, кептенский–вучапинский ярусы, формация Бэй-оф-Харборс)

**Джайлоучо** (Киргизия: Ошская область, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита)

**Вогезы** (Франция: департамент Нижний Рейн, анизийский ярус, формация Грес-а-Вольция: карьеры Адамсвиллер и Бюст)

**Мольтено** (Лесото и ЮАР, карнийский ярус, формация Мольтено)

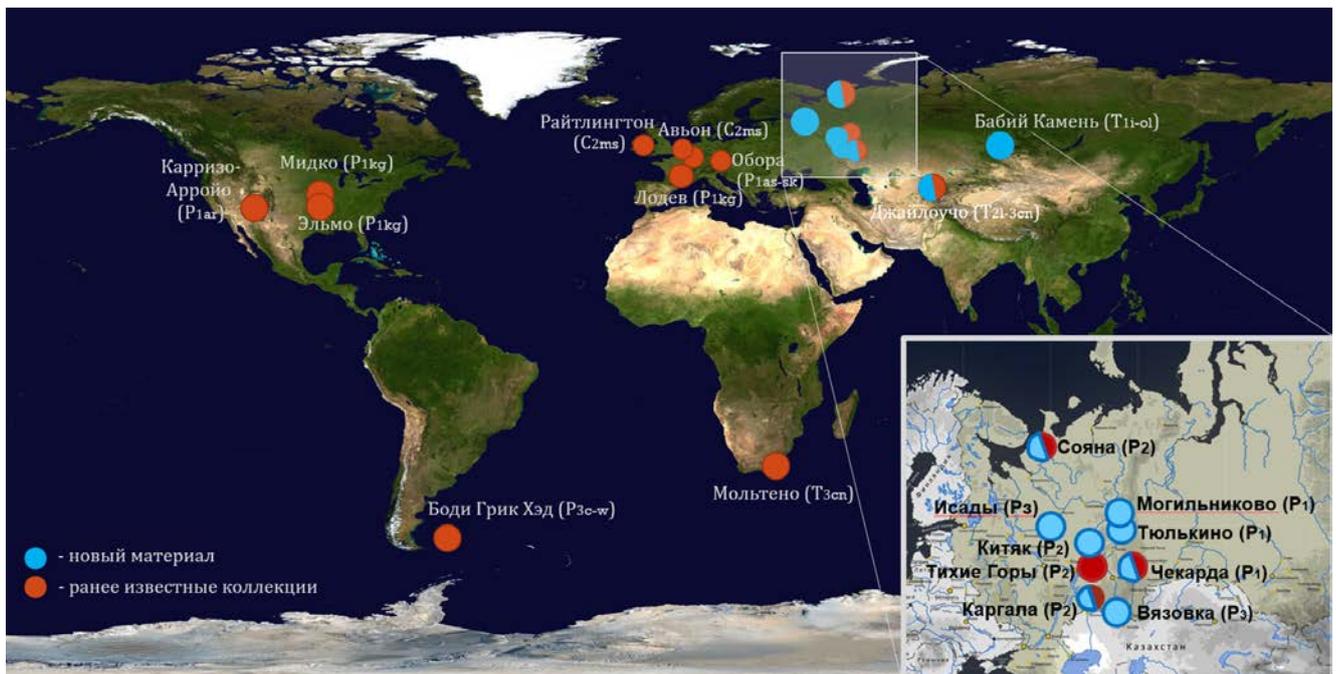


Рис. 3. Местонахождения, из которых известны стрекозы подотряда Kennedyina

### ГЛАВА 3. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СТРЕКОЗ ПОДОТРЯДА KENNEDYINA

История изучения ископаемых стебельчатокрылых стрекоз насчитывает более 130 лет. Первый представитель рассматриваемой в диссертации группы, *Protomyrmeleon brunonis* описан Ф. Гейницем в 1888 году из нижнеюрских отложений Мекленбурга (Германия) как сетчатокрылое. Его правильное систематическое положение было определено А. Хандлиршем, создавшим для этого рода семейство Protomyrmeleontidae и подотряд Archizygoptera (Handlirsch, 1906). Это семейство представляет собой наиболее позднюю и специализированную ветвь группы. Более примитивные стебельчатокрылые, *Kennedya mirabilis* и *Opter brongniarti*, были найдены в нижнепермских отложениях местонахождения Эльмо в США, и Р. Тильярд установил для них семейство Kennedyidae и подотряд Protozygoptera (Tillyard, 1925). Позднее несколько сходных видов родов *Kennedya* и *Progoneura* из местонахождений Эльмо и Мидко в США стали известны благодаря работам Ф. Карпентера (Carpenter, 1931, 1933, 1939, 1947). Самая ранняя находка протозигоптер была сделана в 1908 г. на местонахождении Боди Грик Хэд, однако в сводке палеонтологического материала Фолклендских о-вов, выполненной шведским палеоботаником Т. Галле, она была ошибочно отнесена к отряду Palaeodictyoptera (Halle, 1912). Тильярд описал этот экземпляр как *Permagrion falklandicum* и выделил семейство Permagrionidae (Tillyard, 1928).

Параллельно с работами Тильярда и Карпентера изучение позднепалеозойских стрекоз велось и в СССР. Кеннединины *Sushkinia parvula* Martynov, 1930 и *S. elongata* Martynov, 1930 были описаны А.В. Мартыновым из казанских отложений местонахождения Тихие Горы (республика

Татарстан) (Martynov, 1930). Позже Мартыновым были охарактеризованы крупные комплексы протозигоптер из местонахождений Сояна (казанский ярус; Архангельская область) и Каргала (уржумский ярус; Оренбургская область). На их основе было описано новое и самое разнообразное на тот момент семейство *Permolestidae* Martynov, 1932 (Мартынов, 1932, 1937). Впоследствии все его представители были отнесены к семейству *Permagrionidae* (Nel et al., 2012).

Важное значение для расширения таксономического разнообразия и изучения морфологии мезозойских форм стебельчатокрылых стрекоз имеют работы Л.Н. Притыкиной. В частности, ею были описаны многочисленные представители этой и близких групп из ладинских-карнийских отложений местонахождения Джайлоучо (Притыкина, 1981). Именно она впервые выделила особенности жилкования и морфологии тела пермских предковых групп (примитивное строение основных крыловых структур и наличие четырех члеников лапки) и объединила *Protozygoptera* и *Archizygoptera* в подотряд *Kennedyina* (Притыкина, 1980, 1989).

Последняя на сегодняшний день масштабная ревизия древних стебельчатокрылых стрекоз была проведена коллективом палеоэнтомологов во главе с А. Нэлем в 2012 году (Nel et al., 2012). Авторы этой работы подтвердили признаки, по которым различаются группы древних стебельчатокрылых, и мнение Притыкиной об отсутствии преемственности между этими группами и современными равнокрылыми стрекозами. В данной ревизии описаны два монотипичных семейства, семейство *Permolestidae* сведено в синонимы к *Permagrionidae*, а архизигоптеры рассматриваются как часть протозигоптер в широком смысле.

#### ГЛАВА 4. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

В главе приведены иллюстрированные систематические описания большинства известных таксонов позднепалеозойских и раннемезозойских стебельчатокрылых стрекоз подотряда *Kennedyina*. Описано 2 новых семейства (*Progoneuridae* и *Engellestidae*), 5 родов и 23 вида стебельчатокрылых стрекоз из пермских отложений ВЕП и триасовых Кузбасса и Средней Азии.

**Семейство *Permagrionidae* Tillyard, 1928** (= *Permolestidae* Martynov, 1932 = *Solkamptilonidae* Zalesky, 1948). Типовой род *Permagrion* Tillyard, 1928 описан из кептенских-нижневучапинских отложений Фолклендских островов. Большая часть представителей ранее относилась к другим семействам, которые были сведены к *Permagrionidae* в работах последних лет (Bechly, 1995; Nel et al., 2012). Описан новый род *Triadolestes* с двумя видами из уржумских и северодвинских отложений ВЕП, а также новые виды родов *Permagrion*, *Permolestes*, *Salagoulestes* и *Epilestes* (рис. 4) из ниже-среднепермских отложений ВЕП. В состав семейства включены ранее выделяемые в качестве архизигоптер роды *Lodevia* и *Sushkinia*. Представители семейства известны исключительно из пермских отложений мира.

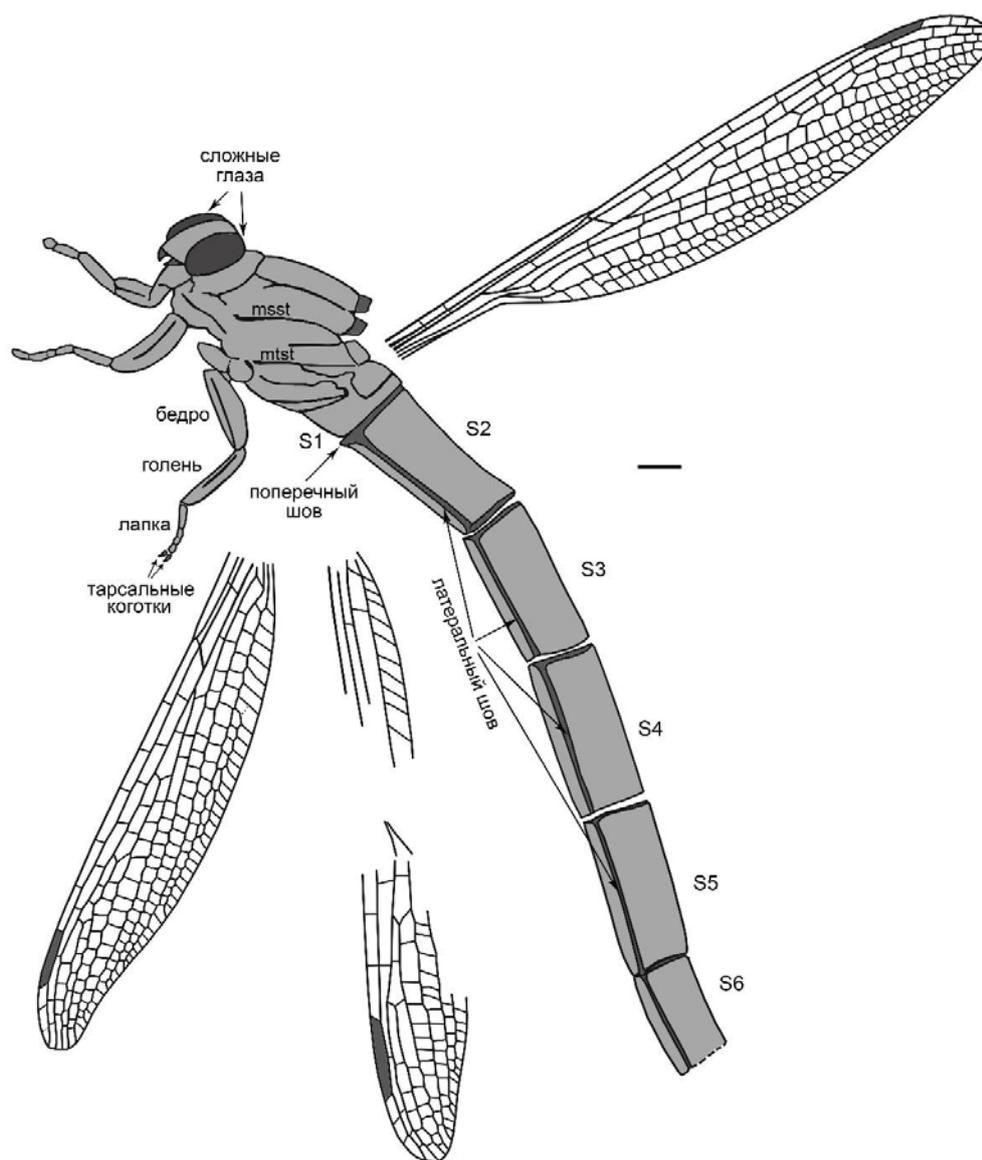


Рис. 4. *Epilestes rasnitsyni* Felker et Vasilenko, 2021, голотип ГГМ-1844-02/БП-12885: прорисовка жилкования крыла и тела; Россия, Пермский край, местонахождение Могильниково; нижняя пермь, уфимский ярус, соликамская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

### Archizygoptera

**Семейство Bechlyidae Jarzembowski et Nel, 2002.** Bechlyidae - самое древнее семейство архизигоптер, единственный представитель которого, *Bechlya ericrobinsoni* Jarzembowski et Nel, 2002, известен из московских отложений местонахождения Райтлингтон (Великобритания; Jarzembowski, Nel, 2002).

**Семейство Permepallagidae Martynov, 1938.** В состав семейства входит только один род *Permepallage* Martynov, 1938, характеризующийся очень плотным поперечным жилкованием. Находки пермепаллагид немногочисленны, помимо единственного экземпляра из местонахождения Сояна (казанский ярус), известны только неопределимые до рода остатки из местонахождения Калтан (казанский ярус).

**Семейство Kennedyidae Tillyard, 1925.** Представители семейства известны из кунгурских отложений Северной Америки и Европы (Россия, Пермский край), средне- и верхнепермских местонахождений России (все в пределах ВЕП), пограничных пермо-триасовых отложений Кузбасса и средне-верхнетриасового лагерштетта Джайлоучо в Киргизии (Притыкина, 1981; Tillyard, 1925; Carpenter, 1931, 1933, 1939, 1947; Nel et al., 2012; Felker, 2020a; Фелькер, 2021a,б). В ходе работы уточнен состав семейства, в частности, роды *Progoneura* и *Progophlebia* перенесены в отдельное семейство Progoneuridae. Описаны новые виды *Kennedyia sylvensis* и *K. volatica* (рис. 5) из кунгурских отложений Чекарды. Детально изучены и переописаны виды *K. azari* и *K. ivensis* из нижней и средней перми ВЕП.

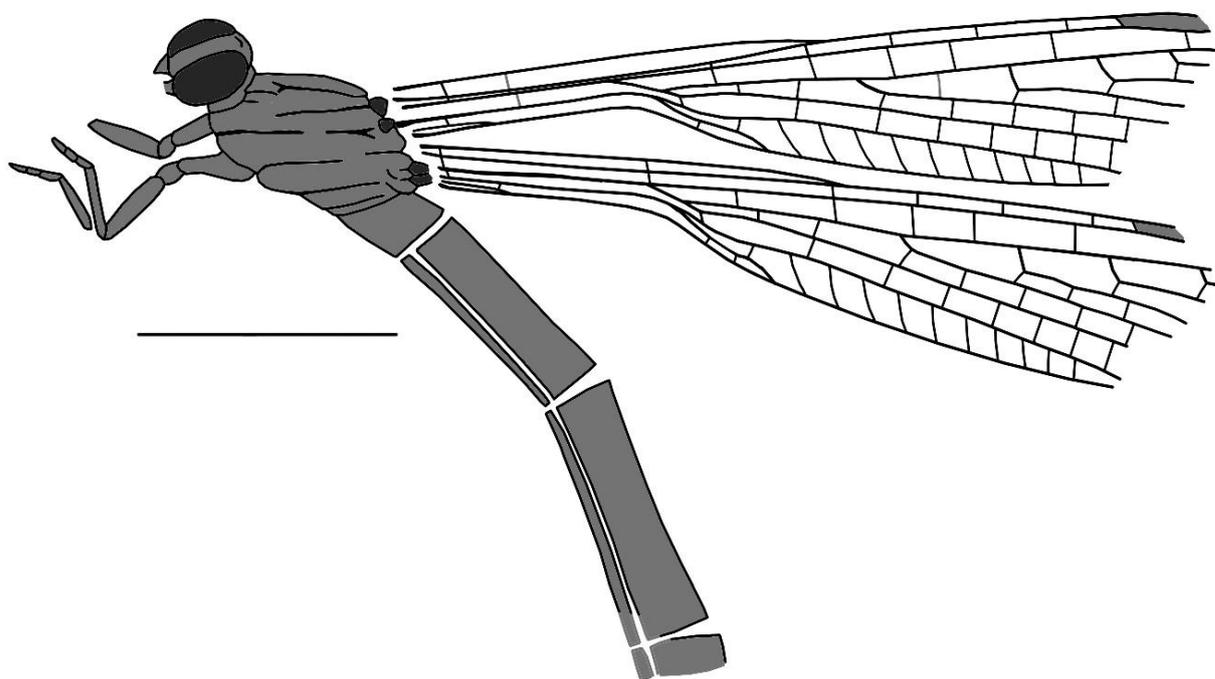


Рис. 5. *Kennedyia volatica* sp. nov., голотип ПИН, № 1700/3252: реконструкция тела; Пермский край, местонахождение Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

**Семейство Progoneuridae fam. nov.** В состав семейства включены роды *Progoneura* и *Progophlebia* (изначально описанные в составе семейства Kennedyidae), *Azaroneura* (первоначально описанный в семействе Voltzialestidae) и новый род *Issadoneura* (рис. 6). Представители характеризуются заметной редукцией как продольного, так и поперечного жилкования крыла, а также небольшими размерами. Известны из пермских и нижнетриасовых отложений. Многочисленные находки описаны из ранней перми Северной Америки, средней и поздней перми ВЕП, а также раннего триаса Кузбасса.

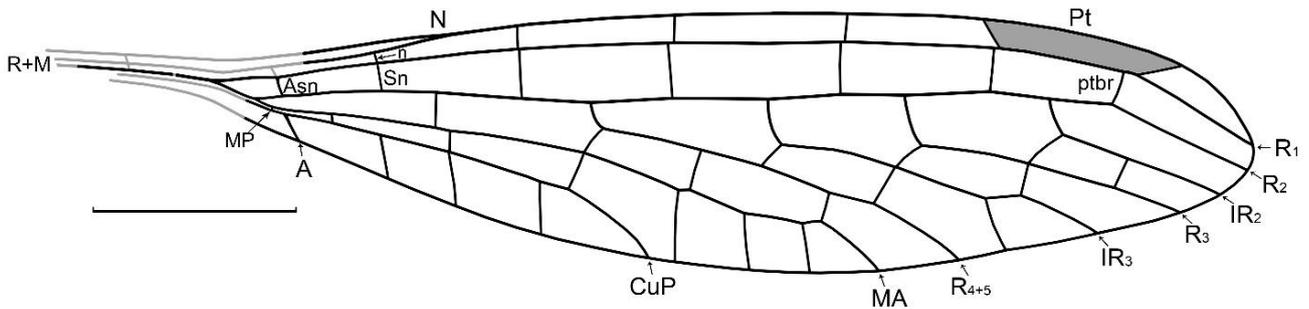


Рис. 6. *Issadoneura marilevorum* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 3840/5009: прорисовка жилкования крыла; Россия, Вологодская область, местонахождение Исады; верхняя пермь, северодвинский ярус, полдарская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм

**Семейство Oboraneuridae Zessin, 2008.** Монотипичное семейство Oboraneuridae описано из ассельских отложений местонахождения Обора (Чехия; Zessin, 2008). Отмечается, что по жилкованию и форме крыла единственный представитель семейства, *Oboraneura kukalovae* Zessin, 2008 схож с прогоневридой р. *Progoneura*, однако, отличается от нее более длинными передней медиальной (МА) и задней кубитальной (CuP) жилками, а также заметно зауженным медио-кубитальным полем. Эти признаки несколько сомнительны из-за деформации заднего края крыла голотипа. К сожалению, в ходе работы не представилось возможности для ревизии материала, поэтому никаких таксономических преобразований в составе семейства не предполагается.

**Семейство Luiseiidae Nel et al, 2012.** Монотипичное семейство Luiseiidae выделено на основании единственного неполного экземпляра, описанного как *Luiseia breviata* Nel et al, 2012. По своей форме и жилкованию *Luiseia* близка к роду *Progoneura*. Основными диагностическими признаками Luiseiidae являются: вытянутая птеростигма (Pt) с одинаково наклоненными краями, укороченные передняя медиальная (МА) и задняя кубитальная (CuP) жилки, а также присутствие дополнительных антенодальных жилок. Однако, последний признак может быть некорректно интерпретирован, вследствие неполной сохранности экземпляра. К сожалению, мы не имеем возможности для ревизии материала, и поэтому вынуждены оставить состав семейства без изменений. Представители Luiseiidae известны исключительно из ассельских отложений местонахождения Карризо-Арройо (Nel et al., 2012).

**Семейство Kaltanoneuridae Rohdendorf, 1961.** Представители семейства Kaltanoneuridae первоначально были включены в состав подотряда Protanisoptera на основании необычной для остальных архизигоптер формы крыла, характеризующейся искривленным передним краем (Родендорф, 1961). Только в 2002 году, после описания нетипичных для протанизоптер особенностей жилкования, они были перенесены в состав Protozygoptera (Huguet et al., 2002). По итогам последней ревизии из-за неполного строения узелка и редкого продольного жилкования

Kaltanoneuridae отнесены к Archizygoptera (Nel et al., 2012). Единственный представитель, *Kaltanoneura bartenevi* Rohdendorf, 1961, известен из казанских отложений местонахождения Калтан (Кемеровская область; Родендорф, 1961).

**Семейство Engellestidae fam. nov.** В состав семейства отнесен только монотипичный род *Engellestes*, известный исключительно из кунгурских отложений кошелевской свиты. Род отличается необычным строением крыла и сильной редукцией продольных жилок, не характерной для других стебельчатокрылых стрекоз (рис. 8).

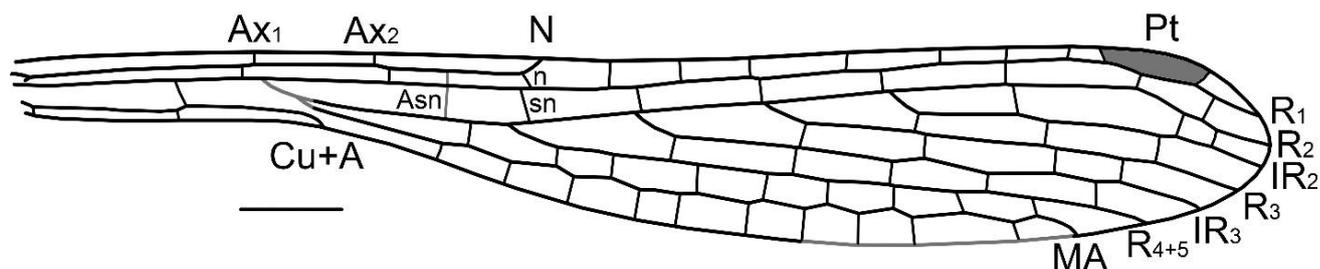


Рис. 8. *Engellestes chekardensis* (Nel et al., 2012), голотип ПИН, № 1700/3250: прорисовка жилкования крыла; Пермский край, местонахождение Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм

**Семейство Batkeniidae Pritykina, 1981.** После ревизии протозигоптер, выполненной Нэлем с соавторами в состав семейства включались как раннепермские, так и средне-позднетриасовые таксоны, объединяемые только олигомеризацией продольных жилок (Nel et al., 2012). В диссертационной работе уточнен состав семейства, в который входят теперь только монотипичные роды *Batkenia* и *Paratriassoneura*, известные из ладинских-карнийских отложений местонахождения Джайлоучо (Притыкина, 1981; Bechly, 2008). Кунгурский род *Engellestes* выделен в новое семейства Engellestidae.

### Надсемейство Protomyrmeleontoidea Handlirsch, 1906

**Семейство Protomyrmeleontidae Handlirsch, 1906.** Protomyrmeleontidae – самое крупное и разнообразное из всех известных семейств пермских и мезозойских стебельчатокрылых стрекоз. В его составе описано 25 видов 11 родов (Nel et al., 2005; Huang et al., 2010). Представители семейства известны из мезозойских отложений Евразии и Австралии. Наиболее многочисленные комплексы протомирмелеонтид обнаружены в верхней юре Казахстана и Германии (Martynov, 1927; Carpenter, 1932; Martínez-Delclòs, Nel, 1996; Nel et al., 2005). В ходе работы изучены основные особенности жилкования крыльев протомирмелеонтид. Приведен список известных родов, дано сравнение с представителями других семейств.

**Семейство Moltenagrionidae Deregnaucourt et al., 2019.** Монотипичное семейство Moltenagrionidae описано по единственному отпечатку целого крыла из местонахождения

Конингс Крун (ЮАР, формация Мольтено). По форме и жилкованию крыла *Moltenagrion* Deregnaucourt et al., 2019 мало отличается от протомирмелеонтид, вследствие чего предполагается, что указанный экземпляр может быть не совсем верно систематизирован при первоописании.

**Семейство Voltzialestidae Bechly, 1996.** Как и в случае с семейством Batkeniidae, в состав вольциалестид включали и раннепермский род *Azaroneura*, и характерные средне- и позднепермские роды *Terskeja* и *Voltzialestes* (Nel et al., 2012). По-видимому, отнесение *Azaroneura* к вольциалестидам было обусловлено неверной интерпретацией жилкования плохо сохранившегося экземпляра. После переизучения голотипа и прорисовки основных сохранившихся элементов жилкования род был перенесен в семейство Progoneuridae. В составе сем. Voltzialestidae описаны два новых рода, *Prototerskeja* с одним видом (рис. 8) и *Permosticta* с двумя видами из северодвинских отложений ВЕП.

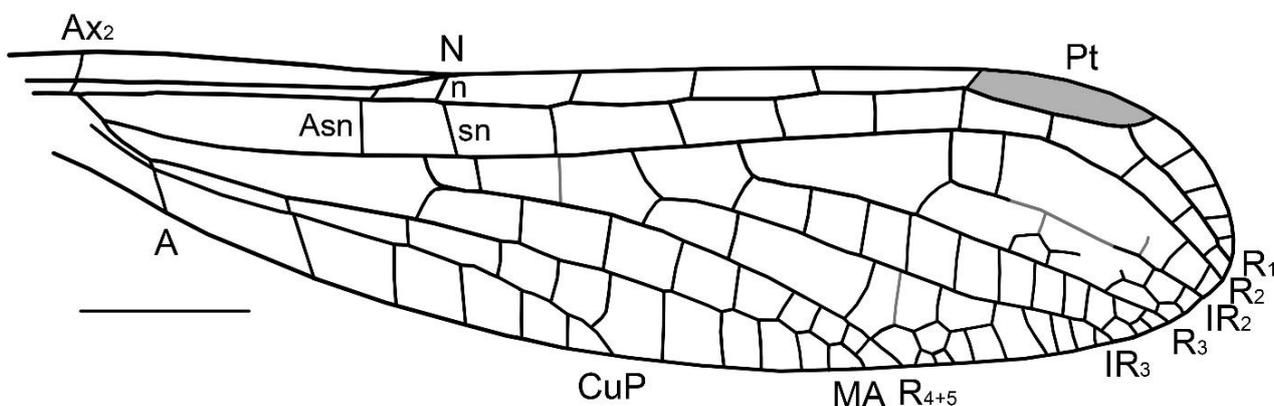


Рис. 8. *Prototerskeja dubia* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 3840/5001: прорисовка жилкования крыла; Россия, Вологодская область, местонахождение Исады; верхняя пермь, северодвинский ярус, полдарская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм

## ГЛАВА 5. ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ СТРЕКОЗ ПОДОТРЯДА KENNEDYINA

Основные морфологические признаки, разделяющие многочисленные семейства архизигоптер и единственное известное семейство протозигоптер Permagrionidae были предложены Л.Н. Притыкиной (1980, 1998) и позднее доработаны Нэлем и соавторами в ревизии позднепалеозойских и мезозойских представителей этих групп стрекоз (Nel et al., 2012). Благодаря изучению нового и детальной ревизии ранее известного материала нами частично подтверждено важное диагностическое значение большинства признаков, предложенных ранее. Среди них выделяются строение узелка на крыле и количество члеников лапки. К сожалению, последнее сложно установить в основной массе ископаемого материала, ввиду его неполной сохранности. Строение тела известно только для единичных отпечатков из нижнепермских

отложений ВЕП. Помимо ранее предложенных признаков в настоящей работе отмечаются и описываются характерные особенности морфологии груди и строения заднего края крыла у Permagnionidae и редукция жилкования у Archizygotera. По-видимому, эти признаки имеют решающее значение в филогенетическом развитии этих групп и указывают на их отношения и положение среди остальных стрекоз (рис. 9).

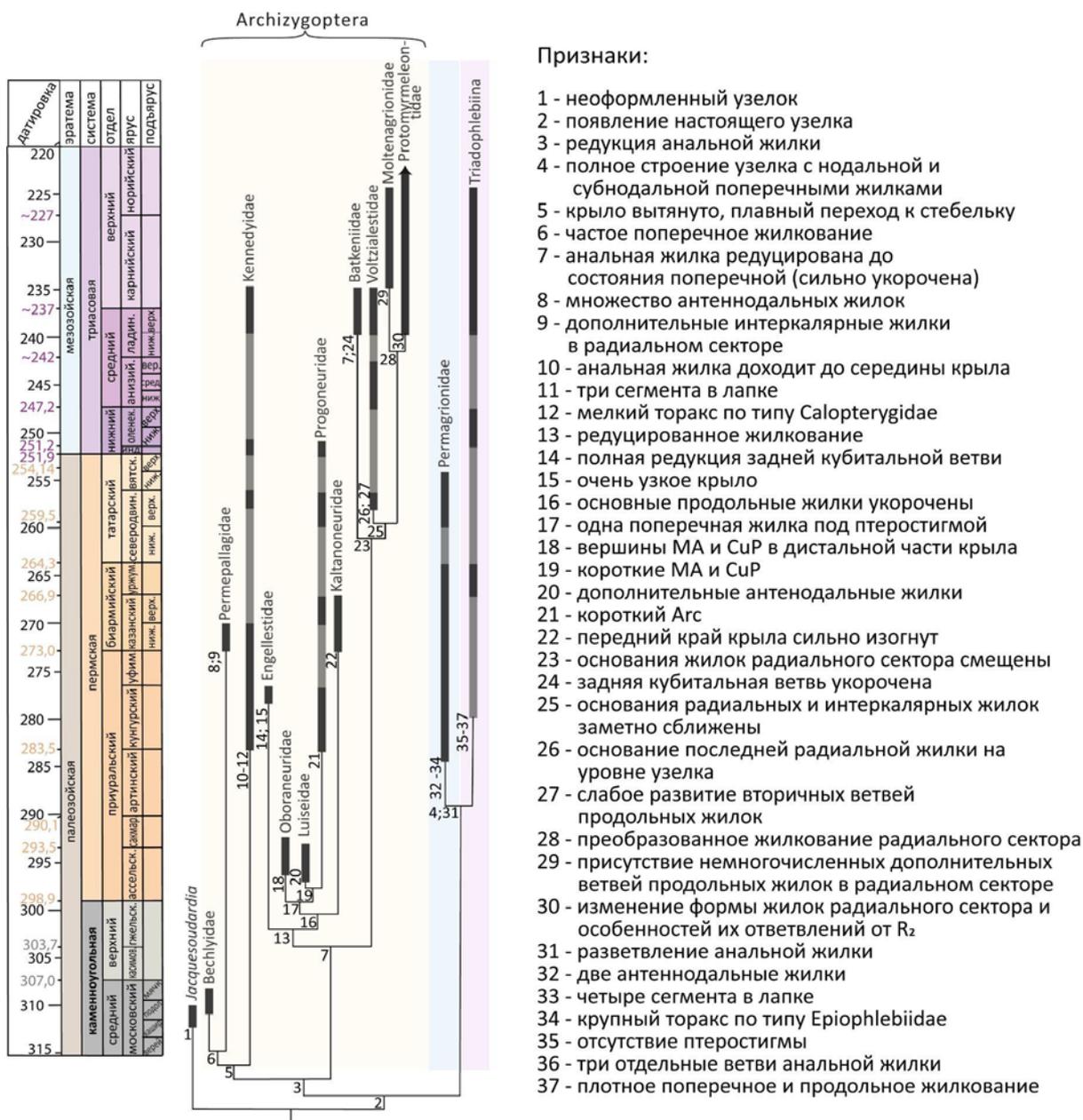


Рис. 9. Схема филогенетических отношений основных позднепалеозойских и мезозойских групп стрекоз «зигоптероидного» облика (подотряд Kennedyina)

## ГЛАВА 6. БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ СТРЕКОЗ ДЛЯ РАСЧЛЕНЕНИЯ ПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ВЕП

Приуроченность большинства находок к континентальным отложениям затрудняет стратиграфическое применение пермских стрекоз для крупных территорий. Однако некоторые группы имеют широкое распространение в пределах отдельных геологических структур, что позволяет установить несколько комплексов и использовать их как основу для выделения вспомогательных стратиграфических подразделений. Для большинства ярусов верхнего палеозоя, в том числе и пермской системы, известны только единичные комплексы стрекоз, соответствующие богатым в палеознтомологическом плане местонахождениям ВЕП и Западной Европы, таких как Лодев во Франции.

В пермских отложениях ВЕП предлагается выделить шесть комплексов: по одному для уфимского и уржумского ярусов и верхнекунгурского, нижнеказанского, верхнеказанского и верхнесеверодвинского подъярусов (рис. 10). Все они приурочены к ориктоценозам крупных местонахождений насекомых: Чекарда, Могильниково и Тюлькино, Сояна, Китяк, Каргала, Исады (Фелькер, 2020б; Felker, 2020а). Комплексы выделены по соотношению между основными подотрядами пермских (крупные *Meganeurina*, обычно мелкие *Ditaxineurina* и *Kennedyina* (вымершие аналоги современных анизоптер и зигоптер) и триасовых стрекоз (крупные *Triadophlebiina*).

### **Комплекс *Engellestes* кошелевской свиты (кунгурский ярус)**

Практически полностью происходит из верхнекунгурских отложений местонахождения Чекарда (Пермский край, Суксунский гор. окр.). Комплекс характеризуется заметным преобладанием дитаксинеурин (43%) и кеннедиин (44%) при полном отсутствии триадофлебиин и небольшом количеством меганеврин (13%). В составе комплекса представлены 6 родов, не известных из других отложений ВЕП. К ним относятся кеннедиины: *Engellestes* Nel et al., 2012 (монотипичное семейство *Engellestidae* fam. nov.), *Azaroneura* Nel et al., 2012 (сем. *Progoneuridae* fam. nov.), и дитаксинеурины *Hemizygopteron* Zalessky, 1955, *Ditaxineurella* Martynov, 1940 (сем. *Hemizygopteridae*) и *Proditaxineura* (сем. *Ditaxineuridae*) и меганеврина *Typoides* Zalessky, 1948. Комплекс насекомых кошелевской свиты характеризуется практически полной сохранностью материала, известного в основном по отпечаткам целых тел.

### **Комплекс *Petrotypus* соликамской свиты (уфимский ярус).**

Комплекс известен из двух местонахождений: Тюлькино и Могильниково и керна скважины у Соликамска (скв. 79 вблизи поселка Нижнее Мошево) (Пермский край, Соликамский гор. окр.). Для комплекса характерно заметное преобладание меганеврин (93% от общего

состава), присутствие единичных кеннедиин (7%) и полное отсутствие двух других групп стрекоз. По соотношению основных групп он заметно отличается от нижележащих и вышележащих комплексов ВЕП и по-видимому, характеризует именно уфимские отложения. Большинство представленных родов стрекоз встречаются как в ниже-, так и в вышележащих отложениях и имеют широкое географическое распространение. Единственной специфичной формой комплекса является род *Petrotypus* (Meganeurina: Meganeuridae).

#### **Комплекс *Permaeschna* ивагорской свиты (казанский ярус).**

Разнообразный комплекс нижеказанских стрекоз (63 экз.) происходит из отложений ивагорской свиты местонахождения Сояна (Архангельская область, Мезенский район). Комплекс представлен тремя подотрядами стрекоз: меганевринами (48%), дитаксиневринами (23%) и кеннедиинами (29%). Наиболее специфичными формами, не известными из других отложений, являются роды *Permepallage* (Kennedyina: Permepallagidae) и *Permaeschna* (Ditaxineurina: Permaeschnidae). В целом комплекс стрекоз ивагорской свиты заметно отличается от остальных, известных на территории ВЕП. Большую его часть составляют характерные для более древних отложений меганеврины, что, по-видимому, указывает на его реликтовость. В то же время, несмотря на многочисленность, меганеврины ивагорского комплекса по своему разнообразию уступают раннепермским.

#### **Комплекс *Sushkinia* – *Solikamptilon* белебеевской свиты (казанский ярус).**

Небольшой комплекс стрекоз белебеевской свиты известен из местонахождения Китяк (Кировская область, Малмыжский район). Он состоит исключительно из кеннедиин, большая часть которых в свою очередь представлена относительно крупными формами протозигоптер семейства Permagrionidae. Наиболее характерными формами, немногочисленными в других отложениях, являются роды *Sushkinia* и *Solikamptilon* (Kennedyina: Permagrionidae).

#### **Комплекс *Kargalotypus* аманакской свиты (уржумский ярус)**

Насекомые аманакской свиты известны из отвалов Каргалинских медных рудников (Оренбургская область, Александровский район). Немногочисленный комплекс стрекоз представлен только двумя подотрядами: кеннедиинами (75%) и триадофлебиинами (25%). Наиболее специфичными формами, не представленными в других отложениях, являются роды *Scytolestes* (Kennedyina: Permagrionidae) и *Kargalotypus* (Triadophlebiina: Kargalotypidae).

#### **Комплекс *Prototerskeja* полдарской свиты (северодвинский ярус)**

Крупный комплекс стрекоз (41 экз.) полдарской свиты известен только из отложений местонахождения Исады (Вологодская область, Великоустюгский район). Несмотря на

северодвинский возраст, по своему составу комплекс значительно отличается от остальных пермских комплексов ВЕП. В частности, из него известны только две группы стрекоз: многочисленные кеннедины (88%) и единичные триадофлебины (12%). Обе группы представлены в основном семействами, известными из триасовых отложений. Позднепалеозойские меганеврины и дитаксиневрины в полдарских отложениях не найдены. Наиболее характерными формами являются представители родов *Prototerskeja* и *Permosticta* (*Kennedyina*: Voltzialestidae).

Позднепермский комплекс местонахождения Исады представляет особый интерес, поскольку большинство форм стрекоз в нем отличаются продвинутыми признаками жилкования крыла, ранее известными только у триасовых форм. У *Triadolestes* (Permagrionidae) это разветвление анальной жилки, характерное для средне-верхнетриасовых триадофлебиин, у *Issadoneura* (Progoneuridae) – заметная редукция жилкования и непигментированная птеростигма, аналогичные другому виду этого рода из нижнего триаса Кузбасса, у *Prototerskeja* – разрастание и изменение формы секторов радиуса, подобное таковому у мезозойских Voltzialestidae, Protomyrmeleontidae и Moltenagrionidae. Единственной исадской формой, сохраняющей неизменными основные элементы жилкования, является *Kennedyia suchonensis* – представитель рода, существовавшего от ранней перми до второй половины триаса.

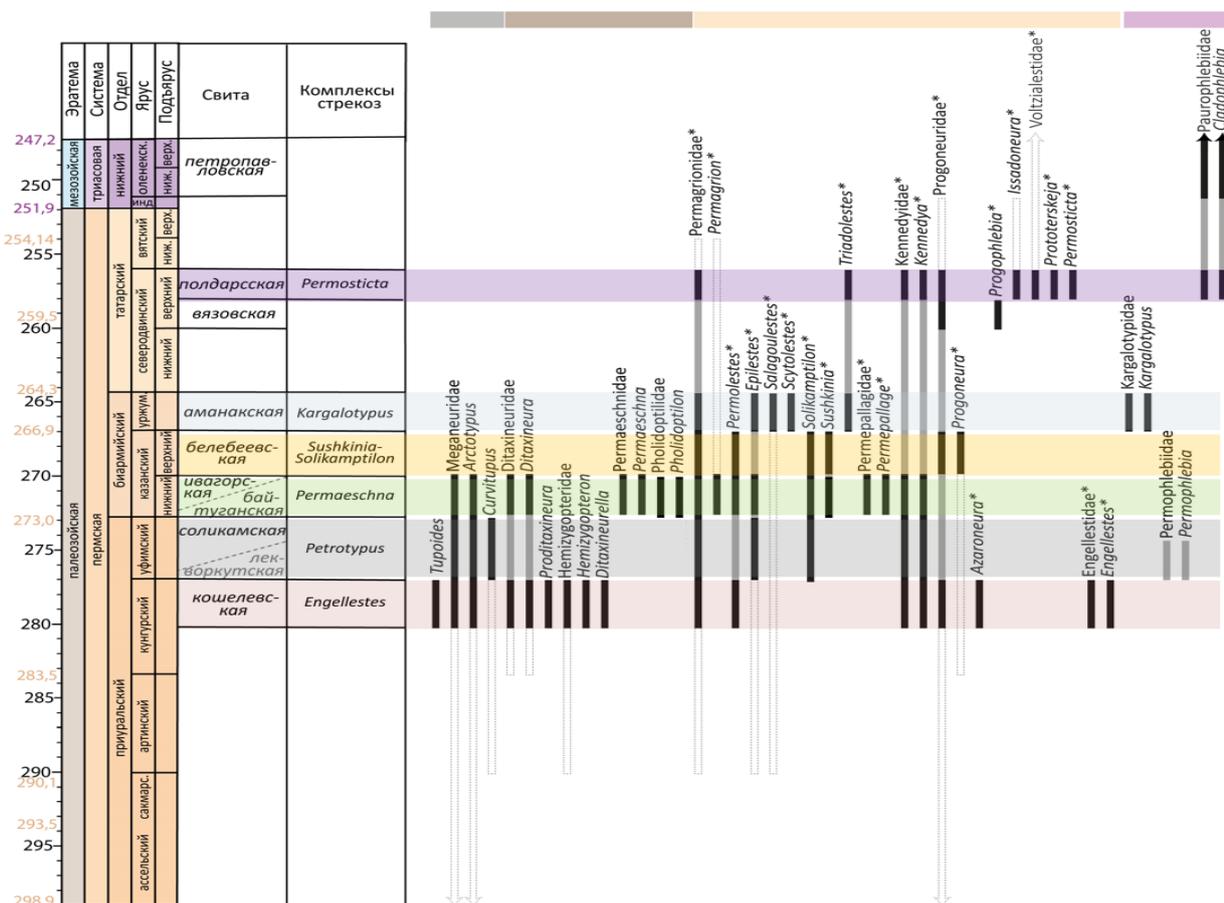


Рис. 10. Распределение семейств и родов стрекоз в пермских и триасовых отложениях ВЕП

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе выполнения диссертационной работы был изучен весь доступный материал по стебельчатокрылым стрекозам подотряда Kennedyina из пермских и триасовых отложений России и Киргизии, хранящийся в коллекциях Палеонтологического института им. А.А. Борисяка и Государственного геологического музея им. В.И. Вернадского. На основе литературных данных были учтены и систематизированы данные о представителях этой группы стрекоз из зарубежных коллекций. Получены следующие результаты:

1. Составляющие подотряд таксоны Archizygoptera и Permagrionidae отличаются разным строением крыла (узелок, анальное поле) и тела (грудь, лапка). Так, для крыла пермагрионид подтверждено наличие полного узелка с поперечной нодальной и наклоненной субнодальной жилками, а также установлено расширение и более плотное заполнение поля между анальной жилкой и задним краем крыла. Для архизигоптер – присутствие узелка без поперечных жилок и заметная редукция анальной жилки. В морфологии пермагрионид отмечено присутствие лапки с 4 члениками и крупной груди анизоптероидного облика. У архизигоптер лапка трехчлениковая, а грудь меньших размеров и зигоптероидного облика, схожего с известным у современных Epallagidae.
2. Семейство Permagrionidae Tillyard, 1928 включает 9 родов и 21 вид из пермских отложений Европы и Южной Америки: *Permagrion* – 2 вида, *Permolestes* – 4 вида, *Epilestes* – 4 вида, *Lodevia* – 1 вид, *Salagoulestes* – 2 вида, *Scytolestes* – 1 вид, *Solikamptilon* – 3 вида, *Sushkinia* – 2 вида, *Triadolestes* – 2 вида.
3. К таксону Archizygoptera отнесено 12 семейств, 30 родов и 68 видов, в том числе:
  - Семейство Bechlyidae Jarzembowski et Nel, 2002 (*Bechlya* – 1 вид)
  - Семейство Permepallagidae Martynov, 1938 (*Permepallage* – 1 вид)
  - Семейство Kennedyidae Tillyard, 1925 (*Kennedyia* – 16 видов; *Opter* – 1 вид)
  - Семейство Oboraneuridae Zessin, 2008 (*Oboraneura* – 1 вид)
  - Семейство Luiseiidae Nel et al., 2012 (*Luiseia* – 1 вид)
  - Семейство Progoneuridae fam. nov. (*Progoneura* – 6 видов, *Progophlebia* – 1 вид, *Azaroneura* – 1 вид, *Issadoneura* – 2 вида)
  - Семейство Batkeniidae Pritykina, 1981 (*Batkenia* – 1 вид, *Paratriassoneura* – 1 вид)
  - Семейство Voltzialesidae Nel et al., 2012 (*Voltziales* – 1 вид, *Terskeja* – 3 вида, *Prototerskeja* – 1 вид, *Permosticta* – 2 вида)
  - Семейство Kaltanoneuridae Rohdendorf, 1961 (*Kaltanoneura* – 1 вид)
  - Семейство Engellestidae fam. nov. (*Engellestes* – 1 вид)

Семейство Protomyrmeleontidae Handlirsch, 1906 (*Ferganagrion* – 1 вид, *Italomyrmeleon* – 1 вид, *Malmagrion* – 1 вид, *Malmomyrmeleon* – 1 вид, *Mongolagrion* – 1 вид, *Protomyrmeleon* Geinitz, 1888 – 15 видов, *Obotritagrion* – 1 вид, *Paraobotritagrion* – 1 вид, *Saxomyrmeleon* – 1 вид, *Tillyardomyrmeleon* – 1 вид, *Triassagrion* – 1 вид)

Семейство Moltenagrionidae Deregnacourt et al., 2019 (*Moltenagrion* – 1 вид).

4. Описаны 2 новых семейства, 5 родов и 23 вида стебельчатокрылых стрекоз из пермских отложений ВЕП и триаса Кузбасса и Средней Азии.
5. Роды *Lodevia* и *Sushkinia* перенесены в семейство Permagrionidae. Для родов *Progoneura*, *Azaroneura*, и *Progophlebia* установлено семейство Progoneuridae, а род *Engellestes* обособлен в монотипичное семейство Engellestidae. Пересмотрено родовое положение ряда видов.
6. Характерное строение узелка и тенденции к расширению анального поля и полимеризации жилкования в его пределах, прослеживающиеся в эволюционной линии Permagrionidae, позволяют предположить близость этого семейства к предкам триасовой группы стебельчатокрылых стрекоз Triadophlebiina.
7. Большинство форм стрекоз из местонахождения Исады отличается присутствием продвинутых признаков жилкования крыла, ранее известных только у триасовых представителей.
8. Предложены шесть комплексов стрекоз, известных из пермских отложений ВЕП и наиболее полно охарактеризованных ископаемыми остатками. Они выделены по соотношениям четырех подотрядов стрекоз (крупные Meganeurina и Triadophlebiina, среднего размера Ditaxineurina, мелкие Kennedyina) и по характерным родам: *Engellestes* (верхнекунгурский подъярус), *Petrotypus* (уфимский ярус), *Permaeschna* (нижнеказанский подъярус), *Sushkinia* – *Solikamptilon* (верхнеказанский подъярус), *Kargalotypus* (уржумский ярус), *Permosticta* (верхнесеверодвинский подъярус). По мере накопления материала эти комплексы могут стать основой для вспомогательных стратиграфических подразделений в ранге слоев с фауной.

## СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в журналах Scopus, WoS, RSCI, а также изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности 1.6.2 – «Палеонтология и стратиграфия»

1. **Фелькер А.С.** Первые стрекозы семейства Kennedyidae (Odonata: Protozygota) из пограничных пермо-триасовых отложений Кузнецкого бассейна России // Палеонтологический журнал. 2021а. № 2. С. 52–59. <https://doi.org/10.31857/S0031031X21020057> RSCI (0,79 п.л., личный вклад — 100%, импакт-фактор РИНЦ – 1,786).
2. **Фелькер А.С.** Новые стрекозы семейства Kennedyidae (Odonata: Protozygota) из верхнепермских отложений Вологодской области // Палеонтологический журнал. 2021б. № 4. С. 41–49. <https://doi.org/10.31857/S0031031X21040061> RSCI (0,76 п.л., личный вклад — 100%, импакт-фактор РИНЦ – 1,786)
3. **Фелькер А.С.** Стрекозы семейства Kennedyidae (Odonata: Archizygota) из среднего-верхнего триаса Киргизии // Палеонтологический журнал. 2022. № 1. С. 75–84. <https://doi.org/10.31857/S0031031X22010056> RSCI (0,86 п.л., личный вклад — 100%, импакт-фактор РИНЦ – 1,786)
4. **Felker A.S.** New damselflies of the family Kennedyidae (Odonata) from the Permian of European Russia // Paleontological Journal. 2020b. Vol. 54. № 7. P. 734–742. <https://doi.org/10.1134/S0031030120070047> WoS (0,89 п.л., личный вклад — 100%, импакт-фактор WoS – 0,33)

### Иные публикации:

5. **Felker A.S.** Late Paleozoic Odonata assemblages of the East European Platform // Proceedings 4th Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting. Sedimentary Earth Systems: Stratigraphy, Geochronology, Petroleum Resources. Bologna: Filodiritto Editore. 2020а. P. 40–46 (0,56 п.л., личный вклад — 100%)
6. **Felker A., Vasilenko D.** A new species of the ‘protozygoteran’ damselfly (Odonata: Permagrionidae) from the Lower-Middle Permian of Russia // Palaeoentomology. 2021. Vol. 4. № 5. P. 462–467. <https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.4.5.12> (0,55 п.л., личный вклад — 50%)

## Тезисы докладов

7. **Фелькер А.С., Василенко Д.В.** Уникальный комплекс стрекоз местонахождения Исады (Верхняя пермь Вологодской области) // XII Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов. Тезисы докладов / Ред. М.В. Теклева, Д.В. Василенко. М.: ПИН РАН, 2015. С. 39–40. (0,06 п.л., личный вклад — 50%)
8. **Фелькер А.С., Василенко Д.В.** Ревизия пермских и триасовых кеннедидообразных стрекоз // XIV Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов. Тезисы докладов / Ред. Д.В. Василенко, Н.В. Зеленков, П.Ю. Пархаев. М.: ПИН РАН, 2017. С. 36. (0,08 п.л., личный вклад — 50%).
9. **Фелькер А.С., Василенко Д.В.** Древнейшие стрекозы семейства Triadophlebiidae из нового местонахождения Петропавловка (граница нижнего и среднего Триаса Приуралья) // Палеострат-2019. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН / Программа и тезисы докладов. Ред. Алексеев А.С., Назарова В.М. М: ПИН РАН, 2019. С. 66. (0,08 п.л., личный вклад — 50%).
10. **Фелькер А.С.** Геологическая история стрекоз подотряда Kennedyina // Биогеография и эволюционные процессы. Материалы LXVI сессии Палеонтологического общества при РАН. 2020. С. 168–170. (0,21 п.л., личный вклад — 100%)
11. **Фелькер А.С.** Новые стрекозы семейства Permagrionidae (Odonata: Kennedyina) из перми европейской части России // Палеострат-2020. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН / Программа и тезисы докладов. Ред. Алексеев А.С., Назарова В.М. М: ПИН РАН, 2020. С. 59. (0,07 п.л., личный вклад — 100%)