

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи



Фелькер Анастасия Сергеевна

**СИСТЕМАТИКА И ЭВОЛЮЦИЯ ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ
И МЕЗОЗОЙСКИХ СТРЕКОЗ ПОДОТРЯДА KENNEDYINA
(PROTOZYGOPTERA+ARCHIZYGOPTERA)**

1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата геолого-минералогических наук

Научные руководители:

доктор геолого-минералогических наук
профессор Александр Сергеевич Алексеев
и кандидат биологических наук
Дмитрий Владимирович Василенко

Москва – 2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	10
ГЛАВА. 2. МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ	18
ГЛАВА. 3. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СТРЕКОЗООБРАЗНЫХ ПОДОТРЯДА KENNEDYINA	33
ГЛАВА 4. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ	42
ПОДОТРЯД KENNEDYINA Pritykina, 1989	42
Род <i>Jacquesoudardia</i> Prokop, Roques et Nel, 2013	42
ТАКСОН PROTOZYGOPTERA Tillyard, 1925.....	44
НАДСЕМЕЙСТВО PERMAGRIONOIDEAE Tillyard, 1928.....	44
СЕМЕЙСТВО PERMAGRIONIDAE Tillyard, 1928	45
Род <i>Permagrion</i> Tillyard, 1928	48
Род <i>Permolestes</i> Martynov, 1932	52
Род <i>Epilestes</i> Martynov, 1937	60
Род <i>Lodevia</i> Nel et al., 1999	68
Род <i>Salagoulestes</i> Fate et al., 2013	70
Род <i>Scytolestes</i> Martynov, 1937	75
Род <i>Solikamptilon</i> Zalessky, 1948	76
Род <i>Sushkinia</i> Martynov, 1930	81
Род <i>Triadolestes</i> gen. nov.	86
ИНФРАОТРЯД ARCHIZYGOPTERA Handlirsch, 1906	93
СЕМЕЙСТВО BECHLYIDAE Jarzembowski et Nel, 2002	94
Род <i>Bechlya</i> Jarzembowski et Nel, 2002	94
СЕМЕЙСТВО OBORANEURIDAE Zessin, 2008	96
Род <i>Oboraneura</i> Zessin, 2008	96
СЕМЕЙСТВО LUISEIDAE Nel et al., 2012.....	98
Род <i>Luisseia</i> Nel et al., 2012	99
СЕМЕЙСТВО PERMERALLAGIDAE Martynov, 1938.....	101
Род <i>Permerallage</i> Martynov, 1938	101
СЕМЕЙСТВО KENNEDYIDAE Tillyard, 1925	103
Род <i>Kennedyia</i> Tillyard, 1925.....	103
Род <i>Opter</i> Sellards, 1909	136
СЕМЕЙСТВО PROGONEURIDAE fam. nov.....	137
Род <i>Progoneura</i> Carpenter, 1931.....	138
Род <i>Azaroneura</i> Nel et al., 2012	147
Род <i>Progophlebia</i> Felker, 2020	150

Род <i>Issadoneura</i> gen. nov.	152
СЕМЕЙСТВО BATKENIIDAE Pritykina, 1981	158
Род <i>Batkenia</i> Pritykina, 1981	159
Род <i>Paratriassoneura</i> Bechly, 1997	161
СЕМЕЙСТВО VOLTZIALESTIDAE Bechly, 1996	163
Род <i>Voltzialestes</i> Nel et al., 1996.....	163
Род <i>Terskeja</i> Pritykina, 1981	165
Род <i>Prototerskeja</i> gen. nov.	170
Род <i>Permosticta</i> gen. nov.....	172
СЕМЕЙСТВО KALTANONEURIDAE Rohdendorf, 1961	178
Род <i>Kaltanoneura</i> Rohdendorf, 1961	180
СЕМЕЙСТВО ENGELLESTIDAE fam. nov.....	181
Род <i>Engellestes</i> Nel et al., 2012.....	182
СЕМЕЙСТВО PROTOMYRMELEONTIDAE Handlirsch, 1906.....	186
СЕМЕЙСТВО MOLTENAGRIONIDAE Deregnaucourt et al., 2019.....	188
Род <i>Moltenagrion</i> Deregnaucourt et al., 2019	189
ГЛАВА 5. ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ СТРЕКОЗООБРАЗНЫХ ПОДОТЯДА KENNEDYINA	191
ГЛАВА 6. БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ СТРЕКОЗООБРАЗНЫХ ...	208
Основные группы позднепалеозойских стрекоз	209
Распределение стрекозообразных в пермских отложениях Восточно-Европейской платформы	211
Комплекс <i>Engellestes</i> кошелевской свиты (кунгурский ярус)	212
Комплекс <i>Petrotypus</i> соликамской свиты (уфимский ярус).....	214
Комплекс <i>Permaeschna</i> ивагорской свиты (казанский ярус)	217
Комплекс <i>Sushkinia - Solikamptilon</i> белебеевской свиты (казанский ярус)	220
Комплекс <i>Kargalotypus</i> аманакской свиты (уржумский ярус).....	223
Комплекс <i>Permosticta</i> полдарской свиты (северодвинский ярус)	225
ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ	230
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	232
ФОТОТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ	250
Таблица I.....	252
Таблица II	254
Таблица III	256
Таблица IV	258
Таблица V	260
Таблица VI.....	262
Таблица VII.....	264

Приложение 1. Изученные коллекции стрекоз с территории ВЕП, Сибири и Средней Азии.....	265
Приложение 2. Распределение известных остатков стрекозообразных в позднепалеозойских-раннемезозойских отложениях мира.....	278

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Подотряд *Kennedyina* – довольно большая группа, включающая позднепалеозойских и мезозойских стебельчатокрылых стрекоз таксонов *Protozygoptera* и *Archizygoptera*. Большинство известных находок кеннедини представлено изолированными крыльями, хотя описаны и единичные целые экземпляры. Благодаря сходному жилкованию и форме крыльев, кеннедини 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 известный 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-кеннедини (*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.

Объект исследования – стебельчатокрылые стрекозы пермских и триасовых отложений ВЕП, Кузбасса и среднего-верхнего триаса Средней Азии.

Предмет исследования – систематическое положение и состав стрекоз подотряда Kennedyina, а также их распределение в пермских отложениях 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 (приложение 1).

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 схемами 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

ВЕР и описаны комплексы, характеризующие отдельные стратиграфические уровни в ее пределах.

Научная новизна. Изучен ранее не описанный материал из пермских и триасовых отложений ВЕР, 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 ВЕР. Обнаружены новые морфологические признаки подотряда *Kennedyina*, подтверждающие ранее предложенное выделение *Archizygoptera*. Выявлены особенности протозигоптер семейства *Permagrionidae*, позволяющие обосновать их филогенетическое сближение с мезозойскими *Triadophlebiina*. Для ВЕР впервые предложено выделение шести комплексов по соотношению пермских и раннетриасовых 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*, *Archizygoptera*) и мезозоя (*Triadophlebiina*). Выделенные 6 комплексов стрекоз найдут свое использование при уточнении региональной стратиграфической схемы пермских отложений ВЕР, используемой при региональных геологических работах.

Основные защищаемые положения:

1. Стебельчатокрылые стрекозы подотряда *Kennedyina* из пермских отложений ВЕР 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*, *Luisseidae*, *Oboraneuridae*, *Progoneuridae* fam. nov. и *Engellestidae* fam. nov. к инфраотряду *Archizygoptera*. Семейство *Permagrionidae* не входит в состав *Archizygoptera* и по особенностям строения узелка и заднего края крыла сближается скорее

с триасовыми Triadophlebiina, чем с типичными мезозойскими архизигоптерами Protomyrmeleontidae. Protozygoptera, 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 весьма 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 206 наименований, 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, 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.

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В ходе написания работы были изучены все доступные коллекции стрекоз подотряда *Kennedyina Pritykina*, 1989 (*Archizygoptera*+*Protozygoptera*, объем таксона в соответствии с определенным Л.Н. Притыкиной), хранящиеся в Палеонтологическом институте РАН, а также единичные экземпляры стрекоз из Государственного Геологического Музея им. В.И. Вернадского РАН. Всего было изучено 105 экз. отпечатков разной степени сохранности из местонахождений Чекарда (19 экз., колл. 1700, 4987), Соликамск (1 экз., ГГМ-VI-200-3), Сояна (12 экз., колл. 94, 117, 2455, 3353), Китяк (7 экз., колл. 1218, 1366), Тихие Горы (2 экз., ПИН, № 2295), Калтан (1 экз, колл. 600), Могильниково (1 экз., ГГМ-1844-02/БП-12885), Тюлькино (1 экз., ПИН, № 3474/71), Каргала (6 экз., колл. 100, 199), Исады (36 экз., колл. 3840), Вязовка (1 экз.; ПИН, № 5516/2), Бабий Камень (2 экз, колл. 4887) Джайлоучо (16 экз.; колл. 2069, 2240, 2555, 2785, 5330, 5345).

Изучение и описание указанного материала проводилось в лаборатории артропод Палеонтологического института РАН. Для проведения систематического изучения и описания материала, все экземпляры были сфотографированы. Фотографии были получены с помощью стереомикроскопа Leica M165C, оснащенного фотокамерой Leica DFC425. Наиболее крупные экземпляры, представленные почти целыми отпечатками тел, такие как экз. ГГМ-1844-02/БП-12885 и экз. ПИН, №№ 117/65 и 1700/753 были отсняты фотоаппаратом Nikon D70 (рис. 1.1).



Рис. 1.1 Фотография *Epilestes rasnitsyni* Felker et Vasilenko, 2021 (экз. ГГМ-1844-02/БП-12885), сделанная камерой Nikon D70

Материал из местонахождений Чекарда, Тюлькино и Бабий Камень, представленный отпечатками на плотной, не имеющей видимого рельефа породе, был сфотографирован под слоем этилового спирта, что позволило значительно повысить контрастность жилкования (рис. 1.2).

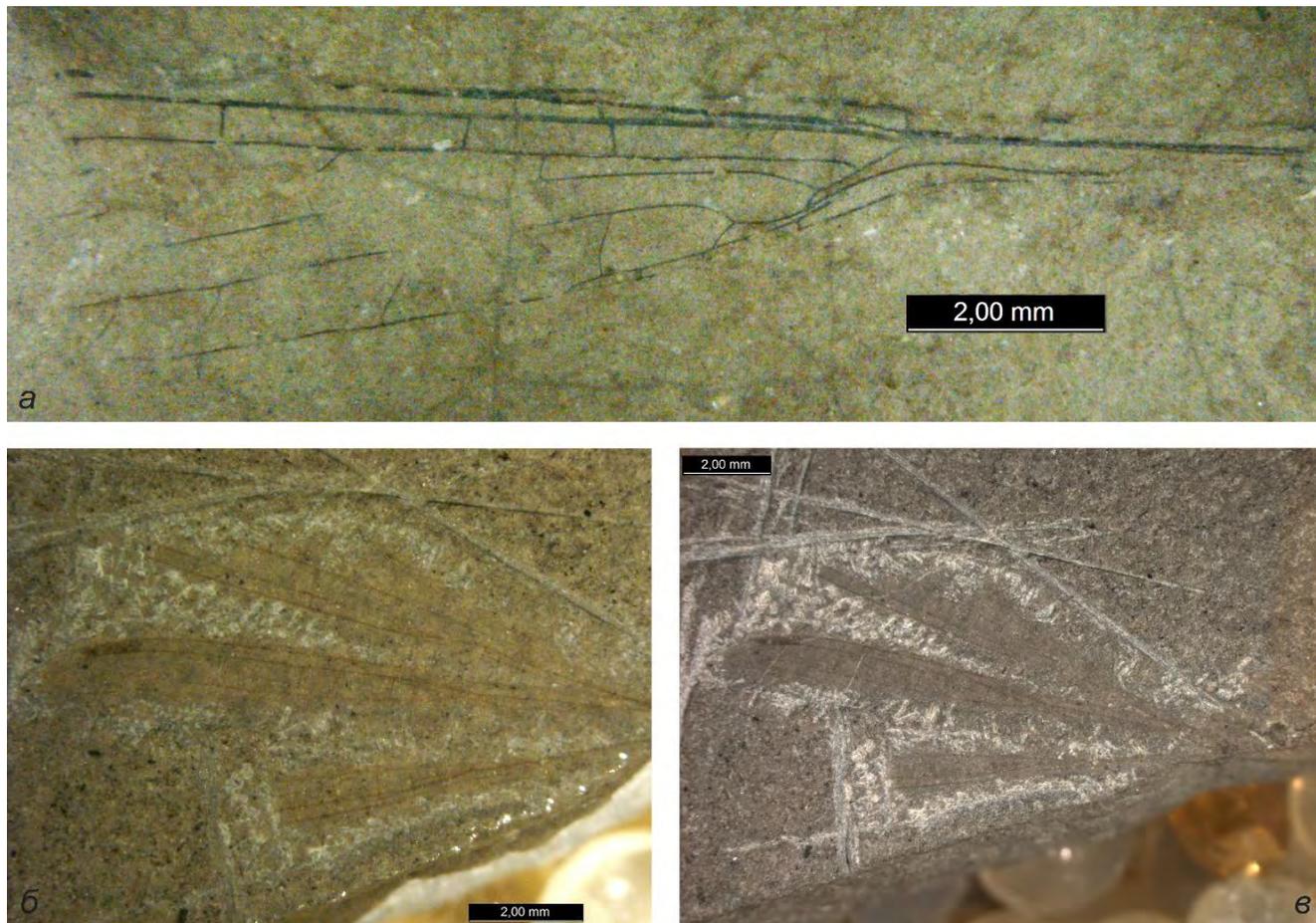


Рис. 1.2. Фотографии, сделанные Leica M165C с камерой Leica DFC425: *а* – ПИН, № 4887/144; индский ярус, Кемеровская область, местонахождение Бабий Камень; снимок под слоем этилового спирта; *б*, *в* – ПИН, № 1700/3256-а; кунгурский ярус, Пермский край, местонахождение Чекарда; *б* – снимок под слоем этилового спирта. *в* – обычный снимок

Часть экземпляров, для которых требовалось изучение мелких структур дискоидальной и узелковой (наиболее интересных в то же время проблематичных) зон жилкования, была изучена с помощью сканирующего микроскопа TeScan Vega3. Наилучшие результаты были получены при использовании детектора BSE для материала из Сояны и Исад (рис. 1.3), и детектора SE для экземпляров из местонахождения Мадыген (рис. 1.4).

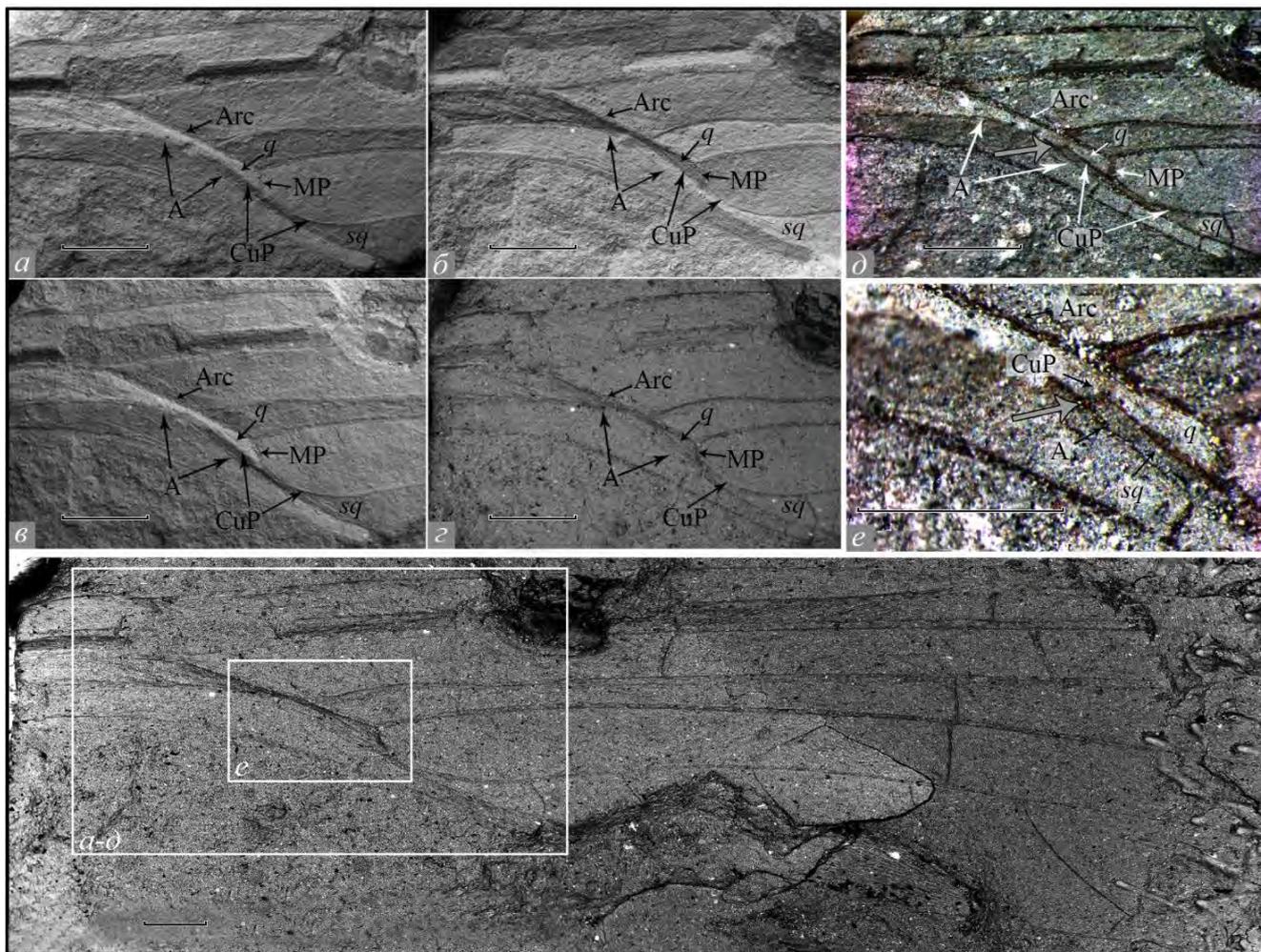


Рис. 1.3. Снимки дискоидальной области *Kennedyya suchonensis* Felker, 2021 (экз. ПИН, № 3840/5003); а—с, ж: изображения, полученные сканирующим микроскопом TeScan Vega3 в режиме детектора BSE; д, е: снимки стереомикроскопом Leica M165C с камерой Leica DFC425 (Фелькер, 2021б)

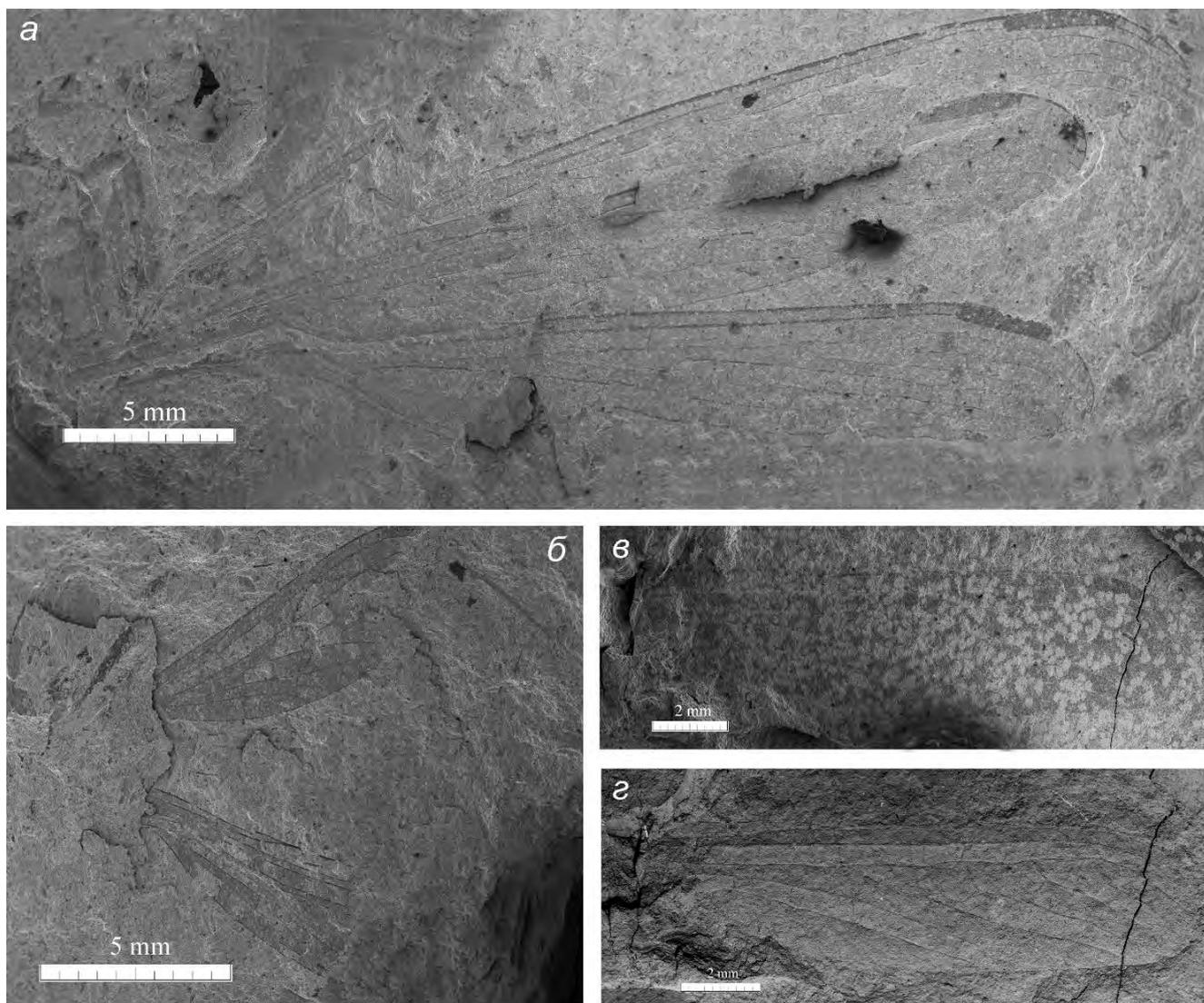


Рис. 1.4. Снимки стрекоз, сделанные электронным микроскопом Tescan Vega3 режиме детектора SE; местонахождение Джайлоучо, ладинский-карнийский ярусы, Ошская область, Киргизия: *а* – экз. ПИН, № 2785/2: *Kennedyya carpenteri* Pritykina, 1981; *б* – экз. ПИН, № 5330/35: *Terskeja paula* Pritykina, 1981; *в, г* – экз. ПИН, № 5343/195: *Kennedyya ferganensis* Felker, 2022 (*г* – то же крыло в режиме детектора BSE)

На следующем этапе работы по полученным изображениям проводилась прорисовка видимого жилкования в растровом графическом редакторе Adobe Photoshop CS6. Дальнейшая корректировка рисунков, заключающаяся в сравнение выполненных прорисовок жилок с их положением на отпечатках, проводилась с использованием стереомикроскопа Olympus SZX10. Для части материала неполной сохранности предложены предположительные реконструкции крыльев, выполненные по аналогии с известными ранее описанными целыми экземплярами. На прорисовках восстановленные элементы жилкования показаны серым. Окончательные варианты рисунков, с обозначенными жилками и указанным масштабом были сделаны в векторном редакторе Adobe Illustrator 2020.

Следующий этап изучения заключался в интерпретации жилкования, определении ранее известного и описании нового материала. Существует несколько возможных интерпретаций жилкования крыльев стрекоз, применяемых разными авторами. Традиционная схема, использовавшаяся при описании первых протоzigоптер была разработана Р. Тильярдом в 1925 году (Tillyard, 1925). Она основана на жилковании палеозойских стрекозообразных и зачастую используется в описаниях современных стрекоз (рис. 1.5). Особенностью этой системы является отсутствие двух продольных жилок (MP и CuA), присутствующих у остальных крылатых насекомых. Позже указанная интерпретация была дополнена наработками Ф. Карпентера и А.В. Мартынова и в окончательном варианте опубликована в работе Р. Тильярда и Ф. Фрезера (Carpenter, 1931, 1933, 1947; Tillyard, Fraser, 1937; 1939, 1940; Мартынов, 1938).

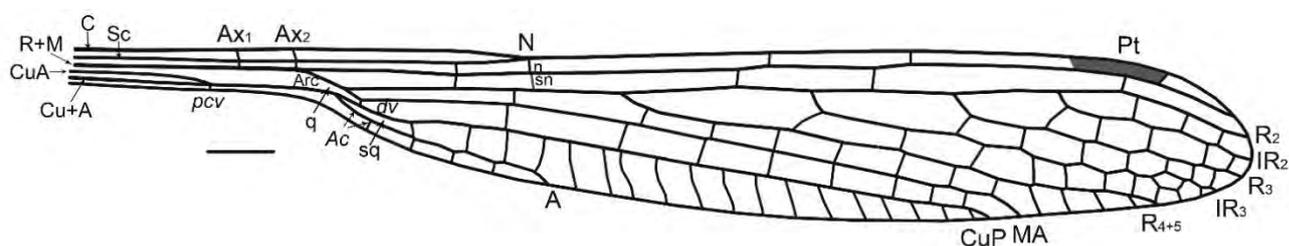


Рис. 1.5. Интерпретация жилкования стрекоз по Тильярду-Фрезеру: *pvc* – посткубитальная поперечная жилка; *dv* – дискоидальная поперечная жилка или дистальная сторона *q*; *Ac* – соединение кубитальной жилки с задним краем крыла (Tillyard, Fraser, 1937, 1939, 1940)

В большинстве современных зарубежных работ по описанию ископаемых стрекоз используется схема жилкования крыльев Рика и Кукаловой-Пек, основанная на морфологии крыла аргентинских меганизоптер семейства *Eugeropteridae* (рис. 1.6). Особенностью этой группы является присутствие в их жилковании как признаков стрекоз (отр. *Odonata*), так и другой группы древнекрылых насекомых – поденок (отр. *Ephemeroptera*). В своей интерпретации Рик и Кукалова отмечают неправильную, по их мнению, интерпретацию двух жилок в системе Тильярда-Фрезера. Так, они предполагают, что медиальный стебель в основании крыла должен сливаться с кубитальным, как у *Ephemeroptera*, а не с радиальным, как в интерпретации Тильярда для палеозойских стрекозообразных. Кроме того, авторы интерпретируют радиальную жилку, как частично слившийся в основании, двойной радиус примитивных *Palaeodictyoptera* и *Ephemeroptera*. Эти особенности «возвращают» в крыло весь набор основных жилок, делая его гомологичным крыльям остальных птеригот (Riek, Kukalova-Peck, 1984). Позже эта система жилкования была дополнена в работах А. Нэля и Г. Бехли (Nel et al, 1993; Vechly, 1996).

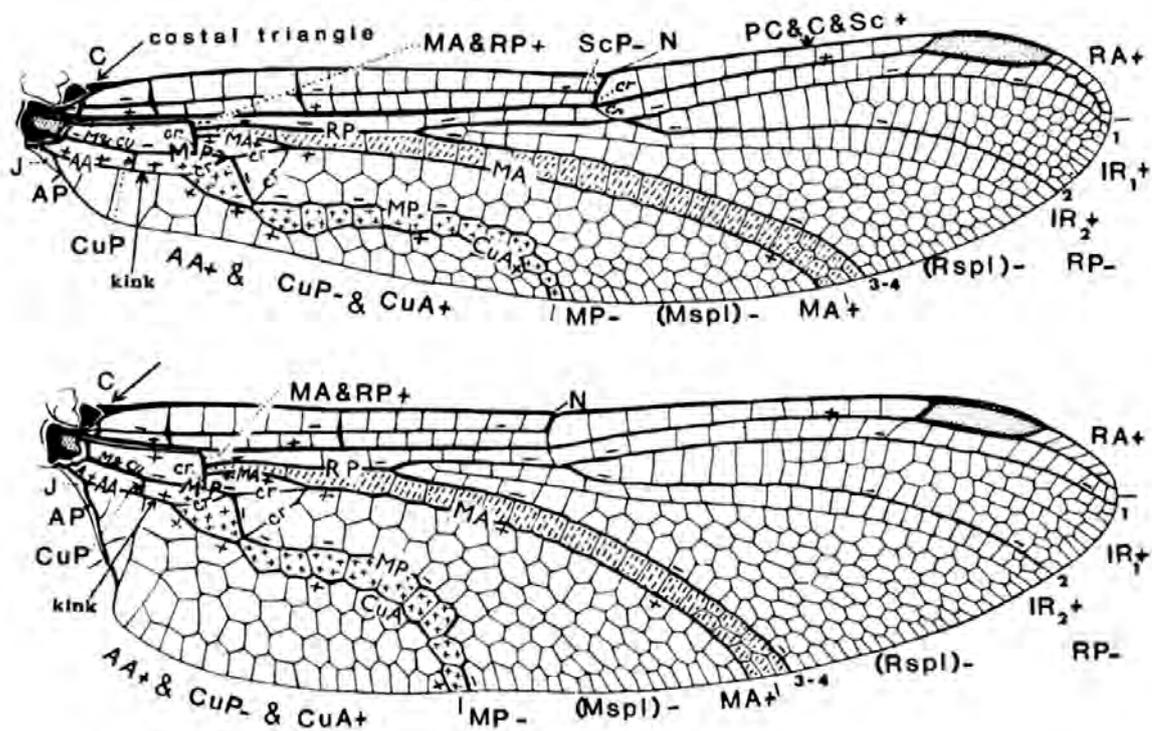


Рис. 1.6. Интерпретация жилкования стрекоз по Рикю и Кукаловой-Пек (Riek, Kukulova-Peck, 1984)

Специализированная схема, основанная на сходстве жилкования стрекоз и прямокрылых (отр. Orthoptera) создавалась Л.Н. Притыкиной, но не была опубликована.

В 2019 году была Дж. Труманом и Р. Роу была предложена новая интерпретация жилкования стрекоз, основанная на особенностях морфогенеза крыльев современных форм (Trueman, Rowe, 2019a). Однако она была критически воспринята и опровергнута в последующих работах А. Нэля (Nel et al., 2019; Trueman, Rowe, 2019b; Nel, Huang, 2020).

В настоящей работе была использована комбинированная схема жилкования, по большей части основанная на традиционной интерпретации Тильярда, с дополнением некоторых элементов по Притыкиной (жилка MP, поперечная Ptbr) и Нэлю и Бехли (жилка Asn). Такой выбор обусловлен двумя факторами: 1) особенностями изучаемого материала, по большей части представленного палеозойскими стрекозообразными с редуцированным жилкованием; 2) простотой и удобством интерпретации Тильярда, разделяющей крыло на удобные для определения и описания зоны (рис. 1.7).

Таким образом, при описании материала использованы следующие обозначения жилок: C – костальная жилка; Sc – субкостальная жилка; Rs – радиальный сектор; R₁, R₂, R₃, R₄₊₅ – ветви радиуса; IR₂, IR₃ – интеркалярные радиальные жилки; MA – передняя ветвь медиальной жилки; MP – задняя ветвь медиальной жилки; CuP – задняя ветвь кубитальной жилки; A – анальная жилка; Ax₁, Ax₂ – антеннодальные поперечные жилки; Arc – дужка; Dc – дискоидальная ячейка; Sdc – субдискоидальная ячейка; Asn – заметная поперечная жилка, расположенная между R₁ и R₂

на интервале от дужки до узелка; N – узелок; n – нодальная жилка (опорная жилка узелка); Sn – субнодальная поперечная жилка; Pn – постнодальные поперечные жилки; Psn – постсубнодальные поперечные жилки; Pt – птеростигма; Ptblr – опорная жилка птеростигмы (рис. 1.5).

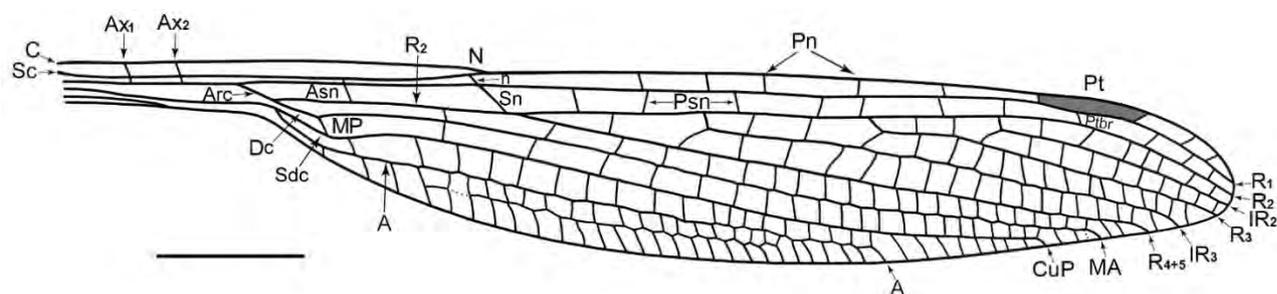


Рис. 1.7. Принятая в работе схема жилкования крыльев стрекоз подотряда Kennedyina на примере *Epilestes rasnitsyni* Felker et Vasilenko, 2021 (Felker, Vasilenko, 2021)

Морфология тела ископаемых стрекоз изучена в соответствии с работами А. Нэя 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). Так, $\angle x$ рассчитывается между перпендикуляром к оси тела и плевральным швом; $\angle z$ – между осью тела и линией, проходящей через основания крыльев (Needham, Anthony, 1903; рис. 1.8). Ниже приведены значения этих углов для разных семейств современных стрекоз:

п/отр	Семейство	$\angle x$			$\angle z$		
		Min	Max	Среднее значение	Min	Max	Среднее значение
Anisoptera	Aeschnidae	21	42	35	19	34	25
	Gomphidae	31	50	40	22	29	26
	Petaluridae	40	–	–	35	–	–
	Cordulegastridae	37	–	–	35	–	–
	Macromiidae	29	39	33	18	33	24
	Corduliidae	30	38	35	23	29	25
	Libellulidae	28	52	41	19	38	30
*	Epiophlebiidae*	43	–	–	45	–	–
Zygoptera	Epallagidae	46	67	55	35	61	57
	Lestidae	59	66	62	28	48	43
	Agrionidae	52	72	60	42	62	49

Таблица I. Значения углов скошенности груди для разных семейств современных стрекоз: * – Anisozygoptera (по Needham, Anthony, 1903)

Их значения были использованы для сравнения с установленными на ископаемом материале. В частности, для экземпляров: ПИН, №№ 117/14, 1700/452, 1700/453, 1700/460, 1700/464, 1700/477, 1700/3252 и ГГМ-VI-200-3.

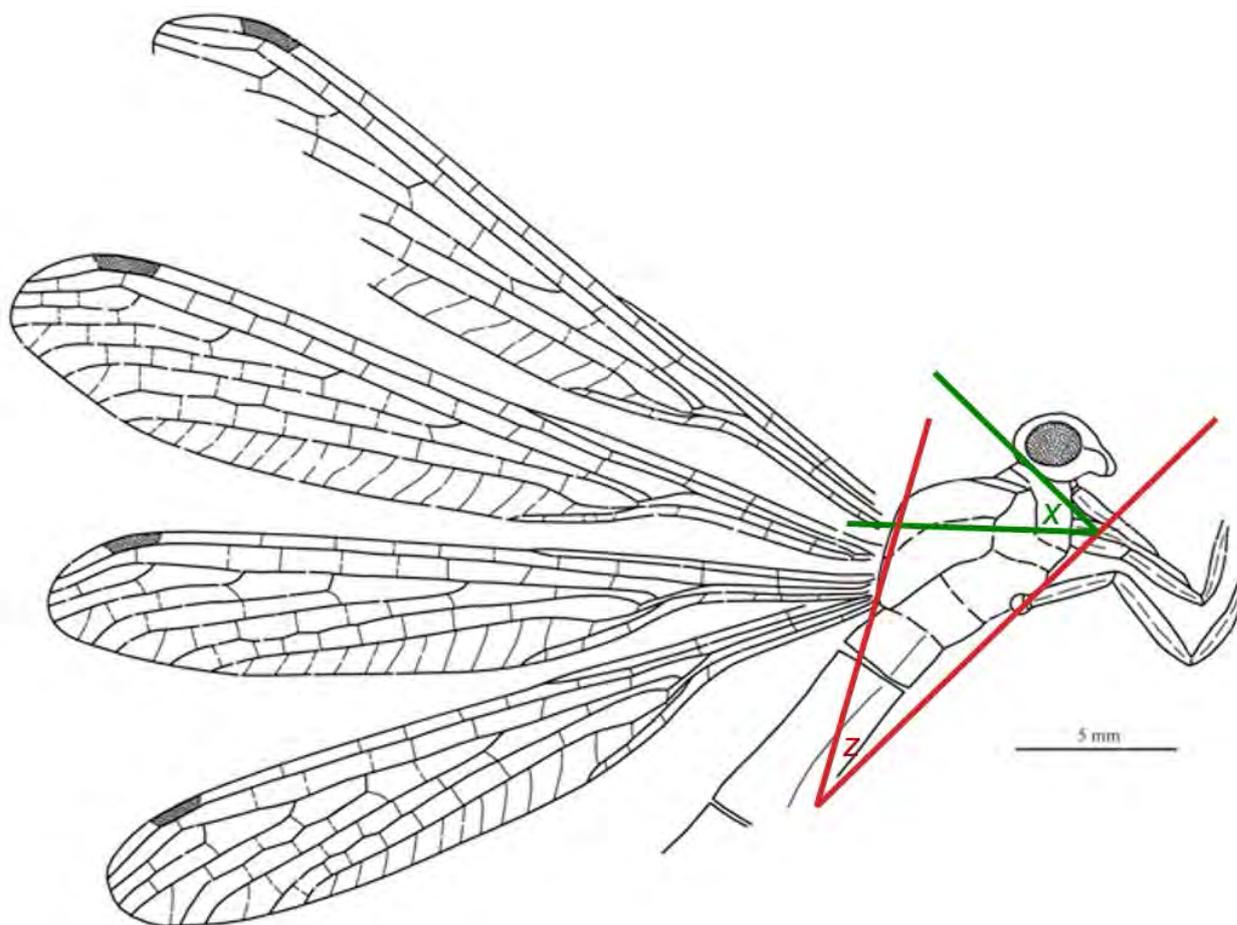


Рис. 1.8. Углы, определяющие скошенность груди (по Needham, Anthony, 1903)

ГЛАВА. 2. МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ

Изученный материал, включающий 105 экземпляров 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 Фолклендских островов (рис. 2.1). Ниже даются сведения по этим местонахождениям (привязка, возраст, состав фауны, особенности образования).

Авьон (Франция: департамент Па-де-Кале, Террикон № 7; московский ярус)

Одни из наиболее древних местонахождений каменноугольных насекомых, известные с начала XX века, расположены на севере Франции в департаментах Норд и Па-де-Кале. Многочисленные остатки собраны в терриконе № 7 угольного бассейна Па-де-Кале. Террикон сложен отвалами шахт №№3 и 4, находившихся у коммуны Льевен (вестфальский C/D; МСШ – московский ярус), и породами обрамления жил Эрнестин (вестфальский C), Араго, Дюсуич и Марте (вестфальский D; Prokor et al., 2014). На данный момент описаны представители Palaeodictyoptera, Diaphanopteroidea, Odonata, Cnemidolestodea, Caloneuroidea, Thripida, Paoliida, Dictyoptera, Plecoptera, Acercaria, Holometabola и 'Grylloblattida' (Prokor et al., 2014). Стрекозы представлены одной из самых древних форм стебельчатокрылых рода *Jacquesoudardia* (Prokor et al., 2014), и *Enigmatoptera* (Nel et al., 2018), а также крупными меганевринами рода *Gallotupus* (Nel et al., 2008).

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

Отложения пачек Радсток и Фаррингтон сейчас входящих в состав формации Гроувсенд, расположены в восточной части Бристоль-Сомерсетского угольного бассейна (Duncan et al., 2003). Ископаемые насекомые известны из местонахождения Ритлингтон, расположенного недалеко от одноименной деревни (Jarzembowski, 1989). Каменноугольные отложения бассейна входят в состав Радстокской синклинали и в большинстве случаев относительно труднодоступны, т.к. перекрываются вышележащими мезозойскими осадками. Немногочисленный доступный для изучения материал приурочен к отвалам закрытых угольных шахт. Выработанные отложения центра Радстокской синклинали относятся к пачкам Радсток и Фаррингтон формации Гроувсенд группы Супра-Пеннант вестфальского D яруса; в МСШ – верхняя часть московского яруса; Waters et al., 2009). Литологически отложения представлены в основном переслаиваниями пород терригенного цикла и тонких (0,46 – 0,84 м) слоев углей.

Большинство остатков представлены палеоэнтомологическим (разрозненными крыльями и их частями) и палеоботаническим материалом. Самые распространённые отряды Blattodea, Protorthoptera и Palaeodictyoptera. Реже встречаются отпечатки тел арахнид отряда Phalangiotarbi, раковины конхострак и пресноводных моллюсков. Довольно значимая часть ископаемых представлена ихнофоссилиями разных групп, от нематод до позвоночных (Jarzembowski, 1989). Стрекозы известны по единственному экземпляру архизигоптеры *Bechlya ericrobinsoni* Jarzembowski, Nel, 2002.

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

Слои формации с ископаемыми насекомыми обнажаются на местонахождении Обора (Zessin, 2008). Возраст насекомоносных слоев по присутствию характерных форм тараканообразных зоны *Syscioblatta* n. sp. Obora – *Moravamylacris kukalovae* определен как сакмарский-раннеартинский (Schneider, Werneburg, 2012). В то же время находки актиноптеригий, близких к *Paramblypterus rohani* (Stamberg, 2014), и сводные данные по разным группам ископаемых указывают на ассельский возраст (Opluštil et al., 2017). Местонахождение Обора характеризуется присутствием многочисленных ископаемых разных групп, наиболее широко представленной из которых являются насекомые. Из отложений местонахождения описано более 130 видов ископаемых насекомых, принадлежащих к отрядам Blattodea, Odonata, Ephemeroptera, Miomoptera, Glosselytrodea, Palaeodictyoptera, Megasecoptera, Diaphanopteroidea, Protelytroptera, Paoliida, Permotrighoptera, Mecoptera, Cnemidolestodea, Coleoptera, Eoblattida, Reculida (Kukalová, 1964a,b; 1965; 1968; 1975; Kukalová-Peck, 1980; Hubbard, Schneider, 1984; Brauckmann, Zessin, 1989). Стрекозы представлены двумя сильно отличающимися по облику экземплярами: крупной меганевриной *Stephanotypus* sp. и мелкой кеннединой *Oboraneura kukalovae*. При первоописании последняя была отнесена к монотипичному семейству Oboraneuridae.

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

Наиболее перспективные выходы формации Барсум расположены в местонахождении Карризо-Арройо. На местонахождении представлена довольно мощная последовательность отложений, охватывающих стратиграфический интервал от гжельского до ассельского ярусов. Основные насекомоносные слои расположены в верхней части пачки Ред Танкс и датированы, как ассельские по наличию в вышележащих морских прослоях конодонта *Streptognathodus nevaensis*, а в лежащих немного ниже неморских – тараканообразных зоны *Sysciophlebia ilfeldensis*-*Spiloblattina weissigensis*, характерных для границы гжельского-ассельского ярусов

(Schneider et al., 2016). Из местонахождения известны только единичные крылья стрекоз р. *Luiseia* (монотипичное семейство Luiseidae) и предполагаемых архизигоптер неясного систематического положения (Nel et al., 2012). Необходимо отметить, что насекомые в Карризо-Арройо не слишком многочисленны, большая их часть представлена тараканообразными, что весьма характерно для указанного стратиграфического интервала (Rasnitsyn et al., 2004; Schneider et al., 2004; Щербаков, 2008). Кроме того, немалая их часть представлена отрядами древнекрылых. Так помимо стрекоз описаны представители Diaphanopteroidea, Syntonopteroidea, Palaeodictyoptera (Prokop, Kukulová-Peck, 2017). Из новокрылых кроме вышеупомянутых тараканообразных известны довольно многочисленные Orthoptera, Grylloblattida, Caloneuroidea, Нуперлида, Psocodea, Миомптера, Месоптера (Kukulová-Peck, Peck, 1976; Rowland, 1997; Rasnitsyn et al., 2004; Schneider et al., 2004). Такое разнообразие насекомых, наравне с довольно многочисленными представителями остальных групп (конхостраки, моллюски, растения), указывает на специфические условия захоронения. Реконструируемые условия предполагают, что основное осадконакопление происходило в пределах прибрежной равнины, периодически подверженной трансгрессии, что подтверждается присутствием нескольких прослоев с морской фауной (Lucas, Krainer, 2004, Schneider et al., 2016).

Эльмо и Мидко (США: Техас, Оклахома, кунгурский ярус, формация Веллингтон)

Довольно долгое время отложения этой формации считались артинскими, хотя состав комплекса ископаемых насекомых сходен с известными из кунгурских отложений ВЕП (Carpenter, 1931, 1933, 1939, 1947; Залесский, 1956). В 2008 году геологическая служба Канзаса издала изменения номенклатуры региональных подразделений, в которых возраст формации был «омоложен» до раннего кунгура (Sawin et al., 2008). Основные местонахождения формации, Эльмо и Мидко, заметно удалены друг от друга (270 км) и находятся в разных штатах, Канзасе и Оклахоме соответственно (Beckemeyer, Hall, 2007). Из указанных местонахождений известен самый крупный палеозойский комплекс насекомых, насчитывающий около 23 тыс. отпечатков (Beckemeyer, Hall, 2007). Несмотря на свою многочисленность, он слегка уступает в биоразнообразии ранне- и среднепермским комплексам местонахождений ВЕП (Rasnitsyn et al., 2015). Из его отложений описаны представители 20 отрядов насекомых: Odonata, Ephemeroptera, Reculida, Blattodea, Grylloblattida, Protelytroptera, Миомптера, Permopsocida, Paoliida, Cnemidolestodea, Caloneuroidea, Diaphanopteroidea, Megasecoptera, Palaeodictyoptera, Месоптера, Orthoptera, Нуперлида, Glosselytroidea, Homoptera, Permopsocida (Carpenter, 1931; 1933; 1939; 1943; 1947; 1950; 1966; 1976; Beckemeyer, Hall, 2007; Béthoux et al., 2010; Nel et al., 2012). Из веллингтонских местонахождений известно около 100 экз. стрекоз, большая часть которых (63

экз.) представлена крупными меганевринами р. *Typus*, *Megatypus*, *Oligotypus*, *Meganeuropsis* (приложение 2; Carpenter, 1931, 1933, 1939, 1947). Также здесь отмечается первое известное появление дитаксиневрин. Они представлены двумя видами рода *Ditaxineura* (Carpenter, 1931; 1933; 1939; Huguet et al., 2002). Кеннедиины довольно многочисленны (29 экз.) и представлены родами *Opter*, *Kennedyia* и *Progoneura*. До настоящего времени все три рода включались в состав семейства Kennedyidae на основании не полной редукции, а заметного укорочения анальной жилки. В то же время третий род имеет множество заметных отличий и в данной работе отнесен к семейству Progoneuridae fam. nov.

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

Основные местонахождения формации Салагу находятся в пределах Лодевского бассейна во Франции. Отложения с остатками ископаемых насекомых относятся к пачке Мерифонс (Nel et al., 1999a-c; Fate et al., 2013). Возраст насекомоносных слоев формации точно не установлен. По результатам магнитного датирования породы нижней части пачки Мерифонс и подстилающей ее пачки Октон расположены в диапазоне от верхней части артинского до середины кунгурского ярусов. Радиометрическим методом установлено, что отложения пачки Октон относятся к артинскому ярусу (Michel et al., 2015). Верхняя часть формации предположительно находится вблизи границы кунгурского и роудского ярусов МСШ (Pfeifer et al., 2020). Из ее отложений известно множество находок насекомых, представленных отрядами: Odonata, Palaeodictyoptera, Megasecoptera, Diaphanopteroidea, Ephemeroptera, Orthoptera, Caloneuroidea, Grylloblattida, Homoptera, Reculida, Neuroptera, Glosselytroidea (Béthoux et al., 2005; Prokop et al., 2015). Стрекозы довольно многочисленны и очень разнообразны. На данный момент из отложений формации Салагу описано 5 семейств, 11 родов и 16 видов (Prokop et al., 2015). Большая часть представлена довольно крупными меганевринами родов *Typus*, *Arctotypus*, *Curvitypus* и *Nannotypus* (Nel et al., 2009; Prokop et al., 2015). По-видимому, промежуточное положение между примитивными меганевринами и настоящими стрекозами занимают известные исключительно из Лодев представители семейства Lareugiidae. Они характеризуются как признаками настоящих стрекоз, выражающимися в виде присутствия настоящего узелка с наклонными нодальной и субнодальной поперечными жилками, так и более примитивными особенностями. К ним относится дистальное положение узелка, обычно характерное для дитаксиневрин, присутствие дополнительной ветви передней медиальной жилки МА и заметная ее наклоненность, прослеживающиеся у наиболее ранних стрекоз семейства Eugeopteridae и Erasipteridae (Eomeganisoptera?) а также у Aulertupidae, Kohlwaldiidae, Meganeuridae и Namurotypidae (Meganisoptera; Nel et al., 1999b). Остальные стрекозы имеют зигоптероидный облик. Три рода,

Lodevia, *Epilestes* и *Salagoulestes* относятся к семейству Permagrionidae (подряд Kennedyina; Nel et al., 1999c; Fate et al., 2013). Все они имеют вытянутое, неширокое крыло и характеризуются присутствием узелка с заметно наклоненной субнодальной жилкой, а также относительно крупных ячеек в полях у заднего края крыла. Небезынтересно, что несмотря на явную принадлежность к одному и тому же семейству Permagrionidae, определенную благодаря характерному облику крыла и строению узелка, вышеуказанные роды значительно различаются по размерам. Так, *Salagoulestes* представлен всего лишь 13 мм крылом, а размеры крыльев *Lodevia* и *Epilestes* - около 40 и 30 мм соответственно (Nel et al., 1999c; Fate et al., 2013). Другие виды *Epilestes* и *Salagoulestes* известны из ниже-среднепермских отложений ВЕП и также характеризуются сходным диапазоном размеров (Мартынов, 1937; Felker, Vasilenko, 2021). Род *Lodevia* известен исключительно из отложений формации Салагу (Nel et al., 2012). Оставшиеся два рода, *Huangiopterum* и *Saxonagrion*, описаны в составе монотипичных семейств, отнесенных к первым настоящим зигоптерам (Nel et al., 1999a; Prokop et al., 2015).

Чекарда (Россия: Пермский край, кунгурский ярус, кошелевская свита)

Первое появление кеннедини на ВЕП зафиксировано в отложениях кошелевской свиты в местонахождении Чекарда (Пермский край, Суксунский район). Породы местонахождения обнажаются в береговом склоне на протяжении 1 км по течению реки (Пономарева, 2015). На этом расстоянии выделяются три заметных обнажения: Чекарда-1 (57.027372, 57.733107); Чекарда-2 (57.026015, 57.729742) и Чекарда-3 (57.028241, 57.716940). Отложения кошелевской свиты соответствуют иренскому горизонту верхней части кунгурского яруса. На местонахождении Чекарда представлена верхняя терригенная часть свиты, сложенная зеленовато-серыми песчаниками и алевролитами с прослоями конгломератов, мергелей и алевролитов. Возраст отложений свиты определен по присутствию в морских прослоях аммоноидей *Uraloceras fedorovi* и брахиопод *Uraloproductus stuckenbergianus*, *Rhynchopora variabilis* (Снитко и др., 2017). Комплекс насекомых, известных из Чекарды насчитывает представителей 25 отрядов и более 100 семейств (Аристов, 2015). Наиболее многочисленными и разнообразными среди них являются отряды: Ephemeroptera, Syntonopteroidea, Odonata, Blattinopseida, Caloneurida, Нурперлida, Palaeodictyoptera, Megasecoptera, Diaphanoptera, Psocoptera, Thiripida, Miomoptera, Coleoptera, Neuroptera, Megaloptera, Glosselytroptera, Trichoptera, Eoblattida, Blattodea, Grylloblattida, Cnemidolestodea, Forficulida, Plecoptera, Mecoptera, Homoptera, Orthoptera и Phasmatodea (Аристов, 2015). Среди них наблюдается множество эндемичных форм – 19 семейств. По своему составу раннепермский комплекс местонахождения более всего близок к соянскому, и несмотря на близкий возраст, заметно

отличается от раннекунгурского из формации Веллингтон США (Rasnitsyn et al., 2015). Стрекозы из кошелевской свиты многочисленны (известно 60 экз.) и представлены всеми тремя позднепалеозойскими группами: меганевринами, дитаксиневринами и кеннединами. Немногочисленные меганеврины представлены единичными отпечаткам р. *Typoides* (Залесский, 1948а), известными только из Чекарды, и чаще встречающимся р. *Arctotypus* (сем. Meganeuridae), также отмеченным из верхнего карбона формации Дип Хард в Великобритании (Nel et al., 2009), нижней перми формации Салагу во Франции (Nel et al., 2009) и соликамской свиты Пермского края (Залесский, 1950), а также средней перми ивагорской свиты Архангельской области (Martynov, 1932). Наиболее многочисленными и разнообразными среди стрекоз кошелевской свиты являются представители группы дитаксиневрин. Из Чекарды описаны не известные из других отложений роды *Ditaxineurella* и *Hemizygoteron* семейства Hemizygoteridae и *Proditaxineura* семейства Ditaxineuridae (Мартынов, 1940; Залесский, 1956). Помимо этого, в отложениях кошелевской свиты, по-видимому, присутствуют представители типового рода Ditaxineuridae, ранее известные исключительно из местонахождений формации Веллингтон (Carpenter, 1933; 1947). Кеннедины в отложениях кошелевской свиты представлены единичными крупными пермагрионидами рода *Permolestes*, и более многочисленными архизигоптерами семейств Kennedyidae, Progoneuridae fam. nov. и Engellestidae fam. nov. Благодаря полной сохранности некоторых экземпляров, представленных отпечатками почти целых тел, для кеннедин кошелевской свиты установлены важные морфологические признаки. Состав комплекса стрекоз кошелевской свиты детально охарактеризован в главе 6.

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

Единичные экземпляры кеннедин известны из скважин и местонахождений соликамской свиты, находящихся в Приуралье. Отложения свиты выходят в пределах Соликамской и Сылвинской впадин, где представлены в основном однообразными серыми мергелями, аргиллитами и глинами с прослоями солей и ангидритов. Свита соответствует объему одноименного соликамского горизонта и по литологическим данным подразделяется на две части, нижнюю и верхнюю (Силантьев, 1998). Возраст свиты установлен как уфимский по присутствию двустворчатых моллюсков: *Permophorus costatus*, *Stutchburia tschernyschewi*; остракод *Iniella kuznetskiensis*, *Sinusuella* aff. *pergraphica*, *Tomiella* cf. *trapezoidalis* и споровых комплексов *Cirratriradites ornatus*, *Gemmites pullatus* и *Kraeuselisporites vulgaris*; Снитко и др., 2017). Насекомые в отложениях свиты представлены отрядами Ephemeroptera, Homoptera, Trichoptera, Blattodea, Grylloblattida, Thysanoptera, Odonata, Psocoptera, Protelytroptera, Plecoptera,

Mecoptera, Hymenoptera, Miomoptera, Neuroptera, Orthoptera, Blattellidae (Sukacheva, Aristov, 2017). Стрекозы известны из трех близко расположенных точек, находящихся в Чердынском и Соликамском городских округах Пермского края. К ним относятся местонахождения Тюлькино на р. Каме, Могильниково на р. Вишере и скважина 79 близ пос. Нижнее Мошево рядом с г. Соликамском (Залесский, 1948a, Felker, 2020b; Felker, Vasilenko, 2021). Большая часть стрекоз из береговых отложений Могильниково представлена крупными меганевринами р. *Arctotypus* и *Curvitypus*, по своему облику близким к таковым из кунгурских отложений кошелевской свиты и формации Лодев (Залесский, 1950; Nel et al., 2009). В местонахождении Тюлькино практически все экземпляры представлены в виде разрозненных фрагментов, поэтому их точная принадлежность не установлена. Кеннедиины в отложениях соликамской свиты представлены всего тремя экземплярами, двумя довольно крупными пермагрионидами р. *Solikamptilon* (Нижнее Мошево) и р. *Epilestes* (Могильниково), а также небольшой архизигоптерой р. *Kennedyia* (Тюлькино). Состав комплекса стрекоз соликамской свиты детально охарактеризован в главе 6.

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

Отложения кузнецкой безугольной подсерии известны по ряду местонахождений, характеризующихся богатыми комплексами ископаемых. Местонахождение Калтан расположено в южной части Кузнецкого бассейна, недалеко от пос. Верхний Калтан. Из указанного местонахождения известен очень крупный комплекс насекомых, насчитывающий более 2000 отпечатков в составе 15 разных отрядов (Родендорф и др., 1961). Среди них наиболее многочисленными являются представители отрядов Orthoptera, Homoptera, Grylloblattida и Mecoptera (Родендорф, 1961). Среди отрядов древнекрылых преобладают Diaphanopteroidea. Немногочисленные экземпляры относятся к отрядам: Glosselytroidea, Coleoptera, Plecoptera, Miomoptera и Neuroptera, единичные к отрядам: Odonata, Megasecoptera, Ephemeroptera, Trichoptera и Caloneuroidea (Родендорф и др., 1961). Отложения Калтана и близлежащего местонахождения Сарбала относятся к митинскому горизонту кузнецкой безугольной подсерии кольчугинской серии. Возраст пород точно не установлен. Так, по комплексу неморских двустворчатых моллюсков, в котором исчезают крупные формы р. *Palaeomutela* и преобладают небольшие *Palaeonodonta*, он считается верхнеуфимским (Бетехтина и др., 1986; 1988). Энтомофауна предполагает более молодой возраст от нижнеказанского, по сходству равнокрылых с таковыми ивагорской свиты ВЕП (Shcherbakov, 2000), до верхнеказанского, по особенностям состава жуков (Ропомаренко, 2004; Щербаков, 2008). Стрекозы представлены специфичными на семейственном уровне формами, не характерными для других местонахождений. Наибольшее число экземпляров относится к монотипичному семейству

Callimokaltanidae, по своему облику относимому к более крупной группе дитаксиневрин или предшественников анизоптер. Кеннедиины представлены одним достоверным экземпляром р. *Kaltanoneura* (сем. Kaltanoneuridae), первоначально также отнесенным к группе дитаксиневрин, и весьма неполным фрагментом крыла, сходным по жилкованию с р. *Permevallage* (Родендорф, 1961).

Сояна (Россия: Архангельская область, казанский ярус; ивагорская свита)

Слои с ископаемыми насекомыми в нижнеказанских отложениях известны из нескольких обнажений по реке Сояна (Ива-гора, Шеймо-гора) и ее притокам Большой и Малой Летопаде (Зеккель, 1940). Представленные в них отложения относятся к ивагорской свите, сложенной тонкослоистыми сероцветными и кофейными мергелями и песчаниками. Восточнее породы фациально замещаются морскими отложениями, в которых обнаружены характерные нижнеказанские формы фораминифер *Nodosaria hexagona*, *Lingulonodosaria kamensis*, *Spandelina longissima*, *Tristix permiana*, брахиопод *Lingula orientalis*, *Rhynchopora geinitziana*, двустворчатых моллюсков *Astartella permocarbonica* и аммоноидей *Pseudogastrioceras* (?) sp. (Лихарев, Миклухо-Маклай, 1977; Игнатъев, Наугольных, 2001). Насекомые многочисленны и разнообразны. Найдены представители отрядов Mecoptera, Ephemeroptera, Odonata, Grylloblattida, Megasecoptera, Palaeodictyoptera, Diaphanopteroidea, Letopaloptera, Miomoptera, Megaloptera, Caloneuroidea, Orthoptera, Plecoptera, Psocoptera, Нуроперлида, Coleoptera, Homoptera, Blattodea, Neuroptera, Raphidioptera, Dermaptera, Trichoptera, Blattinopseida, Eoblattida, Glosselytroidea и Нуроперлида (Щербаков, 2007). Состав энтомокомплекса близок к известному из нижнеказанской байтуганской свиты, однако, отличается большим количеством находок, что, по-видимому, связано с лагунным генезисом местонахождения (Щербаков, 2008) Стрекозы представлены основными пермскими группами: меганевринами, дитаксиневринами и кеннедиинами. Состав комплекса стрекоз ивагорской свиты детально охарактеризован в главе 6. Стоит отметить, однако, что наиболее многочисленные меганеврины довольно однообразны и в основном представлены единственным р. *Arctotypus* сем. Meganeuridae. Две оставшиеся группы более мелких стрекоз, дитаксиневрин и кеннедиин, при меньшем количестве экземпляров более разнообразны. Дитаксиневрину представлены типовыми родами семейств Permaeschnidae и Ditaxineuridae. Среди кеннедиин отмечается присутствие семейств Kennedyidae и Permagrionidae.

Тихие Горы (Россия: Татарстан, казанский ярус; байтуганская свита)

В отложениях байтуганской свиты стрекозы известны исключительно из местонахождения Тихие Горы. Местонахождение было расположено на правом берегу реки Камы у пристани Тихие

Горы города Менделеевска. На данный момент наиболее перспективная часть разреза уничтожена обвалом, вызванным поднятием уровня воды в Каме. Насекомоносные отложения Тихих гор были представлены серыми алевролитами и желтоватыми мергелями с песчанистыми и известковыми конкрециями. Недалеко от пристани, в районе поселка Майский палеонтологом-любителем С. Терентьевым найдены схожие породы с остатками насекомых, в том числе стрекоза сем. *Ditaxineuridae*. Традиционно в Волжско-Камском регионе выделяются два типа слоев байтуганской свиты: красногорские и приказанские, характеризующие соответственно прибрежную и центральную части Казанского моря (Нургалиева и др., 2008). На местонахождении Тихие Горы, по-видимому, были представлены красногорские слои. Возраст байтуганской свиты установлен как нижеказанский (сокский горизонт) по наличию в опорных морских разрезах конодонта *Kamagnathus khalimbadzhai*, аммоноидей р. *Sverdrupites* и брахиопод *Canocrinella* sp., *Licharewia* sp., *Lingula orientalis* (Нургалиева и др., 2008; Черных, 2016). Насекомые найдены на поверхностях алевролитов и в известково-песчанистых конкрециях. Многочисленные органические остатки на поверхностях мергелей позволяют предположить относительно слабый гидродинамический режим, т.е. указывают на то, что разрез Тихих Гор находился в довольно застойных прибрежных условиях. Наиболее продуктивные в палеонтологическом плане, песчанистые, песчанисто-известковые конкреции, содержащие отпечатки крыльев насекомых, рыбы чешуи и растительные остатки, образованы путем цементации и уплотнения исходного, песчано-мергелистого, и привнесенного из приповерхностного слоя материала (Егоров, 1932). Всего из указанного местонахождения известно около 300 экз. насекомых. Состав энтомокомплекса довольно разнообразен. Наиболее многочисленны представители отрядов Grylloblattida, Homoptera, Miomoptera, Orthoptera, Mecoptera (Vdovets et al., 2010). Также найдены Blattodea, Caloneurodeae, Ephemeroptera, Coleoptera, Megasecoptera, Neuroptera, Palaeodictyoptera, Odonata, Trichoptera. Стрекозы немногочисленны и представлены единичными экземплярами дитаксиневрин рода *Pholidoptilon* Zalessky, 1931 и кеннедиин рода *Sushkinia* Martynov, 1930 (Martynov, 1930; Залесский, 1931).

Китяк (Россия: Кировская область, казанский ярус; белебеевская свита)

Насекомые в отложениях белебеевской свиты известны из местонахождения Китяк (Кировская область, Малмыжский район). Обнажения расположены по берегам реки Б. Китячка и у отвалов заброшенного Акбатыровского рудника. Возраст белебеевской свиты установлен, как позднеказанский по наличию в западных разрезах Прикамья прослоев морских отложений с фауной (Молостовский и др., 2001). В указанном регионе выделяются две подсвиты, соответствующие ниже- и вышеказанскому подъярису. Нижнебелебеевская охарактеризована

комплексом пресноводных остракод *Darwinula varsanofievae*, *D. alexandrinae*, *D. belebeica*, *Darwinuloides sentjakensis*, *D. edmistonae*. В верхнебелебеевской свите помимо вышеперечисленных форм встречены *Prasuchonella nasalis*, *Darwinuloides edmistonus* (Клинк и др., 1999). Породы местонахождения Китяк относятся к верхнебелебеевской подсвите (Клинк, 1995). Насекомые многочисленны. Из местонахождения известно около 1000 экземпляров. Определены представители отрядов Blattodea, Grylloblattida, Homoptera, Mecoptera, Megasecoptera, Diaphanopteroidea, Caloneuroidea, Cnemidolestida, Glosselytroidea, Miomoptera, Reculida, Orthoptera, Odonata. Важной особенностью энтомокомплекса является резкое уменьшение доли палеозойских реликтов, наблюдаемое в отложениях ВЕП с позднеказанского времени (Щербаков, 2008). Стрекозы немногочисленны и представлены исключительно стебельчатокрылыми формами подотряда Kennedyina: единственным экземпляром р. *Progoneura* и несколькими пермагрионидами р. *Solikamptilon*, *Permolestes* и *Sushkinia*. Состав комплекса стрекоз белебеевской свиты детально охарактеризован в главе 6.

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

Отложения аманакской свиты распространены в пределах Камско-Бельской структурно-фациальной области в скважинах, а также вскрываются на правобережье рек Урал и Донгуз в бассейне Каргалки (Лядский и др., 2013). Комплекс ископаемых насекомых этой свиты происходит из отвалов Каргалинских медных рудников. Отложения аманакской свиты охарактеризованы комплексом позднеуржумских пресноводных остракод *Paleodarwinula elongata*, *P. chramovi*, *P. arida*, *P. faba*, *P. torensis* и *Prasuchonella nasalis* (Tverdokhlebov et al., 2005). Помимо этого, отсюда происходит богатый комплекс ископаемых, представленный тетраподами зон *Estemmenosuchus uralensis*–*Ulemosaurus svijagensis*, рыб *Kargalichthys efremovi*–*Uranichthys pretoriensis* (Сенников, Голубев, 2017; Прокин и др., 2019, Миних А., Миних М., 2018). Из Каргалинских рудников известно более 300 экземпляров остатков насекомых, представленных личинками и имаго. Наиболее широко представлены отряды Blattodea, Coleoptera, Grylloblattida, Homoptera, Hyuperlida, Mecoptera, Megasecoptera, Miomoptera, Odonata, Orthoptera, Plecoptera, Caloneuroidea. Большая часть стрекоз описана в составе стебельчатокрылых семейства Permagrionidae: р. *Epilestes*, *Scytolestes*, *Triadolestes* (Мартынов, 1937). Также присутствуют характерные формы подотряда Triadophrabiina, представленные родом *Kargalotypus* (Родендорф, 1962). Состав комплекса стрекоз аманакской свиты детально охарактеризован в главе 6.

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

Отложения с ископаемыми насекомыми вязовской свиты распространены на правом берегу р. Урал, в окрестностях с. Вязовка, расположенного примерно в 40 км восточнее г. Оренбурга. Возраст отложений определен как северодвинский по наличию богатого комплекса пресноводных остракод: *Suchonellina daedala*, *Such. cultella*, *Such. undulata*, *Such. futschiki*, *Such. spizharskyi*, *Such. inornata*, *Paleodarwinula fragiliformis* и *Prasuchonella nasalis* (Tverdokhlebov et al., 2005). В нижней части свиты, обнажающейся в типовом разрезе Вязовского оврага, остракоды практически не представлены. На данный момент известно шесть уровней с остатками насекомых из разных частей Вязовского оврага и один уровень из расположенного севернее оврага Грязнушка. По предварительным данным, формы из верхнего стратиграфического уровня наиболее близки к северодвинским из отложений полдарской свиты. Стрекозы представлены единственным экземпляром стебельчатокрылой архизигоптеры семейства *Oboraneuridae*, найденной в самой нижней части разреза. Из отложений вязовской свиты помимо стрекоз известны представители отрядов Neuroptera, Coleoptera, Ephemeroptera, Mecoptera, Blattodea, Orthoptera, Grylloblattida, Odonata, Plecoptera, Homoptera.

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

Один из самых богатых и разнообразных комплексов пермских насекомых происходит из северодвинских отложений полдарской свиты. Он приурочен к старичным сероцветам Мутовинской линзы, также известной как местонахождение Исады. Линза врезана в породы пуртовинской, каликинской и кичугской пачек полдарской свиты, обнажающихся в левом берегу р. Сухоны неподалеку от дер. Исады Вологодской области. Наиболее перспективные слои с ископаемыми насекомыми расположены в средней части линзы на уровне 47–52 слоев кичугской пачки (по описанию В.К. Голубева в Golubev, 2013 и Arefiev et al., 2015). Пуртовинская, кичугская и низы каликинской пачек охарактеризованы комплексом северодвинских остракод *Suchonellina inornata*–*Prasuchonella stelmachovi*. Над верхней границей линзы, начиная с 75 слоя каликинской пачки в породах свиты присутствуют остракоды вятского комплекса *Wjatkellina fragilina*–*Dvinella cyrta* (Golubev, 2013). Таким образом, ископаемые насекомые найдены в северодвинской части разреза. Комплекс ископаемых насекомых насчитывает более 7500 экземпляров в составе 25 отрядов. На данный момент известны представители отрядов Blattodea, Homoptera, Coleoptera, Mecoptera, Glosselytrodea, Grylloblattida, Ephemeroptera, Odonata, Trichoptera, Megaloptera, Neuroptera, Plecoptera, Psocoptera, Miomoptera, Orthoptera, Phasmatodea, Titanoptera, Palaeodictyoptera, Megasecoptera, Caloneurodea, Hypoperlida, Thysanoptera, Eoblattida, Dermaptera, Machilida (Aristov et al., 2013). Стрекозообразные представлены 41 экземпляром, относящимся к кеннединиам – пермским *Permagrionidae* и

переходящим в триас Voltzialestidae и Progoneuridae, а также типично мезозойским триадофлебиинам Paurophlebiidae. Особенности комплекса детально рассмотрены в главе 6.

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

Пограничные пермо-триасовые отложения мальцевской и подстилающей ее тайлуганской свиты наиболее наглядно представлены в опорном береговом разрезе Бабий Камень (Кемеровская область). обнажение представляет собой довольно протяженные, около 1 км, и высокие, около 30 м, выходы коренных пород пермской и триасовой систем, вскрывающиеся вдоль берега реки Томи. Его южная, нижняя в стратиграфическом плане, часть сложена угленосными породами тайлуганской свиты (Бетехтина и др., 1988). Севернее, ниже по течению, данная толща без заметного несогласия перекрывается вулканогенно-осадочным комплексом мальцевской свиты (Радченко, 1973; Бетехтина и др., 1988). По литологическим и фито-стратиграфическим данным мальцевская свита делится на четыре группы слоев: тараканихинские, барсучьи, кедровские и рябокаменные (Владимирович и др., 1967). Большинство авторов всю мальцевскую свиту считали триасовой, однако некоторые исследователи относили всю свиту или ее часть к перми. Недавно положение границы перми и триаса в разрезе Бабьего Камня было установлено радиометрическими и геохимическими методами (Kuzina et al., 2019; Davydov et al., 2021). Она находится примерно в 45–50 м выше последнего угля тайлуганской свиты, т.е. в барсучьих слоях мальцевской свиты. Насекомые в разрезе обнаружены на четырех уровнях в триасовой части (в кедровских и рябокаменных слоях) и трех уровнях в пермской (в низах барсучьих слоев мальцевской свиты и верхах тайлуганской свиты). Самые многочисленные находки собраны из слоев 89–90 (по описанию В.Е. Сивчикова, неопубл. данные; 185–190 м от от последнего угольного пласта тайлуганской свиты по описанию В.В. Силантьева в Davydov et al., 2021) кедровской части мальцевской свиты. В отложениях указанного уровня найдены представители отрядов: Blattodea, Coleoptera, Grylloblattida, Mecoptera, Ephemeroptera, Miomoptera, Odonata, Orthoptera, Trichoptera, Sminthuridae, Embioidea, Homoptera, Neuroptera, Psocoptera, Protelytroptera. В низах барсучьих слоев присутствуют также немногочисленные нимфы Plecoptera. Состав комплекса насекомых кедровских слоев характеризуется преобладанием пермских форм при наличии первых представителей мезозойских групп (Ponomarenko, 2004; Щербаков, 2008). Стрекозы собраны только в верхней части (слои 89–90) кедровских слоев мальцевской свиты. Они представлены всего 5 экземплярами двух позднепалеозойских подотрядов: Kennedyina (р. *Issadoneura* сем. Oboraneuridae и *Kennedyia* сем. Kennedyidae; Фелькер, 2021a) и Ditaxineurina (пока неопределенные фрагментарные остатки).

Боди Крик Хэд (Фолклендские острова: п-ов Лафония, кептенский–вучапинский ярус, формация Бэй-оф-Харборс)

Отложения формации Бэй-оф-Харборс распространены практически на всей территории п-ва Лафония (восточная часть Фолклендских о-вов) и представлены породами различного состава, от аргиллитов и глин до массивных песчаников и турбидитов. Насыщенные органическими остатками отложения относятся к пачке Пралтос, занимающей центральную часть полуострова. Множественные растительные остатки зачастую имеют фрагментарную сохранность, что мешает их достоверному определению. Известно присутствие в отложениях р. *Glossopteris*, а также плохо определимых хвощевых (возможно р. *Neocalamites* и *Phyllothea*). При этом отмечается отсутствие характерных гондванских триасовых форм (*Dicroidium*), что может предполагать позднепермский возраст пород формации. Это подтверждается при анализе комплекса палиноморф, сходном с известным из кептенских-нижневучапинских отложений формаций Кунап и Форт Браун в Южной Африке (Kingsley, 1981; Aldiss, Edwards, 1999; Baiyegunhi et al., 2013). Единственным известным насекомым из отложений формации, найденным на мысе Боди Крик Хэд, является стебельчатокрылая стрекоза сем. *Permagrionidae*, *Permagrion falklandicum* (Halle, 1912; Tillyard, 1928).

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

Формация Грес-а-Вольция располагается на северо-востоке Франции. Возраст отложений считается раннеанизийским по присутствию в них характерных видов конхострак и двустворчатых моллюсков *Myophoria vulgaris*, а также комплекса морских фораминифер (Gall, Grauvogel-Stamm, 2005). Отложения формации входят в состав верхнего бундзанштайна Европы и благодаря разнообразной фауне легко коррелируются с триасом Альпийской серии. Остатки ископаемых насекомых найдены в нескольких карьерах на северо-востоке Франции. Известны представители отрядов Odonata, Plecoptera, Orthoptera, Blattodea, Phasmatodea, Hemiptera, Neuroptera, Mecoptera, Trichoptera, Diptera, Coleoptera, Ephemeroptera (Nel et al., 1996; Papier et al., 1996; Grauvogel-Stamm, 2005; Sinitshenkova et al., 2005; Gall, Lukashevich et al., 2010; Aristov et al., 2011). Стрекозы представлены несколькими экземплярами, найденными в карьерах у общин Адамсвиллер и Бюст и горы Дан дю Вилар (Nel et al., 1996; Gall, Grauvogel-Stamm, 2005). Все они представлены стебельчатокрылыми формами небольших (сем. *Voltzialestidae*) и крупных (сем. *Triadotypidae*) размеров (Nel et al., 1996; Gall, Grauvogel-Stamm, 2005; Deregnaucourt et al., 2017).

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

Из отложений мадыгенской свиты известен самый многочисленный и разнообразный комплекс триасовых насекомых, собранный на местонахождении Мадыген. Отложения мадыгенской свиты в основном представлены чередованием обломочных пород с подчиненным количеством пластов углей и глинистых сланцев (Сикстель, 1960; Shcherbakov, 2008). По остаткам растений возраст свиты установлен как ладинский–карнийский, на основании сходства с одновозрастными флорами Приуралья, Средней Азии и Северного Китая (Добрускина, 1980; 1982). Однако некоторые группы насекомых (к примеру, жуки) имеют состав, сходный с комплексами норийских отложений (Ponomarenko, 2002). Данные по другим отрядам (Blattodea, Orthoptera, Homoptera), обладающим более архаичным составом по сравнению с известными поздне триасовыми представителями из Южной Африки и Австралии, предполагают скорее ладинский возраст (Щербаков, 2008; Shcherbakov, 2008, Аристов, 2020). Остатки насекомых найдены в разных частях местонахождения Мадыген, однако, наибольшая часть материала собрана с его северо-западной площади, носящей название Джайлоучо (Shcherbakov, 2008). Из всех обнажений местонахождения собрано более 23000 экземпляров насекомых, представленных отрядами Blattodea, Diptera, Eoblattida, Grylloblattida, Hemiptera (Homoptera и Heteroptera), Hymenoptera, Miomoptera, Ephemeroptera, Odonata, Orthoptera, Plecoptera, Trichoptera, Mecoptera, Coleoptera, Dermaptera, Glosselytrodea, Neuroptera, Phasmatodea и Titanoptera (Shcherbakov, 2008). Большая часть стрекоз известна из отложений Джайлоучо, единственный экземпляр, *Xamenophlebia ornata* Pritykina, 1981 найден на юго-западной площади Мадыгена (Притыкина, 1981). Стрекозы из Джайлоучо насчитывают более 100 экземпляров и представлены в основном стебельчатокрылыми формами (сем. Kennedyidae, Voltzialestidae, Protomyrmeleontidae, Triadotypidae, Zygophlebiidae, Mitophlebiidae, Paurophlebiidae, Triadophlebiidae; Притыкина, 1981; Nel et al., 2001; 2005; Bechly, 2008; Zheng et al., 2017a,b). Представители Paurophlebiidae недавно были найдены в нижнем триасе ВЕП (Фелькер, Василенко, 2019), а также в рамках данной работы определены в верхней перми полдарсской свиты. Близкие к триадотипидам формы сем. Permophlebiidae и Kargalotypidae описаны из нижней и средней перми ВЕП (лекворкутская и аманакская свиты; Родендорф, 1962; Nel et al., 2001). Помимо вышеописанных зигоптероидных форм, в отложениях Джайлоучо найдены немногочисленные анизозигоптеры сем. Triassolestidae Tillyard 1918 (Притыкина, 1981).

Мольтено (Лесото и ЮАР карнийский ярус, формация Мольтено)

Отложения формации Мольтено обнажаются в ряде местонахождений в пределах Лесото и ЮАР. Они представлены породами весьма разнообразного состава, от тонких глин и аргиллитов до песчаников и конгломератов. В зависимости от расположения и палеоэкологических

особенностей отдельных местонахождений меняется состав комплекса ископаемых. Основные их разновидности детально рассмотрены в работе (Anderson et al., 1998). Возраст отложений установлен по присутствию характерного комплекса дикроидиумной флоры, схожего с известным из карнийской формации Нижний Эллиот в Квазулу-Натал. Этот комплекс сходен с другими карнийскими флорами Гондваны, однако не может быть четко скоррелирован с эталонными морскими разрезами верхнего триаса (Anderson et al., 1998). Из отложений Мольтено известен крупный комплекс насекомых, представленный отрядами Ephemeroptera, Odonata, Protodonata, Paraplecoptera, Plecoptera, Blattodea, Mantodea, Orthoptera, Hemiptera (Homoptera), Megaloptera, Glosselytrodea, Neuroptera, Mecoptera, Trichoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Coleoptera, Archaeognatha (Anderson et al., 1998). Известен 91 экземпляр стрекоз из 16 разных тафоценозов формации. Большинство из них представлены стебельчатокрылыми формами семейств Triadotypidae, Triadophlebiidae и Moltenagrionidae (Anderson et al., 1998; Deregnaucourt et al., 2019). По-видимому, довольно многочисленны и анизозигоптеры сем. Mesophlebiidae (Tierney et al., 2020).

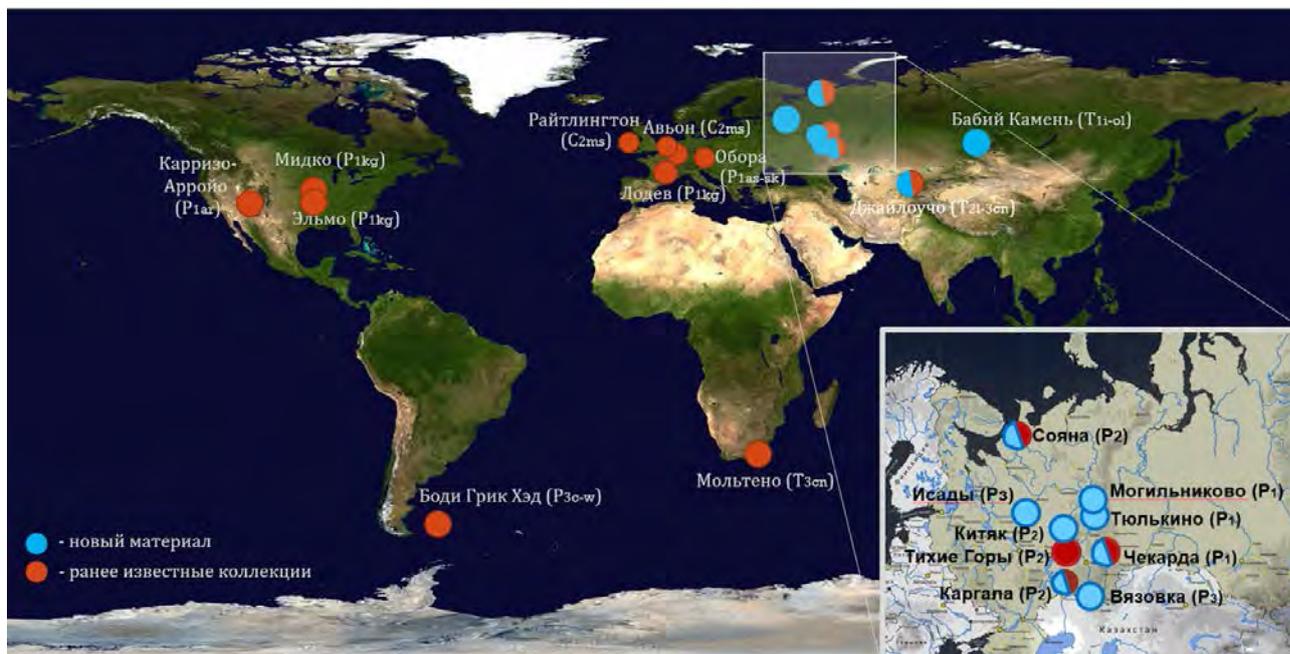


Рис. 2.1. Местонахождения, из которых известны стрекозы подотряда Kennedyina

ГЛАВА. 3. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СТРЕКОЗООБРАЗНЫХ ПОДОТРЯДА KENNEDYINA

Представители подотряда Kennedyina (Protozygoptera+Archizygoptera), по-видимому, являются предшественниками самого многочисленного и распространенного на сегодняшний день подотряда равнокрылых стрекоз (Zygoptera Selys, 1854). Несмотря на это их систематическое положение, как и соотношение составляющих групп, дискуссионно.

Так на протяжении всей истории изучения группы заметно изменялись взгляды на систему высших таксонов стрекозообразных. В большинстве ранних работ европейских и американских одонатологов 20–50-х гг. прошлого века кеннединины, наряду с одновозрастными протанизоптерами (п/отр. Ditaxineurina), включаются в отряд Odonata и считаются предками современных стрекоз (Tillyard, 1925, 1928; Carpenter, 1931, 1933, 1939, 1947; Fraser, 1957). Однако уже в работах А.В. Мартынова происходит переосмысление этих групп, как сходных по морфологии и, по-видимому, образу жизни, но лишь отдаленно родственных современным стрекозам (Мартынов, 1930, 1938). Эта гипотеза наиболее полно изложена в работах Л.Н. Притыкиной и подтверждается в современных работах зарубежных палеоэнтомологов (Bechly, 1995; Nel et al., 2012).

Двумя основными группами, составляющими в нашем понимании подотряд Kennedyina, являются инфраотряды Protozygoptera (точно установлено только н/сем. Permagrionoidea) и Archizygoptera. Представители первой группы с большой долей определенности являются предшественниками, а не предками современных зигоптер (=равнокрылых стрекоз; Nel et al., 2012). Положение и происхождение второй группы на данный момент до конца не ясны.

Подотряд Archizygoptera и семейство Protomyrmeleontidae были установлены А. Хандлиршем для проблематичного мезозойского рода *Protomyrmeleon* Geinitz, 1888, характеризующегося необычным для зигоптер строением ветвей радиального сектора, а также редукцией и слиянием части продольных жилок заднего края крыла (Handlirsch, 1906). Первоначально протомирмелеон был известен по единственной находке из нижней юры Германии и считался aberrantным. Но вскоре были описаны новые виды и роды протомирмелеонтид из весьма удаленных от первоначального местонахождения регионов, таких как Казахстан и Австралия. Многочисленные находки сходных форм показали нормальное развитие и успешное распространение таксонов этой группы (Tillyard, 1922; Martynov, 1927). На сегодняшний день протомирмелеонтоиды выделены в отдельное надсемейство, в состав которого, помимо типового мезозойского семейства Protomyrmeleontidae (Nel et al., 2005; Huang et al., 2010), также входят монотипичное триасовое семейство Moltenagrionidae Deregnaucourt et

al., 2019 (Deregnacourt et al., 2019) и, по-видимому, предковое пермо-триасовое семейство Voltzialestidae Nel et al., 1997 (Притыкина, 1981; Nel et al., 1997, 2012; Bechly, 2008).

Первые протозигоптеры, а именно представители семейства Kennedyidae, были описаны в 1925 году Р. Тильярдом из нижнепермских отложений североамериканской формации Веллингтон (Tillyard, 1925). Среди диагностических признаков группы Тильярд отметил характерную форму крыла с ярко выраженным стебельком, две антенодальные жилки, настоящую птеростигму, а также весьма разреженное общее жилкование. Все это сближало протозигоптер с современными равнокрылыми стрекозами, в частности сем. Coenagrionidae. В то же время Тильярдом были указаны несколько весьма примитивных признаков, не позволяющих отнести кеннедид к настоящим зигоптерам. Наиболее подробно обсуждалось наличие открытой дискоидальной ячейки, присутствующей только на передних крыльях самых архаичных современных австралийских зигоптер *Hemiphlebia mirabilis* Selys, 1869 и *Chorismagrion risi* Morton, 1914. Также «зигоптероидному» положению кеннедид противоречило присутствие в стебельке свободного ствола первой кубитальной жилки (Cu_1 sensu Tillyard, 1925, позже – CuA), характерного для позднепалеозойских меганеврин и дитаксиневрин. Немаловажной особенностью кеннедид стало отсутствие выраженных опорных нодальных жилок при наличии самого узелка. Последнее заметно отличало их как от всех ранее известных вымерших групп стрекозообразных, так и от современных стрекоз. На основании этих признаков Тильярд выделил новое семейство в особый подотряд Protozygoptera Tillyard, 1925.

Еще один важный представитель подотряда Kennedyina, *Permagrion falclandicum* Tillyard, 1928 был найден в 1908 г. в местонахождении Боди Крик Хэд и впервые указан в сводке палеонтологического материала Фолклендских о-вов, составленной шведским палеоботаником Т. Галле (Halle, 1912). Галле ошибочно отнес указанный отпечаток к отряду Palaeodictyoptera. Р. Тильярд определил истинное систематическое положение экземпляра, отметив более продвинутое, чем у нижнепермских кеннедид, строение узелка и отсутствие обособленной Cu_1 (CuA в нашей интерпретации; Tillyard, 1928). На основании этих признаков Тильярд посчитал, что *Permagrion* относится к первым настоящим зигоптерам. Это предположение, а также немногочисленность доступных на начало XX века находок пермских стрекоз, привели Тильярда к ошибочной гипотезе о роли кеннедид в эволюции стрекоз. Так, в своей более поздней работе 1929 года он предположит, что стебельчатое крыло и «упрощенное» жилкование протозигоптер являются наиболее примитивными для стрекоз. Таким образом, настоящие примитивные зигоптеры появляются уже в конце перми. В дальнейшем в рамках этой теории они эволюционируют в другие группы стрекоз путем усложнения жилкования и формы крыльев. В соответствии с этим Тильярд предполагал, что самыми первыми стрекозами были

протозигоптеры, которые произошли от маложилковых мегасеконтер типа *Brodia* Scudder, 1881 (рис. 3.1; Tillyard, 1929). Такая интерпретация происхождения продвинутых мезо-кайнозойских форм от пермских стебельчатокрылых кеннедин принималась и английский одонатологом Ф. Фрезером (Fraser, 1957). Однако позже она была опровергнута Ф. Карпентером, с чем в своих поздних работах согласился и сам Тильярд (Tillyard, 1938–1940).

Другой точки зрения на систему эволюции стрекоз в целом и протозигоптер в частности придерживался американский палеоэнтомолог Ф. Карпентер. На основании находки стрекозы из отложений формации Веллингтон он описал новый род *Ditaxineura* Carpenter, 1931. Сравнивая особенности жилкования этого рода и протозигоптер *Kennedyia* Tillyard, 1925 и *Progoneura* Carpenter, 1931, Карпентер приходит к выводу, что, несмотря на присутствие нескольких общих архаичных черт, таких как наличие обособленной Cu_1 и неполный узелок, вышеуказанные таксоны принадлежат к разным группам, и выделяет новый подотряд Protanisoptera Carpenter, 1931. Он отмечает, что новый подотряд характеризуется менее специализированным, чем у протозигоптер, жилкованием с не сливающимися в основании стволами кубитальной и анальной жилок и нестебельчатой формой крыла. Эти признаки прослеживаются у мезокайнозойских подотрядов стрекоз – в большей степени у Anisozygoptera и в меньшей у Anisoptera. В связи с этим Карпентер приходит к выводу, что подотряды современных стрекоз произошли от разных групп, появляющихся одновременно в пермских отложениях Северной Америки (рис. 3.1). Таким образом, в соответствии с гипотезой Карпентера, стебельчатое крыло протозигоптер не может являться наиболее примитивным в позднем палеозое, т.к. имеет весьма сложную относительно протанизоптероидную специализацию жилок в базальной части (Carpenter, 1931).

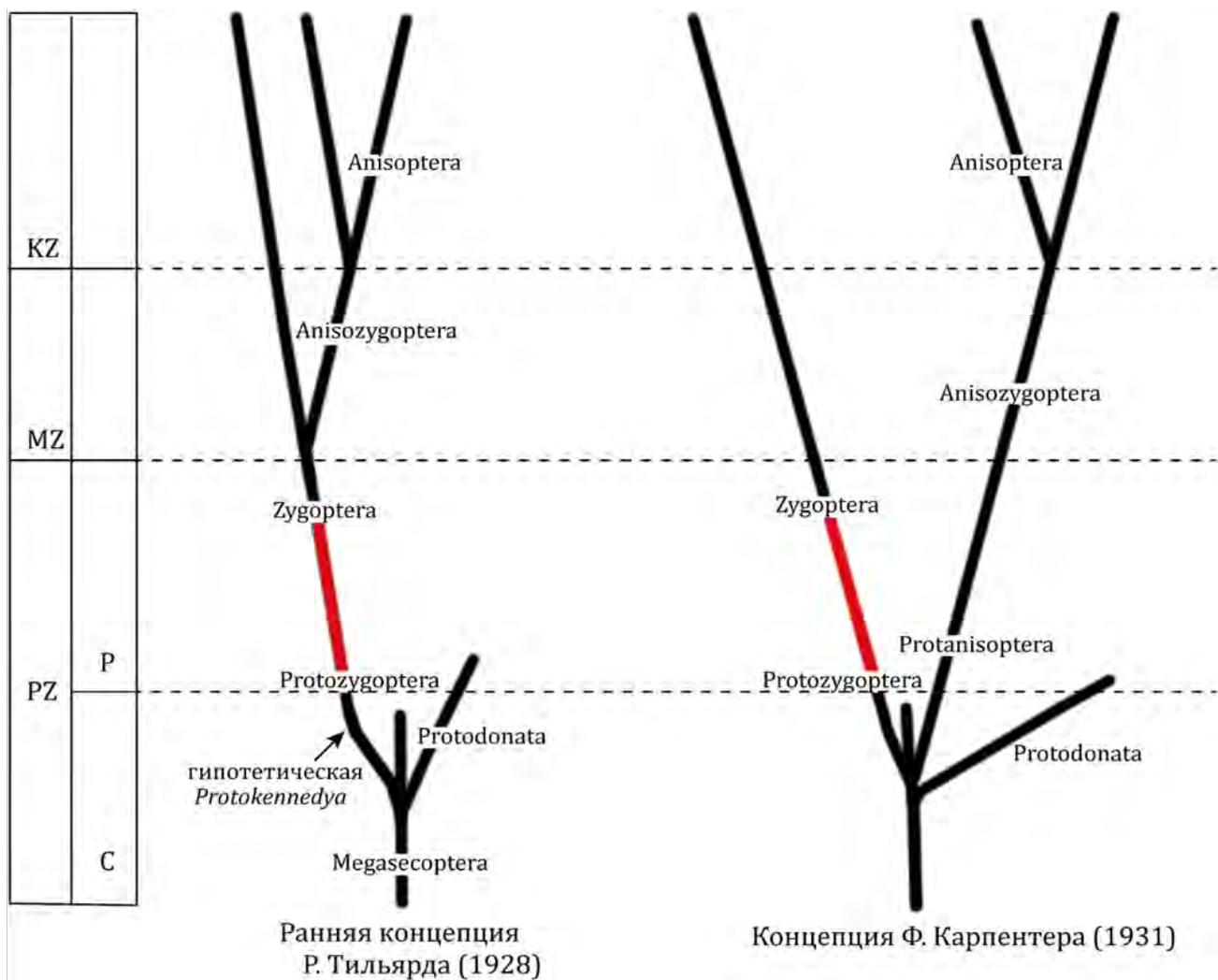


Рис. 3.1. Положение Protozygoptera (отмечены красным) на эволюционном древе стрекозообразных по гипотезе Р. Тильярда и Ф. Карпентера (Tillyard, 1928; Carpenter, 1931; по Мартынову, 1938)

Параллельно с работами Тильярда и Карпентера изучение первых находок позднепалеозойских стрекоз велось и в СССР. Так, кеннедиины *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 в 1932 и 1937 гг. Мартыновым были выделены крупные комплексы протозигоптер из местонаждений Сояна (казанский ярус; Архангельская область) и Каргала (уржумский ярус; Оренбургская область). На их основе было описано новое, самое разнообразное на тот момент, семейство Permolestidae Martynov, 1932 (Мартынов, 1932, 1937). Более разнообразные находки из отложений Сояны позволили Мартынову выделить новый позднепалеозойский подотряд Permanisoptera, позже сведенный Карпентером к Protanisoptera (Мартынов, 1931; Carpenter, 1992). Изучая особенности жилкования палеозойских таксонов, Мартынов приходит к выводу, что несмотря на схожий облик крыльев, они не могут быть предками ископаемых мезо-кайнозойских и современных групп стрекоз, а скорее являются их предшественниками. В частности, он отмечает, что

протозигоптеры двух известных на тот момент семейств имеют нехарактерную для современных форм открытую дискоидальную ячейку, неполное (*Kennedyidae*) или примитивное (*Permolestidae*) строение узелка, а также заметно более дистальное, чем у зигоптер, положение оснований ветвей радиуса. Кроме того, именно Мартынов впервые замечает, что жилкование *Permagrion falklandicum*, как и у большинства пермолестид, имеет весьма архаичные признаки, в связи с чем этот таксон не может относиться к настоящим зигоптерам (Мартынов, 1938). На основании вышеуказанных данных он предлагает свою гипотезу происхождения и классификации стрекоз и объединяет пермские подотряды в группу *Permodonata* Martynov, 1938, а мезо-кайнозойские в комплекс таксонов *Neodonata* Martynov, 1938 (рис. 3.2; Мартынов, 1938).

Основные черты системы А.В. Мартынова прослеживаются и в более поздних работах большинства одонатологов (Притыкина, 1980, 1989; Vechly, 1995; Nel et al., 2012). Наибольшее значение имеет его предположение о разделении стрекоз на не связанные прямым родством, а сменяющие одна другую морфологически схожие группы позднепалеозойских и современных стрекоз. Более подробно эту гипотезу развивает Л.Н. Притыкина, выделившая более четкие признаки, обособляющие эти группы не только на основе разницы в жилковании, но и по особенностям строения тела и индивидуального развития. Она отмечает ранее известные особенности жилкования пермских предковых групп (присутствие в стебельке обособленной Cu_1 , не до конца сформированные дискоидальная ячейка и узелок) и дополняет их признаками строения тела: наличие 4-члениковой (у протозигоптер сем. *Permolestidae*) или 5-члениковой (у сем. *Meganeuridae*) лапки и специфичное строение гениталий (Притыкина, 1980, 1989). Кроме того, Л.Н. Притыкиной была отмечена важная особенность развития пермских стрекоз, проявляющаяся в отсутствии у представителей этой группы известных водных личинок. Так, несмотря на относительно многочисленные коллекции карбоновых и пермских стрекозообразных, первые достоверные находки водных личинок стрекоз происходят только из рэтских отложений Австралии (*Samarura* Brauer et al., 1889) и относятся уже к настоящим зигоптерам (Rozefelds, 1985).

Однако позднее Притыкина меняет соотношение наиболее крупных групп стрекозообразных и делит их на два отряда, *Meganeurida* и *Libellulida* (Притыкина, 1989). К первому отряду она относит ранее выделявшихся в отдельный отряд пермо-карбоновых меганизоптер (п/отр. *Meganeurina* Pritykina, 1989), пермских прото- и перманизоптер (п/отр. *Ditaxineurina* Pritykina, 1989), всех предшественников современных равнокрылых стрекоз, т.е. прото- и архизигоптер (п/отр. *Kennedyina* Pritykina, 1989), а также считающихся на тот момент эндемичными для триаса Средней Азии триадофлебиид и их сородичей (п/отр. *Triadophlebiina* Pritykina, 1989). В состав второго отряда она включает все мезокайнозойские подотряды стрекоз:

Calopterygina (=Zygoptera), Libellulina (=Anisoptera), Heterophlebiina и Epiophlebiina (=Anisozygoptera) (рис. 3.2; Притыкина, 1989).

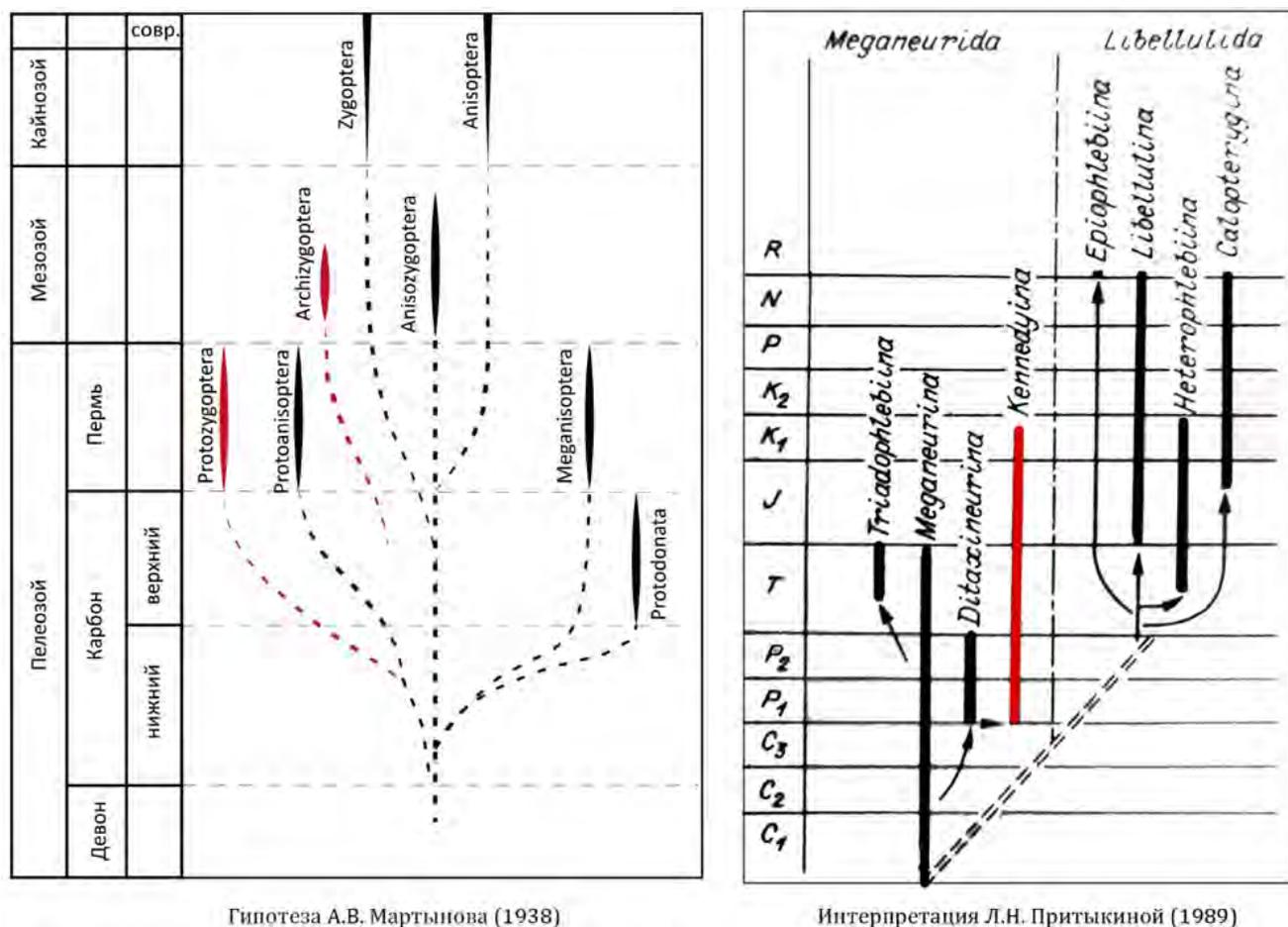


Рис. 3.2. Положение групп Protozygoptera и Archizygoptera (отмечены красным) на эволюционном древе стрекозообразных по предположению А.В. Мартынова; Protodonata – отдельный отряд стрекозообразных, в который включены сем. Protagriidae и Calvertiellidae; Meganisoptera – отряд крупных вымерших стрекоз палеозоя; Protozygoptera и Protanisoptera вместе с мезозойскими Archizygoptera мезо-кайнозойскими подотрядами современных – в составе отр. Odonata (Мартынов, 1938). Положение подотряда Kennedyina (Protozygoptera+Archizygoptera) по версии Л.Н. Притыкиной (Притыкина, 1989)

Еще несколько семейств и подсемейств протозигоптер было описано из триаса Средней Азии (Batkeniidae; Притыкина, 1981) и Франции (Votzialestinae; Bechly, 1996), перми Чехии (Oboraneuridae; Zessin, 2008) и карбона Великобритании (Bechlyidae; Jarzembowski, Nel, 2002).

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). По ее итогам подтвердилось предложенное еще Мартыновым отсутствие преемственности между группами современных равнокрылых и позднепалеозойских стебельчатокрылых стрекоз, а также было заметно изменено соотношение таксонов внутри последней группы. Так, помимо новых родов весьма широко распространенных кеннедид и протомирмелеонтид, были описаны

два монотипичных семейства, а крупное семейство Permolestidae было сведено в синонимы к Permagrionidae. На основании деталей строения ноги, сохранившихся на единичных экземплярах, было выяснено, что Permagrionidae имеют 4 членика в лапке (рис. 3.4 а-г), а типичные архизигоптеры (Protomyrmeleontidae) – 3 членика (рис. 3.4 д-ж), как и современные стрекозы. Так как большая часть материала представлена только крыльями, то разделение оставшихся семейств проводилось по жилкованию. Нэль с соавторами (Nel et al., 2012) вслед за Г. Бехли (Bechly, 1996) отметили, что Permagrionidae отличаются от остальных семейств этой группы более продвинутым строением узелка и присутствием характерной удлиненной наклоненной жилки (MAb = MP в настоящей работе) в дискоидальной области. Все остальные семейства, для которых не было известно строение лапки, но присутствовали примитивный узелок и укороченная MAb, были отнесены к Archizygoptera (рис. 3.3).

Если в ранних работах Protozygoptera в лице Kennedyidae противопоставлялись Archizygoptera в лице Protomyrmeleontidae, то с открытием промежуточных форм стало понятно, что это единая группа. Притыкина (1980) называла ее инфраотрядом Kennedyina и выделяла в ней надсемейства Kennedyoidea и Permagrionoidea. Бехли (Bechly, 1996) обозначил эту группу как Protozygoptera (s.l.), разделил ее на Permagrionoidea и Archizygoptera (а последних на Kennedyidae и Protomyrmeleontoidea, включая Batkeniidae) и считал протозигоптер сестринской группой к стрекозам современного типа. Однако Нэль с соавторами (Nel et al., 2012) сочли, что сестринскую группу к стрекозам современного типа образуют только Archizygoptera, поэтому рассматривали Protozygoptera s.l. как предковую (парафилетическую) группу.

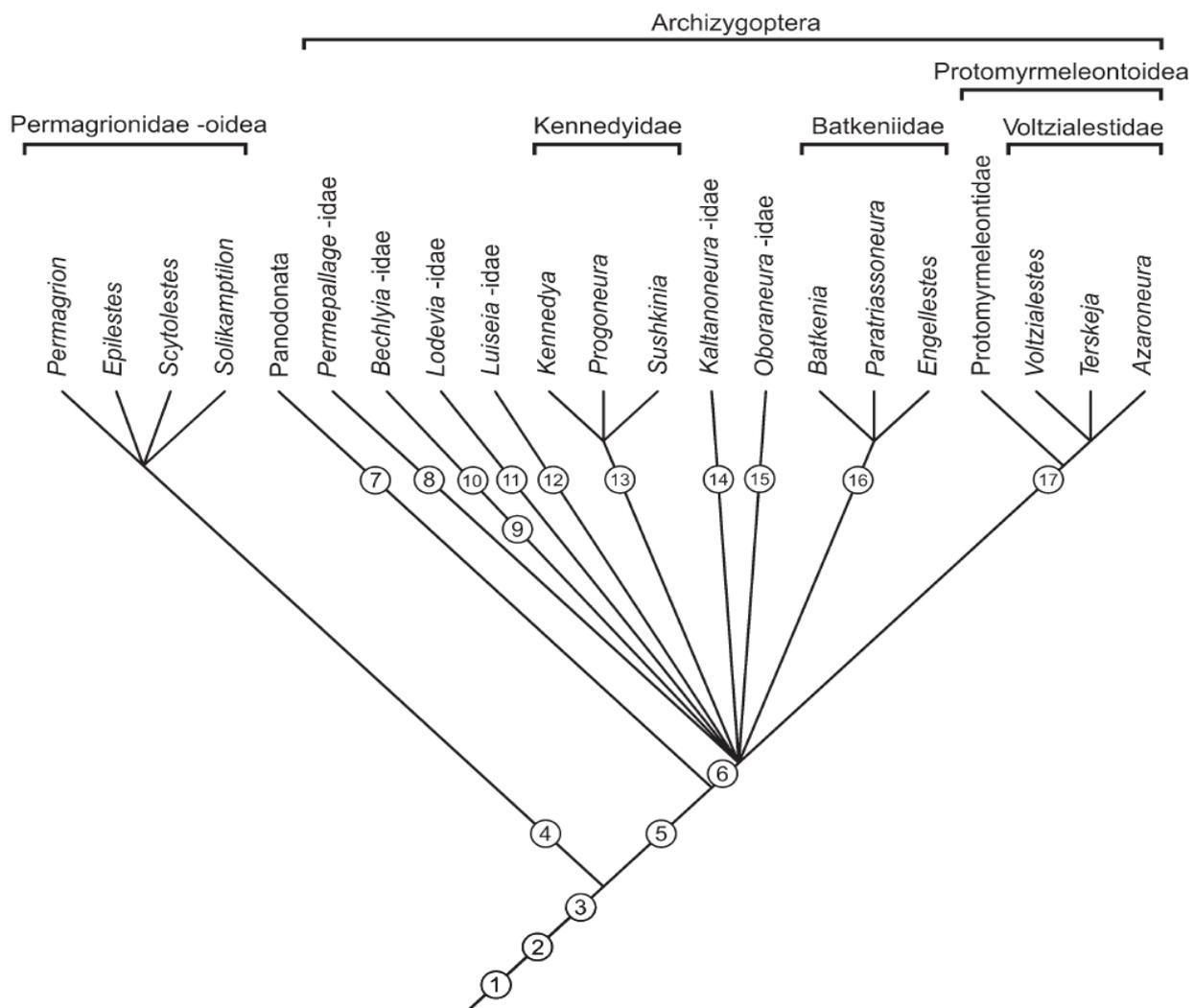


Рис. 3.3. Соотношение таксонов стебельчатокрылых семейств (Nel et al. 2012)

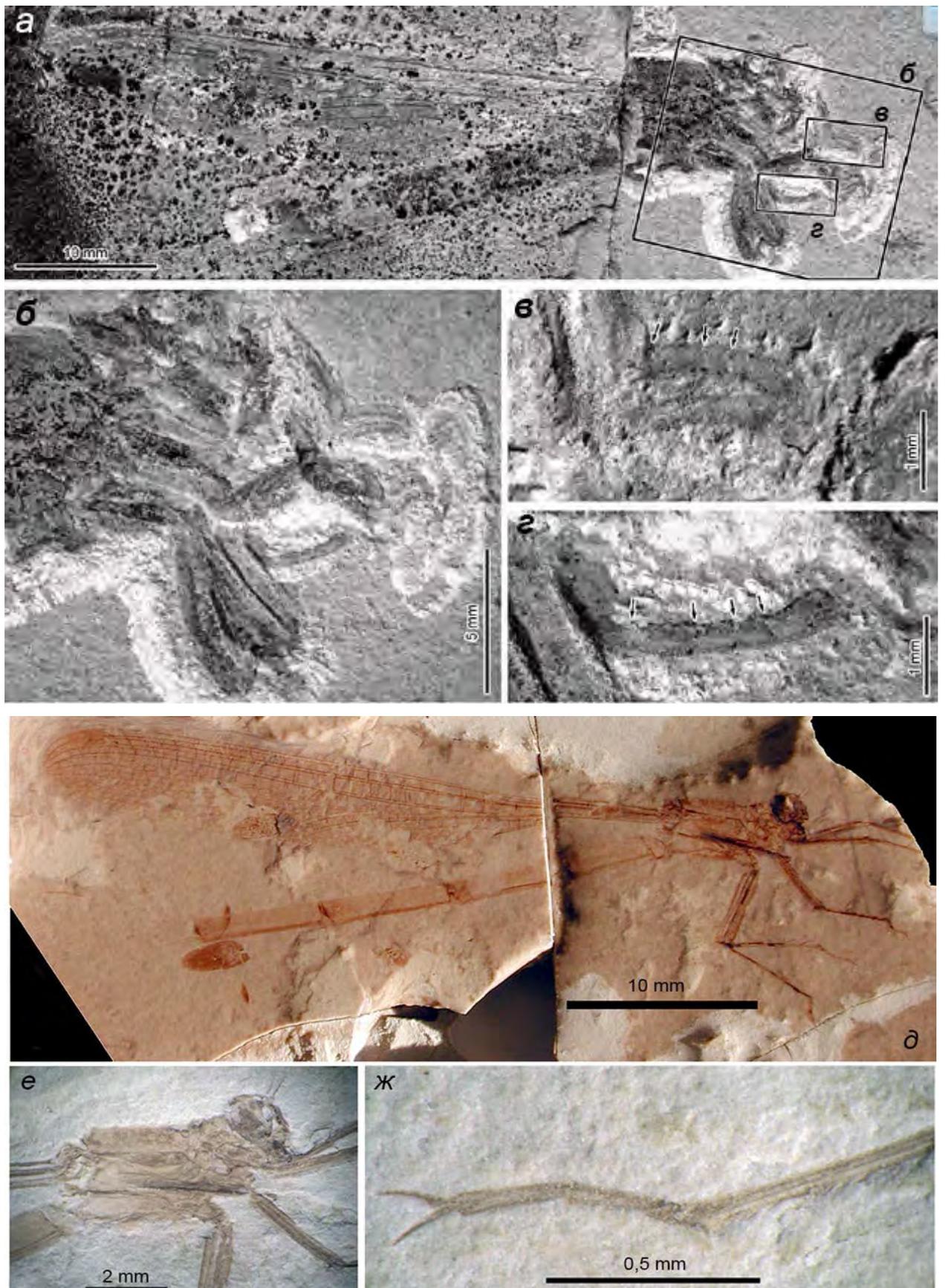


Рис. 3.4. а-г – экз. ПИН, № 1700/470 – *Permagrionidae* gen. et spec. indet.; в, г – увеличенная лапка с 4-мя члениками (Nel et al., 2012); д – голотип NIGP 151927 – *Protomyrmeleon lini*; ж – увеличенная лапка с 3-мя члениками (Huang et al., 2010)

ГЛАВА 4. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

НАДОТРЯД ODNATOPTERA Martynov, 1932

ОТРЯД MEGANEURIDA Pritykina, 1989

ПОДОТРЯД KENNEDYINA Pritykina, 1989

Protozygoptera (+Archizygoptera): Geinitz, 1887, p. 62; Handlirsch, 1906, p. 471–472; Sellards, 1909, p. 27, 151, 155; Tillyard, 1925, p. 62–73; Martynov 1927, p. 760–764; Martynov, 1930, p. 70–74; Martynov, 1932, p. 33–36; Carpenter, 1931, p. 115–122; Carpenter, 1933, p. 418–419; Мартынов, 1937, с. 16–19; Мартынов, 1937, с. 49–50; Carpenter, 1939, p. 45–48; Carpenter, 1947, p. 49–52; Залесский, 1948а, с. 49–51; Bode, 1953, p. 67; Родендорф, 1961, с. 85–87; Притыкина, 1981, с. 34–39, 41; Zessin, 1991, p. 99–117; Ansoerge, 1996 p. 12–15; Nel et al., 1996, p. 25–27; Bechly, 1997, p. 48–51; Henrotay et al. 1997, p. 396–398; Nel, Jarzembowski, 1998; Nel et al., 1999с, p. 87–92; Huguet et al., 2002, p. 540–541; Jarzembowski, Nel, 2002, p. 168–168; Nel et al., 2005, p. 188–199; Bechly, 2008: Archizygoptera; Zessin, 2008, p. 26–27; Huang et al., 2010, p. 616–619; Nel et al., 2012, p. 83–101, 92, 98; Fate et al., 2013, p. 397–398; Deregnaucourt et al., 2019, p. 3–6; Felker, 2020b, p. 737–742; Фелькер, 2021а, с. 54–57; Фелькер, 2021б, с. 42–47; Felker, Vasilenko, 2021, p. 463–466; Фелькер, 2022, с. 75–84.

Zygoptera: Tillyard, 1928, p. 55–63.

Anisozygoptera: Tillyard, 1922, p. 454–458.

Состав. Одно семейство Permagnionidae из пермских отложений Европы, Фолклендских островов и, возможно, Южной Африки, 12 семейств Archizygoptera (Bechlyidae, Permepallagidae, Kennedyidae, Oboraneuridae, Luiseidae, Progoneuridae, Kaltanoneuridae, Engellestidae, Batkeniidae, Voltzialesidae, Protomygmeleontidae и Moltenagnionidae) из позднепалеозойских и мезозойских отложений Мира и один род *Jacquesoudardia* неопределенного систематического положения из верхнего карбона Франции.

Род *Jacquesoudardia* Prokop, Roques et Nel, 2013

Jacquesoudardia: Prokop et al., 2014, p. 158–159.

Типовой вид – *Jacquesoudardia magnifica* Prokop, Roques et Nel, 2013; пенсильванские отложения Франции.

Диагноз. Крыло небольшого размера (до 18 мм). Sn слегка наклоненная. Основание R₄₊₅ на одну ячейку дистальнее sn. Вершина A, по-видимому, на уровне основания IR₃. A поле не расширено. Задний край крыла узкий.

Видовой состав. Только типовой вид.

Замечания. Крыло представлено небольшим фрагментом весьма неполной сохранности. Его форма предполагает присутствие возможного стебелька. Передущая A и наклоненная sn (в случае верной интерпретации) сближают род с представителями Permagnionidae.

Распространение. Вестфальские С, С/D (МСШ – московские) отложения Франции.

***Jacquesoudardia magnifica* Prokop, Roques et Nel, 2014**

Рис. 4.1.

Jacquesoudardia magnifica: Prokop et al., 2014, p. 158–159.

Голотип – экз. Авьон 9; отпечаток и противоотпечаток средней части крыла без стебелька и вершины; местонахождение Авьон (террикон № 7), Франция, департамент Па-де-Кале, шлаковый террикон № 7 у коммуны Авьон, сложенный отвалами шахт №№ 3 и 4, находившихся у коммуны Льевен; вестфальский С/D (МСШ – московский) ярус.

Диагноз. Как для рода.

Описание. Описание приведено в работе Прокопа с соавторами (Prokop et al., 2014). Основные признаки перечислены выше в диагнозе рода.

Размеры. Длина остатка – 13,1 мм (реконструируемая длина крыла ~ 18 мм), узелковая ширина – 3,8 мм. Более детальные измерения представлены в работе Прокопа с соавторами (Prokop et al., 2014).

Распространение. Каменноугольная система, пенсильванский отдел, вестфальский С/D (МСШ – московский), Франция: департамент Па-де-Кале.

Материал. Голотип.

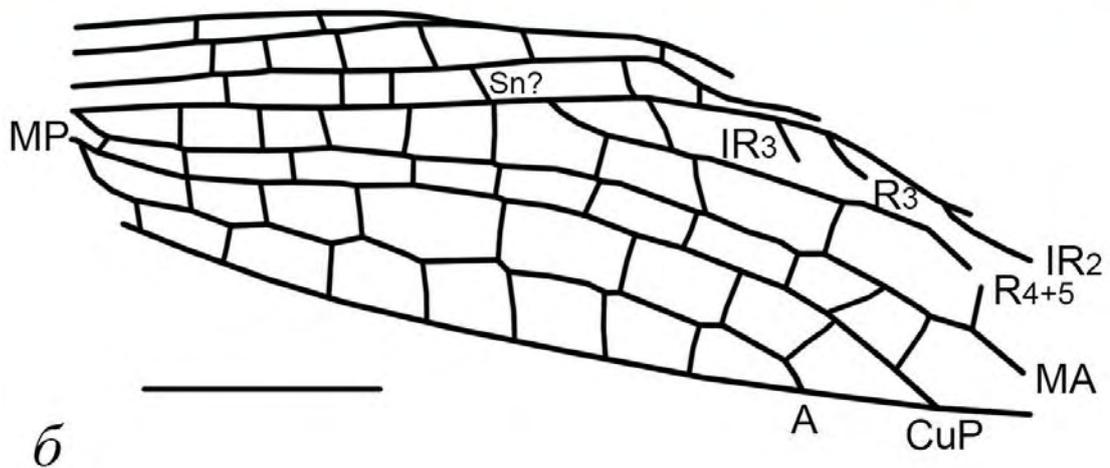


Рис. 4.1. *Jacquesoudardia magnifica* Prokor et al., 2014, голотип Авьон 9: а – фотография; б – прорисовка жилкования крыла; Франция: департамент Па-де-Кале; местонахождение Авьон; пенсильванский отдел, московский ярус (по Prokor et al., 2014). Масштабный отрезок соответствует 3 мм

ГРАДА PROTOZYGOPTERA Tillyard, 1925

НАДСЕМЕЙСТВО PERMAGRIONIDAE Tillyard, 1928

Protozygoptera: Tillyard, 1925, p. 62–73; Martynov, 1930, p. 70–74; Martynov, 1932, p. 33–36; Мартынов, 1937, с. 16–19; Залесский, 1948а, с. 49–51; Nel et al., 1999с, p. 87–92; Nel et al., 2012, p. 83–90; Fate et al., 2013, p. 397–398; Felker, Vasilenko, 2021, p. 463–466.

Zygoptera: Tillyard, 1928, p. 55–63.

Archizygoptera: Nel et al., 2012, p. 92, 98.

Типовое семейство – Permagrionidae Tillyard, 1928; пермские отложения Фолклендских островов и Европы.

Диагноз. Тело крупное. Грудь анизоптероидного облика. Крылья стебельчатые. Одинаковое жилкование передних и задних крыльев. Узелок с п и наклоненной sn. MP длинная

и заметно наклоненная. Поле между А и задним краем крыла расширенное. А длинная, зачастую разветвленная. Лапка с четырьмя сегментами.

Сравнение. От всех семейств инфраотряда Archizygoptera отличается строением N с ярко выраженными n и sn (наклоненной), длинной и заметно наклоненной MP, нередуцированной A, расширенным полем между А и задним краем крыла, 4 члениками лапки.

Состав. Одно семейство, представители которого описаны из пермских отложений Европы, Фолклендских островов.

Распространение. Пермские отложения Европы, Фолклендских о-вов, и, возможно, Южной Африки.

СЕМЕЙСТВО PERMAGRIONIDAE Tillyard, 1928

Permagriidae: Tillyard, 1928, p. 55–63.

Kennedyidae: Martynov, 1930, p.70–74; Nel et al., 2012, p. 98.

Permolestidae: Martynov, 1932, p. 33–36; Мартынов, 1937, с. 16–19; Nel et al., 1999с, p. 87–89.

Solikamptilonidae: Залесский, 1948а, с. 49–51.

Permerpallagidae: Nel et al., 1999с, p. 90–92.

Permagrionidae: Nel et al., 2012, p. 83–90; Fate et al., 2013, p. 397–398; Felker, Vasilenko, 2021, p. 463–466.

Lodeviidae: Nel et al., 2012, p. 92.

Типовой род – *Permagrion* Tillyard, 1928, верхняя пермь Фолклендских о-вов.

Диагноз. Тело крупное, грудь анизоптероидного облика, лапка с 4-мя члениками.

Крылья крупные, стебельчатые. N с n и заметно наклоненной, удлиненной sn. Pt трапециевидная. Костальный край Pt длиннее радиального. Asn в дистальной части интервала между Arc и N. Asn ярко выраженная, зачастую обратной наклоненности. MP удлиненная, наклонена к основанию крыла. А нормальной длины, часто со множеством ответвлений. Поле между А и задним краем крыла расширенное. В А поле могут присутствовать дополнительные жилки. Дополнительные ряды ячеек между продольными жилками в дистальной части крыла. Передние и задние крылья с одинаковым жилкованием.

Состав. Девять родов из пермских отложений Европы и Фолклендских островов:

Род	Местонахождения	Регион	Возраст	Автор
<i>Permagrion</i>	Боди Крик Хэд, Сояна	Фолклендские о-ва и Европа (Россия)	P ₂₋₃	Tillyard, 1928
<i>Permolestes</i>	Сояна, Китяк, Чекарда	Европа (Россия)	P ₁₋₂	Martynov, 1932
<i>Epilestes</i>	Каргала, Лодев, Сояна, Могильниково	Европа (Россия и Франция)	P ₁₋₂	Martynov, 1937
<i>Lodevia</i>	Лодев	Европа (Франция)	P ₁	Nel et al., 1999c
<i>Salagoulestes</i>	Лодев, Каргала	Европа (Россия и Франция)	P ₁₋₂	Fate et al., 2013
<i>Scytolestes</i>	Каргала	Европа (Россия)	P ₂	Martynov, 1937
<i>Solikamptilon</i>	Соликамск, Сояна, Китяк	Европа (Россия)	P ₁₋₂	Zalessky, 1948
<i>Sushkinia</i>	Тихие горы, Китяк	Европа (Россия)	P ₂	Martynov, 1930
<i>Triadolestes</i>	Каргала, Исады	Европа (Россия)	P ₂₋₃	эта работа

Таблица II. Родовой состав семейства Permagrionidae

Замечания. По большей части пермагриониды известны только по отпечаткам отдельных крыльев. Однако, описаны два экземпляра, у которых частично сохранилось тело: *Permolestes obscurus* sp. nov. и *Epilestes rasnitsyni* Felker et Vasilenko, 2021 (Nel et al., 2012; Felker, Vasilenko, 2021). Оба имеют крупные по размеру тела с округлыми «анизоптероидными» очертаниями груди. Помимо этого, углы, отражающие скошенность груди *Permolestes obscurus* sp. nov. ближе к таковым у современных анизоптер, а не зигоптер (Nel et al., 2012). *Epilestes rasnitsyni* по этой характеристике находится в пограничном положении между зигоптерами (наиболее близкое сем. *Epallagidae*) и анизоптерами. Такое строение груди плохо соответствует зигоптероидному строению крыла с ярко выраженным стебельком и одинаковым жилкованием передних и задних крыльев, и по-видимому, показывает, что эти стрекозообразные составляют отдельную группу, не родственную современным стрекозам, но имеющую ряд черт, сближающих ее с триасовыми стебельчатокрылыми триадофлебиинами.

Так, для пермагрионид свойственны первичные преобразования А жилки, ведущие к ее заметному разветвлению и, следовательно, увеличению анального поля. У большинства раннепермских представителей семейства, *Solikamptilon remuliforme*, *Lodevia longialata* и *Salagoulestes wesleyi*, А нередуцированная, только с одной основной ветвью зигзагообразной формы, по-видимому, преобразованная в дальнейшем. Кунгурский *Permolestes obscurus* gen. nov. из Чекарды, имеет немного иное строение А. Так для него, как и для всех остальных представителей рода *Permolestes* характерно заметное расширение анального поля (в 2–3 раза шире полей между остальными продольными жилками) и изменение формы и ширины А от

основания к вершине. Так, у своего основания А прямая и утолщенная, немного дистальнее она становится гораздо тоньше, меняется ее форма и появляются первые ответвления. Ближе к вершине крыла она совершенно неотличима от множества дополнительных жилок и ячеек, заполняющих анальное поле. По-видимому, это состояние является второй стадией преобразования А у пермагрионид. Такое и близкое (с меньшим количеством ответвлений и немного меньшей шириной анального поля) состояние и форма А характерны для всех казанских видов родов *Epilestes* и *Permolestes*. Следующая стадия преобразования А отмечается у уржумского вида *Epilestes kargalensis*. А у него четко выражена и утолщена на всей своей длине. Кроме того в анальном поле присутствует дополнительная ветвь немного менее четкая чем основная, но более выраженная, чем дополнительные жилки. Это состояние, по-видимому, предшествует наиболее продвинутому для пермагрионид, появлению двух обособленных и ярко выраженных ветвей А, описанному у уржумских и северодвинских представителей *Triadolestes* gen. nov. Немаловажно, что появление дополнительной ветви А сближает этих пермагрионид с триасовыми стрекозообразными подотряда Triadophlebiina (с учетом сходства остальных признаков – наибольшим образом сем. Paurophlebiidae Bechly, 1996). Так для триадофлебиин характерно присутствие ярко выраженного стебелька и разделяющихся у основания трех первичных ветвей А, наклоненные к вершине Pn и Psn присутствие дополнительных жилок между ветвями Rs; для паурофлебиид: четкий N с сильно наклоненной sn, небольшое количество Ax, а также средние размеры расширенного в средней части крыла. Однако, в отличие от пермагрионид у них отсутствует Pt, появляется отдельная R₅ и три ветви А вместо двух (Притыкина, 1981).

В то же время у средне-верхнепермского *Permagrion falklandicum* с Фолклендских о-вов А примитивная по строению: представлена одной неразветвленной слегка зигзагообразной ветвью. Возможно, это объясняется обособленным положением от остальных пермагрионид (все остальные представители известны из Европы), а, следовательно, отличным путем преобразования этой структуры. Это предположение может быть подтверждено присутствием нового вида *Permagrion* в казанских отложениях Сояны, характеризующегося таким же, как и у средне-верхнепермского строением А.

Распространение. Пермские отложения России, Франции, Фолклендских о-вов, и, предположительно, ЮАР.

Род *Permagrion* Tillyard, 1928

Permagrion: Tillyard, 1928, p. 55–63; Nel et al., 2012, p. 84.

Типовой вид – *Permagrion falklandicum* Tillyard, 1928, средне-верхнепермские отложения Фолклендских островов (Aldis, Edwards, 1999).

Диагноз. Крыло средней длины (около 30 мм). Стебелек ярко выраженный, составляет пятую часть длины крыла. Ax_2 на уровне Arg . C и Sc с одинаковым изгибом до N . N в базальном положении (38–39 % длины крыла). Pn жилок – 2–3, Psn жилок не менее 3. Pt равна длине 1–3 ячеек между IR_2 и R_3 . Под Pt одна поперечная жилка. Основание R_{4+5} слегка дистальнее N . Основание IR_2 базальнее Pt . Asn обратной наклоненности. В стебельке CuA в половину его длины. A слабо зигзагообразная, остальные прямые или слегка зигзагообразные в дистальной части за исключением CuP и R_{4+5} . Один ряд ячеек в поле между A и задним краем крыла.

Сравнение. См. описание *Epilestes* и *Tridolestes* gen. nov.

Видовой состав. Два вида: типовой вид из средне-верхнепермских отложений Боди Крик Хэд (Фолклендские о-ва) и *Permagrion sharovi* sp. nov. из казанских отложений Сояны (Россия, Архангельская область).

Замечания. Стоит отметить довольно широкое географическое распространение форм р. *Permagrion*, от севера Восточно-Европейской платформы до Фолклендских островов. Однако схожее жилкование и размеры крыла не позволяют выделить соянский экземпляр (*Permagrion sharovi* sp. nov.) в отдельный род. Поэтому предполагается, что в будущем должны быть найдены и описаны формы из других местонахождений, значительно расширяющие состав этого рода. Благодаря довольно разреженному жилкованию, форме крыла и небольшим размерам представители рода *Permagrion* схожи с родом *Salagoulestes*, известным из нижней–средней перми Европы. К сожалению, их объединению противоречит ряд особенностей, проявляющихся в строении узелка, форме костальной жилки и разницы в размерах. Возможное таксономическое преобразование, касающееся указанных родов будет возможно только после более детального изучения их типовых видов и появления нового материала.

Распространение. Средняя пермь Европы и средняя–верхняя пермь Фолклендских островов.

Permagrion falklandicum Tillyard, 1928

Рис. 4.2.

Permagrion falklandicum: Tillyard, 1928, p. 55–63, txt-fig. 1–3, pl. IV; Nel et al., 2012, p. 84, fig. 2.

Голотип – NRPS Ar 2168; отпечаток целого крыла посредственной сохранности; местонахождение Боди Крик Хэд, Фолклендские о-ва, северная Лафония, местонахождение у

южного ответвления бухты Боди; предположительно кептенский–вучапинский ярусы (отложения пачки Пралтос формации Бэй-оф-Харборс считаются эквивалентом верхней части африканской формации Форт Браун серия Экка, датируемой 262 – 258 млн. л.; Baiyegunhi et al., 2013) серия Лафония, формация Бэй-оф-Харборс, пачка Пралтос (Aldis, Edwards, 1999).

Диагноз. N с вертикальной n и наклоненной sn, n вдвое короче sn. Pn поле вдвое уже Psn до Pt. Pn жилок больше 1 (установить точнее не позволяет сохранность), Psn жилок 3, за Pt 1 Pn жилка. Pt вытянутая, с удлинненными краями. MP короткая, слегка наклоненная к основанию крыла. Sq широкая. Ячейки между поперечными жилками в проксимальной части крыла – широкие, в дистальной – очень узкие. Вершина A в дистальной четверти крыла, под основанием R₃. Вершины A и CuP сближены. Вершины CuP и MA удалены друг от друга. A и дистальные части R₃ и IR₃ слегка зигзагообразные.

Описание. Описание приведено в работах Тильярда (Tillyard, 1928) и Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). Основные признаки перечислены выше в диагнозе рода.

Размеры. Длина крыла – 31,3 мм, максимальная ширина (между основания R₄₊₅ и IR₃) – 6,8 мм; узелковая ширина – 5,2 мм. Птеростигма: передний край – 3,9 мм, задний край – 3,2 мм, базальный и дистальный края – 0,5 мм. Более детальные измерения даны в работах Тильярда (Tillyard, 1928) и Нэля с соавторами (Nel et al., 2012).

Сравнение. См. описание *Permagrion sharovi* sp. nov.

Распространение. Пермская система, верхи гваделупского – низы лопинского отдела, ОСШ – татарский отдел), кептенский – вучапинский ярусы, серия Лафония, формация Бэй-оф-Харборс.

Материал. Голотип.

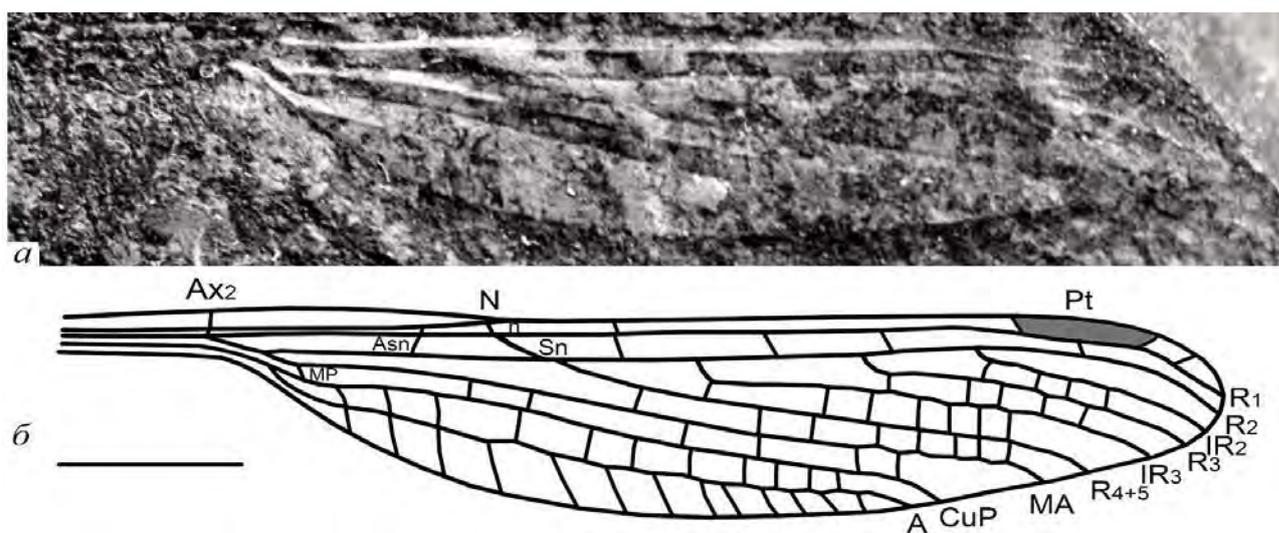


Рис. 4.2. *Permagrion falklandicum* Tillyard, 1928, голотип NRPS Ar 2168: а – фотография; б – прорисовка жилкования крыла; Фолклендские о-ва; местонахождение Боди Крик Хэд; средняя–верхняя пермь, кептенский–нижневучапинский ярусы (по Tillyard, 1928). Масштабный отрезок соответствует 5 мм

Permagrion sharovi sp. nov.

Табл. I, фиг. 1, рис. 4.3.

Название вида в честь советского палеэнтолога А.Г. Шарова, одного из тех, кто в числе первых работал на местонахождении Сояна.

Голотип – ПИН, № 117/40 – отпечаток и противоотпечаток (ПИН, № 117/39) почти целого крыла с стебельком и задним краем посредственной сохранности; местонахождение Сояна, Архангельская область; Мезенский район, правый берег р. Сояны, в 60 км от ее устья, урочище Ива-гора; средняя пермь, казанский ярус, ивагорская свита.

Диагноз. N с n и sn одинаковой наклоненности и длины. Pn поле равно Psn до Pt. Pn и Psn жилок 3, за Pt нет Pn, 1 Psn. Pt короткая и широкая, округлая. MP длинная, наклоненная к основанию крыла. Широкие ячейки между поперечными жилками. Вершина A, по-видимому, в дистальной трети крыла, между основаниями IR₃ и R₃. Вершины A и CuP удалены друг от друга. Вершины CuP и MA заметно сближены. A слегка зигзагообразная. Остальные продольные жилки прямые.

Описание. Субкостальная (Sc) и радиальная (R) жилки на интервале от основания крыла до N заметно сближены. Стебелек довольно длинный (около трети длины крыла) и тонкий, с заметным переходом от к основной крыловой пластинке. Ax₀ не видна или не сохранилась. Ax₁, по-видимому, расположена на середине стебелька, Ax₂ на дистальном крае стебелька, немного дистальнее Arc. Первичные Ax без смещения продолжают очень короткими поперечными жилками в следующем поле. В стебельке присутствует CuA средней длины, ее вершина находится на середине стебелька, и, по-видимому, на середине расстояния между Ax₁ и Ax₂. N с ярко выраженными, слегка смещенными относительно него в проксимальном направлении n и sn. Нодальная (n) и субнодальная (sn) жилки заметно наклонены, примерно равны в длину и не смещены друг относительно друга. Asn и продолжающая ее жилка между Sc и R₁ не видны или не сохранилась. Pn и Psn жилок на интервале между N и Pt, по-видимому, 3. Первая Pn слегка смещена в дистальном направлении относительно Psn. Следующие две Psn продолжают Pn без смещения. Все Pn и Psn почти вертикальные. Psn поле по ширине равно Pn. Pt широкая и короткая, с округлыми передним и задним, и наклоненными друг к другу проксимальным и дистальным краями, в длину равна одной нижележащей ячейке (между IR₂ и R₃). Под серединой Pt, в месте ее максимальной ширины расположена короткая слегка наклоненная к основанию крыла Ptbr. Ответвление Rs от R₂ происходит дистальнее уровня N. Основание R₄₊₅ находится слегка дистальнее (на треть ячейки) N; основание IR₃ расположено немного проксимальнее середины расстояния между N и Pt, основание R₃ слегка дистальнее того же расстояния.

Основание IR_2 находится немного проксимальнее (на пол ячейки) Pt. Расстояния между основаниями Rs одинаковые, между ними находится по одной ячейке.

Arc длинный, вдвое длиннее переднего края q, расположен на середине расстояния между основанием крыла и N. Субдискоидальная ячейка (sq) средней длины, с заметным изгибом (практически до излома) к переднему краю крыла. MP слегка изогнутая и заметно наклоненная к основанию крыла. A слегка зигзагообразная в дистальной половине, ее вершина, по-видимому, расположена на уровне дистальной трети крыла, между основаниями IR_3 и R_3 . CuP прямая, длинная, ее вершина расположена немного проксимальнее базального края Pt. MA прямая, длинная, выходит на край крыла под проксимальным краем Pt. Вершина R_{4+5} , по-видимому, расположена под серединой Pt, вершины остальных продольных жилок находятся дистальнее Pt. Между вершинами A и CuP, по-видимому, около 7 ячеек, между вершинами CuP и MA – 1 ячейка. Между вершинами остальных продольных жилок, по-видимому, по 1–2 ячейки (установить точнее не позволяет сохранность). Поле между A и задним краем крыла расширенное, немного шире поля между A и CuP и заметно шире полей между остальными продольными жилками. Жилка A не имеет дополнительных продольных ответвлений. В кубитоанальном поле ячейки крупные, ограниченные сигмоидальными жилками. В поле между A и задним краем крыла только 1 ряд ячеек.

Размеры. Длина крыла – 24,5 мм; узелковая ширина – 4,2 мм; максимальная ширина (на уровне основания IR_3); расстояние от основания крыла до Arc – 3,8 мм; расстояние от Arc до N – 5,7 мм; расстояние от основания крыла до N – 9,5 мм; расстояние от N до Pt – 11,4 мм; расстояние от N до вершины крыла – 15,0 мм. Птеростигма: передний край – 2,7 мм, задний край – 2,0 мм, базальный край – 0,62 мм, дистальный край – 0,41 мм.

Сравнение. От более молодого вида *Permagrion falklandicum* отличается немного меньшими размерами крыла, более длинной и наклоненной n, округлой и короткой Pt, более длинной MP, более короткой A, широкими ячейками между поперечными жилками, сближенными вершинами A и CuP и удаленными друг от друга CuP и MA.

Замечания. Несмотря на заметный стратиграфический и географический разброс известных находок и малое количество материала *Permagrion sharovi* sp. nov. был отнесен к роду *Permagrion* на основе характерного для него строения и формы костальной и субкостальной жилок при образовании узелка, неразветвленной, но длинной A, весьма разреженного продольного жилкования, отличающего его от большинства представителей сем. Permagrionidae (за исключением *Salagoulestes*) и сходных с *Permagrion falklandicum* размеров крыла. Выделение нового рода на основе отличий, перечисленных выше (в сравнении) кажется незаконным.

Распространение. Пермская система, биармийский отдел, казанский ярус, ивагорская свита; европейская часть России, Архангельская область, Мезенский район.

Материал. Голотип.

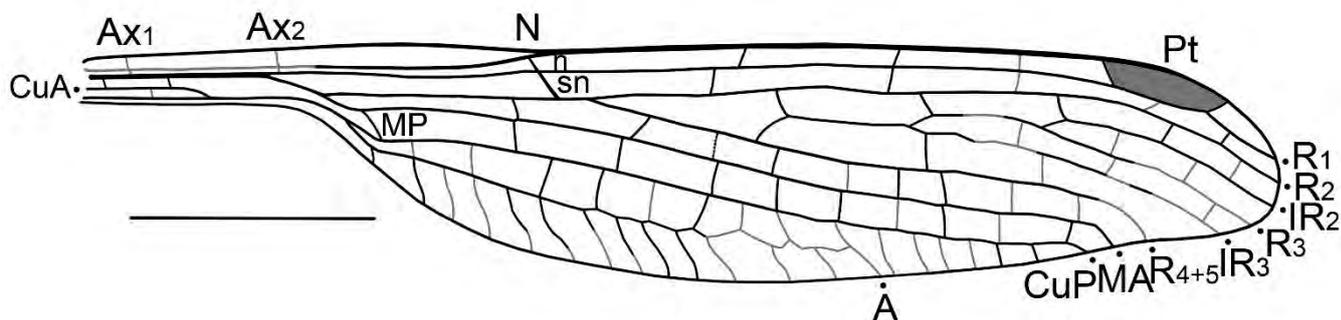


Рис. 4.3. *Permagrion sharovi* sp. nov., голотип ПИН, № 117/40 (117/39): прорисовка жилкования крыла; Россия, Архангельская область, Мезенский район; местонахождение Сояна; средняя пермь, казанский ярус, ивагорская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

Род *Permolestes* Martynov, 1932

Permolestes: Martynov, 1932, p. 33–36; Nel et al., 2012, p. 84–86.

Типовой вид – *Permolestes gracilis* Martynov, 1932, казанские отложения европейской России (Архангельская область).

Диагноз. Очень крупные крылья длиной 40–50 мм. Стебелек ярко выраженный, составляет четверть длины крыла. Максимальная ширина крыла в середине. С и Sc с одинаковым изгибом до N. Ax2 на уровне Arc или слегка базальнее него. N проксимальнее середины крыла (36–40% длины крыла). Asn вертикальная или с обратной наклоненностью. Pn жилок 4–9, Psn 3–7. Pt равна длине 2–4 ячеек между IR2 и R3. Под Pt одна поперечная жилка. Основание R4+5 слегка дистальнее N. Основание IR2 проксимальнее Pt. Arc в середине расстояния между основанием крыла и N. Sq короткая, узкая. В стебельке CuA (½ его длины). Присутствуют дополнительные жилки между основными продольными. Основания Rs удалены друг от друга. Основные жилки длинные и прямые. Дополнительные заметно зигзагообразные. В A поле до 3–5 рядов ячеек. Дистальная часть A неясно выражена, сливается с дополнительными жилками анального поля. Вершина A в дистальной четверти крыла. Поперечное жилкование заметно уплотнено.

Сравнение. См. описание *Epilestes* и *Tridolestes* gen. nov.

Видовой состав. Четыре вида из ниже–среднепермских отложений европейской части России: типовой вид и *Permolestes soyanaiensis* из казанских отложений Сояны (Архангельская область), *P. vjatkensis* sp. nov. из казанских отложений Китяка (Кировская область) и *Permolestes obscurus* sp. nov. из кунгурских отложений Чекарды (Пермский край).

Распространение. Нижняя – средняя пермь Восточно-Европейской платформы.

Permolestes gracilis Martynov, 1932

Рис. 4.4

Permolestes gracilis: Martynov, 1932, p. 33–36, pl. II, fig. 1, txt-fig. 17,18; Nel et al., 2012, p. 84–86, fig. 3.1.

Голотип – ПИН, № 2455/1; отпечаток левого, предположительно переднего, и противоотпечаток правого (заднего) крыльев и сегмента птероторакса (ПИН, № 2455/2 – обратный отпечаток); местонахождение Сояна; Архангельская область, Мезенский район, правый берег р. Сояны, в 60 км от ее устья, урочище Ива-гора; средняя пермь, казанский ярус, ивагорская свита.

Диагноз. Длина крыла около 50 мм. Стебелек узкий и короткий. Ax_2 прямо на уровне Arg . N проксимальнее середины (39% от длины) крыла с ярко выраженными, заметно наклоненными p и sp , p вдвое короче sp . Asn вертикальная, в дистальной трети расстояния между Arg и N . Pn жилок 6, Psn не менее 4. Pt равна 4 ячейкам между IR_2 и R_3 . $Ptbr$ под проксимальной частью Pt . Вершина CuA на середине расстояния между Ax_1 и Ax_2 . Arg немного длиннее переднего края q . MP наклонена к основанию. В A поле до 5 рядов ячеек. Основание R_3 в дистальной трети расстояния между N и Pt . Основание IR_2 на одну ячейку проксимальнее Pt . Расстояния между основаниями IR_2 и R_3 вдвое меньше расстояния между R_3 и IR_3 и слегка меньше расстояния между IR_3 и R_{4+5} . Дополнительные продольные жилки между R_3 и IR_3 , IR_3 и R_{4+5} , R_{4+5} и MA , а также MA и CuP у вершины крыла.

Описание. Описание приведено в работах Мартынова (Martynov, 1932) и Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида.

Размеры. Длина крыла – 47,6 мм, максимальная ширина (на уровне основания IR_3) – 7,3 мм; узелковая ширина – 5,6 мм, длина Pt – 4,6 мм, ее дистального края – 0,7 мм. Более детальные измерения представлены в работе Нэля с соавторами (Nel et al., 2012).

Сравнение. См. описание *Permolestes soyanaiensis* и *P. obscurus* sp. nov.

Распространение. Пермская система, биармийский отдел, казанский ярус, ивагорская свита; европейская часть России, Архангельская область, Мезенский район.

Материал. Голотип.

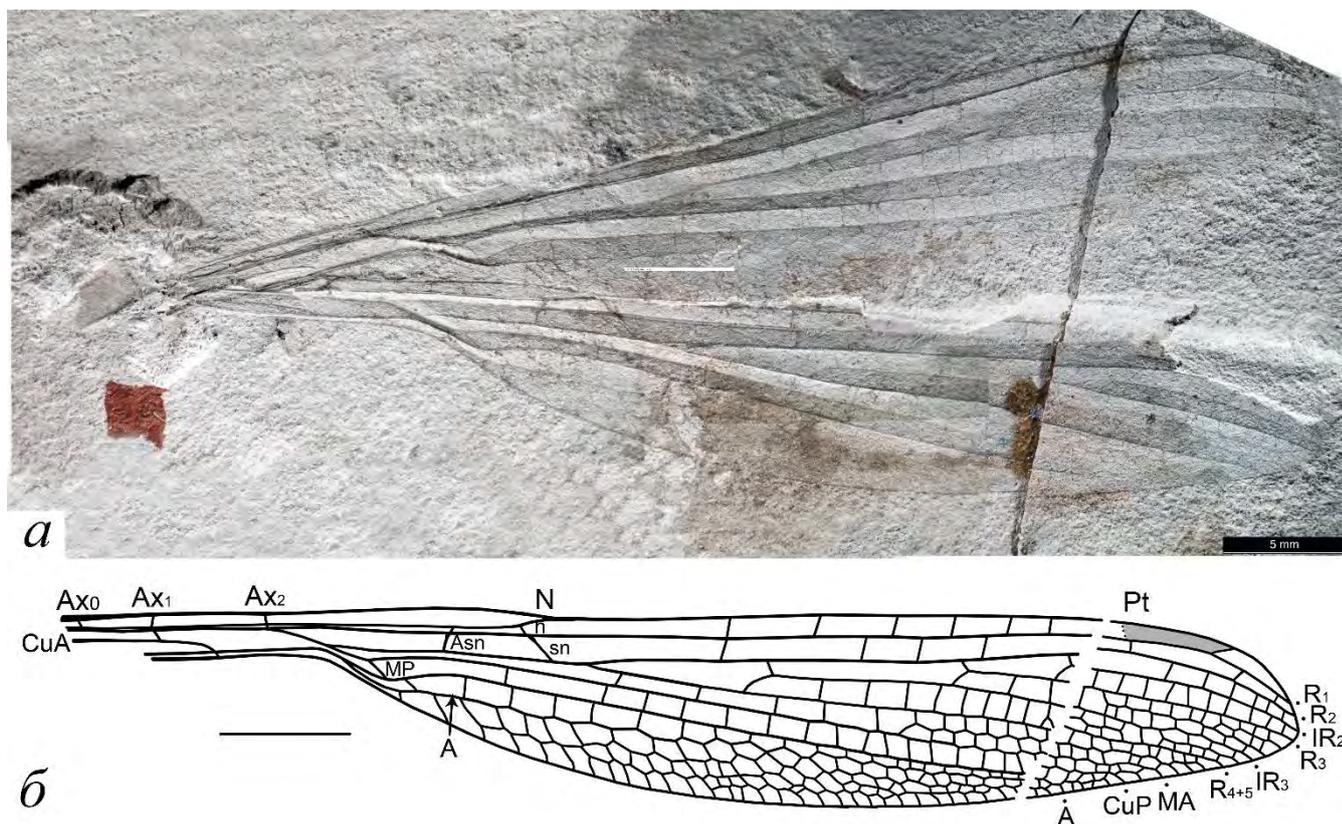


Рис. 4.4. *Permolestes gracilis* Martynov, 1932, голотип ПИН, № 2445/1: а – фотография; б – прорисовка жилкования крыла; Россия, Архангельская область, местонахождение Сояна; средняя пермь, казанский ярус, ивагорская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

Permolestes soyanaiensis Nel et al., 2012

Рис. 4.5

Permolestes soyanaiensis: Nel et al., 2012, p. 86, fig. 3.3.

Голотип – ПИН, № 3353/63; отпечаток и противоотпечаток двух целых крыльев; местонахождение Сояна; Архангельская область, Мезенский район, правый берег р. Сояны, в 60 км от ее устья, урочище Ива-гора; средняя пермь, казанский ярус, ивагорская свита.

Диагноз. Длина крыла более 50 мм. Ax₂ немного проксимальнее Arc. N немного проксимальнее середины (40% от длины) крыла с ярко выраженными, слегка наклоненными p и sn, p вдвое короче sn. Asn в дистальной трети расстояния между Arc и N. Asn утолщена, заметно наклонена к вершине крыла. Pn жилок 8–9, Psn 7. Pt равна 2,5 ячейкам между IR₂ и R₃. Ptbr под проксимальной частью Pt. Вершина CuA немного дистальнее середины стебелька. Arc равен длине переднего края q. MP слегка наклонена к основанию крыла. В A поле до 4 рядов ячеек. Основание R₃ немного дистальнее середины расстояния между N и Pt. Основание IR₂ на пол ячейки проксимальнее Pt. Расстояния между основаниями Rs и количество ячеек между ними

увеличиваются по направлению к вершине крыла. Дополнительные продольные жилки между основными продольными.

Описание. Описание приведено в работе Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида.

Размеры. Длина крыла – 52,5 мм, максимальная ширина (на уровне основания IR₃) – 8,3 мм; узелковая ширина – 7,1 мм. Птеростигма: передний край – 3,3 мм, задний край – 2,2 мм, базальный край – 0,4 мм, дистальный край – 0,5 мм. Более детальные измерения даны в работе Нэля с соавторами (Nel et al., 2012).

Сравнение. От *Permolestes gracilis* отличается более дистальным положением Ax2, более короткой CuA в стебельке, заметно наклоненной к вершине крыла Asn. Более детальное сравнение см. в описании *Permolestes obscurus* sp. nov.

Замечания. После изучения голотипа *Permolestes sheimogorai* Nel et al., 2012 (экз. ПИН, № 117/8) в рамках настоящей работы предлагается сведение его в состав *Permolestes soyanaiensis*, т.к. по размерам и жилкованию сохранившейся части крыла (базальная половина крыла) они практически идентичны. Единственным заметным отличием является присутствие изогнутой поперечной жилки между Asn и sn, что кажется недостаточным для выделения отдельного вида.

Распространение. Пермская система, биармийский отдел, казанский ярус, ивагорская свита; европейская часть России, Архангельская область, Мезенский район.

Материал. Голотип и экз. ПИН, № 117/8.

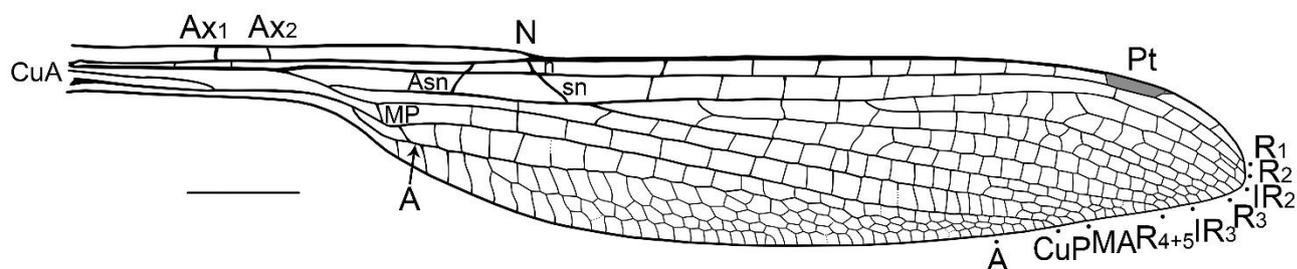


Рис. 4.5. *Permolestes soyanaiensis* Nel et al., 2012, голотип ПИН, № 3353/63, прорисовка жилкования крыла; Россия, Архангельская область, местонахождение Сояна; средняя пермь, казанский ярус, ивагорская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

***Permolestes vjatkensis* sp. nov.**

Табл. I, фиг. 2, рис. 4.6.

Название вида от р. Вятки, недалеко от которой находится местонахождение Китяк.

Голотип – ПИН, № 1218/17 – противоотпечаток середины крыла; местонахождение Большой Китяк, Кировская область; Малмыжский район, отвалы заброшенного Акбатыровского медного рудника по левому берегу реки Б. Китячка, напротив центра села Большой Китяк. средняя пермь, казанский ярус, белебеевская свита.

Диагноз. Рассчитанная длина крыла около 42 мм. Pn жилок не менее 4, Psn не менее 2. Pt равна 3 нижележащим ячейкам. Ptbr под серединой Pt. До 5 рядов ячеек в А поле. Основание R₃ в дистальной трети расстояния между N и Pt. Основание IR₂ на одну ячейку проксимальнее Pt. Расстояние между основаниями IR₂ и R₃ вдвое меньше расстояния между основаниями R₃ и IR₃. Одна дополнительная продольная жилка между IR₂ и R₃.

Описание. На голотипе представлена только середина крыла, базальная часть до основания R₄₊₅ и вершина не сохранились. На интервале от N до Pt видны 4 Pn и 2 Psn жилки. Pn и Psn жилки вертикальные, смещенные друг относительно друга. Pn поле по ширине равно Psn. Pt средней длины, равна 3 нижележащим ячейкам (между IR₂ и R₃), трапецевидная, с параллельными передним и задним и заметно наклоненными проксимальным и дистальным краями. Основание R₄₊₅, по-видимому, находится дистальнее уровня N, основание IR₃ около уровня проксимальной трети расстояния между N и Pt, в одной ячейке дистальнее основания R₄₊₅, основание R₃ примерно на уровне дистальной четверти расстояния между N и Pt, в двух или трех (оценить точно не позволяет сохранность) ячейках дистальнее основания IR₃. Основание IR₂ расположено немного (на одну ячейку) проксимальнее Pt. Дистальные части IR₂, IR₃, R₃ и MA слегка зигзагообразные. В дистальной части А имеет множество дополнительных зигзагообразных жилок, в ширину не отличимых от поперечных. Основные продольные жилки длинные. Кубитоанальное поле в три – четыре раза шире полей между остальными продольными жилками, в нем присутствуют множество рядов дополнительных жилок и ячеек неправильно-полигональной формы

Размеры. Длина остатка – 22,2 мм (предполагаемая длина целого крыла – 42 мм), максимальная ширина (между основаниями R₃ и IR₃) – 6,5 мм. Птеростигма: передний край – 3,3 мм, задний край – 2,4 мм, базальный край – 0,45 мм, дистальный край – 0,65 мм.

Сравнение. См. описание *Permolestes obscurus* sp. nov.

Распространение. Пермская система, биармийский отдел, казанский ярус, белебеевская свита; европейская часть России, Кировская область, Малмыжский район.

Материал. Голотип.

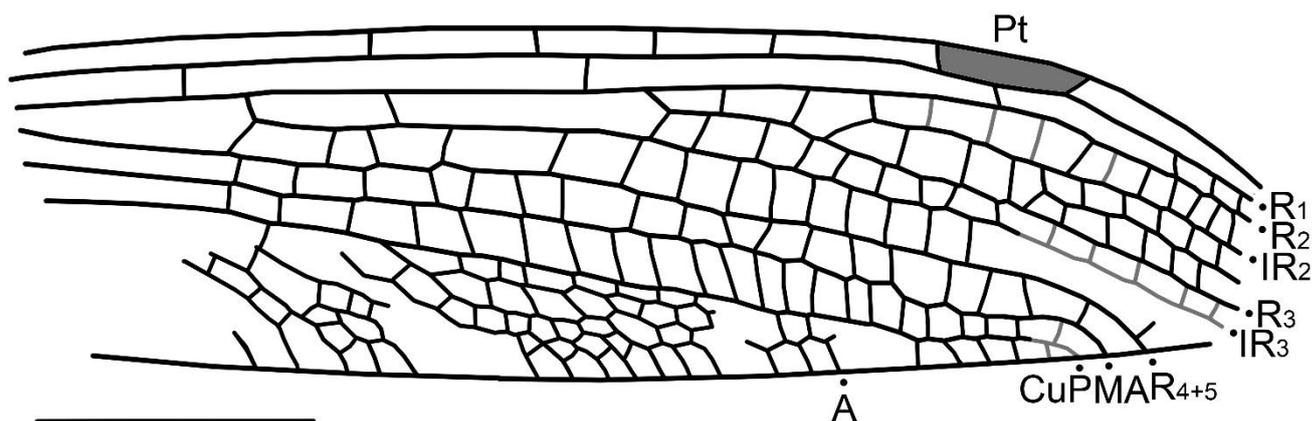


Рис. 4.6. *Permolestes vjatkensis* sp. nov.; голотип ПИН, № 1218/17: прорисовка жилкования крыла; Россия, Кировская область, местонахождение Китяк; средняя пермь, казанский ярус, белебеевская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

***Permolestes obscurus* sp. nov.**

Табл. I, фиг. 3, рис. 4.7.

Permagrionidae gen. et sp. indet.: Nel et al., 2012, p. 88–89, fig. 7.

Название вида от латинского «obscurus» неясный, непонятный, загадочный, по трудному для интерпретации жилкованию сложенных крыльев.

Голотип – ПИН, № 1700/477 – отпечаток и противоотпечаток тела в профиль со сложенными крыльями, без головы и последних сегментов брюшка; местонахождение Чекарда; Пермский край, Суксунский район, левый берег р. Сылвы, в 800 м на северо-запад от дер. Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Диагноз. Тело крупное. Грудь анизоптероидного облика. Длина крыла около 40 мм. N немного дистальнее трети (36–37 % от длины) крыла с вертикальной n и слегка наклоненной sn, n в полтора раза короче sn. Asn в дистальной трети расстояния между Arc и N. Pn жилок 3–4, Psn 4. Pt равна 4 ячейкам между IR₂ и R₃. Ptbr под серединой Pt. MP слегка наклонена к основанию крыла. До 3 рядов ячеек в A поле. Основание R₃ немного дистальнее середины расстояния между N и Pt. Основание IR₂ на одну ячейку проксимальнее Pt. Расстояние между основаниями R₃ и IR₃ вдвое меньше расстояний между IR₂ и R₃, IR₃ и R₄₊₅. Одна дополнительная продольная жилка между IR₂ и R₃.

Описание. Детальное описание тела дается в работе Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). В настоящей работе отметим только основные признаки строения тела и приведем детальное описание жилкования крыльев, полученное после изучения голотипа под сканирующим микроскопом.

На голотипе хорошо различимы грудь, передняя часть брюшка и сложенные ноги. Тело расположено в профиль. Грудь широкая и крупная, слегка округлая, анизоптероидного облика. Проторакс маленький, неправильно-овальной формы. Третий стернит груди очень узкий, прямоугольной формы.

Брюшко. На противоположной голотипа представлены пять целых передних сегмента брюшка. Сегменты крупные, широкие. Латеральный шов плохо различим, но прослеживается на сегментах со 2 по 5. Поперечный шов очень узкий, хорошо виден на всех сохранившихся сегментах. Соотношение ширины стернита к тергиту – 1:2.

Крылья. На голотипе представлены два частично наложенных друг на друга крыла. По-видимому, жилкование передних и задних крыльев практически не отличается. Передний край крыла прямой. Стебелек относительно короткий (примерно пятая часть крыла) и узкий. Ах жилки и A_{sn} не видны или не сохранились. N расположен немного дистальнее трети крыла. Нодальная жилка (n) короткая, вертикальная, расположена немного проксимальнее N. Субнодальная жилка (sn) слегка наклоненная, на одном уровне с n, sn жилка в полтора раза длиннее n. P_n поперечных жилок 3 или 4, они смещены относительно четырех P_{sn} . P_n и P_{sn} короткие, вертикальные. P_{sn} поле по ширине равно P_n . P_t средней длины, трапециевидная, с параллельными передним и задним, слегка наклоненным проксимальным и заметно наклоненным дистальным краями, в длину равна четырем нижележащим ячейкам (между IR_2 и R_3). Под серединой P_t расположена длинная, наклоненная к основанию крыла $ptbr$. Ответвление R_s от R_2 происходит дистальнее уровня N. Основание R_{4+5} находится в проксимальной пятой части расстояния между N и P_t (в одной ячейке дистальнее N), основание IR_3 находится немного проксимальнее середины того же расстояния (в одной ячейке дистальнее основания R_{4+5}), основание R_3 немного проксимальнее середины этого расстояния (в двух ячейках дистальнее основания IR_3), основание IR_2 расположено немного проксимальнее P_t . Расстояние между основаниями IR_3 и R_3 вдвое меньше расстояний между основаниями остальных R_{4+5} и IR_3 , и R_3 и IR_2 . Между основаниями IR_3 и R_3 присутствует поперечная жилка. Дистальная часть MA и IR_3 на, по-видимому, задних крыльях слегка зигзагообразные. Между продольными жилками IR_2 и R_3 находится дополнительная вставочная жилка.

Arg находится на середине расстояния между основанием крыла и N, равен длине переднего края q. Субдискоидальная ячейка (sq) маленькая и узкая, прямая. MP относительно короткая, прямая, заметно наклоненная к основанию крыла. A зигзагообразная на всем протяжении, имеет два дополнительных ряда продольных жилок у заднего края крыла. Вершина A, по-видимому, расположена на уровне дистальной четверти крыла, на уровне основания IR_2 . CuP слегка зигзагообразная в средней части, длинная, ее вершина расположена на уровне проксимальной

трети Pt. MA слегка зигзагообразная на всем протяжении, длинная, выходит на край крыла под дистальной частью Pt. Вершина R₄₊₅ расположена под дистальным краем Pt, вершины остальных продольных жилок находятся дистальнее Pt. IR₂, IR₃ и дистальная часть R₄₊₅ слегка зигзагообразные. Поле между A и задним краем крыла расширенное, втрое шире полей между остальными продольными жилками. Жилка A со множеством дополнительных ответвлений. В кубитоанальном поле ячейки мелкие, полигональной формы. В поле между A и задним краем крыла 3 ряда ячеек.

Размеры. Грудь. 8,2 X 7,5 мм. Брюшко. Длина представленной части – 22,0 мм, ширина от 3,2 до 3,9 мм.

Переднее крыло. Длина крыла – 39,3 мм, максимальная ширина (между основаниями R₃ и IR₃) – 6,4 мм; узелковая ширина – 5,2 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 6,8 мм; расстояние от Arc до N – 7,6 мм; расстояние от основания крыла до N – 14,4 мм; расстояние от N до Pt – 17,5 мм; расстояние от N до вершины крыла – 24,9 мм. Птеростигма: передний край – 4,4 мм, задний край – 3,6 мм, базальный край – 0,43 мм, дистальный край – 0,75 мм.

Заднее крыло. Длина крыла ~ 37,9 мм, максимальная ширина (между основаниями R₃ и IR₃) – 6,6 мм; узелковая ширина – 5,0 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 5,6 мм; расстояние от Arc до N – 7,3 мм; расстояние от основания крыла до N – 12,9 мм.

Сравнение. По длине крыла, количеству Pn и Psn и положению ptbr *Permolestes obscurus* sp. nov., по-видимому, наиболее похож на *P. vjatkensis* sp. nov.; *P. gracilis* и *P. soyanaiensis* характеризуются более длинными крыльями, заметно большим количеством Pn и Psn и более проксимальным положением ptbr. От всех известных видов рода *Permolestes* новый вид отличается меньшим количеством ячеек (до 3) в поле между анальной жилкой и задним краем крыла и более длинной Pt. От *P. gracilis* и *P. soyanaiensis* отличается более проксимальным положением N, вертикальной и короткой n, и меньшим количеством дополнительных продольных жилок между остальными; от *P. soyanaiensis* и *P. vjatkensis* sp. nov. отличается более проксимальным положением основания R₃; только от *P. gracilis* – более проксимальным положением основания IR₂. *P. obscurus* sp. nov. отличается только от *P. vjatkensis* sp. nov. более проксимальным положением оснований CuP и MA.

Замечания. Как было отмечено Нэлем в первоописании экземпляра, тело *Permolestes obscurus* sp. nov. характеризуется довольно крупными размерами, а грудь имеет скошенность более характерную для анизоптер: $\angle x \sim 30^\circ$; $\angle z \sim 40^\circ$ (sensu Needham, Anthony, 1903), и заметно отличающуюся от зигоптер, для которых характерны большие размеры углов (Nel et al., 2012).

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита; европейская часть России, Пермский край, Суксунский район.

Материал. Голотип.

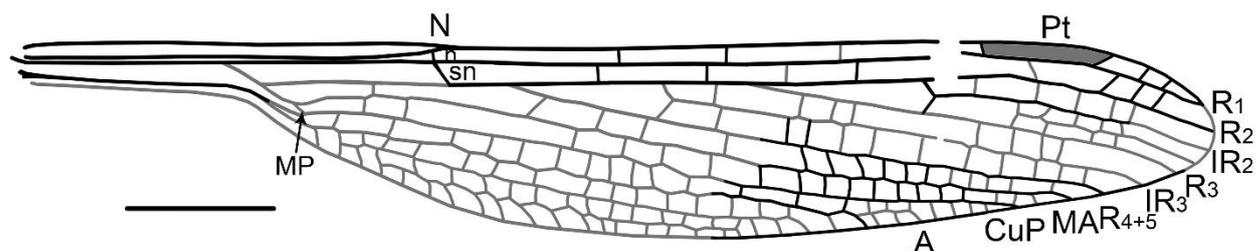


Рис. 4.7. *Permolestes obscurus* sp. nov.; голотип ПИН, № 1700/477: прорисовка жилкования крыла; Россия, Пермский край, местонахождение Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

Род *Epilestes* Martynov, 1937

Epilestes: Мартынов, 1937, с. 16–18; Nel et al., 1999с, р. 87–89; Nel et al., 2012, р. 86–87; Felker, Vasilenko, 2021, р. 463–466.

Типовой вид – *Epilestes kargalensis* Martynov, 1937, уржумские отложения европейской России (Оренбургская область).

Диагноз. Длина крыла около 28–43 мм. Стебелек ярко выраженный, короткий (в длину четвертая – пятая часть крыла). Крыловая пластинка равномерно широкая. Ax_2 проксимальнее Arc . N в базальном положении (33–36% длины крыла). Pn жилок 6–9, Psn 5–8. Pt равна длине 3–4 ячеек между IR_2 и R_3 . Под Pt одна поперечная жилка. Основание R_{4+5} слегка дистальнее N . Основание IR_2 базальнее Pt . Asn вертикальная или слегка наклоненная к основанию крыла. Короткая AA (до трети стебелька) или CuA (до середины стебелька). Основные жилки длинные, прямые или слегка зигзагообразные в дистальной части. Нет дополнительных жилок между продольными. До 2–3 рядов ячеек в A поле. A прослеживается до самой вершины, хотя и имеет дополнительные жилки в A поле. Вершина A на уровне дистальной трети – четверти крыла. Поперечное жилкование уплотнено в дистальной части и у заднего края крыла.

Сравнение. С. р. *Solikamptilon* и *Lodevia* схож базальным положением N . Заметно более проксимальным положением Ax_2 отличается от р. *Permolestes*, *Permagrion* и *Scytolestes* (ее положением схож с р. *Salgoulestes*, для остальных родов ее положение не известно). От р. *Permagrion* отличается формой sq , заметно изогнутой к переднему краю крыла, от р. *Salgoulestes* – соотношением длин Arc к переднему краю q . Более детальное сравнение см. в описании *Triadolestes* gen. nov.

Видовой состав. Четыре вида из нижней–средней перми Европы. Типовой вид из уржумских отложений местонахождения Каргала (Оренбургская область), *E. gallica* Nel et al., 1999 из кунгура Лодеви (Франция), *E. angustapterix* Nel et al., 2012 из казанских отложений

местонахождения Сояна и *E. rasnitsyni* Felker et Vasilenko, 2021 из уфимских отложений местонахождения Могильниково.

Замечания. Присутствие дополнительных ответвлений А жилки зачастую встречается у пермагрионид, однако, чаще всего представлено простым срастанием поперечных сигмоидальных ячеек, образующих подобие продольной жилки, как у *Scytolestes* или множеством слабых (наравне с поперечными) дополнительных жилок, как у *Permolestes*. У некоторых видов рода *Epilestes* довольно четкая и усиленная продольная жилка отделяется от основной ветви А в базальном положении (на уровне середины sq). По-видимому, это может предполагать первую ступень в образовании дополнительных ветвей А жилки, в более продвинутом состоянии (появление отчетливых ветвей А₁ и А₂) прослеживающуюся у средне-верхнепермского рода *Triadolestes* gen. nov. и в дальнейшем доходящую до состояния разветвленности (три разветвленных А жилки) типично триасовых стрекоз подотряда Triadophlebiina. В то же время, очевидно, что появление усиленной дополнительной ветви у *Epilestes kargalensis* проходило через ряд этапов, довольно полно отраженных у более древних видов *Epilestes*. Так, у *E. gallica* из нижней перми Франции присутствует несколько дополнительных продольных жилок в анальном поле, совершенно не отличающихся от поперечных по четкости и форме (сильно зигзагообразные и слабые). У уфимского *E. rasnitsyni* и казанского *E. angustapterix* количество дополнительных жилок анального поля сокращается, но они становятся гораздо более заметными. По-видимому, это может подтверждать появление в дальнейшем у уржумского вида одной усиленной дополнительной жилки, отличающей его от остальных представителей рода, при общем сходстве остальных особенностей жилкования и размеров крыла.

Распространение. Нижняя – средняя пермь Европы.

Epilestes kargalensis Martynov, 1937

Рис. 4.8

Epilestes kargalensis: Мартынов, 1937, с. 16–18, рис. 2; Nel et al., 2012, p. 87, fig. 5.1.

Голотип – ПИН, № 100/0; отпечаток и противоотпечаток почти целого, по-видимому, заднего крыла, посредственной сохранности, местонахождение Каргала (Семеновские отвалы), Оренбургская область, Александровский район, отвалы Семеновского медного рудника, левый берег реки Киелга, примерно в 5 км западнее пос. Марковский, средняя пермь, уржумский ярус, аманакская свита.

Диагноз. Крыло средней длины (около 28–30 мм). Стебелек узкий, короткий (около 5-ой части крыла). N немного дистальнее трети крыла (33%), с наклоненными n и sn, n вдвое короче sn. Asp вертикальная, в дистальной трети расстояния между Arc и N. Pn и Psn не менее 2. Pn поле по

ширине равно Psn. Ptbr на уровне дистальной трети Pt. Вершина CuA немного дистальнее середины стебелька. Arc равен передней стороне q, sq средней длины, клиновидно-изогнута к переднему краю. MP длинная, изогнутая, слегка наклоненная к основанию крыла. Основание IR₂ на половину ячейки (между R₂ и IR₂) проксимальнее Pt. Расстояния между основаниями Rs уменьшаются по направлению к вершине крыла. Между основаниями Rs по одной ячейке. Вершина A под проксимальным краем Pt. Между вершинами A и CuP, и MA и R₄₊₅ по одной ячейке, между вершинами CuP и MA – 6 ячеек. В A поле 2 ряда ячеек.

Описание. Описание приведено в работах Мартынова (Мартынов, 1937) и Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). Основные признаки перечислены выше.

Размеры. Длина сохранившейся части крыла – 27,3 мм, максимальная ширина (на уровне основания IR₃) – 5,0 мм; узелковая ширина – 4,1 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 4,2 мм; расстояние от Arc до N – 5,0 мм; расстояние от основания крыла до N – 9,2 мм; расстояние от N до Pt – 12,3 мм; от N до вершины крыла – 18,2 мм. Птеростигма: передний край – 3,4 мм, задний край – 2,6 мм, базальный край – 0,4 мм, дистальный край – 0,6 мм.

Сравнение. См. описание *E. rasnitsyni*.

Распространение. Пермская система, биармийский отдел, уржумский ярус, аманакская свита; Россия, Оренбургская область, Александровский район.

Материал. Голотип и экз. ПИН, № 199/375 из того же местонахождения.

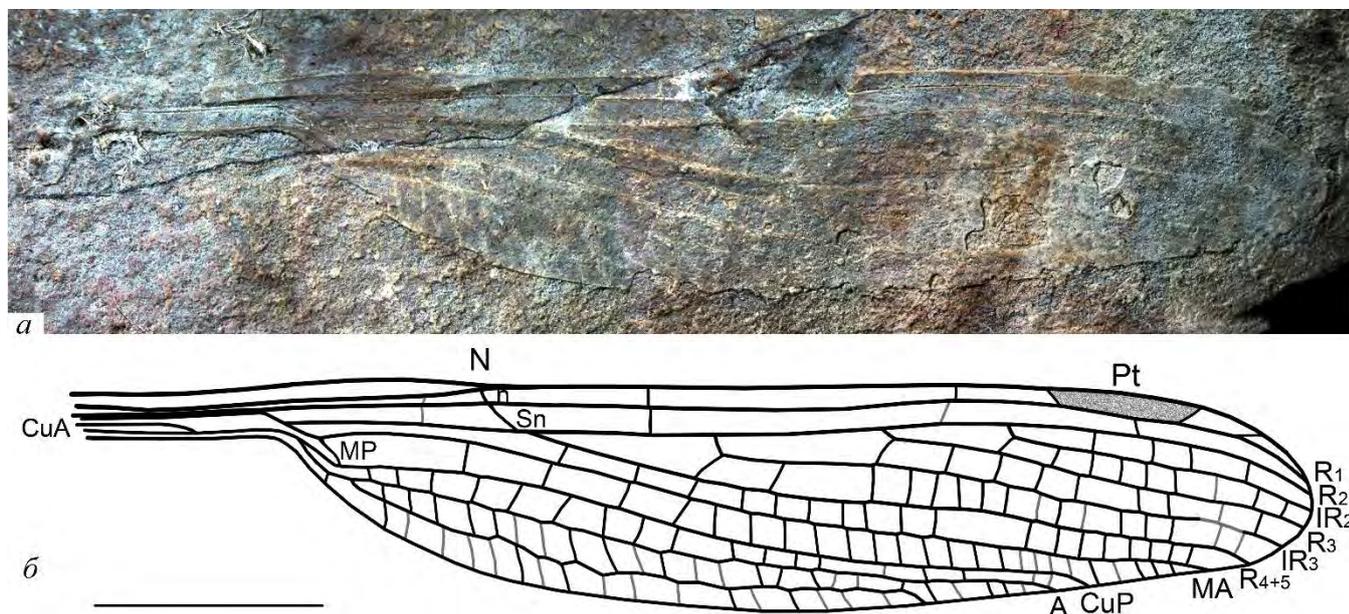


Рис. 4.8. *Epilestes kargalensis* Martynov, 1937, голотип ПИН, № 100/0: а – фотография; б – прорисовка жилкования крыла; Россия, Оренбургская область, местонахождение Каргала; верхняя пермь, уржумский ярус, аманакская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

Epilestes gallica Nel et al., 1999

Рис. 4.9

Epilestes gallica: Nel et al., 1999c, p. 87–89, pl. 1, fig. 2, txt-fig. 4.

Голотип – Ld LAP 110 (колл. Лапейри, Лодевский музей); отпечаток целого, предположительно переднего крыла; местонахождение Лодев (Лес Каналс), западное побережье озера Лак-дю-Салагу, окрестности коммуны Октон, округ Лодев, Окситания, департамент Эро; нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Салагу.

Диагноз. Крыло средней длины (около 29–30 мм). Стебелек короткий (около 5-ой части крыла). Ax_1 немного базальнее середины стебелька, Ax_2 слегка проксимальнее Arc. N немного дистальнее трети крыла (35%), с наклоненными n и sn, n вдвое короче sn. Asn вертикальная, расположена в дистальной четверти расстояния между Arc и N. Pn жилок 9, Psn не менее 4. Pn поле в полтора раза шире Psn. Вершина CuA немного проксимальнее середины стебелька, на уровне Ax_1 . Arc равен передней стороне q, sq длинная, плавно изогнутая к переднему краю. MP ровная, наклоненная к основанию крыла, ее вершина на уровне дистальной трети sq. Основание IR_2 на одну ячейку (между R_2 и IR_2) проксимальнее Pt. Расстояния между основаниями R_{4+5} и IR_3 , и R_3 и IR_2 в полтора раза меньше расстояния между основаниями IR_3 и R_3 . Между основаниями R_s по 3 ячейки. Вершина A немного проксимальнее Pt. Между вершинами A и CuP – 3 ячейки, между вершинами CuP и MA – 2 ячейки, между вершинами MA и R_{4+5} – 1 ячейка. В A поле 3 ряда ячеек.

Описание. Описание приведено в работах Нэля с соавторами (Nel et al., 1999c; 2012). Основные признаки перечислены выше.

Размеры. Длина крыла – 29,0 мм, максимальная ширина (между основаниями R_3 и IR_2) – 5,2 мм; узелковая ширина – 4,5 мм. Птеростигма: передний край – 4,8 мм, задний край – 4,3 мм, базальный и дистальный края – 0,5 мм. Измерения отдельных структур крыла представлены в работе Нэля с соавторами (Nel et al., 1999c).

Сравнение. См. описание *E. rasnitsyni*.

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, кунгурский ярус (Pfeifer et al., 2020), формация Салагу; Франция, департамент Эро.

Материал. Голотип.

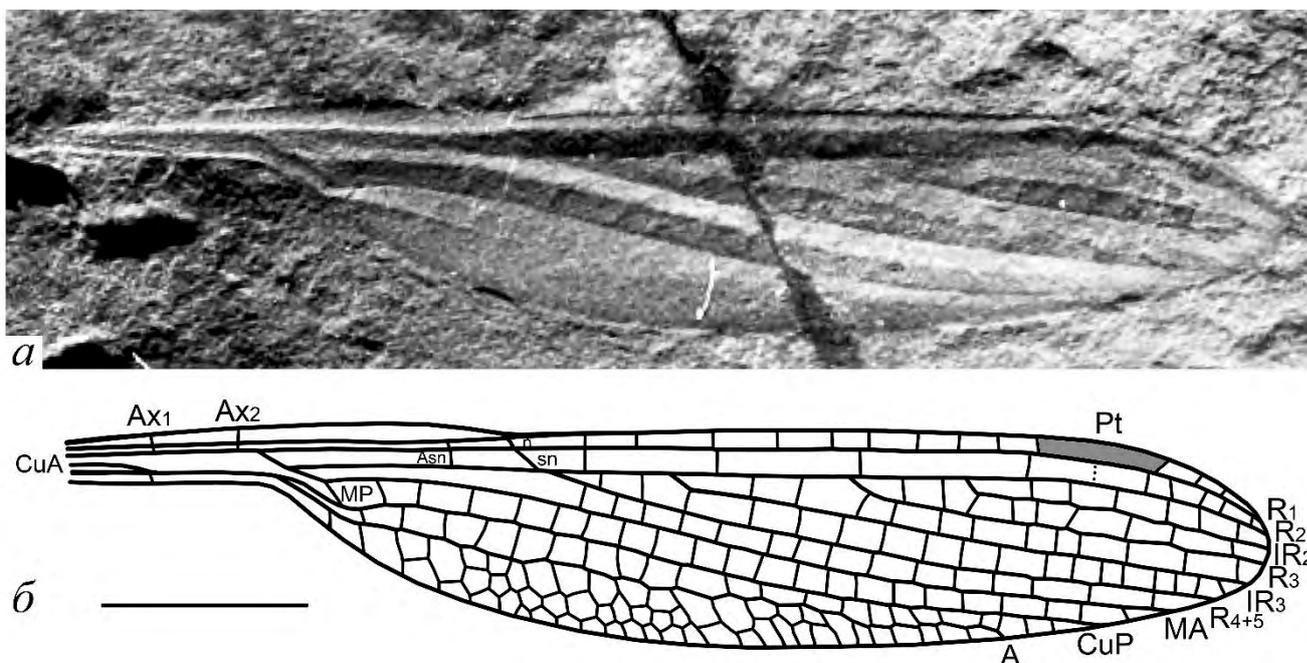


Рис. 4.9. *Epilestes gallica* Nel et al, 1999, голотип Ld LAP 110 (колл. Лапейри): а – фотография; б – прорисовка жилкования крыла; Франция, Окситания, департамент Эро, местонахождение Лодев (Лес Каналс); нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Салагу. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

Epilestes angustapterix Nel et al., 2012

Рис. 4.10

Epilestes angustapterix: Nel et al., 2012, p. 87, fig. 5.2.

Голотип – ПИН, № 117/63 (117/64); отпечаток целого крыла посредственной сохранности и противоотпечаток базальной его половины; местонахождение Сояна; Архангельская область, Мезенский район, правый берег р. Сояны, в 60 км от ее устья, урочище Ива-гора; средняя пермь, казанский ярус, ивагорская свита.

Диагноз. Крыло средней длины (больше 30 мм). Стебелек короткий (около четверти крыла). Ax₂ немного проксимальнее Arc. N немного дистальнее трети крыла (35%), с наклоненными n и sn, n в полтора раза короче sn. Asn вертикальная, в дистальной четверти расстояния между Arc и N. Pn жилок не менее 2, Psn не менее 1. Pn поле по ширине равно Psn. Ptblr под серединой Pt. Arc равен передней стороне q, sq средней длины, клиновидно-загнута к переднему краю. MP изогнутая, наклоненная к основанию крыла, ее вершина на уровне середины sq. Основание IR₂ на четверть ячейки (между R₂ и IR₂) проксимальнее Pt. Расстояния между основаниями R₄₊₅ и IR₃, и R₃ и IR₂, по-видимому, вдвое больше расстояния между основаниями IR₃ и R₃. Между основаниями R_s по 1–2 ячейки. Вершина A, по-видимому, на уровне середины расстояния между N и Pt. Между вершинами A и CuP не менее 10 ячеек, между вершинами CuP и MA – 2 ячейки, между вершинами MA и R₄₊₅ не менее 4 ячеек. В A поле 2 ряда ячеек.

Описание. Подробное описание дается в работе Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида.

Размеры. Длина крыла – 32,3 мм, максимальная ширина (между основаниями R₃ и IR₂) – 4,5 мм; узелковая ширина – 3,3 мм. Птеростигма: передний край – 4,6 мм, задний край – 3,6 мм, базальный край – 0,4 мм, дистальный край – 0,7 мм. Остальные измерения даны в работе Нэля с соавторами (Nel et al., 2012).

Сравнение. См. описание *E. rasnitsyni*.

Распространение. Пермская система, биармийский отдел, казанский ярус, ивагорская свита; европейская часть России, Архангельская область, Мезенский район.

Материал. Голотип.

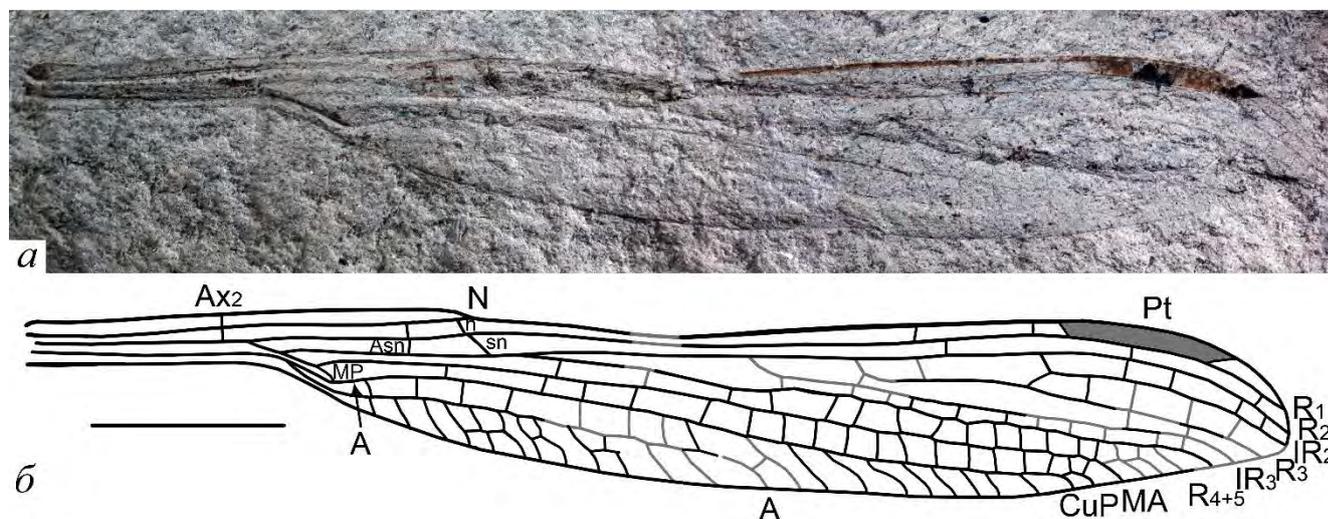


Рис. 4.10. *Epilestes angustapterix* Nel et al., 2012, голотип ПИН, № 117/63: а – фотография; б – прорисовка жилкования крыла; Россия, Архангельская область, местонахождение Сояна; средняя пермь, казанский ярус, ивагорская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

Epilestes rasnitsyni Felker et Vasilenko, 2021¹

Рис. 4.11

Epilestes rasnitsyni: Felker, Vasilenko, 2021 p. 462–467, fig. 1–3.

Голотип – ГГМ-1844-02/БП-12885; отпечаток тела, двух почти целых передних крыльев и одного сильно деформированного заднего и первых шести сегментов брюшка, отпечаток хорошей сохранности; местонахождение Могильниково (Вишера); Пермский край, Чердынский

¹ При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

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. (0,55 п.л., личный вклад — 50%)

район. Невысокое обнажение «немых» соликамских плитняков по правому берегу реки Вишера под урочищем Могильниково (немного выше обнажения у урочища Сартаково); нижняя пермь, уфимский ярус, соликамский горизонт, соликамская свита.

Диагноз. Длинное крыло (больше 40 мм). Стебелек короткий (около 5-ой части крыла). Ax_1 на уровне проксимальной трети стебелька, Ax_2 на уровне дистальной его трети, заметно проксимальнее Arc . N немного дистальнее трети крыла (36%), с наклоненными p и sn , p в три раза короче sn . В стебельке есть короткая AA . Asp слегка наклоненная к основанию крыла, немного проксимальнее середины расстояния между Arc и N . Pn жилок 5, Psn 6 или 7. Pn поле по ширине равно Psn . $Ptbr$ немного проксимальнее середины Pt . Arc равен передней стороне q , sq широкая, плавно изогнута к переднему краю. MP ровная, слегка наклоненная к основанию крыла. Основание IR_2 на одну ячейку (между R_2 и IR_2) проксимальнее Pt . Расстояния между основаниями Rs уменьшаются по направлению к вершине крыла. Между основаниями Rs по 2–3 ячейки. Вершина A на уровне дистальной четверти расстояния между N и Pt . Между вершинами A и CuP – 8–9 ячеек, между вершинами CuP и MA , и MA и R_{4+5} по три ячейки.

Описание. Детальное описание дается в работе Фелькер и Василенко (Felker, Vasilenko, 2021). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида.

Размеры. Переднее правое крыло. Длина крыла – 42,3 мм, максимальная ширина (на уровне основания IR_3) – 6,8 мм; узелковая ширина – 5,5 мм. Птеростигма: передний край – 3,9 мм, задний край – 3,3 мм, базальный край – 0,3 мм, дистальный край – 0,6 мм. Размеры остальных частей голотипа указаны в работе Фелькер и Василенко (Felker, Vasilenko, 2021).

Сравнение. От всех остальных видов рода *Epilestes* отличается большими размерами крыла, более дистальным положением N , наклоненным состоянием Asp и ее базальным положением, наличием AA в стебельке и отсутствием CuA , более широкой sq . С *E. kargalensis* схож формой и длиной Pt , с *E. kargalensis* и *E. gallica* – наличием 2 рядов ячеек в кубитоанальном поле. Только от *E. kargalensis* отличается заметно большим количеством ячеек между вершинами A и CuP и между основаниями Rs . От *E. kargalensis* и *E. gallica* отличается меньшей длиной A (более проксимальное положение ее вершины), от *E. gallica* и *E. angustapterix* – более базальным положением Ax_2 , от *E. angustapterix* – большей длиной A (соответственно более дистальное положение ее вершины).

Замечания. Указанный вид также, как и *Permolestes obscurus* sp. nov. характеризуется весьма крупными размерами и округлым анизоптероидным обликом тела (Felker, Vasilenko, 2021). В то же время его скошенность груди ($\angle x \sim 43^\circ$; $\angle z \sim 44^\circ$ sensu Needham, Anthony, 1903) погранична между зигоптероидной (от $\angle x, z \sim 50^\circ$ у Epallaginae до $\angle x \sim 60^\circ$; $\angle z \sim 70^\circ$ у Agrioninae) и анизоптероидной ($\angle x \sim 30\text{--}40^\circ$; $\angle z \sim 20\text{--}30^\circ$; Needham, Anthony, 1903).

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, уфимский ярус, соликамский горизонт, соликамская свита; европейская часть России, Пермский край, Чердынский район.

Материал. Голотип.

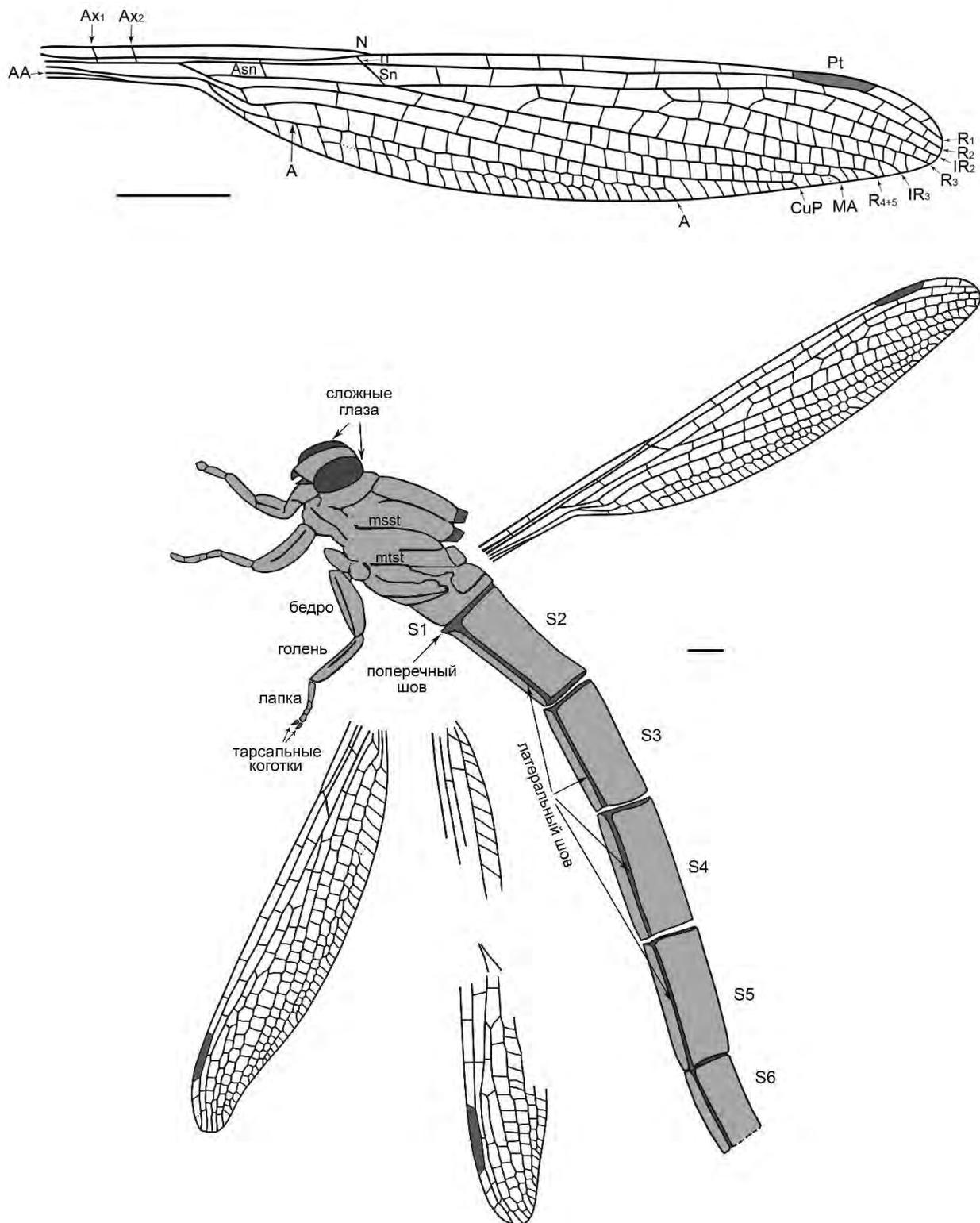


Рис. 4.11. *Epilestes rasnitsyni* Felker et Vasilenko, 2021, голотип ГТМ-1844-02/БП-12885: прорисовка жилкования крыла и тела; Россия, Пермский край, местонахождение Могильниково (Вишера); нижняя пермь, уфимский ярус, соликамская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

Род *Lodevia* Nel et al., 1999

Lodevia (Permeallagidae): Nel et al., 1999c, p. 90–92.

Lodevia (Permolestidae): Bechly, 2009.

Lodevia (Lodeviidae): Nel et al., 2012, p. 92.

Типовой вид – *Lodevia longialata* Nel et al., 2012, кунгурские отложения Франции.

Диагноз. Крыло длинное (около 40 мм), вытянутое. Переход от стебелька к крыловой пластинке плавный. Стебелек в четверть длины крыла. Крыловая пластинка расширяется к вершине. Sc с большим изгибом, чем C до N. CuA длиной меньше половины стебелька. N в базальном положении (33% длины крыла). Pn и Psn жилок больше 10. Pt равна длине 3 ячеек между IR₂ и R₃. Под Pt несколько поперечных жилок. Основание R₄₊₅ слегка дистальнее N. Основание IR₂ заметно проксимальнее Pt. Sq короткая и прямая. Основные жилки очень длинные, прямые или слегка зигзагообразные. Основания R₄₊₅ и IR₃ сближены, остальные основания Rs равноудалены. Нет дополнительных продольных жилок. В A поле только 1 ряд ячеек. A длинная, ее вершина в дистальной четверти крыла. A ярко выражена на всем протяжении, без разветвлений. Поперечное жилкование заметно уплотнено.

Сравнение. См. описание *Epilestes* и *Triadolestes* gen. nov.

Видовой состав. Только типовой вид из кунгурских отложений местонахождения Лодев (Франция).

Замечания. Первоначально р. *Lodevia* был отнесен в состав сем. Permeallagidae (в рамках настоящей работы – Kennedyina: Archizygoptera, Nel et al., 1999c: Protozygoptera) на основе уплотненного поперечного жилкования с простой неразветвленной и ровной формой жилок и схожей формы крыла (Nel et al., 1999c). В 2009 году Г. Бехли предложил возможное перенесение *Lodevia* в состав семейства Permolestidae (Bechly, 2009). После ревизии протозигоптер он был выделен в отдельное семейство архизигоптер Lodeviidae Nel et al., 2012, т.к. характеризовался гораздо меньшими размерами, нехарактерным положением MP и отсутствием дополнительных ветвей продольных жилок между ветвями Rs (Nel et al., 2012). В рамках настоящей работы предлагается последовать предложению Бехли и перенести р. *Lodevia* в состав сем. Permagrionidae (после последней ревизии протозигоптер, включающего также и всех представителей семейства Permolestidae). Это обусловлено такими признаками, характеризующими род *Lodevia*: размеры крыла близки к *Permolestes*, *Epilestes* и *Solikamptlon*; A – длинная и неразветвленная, схожая с таковой у *Permagrion* и *Salagoulestes*. Однако, наиболее важными признаками, предполагающими возможность отнесения указанного рода в состав Permagrionidae является форма MP и N. Строение и характер этих структур некоторое время считались основополагающими для деления инфраотрядов Archizygoptera и Protozygoptera (Bechly, 2007). Однако, после

отнесения лодевиид в состав Archizygoptera диагностическим осталось только строение N (Nel et al., 2012). Так, еще в первоописании было указано, что *Lodevia* имеет удлиненную и заметно наклоненную к основанию крыла MP (характерно для протозигоптер; Nel et al., 1999c), в то время как у большинства архизигоптер эта жилка короткая и вертикальная (Nel et al., 2012). Вторым признаком, строение N невозможно установить на голотипе, т.к. нодалная область не сохранилась (Nel et al., 1999c). Однако, на прорисовке паратипа Ld LAP 424 (к сожалению, фотография не представлена в работе) четко видно, что узелок поддерживается удлиненной и заметно наклоненной sn (Nel et al., 1999c: p. 92, txt-fig. 6). Такая форма sn характерна для протозигоптер сем. Permagrionidae, в то время как обе жилки нодалного комплекса архизигоптер вертикальные, поперечные и по своему строению и четкости не отличаются от остальных жилок Pn и Psn полей (Bechly, 2007; Nel et al., 2012). Таким образом, строение MP и жилок N предполагает перенесение *Lodevia* в состав Permagrionidae (что принимается в рамках настоящей работы). В то же время, форма крыла и частое, но простое поперечное жилкование сближает *Lodevia* с некоторыми архиригоптерами, такими как *Paratriassoneura* Pritykina, 1981 и *Batkenia* Pritykina, 1981 (обе в сем. Batkeniidae). Также нехарактерным для пермагрионид сходного возраста является присутствие нескольких жилок под Pt, в то же время, весьма часто встречающееся у архизигоптер (к примеру, Permepallagidae, Batkeniidae, Protomyrmeleontidae, Moltenagrionidae и Voltzialestidae). Стоит, однако отметить, что этот признак может носить приспособительный коррелятивный характер в зависимости от общей плотности поперечного жилкования и увеличения размера Pt. Последнее подтверждается присутствием множества поперечных жилок у *Triadolestes* gen. nov (Permagrionidae, характеризующегося очень крупными размерами Pt и частым поперечным жилкованием). Таким образом, дальнейшие таксономические действия с указанным родом могут быть выполнены только после детального изучения экземпляров типовой серии.

Распространение. Нижняя пермь Европы (Франция). Кунгурский возраст местонахождения и формации в соответствии с последней работой (Pfeifer et al., 2020).

***Lodevia longialata* Nel et al., 1999**

Рис. 4.12

Lodevia longialata (Permepallagidae): Nel et al., 1999c, p. 90–92, pl. 1, fig. 1, txt-fig. 5–6.

Lodevia longialata (Permolestidae): Bechly, 2009.

Lodevia longialata (Lodeviidae): Nel et al., 2012, p. 92.

Голотип – Ld LAP 111 (колл. Лапейри, Лодевский музей); отпечаток практически целого крыла; местонахождение Лодев (Буассе), западное побережье озера Лак-дю-Салагу, 1,3 км ССЗ

коммуны Саласк, округ Лодев, департамент Эро, Окситания; нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Салагу.

Диагноз. Как для рода.

Описание. Описание приведено в работах Нэля с соавторами (Nel et al., 1999c; 2012). Основные признаки перечислены выше в диагнозе рода.

Размеры. Длина крыла – 38,0 мм, максимальная ширина (на уровне основания IR_2) – 4,9 мм; узелковая ширина – 4,9 мм. Птеростигма: передний край – 3,7 мм, задний край – 3,4 мм, базальный и дистальный края – 0,4 мм. Остальные измерения указаны в работе Нэля с соавторами.

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, кунгурский ярус, формация Салагу (Pfeifer et al., 2020); Франция, Окситания, департамент Эро.

Материал. Помимо голотипа, паратип Ld LAP 424 (колл. Лапейри) из того же местонахождения.

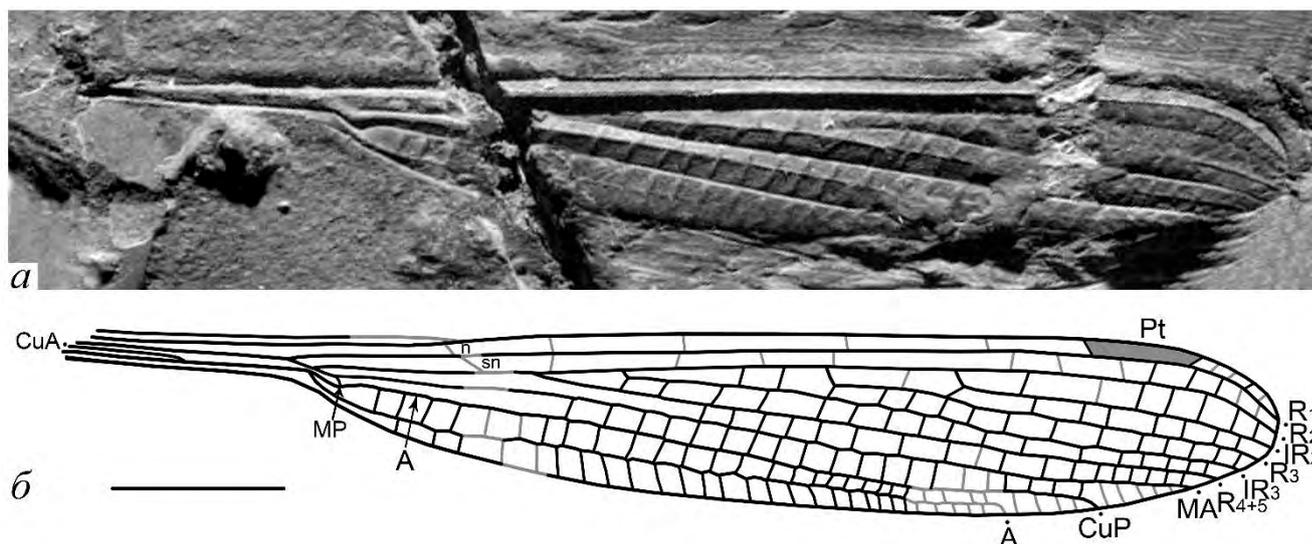


Рис. 4.12. *Lodevia longialata* Nel et al, 1999, голотип Ld LAP 111: а – фотография; б – прорисовка жилкования крыла; Франция, Окситания, департамент Эро, местонахождение Лодев (Буассе); нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Салагу. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

Род *Salagoulestes* Fate et al., 2013

Salagoulestes: Fate et al., 2013, p. 397–398.

Типовой вид – *Salagoulestes wesleyi* Fate et al., 2013, кунгурские отложения Франции.

Диагноз. Крыло очень маленькое и компактное (не более 17 мм). Стебелек около четверти длины крыла. Максимальная ширина крыла в дистальной части. Sc с большим изгибом чем C. N проксимальнее середины крыла (37% длины крыла). Pt равна длине 2 ячеек между IR_2 и R_3 . Под Pt одна поперечная жилка. Основание R_{4+5} заметно дистальнее N. Основание IR_2 немного

проксимальнее Pt или под ее серединой. Sq длинная, заметно изогнутая. CuA меньше половины длины стебелька. Основные жилки относительно короткие. MA, IR₃ и IR₂ слегка зигзагообразные в дистальной части. Основания IR₂, R₃ и IR₃ сближены. Нет дополнительных продольных жилок. A поле слегка расширено, в нем 1–2 ряда ячеек. A относительно короткая, зигзагообразная. Вершина A в дистальной трети крыла. A ярко выражена на всем протяжении, может иметь дополнительный ряд ячеек в дистальной части.

Сравнение. См. описание *Epilestes* и *Triadolestes* gen. nov.

Видовой состав. Типовой вид из кунгурских отложений местонахождения Лодев (Франция) и *Salagoulestes martynovi* sp. nov. из уржумских отложений Каргалы (Россия, Оренбургская область).

Замечания. Представители рода *Salagoulestes* по ряду признаков жилкования схожи с р. *Permagrion*. Однако, их объединению в рамках настоящей работы препятствует разница в форме костальной и субкостальной жилок, строении узелка, характере поперечного жилкования и размерах. См. описание р. *Permagrion*.

Распространение. Нижняя – средняя пермь Европы.

Salagoulestes wesleyi Fate et al., 2013

Рис. 4.13

Salagoulestes wesleyi: Fate et al., 2013, p. 397–398, fig. 1–3.

Голотип – Ld LAP 584 (колл. Лапейри); отпечаток и противоотпечаток почти целого крыла; местонахождение Лодев, (Ле-Праде), Франция, Лангедок, департамент Эро; нижняя пермь, кунгурский ярус (Pfeifer et al., 2020), формация Салагу, пачка Мерифонс.

Диагноз. Ax₂ проксимальнее Arc. Asn вертикальная. Нодальная жилка (n) равна субнодальной (sn). Pn и Psn жилок 4. Psn поле в полтора раза шире Pn. Pt трапецевидная, удлиненная с проксимальным и дистальным краями одинаковой наклоненности. MP короткая, sq плавно изогнута к переднему краю крыла. Расстояние между основаниями R₄₊₅ и IR₃ втрое больше расстояний между основаниями IR₃ и R₃, и R₃ и IR₂. Основание IR₂ расположено немного (на пол ячейки) проксимальнее Pt. Между основаниями IR₃ и R₄₊₅ три ячейки, между основаниями остальных Rs по одной ячейке. A заметно зигзагообразная на всем протяжении, без ответвлений и дополнительных ячеек. Дистальные части MA, IR₃ и IR₂ слегка зигзагообразные. Ячейки между поперечными жилками по форме прямоугольные.

Описание. Описание приведено в работе Фейт с соавторами (Fate et al., 2013). Основные признаки перечислены выше в диагнозе рода.

Размеры. Длина остатка – 12,8 мм (предполагаемая реконструированная длина ~ 14–15 мм), максимальная ширина (на уровне основания R₃) – 2,7 мм; узелковая ширина – 1,9 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 2,6 мм; расстояние от Arc до N – 2,3 мм; расстояние от основания крыла до N – 4,9 мм; расстояние от N до Pt – 5,9 мм. Птеростигма: передний край – 1,7 мм, задний край – 1,4 мм, базальный край – 0,2 мм, дистальный край – 0,3 мм.

Сравнение. См. описание *Sal. martynovi* sp. nov.

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, кунгурский ярус, формация Салагу, пачка Мерифонс; Франция, департамент Эро.

Материал. Голотип.

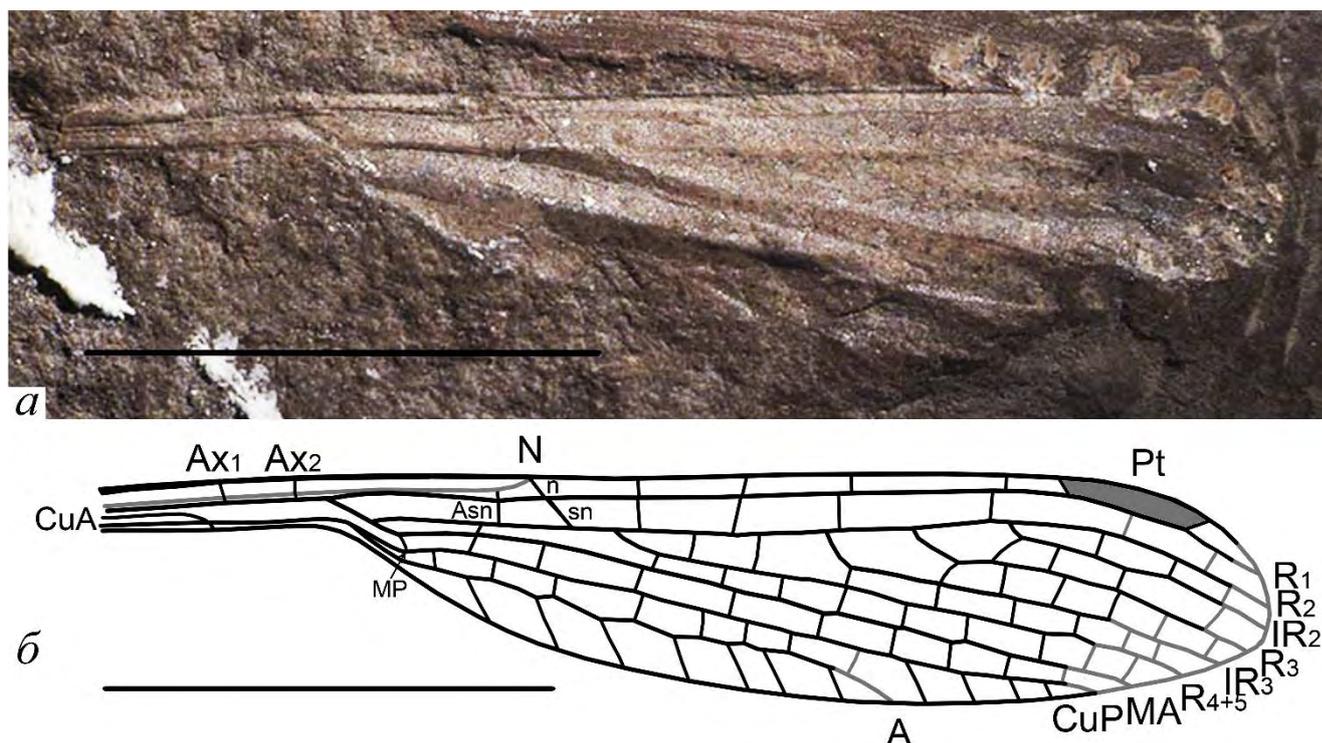


Рис. 4.13. *Salagoulestes wesleyi* Fate et al., 2013, голотип Ld LAP 584 (колл. Лапейри), А–В: а – фотография (Fate et al., 2013); б – прорисовка жилкования крыла; Франция, Лангедок, департамент Эро, местонахождение Лодев; нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Салагу. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

***Salagoulestes martynovi* sp. nov.**

Табл. I, фиг. 4, рис. 4.14

Название вида в честь знаменитого советского палеэнтолога А.В. Мартынова, много работавшего с материалом из российских местонахождений, в том числе и из Каргалы.

Голотип – ПИН, № 199/237 (199/237а) –отпечаток и противоотпечаток почти целого слегка деформированного крыла с неполным стебельком; местонахождение Каргала, Оренбургская

область; Октябрьский район, отвалы заброшенного Каргалинского медного рудника; средняя пермь, уржумский ярус, аманакская свита.

Диагноз. Нодальная жилка (n) вдвое короче sn. Pn жилок больше 1, Psn – 2. Psn поле в полтора раза шире Pn. Pt трапециевидная, удлинённая с проксимальным и дистальным краями разной наклонённости. MP длинная, слегка изогнутая, sq заметно изогнута к переднему краю крыла. Расстояние между основаниями R₄₊₅ и IR₃ вдвое больше расстояний между основаниями IR₃ и R₃, и R₃ и IR₂. Основание IR₂ расположено под серединой Pt. Между основаниями R₃ и IR₂ две ячейки, между основаниями остальных Rs по одной ячейке. A сильно зигзагообразная, с дополнительным рядом ячеек в дистальной части. Дистальные части MA, IR₃ и IR₂ слегка зигзагообразные. Дополнительные ячейки и короткие продольные жилки у вершины крыла. Полигональные ячейки в дистальной части крыла.

Описание. Костальная (C) и субкостальная жилки (Sc), а также R₂ и MA заметно сближены до N (может быть следствием деформации отпечатка). Стебелек, по-видимому, довольно тонкий, его проксимальная часть и все ее структуры (CuA, Ax) не сохранились. N с ярко выраженными, заметно наклонёнными n и sn, несмещёнными относительно N. Нодальная жилка (n) вдвое короче субнодальной (sn). Asn не видна или не сохранилась. В постнодальном поле на интервале между N и Pt сохранилась только одна Pn (скорее всего их две). Psn жилок 2. Первая Psn слегка смещена в дистальном направлении относительно Pn. Pn слегка наклонена, Psn вертикальная, в полтора раза длиннее Pn. Psn поле вдвое шире Pn. Pt среднего размера, с прямым передним, слегка выгнутым задним (максимальный изгиб на уровне середины Pt, над ptbr) и наклонёнными друг к другу проксимальным и дистальным краями, в длину равна трем нижележащим ячейкам (между IR₂ и R₃). Под серединой Pt, в месте ее максимальной ширины расположена короткая слегка наклонённая к основанию крыла Ptbr. Ответвление Rs от R₂ происходит дистальнее уровня N. Основание R₄₊₅ находится в проксимальной шестой части расстояния между N и Pt (на пол ячейки дистальнее N), на этом уровне R₂ имеет отчетливый излом. Основание IR₃ расположено немного дистальнее середины расстояния между N и Pt, основание R₃ в дистальной пятой части этого же расстояния (на одну ячейку проксимальнее Pt), основание IR₂ находится немного проксимальнее середины Pt. Расстояние между основаниями R₄₊₅ и IR₃ вдвое больше расстояний между основаниями IR₃ и R₃, и R₃ и IR₂. Между основаниями Rs по одной ячейке. A, IR₂ и дистальные части MA и IR₃ зигзагообразные.

Arg длинный, втрое длиннее переднего края q. Субдискоидальная ячейка (sq) крупная, сильно и плавно изогнутая к переднему краю крыла. MP слегка изогнута и немного наклонённая к основанию крыла. A зигзагообразная, ее вершина расположена на уровне дистальной трети крыла, между основаниями IR₃ и R₃. CuP прямая, длинная, ее вершина расположена под

проксимальным краем Pt. MA длинная, слегка зигзагообразная в дистальной трети, выходит на край крыла под проксимальной третью Pt. Вершина R₄₊₅ расположена под дистальным краем Pt, вершины остальных продольных жилок находятся дистальнее Pt. Между вершинами A и CuP, по-видимому, 4 ячейки, между вершинами CuP и MA – 1 ячейка, MA и R₄₊₅ – 3 ячейки, между R₄₊₅ и IR₃, а также IR₃ и R₃ – по 2 ячейки. Поле между A и задним краем крыла расширенное, немного шире поля между A и CuP и заметно шире полей между остальными продольными жилками. A жилка не имеет дополнительных продольных ответвлений. В проксимальной части кубитоанального поля ячейки крупные, ограничены сигмоидальными жилками, в дистальной части, становятся более мелкими, полигональными по форме. В поле между A и задним краем крыла 1 – 2 ряда ячеек.

Размеры. Длина сохранившейся части – 16,6 мм; узелковая ширина – 2,8 мм; максимальная ширина (между основаниями R₃ и IR₃); расстояние от Arc до N – 3,4 мм; расстояние от N до Pt – 8,1 мм; расстояние от N до вершины крыла – 12,1 мм. Птеростигма: передний край – 2,5 мм, задний край – 2,1 мм, базальный край – 0,21 мм, дистальный край – 0,31 мм.

Сравнение. От *Sal. wesleyi* отличается немного большими размерами крыла, более короткой n, меньшим количеством Pn и Psn, более длинной MP, дистальным положением основания IR₂ (и, соответственно, меньшей ее длиной), присутствием ответвлений в дистальной части A, полигональной формой ячеек между поперечными жилками.

Распространение. Пермская система, биармийский отдел, уржумский ярус, аманакская свита; европейская часть России, Оренбургская область, Октябрьский район.

Материал. Голотип.

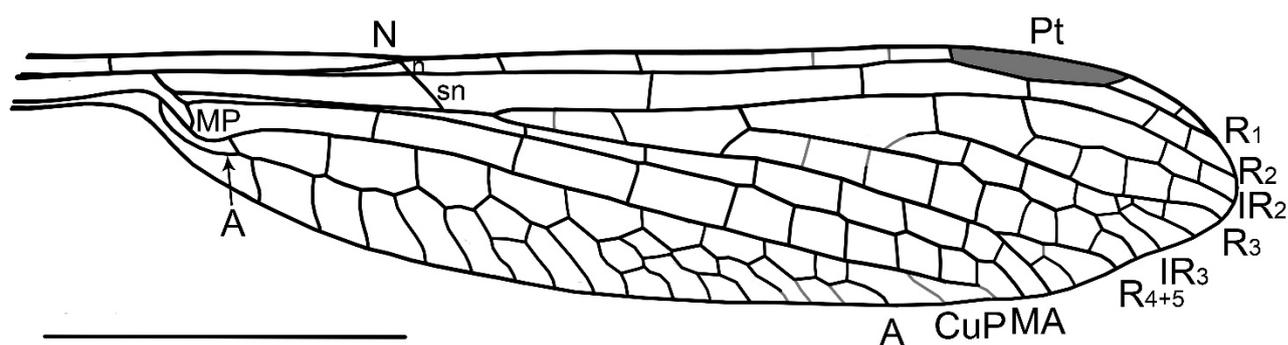


Рис. 4.14. *Salagoulestes martynovi* sp. nov., голотип ПИН, № 199/237 (199/237a): прорисовка жилкования крыла; Россия, Оренбургская область, Октябрьский район; местонахождение Каргала; средняя пермь, уржумский ярус, аманакская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

Род *Scytolestes* Martynov, 1937

Scytolestes: Мартынов, 1937, с. 18–19; Nel et al., 2012, p. 86.

Типовой вид – *Scytolestes stigmalis* Martynov, 1937, уржумские отложения европейской России (Оренбургская область).

Диагноз. Крыло небольшое (около 22 мм). Стебелек очень узкий и ярко выраженный. Крыло за стебельком равномерно расширено. С и Sc с одинаковым изгибом до N. Ax₂ на уровне Arc. Asp наклонена к вершине крыла. N, по-видимому, в базальном положении (33–35 % длины крыла). Pn жилок 4, Psn жилок не менее 3. Pt равна длине 3 ячеек между IR₂ и R₃. Под Pt одна поперечная жилка. Основание R₄₊₅ дистальнее N. Основание IR₂ под проксимальным краем Pt. Arc вдвое длиннее переднего края q. Основные жилки средней длины и зигзагообразные, за исключением прямых R₄₊₅, MA и CuP. Основания Rs равноудалены друг от друга. Нет дополнительных продольных жилок. В дистальной части крыла между жилками Rs ячейки заметно Крупные полигональные ячейки в радиальном секторе. А поле расширено, в нем 2 ряда ячеек. Вершина A в дистальной трети крыла. A ярко выражена на всем протяжении, имеет дополнительную ветвь.

Сравнение. См. описание *Epilestes* и *Triadolestes* gen. nov.

Видовой состав. Только типовой вид из уржумских отложений местонахождения Каргала (Оренбургская область).

Распространение. Средняя пермь Восточно-Европейской платформы.

Scytolestes stigmalis Martynov, 1937

Рис. 4.15

Scytolestes stigmalis: Мартынов, 1937, с. 18–19, рис. 3; Nel et al., 2012, p. 86, fig. 4.

Голотип – ПИН, №№ 100/21 (отпечаток) и 100/21a (протоотпечаток) почти целого крыла посредственной сохранности; местонахождение Каргала, отвалы Каргалинских рудников, Оренбургская область, Александровский район, средняя пермь, уржумский ярус, аманакская свита.

Диагноз. Как для рода.

Описание. Описание приведено в работах Мартынова (Мартынов, 1937) и Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). Основные признаки перечислены выше в диагнозе рода.

Размеры. Длина остатка – 21,9 мм, максимальная ширина (на уровне первой Pn) – 4,6 мм; узелковая ширина – 4,0 мм; расстояние от Arc до N – 4,9 мм; расстояние от N до Pt – 11,4 мм; расстояние от N до вершины крыла – 15,5 мм. Птеростигма: передний край – 3,1 мм, задний край – 2,6 мм, базальный край – 0,3 мм, дистальный край – 0,5 мм.

Распространение. Пермская система, биармийский отдел, уржумский ярус, аманакская свита; Россия, Оренбургская область, Александровский район.

Материал. Голотип.

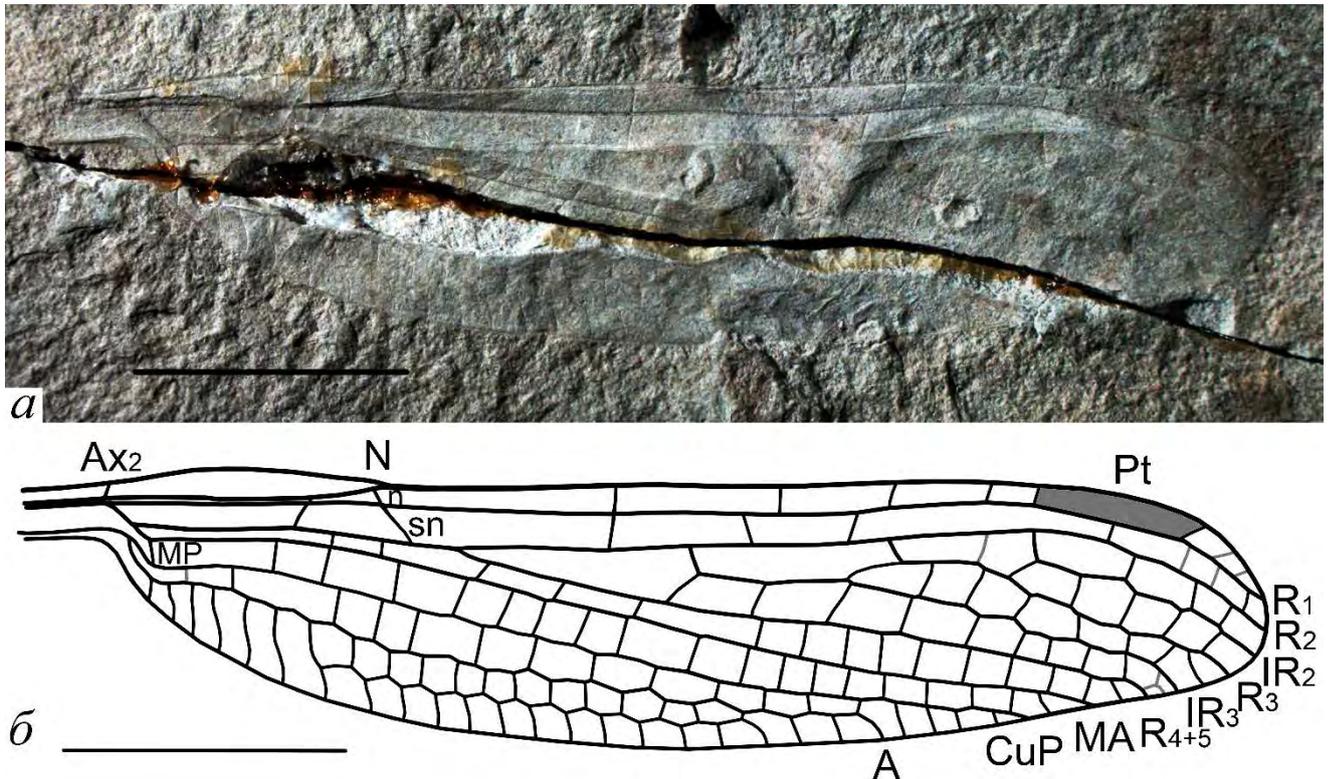


Рис. 4.15. *Scytolestes stigmalis* Martynov, 1937; голотип ПИН, № 100/21а: а – фотография; б – прорисовка жилкования крыла; Россия, Оренбургская область, местонахождение Каргала; верхняя пермь, уржумский ярус, аманакская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

Род *Solikamptilon* Zalessky, 1948

Solikamptilon: Залесский, 1948а, с. 49–51; Nel et al., 2012, р. 87–88.

Типовой вид – *Solikamptilon remuliforme* Zalessky, 1948, уфимские отложения европейской России (Пермский край).

Диагноз. Крыло крупное, удлиненное (около 30–44 мм), Максимальная ширина в средней части. Стебелек около четверти–пятой части длины крыла). Плавный переход от стебелька к крыловой пластинке. Передний край крыла заметно утолщен. С и Sc с одинаковым изгибом. CuA меньше половины длины стебелька. N в базальном положении (33–36 % длины крыла). Asp вертикальная или слегка наклоненная к вершине. Pn и Psn жилок 2–3. Pt равна длине 3–4 ячеек между IR₂ и R₃. Под Pt одна поперечная жилка. Основание R₄₊₅ дистальнее N. Основание IR₂ заметно проксимальнее Pt. Основные жилки длинные. IR₃, R₃, A и дистальная часть MA слегка зигзагообразные. Основания Rs удалены друг от друга. Нет дополнительных продольных жилок. Поперечное жилкование уплотнено в дистальной части и у заднего края крыла. Сигмоидальные

жилки в расширенном А поле. Вершина А в дистальной трети крыла. А ярко выражена на всем протяжении, без ответвлений

Сравнение. См. описание *Epilestes* и *Triadolestes* gen. nov.

Видовой состав. Типовой вид из кунгурских отложений местонахождения Соликамск (Пермский край, Россия), *S. pectinatus* Nel et al., 2012 из казанских отложений Сояны (Архангельская область, Россия) и *S. aequus* sp. nov. из казанских отложений местонахождения Китяк (Кировская область, Россия).

Замечания. К сожалению, голотип *S. pectinatus*, экз. ПИН, № 117/13 утерян и не может быть повторно изучен, поэтому в настоящей работе приводится информация из описания Нэля (Nel et al., 2012).

Распространение. Нижняя – средняя пермь Восточно-Европейской платформы.

***Solikamptilon remuliforme* Zalesky, 1948**

Рис. 4.16

Solikamptilon remuliforme: Залесский, 1948а, с. 49–51, рис. 7; Nel et al., 2012, p. 87–88, fig. 6.1.

Голотип – ГГМ-VI-200/3; противоотпечаток крыла без стебелька; местонахождение Соликамск, Пермский край, Соликамский гор. окр, скв. 79 вблизи поселка Нижнее Мошево, в 20 км севернее г. Соликамска; нижняя пермь, уфимский ярус, соликамская свита.

Диагноз. Крыло длинное (~43–44 мм) и равномерно широкое. N с ярко выраженными n и sn, n утолщена, слегка наклонена к основанию крыла, sn втрое длиннее n, сильно наклонена. Pn и Psn поля одинаковой ширины. 2 утолщенные Pn практически не смещены относительно 2 ярко выраженных Psn. Pt крупная, трапецевидная, я сильно наклоненным дистальным краем, Ptbr под ее проксимальной третью. Основание IR₂ на одну ячейку проксимальнее базального края Pt. Расстояние между основаниями IR₂ и R₃ немного меньше расстояний между основаниями R₃ и IR₃, и IR₃ и R₄₊₅. В кубитоанальном поле присутствуют редкие Y-образные сигмоидальные жилки.

Описание. Описание приведено в работах Залесского (Залесский, 1948а) и Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида. Следует отметить только, что в первоописании Залесского указана отсутствующая Pt (Залесский, 1948а). После дополнительного изучения голотипа было выяснено, что Pt присутствует (рис. 6.15), однако, она слабо пигментирована и плохо видна на крыле, т.к. подверглась вторичным преобразованиям, как и остальные жилки крыла.

Размеры. Длина остатка – 32,4 мм (приблизительная длина целого крыла – 43–44 мм; Залесский, 1948а), ширина крыла – 6,0 мм, узелковая ширина – 4,6 мм, расстояние от N до Pt –

21,1 мм; Pt: передний край – 5,7 мм, задний край – 4,6 мм, проксимальный край – 0,4 мм, дистальный край – 0,9 мм.

Сравнение. См. описание *Sol. pectinatus* и *Sol. aequus* sp. nov.

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, уфимский ярус, соликамская свита; Россия, Пермский край, Соликамский городской округ.

Материал. Голотип.

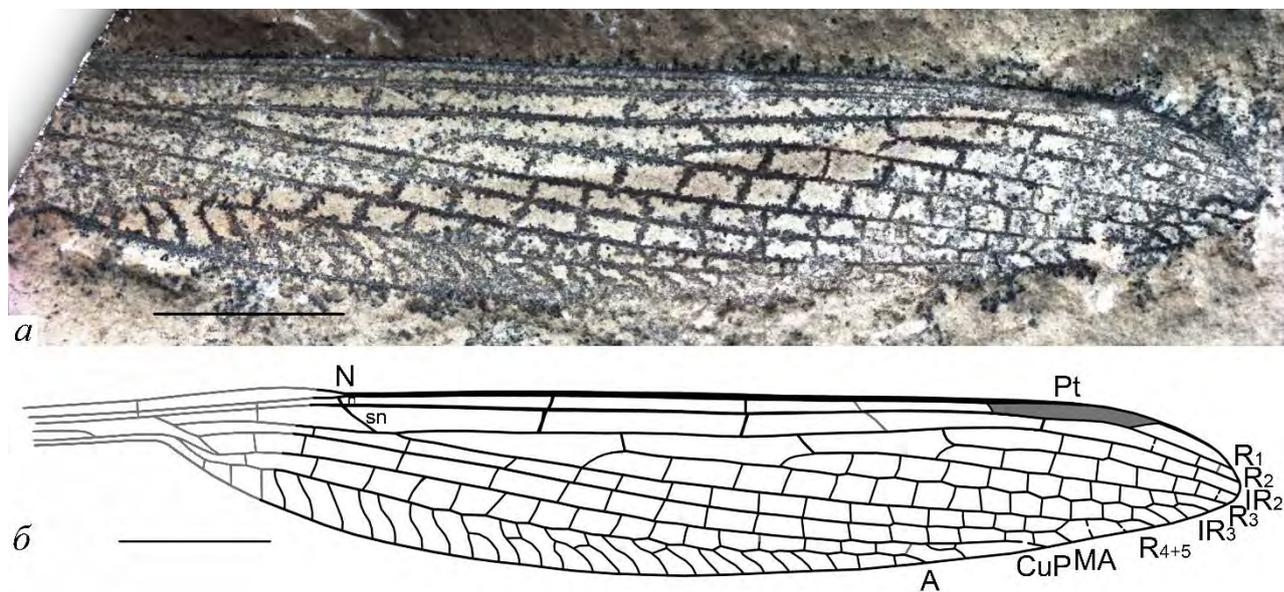


Рис. 4.16. *Solikamptilon remuliforme* Zalessky, 1948; голотип ГТМ-VI-200/3: а – фотография; б – прорисовка жилкования крыла; Россия, Пермский край, местонахождение Соликамск (скв. 79); нижняя пермь, уфимский ярус, соликамская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

***Solikamptilon pectinatus* Nel et al., 2012**

Рис. 4.17

Solikamptilon pectinatus: Nel et al., 2012, p. 88, fig. 6.2.

Голотип – ПИН, № 117/13; отпечаток почти целого крыла без вершины; местонахождение Сояна; Архангельская область, Мезенский район, правый берег р. Сояны, в 60 км от ее устья, урочище Ива-гора; средняя пермь, казанский ярус, ивагорская свита.

Диагноз. Крыло средней длины (~30–32 мм), равномерно широкое. Стебелек узкий и короткий (примерно шестая часть крыла). Передний край крыла утолщен. Asn ярко выражена, слегка наклонена к вершине крыла, не смещена относительно поперечной жилки в вышележащем поле. Расстояние между Arc и Asn втрое больше расстояния между Asn и N. MP искривленная. N с заметно наклоненными n и sn, n вдвое короче sn. Psn поле немного шире Pn. 3 Pn смещены относительно 2 Psn. Pt среднего размера. Ptbr под серединой Pt. Основание IR₂ под

проксимальным краем Pt. Одинаковые расстояния между основаниями Rs. Сигмоидальные жилки кубитоанального поля простые, не сильно наклоненные.

Описание. Описание приведено в работе Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида.

Размеры. Длина остатка – 27,2 мм, максимальная ширина – 5,0 мм; узелковая ширина – 4,0 мм, расстояние от N до Pt – 13,3 мм. Pt: передний край – 3,35 мм, задний край – 2,95 мм, проксимальный край – 0,59 мм, дистальный край – 0,36 мм. Остальные измерения приведены в работе Нэля с соавторами (Nel et al., 2012).

Сравнение. От *Sol. remuliforme* вид отличается меньшими размерами и более компактной формой Pt, более дистальным положением Ptblr, проксимальным положением IR₂ и отсутствием Y-образных сигмоидальных жилок в кубитоанальном поле. Более дистальное сравнение см. в описание *Sol. aequus* sp. nov.

Замечания. Голотип *Sol. pectinatus* (ПИН, № 117/13) утерян и не может быть повторно изучен, поэтому в настоящей работе использована информация из описания Нэля (Nel et al., 2012). Дана собственная прорисовка представленной в работе (Nel et al., 2012) фотографии голотипа.

Распространение. Пермская система, биармийский отдел, казанский ярус, ивагорская свита; европейская часть России, Архангельская область, Мезенский район.

Материал. Голотип.

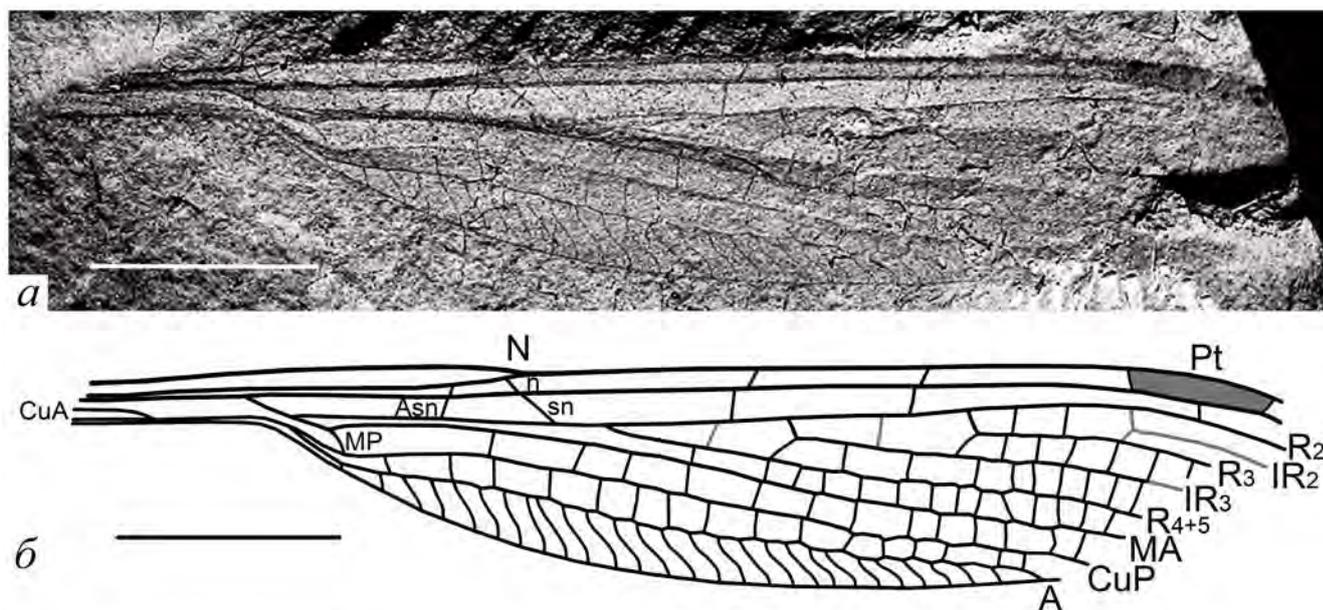


Рис. 4.17. *Solikamptilon pectinatus* Nel et al., 2012; голотип ПИН, № 117/13: а – фотография (Nel et al., 2012); б – прорисовка жилкования крыла; Россия, Архангельская область, местонахождение Сояна; средняя пермь, казанский ярус, ивагорская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

Solikamptilon aequus sp. nov.

Табл. II, фиг. 1, рис. 4.18

Название вида от *lat* aequus – ровный (по характеру МР).

Голотип – ПИН, № 1366/697 – отпечаток и противоотпечаток середины крыла; местонахождение Большой Китяк, Кировская область; Малмыжский район, отвалы заброшенного Акбатыровского медного рудника по левому берегу реки Б. Китячка, напротив центра села Большой Китяк. средняя пермь, казанский ярус, белебеевская свита.

Диагноз. Крыло средней длины (~27–30 мм), широкое в дистальной части. Стебелек узкий составляет пятую часть крыла). As_n утолщенная, вертикальная. Расстояние между Arc и As_n втрое больше расстояния между As_n и N . Длинная CuA в стебельке. Sq короткая, слегка изогнутая. МР ровная, N с ярко выраженными p и sp , p четко вертикальная, вдвое короче наклоненной sn . P_n и P_{sn} поля одинаковой ширины. P_n и P_{sn} жилок не менее 4, они слегка смещены друг относительно друга. Сигмоидальные жилки кубитоанального не сильно наклоненные, в дистальной части поля множество Y-образных.

Описание. Костальная жилка заметно изогнута до N . Передний край крыла на интервале от N до P_t заметно утолщен. Стебелек короткий и узкий, составляет примерно пятую часть крыла (по длине). Ax_2 на дистальном крае стебелька, на уровне Arc . Остальные Ax не сохранились или не видны. Интервал между Arc и N вдвое больше интервала между N и основанием R_{4+5} . N с ярко выраженными p и sp , почти вертикальная p продолжается слегка наклоненной sn практически без смещения. As_n утолщенная, вертикальная, расположена вдвое ближе к N чем к Arc . As_n слегка проксимально смещена относительно поперечной жилки в вышележащем поле между Sc и R_1 . Сохранилась только 3 P_n и 3 P_{sn} жилки, слегка смещенные друг относительно друга (на паратипе: 4 сохранившихся P_n и P_{sn}). P_{sn} поле не расширенное, в ширину равно P_n . Основание R_{4+5} находится дистальнее уровня N , основание IR_3 , по-видимому, на уровне первой P_n , основание R_3 через две ячейки от основания IR_3 . Дистальные части IR_3 , R_{4+5} , MA и A слегка зигзагообразные.

В базальной части стебелька присутствует дополнительная продольная жилка (CuA), выходящая на край крыла на середине стебелька. Arc расположен на середине расстояния между основанием крыла и N . Arc средней длины, равен переднему краю q . Субдискоидальная ячейка (sq) расширенная, короткая, слегка клиновидно-изогнутая к переднему краю крыла, по форме треугольная. МР длинная, прямая, слегка наклоненная к основанию крыла. Дистальные части IR_3 , R_{4+5} , MA и A слегка зигзагообразные. Основные продольные жилки длинные. Кубитоанальное поле вдвое шире полей между остальными продольными жилками, в нем присутствуют не сильно наклоненные сигмоидальные жилки, в дистальной части несколько из них Y-образной формы.

Размеры. Длина остатка – 22,2 мм, максимальная ширина (на уровне основания R₃) – 4,9 мм; узелковая ширина – 3,3 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 4,3 мм; расстояние от Arc до N – 5,1 мм; расстояние от основания крыла до N – 9,4 мм.

Сравнение. От. обоих видов рода *Solikamptilon* новый вид отличается меньшей длиной крыла, более узкой базальной его частью (см. узелковая ширина), вертикальной n, большим количеством Pn и Psn и равной шириной Pn и Psn полей. Только от *Sol. pectinatus* отличается ровной MP, присутствием Y-образных сигмоидальных жилок в кубитоанальном поле, более длинным стебельком, выравненными Asn и вышележащей вертикальной жилкой, только от *Sol. remuliforme* – менее наклоненными поперечными жилками в кубитоанальном поле.

Распространение. Пермская система, биармийский отдел, казанский ярус, белебеевская свита; европейская часть России, Кировская область, Малмыжский район.

Материал. Помимо голотипа, паратип ПИН, № 1366/2 из того же местонахождения.

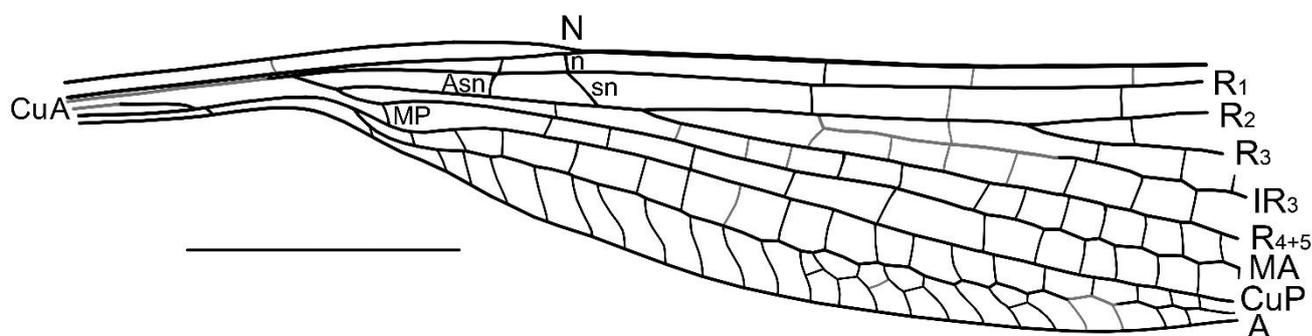


Рис. 4.18. *Solikamptilon aequius* sp. nov.; голотип ПИН, № 1366/697: прорисовка жилкования крыла; Россия, Кировская область, местонахождение Китяк; средняя пермь, казанский ярус, белебеевская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

Род *Sushkinia* Martynov, 1930

Sushkinia: Martynov, 1930 p.70–74; Nel et al., 2012, p. 98.

Типовой вид – *Sushkinia parvula* Martynov, 1930, казанские отложения европейской России (Татарстан).

Диагноз. Asn вертикальная. Крыло небольшое (по-видимому, около 20–25 мм), расширенное у вершины. Pn и Psn жилок не менее 4. Pt равна длине 4 ячеек между IR₂ и R₃. Под Pt одна поперечная жилка. Основание R₄₊₅ дистальнее N. Основание IR₂ заметно проксимальнее Pt. Основные продольные жилки длинные и зигзагообразные. Основания IR₂ и R₃, и IR₃ и R₄₊₅ заметно сближены. Нет дополнительных продольных жилок. Поперечное жилкование уплотнено в дистальной части. Ячейки полигональные по форме. A длинная, ее вершина, по-видимому, под серединой Pt.

Сравнение. См. описание *Epilestes* и *Triadolestes* gen. nov.

Видовой состав. Два вида из казанских отложений европейской части России: *Sushkinia parvula* Martynov, 1930 (Тихие горы; Татарстан) и *Sushkinia angula* sp. nov. (Китяк, Кировская область).

Замечания. В рамках работы было выполнено переописание голотипа *Sushkinia parvula*. Новая интерпретация жилкования (рис. 6.18) предполагает, что указанный вид и содержащий его род должны быть перенесены в состав семейства Permagrionidae (=Permolestidae), как ранее предполагалась Мартыновым (Мартынов, 1937: с. 18). Это обусловлено характерным для пермагрионид строением узелка, а именно присутствием заметно наклоненной *sn*; уплотненным поперечным жилкованием, создающим ячейки полигональной формы (неизвестные у архизигоптер, но наблюдающиеся у *Solikamptilon*, *Scytolestes* и *Epilestes*) и длинной, и, по-видимому, зигзагообразной *A* (у большинства архизигоптер эта жилка заметно укорочена или полностью сливается с задним краем крыла). Довольно заметная разница в размерах: *Sushkinia* около 25 мм, *Permolestes*, *Epilestes*, *Solikamptilon* ~ 40–50 мм, сейчас не кажется основополагающей, т.к. в составе семейства были описаны и более мелкие формы, такие как *Salagoulestes* (не более 17 мм) и *Scytolestes* (около 22 мм). Кроме того, немаловажным является появление нового материала из среднепермского местонахождения Китяк, по жилкованию дистальной части крыла (базальная у обоих видов не сохранилась) и размерам близкого к *Sushkinia parvula*, и на основе этого выделенного в новый вид, *Sushkinia angula* sp. nov. На паратипе нового вида присутствует отчетливо наклоненная *sn* в *N*, что также подтверждает отнесение р. *Sushkinia* к Permagrionidae.

Также стоит отметить, что голотип *Sushkinia elongata* из типового местонахождения Тихие горы был утерян и его повторное изучение невозможно. Однако, опираясь на рисунок и первоописание Мартынова (Martynov, 1930), вполне целесообразным кажется отнесение этого вида в состав семейства Kennedyidae на основе разреженного жилкования в дистальной части крыла, выполненного простыми и прямыми поперечными жилками; сильного изгиба *CuP* у ее основания и более тонких и плавных очертаний крыла. Несмотря на то, что эти признаки являются косвенными, а основные, форма *MP* и *N*, остаются неизвестными из-за неполной сохранности материала, в настоящей работе вид переносится в состав семейства Kennedyidae (р. *Kennedyia*).

Распространение. Средняя пермь Восточно-Европейской платформы.

Sushkinia parvula Martynov, 1930

Табл. II, фиг. 2, Рис. 4.19

Sushkinia parvula: Martynov, 1930, p. 71–73, fig. 1; Nel et al., p. 98.

Голотип – ПИН № 2295/43a,b; дистальная половина крыла; местонахождение Тихие Горы, республика Татарстан, Менделеевский район, левый берег р. Камы, обнажение у пристани; средняя пермь, казанский ярус, байтуганская свита.

Диагноз. Субнодальная жилка (sn) наклоненная, не смещена относительно вертикальной n. Pn и Psn жилок 7. Pt крупная, равна длине 4 ячеек (между IR₂ и R₃). За Pt есть одна Pn и две Psn жилки. Основание R₄₊₅ на одну ячейку дистальнее N, основание IR₃ в проксимальной трети расстояния между N и Pt, основание R₃ в дистальной трети того же расстояния. Между основаниями IR₃ и R₃ – 4 ячейки. Основание IR₂ на одну ячейку проксимальнее Pt. IR₂ длинная. IR₂, R₃ и R₄₊₅, слегка зигзагообразные, CuP и MA частично зигзагообразные в дистальной части, IR₃ заметно зигзагообразная.

Описание. Нодальная жилка (n) короткая, вертикальная, субнодальная жилка (sn) слегка наклоненная, в полтора раза длиннее n. На интервале от N до Pt расположено 7 Pn и Psn жилок, первые четыре пары выровнены, последние три Psn слегка дистально смещены относительно Pn. Psn поле немного шире Pn. Pt крупная, вытянутая, со слегка выгнутым задним краем и заметно наклоненными проксимальным и дистальным краями, в длину равна четырем нижележащим ячейкам (между жилками Rs). Немного проксимальнее середины Pt расположена короткая Ptbr слегка наклоненная к вершине крыла. За Pt находится одна Pn и две Psn. Ответвление Rs от R₂ происходит дистальнее уровня N. Основание R₄₊₅ немного дистальнее N, основание IR₃ в проксимальной трети расстояния между N и Pt, основание R₃ в дистальной трети этого расстояния, основание IR₂ в дистальной пятой части этого расстояния. Расстояние между основаниями IR₂ и R₃ вдвое меньше расстояния между IR₃ и R₄₊₅ и в четыре раза меньше расстояния между R₃ и IR₃. Между основаниями R₄₊₅ и IR₃ присутствует поперечная жилка, между основаниями R₃ и IR₃ – три поперечные жилки. IR₂, R₃, IR₃, R₄₊₅ и дистальные части R₂, MA, CuP и A зигзагообразные. Вершина A расположена под серединой Pt, вершина CuP – под дистальной частью Pt, вершина MA – под ее дистальным краем, вершины остальных продольных жилок находятся дистальнее Pt. Между вершинами A и CuP, по-видимому, не более 2 ячеек, между вершинами остальных продольных жилок – по одной ячейке.

Размеры. Длина сохранившегося фрагмента – 15,8 мм, максимальная ширина (на уровне основания IR₂) – 4,2 мм; Pt: передний край – 2,8 мм, задний край – 2,4 мм, проксимальный край – 0,30 мм, дистальный край – 0,34 мм.

Сравнение. От *Sush. angula* sp. nov. отличается вертикальной *n*, более длинной IR_2 , большим количеством Pn и Psn (в том числе присутствием Pn за Pt), большим расстоянием и количеством ячеек между основаниями IR_3 и R_3 , и, соответственно меньшим между основаниями IR_2 и R_3 , менее угловатыми IR_2 , MA и CuP .

Распространение. Средняя пермь европейской России (Татарстан).

Материал. Голотип.

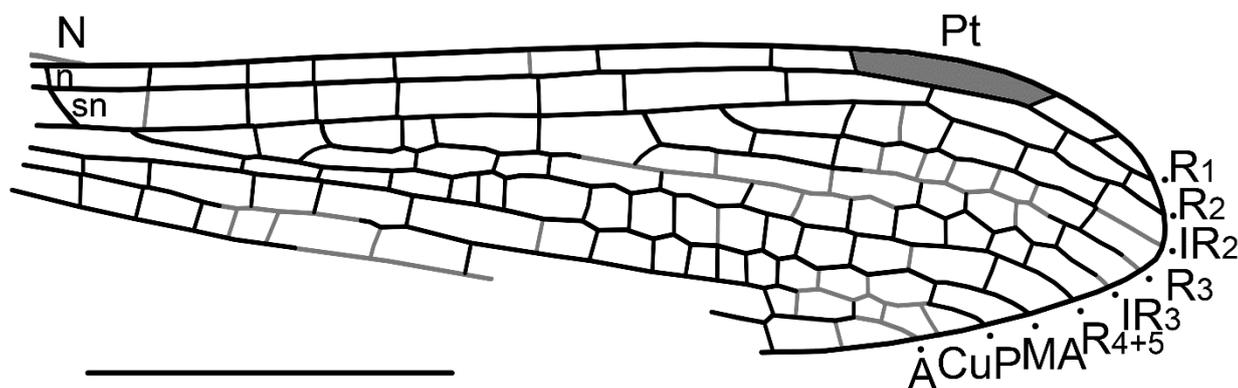


Рис. 4.19. *Sushkinia parvula* Martynov, 1930, голотип ПИН, № 2295/43a,b; прорисовка и реконструкция жилкования крыла, республика Татарстан, местонахождение Тихие Горы, средняя пермь, байтуганская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

***Sushkinia angula* sp. nov.**

Табл. II, фиг. 3, рис. 4.20

Название вида от латинского «angulus» – угловатый, со множеством углов, по форме продольных жилок IR_2 , MA и CuP .

Голотип – ПИН № 1366/1; противоотпечаток дистальной половины крыла без заднего края; местонахождение Китяк; Кировская область, Малмыжский район, отвалы заброшенного медного рудника по левому берегу реки Б. Китячка, напротив центра села Большой Китяк; средняя пермь, казанский ярус, белебеевская свита.

Диагноз. Субнодальная жилка (*sn*) и *n* наклоненные, не смещены друг относительно друга. Asn в дистальной трети расстояния между Arc и N . Pn и Psn жилок не менее 4. Pt средней длины, равна длине 4 ячеек (между IR_2 и R_3). За Pt нет Pn , присутствуют две Psn . Основание R_{4+5} на одну ячейку дистальнее N , основание IR_3 в проксимальной трети расстояния между N и Pt , основание R_3 в дистальной четверти того же расстояния. Между основаниями IR_3 и R_3 – 2–3 ячейки. Основание IR_2 на половину ячейки проксимальнее Pt . IR_2 средней длины. IR_2 , CuP и MA заметно зигзагообразные, IR_3 и R_{4+5} слегка зигзагообразные в дистальной части.

Описание. Крыло небольшое, вытянутое. Костальная жилка до N прямая (экз. ПИН, 1366/11) или немного вогнутая у уровня N (паратип ПИН, № 1366/10). Sc сильно изогнута перед N. Узелок с заметно наклоненными p и sp, p вдвое короче sp. Asp перпендикулярная, слегка изогнутая, немного смещена в проксимальном направлении относительно короткой поперечной жилки между Sc и R₁. Asp расположена в дистальной трети расстояния между Arc и N. Arc равен длине переднего края q (паратип ПИН, № 1366/10) Pn и Psp жилок не менее 4. Они короткие, вертикальные, смещены друг относительно друга. Psp поле в ширину равно Pn. Pt маленькая, с прямым передним, изогнутым на уровне Ptbr – задним и заметно наклоненными проксимальным и дистальным краями, в длину равна четырем нижележащим ячейкам (между IR₂ и R₃). Под серединой Pt, в месте наибольшего изгиба ее заднего края, расположена короткая вертикальная Ptbr. Ответвление Rs от R₂ происходит дистальнее уровня N. Основания R₄₊₅ и IR₃ расположены через одну ячейку, основания IR₃ и R₃ заметно удалены друг от друга, между ними находятся 2–3 ячейки, основания R₃ и IR₂ сближены, между ними расположены 2 ячейки. Основание IR₂ расположено немного проксимальнее базального края Pt. IR₂ и дистальные части MA и CuP зигзагообразные.

Размеры. Голотип. Длина сохранившегося фрагмента – 12,9 мм, максимальная ширина ~ 4,3 мм. Птеростигма: передний край – 2,4 мм, задний край – 2,0 мм, базальный край – 0,26 мм, дистальный край – 0,39 мм

Паратип. Длина фрагмента – 21,2 мм, расстояние от Arc до N – 4,5 мм; расстояние от N до Pt – 12,2 мм. Птеростигма: базальный край – 0,26 мм.

Сравнение. См. описание *Sush. parvula*.

Распространение. Пермская система, биармийский отдел, казанский ярус, белебеевская свита; европейская часть России, Кировская область, Малмыжский район.

Материал. Помимо голотипа, паратип ПИН, № 1366/10 и экз. ПИН, № 1366/11 (ПИН, № 1366/7 – противоотпечаток) из того же местонахождения.

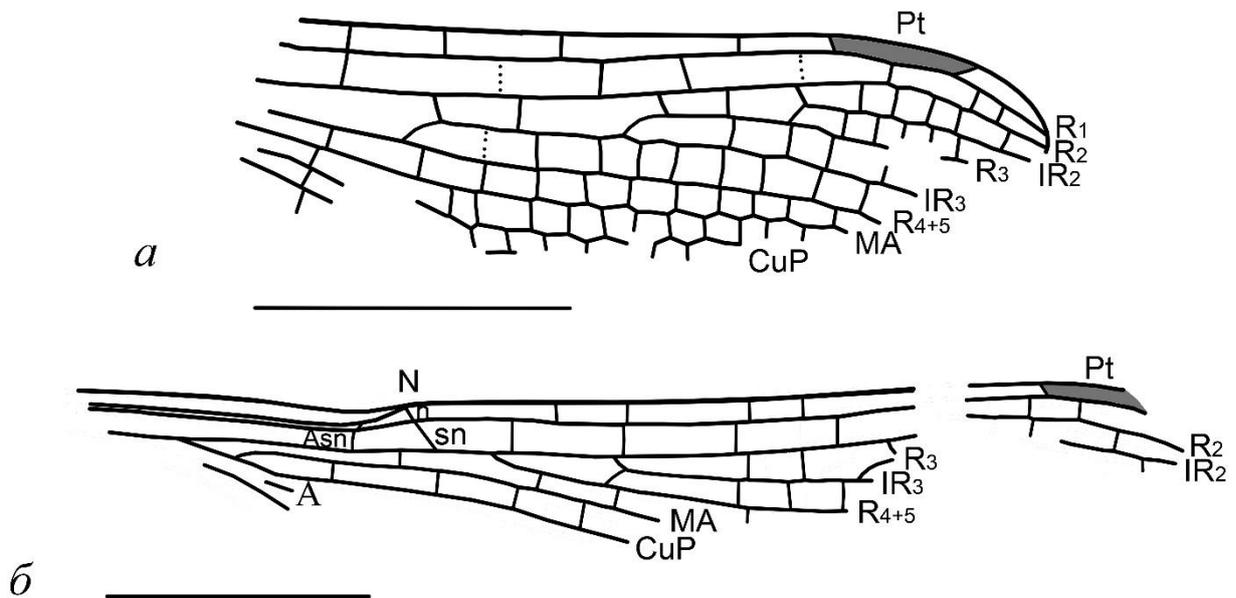


Рис. 4.20. *Sushkinia angula* sp. nov.: а – голотип ПИН, № 1366/1; б – паратип ПИН, № 1366/10, прорисовка жилкования крыла, Кировская область, местонахождение Китяк, средняя пермь, белебеевская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

Род *Triadolestes* gen. nov.

Название от подотряда Triadophlebiina и родового названия *Lestes*.

Типовой вид – *Triadolestes sakmarensis* sp. nov.; уржумские отложения европейской России (Оренбургская область).

Диагноз. Крыло крупное, удлиненное (около 30–43 мм). Максимальная ширина крыла в средней части. С и Sc с одинаковым сильным изгибом. Поле между С и Sc очень широкое. Pn жилок не менее 8, Psn 4–5. Pn наклонены к вершине. Pt равна длине 5–6 ячеек между IR₂ и R₃. Основание R₄₊₅ прямо под N. Основание IR₂ проксимальнее Pt. Основные жилки длинные и зигзагообразные. Основания Rs равноудалены друг от друга. Множество дополнительных продольных жилок (наибольшее количество между R₃ и IR₃). Поперечное жилкование уплотнено в дистальной части и у заднего края крыла. Две основные ветви А с несколькими дополнительными жилками между ними. А длинная, ее вершина в дистальной пятой части крыла. А разделяется на две основные ветви между Arc и N. Обе ветви ярко выражены в проксимальной части, в дистальной не отличаются по толщине и форме от множества своих ответвлений.

Сравнение. *Triadolestes* gen. nov. отличается от всех остальных родов сем. Permagrionidae расширенным полем между С и Sc, появлением двух ярко выраженных ветвей А, разделяющихся на более тонкие ближе к вершине, более крупной Pt, наклоненными к вершине крыла Pn и Psn и более проксимальным положением основания R₄₊₅ (прямо под N), очень широким полем между А и задним краем крыла; от всех известных родов за исключением *Lodevia* отличается

присутствием нескольких жилок под Pt. По размеру крыла новый род наибольшим образом схож с *Epilestes*, *Solikamptilon* и *Lodevia*; *Permolestes* характеризуется гораздо более крупными размерами, *Permagrion*, *Sushkinia* и *Salagoulestes* – более мелкими. *Triadolestes* gen. nov. наиболее похож на р. *Permolestes* и *Sushkinia* присутствием дополнительных ячеек между основаниями Rs, только с р. *Permolestes* – формой крыла, присутствием множества дополнительных продольных жилок между основными и очень плотным поперечным жилкованием в дистальной части крыла и у его заднего края. По наличию дополнительных ветвей А у заднего края крыла новый род похож на р. *Epilestes* и *Permolestes*, по форме ответвления и выраженности дополнительной ветви А – только на р. *Epilestes*. От р. *Salagoulestes* и *Lodevia* новый род отличается изгибом С до N (у указанных родов С прямая); от р. *Scytolestes* и *Salagoulestes* отличается более проксимальным положением IR₂ (и соответственно большей ее длиной); от р. *Permagrion*, *Salagoulestes* и *Lodevia* отличается гораздо более длинной и разветвленной А; от р. *Solikamptilon* – разветвленной А и более мелкими ячейками в анальном поле; от р. *Lodevia* отличается заметно меньшим количеством Pn и Psn, от р. *Permagrion*, *Solikamptilon*, *Salagoulestes* и *Scytolestes* – большим. От некоторых видов р. *Epilestes* (*E. rasnitsyni*) отличается более дистальным положением и вертикальной или обратной наклоненностью Asp.

Видовой состав. Два вида из пермских отложений Восточно-Европейской платформы: *Tr. sakmarensis* sp. nov. из средней перми Оренбургской области и *Tr. mutovkensis* sp. nov. из верхней перми Вологодской области.

Замечания. Род *Triadolestes* gen. nov. характеризуется появлением двух четко выраженных ветвей А жилки. По-видимому, эта стадия преобразования анальной жилки является промежуточной между состоянием, характерным для среднепермских пермагрионид р. *Epilestes* и типично триасовых стрекоз подотряда Triadophlebiina. Так, у р. *Epilestes kargalensis* в базальной части анального поля от основной жилки А отходит заметная, но немного менее четкая чем остальные, продольная жилка. У *Triadolestes* gen. nov. наблюдаются две утолщенные и разветвленные ветви А. Отделение А₂ происходит в базальной части крыла, по-видимому, немного дистальнее Arc. Это положение соответствует месту появления дополнительной жилки у *Epilestes kargalensis* и большинства триадофлебиин (в том числе наблюдается и на новом позднепермском материале из Исад: экз. ПИН, №№ 3840/1700 и 3840/5007). По-видимому, *Triadolestes* gen. nov. является пермагрионоидной формой, предшествующей триадофлебиинам. Так как, помимо появления дополнительной ветви А имеет следующие общие признаки: крупные размеры, наиболее расширенное в средней части и сужающееся к вершине крыло, заметно учащенное поперечное жилкование, наклон Pn и Psn к вершине крыла. Однако, важными

отличиями от стрекоз этого подотряда является присутствие у *Triadolestes* gen. nov. настоящей пигментированной Pt, немного отличающееся строение N и менее разветвленная A.

Распространение. Средняя – верхняя пермь европейской части России (Вологодская и Оренбургская области).

***Triadolestes sakmarensis* gen. et sp. nov.**

Табл. II, фиг. 4, рис. 4.21

Название вида от реки Сакмары, протекающей недалеко от местонахождения.

Голотип – ПИН, № 199/378 – отпечаток и противоотпечаток почти целого крыла без стебелька с загнутым задним краем; местонахождение Каргала (Кузьминовские отвалы), Оренбургская область; Октябрьский район, отвалы заброшенного Кузьминского рудника Каргалы; средняя пермь, уржумский ярус, аманакская свита.

Диагноз. Sc и R₁ сближены до N. N с вертикальной p и наклоненной вдвое более длинной sn; они расположены прямо под соединением C и Sc. Asn удлинненная, наклоненная к вершине крыла. Pn жилок 8, Psn 5. Pt крупная с наклоненными друг к другу проксимальным и дистальным краями. Под Pt 3 слегка наклоненные поперечные жилки. Pn поле в ширину равно Psn. Основание IR₂ заметно проксимальнее Pt, немного дистальнее середины расстояния между N и Pt. Кубитоанальное поле втрое шире полей между остальными продольными жилками. A разделена на две основные ветви: A₁ и A₂. Между ветвями A₁ и A₂, и A₂ и задним краем крыла по одной дополнительной вставочной жилке. Все ячейки в кубитоанальном поле полигональной формы.

Описание. Костальная (C) и субкостальная (Sc) жилки с равным изгибом при образовании N. Sc и R₁ заметно сближены до N. Передний край крыла на интервале от N до Pt заметно утолщен. Стебелек и пограничные структуры (Ax, Arc) не сохранились. Нодальные структуры (p и sn) ярко выраженные не смещены относительно N (соединения C и Sc), p вертикальная, короткая, вдвое меньше слегка наклоненной sn. Asn утолщенная, слегка наклоненная к вершине крыла, продолжается без смещения короткой вертикальной жилкой в вышележащем поле и наклоненной под тем же углом, но более короткой жилкой в нижележащем поле. Asn расположена очень близко к N, на расстоянии в одну постнодальную ячейку. Pn жилок 8, Psn жилок 5, все они слегка наклонены к вершине крыла и смещены друг относительно друга. Psn поле не расширенное, в ширину равно Pn. Pt крупная, трапециевидная, с параллельными передним и задним и слегка наклоненными друг к другу проксимальным и дистальным краями, равна длине 6 нижележащих ячеек (между IR₂ и R₃). Под Pt присутствуют три поперечные жилки. За Pt больше 1 Pn и 2 Psn жилок (установить точнее не позволяет сохранность). Основание R₄₊₅ находится слегка дистальнее уровня N, прямо под sn; основание IR₃ в проксимальной четверти расстояния между N и Pt, в одной ячейке от основания R₃; основание R₃, по-видимому, на

середине того же расстояния, в двух ячейках от основания R₃; основание IR₂ немного дистальнее середины этого расстояния, в трех ячейках от основания R₃. Дистальные части IR₂, IR₃, MA и A заметно зигзагообразные. В дистальной части крыла между R₃ и IR₃, IR₃ и R₄₊₅, R₄₊₅ и MA, MA и CuP присутствуют дополнительные вставочные жилки. Дистальная треть IR₃ заметно зигзагообразная, по толщине и форме не отличается от дополнительных вставочных жилок между R₃ и IR₃. Основные продольные жилки длинные. Кубитоанальное поле втрое шире полей между остальными продольными жилками, в нем присутствуют множество мелких ячеек полигональной формы. Анальная жилка очень разветвленная, по-видимому, состоит из двух ветвей (A₁ и A₂). A₂ в проксимальной части прямая, по-видимому, отделяется от A дистальнее Arg. N равноудален от оснований A₂ и IR₂. В полутора ячейках дистальнее основания A₂ начинается дополнительный ряд зигзагообразных ячеек, по-видимому, не являющийся третьей ветвью анальной жилки.

Размеры. Голотип. Длина остатка – 43,0 мм, максимальная ширина (на уровне основания R₃) – 8,5 мм; узелковая ширина – 7,5 мм; расстояние от N до Pt – 22,7 мм. Птеростигма: передний край – 4,4 мм, задний край – 3,9 мм, базальный край – 0,7 мм, дистальный край – 0,6 мм.

Сравнение. От *Triadolestes mutovkensis* sp. nov. отличается сближенными Sc и R₁, вертикальной n и менее наклоненной sn, несмещенными относительно уровня N, заметно наклоненной к вершине крыла Asn, одинаковой шириной Pn и Psn полей, наклоненными Pn жилками, меньшими размерами Pt и меньшим количеством поперечных жилок под ней, заметно более проксимальным положением основания IR₂, отсутствием дополнительных вставочных ветвей между A₁ и A₂, меньшей шириной кубитоанального поля и присутствием в нем только полигональных ячеек.

Распространение. Пермская система, биармийский отдел, уржумский ярус, аманакская свита; европейская часть России, Оренбургская область, Октябрьский район.

Материал. Помимо голотипа, экз. ПИН, № 199/376 из того же местонахождения.

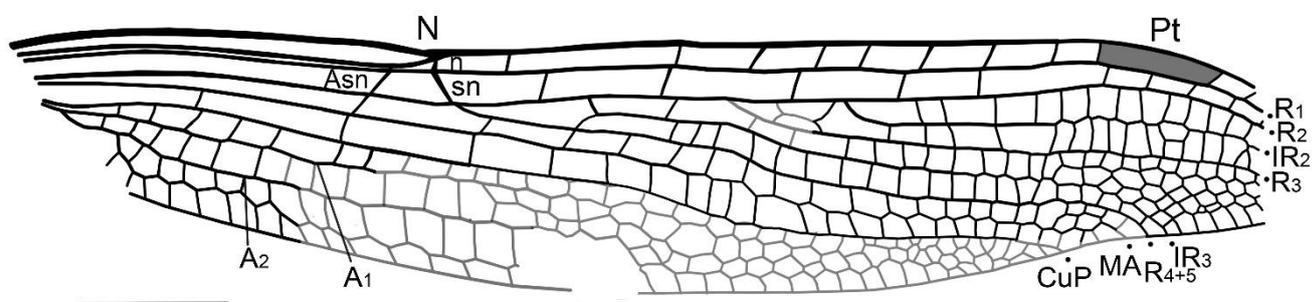


Рис. 4.21. *Triadolestes sakmarensis* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 199/378: прорисовка жилкования крыла; Россия, Оренбургская область, местонахождение Каргала; верхняя пермь, уржумский ярус, аманакская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

Triadolestes mutovkensis gen. et sp. nov.

Табл. II, фиг. 5, рис. 4.22

Название вида от реки Мутовки, впадающей в Сухону недалеко от местонахождения Исады.

Голотип – ПИН, № 3840/372 – отпечаток середины крыла; местонахождение Исады, Вологодская область, Великоустюгский район, левый берег р. Сухоны, обнажение напротив деревни Исады; верхняя пермь, северодвинский ярус, полдарская свита, отложения Мутовинской линзы на уровне кичугской пачки.

Диагноз. Увеличенное расстояние между C и Sc до N. N с заметно наклоненными p и sp одинаковой длины. Соединение C и Sc на одну ячейку дистальнее p и sp. Asp короткая, вертикальная. Pn жилок более 8, Psn не менее 4. Pt очень крупная с наклоненными к вершине проксимальным и дистальным краями. Под Pt 5 вертикальных поперечных жилок. Pn поле в полтора раза уже Psn. Основание IR₂ слегка проксимальнее Pt. Кубитоанальное поле в четыре раза шире полей между остальными продольными жилками. A разделена на две основные ветви: A₁ и A₂. Между ветвями A₁ и A₂ присутствует не менее трех дополнительных вставочных жилок. Между ветвью A₂ и задним краем крыла до трех рядов ячеек: в проксимальной части – вытянутых, в дистальной – полигональных.

Описание. Костальная (C) и субкостальная (Sc) жилки с равным изгибом при образовании N. Поле между ними очень широкое. Стебелек и дужка не сохранились. Нодалные структуры (p и sp) ярко выражены, расположены заметно проксимальнее N (соединения C и Sc), p и sp заметно наклонены к основанию крыла, не смещены друг относительно друга; p равна по длине sp. Asp вертикальная, продолжается без смещения равной вертикальной жилкой в вышележащем поле Asp расположена очень близко к N, на расстоянии в одну постнодальную ячейку. Pn жилок не менее 8, Psn жилок не менее 4, Pn жилки наклонены к вершине крыла, Psn вертикальные. Последняя Pn Y-образной формы. Pn смещены относительно Psn. Psn поле узкое, в полтора раза уже Pn. Pt очень крупная с параллельным передним и задним и почти параллельными, наклоненными к вершине крыла проксимальным и дистальным краями, равна длине 5 нижележащих ячеек (между IR₂ и R₃). Под Pt присутствуют пять поперечных жилок. За Pt больше 2 Pn и 6 Psn жилок. Основание R₄₊₅ находится слегка прямо под N, слегка дистальнее sp; основание IR₃ расположено в одной ячейке от основания R₄₊₅; основание IR₃, не менее чем в трех ячейках от основания R₃; основание IR₂ находится немного проксимальнее базального края Pt, не менее чем в четырех ячейках от основания IR₃. Основные продольные жилки очень длинные и слегка зигзагообразные в дистальных частях. В дистальной части крыла между IR₂ и R₃, R₃ и IR₃, IR₃ и R₄₊₅, R₄₊₅ и MA, MA и CuP присутствуют дополнительные вставочные жилки. Между R₄₊₅ и

MA, MA и CuP эти вставочные жилки не более 3–4 ячеек. Кубитоанальное поле в четыре раза шире полей между остальными продольными жилками, в нем присутствуют множество мелких ячеек разной формы: полигональной и сигмоидально-вытянутой. Анальная жилка очень разветвленная, по-видимому, состоит из двух основных ветвей (A₁ и A₂). A₂ в проксимальной части прямая, по-видимому, отделяется от A в двух с половиной ячейках дистальнее Arc. N равноудален от оснований A₂ и IR₂. В дистальной части от каждой из этих жилок ответвляются дополнительные вставочные жилки. В поле между A₁ и A₂ ячейки между жилками полигональные по форме. Поле между A₂ и задним краем крыла в проксимальной части заполнено сигмоидальными поперечными жилками, в дистальной – полигональными ячейками. Вершины A и CuP сближены (между ними только 1 ячейка), между вершинами остальных жилок от 3 до 11 ячеек.

Размеры. Голотип. Длина остатка – 21,2 мм, максимальная ширина (немного проксимальнее уровня основания IR₃) – 6,6 мм; узелковая ширина – 5,9 мм.

Паратип. Длина остатка – 20,5 мм, максимальная ширина – 8,2 мм. Птеростигма: передний край – 6,3 мм, задний край – 5,4 мм, базальный край – 1,0 мм, дистальный край – 1,5 мм.

Сравнение. См. описание *Tr. sakmarensis* sp. nov.

Распространение. Пермская система, татарский отдел, северодвинский ярус, полдарская свита; европейская часть России, Вологодская область, Великоустюгский район.

Материал. Помимо голотипа, паратип ПИН, № 3840/1040 из того же местонахождения.

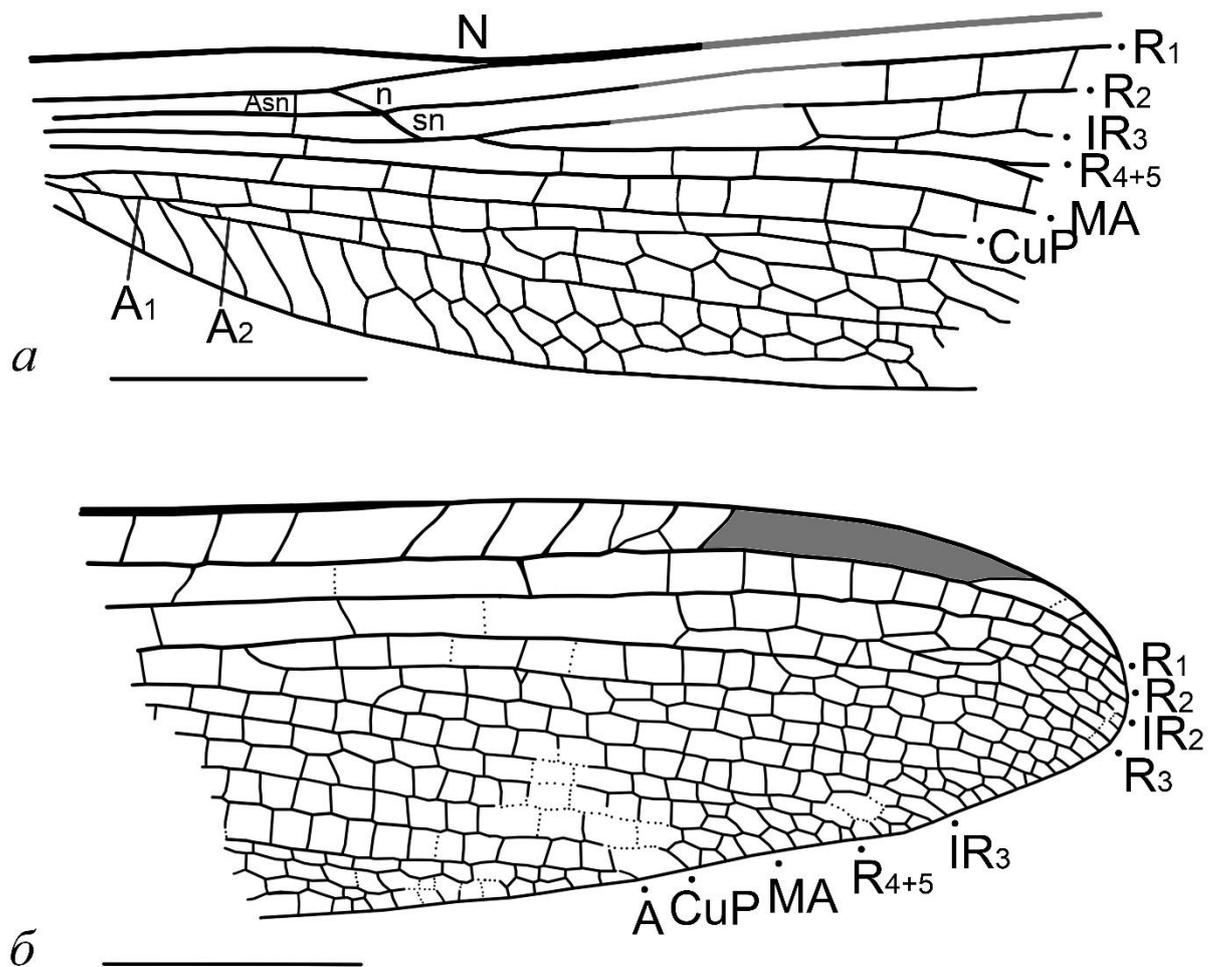


Рис. 4.22. *Triadolestes mutovkensis* gen. et sp. nov.: а – голотип ПИН, № 3840/372; б – паратип ПИН, № 3840/1040, прорисовка жилкования крыла, Вологодская область, местонахождение исады, верхняя пермь, полдарская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

ИНФРАОТРЯД ARCHIZYGOPTERA Handlirsch, 1906

Archizygoptera: Geinitz, 1887, p. 62; Handlirsch, 1906, p. 471–472; Martynov 1927, p. 760–764; Bode, 1953, p. 63; Zessin, 1991, p. 99–117; Bechly, 1997, p. 48–51; Henrotay et al. 1997, p. 396–398; Nel, Jarzembowski, 1998; Nel et al., 2005, p. 188–199; Huang et al., 2010, p. 616–619; Nel et al., 2012, p. 90–101; Deregnaucourt et al., 2019, p. 3–6.

Protozygoptera: Sellards, 1909, p. 27, 151, 155; Tillyard, 1925, p. 62–73; Carpenter, 1931, p. 115–122; Carpenter, 1933, p. 418–419; Мартынов, 1938, с. 49–50; Carpenter, 1939, p. 45–48; Carpenter, 1947, p. 49–52; Родендорф, 1961, с. 85–87; Притыкина, 1981, с. 34–39, 41; Ansoerge, 1996 p. 12–15; Nel et al., 1996, p. 25–27; Huguet et al., 2002, p. 540–541; Jarzembowski, Nel, 2002, p. 168–168; Bechly, 2008: Archizygoptera; Zessin, 2008, p. 26–27; Felker, 2020b, p. 737–742; Фелькер, 2021a, с. 54–57; Фелькер, 2021b, с. 42–47; Фелькер, 2022, с. 75–84.

Anisozygoptera: Tillyard, 1922, p. 454–458.

Типовое семейство – Protomyrmeleontidae Handlirsch, 1906; средний триас – нижний мел Евразии и Австралии.

Диагноз. Тело небольшое или средних размеров. Грудь зигоптероидного или близкого к зигоптероидному облика. Три сегмента в лапке. Крылья заметно стебельчатые. Жилкование на передних и задних крыльях не отличается. Узелок сформирован соединением Sc и C. Вертикальные p и sp, зачастую смещены относительно уровня N. MP короткая, вертикальная. A зачастую укорочена или полностью сливается с задним краем крыла. Узкое поле между A и задним краем крыла. Продольное жилкование зачастую заметно редуцировано.

Сравнение. См. описание надсемейства Permagrionoidea.

Состав. Двенадцать семейств из позднепалеозойских–мезозойских отложений Мира: Bechlyidae Jarzembowski et Nel, 2002 из пенсильвания Великобритании; Permepallagidae Martynov, 1938 из средней перми европейской части России; Kennedyidae Tillyard, 1925 из нижней перми – среднего-верхнего триаса Северной Америки и Евразии; Kaltanoneuridae Rohdendorf, 1961 из средней перми Сибири; Oboraneuridae из нижней перми Европы; Luiseidae из нижней перми Северной Америки; Progoneuridae fam. nov. из нижней перми – нижнего триаса Северной Америки и Евразии; Vatkeniidae Pritykina, 1981 из среднего-верхнего триаса Азии; Voltzialesidae Nel et al., 2012 из верхней перми – среднего-верхнего триаса Евразии; Engellestidae fam. nov. из нижней перми Европы, Moltenagrionidae Deregnaucourt et al., 2019 из верхнего триаса Африки, Protomyrmeleontidae Handlirsch, 1906 из среднего триаса – нижнего мела Евразии и Австралии.

Замечания. Нодальная и субнодальная поперечные жилки вертикальные, у большинства представителей инфраотряда смещенные относительно уровня N. У некоторых экз. р. *Progoneura*

p и sp отсутствуют. По своей структуре и положению они схожи с обычными постнодальными и постсубнодальными поперечными жилками и, по-видимому, не входят в состав узелка.

Распространение. Позднепалеозойские отложения Северной Америки, позднепалеозойские-раннемезозойские Евразии и раннемезозойские Австралии и Африки.

СЕМЕЙСТВО BECHLYIDAE Jarzembowski et Nel, 2002

Bechlyidae: Jarzembowski, Nel, 2002, p. 165–16; Nel et al., 2012, p. 91–92.

Типовой род – *Bechlya* Jarzembowski et Nel, 2002; пенсильванские отложения Великобритании.

Диагноз. Крыло среднего размера (около 35–40 мм), узкое и длинное. Стебелек широкий, короткий. Вторичные антенодальные жилки дистальнее Ax_2 . МР короткая, наклоненная к вершине крыла. Общий стебель A+Cu прямой. A длинная, слегка зигзагообразная. Вершина A заметно дистальнее N. Arc средней длины, sq крупная. Одна ярко выраженная As_n с продолжением в вышележащем поле. N с перпендикулярной p и немного дистально смещенной sp. P_n жилок не более 3, P_{sn} – не более 3. P_{sn} поле немного шире P_n . Основание R_{4+5} расположено дистальнее N. Задний край крыла широкий.

Сравнение. См. описание Progoneuridae fam. nov.

Состав. Только типовой род.

Род *Bechlya* Jarzembowski et Nel, 2002

Bechlya: Jarzembowski, Nel, 2002, p. 165–169; Nel et al., 2012, p. 91–92.

Типовой вид – *Bechlya ericrobinsoni* Jarzembowski et Nel, 2002; пенсильванские отложения Великобритании.

Диагноз. Крыло узкое, довольно длинное (около 35–40 мм). Стебелек около четверти длины крыла. Первичные антенодальные жилки: Ax_0 , Ax_1 и Ax_2 ярко выражены, не продолжают в следующем поле. Ax_2 расположена немного дистальнее Arc. В поле между Sc и R_1 много поперечных жилок, смещенных относительно антенодальных. Arc средней длины. Расстояние между Arc и As_n вдвое больше расстояния между As_n и N. N с вертикальными p и sp, sp слегка дистально смещена относительно N и p. P_n и P_{sn} жилок не менее 3. P_{sn} поле немного шире P_n . Основание R_{4+5} немного дистальнее N. Общий стебель A+Cu – прямой, sq крупная, треугольная, слегка изогнутая в базальной части. МР укороченная, наклонена к вершине крыла. Вершина A расположена заметно дистальнее N. A поле расширено, без дополнительных ячеек.

Видовой состав. Только типовой вид.

Замечания. *Bechlya* является одной из самых древних архизигоптер наряду с *Jacquesoudardia magnifica* Prokop et al., 2014 (вестфальские C и D отложения местонахождения

Авион). Первоначально *Bechlya* была описана в составе инфраотряда Protozygota (Jarzembowski, Nel, 2002). Однако после ревизии протозигоптер была перенесена в состав Archizygota на основе строения узелка с перпендикулярными p и sp и укороченной MP (Nel et al., 2012). Фотография голотипа, приведенная в первоописании и ревизии довольно низкого качества (рис. 4.23а), но на ней видны элементы жилкования: множественные Ax , длинная A и перпендикулярные p и sp , обуславливающие выделение рода *Bechlya* в отдельное семейство и включение его в состав Archizygota.

Распространение. Вестфальские (МСШ – верхнемосковские) отложения Великобритании.

***Bechlya ericrobinsoni* Jarzembowski et Nel, 2002**

Рис. 4.23

Bechlya ericrobinsoni: Jarzembowski, Nel, 2002, p. 165–169, fig. 2; Nel et al., 2012, p. 91–92, fig. 9.

Голотип – BMNH 0184989 [W477a,b]; отпечаток и противоотпечаток основания крыла; местонахождение Ритлингтон, юго-запад Великобритании, графство Сомерсет, у одноименной деревни в 1,5 км от города Радсток; вестфальский D (МСШ – московский) ярус, серия Супра-Пеннант; формация Гроувсенд, пачки Радсток и Фаррингтон .

Диагноз. Как для рода.

Описание. Описание приведено в работах Яржембовского и Нэля (Jarzembowski, Nel, 2002) и Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). Основные признаки перечислены выше в диагнозе рода.

Размеры. Размеры голотипа представлены в работе Яржембовского и Нэля (Jarzembowski, Nel, 2002).

Распространение. Каменноугольная система, пенсильванский отдел, вестфальский D (МСШ – московский) ярус, серия Супра-Пеннант, формация Гроувсенд, пачки Радсток и Фаррингтон; Великобритания, графство Сомерсет.

Материал. Голотип.

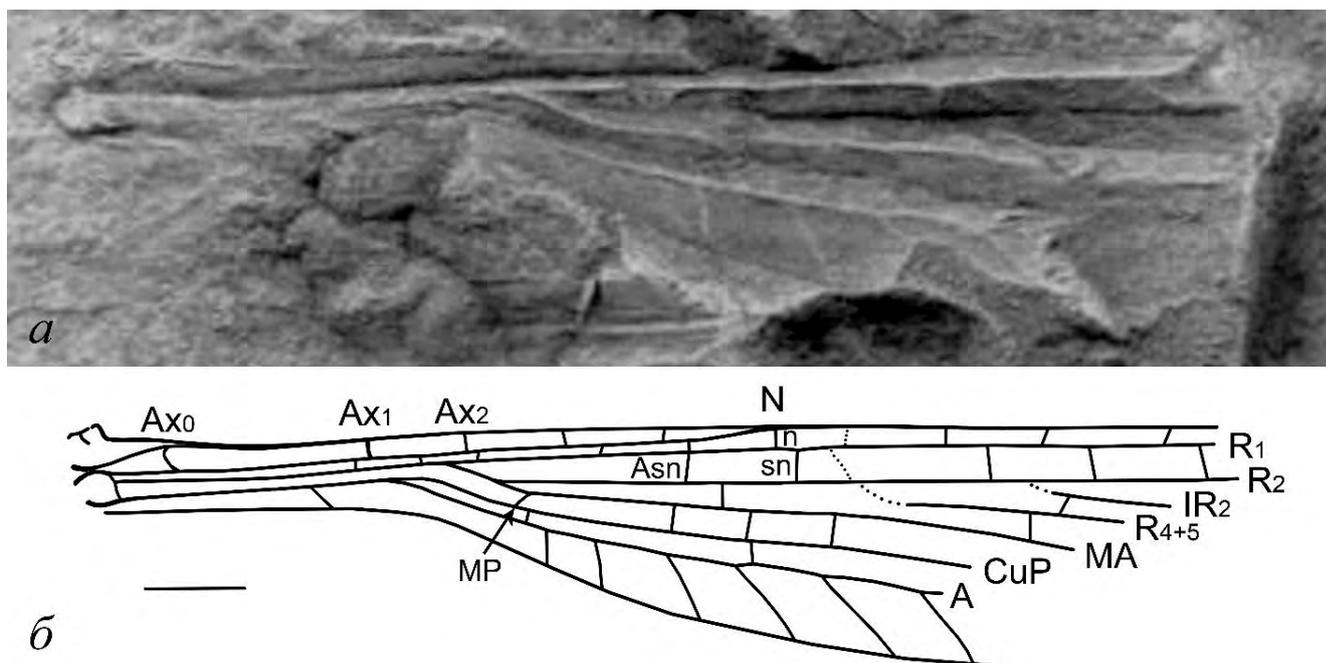


Рис. 4.23. *Bechlya ericrobinsoni* Jarzembowski et Nel, 2002: голотип ВМВ 018498, а – фотография; б – прорисовка остатка (по Jarzembowski, Nel, 2002); Великобритания, графство Сомерсет, местонахождение Ритлингтон, пенсильванский отдел карбона, вестфальский D (МСШ – московский) ярус, серия Супра-Пеннант, формация Гроувсенд, пачки Радсток и Фаррингтон. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (по Jarzembowski, Nel, 2002)

СЕМЕЙСТВО OBORANEURIDAE Zessin, 2008

Oboraneuridae: Zessin, 2008, p. 26–27; Nel et al., 2012, p. 98–99.

Типовой род – *Oboraneura* Zessin, 2008; нижнепермские отложения Чехии.

Диагноз. Мелкое крыло (около 15 мм), с широкой вершиной. МР короткая, наклоненная к основанию крыла. А, по-видимому, укорочена. Аsn ярко выраженная, вертикальная с продолжением в вышележащем поле. N с перпендикулярной n и немного дистально смещенной sn. Pn жилок 3, Psn – 2. Psn поле вдвое шире Pn. Основание R₄₊₅ расположено заметно дистальнее N. MA и CuP длинные. Задний край крыла узкий.

Сравнение. См. описание Progoneuridae fam. nov.

Состав. Только типовой род.

Род *Oboraneura* Zessin, 2008

Oboraneura: Zessin, 2008, p. 26–27; Nel et al., 2012, p. 98–99.

Типовой вид – *Oboraneura kukalovae* Zessin, 2008, верхнеасельские–нижнесакмарские отложения Чехии (Южная Моравия).

Диагноз. Крыло длиной около 15 мм, узкое. Asn, по-видимому, расположена ближе к N, нежели к Arc. N со слегка наклоненной n и вертикальной sn. Pn 2, Psn 3. Psn поле вдвое шире Pn. Pt вытянутая, трапециевидная, со слегка выпуклым задним краем. Под Pt одна поперечная жилка. Основания Rs заметно дистальнее N. Расстояние между основаниями IR₃ и R₃ немного меньше расстояния между основаниями других Rs. MP укорочена, слегка наклонена в сторону основания крыла. A, по-видимому, укорочена (установить до какой степени не позволяет сохранность). MA и CuP длинные. Жилкование заметно разреженное. Между вершинами продольных жилок по 1–2 ячейки.

Сравнение. См. описание р. *Issadoneura*.

Видовой состав. Только типовой вид.

Замечания. Первоначально указанный род был описан в составе отдельного семейства *Oboraneuridae* Zessin, 2008 (Zessin, 2008). Авторы последней ревизии протозигоптер указывают, что не смогли детально изучить материал из-за низкого качества фотографии данной при первоописании в труднодоступном периодическом издании. Вследствие этого, они ссылаются на первоначальную прорисовку и оставляют семейство без изменений (Nel et al., 2012). По мнению автора работы, фотография, приведенная при первоописании достаточно качественная (рис. 6.47а) и на ней хорошо видны элементы жилкования экземпляра. После выполнения прорисовки (рис. 6.47б) видно, что *Oboraneura* имеет признаки, сближающие ее с р. *Progoneura*: небольшие размеры крыла, укороченные продольные жилки радиального и медиального полей, заметно расширенное постсубнодальное поле, дистальное расположение оснований жилок радиального сектора относительно узелка, разреженное поперечное жилкование. Диагностические признаки *Oboraneuridae*: длинные MA и CuP могут быть не совсем верно истолкованы при первоописании. Однако достоверно установить это без переизучения голотипа невозможно.

Распространение. Нижняя пермь Чехии.

***Oboraneura kukalovae* Zessin, 2008**

Рис. 4.24

Oboraneura kukalovae: Zessin, 2008, p. 26–27, Abb. 90–91; Nel et al., 2012, p. 98–99, fig. 15.2–3.

Голотип – № 87 (колл. Кукаловой-Пек) отпечаток дистальной части крыла; местонахождение Обора, известняковые выходы в овраге у деревни Обора, в 6 км юго-восточнее Босковиц и в 29 км севернее Брно, западная часть Босковицкого грабена; район Бланско, Южноморавский край, Чехия; нижняя пермь, верхи ассельского – низы сакмарского яруса (Schneider, Werneburg 2012), формация Летовице.

Диагноз. Как для рода.

Описание. Описание приведено в работах Цессина (Zessin, 2008) и Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). В работе приводится новая прорисовка жилкования крыла, выполненная по фотографии голотипа, представленной в работе Цессина (Zessin, 2008). Диагностические признаки *Oboraneura kukalovae* изменены в соответствии с новой прорисовкой.

Размеры. Размер остатка – 11,2 мм. Размеры голотипа приведены в работах Цессина (Zessin, 2008) и Нэля с соавторами (Nel et al., 2012).

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, ассельский–сакмарский ярусы, формация Летовице; Чехия, Южноморавский край.

Материал. Голотип.

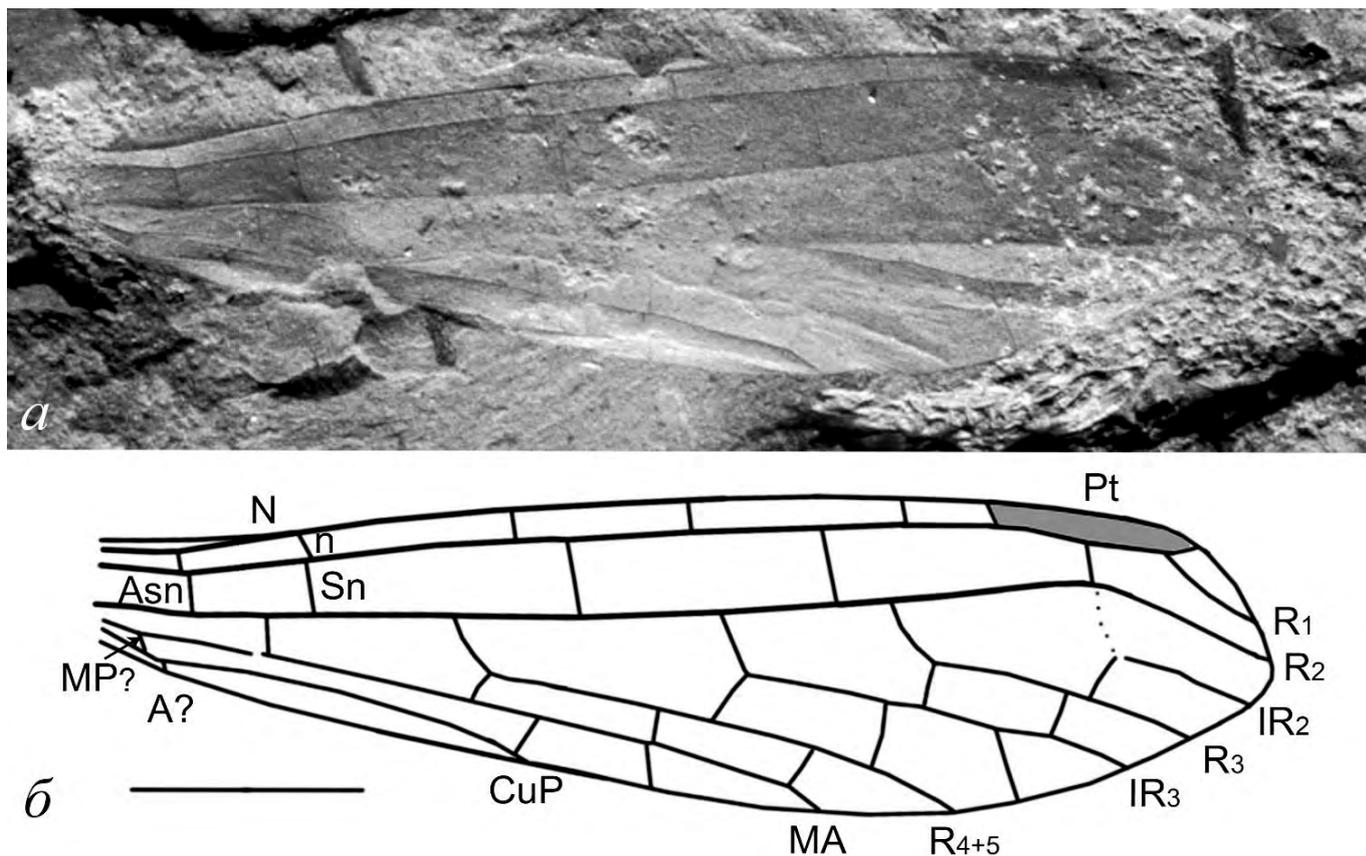


Рис. 4.24. *Oboraneura kukalovae* Zessin, 2008; голотип № 87 (колл. Я. Кукаловой-Пек): а – фотография (Zessin, 2008); б – прорисовка остатка; Чехия, Южноморавский край, местонахождение Обора, нижняя пермь, верхи ассельского – низы сакмарского яруса, формация Летовице. Масштабный отрезок соответствует 2 мм

СЕМЕЙСТВО LUISEIDAE Nel et al., 2012

Luisseidae: Nel et al., 2012, p. 92–93.

Типовой род – *Luisseia* Nel et al, 2012; ассельские отложения США.

Диагноз. Небольшое крыло (около 18 мм), относительно короткое. Стебелек узкий, короткий. Две антенодальные жилки. MP короткая, вертикальная. Общий стебель A+Cu слегка

изогнут. А укорочена. Вершина А заметно проксимальнее N. Arc длинный. Asn вертикальная, на середине расстояния между Arc и N. Под N две вертикальные поперечные жилки, n и sn. Pn жилок не более 2, Psn – 2. Psn поле вдвое шире Pn. Основание R₄₊₅ дистальнее N.

Сравнение. См. описание *Progoneuridae* fam. nov.

Состав. Только типовой род.

Род *Luiseia* Nel et al., 2012

Luiseia (Luiseidae): Nel et al., 2012, p. 92–93.

Типовой вид – *Luiseia breviata* Nel et al., 2012; ассельские отложения США.

Диагноз. Крыло вытянутое небольшое (около 18 мм). Переход от стебелька к крыловой пластинке плавный. Ax₁ и Ax₂ проксимальнее Arc. Asn – 1, Arc длинный. Расстояние между Arc и Asn равно расстоянию между Asn и N. N немного проксимальнее половины (40% длины), n и sn вертикальные, расположены прямо под N. Pn – 2, Psn – 2. Psn поле вдвое шире Pn. Pt среднего размера, трапециевидная. Расстояние между основаниями R₄₊₅ и IR₃ вдвое больше расстояния между IR₃ и R₃. Общий стебель A+Cu плавно изогнут на уровне Arc. MP укороченная, вертикальная. А заметно укорочена, но не редуцирована до состояния поперечной. Вершина А расположена заметно проксимальнее N, на середине расстояния между Asn и N. CuP укорочена, ее вершина заметно дистальнее уровня основания R₄₊₅.

Видовой состав. Только типовой вид.

Замечания. Первоначально род *Luiseia* был описан по одному крылу неполной сохранности в составе отдельного семейства Luiseidae (Nel et al., 2012). Авторами было отмечено, что *Luiseia* имеет ряд признаков, сближающих ее с другими архизигоптерами, в частности с р. *Progoneura* сем. Kennedyidae (в настоящей работе выделено в отдельное семейство *Progoneuridae* fam. nov.). В качестве таких признаков были выделены: наличие расширенного постсубнодального поля, вертикальных n, sn и MP, а также укороченной А. Выделение нового рода и семейства было обусловлено довольно спорной интерпретацией некоторых жилок. Так в качестве основных отличий от остальных архизигоптер были указаны более вытянутая по форме Pt с одинаково наклоненными краями, присутствие дополнительных антенодальных жилок, и укороченные MA и CuP (Nel et al., 2012). Однако, как видно на приведенной фотографии голотипа (рис. 6.49; fig. 10.1–10.2 по Nel et al., 2012) длина MA и CuP рода *Luiseia* практически не отличается от таковой у *Progoneura* и *Azaroneura* и лишь немного уступает длине этих жилок у *Progophlebia* и *Issadoneura*. Дистальная часть крыла плохо сохранилась, поэтому точную форму Pt установить достаточно трудно. Несмотря на это, видно, что Pt имеет средние размеры, и по-видимому, трапециевидную форму. Схожую форму, при немного меньших размерах имеют Pt р. *Oboraneura*, *Progoneura venula*, и, возможно, *P. grimaldii*. Кроме того, трапециевидная Pt с

наклоненными краями характерна для большинства представителей р. *Kennedya*. Наиболее заметным признаком, отличающим *Luisseia* от прогоневрид является большая длина Arc. К сожалению, таксономические преобразования, связанные с этим таксоном невозможны без переизучения голотипа.

Luisseia breviata Nel et al., 2012

Рис. 4.25

Luisseia breviata: Nel et al., 2012, p. 92–93, fig.10.1–10.2.

Голотип – № 1–1981 (колл. Я. Кукаловой-Пек); отпечаток и противоотпечаток нецелого крыла; местонахождение Карризо-Арройо; США, Нью-Мексико, высокое обнажение в 50 км юго-восточнее Альбукерке; нижняя пермь, ассельский ярус, пачка Ред Танкс, формация Барсум.

Диагноз. Как для рода.

Описание. Описание вида приведено в работе Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). Представленная в ней прорисовка, по-видимому, не совсем верна, т.к. на фотографии голотипа заметно более редкое поперечное жилкование. В работе представлена новая прорисовка. Измененные в соответствии с ней диагностические признаки перечислены выше. Обоснование переноса *Luisseia breviata* в состав семейства Progoneuridae fam. nov. указаны в замечаниях.

Размеры. Размеры экземпляров типовой серии даны в работе Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). Длина остатка – 17,8 мм, ширина – 2,5 мм.

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, ассельский ярус, формация Барсум, пачка Ред Танкс; США, Нью-Мексико.

Материал. Голотип.

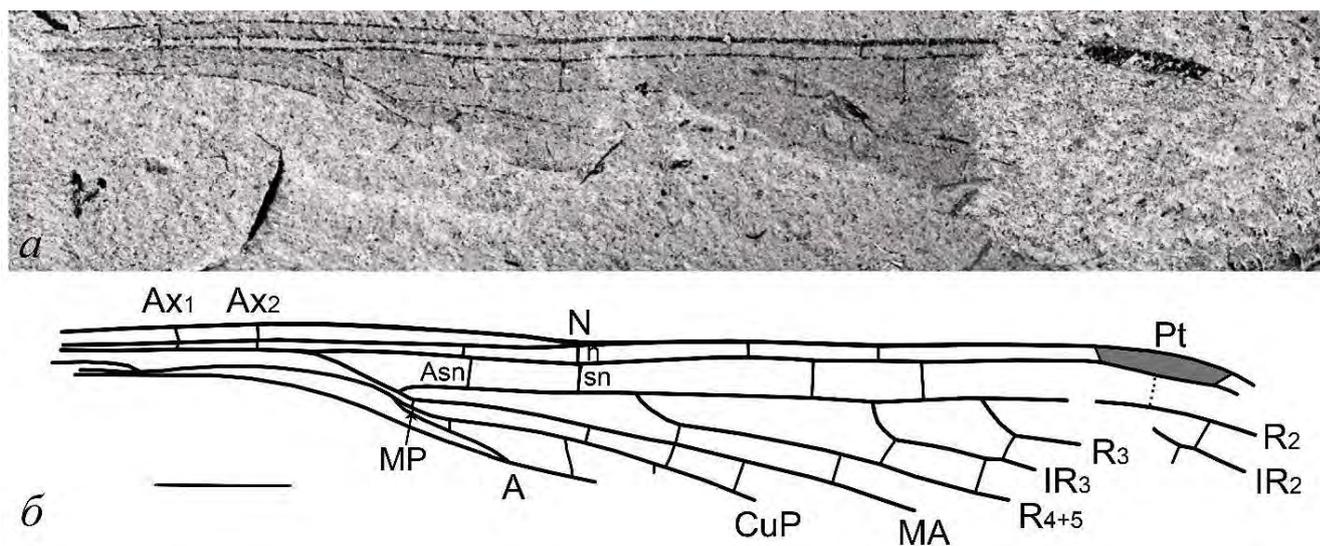


Рис. 4.25. *Luisseia breviata*; голотип № 1–1981 (колл. Я. Кукаловой-Пек): а – фотография (Nel et al., 2012); б – прорисовка остатка; США, Нью-Мексико, местонахождение Карризо-Арройо, нижняя пермь, ассельский ярус (Schneider et al., 2016), формация Барсам. Масштабный отрезок соответствует 2 мм.

СЕМЕЙСТВО PERMEPALLAGIDAE Martynov, 1938

Permepallagidae: Мартынов, 1938, с. 49–50; Nel et al., 2012, p. 90–91.

Типовой род – *Permepallage* Martynov, 1938; средняя пермь европейской части России.

Диагноз. Крылья очень длинные (больше 85 мм) и вытянутые. Стебелек узкий, длинный. Множество вторичных антенодальных жилок. МР короткая, слегка наклонена в сторону вершины. Общий стебель A+Cu – прямой. A длинная, прямая. Вершина A заметно дистальнее уровня N. Arc длинный, sq крупная. Вершина CuP дистальнее середины крыла и N, на уровне основания IR₂. Между Sc и R₁ на интервале от основания крыла до N четыре поперечные жилки. Asn не отличима от остальных жилок, не продолжается в вышележащем поле. N немного проксимальнее середины крыла (43%); n и sn перпендикулярные, расположены немного проксимальнее его уровня. Pn жилок 21, Psn – 17. Pt вытянутая и крупная, с двумя поперечными жилками под ней. За Pt множество поперечных Pn и Psn жилок. Psn поле узкое. Основание R₄₊₅ расположено немного дистальнее N. Основания R₄₊₅ и IR₃ и R₃ и IR₂ слегка сближены. Множество дополнительных продольных жилок и ячеек. Между вершинами продольных жилок по 1–5 ячеек. Жилкование очень густое. Задний край крыла заметно расширен.

Сравнение. См. описание Progoneuridae gen. nov.

Состав. Только типовой род.

Замечания. С момента первоописания (Nel et al., 1999c) до последней ревизии протозигоптер (Nel et al., 2012) в состав семейства Permepallagidae включался род *Lodevia*, также обладающий густым поперечным жилкованием. Однако в работе 2012 года *Lodevia* была выделена в отдельное монотипичное семейство (Nel et al., 2012). В настоящей работе предлагается перенесение указанного рода в состав семейства Permagrionidae инфраотряда Protozoptera на основании характерного облика крыла, а также строения узелка и длины и формы МР (см. описание р. *Lodevia*).

Распространение. Средняя пермь Архангельской области.

Род *Permepallage* Martynov, 1938

Permepallage: Мартынов, 1938, с. 49–50; Nel et al., 2012, p. 92–93.

Типовой вид – *Permepallage angustissima* Martynov, 1938; средняя пермь европейской части России.

Диагноз. Крылья очень длинные (около 87 мм), вытянутые. Стебелек немного меньше трети крыла. Переход от стебелька к крыловой пластинке плавный. Первичные антенодальные жилки не отличимы от вторичных, за исключением ярко выраженной и отдаленной Ax₀. Четыре поперечные жилки между Sc и R₁ на интервале от основания крыла до N. Arc длинный, sq

крупная, треугольная, прямая. N слегка проксимальнее половины крыла (43% длины), со слегка смещенными, вертикальными n и sn. Pn 21, Psn 17. Psn поле равно Pn по ширине. Pt крупная, трапециевидная, со слегка выгнутым задним краем. Под Pt только две поперечные жилки, дистальная слегка наклонена. Основания Rs расположены дистальнее N. Расстояния между основаниями IR₃ и R₃ вдвое больше расстояний между основаниями R₄₊₅ и IR₃ и основаниями R₃ и IR₂. Общий стебель A+Cu прямой. MP короткая, наклонена в сторону вершины крыла. Вершина A расположена заметно проксимальнее N, между основаниями R₃ и IR₂. на уровне Asn. Поле между A и задним краем крыла неширокое. Основные продольные жилки прямые и очень длинные. Между продольными жилками множество дополнительных жилок и ячеек. Поперечное жилкование очень густое.

Состав. Только типовой вид.

Распространение. Среднепермские отложения Архангельской области.

Permevallage angustissima Martynov, 1938

Рис. 4.26

Permevallage angustissima: Мартынов, 1938, с. 49–50, рис. 23; Nel et al., 2012, p. 92–93, fig.10.1–10.2.

Голотип – ПИН, № 117/66 – отпечаток целого переднего крыла и фрагмента, по-видимому, заднего крыла без средней части; ПИН, № 117/65 – противоотпечаток переднего крыла без основания; местонахождение Сояна, Архангельская область, Мезенский район, правый берег р. Сояны, в 60 км от ее устья, урочище Ива-Гора; средняя пермь, казанский ярус, ивагорская свита.

Диагноз. Как для рода.

Описание. Описание приведено в работах Мартынова (Мартынов, 1938) и Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). Основные признаки перечислены выше в диагнозе рода.

Размеры. Размеры голотипа представлены в работе Нэля с соавторами (Nel et al., 2012).

Распространение. Пермская система, биармийский отдел, казанский ярус, ивагорская свита; европейская часть России, Архангельская область, Мезенский район.

Материал. Голотип и экз. ПИН, № 117/62 из того же местонахождения.

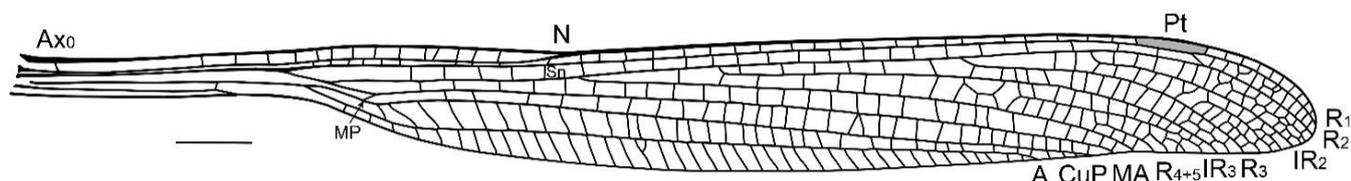


Рис. 4.26. *Permevallage angustissima* Martynov, 1938: голотип ПИН, № 117/65 (противоотпечаток – ПИН, № 117/64), прорисовка остатка; Россия, Архангельская область, местонахождение Сояна, средняя пермь, казанский ярус, ивагорская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм

СЕМЕЙСТВО KENNEDYIDAE Tillyard, 1925

Kennedyidae: Sellards, 1909, p. 27, 151, 155; Tillyard, 1925, p. 62–73; Carpenter, 1931, p. 115–122; Carpenter, 1933, p. 418–419; Carpenter, 1939, p. 45–47; Carpenter, 1947, p. 49–52; Притыкина, 1981, с. 34–35; Nel et al., 2012, p. 93–98; Felker, 2020b, p. 737–742; Фелькер, 2021a, с. 54–57; Фелькер, 2021b, с. 42–47; Фелькер, 2022, с. 75–84.

Типовой род – *Kennedya* Tillyard, 1925; нижняя пермь Северной Америки.

Диагноз. Только для крыльев. Крыло размером 20–40 мм. Стебелек длинный, относительно широкий. Могут встречаться вторичные Ах. Ах₂ на уровне Агс или немного проксимальнее него. Общий стебель А+Cu – прямой или слегка изогнутый на уровне Агс. МР короткая, вертикальная или слегка наклоненная к основанию крыла. А укорочена, но не редуцирована до состояния поперечной. Вершина А на уровне N или недалеко от него. Вершина CuP заметно дистальнее середины крыла. Одна Asn. N слегка проксимальнее середины крыла (37–46% длины). Между N и Pt от 2 до 6 Pn, от 2 до 5 Psn. Pt трапециевидная с одной поперечной жилкой (Ptbr) под ней. После Pt от 0 до 2 Pn и Psn. Основание R₄₊₅ заметно дистальнее N. Основания Rs примерно на одинаковом расстоянии друг от друга. Между ветвями Rs могут встречаться дополнительные ячейки и жилки. Между вершинами продольных жилок по 1–5 ячеек. Жилкование относительно густое. Задний край крыла визуальнo расширен.

Сравнение. См. описание Progoneuridae fam. nov.

Состав. Два рода из пермских и триасовых отложений Северного полушария: *Opter* (нижняя пермь США) и *Kennedya* (нижняя пермь США и европейской части России – триас Сибири и Киргизии).

Распространение. Пермские и триасовые отложения Северной Америки и Евразии.

Род *Kennedya* Tillyard, 1925

Kennedya: Sellards, 1909, p. 27, 151, 155; Tillyard, 1925, p. 62–73; Carpenter, 1931, p. 116–119; Carpenter, 1939, p. 45–46; Carpenter, 1947, p. 49–50; Притыкина, 1981, с. 34–35; Nel et al., 2012, p. 81, 94–96; Felker, 2020b, p. 741–742; Фелькер, 2021a, с. 54–55; Фелькер, 2021b, с. 42–47; Фелькер, 2022, с. 75–84.

Типовой вид – *Kennedya mirabilis* Tillyard, 1925; кунгурские отложения США.

Диагноз. Крыло крупное (20–40 мм), узкое. Плавный переход от стебелька к крыловой пластинке. Ах₂ проксимальнее Агс или прямо на его уровне. Могут присутствовать вторичные Ах. Одна Asn. Агс средней длины. N немного проксимальнее половины (37–46% длины), n и sn вертикальные, могут быть слегка дистально смещены относительно N. Pn 2–6, Psn 2–5. Pt трапециевидная, от мелкой до крупной. Под Pt одна поперечная жилка. Одинаковые расстояния между основаниями Rs. Общий стебель А+Cu – прямой или слегка изогнутый. МР укороченная, вертикальная или немного наклоненная. А заметно укорочена, выходит на край крыла около

уровня N. CuP длинная, ее вершина на уровне основания R₃ или немного проксимальнее него. Поле между CuP и задним краем крыла расширено. A, MA и интеркалярные жилки зачастую слегка зигзагообразные. Между вершинами продольных жилок по 1–5 ячеек.

Видовой состав. 16 видов из перми и триаса Северной Америки и Евразии.

Вид	Местонахождение	Возраст	Автор
<i>K. azari</i>	Чекарда (Россия, Пермский край)	P ₁ (кунгурский)	Nel et al., 2012
<i>K. carpenteri</i>	Мадыген (Киргизия, Ошская область)	T ₂₋₃ (ладинский- карнийский)	Pritykina, 1981
<i>K. elongata</i>	Тихие Горы (Россия, Татарстан)	P ₂ (казанский)	(Martynov, 1930)
<i>K. ferganensis</i>	Мадыген (Киргизия, Ошская область)	T ₂₋₃ (ладинский- карнийский)	Felker, 2022
<i>K. fraseri</i>	Мидко (США, Оклахома)	P ₁ (кунгурский)	Carpenter, 1947
<i>K. gracilis</i>	Мадыген (Киргизия, Ошская область)	T ₂₋₃ (ладинский- карнийский)	Pritykina, 1981
<i>K. ivensis</i>	Сояна (Россия, Архангельская область)	P ₂ (казанский)	Nel et al., 2012
<i>K. kedrovkensis</i>	Бабий Камень (Россия, Кемеровская область)	T ₁ (индский)	Felker, 2021
<i>K. madygensis</i>	Мадыген (Киргизия, Ошская область)	T ₂₋₃ (ладинский- карнийский)	Felker, 2022
<i>K. mirabilis</i>	Эльмо (США, Канзас)	P ₁ (кунгурский)	Tillyard, 1925
<i>K. pritykinae</i>	Сояна (Россия, Архангельская область)	P ₂ (казанский)	Nel et al., 2012
<i>K. suchonensis</i>	Исады (Россия, Вологодская область)	P ₃ (северодвинский)	Felker, 2021
<i>K. sylvensis</i>	Чекарда (Россия, Пермский край)	P ₁ (кунгурский)	эта работа
<i>K. tillyardi</i>	Эльмо (США, Канзас)	P ₁ (кунгурский)	Carpenter, 1939
<i>K. tyulkinensis</i>	Тюлькино (Россия, Пермский край)	P ₁ (уфимский)	Felker, 2020b
<i>K. volatica</i>	Чекарда (Россия, Пермский край)	P ₁ (кунгурский)	эта работа

Таблица III. Видовой состав рода *Kennedya*

Сравнение. От р. *Opter* отличается заметно большими размерами крыла. Более подробное сравнение провести затруднительно, т.к. единственный экземпляр *Opter* представлен весьма неполным фрагментом крыла.

Распространение. Нижняя пермь США, нижняя-верхняя пермь европейской части России, триас западной Сибири (Россия) и Киргизии.

Kennedya azari Nel et al., 2012

Табл. III, фиг. 1, рис 4.27

Kennedya azari: Nel et al., 2012, p. 81, 94–96, fig. 13.1

Голотип – ПИН, № 1/276 (4987/828); отпечаток переднего крыла и части сегмента брюшка хорошей сохранности, и противоотпечаток двух крыльев и тела (частично); местонахождение Чекарда; Пермский край, Суксунский район, левый берег р. Сылвы, в 800 м на северо-запад от дер. Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Диагноз. Тело крупное, брюшко широкое. Крыло длинное (около 40 мм). Стебелек широкий и короткий (~ 1/4 длины крыла). Ax_2 на уровне основания Arg . Присутствуют редкие вторичные Ax . C сильно выгнута до N . N заметно базальнее середины крыла (37%), без излома на переднем крае крыла. Pn поле по ширине равно Psn . Pn 4, Psn 3. Pt очень крупная с выгнутым задним краем и заметно наклоненными проксимальным и дистальным краями. Основание IR_3 на середине расстояния между N и Pt . Основание R_3 немного проксимальнее Pt , основание IR_2 под проксимальной третью Pt . В основании стебелька короткая AA . MP очень короткая и вертикальная, sq крупная, прямая. Вершина A под N или слегка дистальнее него. Поле между задним краем крыла и CuP вдвое шире полей между остальными продольными жилками. A и дистальная часть IR_3 слегка зигзагообразные. Остальные продольные жилки прямые. Вершина CuP заметно проксимальнее Pt , на уровне основания R_3 .

Описание. На голотипе частично представлены грудь и часть брюшка. Грудь крупная, плохой сохранности, представлена с дистальной стороны. Места крепления крыльев видны на заднем левом крыле. Основание заднего правого крыла перекрыто. Переднее правое крыло лежит отдельно от груди. Брюшко широкое и крупное, представлено двумя базальными сегментами. Поперечные швы хорошо различимые, широкие.

Крылья. Передний край крыла прямой. Стебелек короткий и относительно широкий. Ax_0 не видна или не сохранилась. Ax_1 расположена на середине стебелька, Ax_2 на дистальном крае стебелька, на уровне Arg . Все первичные Ax ярко выражены, без смещения продолжаются поперечными жилками в следующем поле. На переднем крыле немного проксимальнее середины расстояния от Ax_2 до N расположена вторичная антенодальная жилка, не продолжающаяся в нижележащем поле. N расположен немного дистальнее трети крыла, n и sn перпендикулярные и короткие, sn слегка дистально смещена относительно N и n . В поле между Sc и R_1 на интервале от Arg до N находится одна короткая поперечная жилка. На переднем крыле она заметно смещена в проксимальном направлении относительно Asn . На заднем крыле Asn продолжает ее без смещения. Asn расположена немного дистальнее середины расстояния между Arg и N . Четыре Pn поперечные жилки чередуются с тремя Psn . Psn поле не расширенное, в ширину равно Pn полю. R_1 на расстоянии от N до Pt слегка зигзагообразная. Pt крупная, со слегка выгнутыми передним и задним краями, и прямыми, слегка наклоненными проксимальным и дистальным. Под Pt , немного дистальнее ее середины расположена короткая слегка наклоненная $Ptbr$. Ответвление Rs от R_2 происходит заметно дистальнее уровня N . Основание R_{4+5} находится в проксимальной четверти расстояния между N и Pt , основание IR_3 на середине того же расстояния, основание R_3 немного проксимальнее Pt , основание IR_2 под ее проксимальной частью. Расстояния между основаниями R_{4+5} и IR_3 , а также IR_3 и R_3 равны и вдвое больше расстояния между остальными

основаниями R₃ и IR₂. Между основаниями ветвей IR₃, R₃ и IR₂ присутствуют дополнительные ячейки. Проксимальная часть R₃ и дистальная часть IR₃ слегка зигзагообразные, все остальные продольные жилки прямые.

В базальной части стебелька присутствует дополнительная продольная жилка (AA), выходящая на край крыла немного базальнее Ax₁. Arc расположен в базальной четверти крыла, немного дистальнее середины расстояния между основанием крыла и N. Arc длинный, в три раза длиннее переднего края q. Субдискоидальная ячейка (sq) крупная, прямая, по форме треугольная. MP очень короткая, вертикальная. A заметно зигзагообразная, выходит на задний край крыла прямо под N на переднем крыле, немного дистальнее его уровня на заднем крыле (на середине расстояния между N и Pt). CuP прямая, относительно длинная, ее вершина расположена заметно дистальнее середины крыла, немного проксимальнее основания R₃. MA прямая длинная, ее вершина находится немного проксимальнее Pt. Вершина R₄₊₅ расположена под проксимальной стороной Pt, вершина IR₃ – под ее дистальным краем. Вершины остальных продольных жилок находятся дистальнее Pt. Между вершинами A и CuP на переднем крыле – 12 ячеек, на заднем – 8 ячеек, между CuP и MA – 2 ячейки, MA и R₄₊₅ – 1 ячейка, между R₄₊₅ и IR₃ – 3 ячейки.

Размеры. Грудь. 10,0 X 4,5 мм.

Брюшко. Длина представленной части – 11,1 мм, ширина – 2,8 мм.

Переднее крыло. Длина крыла – 41,7 мм, максимальная ширина (немного дистальнее уровня основания R₃) – 6,8 мм; узелковая ширина – 4,7 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 6,9 мм; расстояние от Arc до N – 8,6 мм; расстояние от основания крыла до N – 15,5 мм; расстояние от N до Pt – 17,9 мм; расстояние от N до вершины крыла – 24,7 мм; Птеростигма: передний край – 4,1 мм, задний край – 3,6 мм, базальный и дистальный края – 0,4 мм.

Заднее крыло. Длина остатка – 38,3 мм, максимальная ширина (на уровне основания R₃) – 6,1 мм; узелковая ширина – 4,8 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 7,5 мм; расстояние от Arc до N – 6,7 мм; расстояние от основания крыла до N – 14,2 мм; расстояние от N до Pt – 19,1 мм; расстояние от N до вершины крыла – 26,3 мм. Птеростигма: передний край – 4,1 мм, задний край – 3,6 мм, базальный и дистальный края – 0,4 мм.

Сравнение. Грудь более крупная, чем у *K. ivensis* Nel et al., 2012, *K. carpenteri* Pritykina, 1981, *K. sylvensis* sp. nov. и *K. volatica* sp. nov. По размерам крыла и присутствию вторичных антенодальных жилок в стебельке схож с *K. pritykinae* Nel et al., 2012. От остальных видов отличается заметно большими размерами крыла. По форме и длине стебелька (короткий и широкий) *K. azari* схож с *K. fraseri* Carpenter, 1947 и *K. sylvensis* sp. nov. У остальных представителей семейства стебелек более длинный и тонкий. По положению Ax₂ на уровне Arc схож с *K. fraseri*, *K. kedrovkensis*, *K. elongata*, *K. mirabilis*, *K. suchonensis*, *K. sylvensis* sp. nov. и *K.*

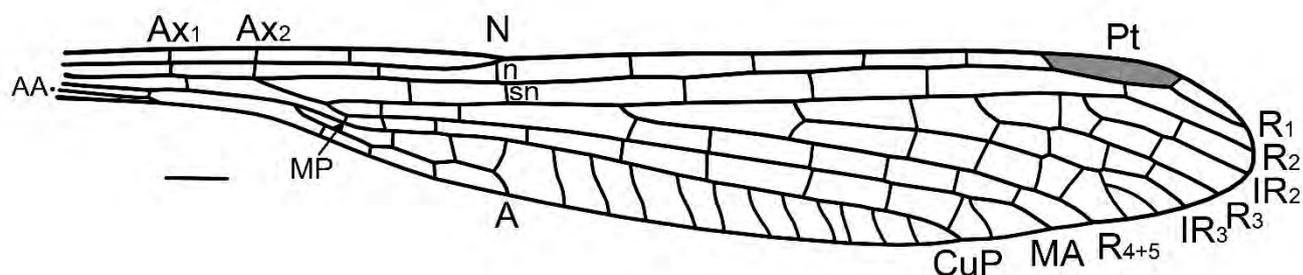
volatica sp. nov. От всех видов рода *Kennedya* кроме *K. tyulkinensis* и *K. kedrovkensis* (для которых из-за неполной сохранности этот признак не известен) отличается более базальным положением узелка и сильно выгнутой костальной жилкой на интервале от основания до N. Формой и крупными размерами Pt *K. azari* отличается от всех кеннедий кроме *K. kedrovkensis*, известной только по базальной половине крыла. Вершина A у *K. azari* проксимальнее, чем у *K. ivensis*, *K. carpenteri*, *K. mirabilis*, *K. tillyardi* и дистальнее чем у *K. ferganensis* и *K. kedrovkensis*. С *K. carpenteri*, *K. gracilis*, *K. ferganensis*, *K. fraseri*, *K. madygensis*, *K. mirabilis*, *K. pritykinae*, *K. suchonensis*, *K. tyulkinensis* и *K. sylvensis* sp. nov. схож одинаковой шириной Pn и Psn полей. От *K. carpenteri*, *K. elongate*, *K. madygensis*, *K. fraseri*, *K. pritykinae* и *K. suchonensis* отличается более дистальным положением основания IR₃, от *K. volatica* – более проксимальным. Положением основания IR₂ *K. azari* схож с *K. carpenteri*, *K. tillyardi* и *K. sylvensis* sp. nov. С *K. carpenteri*, *K. ferganensis*, *K. fraseri*, *K. kedrovkensis*, *K. mirabilis*, *K. pritykinae*, *K. suchonensis*, *K. tillyardi* *K. sylvensis* sp. nov., и, по-видимому, *K. elongata* схож расширенным полем между CuP и задним краем крыла. Более проксимальным положением вершины CuP *K. azari* отличается от *K. carpenteri*, *K. suchonensis* и *K. pritykinae*.

Замечания. На противоотпечатке голотипа представлены два крыла и частично сохранившиеся структуры тела: грудь с частью лапки и два сегмента брюшка (рис. 6.24) Более крупное переднее крыло не соединено с брюшком и расположено за задним (на рис. 6.24 расположено горизонтально). Основания задних крыльев прикреплены к метотораксу. Следы крепления передних крыльев на мезотораксе не сохранились. Однако прикрепленные задние крылья и вполне различимый мезоторакс свидетельствуют о том, что отдельно лежащее крыло является передним.

Вид *Kennedya azari* был описан только по отпечатку переднего крыла (Nel et al., 2012). В настоящей работе представлено переописание голотипа, выполненное по более полному противоотпечатку, представленному двумя крыльями и частично сохранившимся телом.

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита; европейская часть России, Пермский край, Суксунский район.

Материал. Голотип.



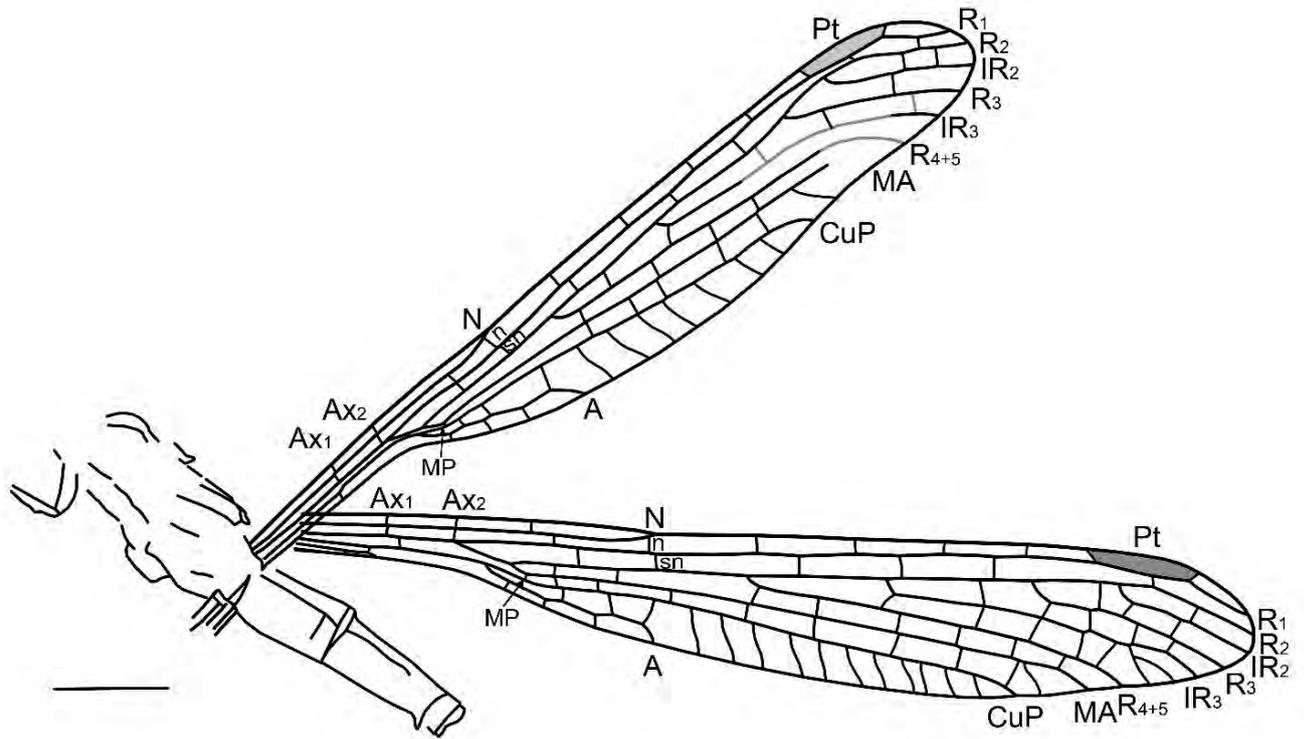


Рис. 4.27. *Kennedyya azari* Nel et al., 2012, голотип ПИН, № 1/276 (4987/828), реконструкция жилкования крыла (масштабный отрезок соответствует 2 мм) и тела (масштабный отрезок соответствует 5 мм); Пермский край, местонахождение Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита

Kennedyya ivensis Nel et al., 2012

Табл. III, фиг. 2–4, рис 4.28

Kennedyya ivensis: Nel et al., 2012, p. 81, 94–96, fig. 13.4.

Голотип – ПИН, № 115/17; отпечаток полного крыла посредственной сохранности; местонахождение Сояна; Архангельская область, Мезенский район, правый берег р. Сояны, в 60 км от ее устья, урочище Ива-гора; средняя пермь, казанский ярус, ивагорская свита.

Диагноз. Грудь небольшая, зигоптероидного типа. Крыло средней длины (около 25–27 мм). Стебелек длинный и узкий (~ 1/3 длины крыла). Ax₂ заметно базальнее основания Arg. Вторичных Ax нет. N немного базальнее середины крыла (44%), с заметным изломом на переднем крае крыла. Pn немного уже Psn. Pn 3, Psn 3. Pt крупная с заметно выгнутым, округлым задним краем, и слегка наклоненными проксимальным и дистальным краями. Основание IR₃ на середине расстояния между N и Pt. Основание R₃ немного проксимальнее Pt, основание IR₂ под серединой Pt. В основании стебелька короткая AA. MP очень короткая и слегка наклоненная к основанию крыла, sq узкая, слегка искривленная. Вершина A дистальнее N, на середине расстояния между ним и основанием R₄₊₅. Поле между задним краем крыла и CuP равно по

ширине полям между остальными продольными жилками. Основные продольные жилки прямые. Вершина CuP немного проксимальнее уровня основания R₃.

Описание. Передний край крыла с заметным изломом на уровне N. Стебелек крыла очень длинный и узкий. Ax₀ находится в самом его начале, Ax₁ расположена в дистальной трети стебелька, Ax₂ немного базальнее начала Arc. Все Ax без смещения продолжаются поперечными жилками в следующем поле, между Sc и R. N расположен немного проксимальнее середины крыла, n и sn перпендикулярные, слегка смещены в проксимальном направлении относительно его уровня. В поле между Sc и R₁ на интервале от Arc до N находится одна слегка наклоненная поперечная жилка, без смещения продолжающаяся в следующем поле Asn. Asn расположена вдвое ближе к N, чем к Arc. Три Pn поперечные жилки продолжаются тремя Psn в следующем поле без смещения. Psn поле слегка шире Pn. Pt крупная, с прямым передним и округленным, заметно выгнутым задним краем. Ее проксимальная и дистальная стороны слегка наклонены по направлению друг к другу. Под Pt, в месте ее максимального утолщения расположена очень короткая, слегка наклоненная Ptbr. Ответвление Rs от R₂ происходит заметно дистальнее уровня N. Основание R₄₊₅ находится в проксимальной трети расстояния между N и Pt, основание IR₃ в дистальной трети того же расстояния, основание R₃ немного проксимальнее Pt, основание IR₂ несколько проксимальнее середины Pt. Расстояние между основаниями R₄₊₅ и IR₃ в два раза больше расстояния между остальными основаниями Rs. По-видимому, между основаниями ветвей Rs могут присутствовать дополнительные ячейки (представлены между основаниями IR₃ и R₄₊₅ на экз. ПИН, №№ 117/128 и 117/14), все основные продольные жилки прямые.

В базальной части стебелька присутствует дополнительная продольная жилка (AA), выходящая на край крыла немного дистальнее середины расстояния между Ax₀ и Ax₁. Arc расположен в базальной трети крыла. Arc длинный, в три раза длиннее переднего края q, сама q открытая, очень узкая, за счет заметного сближения общего стебля Cu+A и Arc. Субдискоидальная ячейка (sq) длинная и узкая, ее базальная часть слегка загнута к переднему краю крыла. MP (дистальный край sq) очень короткая, наклоненная в сторону основания крыла. A выходит на задний край крыла заметно дистальнее N. По-видимому, на переднем крыле A немного короче, чем на заднем. Так на экз. ПИН, №№ 117/15 и 117/14, 117/128 – два наложенных друг на друга крыла, одно из которых по аналогии с полным материалом из Чекарды, экз. ПИН, 1/276 (*Kennedy azari* Nel et al., 2012) было интерпретировано, как переднее) вершина A равноудалена от уровня N и основания R₄₊₅, а на экз. ПИН, №№ 94/2 и 117/14, 117/128 – второе крыло, та же вершина находится прямо под основанием R₄₊₅. Вершина CuP расположена немного проксимальнее Pt, вершина MA под ее проксимальным краем, вершина R₄₊₅ под серединой Pt, вершина IR₃ на уровне дистального края Pt (на экз. ПИН, №№ 117/14 и 117/128 – немного

дистальнее Pt). На заднем крае крыла, между вершинами A и CuP от 7 до 12 ячеек (на передних: экз. ПИН, № 117/15 – 12, экз. ПИН, №№ 117/14 и 117/128 – 11; на задних: экз. ПИН, № 94/2 – 7, экз. ПИН, №№ 117/14 и 117/128 – 8), между CuP и MA – 2 ячейки, между MA и R₄₊₅ – 1, между R₄₊₅ и IR₃ – 2 ячейки.

На экз. ПИН, № 117/14 также частично сохранилось тело, представленное головой посредственной сохранности, грудью и центральной частью брюшка.

Грудь крупная, отпечатана в профиль. Скошенность груди: $\angle x \sim 47^\circ$; $\angle z \sim 37^\circ$ (sensu Needham, Anthony, 1903).

Брюшко узкое и длинное, расположено в профиль. Сохранились только 4 базальных сегмента. Поперечные и латеральные швы не видны или не сохранились.

Размеры. Голотип. Длина остатка – 24,4 мм, максимальная ширина (немного проксимальнее уровня вершины CuP) – 3,5 мм; узелковая ширина – 2,1 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 6,9 мм; расстояние от Arc до N – 4,2 мм; расстояние от основания крыла до N – 11,1 мм; расстояние от N до Pt – 10,2 мм; расстояние от N до вершины крыла – 13,3 мм; длина Pt – 2,1 мм; ширина Pt от 0,3 до 0,5 мм.

Экз. ПИН, № 94/2. Длина остатка – 26,3 мм, максимальная ширина – 3,5 мм; узелковая ширина – 2,3 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 7,0 мм; расстояние от Arc до N – 4,8 мм; расстояние от основания крыла до N – 11,8 мм; расстояние от N до Pt – 11,0 мм; ширина Pt от 0,2 до 0,5 мм.

Экз. ПИН, № 117/14. Переднее крыло. Длина остатка – 22,7 мм, максимальная ширина – 3,2 мм; узелковая ширина – 1,9 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 5,5 мм; расстояние от Arc до N ~ 4,6 мм; расстояние от основания крыла до N ~ 10,1 мм; расстояние от N до Pt ~ 9,0 мм; расстояние от N до вершины крыла – 12,6 мм; длина Pt ~ 2,5 мм; ширина Pt от 0,3 до 0,5 мм. Заднее крыло. Длина остатка – 22,1 мм, максимальная ширина – 3,2 мм; узелковая ширина – 2,0 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 5,2 мм; расстояние от Arc до N – 4,2 мм; расстояние от основания крыла до N – 9,4 мм; расстояние от N до Pt – 8,7 мм; расстояние от N до вершины крыла – 12,7 мм; длина Pt ~ 2,5 мм; ширина Pt от 0,3 до 0,5 мм.

Сравнение. См. описание *Kennedyia azari*.

Замечания. Первописание *K. ivensis* было выполнено по фотографии, на которой плохо видно жилкование средней и дистальной частей крыла. Вследствие этого приведенные в первоописании прорисовка крыла (Nel et al., 2012, fig. 13.4) и его описание не совсем верны. В настоящей работе представлена новая интерпретация жилкования *K. ivensis*, выполненная после детального изучения голотипа и дополнительного материала (экз. ПИН, №№ 94/2, 117/128 (117/14)) из местонахождения Сояна.

Распространение. Пермская система, биармийский отдел, казанский ярус, ивагорская свита; европейская часть России, Архангельская область, Мезенский район.

Материал. Помимо голотипа, экз. ПИН, №№ 94/2, 117/128 (117/14).

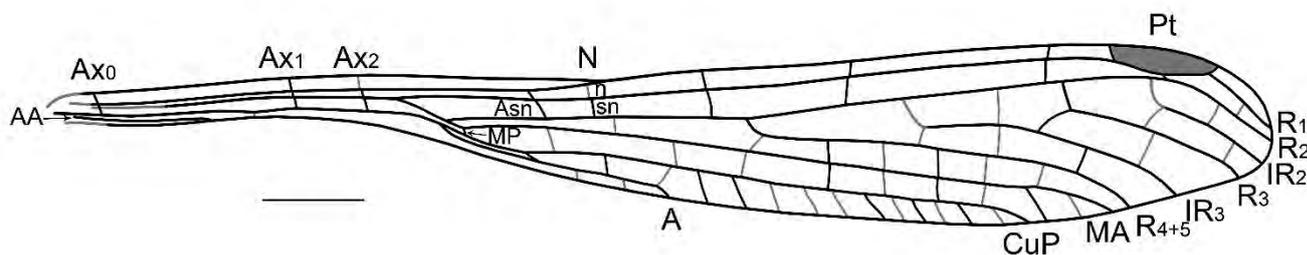


Рис. 4.28. *Kennedyya ivensis* Nel et al., 2012; голотип ПИН, № 115/17; реконструкция жилкования крыла; Архангельская область, местонахождение Сояна; средняя пермь, казанский ярус, ивагорская свита

Kennedyya carpenteri Pritykina, 1981²

Рис. 4.29

Kennedyya carpenteri: Притыкина, 1981, с. 34–35, 84, 85, рис. 22, табл. VII.4–5, XIII.4; Фелькер, 2021б, с. 45–47, рис. 3а–д; Фелькер, 2022, с. 75–84, рис. 1, 2а, табл. 1.1–1.5.

Голотип – ПИН, № 2785/2; отпечаток и противоотпечаток трех частично наложенных друг на друга крыльев и птероторакса хорошей сохранности; местонахождение Мадыген (Джайлоучо); предгорья Туркестанского хребта близ урочища Мадыген, северо-западная площадь; средний–верхний триас, ладинский–карнийский ярусы, мадыгенская свита.

Диагноз. Грудь небольшая, зигоптероидного типа. Крыло средней длины (около 25–35 мм). Стебелек узкий и короткий (~ 1/4 длины крыла). Ax₂ заметно проксимальнее Arc. Вторичные Ax отсутствуют. С прямая. N немного проксимальнее середины крыла (42–43%), без излома на переднем крае крыла. Pn поле по ширине равно Psn. Pn жилок не менее 5, Psn жилок не менее 3. Pt крупная со слегка округлым задним краем. Основание IR₃ в проксимальной трети расстояния между N и Pt, основание R₃ в дистальной трети того же расстояния. Основание IR₂ под проксимальной третью Pt. В основании стебелька присутствует короткая CuA. MP короткая и наклоненная к основанию крыла, sq небольшая, изогнутая. Вершина A немного дистальнее N. Поле между задним краем крыла и CuP вдвое шире полей между остальными продольными жилками. A и дистальные части IR₂, IR₃ и MA слегка зигзагообразные. Остальные продольные жилки прямые. Вершина CuP под серединой Pt.

² При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

Фелькер А.С. Стрекозы семейства Kennedyidae (Odonata: Archizygoptera) из среднего-верхнего триаса Киргизии // Палеонтол. журн. 2022. № 1. С. 75–84. RSCI (0,86 п.л., личный вклад — 100%, импакт-фактор РИНЦ – 1,786)

Описание. Описание приведено в работах Притыкиной (Притыкина, 1981) и Фелькер (Фелькер, 2022). Основные признаки перечислены в диагнозе вида.

Размеры. Размеры экземпляров типовой серии даны в работе Фелькер (Фелькер, 2022).

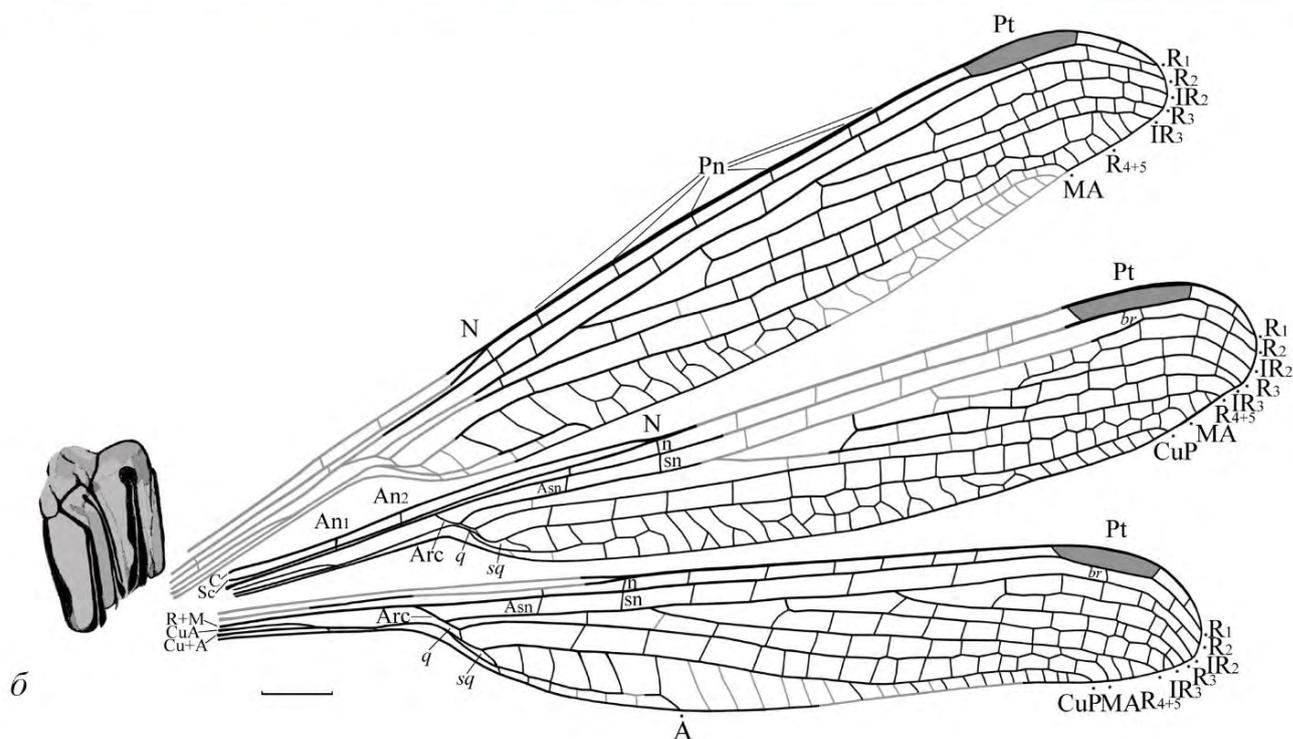
Сравнение. См. описание *Kennedya azari*.

Распространение. Триасовая система, средний-верхний отделы, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита; Киргизия, Ошская область, Баткенский район.

Материал. Голотип и паратипы ПИН, №№ 2069/37, 2240/1798, 2555/616 и 2785/6 из того же местонахождения.



a



b

Рис. 4.29. *Kennedya carpenteri* Pritykina, 1981: голотип ПИН, № 2785/2, а – фотография; б – прорисовка остатка; Киргизия, Ошская область, местонахождение Мадыген, средний верхний триас, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (Фелькер, 2022)

***Kennedya elongata* (Martynov, 1930)**

Рис. 4.30

Sushkinia elongata: Martynov, 1930, p. 73–75, fig. 2; Nel et al., p. 98.

Голотип – ПИН № 2295/66; отдельные базальная и дистальная части крыла плохой сохранности; местонахождение Тихие Горы, республика Татарстан, Менделеевский район, левый берег р. Камы, обнажение у пристани; средняя пермь, казанский ярус, байтуганская свита.

Диагноз. Ax_2 на уровне Arg . Pt вытянутая, крупная, трапецевидной формы. Pn и P_{sp} жилок 8. Основные продольные жилки длинные. A выходит на край крыла под Pt .

Описание. Детальное описание приведено в работе Мартынова (Martynov, 1930). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида.

Размеры. Длина Pt – 3,3 мм (Martynov, 1930). Остальные измерения невозможно указать, т.к. голотип потерян, а в первоописании из-за фрагментарной сохранности крыла даны только размеры Pt .

Сравнение. Смотри описание *Kennedya azari*.

Замечания. Голотип утрачен, поэтому диагноз и сравнение даются с использованием рисунка и первоописания А.В. Мартынова (Martynov, 1930).

Перенос вида в состав рода *Kennedya* обусловлен присутствием у него таких признаков: вытянутой и плавной формы крыла, довольно разреженного жилкования в дистальной его части, сильно изогнутой CuP у ее основания. В свою очередь, такое их состояние не наблюдается у переописанного р. *Sushkinia*, для которого характерны: более расширенное к вершине и массивное крыло, очень плотное поперечное жилкование, представленное полигональными ячейками в дистальной части крыла. Форму базальной части CuP у *Sushkinia*, к сожалению, установить затруднительно, т.к. почти все экземпляры представлены дистальными частями крыльев. Единственный экземпляр с сохранившейся центральной частью, паратип *Sushkinia angula* sp. nov. имеет менее изогнутую у основания CuP (рис. 6.19). Основные диагностические признаки, позволяющий точно определить систематическое положение интересующего экземпляра, а именно форма MP и N на голотипе установить невозможно. Поэтому по совокупности признаков был выделен вид *Kennedya elongata*.

Распространение. Средняя пермь европейской России (Татарстан).

Материал. Голотип.

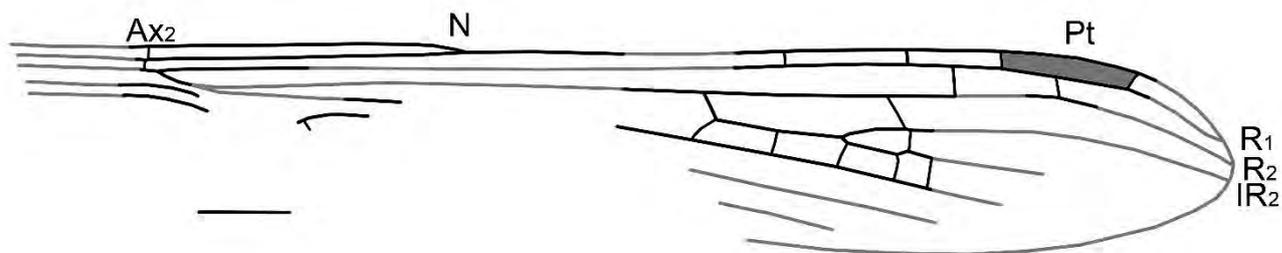


Рис. 4.30. *Kennedyya elongata* (Martynov, 1930), голотип ПИН, № 2295/66; прорисовка фрагмента крыла (Martynov, 1930), республика Татарстан, местонахождение Тихие Горы, средняя пермь, байтуганская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм

***Kennedyya gracilis* Pritykina, 1981**

Рис. 4.31

Kennedyya gracilis: Притыкина, 1981, с. 34–35, рис. 23, табл. VIII.1.

Голотип – ПИН, № 2785/23; отпечаток и противоотпечаток целого крыла хорошей сохранности; местонахождение Мадыген (Джайлоучо); предгорья Туркестанского хребта близ урочища Мадыген, северо-западная площадь; средний–верхний триас, ладинский–карнийский ярусы, мадыгенская свита.

Диагноз. Крыло небольшое (24 мм). Стебелек узкий и относительно длинный (немного меньше 1/3 крыла). Ax₂ заметно проксимальнее Arc. Вторичные Ax отсутствуют. С прямая. N немного проксимальнее середины крыла (40%), без излома на переднем крае. Pn поле по ширине равно Psp. Pn жилок 4, Psp не меньше 2. Pt вытянутая с прямыми передним и задним краями и слегка наклоненными проксимальным и дистальным. Основание IR₃ на середине расстояния между N и Pt. Основание R₃ немного проксимальнее Pt. Основание IR₂ под проксимальной половиной Pt. MP короткая и наклоненная к основанию крыла, sq узкая, изогнутая. Вершина A немного дистальнее N. Кубитоанальное поле в полтора раза шире полей между остальными продольными жилками. A и дистальные части IR₃ и MA слегка зигзагообразные. Остальные продольные жилки прямые. Вершина CuP проксимальнее Pt и немного дистальнее уровня основания R₃.

Описание. Описание приведено в работе Притыкиной (Притыкина, 1981). Основные признаки перечислены выше.

Размеры. Размеры экземпляров типовой серии даны в работе Притыкиной (Притыкина, 1981).

Сравнение. См. описание *Kennedyya azari*.

Распространение. Триасовая система, средний-верхний отделы, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита; Киргизия, Ошская область, Баткенский район.

Материал. Голотип.

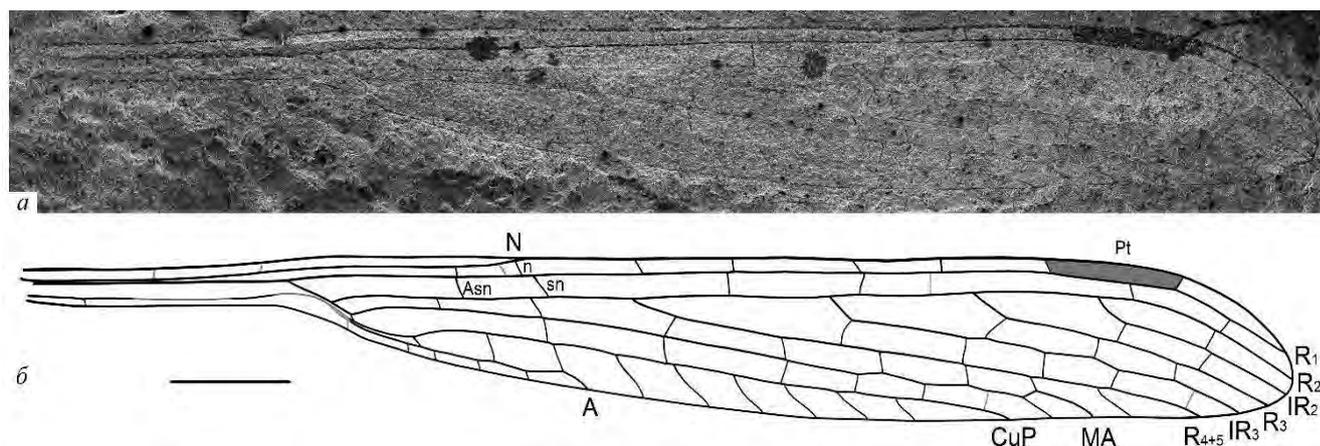


Рис. 4.31. *Kennedyya gracilis* Pritykina, 1981; голотип ПИН, № 2785/23: а – фотография; б – прорисовка остатка; Киргизия, Ошская область, местонахождение Мадыген, средний-верхний триас, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм

Kennedyya ferganensis Felker, 2022³

Рис. 4.32

Kennedyya ferganensis: Фелькер, 2022, с. 75–84, рис. 2 в–г, табл. 1.6.

Голотип – ПИН, № 5343/195; отпечаток, представленный средней частью крыла, и практически полный противоотпечаток; местонахождение Мадыген (Джайлоучо); предгорья Туркестанского хребта близ урочища Мадыген, северо-западная площадь; средний-верхний триас, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита.

Диагноз. Крыло небольшое (~ 20 мм). С слегка изогнутая. N без излома на переднем крае. Pn поле по ширине равно Psn. Pn жилок 5, Psn жилок 3. Pt небольшая, вытянутая с прямыми передним и задним краями и наклоненными проксимальным и дистальным. Основание IR₃ на середине расстояния между N и Pt. Основание R₃ немного проксимальнее Pt. Основание IR₂ под проксимальной частью Pt. MP короткая, слегка наклонена к основанию крыла. Вершина A заметно проксимальнее N. Поле между задним краем крыла и CuP вдвое шире полей между остальными продольными жилками. MA у самой вершины слегка зигзагообразная. Остальные продольные жилки прямые. Вершина CuP заметно проксимальнее Pt, на уровне основания R₃.

³ При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

Фелькер А.С. Стрекозы семейства Kennedyidae (Odonata: Archizygoptera) из среднего-верхнего триаса Киргизии // Палеонтол. журн. 2022. № 1. С. 75–84. RSCI (0,86 п.л., личный вклад — 100%, импакт-фактор РИНЦ – 1,786)

Описание. Описание приведено в работе Фелькер (Фелькер, 2022). Основные признаки перечислены в диагнозе вида.

Размеры. Размеры голотипа представлены в работе Фелькер (Фелькер, 2022).

Сравнение. См. описание *Kennedya azari*.

Распространение. Триасовая система, средний-верхний отделы, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита; Киргизия, Ошская область, Баткенский район.

Материал. Голотип.

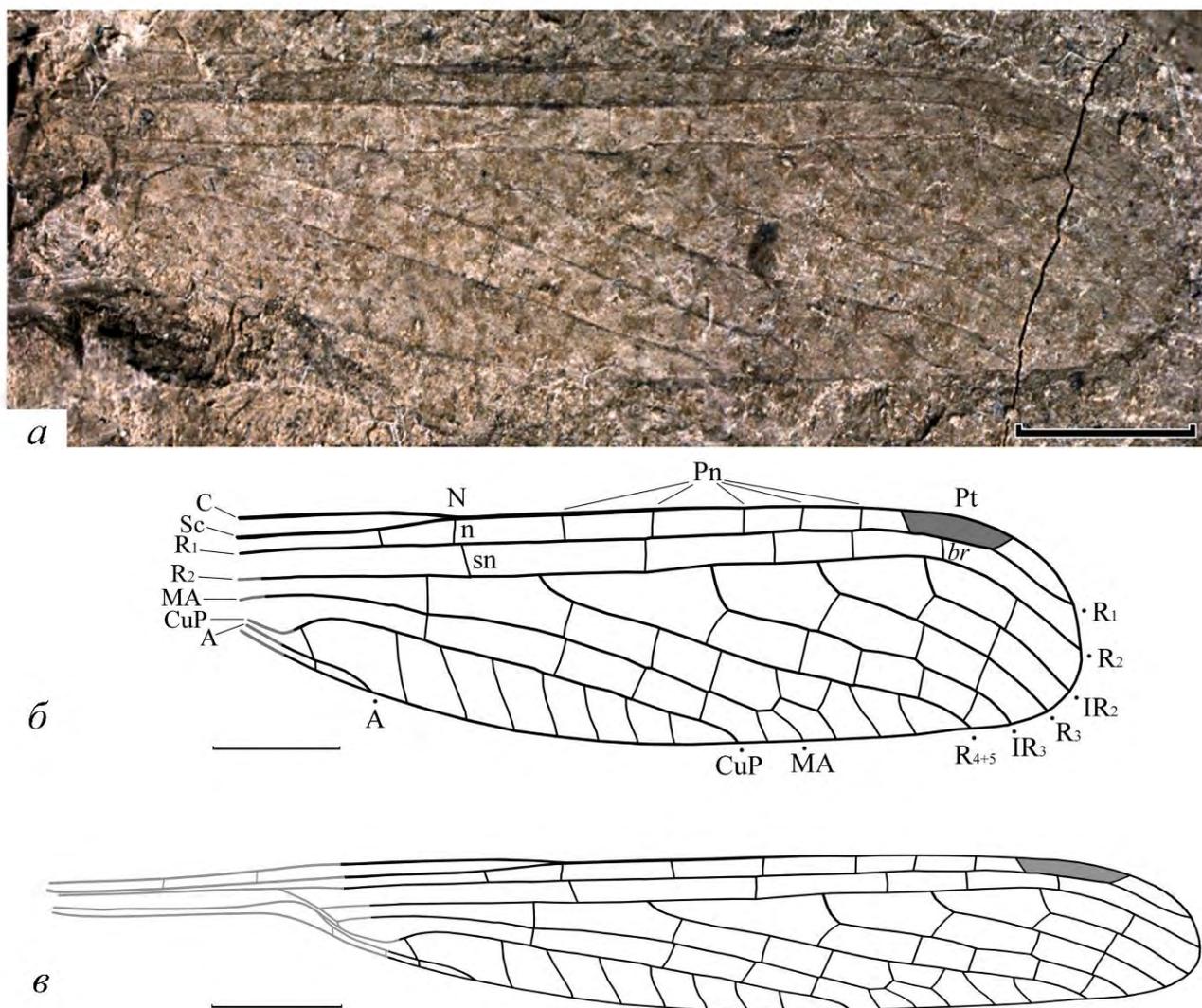


Рис. 4.32. *Kennedyya ferganensis* Felker, 2022; голотип ПИН, № 5343/195, а – фотография; б – прорисовка остатка; в – реконструированное крыло; Киргизия, Ошская область, местонахождение Мадыген, средний-верхний триас, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (Фелькер, 2022)

Kennedya fraseri Carpenter, 1947

Рис. 4.33

Kennedya fraseri: Carpenter, 1947, p. 50, fig. 26.

Голотип – MCZ № 4793; отпечаток практически целого, по-видимому, переднего крыла; местонахождение Мидко; США, Оклахома, округ Нобл, обширные обнажения известняков в окрестностях г. Перри; нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Веллингтон.

Диагноз. Крыло крупное и длинное (~ 40 мм). Стебелек короткий (около 1/4 длины крыла), относительно широкий. Ax_2 на уровне основания Arg . Вторичные Ax отсутствуют. S немного выгнутая. N без излома на переднем крае. Pn поле по ширине равно Psn . Pn и Psn жилок не менее 2. Pt небольшая, с прямыми параллельными передним и задним краями и наклоненным дистальным. Основание IR_3 на середине расстояния между N и Pt , основание R_3 в дистальной четверти того же расстояния. Основание IR_2 под проксимальным краем Pt . MP короткая, вертикальная, sq крупная, прямая. В основании стебелька присутствует короткая CuA . Вершина A прямо под N . Поле между задним краем крыла и CuP в полтора раза шире полей между остальными продольными жилками. IR_2 , R_3 , а также дистальные части IR_3 и A слегка зигзагообразные. CuP , MA и R_{4+5} прямые. Вершина CuP заметно проксимальнее Pt , на уровне основания R_3 .

Описание. Описание приведено в работе Карпентера (Carpenter, 1947). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида.

Размеры. Размеры голотипа представлены в работе Карпентера (Carpenter, 1947).

Сравнение. См. описание *Kennedya azari*.

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, кунгурский ярус, формация Веллингтон; США, Оклахома.

Материал. Помимо голотипа, паратипы: MCZ №№ 4790ab и 4821ab из того же местонахождения (Carpenter, 1947).

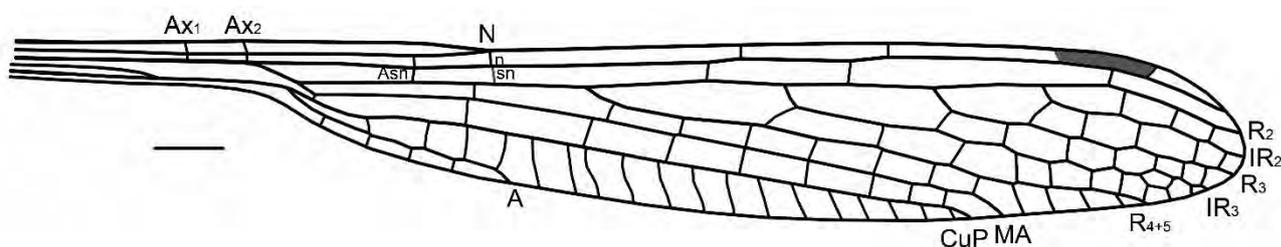


Рис. 4.33. *Kennedya fraseri* Carpenter, 1947; голотип MCZ № 4793, прорисовка жилкования; США, Оклахома, местонахождение Мидко, нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Веллингтон. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (по Carpenter, 1947)

Kennedya kedrovkensis Felker, 2021⁴

Рис. 4.34

Kennedya kedrovkensis: Фелькер, 2021а, 54, 55, рис. 1.

Голотип – ПИН, № 4887/144; отпечаток и противоотпечаток базальной части крыла; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, прав. берег р. Томь в 8,5 км ниже пос. Усть-Нарык, между устьем р. Сосновки и мысом Рябый Камень, местонахождение Бабий Камень; нижний триас, индский ярус, мальцевская свита, кедровская подсвита.

Диагноз. Крыло небольшое (~ 20 мм). Стебелек короткий и узкий. Ax_2 на уровне основания Agc . Вторичные Ax отсутствуют. C слегка изогнутая. N без излома на переднем крае. Pn поле по ширине равно Psn . MP короткая, слегка наклонена к основанию крыла, sq небольшая, изогнутая. В основании стебелька присутствует короткая CuA . Вершина A немного проксимальнее N . Поле между задним краем крыла и CuP вдвое шире полей между остальными продольными жилками.

Описание. Описание приведено в работе Фелькер (Фелькер, 2021а). Основные признаки перечислены в диагнозе вида.

Размеры. Размеры голотипа представлены в работе Фелькер (Фелькер, 2021а).

Сравнение. См. описание *Kennedya azari*.

Распространение. Триасовая система, нижний отдел, индский ярус, мальцевская свита; Россия, Кемеровская область, Новокузнецкий район.

Материал. Голотип.

⁴ При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

Фелькер А.С. Первые стрекозы семейства Kennedyidae (Odonata: Protozygoptera) из пограничных пермо-триасовых отложений Кузнецкого бассейна России // Палеонтол. журн. 2021а. № 2. С. 52–59. RSCI (0,79 п.л., личный вклад — 100%, импакт-фактор РИНЦ – 1,786)

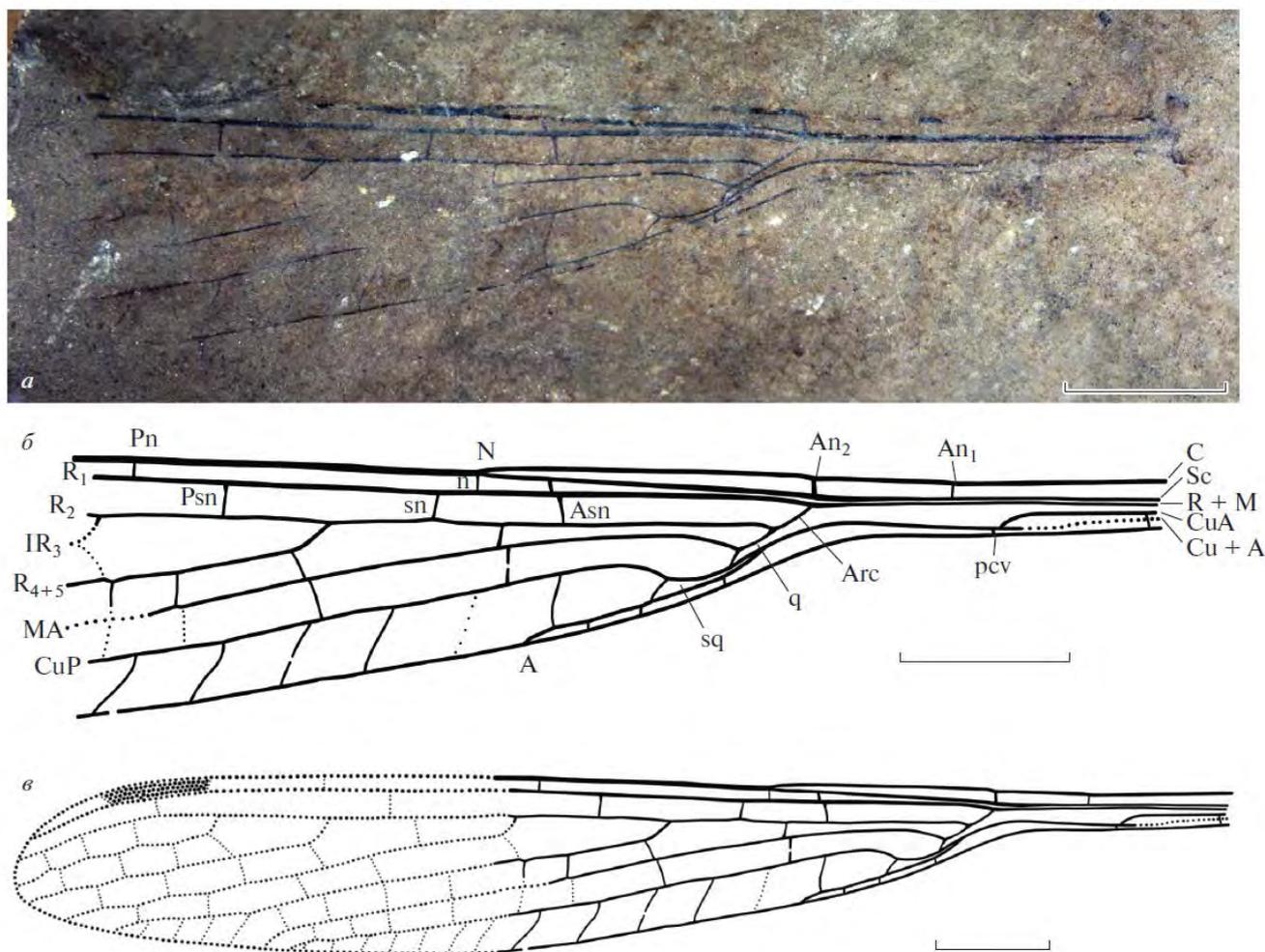


Рис. 4.34. *Kennedyya kedrovkensis* Felker, 2021, голотип ПИН, № 4887/144: а – фотография; б – прорисовка остатка; в – реконструированное крыло; Россия, местонахождение Бабий Камень; индский ярус, мальцевская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (Фелькер, 2021а)

Kennedyya madygensis Felker, 2022⁵

Рис. 4.35

Kennedyya madygensis: Фелькер, 2022, с. 75–84, рис. 2 д, табл. 1.7.

Голотип – ПИН, № 5330/80; отпечаток и противоотпечаток почти целого крыла хорошей сохранности; местонахождение Мадыген (Джайлоучо); предгорья Туркестанского хребта близ урочища Мадыген, северо-западная площадь; средний–верхний триас, ладинский–карнийский ярусы, мадыгенская свита.

⁵ При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

Фелькер А.С. Стрекозы семейства Kennedyidae (Odonata: Archizygoptera) из среднего-верхнего триаса Киргизии // Палеонтол. журн. 2022. № 1. С. 75–84. RSCI (0,86 п.л., личный вклад — 100%, импакт-фактор РИНЦ – 1,786)

Диагноз. Крыло небольшое (около 22 мм). Стебелек узкий, довольно короткий (около 1/4 крыла). Ах не видны или не сохранились. С прямая. N проксимальнее середины крыла (38%), без излома на переднем крае. Pn поле по ширине равно Psn. Pn жилок 6, Psn жилок 3. Pt вытянутая с прямыми передним и задним краями и слегка наклоненными проксимальным и дистальным. Основание IR₃ немного проксимальнее середины расстояния между N и Pt, основание R₃ в дистальной трети того же расстояния. Основание IR₂ заметно проксимальнее Pt. в базальной части стебелька присутствует короткая CuA. MP короткая и слегка наклоненная к основанию крыла, sq крупная, слегка изогнутая. Вершина A прямо под N. Поле между задним краем крыла и CuP в полтора раза шире полей между остальными продольными жилками. IR₃ и дистальная часть MA слегка зигзагообразные. Остальные продольные жилки прямые. Вершина CuP проксимальнее Pt на уровне основания IR₂.

Описание. Описание приведено в работе Фелькер (Фелькер, 2022). Основные признаки перечислены выше.

Размеры. Размеры экземпляров типовой серии даны в работе Фелькер (Фелькер, 2022).

Сравнение. См. описание *Kennedya azari*.

Распространение. Триасовая система, средний-верхний отделы, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита; Киргизия, Ошская область, Баткенский район.

Материал. Голотип.

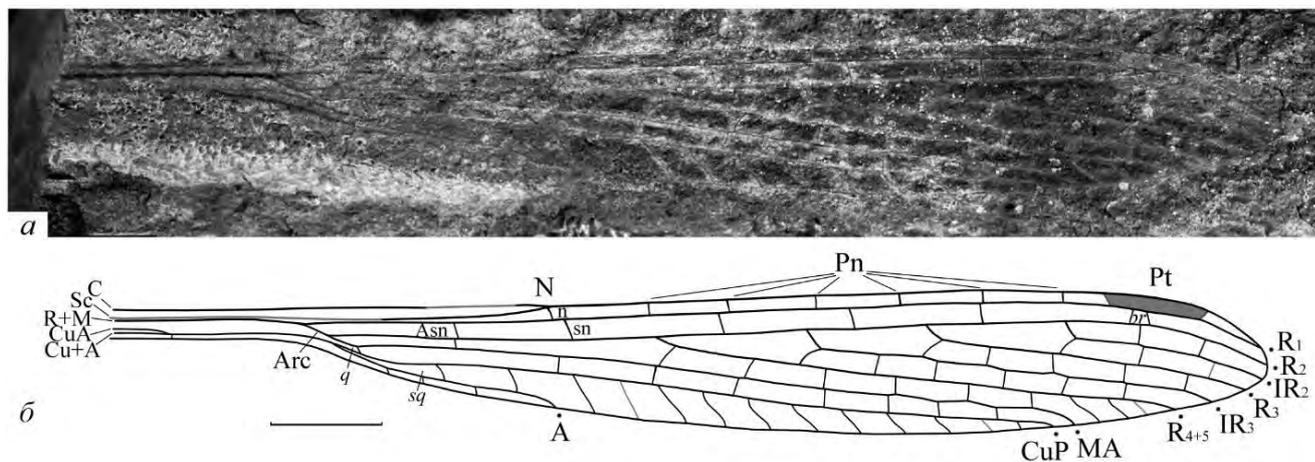


Рис. 4.35. *Kennedya madygensis* Felker, 2022; голотип ПИН, № 5330/80: а – фотография; б – прорисовка остатка; Киргизия, Ошская область, местонахождение Мадыген, средний-верхний триас, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (Фелькер, 2022)

Kennedyia mirabilis Tillyard, 1925

Рис. 4.36

Kennedyia mirabilis: Tillyard, 1925, p. 65–72, fig. 10–12; Carpenter, 1931, p. 116–118, fig. 5; Carpenter, 1933, p. 418; Carpenter, 1939, p. 45, fig. 11; Carpenter, 1947, p. 50; Nel et al., 2012, p. 93–94, fig. 11.1–11.5, 12.1–12.3.

Голотип – УРМ №, 5006а, базальная половина, по-видимому, заднего крыла; местонахождение Эльмо; США, Канзас, округ Дикинсон, обширные выходы известняков и алевролитов у общины Эльмо; нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Веллингтон.

Диагноз. Крыло крупное (30–40 мм). Стебелек относительно короткий (около 1/4 крыла) и широкий. Ax_2 на уровне основания Agc . Вторичные Ax отсутствуют. C немного выгнутая. N без излома на переднем крае. Pn поле по ширине равно Psn . Pn жилок не менее 2, Psn жилок не менее 3. Pt вытянутая с прямыми параллельными передним и задним краями и наклоненным дистальным. Основание IR_3 на середине расстояния между N и Pt , основание R_3 в дистальной четверти того же расстояния. Основание IR_2 под проксимальным краем Pt . MP короткая, слегка наклонена к основанию крыла, sq крупная, изогнутая. В основании стебелька присутствует CuA . Вершина A немного дистальнее N . Поле между задним краем крыла и CuP вдвое шире полей между остальными продольными жилками. IR_2 , R_3 , IR_3 и A , а также дистальная часть MA слегка зигзагообразные. CuP и R_{4+5} прямые. Вершина CuP заметно проксимальнее Pt , немного проксимальнее уровня основания R_3 .

Описание. Описание приведено в работах Тильярда (Tillyard, 1925), Карпентера (Carpenter, 1933; 1939; 1947) и Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида.

Размеры. Размеры экземпляров представлены в работах Тильярда (Tillyard, 1925), Карпентера (Carpenter, 1931; 1939) и Нэля с соавторами (Nel et al., 2012).

Сравнение. См. описание *Kennedyia azari*.

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, кунгурский ярус, формация Веллингтон; США, Канзас, Оклахома.

Материал. Помимо голотипа, экземпляры: УРМ № 5006а, MCZ №№ 3174; 3220, 3971ab, 3974ab, 4790ab и 4821ab из местонахождения Эльмо (Tillyard, 1925, Carpenter, 1931; 1933; 1939) и экземпляры MCZ №№ 4795 и 4798 из местонахождения Мидко (Carpenter, 1947).

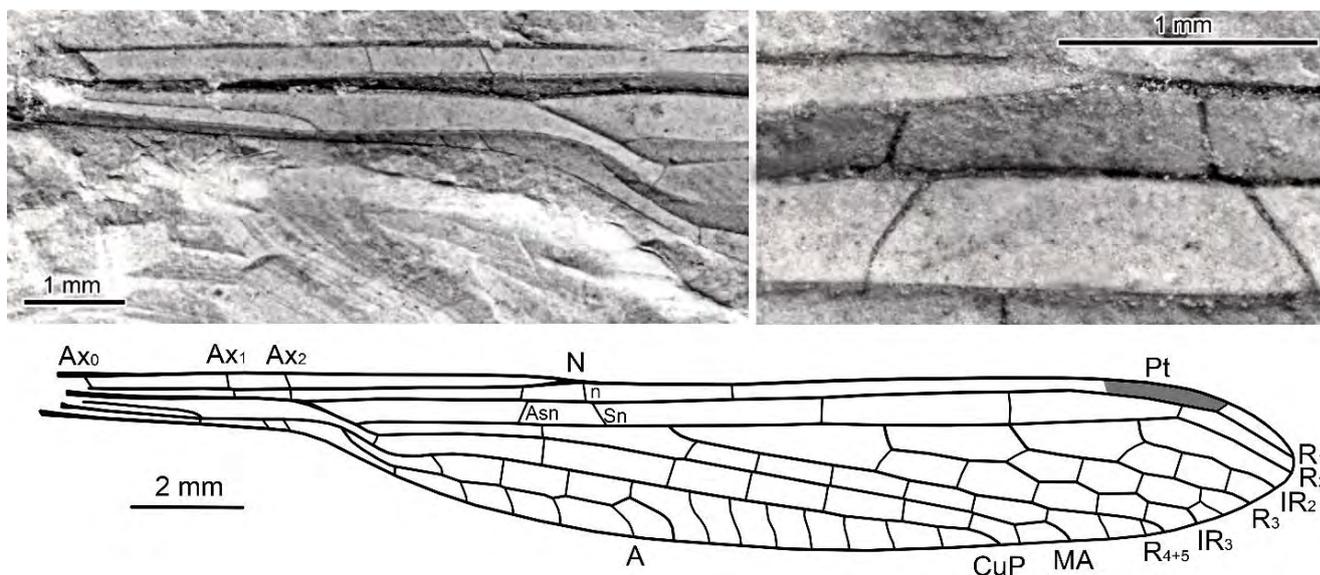


Рис. 4.36. *Kennedyya mirabilis* Tillyard, 1925; экз. MCZ № 3971, прорисовка жилкования; США, Канзас, местонахождение Эльмо, нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Веллингтон (по Tillyard, 1925; Nel et al., 2012)

Kennedyya pritykinae Nel et al., 2012

Рис. 4.37

Kennedyya pritykinae: Nel et al., 2012, p. 95, fig. 13.2.

Голотип – ПИН, № 3553/76; отпечаток базальной половины крыла прекрасной сохранности и противоотпечаток крыла без основания; местонахождение Сояна; Архангельская область, Мезенский район, правый берег р. Сояны, в 60 км от ее устья, урочище Ива-Гора; средняя пермь, казанский ярус, ивагорская свита.

Диагноз. Крыло крупное (около 40 мм). Стебелек длинный (около 1/3 длины крыла) и относительно широкий. Ax₂ заметно проксимальнее Arc. Могут присутствовать редкие вторичные Ax. С прямая. N немного проксимальнее середины крыла (46% длины крыла), без излома на переднем крае. Pn поле по ширине равно Psn. Pn и Psn жилок не менее 2. Pt очень крупная с выгнутым задним краем и слегка наклоненными проксимальным и дистальным краями. Основание IR₃ в проксимальной трети расстояния между N и Pt. Основание R₃ немного проксимальнее Pt, основание IR₂ под ее серединой. MP короткая, наклонена к основанию крыла, sq крупная, слегка изогнутая. В основании стебелька присутствует AA. Вершина A прямо под N. Поле между задним краем крыла и CuP вдвое шире полей между остальными продольными жилками. IR₂, IR₃ и A, а также дистальная часть MA слегка зигзагообразные. CuP и R₄₊₅ и R₃ прямые. Вершина CuP под проксимальной частью Pt, немного дистальнее уровня основания R₃.

Описание. Описание приведено в работе Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида.

Размеры. Длина крыла – 37,5 мм, максимальная ширина (немного проксимальнее уровня основания R₃) – 5,4 мм; узелковая ширина – 3,8 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 9,0 мм; расстояние от Arc до N – 8,3 мм; расстояние от основания крыла до N – 17,3 мм; расстояние от N до Pt – 14,0 мм; расстояние от N до вершины крыла – 20,2 мм. Птеростигма: передний край – 4,1 мм, задний край – 3,7 мм, базальный край – 0,38 мм, дистальный край – 0,55 мм.

Сравнение. См. описание *Kennedya azari*.

Распространение. Пермская система, биармийский отдел, казанский ярус, ивагорская свита; европейская часть России, Архангельская область, Мезенский район.

Материал. Голотип.

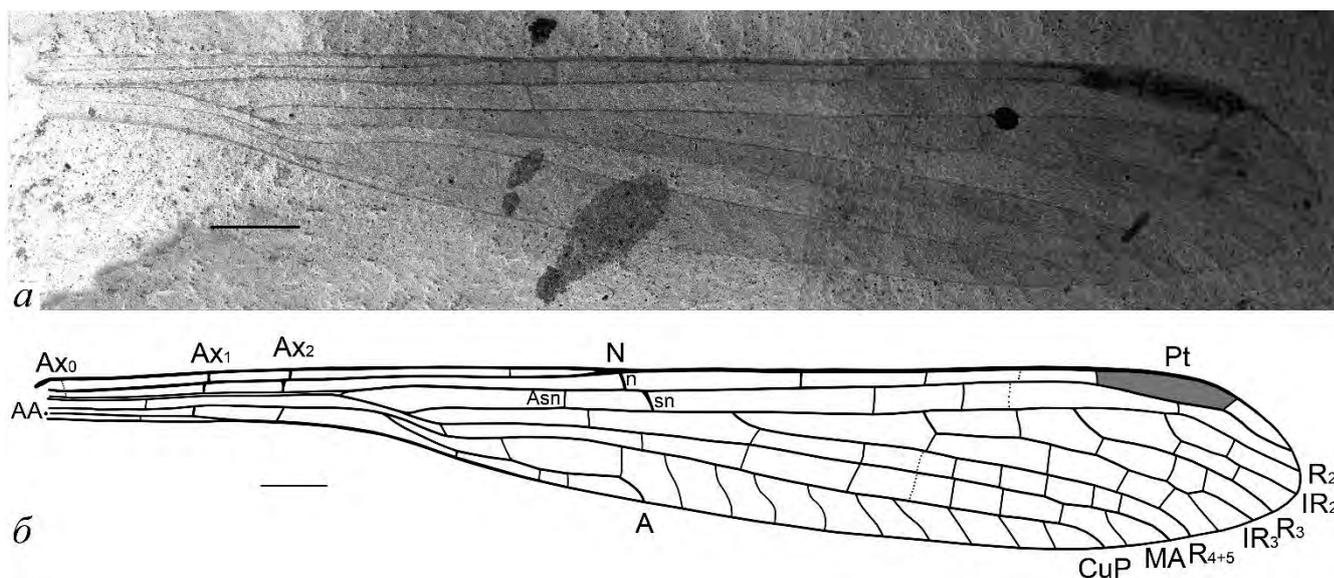


Рис. 4.37. *Kennedya pritykinae* Nel et al., 2012; голотип ПИН, № 3353/76: а – фотография; б – прорисовка остатка; Россия, Архангельская область, местонахождение Сояна, средняя пермь, казанский ярус, ивагорская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (по Nel et al., 2012)

Kennedya suchonensis Felker, 2021⁶

Рис. 4.38

Kennedya suchonensis: Фелькер, 2021б, с. 42–47, рис. 1–2.

Голотип – ПИН, № 3840/2605; отпечаток почти целого крыла без основания; местонахождение Исады, Вологодская область, Великоустюгский район, левый берег р. Сухоны, обнажение напротив деревни Исады; верхняя пермь, северодвинский ярус, путятинский горизонт, полдарсская свита, кичугская пачка.

Диагноз. Крыло крупное (около 30–35 мм). Стебелек узкий. Ax_2 на уровне основания Arg . Вторичных Ax нет. C слегка выгнутая. N немного проксимальнее середины крыла (около 45% длины крыла), без излома на переднем крае. Pn поле по ширине равно Psn . Pn жилок не менее 5, Psn жилок не менее 3. Pt крупная с параллельными передним и задним краями, вертикальным проксимальным и слегка наклоненным дистальным краями. Основание IR_3 немного проксимальнее середины расстояния между N и Pt , основание R_3 в дистальной трети того же расстояния. Основание IR_2 заметно проксимальнее Pt . MP короткая, слегка наклонена к основанию крыла, sq небольшая, по-видимому, открытая, изогнутая. Вершина A прямо под N . Поле между задним краем крыла и CuP вдвое шире полей между остальными продольными жилками. Основные продольные жилки слегка зигзагообразные в дистальной части. Вершина CuP под проксимальным краем Pt , заметно дистальнее уровня основания IR_2 .

Описание. Описание приведено в работе Фелькер (Фелькер, 2021б). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида.

Размеры. Размеры экземпляров типовой серии представлены в работе Фелькер (Фелькер, 2021б).

Сравнение. См. описание *Kennedya azari*.

Распространение. Пермская система, татарский отдел, северодвинский ярус, полдарсская свита; европейская часть России, Вологодская область, Великоустюгский район.

Материал. Помимо голотипа, паратипы ПИН, №№ 3840/1306, 3840/1699, 3840/2607, 3840/5003 из того же местонахождения.

⁶ При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

Фелькер А.С. Новые стрекозы семейства Kennedyidae (Odonata: Protozygoptera) из верхнепермских отложений Вологодской области // Палеонтол. журн. 2021б. № 4. С. 41–49. RSCI (0,76 п.л., личный вклад — 100%, импакт-фактор РИНЦ – 1,786)

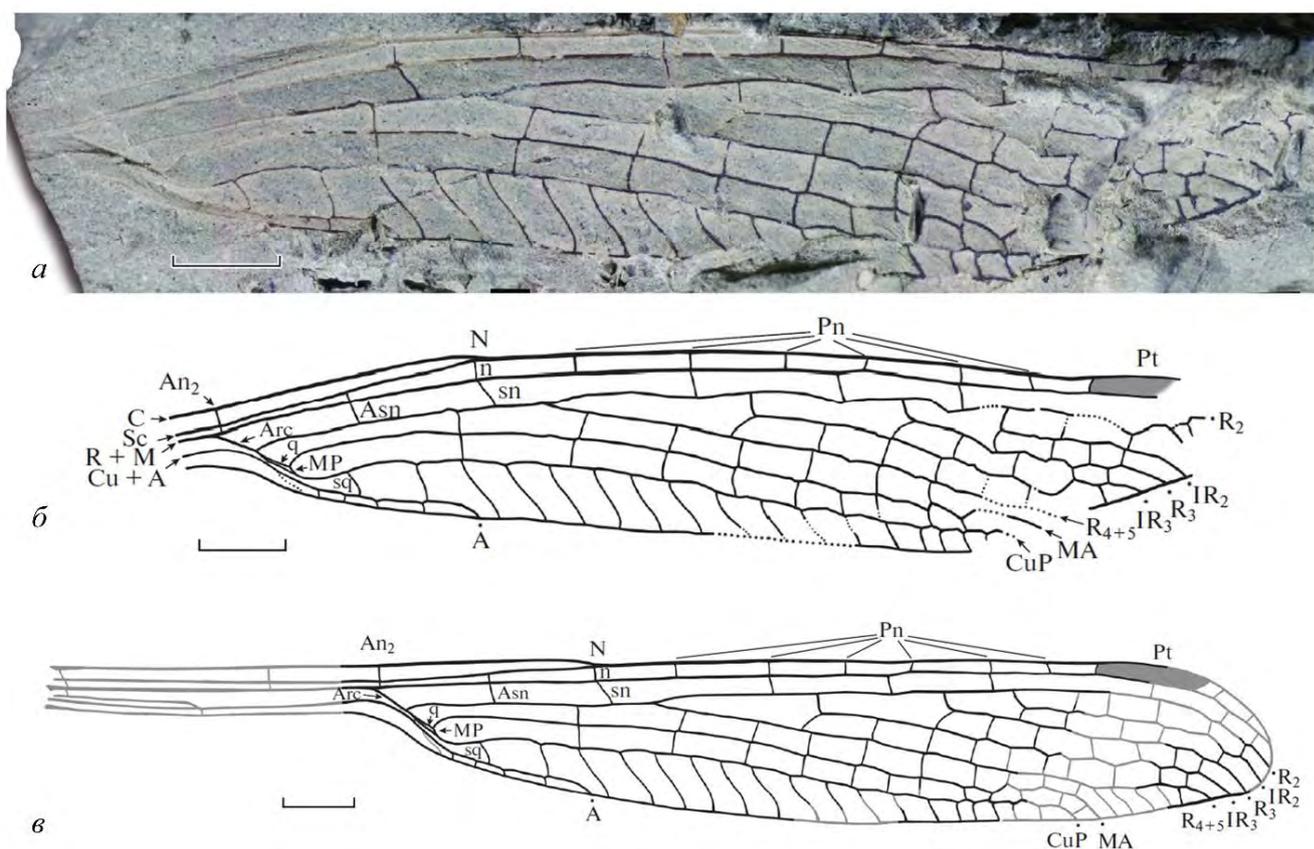


Рис. 4.38. *Kennedyya suchonensis* Felker, 2021, голотип ПИН, № 4887/144: а – фотография; б – прорисовка остатка; в – реконструированное крыло; Россия, местонахождение Исады; северодвинский ярус, полдарская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (Фелькер, 2021б)

Kennedyya tillyardi Carpenter, 1939

Рис. 4.39

Kennedyya tillyardi: Carpenter, 1939, p. 45, fig. 12; Nel et al., 2012, p. 94, fig. 12.

Голотип – MCZ №, 3970ab, отпечаток и противоотпечаток целого, по-видимому, переднего крыла со слегка деформированным задним краем; местонахождение Эльмо; Канзас, округ Дикинсон, обширные выходы известняков и алевролитов у общины Эльмо; нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Веллингтон.

Диагноз. Крыло средней длины (33 мм). Стебелек относительно широкий, средней длины (немного длиннее 1/4 крыла). Ax_2 заметно проксимальнее Arc. Вторичные Ax отсутствуют. С прямая. N немного проксимальнее середины крыла (около 44% длины), без излома на переднем крае. Pn поле вдвое шире Psn. Pn жилок не менее 3, Psn жилок не менее 2. Pt длинная, вытянутая с прямыми передним и задним краями и слегка наклоненными базальным и дистальным. Основание IR_3 на середине расстояния между N и Pt, основание R_3 в дистальной четверти того же расстояния. Основание IR_2 под проксимальной третью Pt. MP короткая, наклонена к основанию крыла, sq узкая, слегка изогнутая. В основании стебелька присутствует CuA. Вершина A немного

дистальнее N. Поле между задним краем крыла и CuP вдвое шире полей между остальными продольными жилками. IR₃ слегка зигзагообразная. Остальные продольные жилки прямые. Вершина CuP заметно проксимальнее Pt, на уровне основания R₃.

Описание. Описание приведено в работах Карпентера (Carpenter, 1939) и Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида.

Размеры. Размеры экземпляров представлены в работах Карпентера (Carpenter, 1939) и Нэля с соавторами (Nel et al., 2012).

Сравнение. См. описание *Kennedya azari*.

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, кунгурский ярус, формация Веллингтон; США, Канзас.

Материал. Помимо голотипа, экземпляр MCZ без номера (Nel et al., 2012) из того же местонахождения.

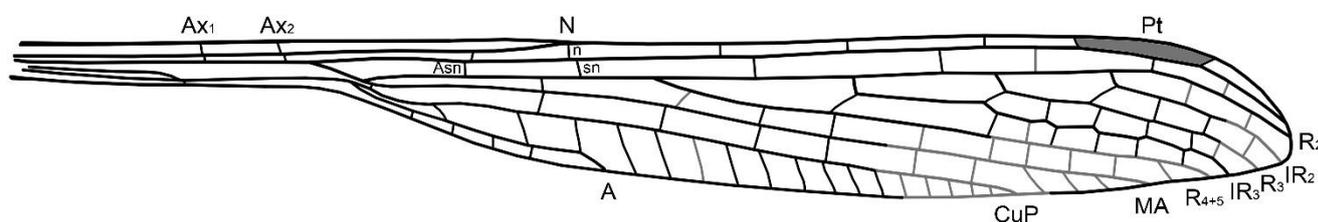


Рис. 4.39. *Kennedya tillyardi* Carpenter, 1939; голотип MCZ № 3970a,b, прорисовка жилкования; США, Канзас, местонахождение Эльмо, нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Веллингтон. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (по Carpenter, 1939; Nel et al., 2012)

Kennedya tyulkinensis Felker, 2020⁷

Рис. 4.40

Kennedya tyulkinensis: Felker, 2020b, p. 735–736, 741, fig. 2c,d, Pl. 8.3.

Голотип – ПИН, № 3474/71; отпечаток и противоотпечаток неполного деформированного крыла; местонахождение Тюлькино; правый берег р. Камы в 25 км севернее Соликамска, рядом с деревней Тюлькино, Пермский край, Соликамский район; нижняя пермь, уфимский ярус, соликамская свита.

Диагноз. Крыло небольшое (около 20 мм). С слегка выгнутой. N без излома на переднем крае. Pn поле по ширине равно Psn. Pn и Psn жилок не менее 2. Pt крупная, с прямыми передним и задним краями и наклоненными базальным и дистальным. Основание R₃ немного дистальнее

⁷ При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

Felker A.S. New damselflies of the family Kennedyidae (Odonata) from the Permian of European Russia // *Paleontol. J.* 2020b. Vol. 54. № 7. P. 734–742. WoS (0,89 п.л., личный вклад — 100%, импакт-фактор WoS – 0,33)

середины расстояния между N и Pt. Основание IR₂ немного проксимальнее Pt. IR₂ и IR₃ слегка зигзагообразные. R₃, R₄₊₅ и сохранившаяся часть MA прямые.

Описание. Описание приведено в работе Фелькер (Felker, 2020b). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида.

Размеры. Размеры экземпляров представлены в работе Фелькер (Felker, 2020b).

Сравнение. См. описание *Kennedya azari*.

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, уфимский ярус, соликамская свита, верхнесоликамская подсвита; Россия, Пермский край, Соликамский район.

Материал. Голотип.

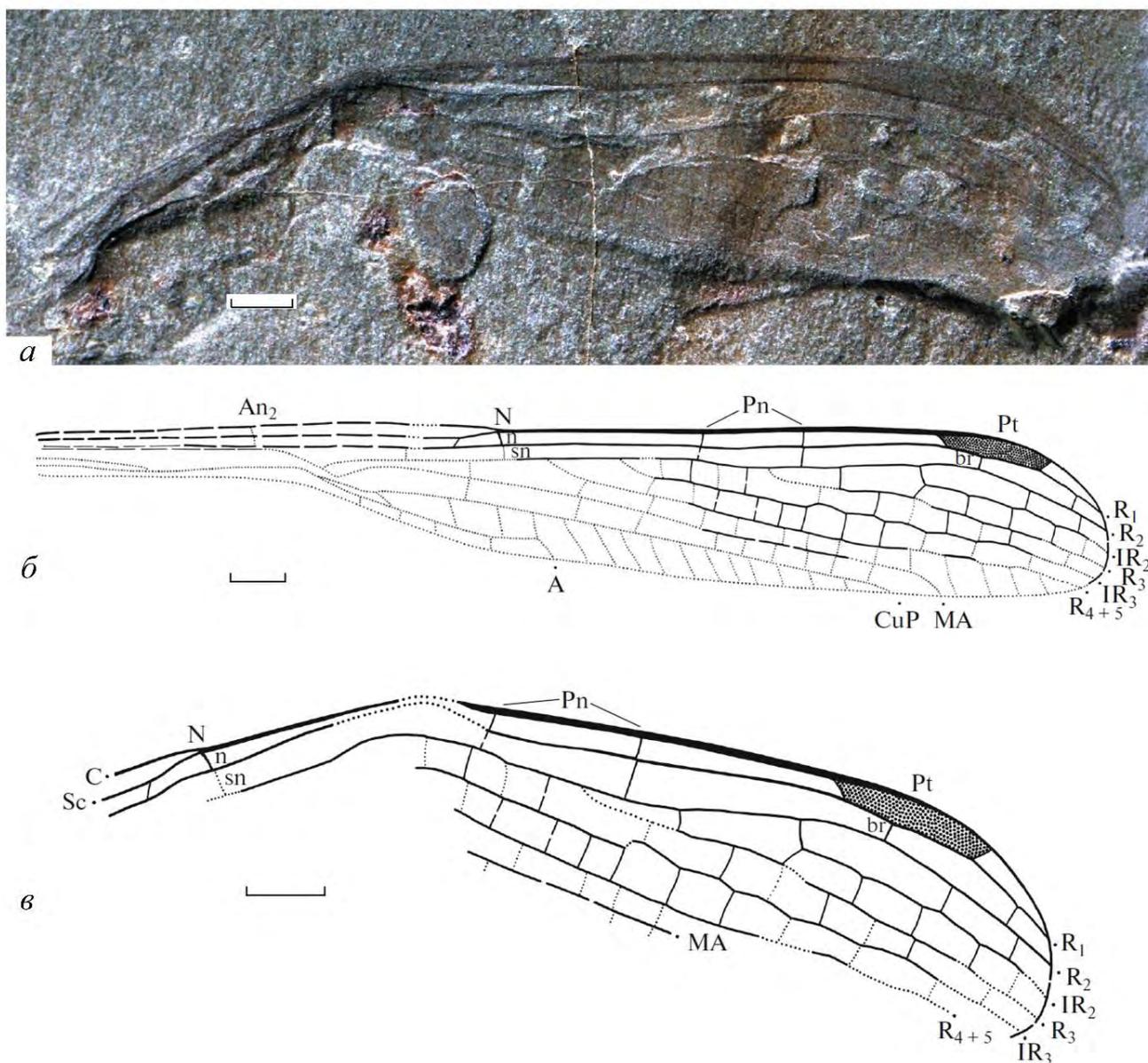


Рис. 4.40. *Kennedya tyulkinensis* Felker, 2020, голотип ПИН, № 3474/71: а – фотография; б – прорисовка остатка; в – реконструированное крыло; Пермский край, местонахождение Тюлькино; нижняя пермь, уфимский ярус, соликамская свита. Масштабный отрезок соответствует 1 мм

***Kennedya sylvensis* sp. nov.**

Табл. IV, фиг. 1, рис 4.41.

Название вида от р. Сылвы, на берегу которой находится местонахождение Чекарда.

Голотип – экз. ПИН, № 1700/453; отпечаток четырех сложенных крыльев и противоотпечаток неполного тела и крыльев; местонахождение Чекарда; Пермский край, Суксунский район, левый берег р. Сылвы, в 800 м на северо-запад от дер. Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Диагноз. Грудь крупная, анизоптероидного облика, брюшко широкое. Тазики удлиненные, голени заметно расширенные, уплощенные. Бедро равно голени по длине. Крыло средней длины (примерно 30 мм). Стебелек широкий и короткий (~ 1/4 длины крыла). Ax_2 на уровне основания Arg . Вторичных Ax нет. C слегка изогнута до N . N немного проксимальнее середины крыла (41–42%), без излома на переднем крае крыла. Pn поле по ширине равно P_{sn} . Pn 5, P_{sn} не менее 5. Pt мелкая с прямыми параллельными передним и задним краями, и слегка наклоненными проксимальным и дистальным краями. Основание IR_3 на середине расстояния между N и Pt , основание R_3 в дистальной четверти того же расстояния, основание IR_2 под проксимальной третью Pt . MP короткая, слегка наклонена к основанию крыла, sq крупная, прямая. Вершина A под N . Поле между задним краем крыла и CuP вдвое шире полей между остальными продольными жилками. IR_3 на заднем крыле и дистальная часть MA на всех крыльях слегка зигзагообразные. Остальные продольные жилки прямые. Вершина CuP немного проксимальнее основания IR_2 .

Описание. На голотипе хорошо различимы голова, грудь, передняя часть брюшка и две ноги без лапок. Тело расположено в профиль. Голова небольшая, неправильно-овальной формы. Глаза крупные, овальные, расположены в верхней части головы. Лабрум заметно выступающий, треугольный по форме. Грудь широкая и крупная, слегка округлая, ближе к анизоптероидному облику. Скошенность груди: $\angle x \sim 48^\circ$; $\angle z \sim 41^\circ$ (sensu Needham, Anthony, 1903), между зигоптероидной ($\angle x \sim 50^\circ-60^\circ$; $\angle z \sim 50^\circ-70^\circ$) и анизоптероидной ($\angle x \sim 30-40^\circ$; $\angle z \sim 20-30^\circ$; Needham, Anthony, 1903). Проторакс маленький, овальный по форме. Медиальная складка короткая, узкая. Мезоплевральный и метаплевральный швы хорошо различимы. Латеральный шов ярко выражен, проходит через всю грудь. Третий стернит груди очень узкий, прямоугольной формы.

Ноги. На голотипе хорошо видны задние ноги от тазика до середины лапки. Тазик крупный, вытянутый, вертлуг мелкий, округлый, Бедро длинное, узкое, голень широкая, по-видимому, уплощенная. Голень и бедро равны по длине. Оставшаяся часть лапки довольно длинная, отдельные сегменты визуально не различимы.

Брюшко. На противоотпечатке голотипа представлены два передних сегмента брюшка. Сегменты крупные, широкие. Латеральный шов между сегментами хорошо различимый, широкий. Поперечный шов очень узкий, хорошо виден на обоих сохранившихся сегментах. Соотношение ширины стернита к тергиту – 1:3.

Крылья. На голотипе представлены четыре сложенных крыла. На отпечатке заметно, что жилкование передних и задних крыльев практически не отличается. Костальная жилка заметно выгнута до N, передний край крыла от N до Pt прямой. Стебелек относительно короткий, неширокий. Ax₀ не видна или не сохранилась. Ax₁ расположена на середине стебелька, Ax₂ на дистальном крае стебелька, на уровне основания Arc или немного дистальнее него. Первичные Ax ярко выражены, без смещения продолжают поперечными жилками в следующем поле. Под Ax₁ поперечные жилки находятся также между R+M и Cu+A и Cu+A и задним краем крыла. N расположен слегка проксимальнее половины крыла. Нодалная жилка (n) короткая, перпендикулярная, расположена немного проксимальнее N. Субнодалная жилка (sn) слегка наклоненная, находится прямо под N. Asn слегка наклоненная или перпендикулярная, немного смещена в дистальном направлении относительно короткой поперечной жилки между Sc и R₁ на интервале от Arc до N. Asn расположена на середине расстояния от Arc до N. Пять Pn поперечных жилок чередуются с пятью Psn. Pn и Psn короткие, вертикальные. Psn поле по ширине равно Pn. Pt маленькая, с параллельными передним и задним и наклоненными проксимальным и дистальным краями, в длину равна одной нижележащей ячейке. Под серединой Pt расположена короткая вертикальная Ptbr. Ответвление Rs от R₂ происходит дистальнее уровня N. Основание R₄₊₅ находится в проксимальной четверти расстояния между N и Pt, основание IR₃ на середине того же расстояния, основание R₃ в дистальной трети этого расстояния, основание IR₂ под проксимальным краем Pt. Расстояние между основаниями R₄₊₅ и IR₃ немного больше расстояния между основаниями остальных Rs. Между основаниями R₄₊₅ и IR₃ присутствует поперечная жилка. Дистальная часть MA и IR₃ на, по-видимому, задних крыльях слегка зигзагообразные.

Arc расположен немного дистальнее середины расстояния от основания крыла до N. Arc длинный, вдвое длиннее переднего края q. Субдискоидальная ячейка (sq) небольшая, прямая, по форме треугольная. MP короткая, слегка наклоненная к основанию крыла. A прямая, ее вершина расположена прямо под N. CuP прямая, относительно длинная, ее вершина расположена заметно дистальнее середины крыла, на середине расстояния между основанием R₃ и Pt. MA длинная, выходит на край крыла под проксимальным краем Pt. Вершина R₄₊₅ расположена под дистальным краем Pt, вершины остальных продольных жилок находятся дистальнее Pt. Между вершинами A и CuP на переднем крыле не менее 14 ячеек, на заднем – 11 ячеек, между CuP и MA – 1 ячейка, MA и R₄₊₅ – 2 ячейки, между R₄₊₅ и IR₃ – 1 ячейка, между IR₃ и R₃ – 2 ячейки.

Размеры. Голова: 2,4 X 1,9 мм. Глаза: 1,8 X 1,2 мм; лабрум: 0,5 X 0,8 мм.

Грудь. 5,8 X 5,4 мм. Длина представленной на отпечатке части мезоплеврального шва – 4,9 мм; латерального шва – 5,7 мм; метаплеврального шва – 3,2 мм.

Ноги. Тазик: 1,2 X 0,9 мм; вертлуг: 0,7 x 0,7 мм; бедро: 2,9 X 0,5 мм; голень: 3,5 X 1,0 мм; представленная на отпечатке часть лапки: 1,9 X 0,5 мм.

Первое переднее крыло. Длина крыла – 27,0 мм; узелковая ширина – 3,5 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 5,7 мм; расстояние от Arc до N – 5,4 мм; расстояние от основания крыла до N – 11,1 мм; расстояние от N до Pt – 12,1 мм; расстояние от N до вершины крыла – 15,9 мм. Птеростигма: передний край – 2,0 мм, задний край – 1,4 мм, базальный край – 0,39 мм, дистальный край – 0,49 мм.

Второе переднее крыло. Длина крыла – 27,7 мм, максимальная ширина (немного проксимальнее уровня основания R₃) – 5,2 мм; узелковая ширина – 3,6 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 5,8 мм; расстояние от Arc до N – 6,1 мм; расстояние от основания крыла до N – 11,9 мм; расстояние от N до Pt – 12,0 мм; расстояние от N до вершины крыла – 15,8 мм. Птеростигма: передний край – 2,1 мм, задний край – 1,6 мм, базальный край – 0,34 мм, дистальный край – 0,50 мм.

Первое заднее крыло. Длина крыла – 25,9 мм, максимальная ширина (немного проксимальнее уровня основания R₃) – 4,6 мм; узелковая ширина – 3,7 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 5,5 мм; расстояние от Arc до N – 5,5 мм; расстояние от основания крыла до N – 10,8 мм; расстояние от N до Pt – 11,7 мм; расстояние от N до вершины крыла – 15,1 мм. Птеростигма: передний край – 1,9 мм, задний край – 1,4 мм, базальный край – 0,36 мм, дистальный край – 0,39 мм.

Второе заднее крыло. Длина крыла – 25,8 мм, максимальная ширина – 4,5 мм; узелковая ширина – 3,4 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 5,6 мм; расстояние от Arc до N – 5,3 мм; расстояние от основания крыла до N – 10,9 мм; расстояние от N до Pt – 11,3 мм; расстояние от N до вершины крыла – 14,9 мм. Птеростигма: передний край – 1,8 мм, задний край – 1,3 мм, базальный край – 0,36 мм, дистальный край – 0,37 мм.

Брюшко. Длина представленной части – 7,6 мм, ширина от 2,6 до 3,1 мм.

Сравнение. От *K. volatica* sp. nov., *K. gracilis* и *K. ivensis* отличается более крупной и округлой грудью. Только от *K. volatica* sp. nov. отличается немного меньшими углами груди, а также расширенными и, по-видимому, уплощенными бедрами, но схож с этим видом длинными тазиками. Подробное сравнение жилкования крыльев см. в описании *K. azari*.

Замечания. Помимо крыльев на голотипе присутствуют голова, грудь, часть брюшка и две нецелые ноги. Примечательно, что грудь довольно крупная, округлой формы, имеет более

анизоптероидный облик, что сближает новый вид с протозигоптерами семейства Permagnionidae (*Permolestes obscurus* sp. nov., *Epilestes rasnitsyni*). Другой важной особенностью морфологии *K. sylvensis* sp. nov. является необычное строение ноги: довольно длинный и вытянутый тазик, очень широкая и плоская голень при небольшой ширине бедра. К сожалению, лапка сохранилась не полностью, поэтому установить количество ее сегментов невозможно. Этот признак является диагностическим для позднепалеозойских – мезозойских стрекозообразных. Так у архизигоптер протомирмедлеонтид достоверно установлено наличие трех сегментов в лапке, а у пермагрионид – четырех (Nel et al., 2012; Huang et al., 2010).

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита; европейская часть России, Пермский край, Суксунский район.

Материал. Помимо голотипа, экз. ПИН, № 1700/465 из того же местонахождения.

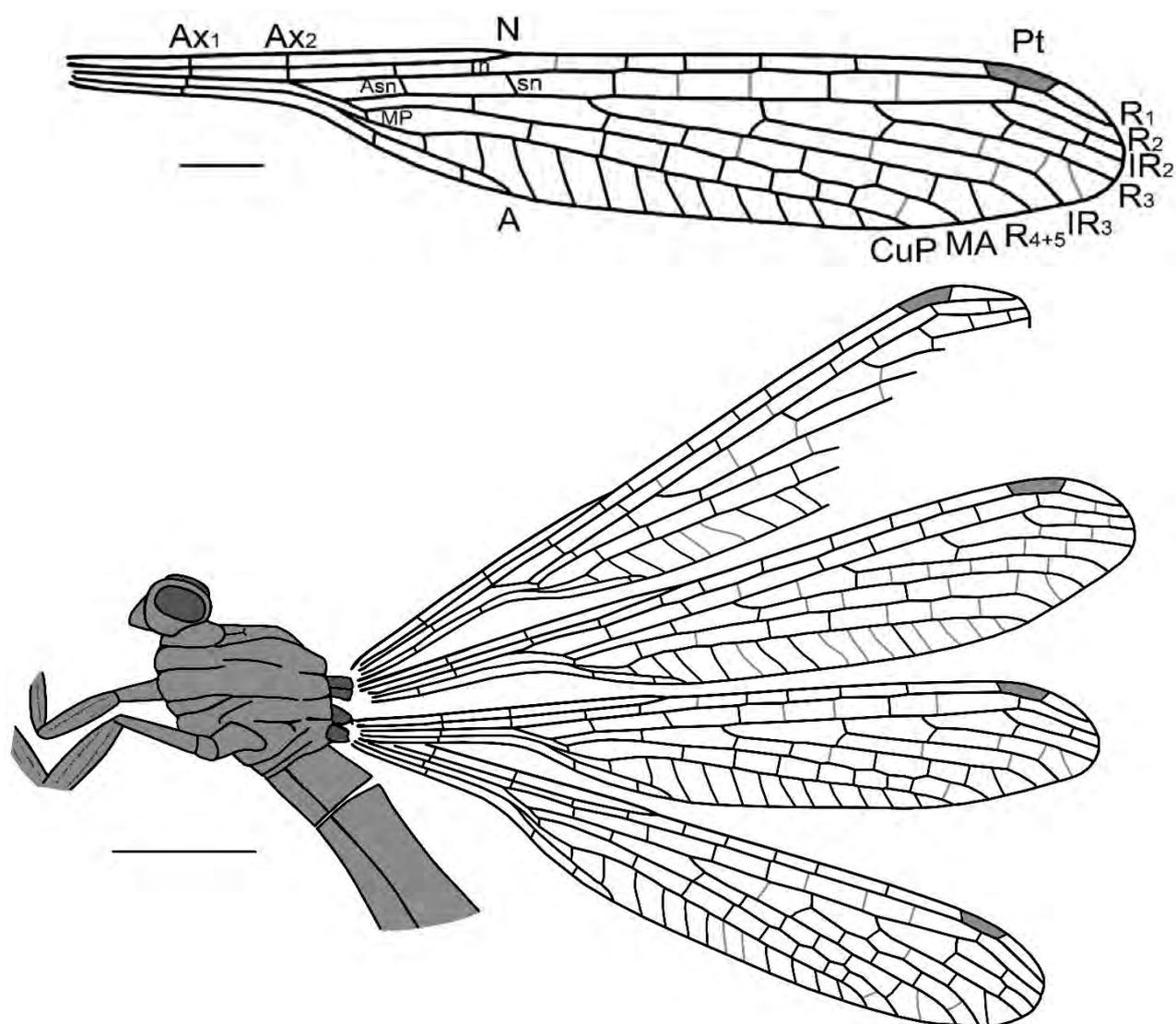


Рис. 4.41. *Kennedyya sylvensis* sp. nov, голотип ПИН, № 1700/453, реконструкция жилкования крыла (масштабный отрезок соответствует 2 мм) и тела (масштабный отрезок соответствует 5 мм); Пермский край, местонахождение Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита

***Kennedya volatica* sp. nov.**

Табл. IV, фиг. 2–3, рис 4.42

Название вида от латинского «volaticus» – летающий, порхающий.

Голотип – экз. ПИН, № 1700/3252; отпечаток и противоотпечаток тела без задней части брюшка и четырех сложенных крыльев без вершины; местонахождение Чекарда; Пермский край, Суксунский район, левый берег р. Сылвы, в 800 м на северо-запад от дер. Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Диагноз. Грудь небольшая, зигоптероидного облика, брюшко широкое. Тазики удлиненные, голени уже бедер, но равны по длине. Крыло небольшое (около 20 мм). Стебелек длинный и узкий (~ 1/3 длины крыла). Ax_2 на уровне основания Agc . Вторичных Ax нет. С слегка изогнута до N . N немного проксимальнее середины крыла (40–42%), без излома на переднем крае крыла. Pn поле вдвое шире Psn . Pn жилок 3, Psn жилок 4. Pt средней длины, с заметно выгнутым задним краем и слегка наклоненными проксимальным и дистальным краями. Основание IR_3 заметно дистальнее середины расстояния между N и Pt . Основание R_3 немного проксимальнее Pt , основание IR_2 под серединой Pt . В основании стебелька короткая A_2 . MP короткая и вертикальная, sq крупная, прямая. Вершина A под N или проксимальнее него. Поле между задним краем крыла и CuP в полтора раза шире полей между остальными продольными жилками. Дистальная часть IR_3 слегка зигзагообразная. Остальные продольные жилки прямые. Вершина CuP под Pt .

Описание. На голотипе представлены голова, грудь, ноги и неполное брюшко. Голова расположена в полупрофиль, довольно крупная, округлой формы. Глаза крупные, овальные, расположены в верхней части головы. Лабрум практически не выражен. Мандибулы треугольные, крупные и заостренные. Грудь небольшая, вытянутая, более близкого к зигоптерам облика, на отпечатке представлена в профиль. Скошенность груди: $\angle x \sim 51^\circ$; $\angle z \sim 42^\circ$ (sensu Needham, Anthony, 1903). Проторакс небольшой, округлый. Медиальная складка длинная, узкая, хорошо различимая. Мезоплевральный и метаплевральный швы заметные, видны не по всей длине груди. Латеральный шов ярко выраженный, относительно широкий, проходит через всю грудь. Третий стернит груди узкий, прямоугольный.

Ноги. На голотипе полностью представлена только задняя левая нога. Тазик крупный, удлиненный, вертлуг овальный, Бедро и голень вытянутые и узкие, равны по длине. Бедро вдвое шире голени. Лапка небольшая, в длину равна половине голени. В ней различимы три сегмента, тарсальные коготки не сохранились или не видны.

Брюшко. На голотипе видны четыре передних сегмента брюшка (три целых и небольшая часть четвертого). Сегменты длинные, неширокие. Латеральный шов между сегментами хорошо

различимый, широкий. Поперечный шов довольно узкий, хорошо различим на всех представленных сегментах. Видимое соотношение ширины стернита к тергиту – 1:5.

Крылья. На голотипе представлены четыре сложенных крыла от основания до середины Pt. По-видимому, жилкование передних и задних крыльев практически не отличается. Костальная жилка слегка выгнута, передний край крыла прямой. Стебелек длинный и узкий. Ax_0 короткая, почти вертикальная, находится в базальной части стебелька. В одном (на передних) и двух (на задних) нижележащих полях продолжается без смещения поперечными жилками. Ax_1 расположена на середине стебелька или немного проксимальнее нее, Ax_2 на дистальном крае стебелька, на уровне основания Arc. N находится немного проксимальнее середины крыла, с короткими вертикальными p и sp, несмещенными относительно его уровня. Asn вертикальная, без смещения продолжается с короткой поперечной жилкой вышележащего поля. Asn находится на середине расстояния от Arc до N. Три Pn поперечные жилки чередуются с тремя Psn (на паратипе: с четырьмя Psn). Pn и Psn короткие, вертикальные. Psn вдвое шире Pn на расстояние от N до Pt. Pt относительно крупная, вытянутая, расширенная в середине, в ширину равная двум нижележащим ячейкам. Под серединой Pt расположена короткая слегка наклоненная Ptbr. Ответвление Rs от R_2 происходит заметно дистальнее уровня N. Основание R_{4+5} находится в проксимальной четверти расстояния между N и Pt, основание IR_3 в дистальной трети того же расстояния, основание R_3 немного проксимальнее Pt, основание IR_2 под серединой Pt. Расстояния между основаниями Rs уменьшаются по направлению от N к вершине крыла. Между основаниями R_{4+5} и IR_3 присутствует поперечная жилка. IR_3 слегка зигзагообразная.

Arc расположен дистальнее середины расстояния от основания крыла до N. Arc длинный, вдвое длиннее переднего края q. Субдискоидальная ячейка (sq) небольшая, слегка изогнута в проксимальной части, по форме треугольная. MP короткая, вертикальная. A прямая, ее вершина расположена заметно проксимальнее N, находится на середине расстояния между Asn и N. CuP прямая, ее вершина расположена заметно дистальнее середины крыла, под Pt (на паратипе: немного проксимальнее Pt). На голотипе вершины крыльев не сохранились. На паратипе: MA выходит на край крыла под проксимальной третью Pt. Вершина R_{4+5} расположена под серединой Pt, вершины остальных продольных жилок находятся дистальнее Pt. Между вершинами A и CuP на голотипе 11 ячеек, на паратипе – от 8 до 10 ячеек. Установить количество ячеек между вершинами остальных продольных жилок на голотипе невозможно, т.к. дистальные части крыльев не сохранились. На паратипе между CuP и MA на паратипе – 2 ячейки, MA и R_{4+5} – 1 ячейка, между R_{4+5} и IR_3 – 2 ячейки.

Размеры. Голотип. Голова: 1,6 X 1,5 мм. Глаза: 1,5 X 0,8 мм.

Грудь. 3,5 X 3,4 мм. Длина представленной на отпечатке части мезоплеврального шва – 1,8 мм; латерального шва – 3,3 мм; метаплеврального шва – 1,5 мм.

Ноги. Тазик: 1,3 X 0,3 мм; вертлуг: 0,4 x 0,3 мм; бедро: 1,6 X 0,3 мм; голень: 1,4 X 0,2 мм; лапка: 0,8 X 0,14 мм.

Переднее крыло. Длина остатка – 15,9 мм; максимальная ширина (на уровне основания IR₃) – 3,3 мм; узелковая ширина – 2,3 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 4,1 мм; расстояние от Arc до N – 3,8 мм; расстояние от основания крыла до N – 7,9 мм; расстояние от N до Pt – 6,0 мм; длина базального края Pt – 0,21 мм.

Заднее крыло. Длина остатка – 15,7 мм; максимальная ширина – 3,1 мм; узелковая ширина – 2,4 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 4,4 мм; расстояние от Arc до N – 3,6 мм; расстояние от основания крыла до N – 8,0 мм; расстояние от N до Pt – 5,7 мм; длина базального края Pt – 0,19 мм.

Брюшко. Длина представленной части – 11,1 мм, ширина от 1,2 до 1,4 мм.

Паратип. Голова: 2,2 X 2,2 мм. Глаза: 1,7 X 0,8 мм. Грудь. 3,9 X 3,5 мм.

Первое переднее крыло. Длина крыла – 20,1 мм, максимальная ширина (на уровне основания IR₃) – 3,3 мм; узелковая ширина – 2,2 мм; расстояние от основания крыла до N – 8,4 мм; расстояние от N до Pt – 8,2 мм; расстояние от N до вершины крыла – 11,7 мм. Птеростигма: передний край – 2,1 мм, задний край – 1,8 мм, базальный край – 0,32 мм, дистальный край – 0,17 мм.

Второе переднее крыло. Длина крыла – 19,9 мм, максимальная ширина – 3,2 мм; узелковая ширина – 2,2 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 4,8 мм; расстояние от Arc до N – 3,5 мм; расстояние от основания крыла до N – 8,3 мм; расстояние от N до Pt – 8,0 мм; расстояние от N до вершины крыла – 11,6 мм. Птеростигма: передний край – 1,8 мм, задний край – 1,6 мм, базальный край – 0,23 мм, дистальный край – 0,18 мм.

Заднее крыло. Длина крыла – 19,3 мм, максимальная ширина – 3,2 мм; узелковая ширина – 2,0 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 5,2 мм; расстояние от Arc до N – 2,8 мм; расстояние от основания крыла до N – 8,0 мм; расстояние от N до Pt – 7,4 мм; расстояние от N до вершины крыла – 11,3 мм. Птеростигма: передний край – 2,0 мм, задний край – 1,8 мм, базальный край – 0,25 мм, дистальный край – 0,18 мм.

Сравнение. См. описания *K. azari* и *K. sylvensis* sp. nov.

Замечания. На голотипе сохранилась нога, на которой различимы три сегмента лапки (признак архизигоптер). Так же, как и у *K. sylvensis* sp. nov. у *K. volatica* sp. nov. присутствует заметно вытянутый тазик. В отличие от указанного вида голень у *K. volatica* sp. nov. узкая и неуплощенная. На всех экземплярах типовой серии присутствует сохранившаяся грудь. По

своему виду она длинная и вытянутая, имеет близкий к зигоптерам облик, что также подтверждается довольно крупными углами скошенности $\angle x \sim 51^\circ$; $\angle z \sim 42^\circ$. Для зигоптер разных семейств эти значения немного варьируются (от $\angle x, z \sim 50^\circ$ у *Epallaginae* до $\angle x \sim 60^\circ$; $\angle z \sim 70^\circ$ у *Agrioninae*).

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита; европейская часть России, Пермский край, Суксунский район.

Материал. Помимо голотипа: паратип ПИН, № 1700/464 и экз ПИН, №№ 1700/452, 1700/460, 1700/471, 1700/472 из того же местонахождения.

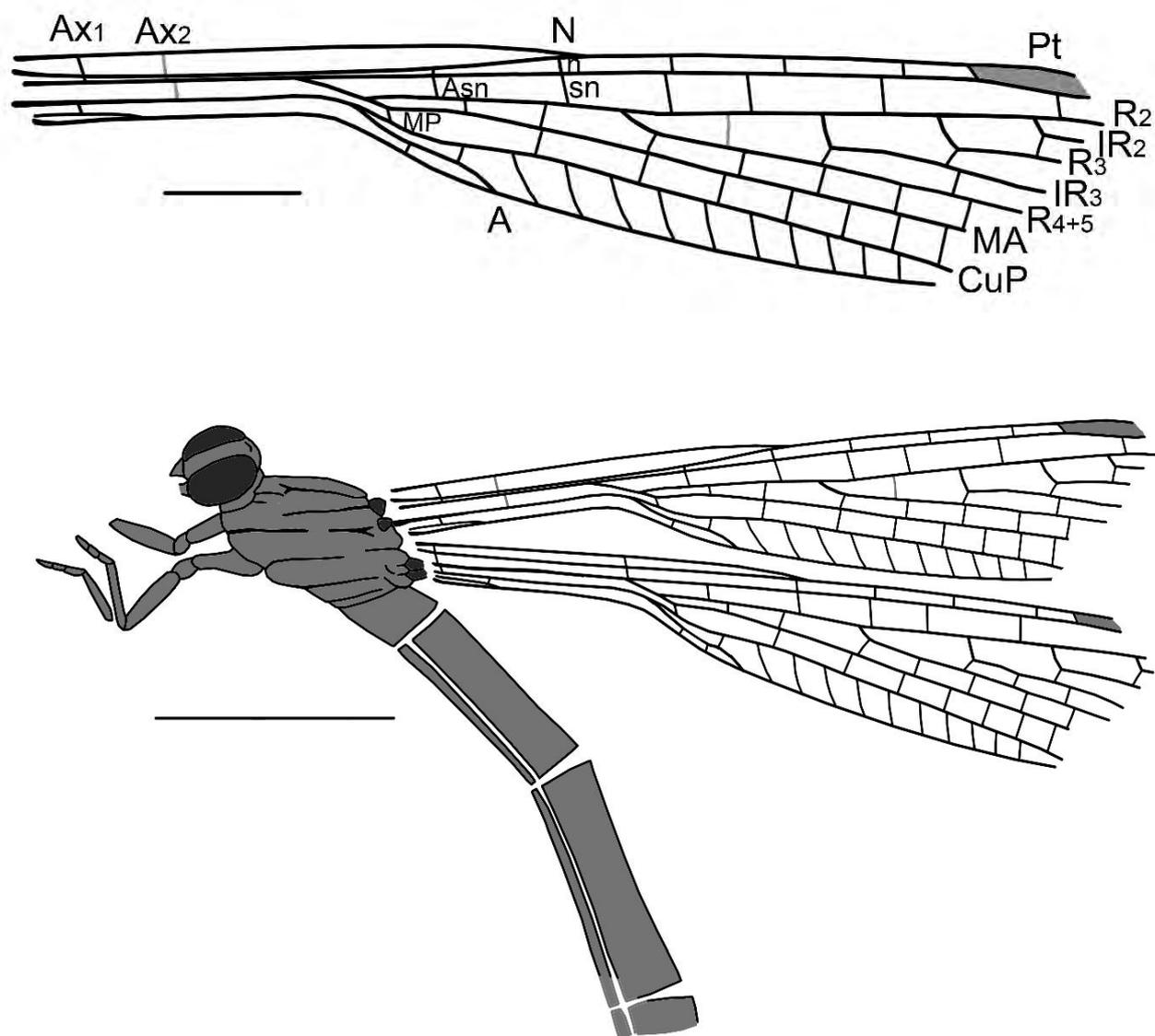


Рис. 4.42. *Kennedyya volatica* sp. nov, голотип ПИН, № 1700/3252, реконструкция жилкования крыла (масштабный отрезок соответствует 2 мм) и тела (масштабный отрезок соответствует 5 мм); Пермский край, местонахождение Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита

Род *Opter* Sellards, 1909

Opter (Megasecoptera): Sellards, 1909, p. 151,155;

(Protorthoptera/Protoblattoidea inc. sed.): Handlirsch, 1922, p. 96;

Opter (Odonata): Tillyard, 1925, p. 72, 73; Zessin, 2008, p. 27; Nel et al., 1999c, p. 94; Nel et al., 2012, p. 94.

Типовой вид – *Opter brongniartii* Sellards, 1909; кунгурские отложения США.

Диагноз. Отпечаток представлен фрагментом крыла на уровне узелка. Переход от стебелька к крыловой пластинке плавный. Коста прямая, без излома на уровне N. N без видимой п и с вертикальной sp, расположенной прямо под ним. Ax₂ слегка наклонена к основанию крыла, без видимого продолжения в вышележащем поле. Arc короткий, слегка дистальнее Asp.

Сравнение. См. описание р. *Kennedya*.

Видовой состав. Один вид *Opter brongniartii* Sellards, 1909 из кунгурских отложений местонахождения Эльмо (США, Канзас).

Замечания. Моновидовой род описан по единственному небольшому фрагменту крыла плохой сохранности. В настоящее время голотип утрачен, а рисунок не позволяет не только оценить обоснованность родового статуса, но и отнесение остатка к тому или иному семейству. Имеет такие сохранившиеся диагностические признаки: небольшие размеры, заметный стебелек, присутствие Arc и sq, относительно длинная A (Tillyard, 1925). Исходя из этого, остаток, вероятно, относится к семейству Kennedyidae. В связи с этим никакие таксономические действия с р. *Opter* не производятся, он условно остается в составе Kennedyidae, как это принято в литературных источниках (Nel et al., 2012).

Распространение. Нижняя пермь США.

Opter brongniartii Sellards, 1909

Рис 4.43

Opter brongniartii (Megasecoptera): Sellards, 1909, p. 151,155, fig. 7;

Opter brongniartii (Protorthoptera/Protoblattoidea inc. sed.): Handlirsch, 1922, p. 96;

Opter brongniartii (Odonata): Tillyard, 1925, p. 72, 73; Zessin, 2008, p. 27, abb. 96; Nel et al., 1999c, p. 94; Nel et al., 2012, p. 94.

Голотип – № 1286 (колл. Сэлларда); отпечаток небольшого фрагмента крыла; местонахождение Эльмо, Канзас, округ Дикинсон, обширные выходы известняков и алевролитов у общины Эльмо; нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Веллингтон.

Диагноз. Как для рода.

Описание. Описание приведено в работе Тильярда (Tillyard, 1925). Основные признаки перечислены выше.

Размеры. Размеры экземпляров типовой серии даны в работе Тильярда (Tillyard, 1925).

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, кунгурский ярус, формация Веллингтон; США, Канзас.

Материал. Голотип.

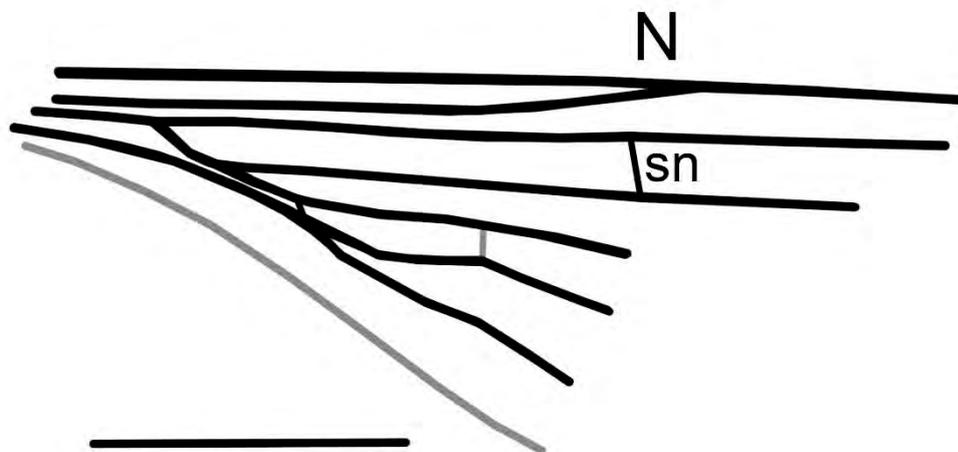


Рис. 4.43. *Opter brongniartii*; голотип № 1286 (колл. Сэлларда), прорисовка остатка (по Zessin, 2008); США, Канзас, местонахождение Эльмо, нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Веллингтон. Масштабный отрезок соответствует 2 мм

СЕМЕЙСТВО PROGONEURIDAE fam. nov.

Kennedyidae: Carpenter, 1931, p. 119–122; Carpenter, 1933, p. 418–419; Carpenter, 1939, p. 47–48; Carpenter, 1947, p. 50–52; Zessin, 2008, p. 26–27; Nel et al., 2012, p. 96–99, 101; Felker, 2020b, p. 737–741; Фелькер, 2021а, с. 55–57.

Типовой род – *Progoneura* Carpenter, 1931; нижняя пермь Северной Америки.

Диагноз. Небольшие крылья до 23 мм в длину. Стебелек узкий, длинный. Редкие вторичные антенодальные жилки. МР короткая, вертикальная или слегка наклоненная. Общий стебель А+Cu – сильно изогнут на уровне Arg. А заметно укорочена, в некоторых случаях до состояния поперечной. Вершина А всегда проксимальнее уровня N. Sq небольшая или отсутствует. CuP укорочена. Вершина CuP на середине крыла, немного дистальнее N. Одна ярко выраженная Asp с продолжением в вышележащем поле. N между проксимальной третью и серединой крыла (34–44%); n и sn перпендикулярные. Pn жилок не более 4, Psn – не более 4. Pt мелкая или средняя. Одна Ptbr. За Pt нет Pn и Psn жилок. Psn поле заметно расширено. Основание R₄₊₅ заметно дистальнее N. Основания Rs примерно на одинаковом расстоянии друг от друга. Нет дополнительных ячеек и жилок. Между вершинами продольных жилок по 1–4 ячейки. Жилкование очень разреженное. Задний край крыла визуально сжат.

Сравнение. От большинства семейств за исключением Kalkanoneuridae (для которого этот признак не известен из-за неполной сохранности материала) новое семейство отличается более базальным положением N. Гораздо меньшими размерами крыла, более компактной его формой и разреженным жилкованием отличается от Permerpallagidae, Bechlyidae и Kennedyidae, заметно большими размерами крыла отличается от Batkeniidae. По выраженности и форме стебелька (узкий и длинный) Progoneuridae fam. nov. наиболее похоже на сем. Batkeniidae. По возможности присутствия редких вторичных Ax новое семейство схоже с Kennedyidae и Bechlyidae. Progoneuridae fam. nov. отличается от Bechlyidae и Permerpallagidae редуцированной A и укороченными продольными жилками. От Batkeniidae и Engellestidae fam. nov. отличается более дистальным положением оснований и меньшей длиной Rs, короткой MA, меньшим количеством Pn и Psn и более мелкой Pt, только от Batkeniidae отличается более широкими полями между продольными жилками заднего края крыла, одной поперечной жилкой на интервале от Asn до N и под Pt. Только от Engellestidae fam. nov. отличается более проксимальным положением Ax, присутствием отдельных продольных A и CuP, а также более длинным общим стеблем Cu+A. От семейства Oboraneuridae отличается укороченными MA и CuP, от Luiseidae – меньшим количеством антеннодальных жилок и коротким Arc, от семейства Kalkanoneuridae – компактной Pt, прямым передним краем крыла, более длинными кубитальными и медиальными жилками. Отсутствием дополнительных интеркалярных жилок между секторами Rs, дополнительных жилок между основаниями Rs и вершинами продольных жилок, а также более разреженным поперечным жилкованием новое семейство отличается от Voltzialestidae, Moltenagrionidae и Protomyrmeleontidae.

Состав. Четыре рода из пермских отложений Северной Америки и Евразии: р. *Progoneura* из нижней перми США и средней перми европейской части России (Кировская область); р. *Azaroneura* из нижней перми европейской части России (Пермский край); р. *Progophlebia* из верхней перми европейской части России (Оренбургская область) и *Issadoneura* из верхней перми – нижнего триаса России (Вологодская и Кемеровская области).

Распространение. Нижняя пермь – нижний триас северной Америки и Евразии.

Род *Progoneura* Carpenter, 1931

Progoneura: Carpenter, 1931, p. 119–122; Carpenter, 1933, p. 418–419; Carpenter, 1939, p. 47–48; Carpenter, 1947, p. 50–52; Nel et al., 2012, p. 96–98; Felker, 2020b, p. 740–741; Фелькер, 2021a, с. 55–57.

Типовой вид – *Progoneura minuta* Carpenter, 1931; кунгурские отложения США.

Диагноз. Крыло небольшое (не более 13–19 мм), узкое. Плавный переход от стебелька к остальной части крыла. Ax₁ и Ax₂ проксимальнее Arc. Могут присутствовать вторичные Ax. Asn 1. Arc короткий. Расстояние между Arc и Asn вдвое меньше или равно расстоянию между Asn и

N. N немного проксимальнее половины (41–44% длины), n и sn вертикальные, могут быть слегка дистально смещены относительно N (отсутствует на нескольких экз. *Progoneura minuta* Carpenter, 1931). Pn 2 или 3, Psn 2. Psn поле в несколько раз шире Pn. Pt маленькая, с параллельными краями. Под Pt только одна поперечная жилка. Одинаковые расстояния между основаниями Rs. Общий стебель A+Cu – сильно изогнут до разветвления этих жилок. МР укороченная, вертикальная. А заметно укорочена, но не редуцирована до состояния поперечной. Вершина А расположена заметно проксимальнее N. CuP укорочена, ее вершина на уровне основания R₄₊₅ или немного дистальнее него. Поле между CuP и задним краем крыла расширено. Основные продольные жилки прямые. Между вершинами продольных жилок по 1–2 ячейки.

Сравнение. См. описание *Issadoneura* gen. nov.

Видовой состав. 6 видов из нижней-средней перми США и России.

Вид	Местонахождение	Возраст	Автор
<i>P. grimaldii</i>	Эльмо (США, Канзас)	P ₁ (кунгурский)	Nel et al., 2012
<i>P. kityakensis</i>	Б. Китяк (Россия, Кировская область)	P ₂ (казанский)	Felker, 2020b
<i>P. minuta</i>	Мидко (США, Оклахома, Канзас)	P ₁ (кунгурский)	Carpenter, 1931
<i>P. nobilis</i>	Мидко (США, Оклахома)	P ₁ (кунгурский)	Carpenter, 1947
<i>P. reducta</i>	Эльмо (США, Канзас)	P ₁ (кунгурский)	Carpenter, 1939
<i>P. venula</i>	Мидко (США, Оклахома)	P ₁ (кунгурский)	Carpenter, 1947

Таблица IV. Видовой состав рода *Progoneura*

Распространение. Нижняя пермь Северной Америки, нижняя-средняя пермь европейской части России.

Progoneura grimaldii Nel et al., 2012

Рис 4.44

Progoneura grimaldii: Nel et al., 2012, p. 97–98, fig. 14.5.

Голотип – УРМ 204–203; отпечаток нецелого крыла; местонахождение Мидко; США, Оклахома, округ Нобл, обширные обнажения известняков в окрестностях г. Перри; нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Веллингтон.

Диагноз. Крыло мелкое (~ 17 мм) и узкое. Стебелек относительно широкий. Ax₂ немного проксимальнее основания Arc. Вторичные Ax отсутствуют. С прямая. Asp немного проксимальнее середины расстояния между Arc и N. N без излома на переднем крае, слегка наклоненная n прямо под ним, вертикальная sn немного смещена в дистальном направлении. Pn поле вдвое шире Psn. Pn и Psn жилок 2, они смещены друг относительно друга. Pt небольшая, с прямыми параллельными передним и задним краями. Основание IR₃ немного дистальнее середины расстояния между N и Pt. МР короткая, вертикальная, sq длинная, треугольная. Вершина А в проксимальной трети расстояния между Arc и N. Вершина CuP немного

проксимальнее середины крыла, на уровне основания R_{4+5} . Вершина MA на уровне основания IR_3 . Основные сохранившиеся продольные жилки прямые.

Описание. Описание приведено в работе Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида.

Размеры. Размеры голотипа представлены в работе Нэля с соавторами (Nel et al., 2012).

Сравнение. По размерам и вытянутой форме крыла *P. grimaldii* наибольшим образом схож с *P. venula*, от *P. reducta* и *P. minuta* отличается незначительно меньшим размером крыла, от *P. kityakensis* и *P. nobilis* – большим. От *P. venula*, *P. kityakensis* и *P. nobilis* отличается более широким стебельком, от *P. minuta* – присутствием p и sn у уровня N , большим размером sq и отсутствием вторичных антенодальных жилок в стебельке. Более дистальным расположением Asn *P. grimaldii* отличается от *P. kityakensis*, более проксимальным положением этой жилки от *P. minuta*, *P. nobilis* и *P. venula*. По небольшой ширине Psn поля *P. grimaldii* больше всего схожа с *P. minuta*, у остальных представителей рода Psn поле заметно шире. По количеству Pn и Psn *P. grimaldii* схожа с *P. kityakensis*, у остальных прогоневр их количество больше. Более проксимальным положением вершины CuP , вертикальной формой MP и прямой sq отличается от *P. nobilis*, более проксимальным положением оснований R_{4+5} и IR_3 от *P. minuta* и *P. nobilis*, более дистальным положением вершины A от *P. minuta*, *P. nobilis* и *P. venula*. Формой и размерами Pt *P. grimaldii* отличается от *P. nobilis*, только формой – от *P. reducta*. От обоих указанных видов отличается отсутствием зигзагообразных жилок. Более дистальным положением вершины MA *P. grimaldii* отличается от *P. reducta* и *P. kityakensis*.

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, кунгурский ярус, формация Веллингтон; США, Оклахома.

Материал. Голотип.

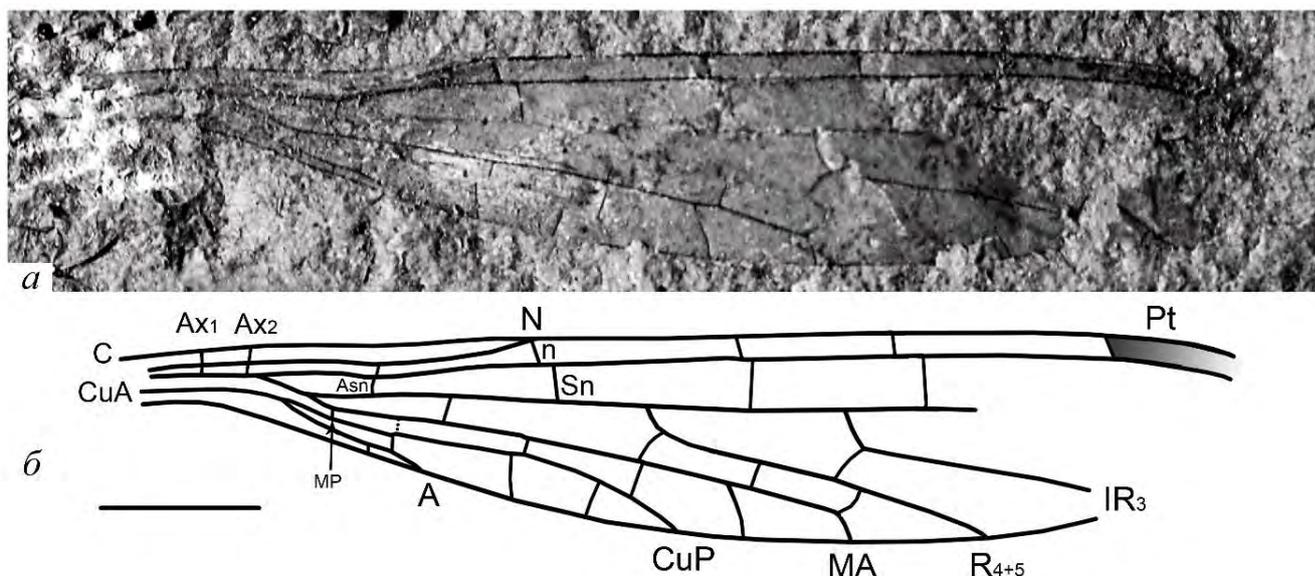


Рис 4.44. *Progoneura grimaldii* Nel et al., 2012; голотип YPM 204–203: а – фотография; б – прорисовка остатка; США, Оклахома, местонахождение Мидко, нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Веллингтон. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (Nel et al., 2012)

Progoneura kityakensis Felker, 2020⁸

Рис 4.45

Progoneura kityakensis: Felker, 2020b, p. 740–741, fig. 2b, pl. 8.2.

Голотип – ПИН № 1366/385; отпечаток практически целого крыла посредственной сохранности; местонахождение Китяк; Кировская область, Малмыжский район, отвалы заброшенного медного рудника по левому берегу реки Б. Китячка, напротив центра села Большой Китяк; средняя пермь, казанский ярус, белебеевская свита.

Диагноз. Крыло очень мелкое (~ 10 мм) с расширенной вершиной. Стебелек длинный и узкий. Ax₂ заметно проксимальнее основания Arc. Вторичные Ax отсутствуют. С немного вогнута перед N. Asn в проксимальной трети расстояния между Arc и N. N без излома на переднем крае, с вертикальными несмещенными n и sn. Pn поле в два с половиной раза шире Psn. Pn и Psn жилок 2, они слегка смещены друг относительно друга. Pt небольшая, с прямыми, параллельными передним и задним краями, вертикальным проксимальным и наклоненным дистальным краями. Основание IR₃ на середине расстояния между N и Pt, основание R₃ в дистальной четверти того же расстояния, основание IR₂ под проксимальной частью Pt. Вершина

⁸ При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

Felker A.S. New damselflies of the family Kennedyidae (Odonata) from the Permian of European Russia // *Paleontol. J.* 2020b. Vol. 54. № 7. P. 734–742. WoS (0,89 п.л., личный вклад — 100%, импакт-фактор WoS – 0,33)

CuP немного проксимальнее середины крыла, на уровне основания R₄₊₅. Вершина MA немного дистальнее уровня основания IR₃. Основные продольные жилки прямые.

Описание. Описание приведено в работе Фелькер (Felker, 2020b). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида.

Размеры. Размеры голотипа представлены в работе Фелькер (Felker, 2020b).

Сравнение. См. описание *P. grimaldii*.

Распространение. Пермская система, биармийский отдел, казанский ярус, белебеевская свита; Россия, Кировская область, Малмыжский район.

Материал. Голотип.

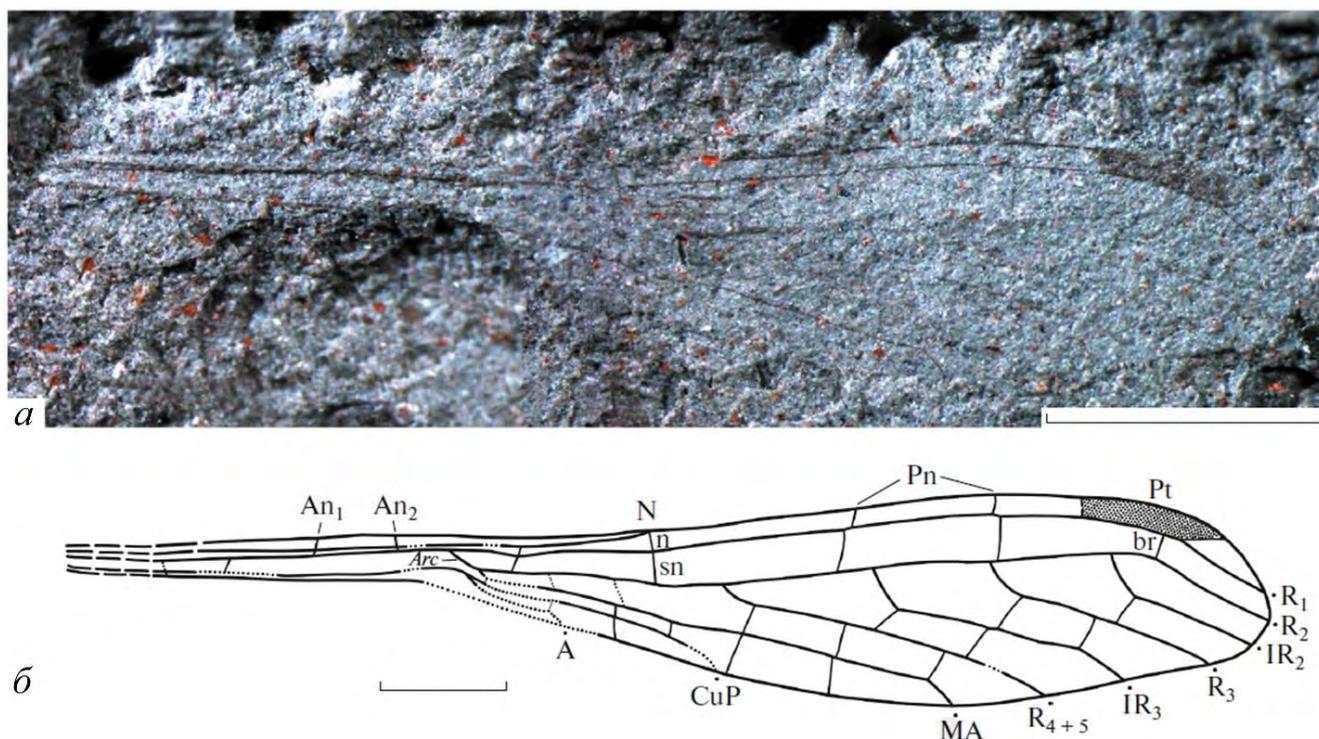


Рис. 4.45. *Progoneura kityakensis* Felker, 2020; голотип ПИН, № 1366/385: а – фотография; б – прорисовка остатка; Россия, Кировская область, местонахождение Большой Китяк, средняя пермь, казанский ярус, белебеевская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (Felker, 2020b)

***Progoneura minuta* Carpenter, 1931**

Рис 4.46

Progoneura minuta: Carpenter, 1931, p. 119–122, fig. 4; Carpenter, 1933, p. 418–419; Carpenter, 1939, p. 47, fig. 14; Nel et al., 2012, p. 96–97, fig. 14.1–14.3.

Голотип – MCZ № 3042 ab; отпечаток и противоотпечаток стебелька; местонахождение Мидко; США, Оклахома, округ Нобл, обширные обнажения известняков в окрестностях г. Перри; нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Веллингтон.

Диагноз. Крыло относительно крупное (~ 20 мм). Стебелек широкий и относительно короткий. В основании стебелька присутствует короткая CuA. Ax₂ немного проксимальнее основания Arc или на его уровне. Вторичные Ax присутствуют. С немного вогнутая перед N или прямая. Asn на середине расстояния между Arc и N. N без излома на переднем крае, с вертикальными слегка смещенными или полностью отсутствующими p и sn (см. Замечания). Pn поле в два раза шире Psn. Pn жилок не менее 2, Psn жилок больше 1, они слегка смещены друг относительно друга. Pt небольшая. Основание R₄₊₅ в проксимальной трети расстояния N и Pt, основание IR₃ на середине того же расстояния. MP короткая, вертикальная, sq очень мелкая, треугольная. Вершина A в дистальной трети расстояния между Arc и N. Вершина CuP немного проксимальнее середины крыла, по-видимому, на уровне основания R₄₊₅. Вершина MA по-видимому, на уровне основания IR₃. Основные продольные жилки прямые.

Описание. Описание приведено в работах Карпентера и Нэля с соавторами (Carpenter, 1931; 1933; 1939; Nel et al., 2012). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида.

Размеры. Размеры голотипа представлены в работах Карпентера и Нэля с соавторами (Carpenter, 1931; 1933; Nel et al., 2012).

Сравнение. См. описание *P. grimaldii*.

Замечания. Вид считается полиморфным по наличию нодальной и субнодальной жилок под узелком. Так, у части экземпляров типовой серии, MCZ № 3042a и MCZ № 3975, эти жилки отсутствуют, а у экз. MCZ № 3221 ясно видны под узелком (Nel et al., 2012).

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, кунгурский ярус, формация Веллингтон; США, Оклахома, Канзас.

Материал. Помимо голотипа, экз. MCZ № 3221, 3795 из местонахождения Эльмо (Канзас, США).

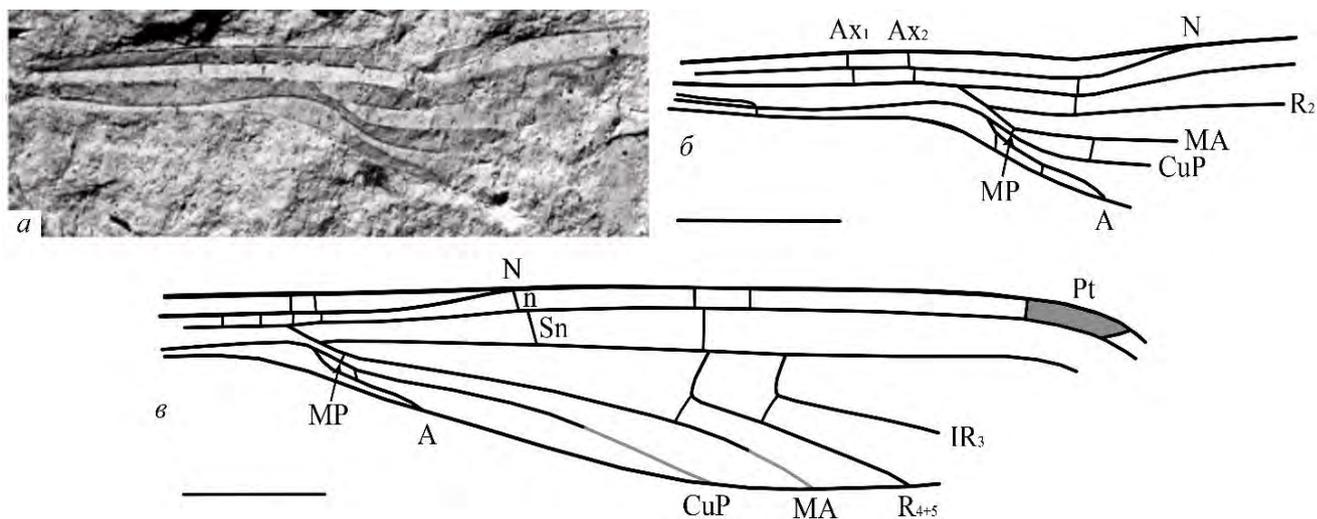


Рис. 4.46. *Progoneura minuta* Carpenter, 1931; а,б – голотип MCZ № 3042а.; а – фотография; б – прорисовка остатка; в – паратип MCZ № 3221; прорисовка жилкования; США, Оклахома, местонахождение Мидко, нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Веллингтон. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (по Carpenter, 1931; Nel et al., 2012)

Progoneura nobilis Carpenter, 1947

Рис 4.47

Progoneura nobilis: Carpenter, 1947, p. 51, fig. 27; Nel et al., 2012, p. 96, 98, fig. 14.3–14.4.

Голотип – MCZ № 4786 ab; отпечаток и противоотпечаток целого, по-видимому, переднего крыла хорошей сохранности; местонахождение Мидко; США, Оклахома, округ Нобл, обширные обнажения известняков в окрестностях г. Перри; нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Веллингтон.

Диагноз. Крыло очень мелкое (~ 13–15 мм) и широкое. Стебелек длинный и узкий. Ах не видны или не сохранились. С прямая. Asn на середине расстояния между Arc и N. N без излома на переднем крае, с вертикальными несмещенными n и sn. Pn поле в четыре раза шире Psn. Pn и Psn жилок 3, слегка смещены друг относительно друга. Pt небольшая, с прямыми параллельными передним и задним краями и слегка наклоненными проксимальным и дистальным. Основание IR₃ немного дистальнее середины расстояния между N и Pt, основание R₃ в дистальной пятой части того же расстояния. Основание IR₂ под проксимальным краем Pt. MP короткая, слегка изогнутая, направлена к вершине крыла, sq крупная, треугольная, слегка изогнутая. Вершина A на середине расстояния между Arc и N. Вершина CuP на середине крыла, немного дистальнее уровня основания R₄₊₅. Вершина MA на уровне основания IR₃. IR₃, по-видимому, слегка зигзагообразная. Остальные продольные жилки прямые.

Описание. Описание приведено в работах Карпентера и Нэля с соавторами (Carpenter, 1947; Nel et al., 2012). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида.

Размеры. Размеры голотипа представлены в работе Карпентера (Carpenter, 1947).

Сравнение. См. описание *P. grimaldii*.

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, кунгурский ярус, формация Веллингтон; США, Оклахома.

Материал. Помимо голотипа, экз. MCZ № 4788a,b из того же местонахождения.

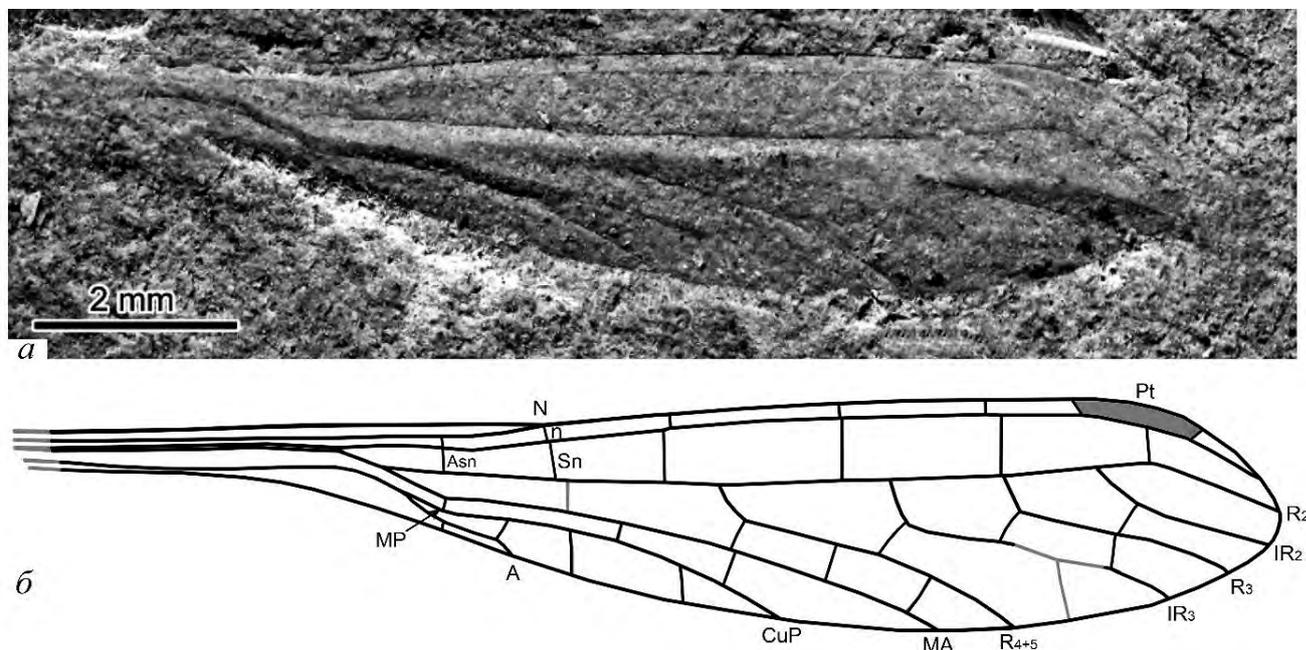


Рис. 4.47. *Progoneura nobilis* Carpenter, 1947; голотип MCZ № 4786a,b: а – фотография; б – прорисовка остатка; США, Оклахома, местонахождение Мидко, нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Веллингтон. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (по Carpenter, 1947; Nel et al., 2012)

Progoneura reducta (Carpenter, 1939)

Рис 4.48

Kennedyia reducta: Carpenter, 1939, p. 45–47, fig. 13; Carpenter, 1947, p. 50; Nel et al., 2012, p. 94, fig. 11.6.

Голотип – MCZ № 3973 ab; отпечаток и противоотпечаток дистальной трети крыла; местонахождение Эльмо, Канзас, округ Дикинсон, обширные выходы известняков и алевролитов у общины Эльмо; нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Веллингтон.

Диагноз. Крыло относительно крупное (~ 20 мм). Pn поле втрое шире Psn. Pn жилок не менее 3, Psn жилок 2, они смещены друг относительно друга. Pt небольшая, с выгнутым задним краем. Основание IR₃, по-видимому, дистальнее середины расстояния между N и Pt. Основание R₃ слегка проксимальнее Pt, основание IR₂ под проксимальной частью Pt. Вершина MA немного дистальнее уровня основания IR₃. IR₃ слегка зигзагообразная. Остальные продольные жилки прямые.

Описание. Описание приведено в работах Карпентера и Нэля с соавторами (Carpenter, 1939; 1947; Nel et al., 2012). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида.

Размеры. Размеры голотипа представлены в работе Карпентера (Carpenter, 1939).

Сравнение. См. описание *P. grimaldii*.

Замечания. *Progoneura reducta*: (Carpenter, 1939) была описана по единственному отпечатку вершины крыла и отнесена к р. *Kennedyia* (Carpenter, 1939). Позже при описании нового материала из местонахождения Мидко (США, Оклахома) Карпентер предположил, что этот вид следует перенести в состав другого, по-видимому, нового рода *Kennedyidae* (Carpenter, 1947). При последней ревизии «протозигоптер» вид был оставлен в составе р. *Kennedyia* (Nel et al., 2012). В настоящей работе предлагается перенесение указанного вида в состав р. *Progoneura* на основе таких признаков: небольшие размеры Pt, расширенное Psn поле по сравнению с Pn, укороченные жилки радиального сектора.

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, кунгурский ярус, формация Веллингтон; США, Канзас.

Материал. Голотип.

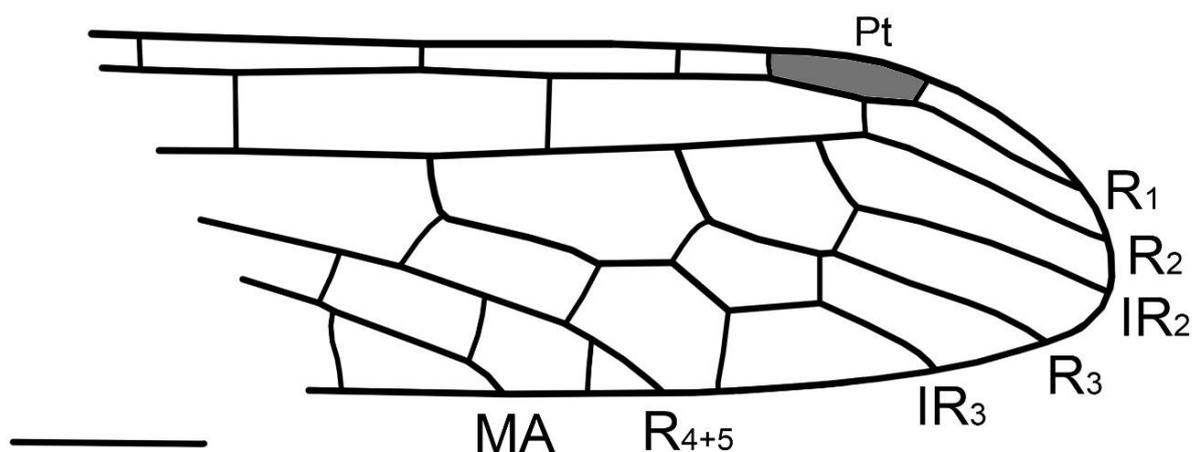


Рис. 4.48. *Progoneura reducta* (Carpenter, 1939); голотип MCZ № 3973a,b: прорисовка остатка; США, Канзас, местонахождение Эльмо, нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Веллингтон. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (по Carpenter, 1939; Nel et al., 2012).

***Progoneura venula* Carpenter, 1947**

Рис 4.49

Progoneura venula: Carpenter, 1947, p. 51–52, fig. 28; Nel et al., 2012, p. 96, 98.

Голотип – MCZ № 4791; практически целое крыло хорошей сохранности без основания стебелька и части заднего края; местонахождение Мидко; США, Оклахома, округ Нобл,

обширные обнажения известняков в окрестностях г. Перри; нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Веллингтон.

Диагноз. Крыло относительно крупное (~ 17,5 мм) и узкое. Стебелек узкий. Ax₂ немного проксимальнее основания Arc. Вторичные Ax отсутствуют. С прямая. Asn на середине расстояния между Arc и N. N без излома на переднем крае, с вертикальными слегка смещенными в дистальном направлении n и sn. Pn поле в два с половиной раза шире Psn. Pn жилок 3, Psn 2, они смещены друг относительно друга. Pt относительно крупная, с выгнутым задним краем, наклоненными проксимальным и дистальным краями. Основание R₄₊₅ в проксимальной четверти расстояния между N и Pt, основание IR₃ на середине того же расстояния, основание R₃ в его дистальной пятой части. Основание IR₂ под проксимальной частью Pt. MP короткая, вертикальная, sq мелкая, треугольная. Вершина A в дистальной трети расстояния между Arc и N. Вершина CuP немного проксимальнее середины крыла, по-видимому, на уровне основания R₄₊₅. Вершина MA по-видимому, на уровне основания IR₃. Основные продольные жилки прямые.

Описание. Описание приведено в работах Карпентера и Нэля с соавторами (Carpenter, 1947; Nel et al., 2012). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида.

Размеры. Размеры голотипа представлены в работе Карпентера (Carpenter, 1947).

Сравнение. См. описание *P. grimaldii*.

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, кунгурский ярус, формация Веллингтон; США, Оклахома.

Материал. Голотип.

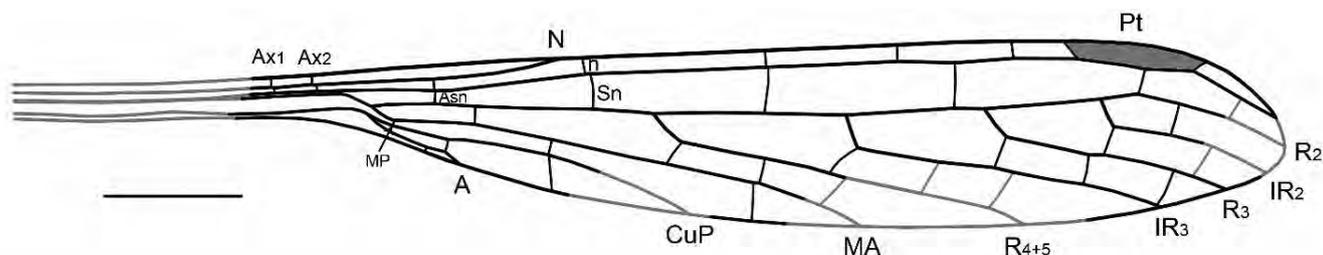


Рис. 4.49. *Progoneura venula* Carpenter, 1947; голотип MCZ № 4791: прорисовка остатка; США, Оклахома, местонахождение Мидко, нижняя пермь, кунгурский ярус, формация Веллингтон. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (по Carpenter, 1947)

Род *Azaroneura* Nel et al., 2012

Azaroneura: Nel et al., 2012, p. 101.

Типовой вид – *Azaroneura permiana* Nel et al., 2012, кунгурские отложения Пермского края.

Диагноз. Вытянутое узкое крыло (сохранившаяся часть 15 мм). N с дистально смещенными вертикальными n и sn. Pn 3, Psn 3. Psn поле в полтора раза шире Pn. Pt вытянутая небольшая, с параллельными краями. Ptbr 1. Одинаковые расстояния между основаниями Rs. MP укороченная,

вертикальная. А редуцирована до состояния поперечной. Вершина А расположена заметно проксимальнее N, на уровне As_n . CuP укорочена, ее вершина немного дистальнее уровня основания R_{4+5} . Узкое поле между CuP и задним краем крыла. Основные продольные жилки прямые. Между вершинами продольных жилок по 1–2 ячейки.

Сравнение. См. описание р. *Issadoneura*.

Видовой состав. Только типовой вид.

Замечания. Первоначально род *Azaroneura* Nel et al., 2012 был включен в состав семейства сем. Voltzialesidae Nel et al., 2012 на основе заметного сближения оснований IR_3 и R_3 и укороченной первой поперечной жилки между ними. Этот признак предполагал, что IR_3 в основании может сливаться с R_3 , а, следовательно, указанная жилка начинается не на R_2 , как у большинства остальных прото- и архизигоптер, а на IR_3 . Схожее состояние характерно для жилок радиального сектора некоторых вольциалестид (например, р. *Terskeja* Pritykina, 1981), а также мольтенагрионид и протомирмелеонтид (Nel et al, 2005; Deregnacourt et al., 2019). Однако после детального изучения голотипа *Azaroneura permiana* (экз. ПИН, № 1700/473) было выяснено, что жилки радиального сектора имеют вполне обычное строение. Их основания расположены заметно дистальнее узелка, на одинаковом расстоянии друг от друга, и все они начинаются на R_2 (рис. 4.50). Укорочение первой поперечной жилки между IR_3 и R_3 также не замечено. По-видимому, причиной данной в первоописании ошибочной интерпретации сближения оснований, послужила трещина, проходящая в дистальной части крыла и, в целом слабозаметное жилкование на сухой породе. При изучении отпечатка под слоем этилового спирта повысилась контрастность жилкования, что позволило сделать новую его прорисовку. Согласно новой интерпретации жилкования (рис. 4.50б) род *Azaroneura* следует относить в состав семейства Progoneuridae на основе таких признаков: слегка расширенное постсубнодальное поле, дистальное расположение оснований Rs относительно уровня N, одинаковое расстояние между ними, присутствие заметно укороченных CuP, MA и Rs , разреженное поперечное жилкование, небольшие размеры крыла. Отнести его к роду *Progoneura* не позволяет состояние анальной жилки, редуцированной до состояния поперечной. Так, у прогоневр она заметно укорочена, но остается продольной. Включение *Azaroneura* в состав семейств Batkeniidae Pritykina, 1981 и Voltzialesidae, характеризующихся радикально укороченной анальной жилкой, по-видимому, также невозможно, вследствие отсутствия других диагностических признаков. Так *Azaroneura* отличается от баткенид: разреженным поперечным жилкованием, формой птеростигмы, короткими продольными жилками, дистальным положением оснований жилок радиального сектора, и от вольциалестид: в целом более разреженным жилкованием, одинаковым

расстоянием между основаниями жилок радиального сектора, узкой формой крыла, укороченными MA и CuP.

Распространение. Нижняя пермь Пермского края.

Материал. Только типовой вид.

Azaroneura permiana Nel et al., 2012

Рис. 4.50

Azaroneura permiana: Nel et al., 2012, p. 101, fig. 17.

Голотип – ПИН, № 1700/473; отпечаток дистальной части крыла без стебелька; местонахождение Чекарда; Пермский край, Суксунский район, левый берег р. Сылвы, в 800 м на северо-запад от дер. Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Диагноз. Как для рода.

Описание. Описание приведено в работе Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). Стоит отметить, что приведенная в первоописании прорисовка, по-видимому, не совсем верна. Так на крыле не наблюдается сближения оснований R_3 и IR_3 . Этот и другие признаки перечислены выше в диагнозе рода. Обоснование переноса таксона в состав Progoneuridae fam. nov. указаны выше в замечаниях.

Размеры. Размеры экземпляров типовой серии даны в работе Нэля с соавторами (Nel et al., 2012).

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита; европейская часть России, Пермский край, Суксунский район.

Материал. Голотип.

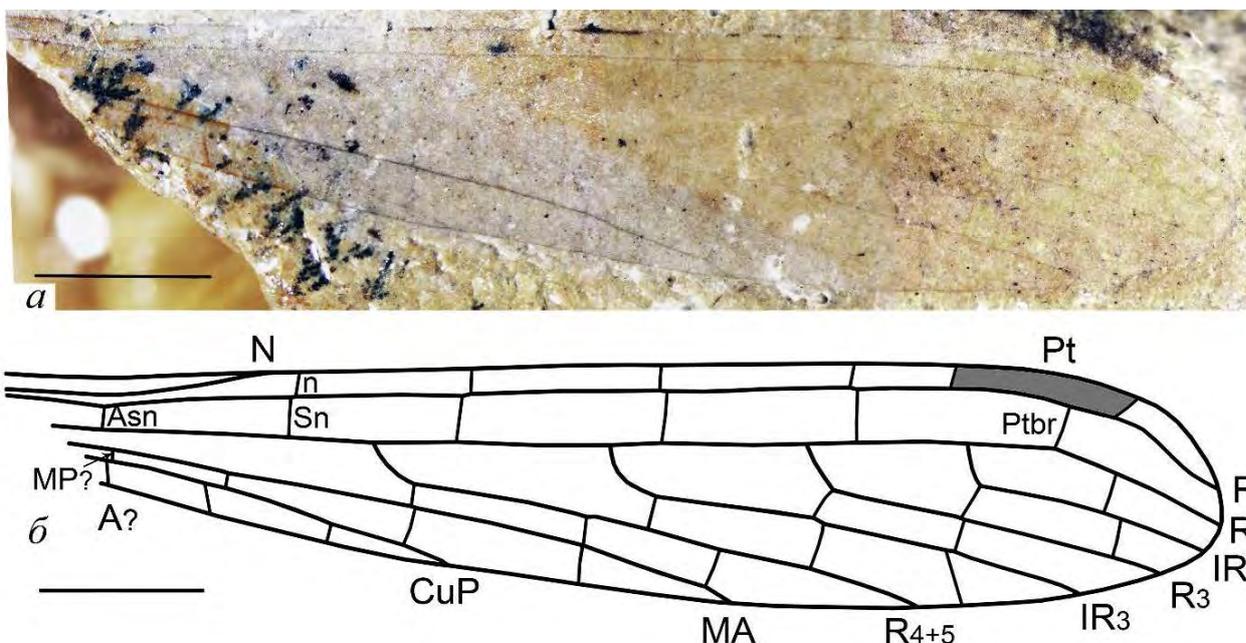


Рис. 4.50. *Azaroneura permiana* Nel et al., 2012; голотип ПИН, № 1700/473: а – фотография; б – прорисовка остатка; Россия, Пермский край, местонахождение Чекарда, нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (Nel et al., 2012)

Род *Progophlebia* Felker, 2020⁹

Progophlebia: Felker, 2020b, p. 737–740.

Типовой вид – *Progophlebia tarasenkovae* Felker, 2020; северодвинские отложения Оренбургской области.

Диагноз. Крыло среднего размера (около 23 мм), узкое и вытянутое. Плавный переход от стебелька к крыловой пластинке. Arc короткий. N с вертикальными несмещенными n и sn. Pn 4, Psn 4. Psn поле втрое шире Pn. Pt маленькая, слегка изогнутая. Ptbr 1. Основания Rs расположены заметно дистальнее N. Одинаковые расстояния между основаниями Rs. A заметно укорочена, и, по-видимому, редуцирована до состояния поперечной. Вершина A расположена в середине расстояния между Arc и N. CuP укорочена, ее вершина немного дистальнее уровня основания R₄₊₅. Узкое поле между CuP и задним краем крыла. MA и IR₃ на уровне последней ячейки слегка зигзагообразные. Дополнительные жилки и ячейки нет. Жилкование заметно разреженное. Между вершинами продольных жилок по 1–3 ячейки.

Сравнение. См. описание р. *Issadoneura*.

⁹ При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

Felker A.S. New damselflies of the family Kennedyidae (Odonata) from the Permian of European Russia // *Paleontol. J.* 2020b. Vol. 54. № 7. P. 734–742. WoS (0,89 п.л., личный вклад — 100%, импакт-фактор WoS – 0,33)

Видовой состав. Только типовой вид.

Замечания. При первоописании род *Progophlebia* был отнесен к семейству Kennedyidae, в состав которого включались практически все позднепалеозойские стрекозообразные с редуцированным жилкованием (Felker, 2020b). После выделения семейства Progoneuridae fam. nov. предлагается перенести указанный род в его состав на основании присутствия таких признаков: наличие расширенного постсубнодального поля, редуцированное поперечное жилкование, сильная редукция анальной жилки (характерная также для *Azaroneura*, *Issadoneura*, и, возможно, *Oboraneura*) и наличие укороченной CuP. Следует отметить, что по своему жилкованию и вытянутой форме крыла *Progophlebia* наибольшим образом похожа на р. *Azaroneura* из кунгурских отложений Чекарды. Однако, она заметно отличается от азароневры гораздо большим размером крыла и присутствием длинной зигзагообразной MA.

Распространение. Верхняя пермь европейской части России.

***Progophlebia tarasenkovae* Felker, 2020**

Рис. 4.51

Progophlebia tarasenkovae: Felker, 2020b, p. 737–740, fig. 1a, pl. 8.1.

Голотип – ПИН, № 5516/2; отпечаток и противоотпечаток крыла без части стебелька; местонахождение Вязовка; Россия, Оренбургская область, Оренбургский район; верховья оврага Вязовка у одноименного села; верхняя пермь, северодвинский ярус, вязовская свита.

Диагноз. Как для рода.

Описание. Описание приведено в работе Фелькер (Felker, 2020b).

Размеры. Размеры голотипа даны в работе Фелькер (Felker, 2020b).

Распространение. Пермская система, татарский отдел, северодвинский ярус, вязовская свита; Россия, Оренбургская область, Оренбургский район.

Материал. Голотип.

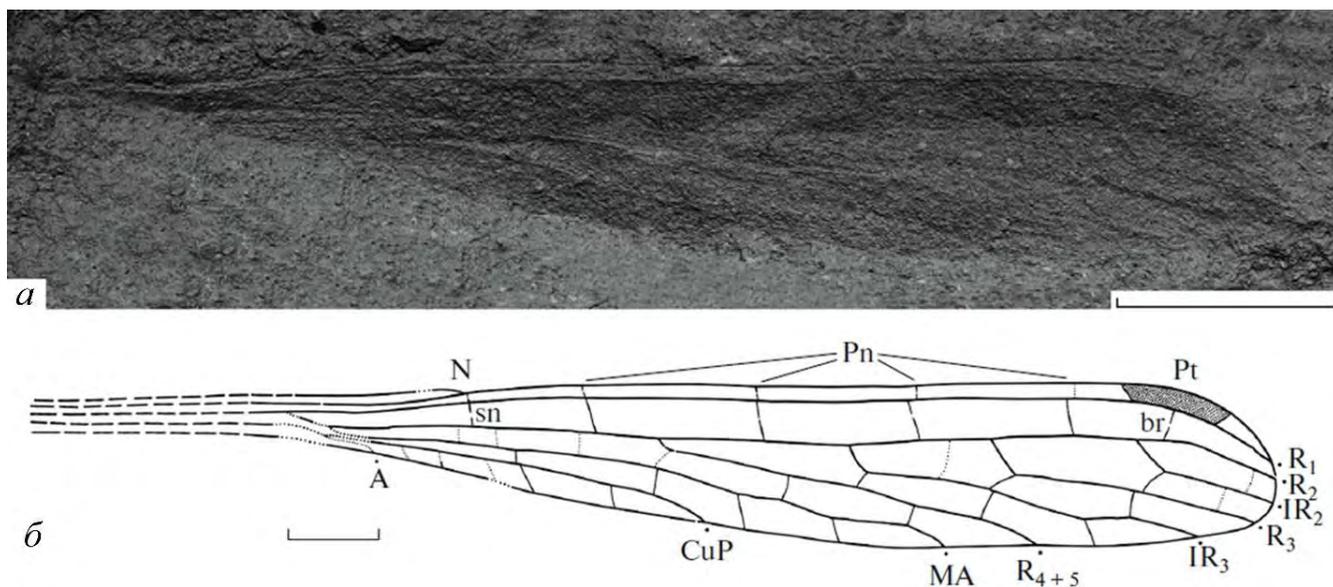


Рис. 4.51. *Progophlebia tarasenkovae* Felker, 2020; голотип ПИН, № 5516/2: а – фотография; б – прорисовка остатка; Россия, Оренбургская область, местонахождение Вязовка, верхняя пермь, северодвинский ярус, вязовская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (Felker, 2020b)

Род *Issadoneura* gen. nov.

Progoneura: Фелькер, 2021а, с. с. 55–57.

Типовой вид – *Issadoneura marilevorum* sp. nov.; северодвинские отложения Вологодской области.

Диагноз. Небольшие крылья (около 12–18 мм) с очень узким стебельком и расширенной вершиной. Asn 1. Arc короткий. Расстояние между Arc и Asn вдвое меньше расстояния между Asn и N. N слегка дистальнее трети крыла (34% длины), с вертикальными n и sn, расположенными заметно проксимальнее его уровня. Pn 3, Psn 4. Psn поле вдвое шире Pn. Pt непигментированная, крупная, трапециевидная. Ptbr 1. Одинаковые расстояния между основаниями Rs. Общий стебель A+Cu с ярко выраженным изгибом на уровне Arc. MP очень короткая, слегка наклонена в сторону основания крыла. A редуцирована до состояния поперечной. Вершина A расположена заметно проксимальнее N на уровне Asn. CuP укорочена, ее вершина немного дистальнее уровня основания R₄₊₅. Поле между CuP и задним краем крыла заметно расширено. MA и IR₃ на уровне последней ячейки слегка зигзагообразные. Остальные продольные жилки прямые. Между вершинами продольных жилок от 1 до 4 ячеек.

Сравнение. От всех остальных родов семейства *Issadoneura* отличается более узким и ярко выраженным стебельком и расширенной вершиной крыла, более крупной непигментированной Pt, дистальным положением Ptbr, базальным расположением n и sn, большим количеством ячеек между MA и CuP. С р. *Progophlebia* новый род схож зигзагообразной MA и дистальной частью

IR₃, но отличается заметно меньшими размерами крыла. По форме крыла новый род наиболее похож на представителя рода *Progoneura* (*P. nobilis*), однако, отличается от всех прогоневр более проксимальным положением N и гораздо большей редукцией A.

Видовой состав. *Is. marilevorum* sp. nov. из северодвинских отложений местонахождения Исады (Россия, Вологодская область) и *Is. kemerovensis* (Felker, 2021) из индских отложений Бабьего Камня (Россия, Кемеровская область).

Замечания. *Issadoneura kemerovensis* перенесен в состав нового рода на основе строения узелка и птеростигмы.

Распространение. Верхняя пермь – нижний триас России.

Issadoneura marilevorum gen. et sp. nov.

Табл. V, фиг. 1–2, рис 4.52–4.53

Название в честь Марии Чемакос и Льва Кунина, которые совместно нашли отпечаток и противоотпечаток голотипа.

Голотип – экз. ПИН, № 3840/5009; отпечаток практически целого крыла и противоотпечаток крыла от уровня дужки до птеростигмы; местонахождение Исады, Вологодская область, Великоустюгский район, левый берег р. Сухоны, обнажение напротив деревни Исады; верхняя пермь, северодвинский ярус, полдарская свита, отложения Мутовинской линзы на уровне кичугской пачки.

Диагноз. Очень маленькие крылья с заметно суженным стебельком и расширенной вершиной. Расстояние от Arg до Asn вдвое меньше расстояния между Asn и N. N в базальном положении. Вертикальные слабовыраженные n и sn смещены базальнее N. Первые три Pn почти не смещены относительно Psn, последняя Psn немного базальнее Pt. Pn поле вдвое уже Psn на интервале от N до Pt. Pt крупная, трапецевидная. Основание R₄₊₅ заметно дистальнее N. Основание IR₂ под проксимальной частью Pt. Равное расстояние между основаниями ветвей радиуса и интеркалярных жилок. MP короткая, расположена проксимальнее A. A очень короткая, слегка наклоненная. MA заметно зигзагообразная. CuP и IR₂ слегка зигзагообразные.

Описание. Стебелек заметно выраженный, длинный и очень узкий. Первичные антеннодальные жилки не видны или не сохранились. Субантеннодальная поперечная жилка (Asn) ярко выраженная и слегка изогнутая, лежит в базальной трети расстояния между Arg и N. Asn выровнена с поперечной жилкой между Sc и R₁. R₁ и Sc с отчетливым перегибом на уровне Asn. Узелок в базальной трети (около 34%) длины крыла. Узелковые n и sn слабо выражены и заметно смещены в проксимальном направлении относительно уровня N. Pn поле (расположенное между дистальным краем крыла и R₁) вдвое шире, чем Psn поле (между R₁ и R₂) на расстоянии между N

и Pt. Три Pn частично совпадают с четырьмя Psn перед Pt. Первая пара полностью выровнена, следующие две Pn расположены немного дистальнее Psn, последняя Psn без Pn, находится немного проксимальнее основания Pt. (на паратипе и экз. ПИН, 3840/1686: первая и вторая Pn полностью выровнены с Psn, следующая Pn немного дистальнее Psn, а последняя Psn расположена немного проксимальнее основания Pt). Pt крупная, удлинённая и трапециевидная, с параллельными передним (костальным) и задним (радиальным) краями и сильно наклонёнными базальным и дистальным краями. Pt не пигментирована, отчетливо выделена проксимальной и дистальной жилками, по структуре заполнения заметно отличается от расположенной перед ней постнодальной области. Ptbr слабо выраженная, перпендикулярная R₁ и R₂, находится под дистальным краем Pt. Pn и Psn дистальнее Pt отсутствуют.

R₂ и MA разветвляются на середине расстояния между основанием Arc и Asn. Базальная часть q плохо сохранилась на голотипе (на паратипе и экз. ПИН, № 3840/1686: q удлинённая, базально открытая). MP очень короткая (от 0,06 мм на голотипе и паратипе до 1,0 мм на экз. ПИН, № 3840/1686) и слегка наклонённая, направлена к основанию крыла. MP лежит немного базальнее (0,14 мм) относительно уровня Asn. Субдискоидальная ячейка отсутствует. A сильно редуцирована, направлена к основанию крыла. Большая часть A сливается с задним краем крыла и остается в качестве поперечной жилки между CuP и задним краем крыла. Видимая «поперечная» часть A расположена на уровне Asn, немного дистальнее MP (на паратипе: остаток A расположен на середине расстояния между MP и Asn; на экз. ПИН, № 3840/1686: остаток A расположен на уровне MP, немного базальнее Asn). CuP и A разветвляются на уровне Asn (на паратипе и экз. ПИН, № 3840/1686: слегка базальнее уровня Asn). Cu+A имеет заметный изгиб на уровне Arc. Дополнительные продольные и поперечные жилки в стебельке не видны или не сохранились.

Основание R₂ расположено в 0,4 мм дистальнее Arc. Основания ветвей Rs и интеркалярных жилок лежат заметно дистальнее уровня N. Расстояние между основаниями R₂ и R₄₊₅ в два раза больше расстояния между основаниями других жилок радиального сектора (R₄₊₅ и IR₃; IR₃ и R₃; R₃ и IR₂). Основание IR₂ лежит на уровне проксимальной трети Pt. Дополнительные ячейки между основаниями жилок радиального сектора и интеркалярными жилками отсутствуют.

IR₂ и R₃ прямые, без дополнительных ячеек и вставочных жилок. В поле между IR₂ и R₃ находятся две поперечные жилки. IR₃ слабо зигзагообразная на уровне последней ячейки. В поле между R₃ и IR₃ находятся две поперечные жилки. R₄₊₅ прямая, без дополнительных ячеек и вставочных жилок. В полях между IR₃ и R₄₊₅ и R₄₊₅ и MA присутствуют по три поперечные жилки. MA и CuP зигзагообразные в дистальной части. Дополнительные продольные жилки между основными жилками радиального и медиального полей отсутствуют.

Вершины IR_2 и R_3 расположены дистальнее Pt ; вершина IR_3 находится на уровне дистального края Pt ; вершина R_{4+5} расположена слегка базальнее проксимальной стороны Pt . Между вершинами IR_3 и R_{4+5} находятся две ячейки. Вершина MA лежит немного базальнее основания R_3 (на экз. ПИН, № 3840/1686: вершина MA расположена прямо на уровне основания R_3). Между вершинами R_{4+5} и MA находится 1 ячейка. Вершина CuP находится немного дистальнее основания R_{4+5} . Между вершинами MA и CuP находятся 4 ячейки (на экз., ПИН, № 3840/1686 между этими вершинами расположены 5 ячеек). Вершина A находится прямо на уровне Asn . Между вершинами CuP и A расположены 4 ячейки (на паратипе и экз. ПИН, № 3840/1686 между этими вершинами по 3 ячейки).

Размеры. Голотип: длина остатка – 11,6 мм, узелковая ширина – 1,6 мм, максимальная ширина на уровне основания IR_3 – 2,6 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 4,0 мм, от Arc до N – 2,2 мм, от N до Pt – 5,3 мм. Расстояние между Arc и Asn – 0,7 мм, между Asn и N – 1,5 мм. MP длиной 0,06 мм, A длиной 0,3 мм. Расстояние между основаниями R_2 и R_{4+5} – 3,3 мм, между основаниями R_{4+5} и IR_3 – 1,8 мм, между основаниями IR_3 и R_3 – 1,3 мм, между основаниями R_3 и IR_2 – 1,4 мм. Pt : длина переднего края – 2,0 мм, заднего края – 1,4 мм, проксимального края – 0,3 мм, дистального края – 0,5 мм.

Паратип: длина остатка – 9,4 мм (длина целого крыла ~ 12,2 мм), узелковая ширина – 1,5 мм, максимальная ширина на уровне основания IR_3 – 2,6 мм; расстояние от Arc до N – 2,1 мм, от N до Pt – 5,5 мм. Расстояние между Arc и Asn – 0,7 мм, между Asn и N – 1,4 мм. MP длиной 0,06 мм, A длиной 0,3 мм. Расстояние между основаниями R_2 и R_{4+5} – 2,9 мм, между основаниями R_{4+5} и IR_3 – 1,9 мм, между основаниями IR_3 и R_3 – 1,6 мм, между основаниями R_3 и IR_2 – 1,5 мм. Pt : длина базального края – 0,4 мм, ширина – 0,3 мм.

Сравнение. От *Is. kemberovensis* (Felker, 2021) отличается меньшими размерами крыла и более дистальным положением оснований Rs . Другие отличия не известны, т.к. *Is. kemberovensis* характеризуется весьма неполной сохранностью. Однако этот вид перенесен в состав рода *Issadoneura* на основе таких признаков: положение и количество Pn и Psn , присутствие p и sn , базально смещенных относительно уровня N , слабо пигментированная Pt .

Замечания. Следует отметить, что экз. ПИН, 3840/1686 сохранился гораздо лучше, чем голотип и паратип. Однако на этом экземпляре присутствует аномальная структура жилок MA и CuP , соединяющихся в центральной части (рис. 4.52). Это не позволяет установить указанный экземпляр, в качестве голотипа.

Распространение. Пермская система, татарский отдел, северодвинский ярус, полдарская свита; европейская часть России, Вологодская область, Великоустюгский район.

Материал. Помимо голотипа, паратип ПИН, № 3840/2610 и экз. ПИН, №№ 3840/1686, 3840/1696, 3840/2093 и 3840/2612 из того же местонахождения.

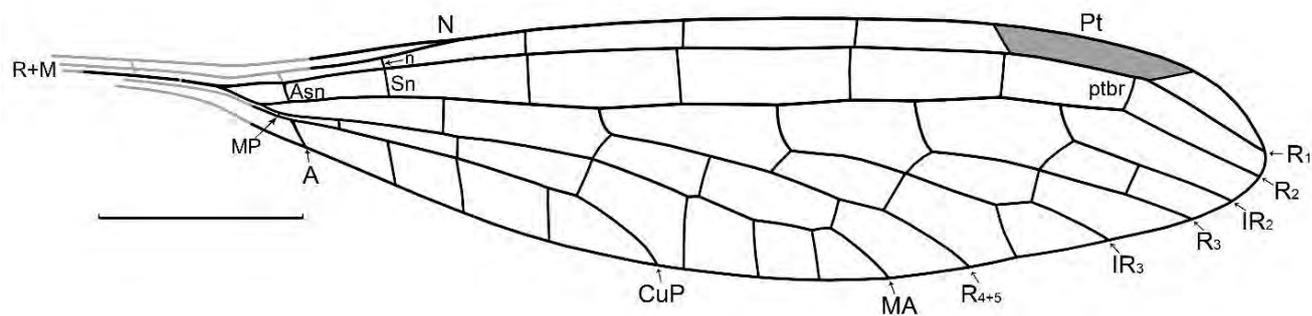


Рис. 4.52. *Issadoneura marilevorum* gen. et sp. nov.: голотип ПИН, № 3840/5009: прорисовка остатка; Россия, Вологодская область, местонахождение Исады, верхняя пермь, северодвинский ярус, полдарская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм

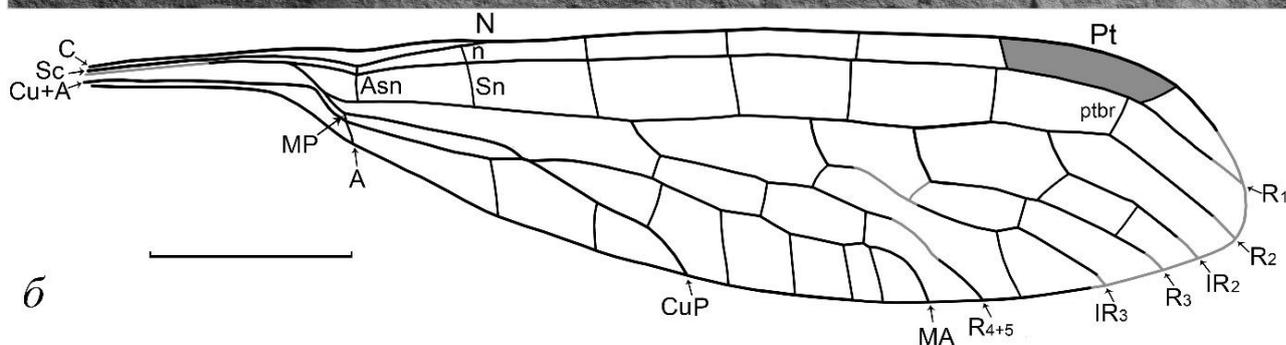
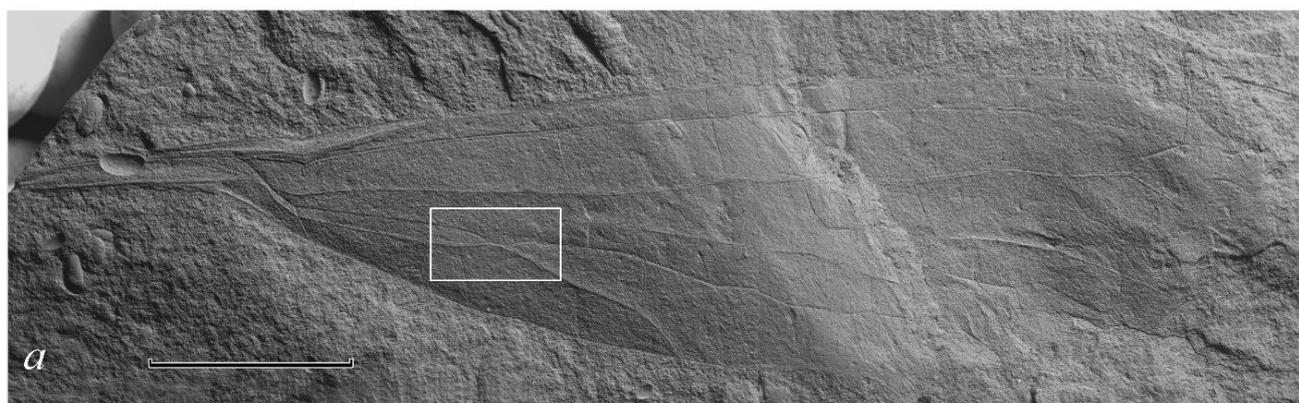


Рис. 4.53. *Issadoneura marilevorum* gen. et sp. nov.: экз ПИН, № 3840/1686: а – фотография; б – прорисовка остатка; Россия, Вологодская область, местонахождение Исады, верхняя пермь, северодвинский ярус, полдарская свита. Аномальное расположение жилок выделено под белой прямоугольной областью. Масштабный отрезок соответствует 2 мм

Issadoneura kemerovensis (Felker, 2021)¹⁰

Рис 4.54

Progoneura kemerovensis: Фелькер, 2021а, с. 55–57, рис. 2.

Голотип – ПИН, № 4887/145; отпечаток и противоотпечаток середины крыла; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, прав. берег р. Томь в 8,5 км ниже пос. Усть-Нарык, между устьем р. Сосновки и мысом Рябый Камень, местонахождение Бабий Камень; нижний триас, индский ярус, мальцевская свита, кедровская подсвита.

Диагноз. Крыло около 18–20 мм. Вертикальные укороченные p и sn , по-видимому, базальнее уровня N . Три Pn продолжают три Psn без смещения. Последняя Psn немного базальнее Pt . Pn поле втрое уже Psn на интервале от N до Pt . Основание R_{4+5} заметно дистальнее N . Основание IR_2 , по-видимому, удалено от основания R_3 короткая, расположена проксимальнее A .

Описание. Описание приведено в работе Фелькер (Фелькер, 2021а). Основные признаки перечислены в диагнозе вида.

Размеры. Размеры голотипа представлены в работе Фелькер (Фелькер, 2021а).

Сравнение. См. описание *Is. marilevorum*.

Замечания. Указанный вид, по-видимому, относится к р. *Issadoneura* gen. nov. на основе таких признаков: базально смещённых p и sn , практически неотличимых от других поперечных жилок постнодальной области, Pn 3, Psn 4, первые три пары которых не смещены друг относительно друга, слабозигзагообразной IR_3 . Наиболее важный диагностический признак, характер A (сильно укороченная у *Progoneura*, редуцированная до состояния поперечной у *Issadoneura*), для этого вида не известен. *P. kemerovensis* был отнесен к р. *Progoneura* сем. Kennedyidae, до описания более полного материала из Исад.

Распространение. Триасовая система, нижний отдел, индский ярус, мальцевская свита; Россия, Кемеровская область, Новокузнецкий район.

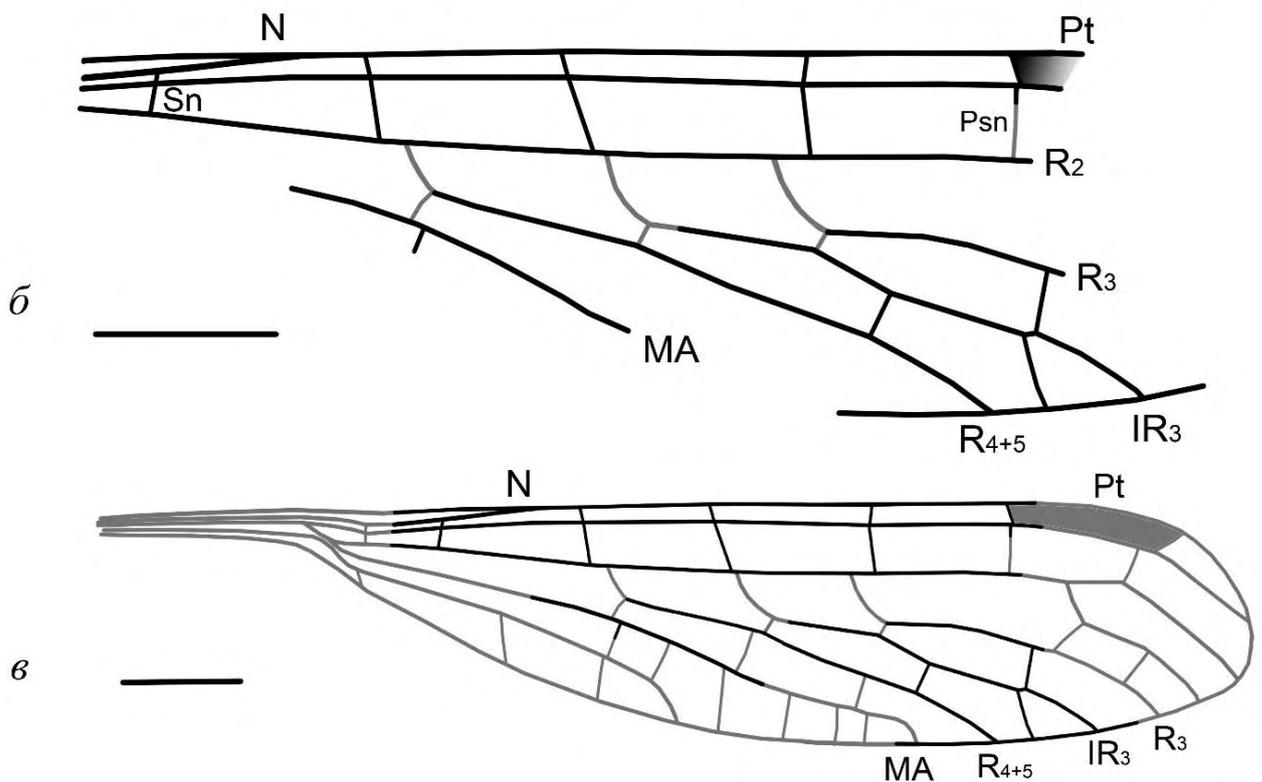
Материал. Голотип.

¹⁰ При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

Фелькер А.С. Первые стрекозы семейства Kennedyidae (Odonata: Protozgyoptera) из пограничных пермо-триасовых отложений Кузнецкого бассейна России // Палеонтол. журн. 2021а. № 2. С. 52–59. RSCI (0,79 п.л., личный вклад — 100%, импакт-фактор РИНЦ – 1,786)



а



б

в

Рис. 4.54. *Issadoneura kemerovensis* (Felker, 2021), голотип ПИН, № 4887/145: а – фотография; б – прорисовка остатка; в – реконструированное крыло; Россия, местонахождение Бабий Камень; индский ярус, мальцевская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (Фелькер, 2021а)

СЕМЕЙСТВО BATKENIIDAE Pritykina, 1981

Batkeniidae: Притыкина, 1981, с. 38–39, 41; Vechly, 1997, p. 57; 2007 «Batkeniidae»; Nel et al., 2012, p. 99–101.

Типовой род – *Batkenia* Pritykina, 1981; средний-верхний триас Азии.

Диагноз. Мелкие крылья до 15 мм в длину. Стебелек узкий, ярко выраженный. Дистальная половина крыла с уплотненным поперечным жилкованием. Только первичные Ах: Ах₁ и Ах₂. МР короткая, вертикальная. Общий стебель Cu+A с плавным изгибом. А очень короткая,

вертикальная. Arc короткий, sq отсутствует. Вершина A слегка дистальнее Arc. Вершина CuP заметно проксимальнее N. Между Sc и R₁ на интервале от основания крыла до N от одной до трех поперечных жилок, Asn с продолжением в вышележащем поле. N немного проксимальнее середины крыла (45%) с вертикальными n и sn. Pn жилок не более 7, Psn – не более 8. Psn поле может быть слегка расширено. Pt очень крупная, с округлым задним краем. Под Pt больше двух поперечных жилок. За Pt присутствуют вертикальные Pn и Psn. Основание R₄₊₅ и IR₃ расположены заметно проксимальнее N. Основания R₄₊₅ и IR₃, R₃ и IR₂ сближены. Между ветвями Rs нет дополнительных ячеек и жилок. Поле между CuP и задним краем крыла очень узкое. Вершины MA и R₄₊₅ сближены. Поперечное жилкование густое. Задний край крыла визуально сжат.

Сравнение. См. описание *Progoneuridae* fam. nov.

Состав. Два рода: *Batkenia* Pritykina, 1981 и *Paratriassoneura* Bechly, 1997 из триаса Киргизии.

Распространение. Средне-верхнетриасовые отложения Киргизии (Мадыген).

Род *Batkenia* Pritykina, 1981

Batkenia: Притыкина, 1981, с. 38–39; Bechly, 2007 «Batkeniidae»; Nel et al., 2012, p. 99.

Типовой вид – *Batkenia pusilla* Pritykina, 1981, ладинские-карнийские отложения Киргизии.

Диагноз. Крыло небольшое (не более 12–13 мм). Стебелек узкий и длинный. Вершина крыла расширена. Asn 1. Расстояние между Arc и Asn в четыре раза больше расстояния между Asn и N. Cu+A с отчетливым изгибом на уровне Arc. N немного проксимальнее середины крыла (45%), с вертикальными несмещенными n и sn. Pn 6, Psn 8. Pt очень крупная, с округлым задним краем. Под Pt две или три поперечные жилки. Основания R₄₊₅ и IR₃ проксимальнее N, основания R₃ и IR₂ дистальнее него. Psn поле между R₁ и R₂ расширено. Поле между CuP и задним краем крыла очень узкое. Вершина CuP на уровне N. Основания R₄₊₅ и IR₃ и R₃ и IR₂ сближены. Расстояние между основаниями IR₃ и R₃ увеличено. Дистальные части основных продольных жилок слегка зигзагообразные. Поперечное жилкование густое.

Сравнение. От второго рода *Paratriassoneura* Pritykina, 1981 *Batkenia* отличается более коротким крылом, n и sn несмещенными относительно N, меньшим количеством Pn и Psn, более короткими продольными жилками и меньшим количеством поперечных жилок между Sc и R₁ до N.

Видовой состав. Только типовой вид.

Распространение. Средний-верхний триас Киргизии.

Batkenia pusilla Pritykina, 1981

Рис. 4.55

Batkenia: Притыкина, 1981, с. 38–39, рис. 27, табл. IX.4; Vechly, 2007 «Batkeniidae»; Nel et al., 2012, р. 99.

Голотип – ПИН, № 2785/22; отпечаток и противоотпечаток трех частично деформированных крыльев; местонахождение Мадыген (Джайлоучо); предгорья Туркестанского хребта близ урочища Мадыген, северо-западная площадь; средний–верхний триас, ладинский–карнийский ярусы, мадыгенская свита.

Диагноз. Как для рода.

Описание. Описание приведено в работе Притыкиной (Притыкина, 1981). Диагностические признаки перечислены выше.

Размеры. Размеры голотипа даны в работе Притыкиной (Притыкина, 1981).

Распространение. Триасовая система, средний-верхний отделы, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита; Киргизия, Ошская область, Баткенский район.

Материал. Голотип.

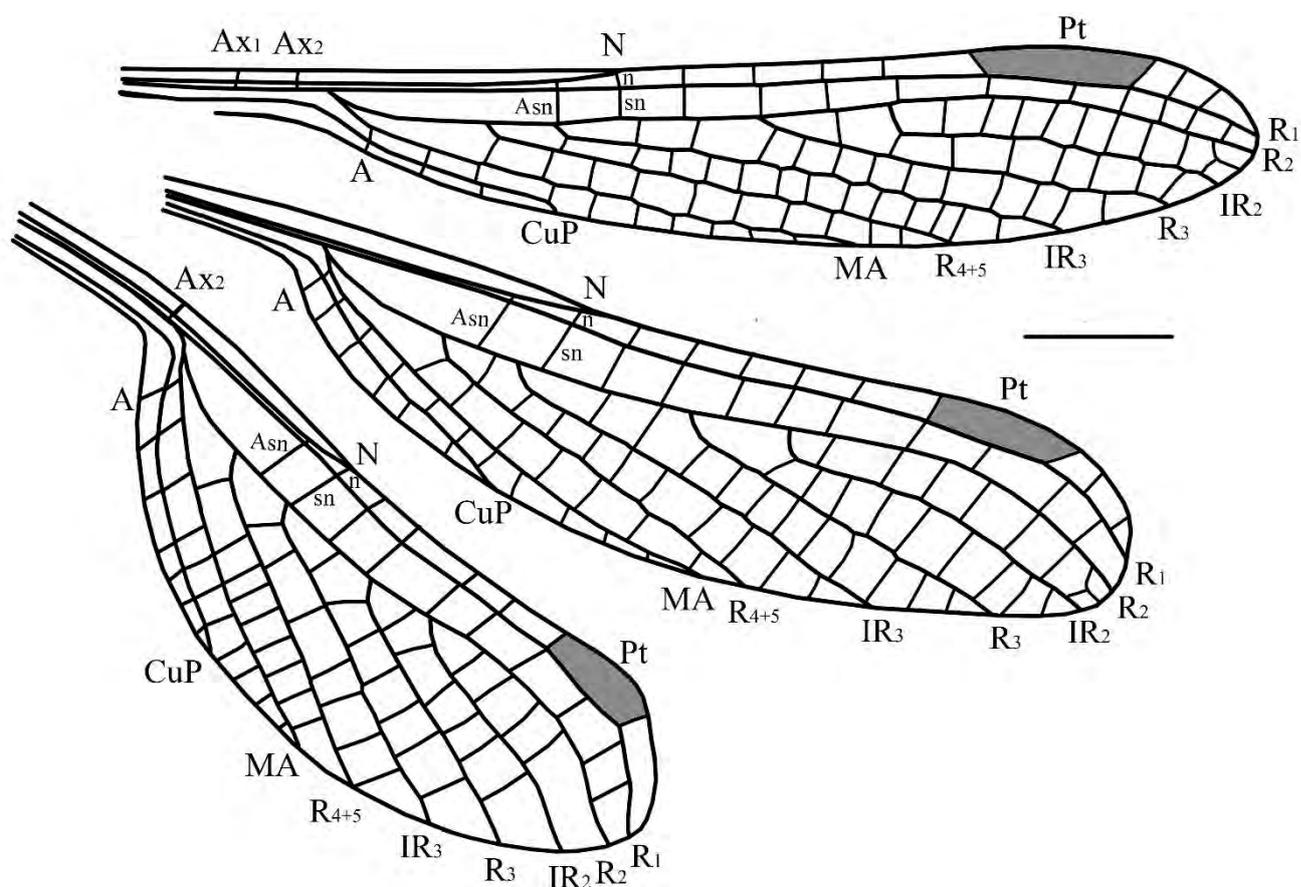


Рис. 4.55. *Batkenia pusilla* Pritykina, 1981, голотип ПИН, № 2785/22: прорисовка остатка; Киргизия, Ошская область, местонахождение Мадыген, средний-верхний триас, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (по Притыкина, 1981)

Род *Paratriassoneura* Bechly, 1997

Triassoneura: Притыкина, 1981, с. 41.

Paratriassoneura: Bechly, 2007 «Batkeniidae»; Nel et al., 2012, p. 99.

Типовой вид – *Paratriassoneura primitiva* (Pritykina, 1981), ладинские-карнийские отложения Киргизии.

Диагноз. Крыло длинное и узкое (сохранившаяся часть ~ 10 мм) Не менее трех поперечных жилок между Sc и R₁ на интервале от основания крыла до N. N с вертикальными несмещенными n и sn. Pn 6, Psn 8. Pt крупная, с округлым задним краем. Под Pt не менее трех поперечных жилок. Основания R₄₊₅ и IR₃ проксимальнее N, основания R₃ и IR₂ дистальнее него. Psn поле между R₁ и R₂ не расширено. Основания R₄₊₅ и IR₃ и R₃ и IR₂ сближены. Расстояние между основаниями IR₃ и R₃ заметно увеличено. Все основные продольные жилки на большей части своей длины прямые. Поперечное жилкование умеренно густое.

Сравнение. См. описание *Batkenia* Pritykina, 1981.

Видовой состав. Только типовой вид.

Замечания. Первоначально вид *Paratriassoneura primitiva* (Pritykina, 1981) был описан в составе рода *Triassoneura* Tillyard, 1918 семейства Triassolestidae Tillyard, 1918 инфраотряда Heterophlebiomorpha Handlirsch, 1906 подотряда Libellulina Laicharting, 1781 (Притыкина, 1981; (в принятой в настоящей работе систематике: подотряд Heterophlebiina (Anisozygoptera) отр. Libellulida). Однако после ревизии ископаемых стрекозообразных указанный вид был выделен Г. Бехли в отдельный род *Paratriassoneura* Bechly, 1997 в составе семейства Batkeniidae подотряда Kennedyina отряда Odonoptera Martynov, 1932 на основе примитивного строения узелка, нехарактерного для настоящих стрекоз. Именно к семейству Batkeniidae вид отнесен на основании большого количества Pn и Psn поперечных жилок в поле между N и Pt, и базального относительно N положения оснований R₄₊₅ и IR₃. Последний признак был изменен в связи с включением в состав семейства р. *Engellestes* Nel et al., 2012 (Nel et al., 2012). В настоящей работе р. *Engellestes* выделен в отдельное семейство на основе сильной редукции продольных жилок заднего края крыла.

Распространение. Средний-верхний триас Киргизии.

Paratriassoneura primitiva (Pritykina, 1981)

Рис. 4.56

Triassoneura primitiva: Притыкина, 1981, с. 41, рис. 29, табл. X–5.

Paratriassoneura primitiva: Bechly, 1997, p. 57; 2007 «Batkeniidae»; Nel et al., 2012, p. 99.

Голотип – ПИН, № 2069/18; противоотпечаток фрагмента крыла; местонахождение Мадыген (Джайлоучо); предгорья Туркестанского хребта близ урочища Мадыген, северо-западная площадь; средний–верхний триас, ладинский–карнийский ярусы, мадыгенская свита.

Диагноз. Как для рода.

Описание. Описание приведено в работе Притыкиной (Притыкина, 1981). Диагностические признаки перечислены выше.

Размеры. Размеры голотипа даны в работе Притыкиной (Притыкина, 1981).

Распространение. Триасовая система, средний-верхний отделы, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита; Киргизия, Ошская область, Баткенский район.

Материал. Голотип.

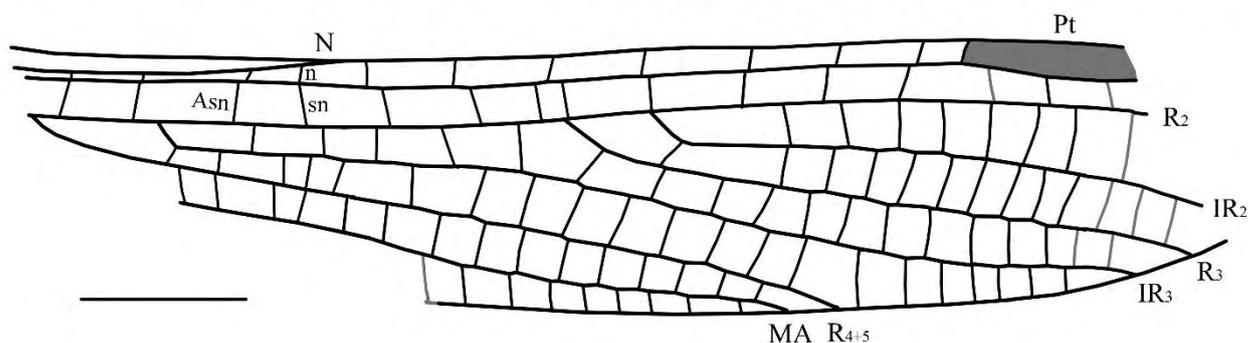


Рис. 4.56. *Paratriassoneura primitiva* (Pritykina, 1981), голотип ПИН, № 2069/18: а – фотография; б – прорисовка остатка; Киргизия, Ошская область, местонахождение Мадыген, средний-верхний триас, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (по Притыкина, 1981)

СЕМЕЙСТВО VOLTZIALESTIDAE Bechly, 1996

Protozygota indet.: Nel et al., 1996, p. 25–27.

Voltzialestidae: Nel et al., 2012, p. 101.

Voltzialestinae: Bechly, 1996 (nomen nudum); 2003, «Batkeniidae: Voltzialestinae».

Protomyrmeleontidae: Притыкина, 1981, с. 35–37.

Типовой род – *Voltzialestes* Nel et al., 1996; средний триас Европы.

Диагноз. Небольшие крылья до 20 мм в длину. Стебелек ярко выраженный, узкий. Дистальная часть крыла с уплотненным жилкованием. Только первичные Ax: Ax₀, Ax₁ и Ax₂. МР короткая, вертикальная или наклоненная в сторону вершины. Общий стебель Cu+A с заметным изгибом на уровне Arc. A редуцирована до поперечной. Arc короткий, sq отсутствует. Вершина CuP немного дистальнее середины крыла и заметно дистальнее N. Одна или две поперечные жилки между Sc и R₁ до N. Asn ярко выражена, с продолжением в вышележащем поле. N между проксимальной третью и серединой крыла (37–46%); n и sn перпендикулярные, расположены под N. Pn жилок не более 9, Psn – не более 10. Psn поле равно по ширине Pn. Pt крупная, вытянутая, под ней находится от одной (Ptbr) до трех поперечных жилок. За Pt присутствуют Pn и Psn. Основание R₄₊₅ расположено на уровне N. Основания Rs могут быть сближены. Между ветвями Rs появляются дополнительные ячейки и жилки. Расширенное поле между CuP и задним краем крыла. Вершины MA и R₄₊₅ сближены. Жилкование относительно густое. Задний край крыла визуалью сжат.

Сравнение. См. описание Progoneuridae fam. nov.

Состав. Четыре рода: *Voltzialestes* Nel et al., 1996 и *Terskeja* Pritykina, 1981 из триаса Евразии и *Prototerskeja* gen. nov. и *Permosticta* gen. nov. из верхней перми европейской части России.

Распространение. Верхняя пермь – средний-верхний триас Евразии.

Род *Voltzialestes* Nel et al., 1996

Voltzialestes: Nel et al., 1996, p. 25–27.

Типовой вид – *Voltzialestes triasicus* Nel et al., 1996, анизийские отложения Европы (Франция).

Диагноз. Крыло размером 20–22 мм. Asn 1. Расстояние между Arc и Asn в полтора раза больше расстояния между Asn и N. N немного проксимальнее середины крыла, с несмещенными n и sn. Pn 6, Psn 6 между N и Pt. Pt с тремя жилками под ней. Pn 4, Psn 4 после Pt. Psn поле вдвое больше Pn на расстоянии от N до Pt. МР короткая, вертикальная. A редуцирована до состояния поперечной, выходит на край крыла под МР или немного дистальнее. Основание R₄₊₅ прямо под N. Основания R₄₊₅, IR₃, R₃, IR₂ сближены и расположены через одну ячейку. Расстояние между

основаниями R_{4+5} и IR_2 равно половине расстояния между N и Pt. Основание IR_2 расположено на середине расстояния между N и Pt. Вершина CuP расположена на уровне основания IR_2 . Между CuP и задним краем крыла два ряда ячеек. Между вершинами R_{4+5} и IR_3 два ряда ячеек.

Сравнение. См. описание *Prototerskeja* gen. nov.

Видовой состав. Только типовой вид.

Распространение. Средний триас Франции.

Voltzialesstes triasicus Nel et al., 1996

Рис. 4.57

Voltzialesstes triasicus: Nel et al., 1996, p. 25–27, fig. 1–3.

Голотип – n° 9041 (колл. Гравожель и Галля); отпечаток крыла с отсутствующим стебельком; местонахождение Адамсвиллер (вольциевый песчаник), предгорья Вогез; карьер у коммуны Адамсвиллер, департамент Нижний Рейн, северо-восток Франции; средний триас, анизийский ярус, формация Грес-а-Вольция, верхний бундзандштайн.

Диагноз. Как для рода.

Описание. Описание приведено в работах Нэля с соавторами (Nel et al., 1996; 2012). Диагностические признаки перечислены выше.

Размеры. Размеры голотипа даны в работах Нэля с соавторами (Nel et al., 1996; 2012).

Замечания. Первоначально вид был описан, как Protozygoptera fam. indet. Хотя в приведенном авторами консенсусном древе *Voltzialesstes* составляет монофилитическую группу вместе с триасовым *Triassolestodes* Pritykina, 1981 (сем. Triassolestidae Tillyard 1918) и верхнепермским *Permagrion* Tillyard, 1928 (сем. Permagrionidae Tillyard, 1928). Однако в 1995 Г. Бехли включил *Voltzialesstes* в подсемейство Voltzialesstinae Bechly, 2003 семейства Batkeniidae (р. *Batkenia*+*Paratriassoneura*) на основе сильно укороченной CuP и редуцированной до состояния поперечной A. В его классификации баткениды являются сестринской группой для протомирмелеонтид (Bechly, 1996). В последней ревизии протозигоптер вольциалестес был выделен в отдельное семейство Voltzialesstidae Bechly, 1996, куда также были включены нижнепермский р. *Azaroneura* Nel et al., 2012, ранее описанный в семействе Protomyrmeleontidae и триасовый р. *Terskeja* Pritykina, 1981. Семейство Voltzialesstidae было перенесено в состав надсемейства Protomyrmeleontoidea на основе предполагаемой авторами схожести в особенностях ветвления жилок радиального сектора (основание R_3 должно начинаться на IR_2 или сливаться с ней в базальной части; Nel et al., 2012). Однако этот признак не может быть четко прослежен на указанных экземплярах, что ставит выделение отдельного семейства под сомнение.

Распространение. Триасовая система, средний отдел, анизийский ярус, формация Грес-а-Вольция, верхний бундзандштайн; Франция, департамент Нижний Рейн.

Материал. Голотип из типового местонахождения, паратипы n° 9042 и n° 5846–5847 и экз. n° 9043 из карьера у коммуны Бюст (Нижний Рейн, северо-восток Франции).

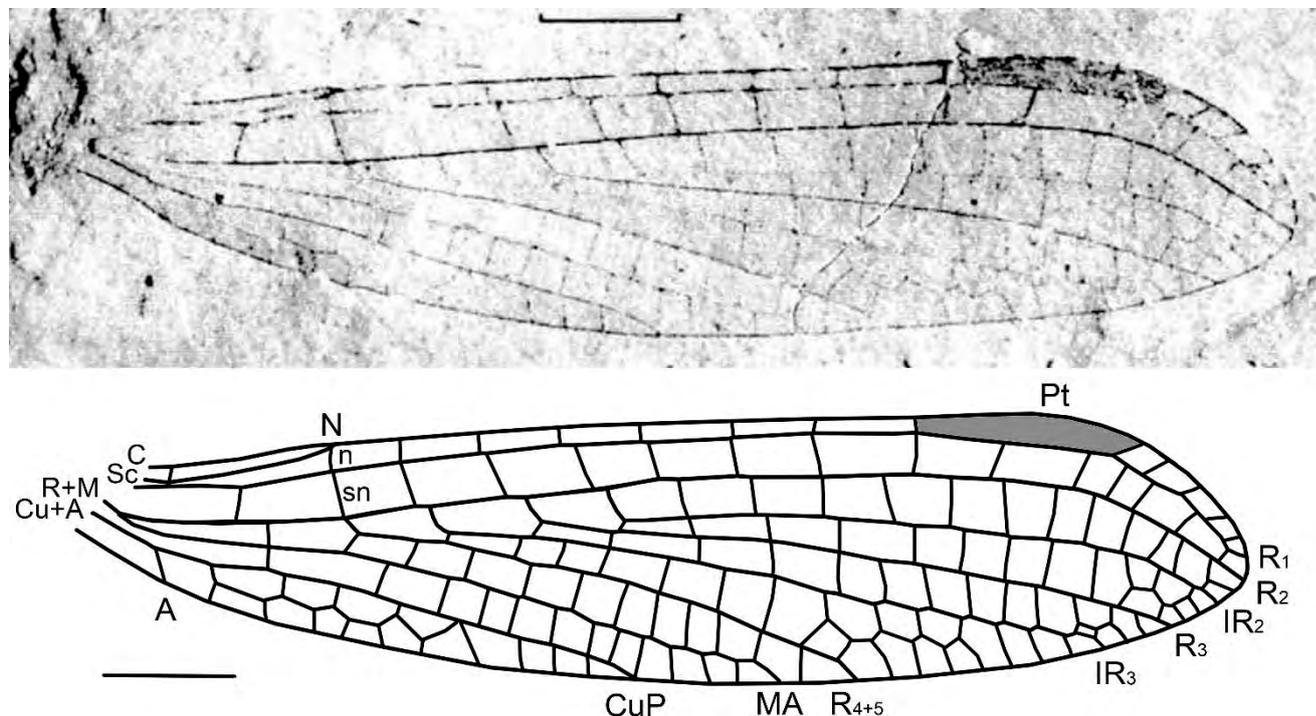


Рис. 4.57. *Voltziales tes triasicus* Nel et al., 1996, голотип n° 9041: а – фотография; б – прорисовка остатка; Франция, Вогезы, местонахождение Адамсвиллер (Вольциевый песчаник), средний триас, анизийский ярус, формация Грес-а-Вольция, верхний бундзандштайн. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (по Nel et al., 1996)

Род *Terskeja* Pritykina, 1981

Terskeja: Притыкина, 1981, с. 35–37; Bechly, 2007, «Batkeniidae: Voltziales tinae».

Типовой вид – *Terskeja paula* Pritykina, 1981, ладинские-карнийские отложения Киргизии.

Диагноз. Крыло размером 12–19 мм. Ax_2 проксимальнее Arc . Одна или две поперечные жилки между R_1 и R_2 до N . Asn , по-видимому, на середине расстояния между Arc и N . N немного дистальнее трети крыла (37% длины), с несмещенными n и sn . Между N и Pt от 6 до 9 Pn , от 6 до 10 Psn . Крупная вытянутая с параллельными краями Pt с тремя жилками под ней. После Pt от 0 до 5 Pn и Psn . Psn поле не расширенное. MP короткая, вертикальная. A редуцирована до состояния поперечной, выходит на край крыла прямо под MP и первой Asn . Основание R_{4+5} расположено прямо под N или немного дистальнее него. Основания R_{4+5} , IR_3 , R_3 , IR_2 расположены через 1–2 ячейки. Расстояние между основаниями R_{4+5} и IR_2 равно половине расстояния между N и Pt . Основание IR_2 расположено немного дистальнее середины расстояния между N и Pt . Вершина CuP расположена на уровне основания R_3 . Вершины MA и R_{4+5} сближены.

Между CuP и задним краем крыла один ряд ячеек. Между вершинами IR₂ и R₃, R₄₊₅ и IR₃ по 2–4 ряда ячеек.

Сравнение. См. описание *Prototerskeja* gen. nov.

Видовой состав. Три вида из среднего-верхнего триаса Киргизии: *Terskeja paula*, *T. tenuis* Pritykina, 1981 и *T. pumilio* Pritykina, 1981.

Распространение. Средний-верхний триас Киргизии.

***Terskeja paula* Pritykina, 1981**

Рис. 4.58

Terskeja paula: Притыкина, 1981, с. 35–37, рис. 24, табл. IX.1; Bechly, 1996, p. 304, fig. 116; Bechly, 2007, «Batkeniidae: Voltzialestinae».

Голотип – ПИН, № 2240/1774; отпечаток и противоотпечаток двух целых крыльев; местонахождение Мадыген (Джайлоучо); предгорья Туркестанского хребта близ урочища Мадыген, северо-западная площадь; средний–верхний триас, ладинский–карнийский ярусы, мадыгенская свита.

Диагноз. На интервале от Arc до N только одна поперечная жилка (Asn) между Sc и R₁, продолжающаяся в следующем нижележащем поле. Не менее 6 Pn и Psn жилок на расстоянии от N до Pt. Psn поле слегка шире Pn. Под Pt не менее 3 поперечных жилок. За Pt нет Pn и только одна Psn. Основание R₄₊₅ прямо под N. Расстояние между основаниями R₄₊₅ и IR₃, по-видимому, больше расстояний между остальными радиальными и интеркалярными жилками. В поле между IR₂ и R₃ присутствует дополнительная интеркалярная жилка (pl). Вершина CuP на уровне основания R₃. Между вершинами CuP и MA нет дополнительных интеркалярных продольных жилок.

Описание. Описание приведено в работе Притыкиной (Притыкина, 1981). Основные признаки перечислены выше в диагнозе вида.

Размеры. Размеры голотипа даны в работе Притыкиной (Притыкина, 1981).

Сравнение. От *T. tenuis* и *T. pumilio* отличается меньшим количеством Pn и Psn, поперечных жилок между Arc и N, более проксимальным положением основания R₄₊₅, отсутствием дополнительных ячеек между вершинами CuP и MA и R₄₊₅ и IR₃, большим расстоянием между основаниями R₄₊₅ и IR₃. Только от *T. tenuis* отличается более узким Psn полем, более проксимальным положением вершины CuP; только от *T. pumilio*: меньшим количеством поперечных жилок под Pt.

Распространение. Триасовая система, средний-верхний отделы, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита; Киргизия, Ошская область, Баткенский район.

Материал. Голотип и экз. ПИН, № 2240/1780 из того же местонахождения.

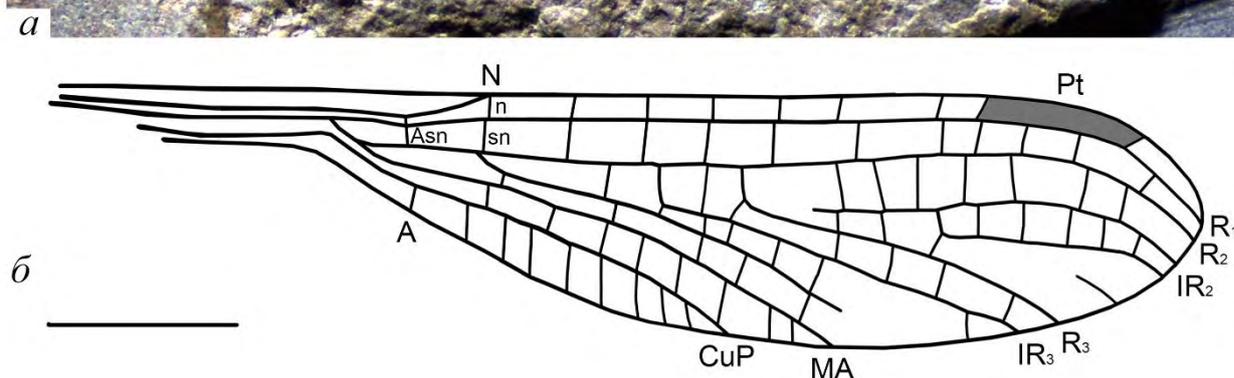


Рис. 4.58. *Terskeja paula* Pritykina, 1981, голотип ПИН, № 2240/1774: а – фотография; б – прорисовка остатка; Киргизия, Ошская область, местонахождение Мадыген, средний-верхний триас, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (по Притыкина, 1981)

***Terskeja tenuis* Pritykina, 1981**

Рис. 4.59

Terskeja tenuis: Притыкина, 1981, с. 36, рис. 25, табл. IX.2; Vechly, 1996, p. 305, fig. 117; Vechly, 2007, «Batkeniidae: Voltzialestinae».

Голотип – ПИН, № 2555/632; отпечаток и противоотпечаток целого крыла посредственной сохранности; местонахождение Мадыген (Джайлоучо); предгорья Туркестанского хребта близ

урочища Мадыген, северо-западная площадь; средний–верхний триас, ладинский–карнийский ярусы, мадыгенская свита.

Диагноз. На интервале от Arc до N две поперечные жилки. 9 Pn и 10 Psn жилок на расстоянии от N до Pt. Psn поле в полтора раза шире Pn. Под Pt 3 поперечные жилки. За Pt 5 Pn и 6 Psn. Основание R₄₊₅ заметно дистальнее N. Расстояние между основаниями радиальных и интеркалярных жилок практически равны. В поле между IR₂ и R₃ присутствуют две дополнительные интеркалярные жилки (pl). Вершина CuP на уровне основания IR₂. Между вершинами CuP и MA, а также R₄₊₅ и IR₃ присутствует дополнительная интеркалярная продольная жилка.

Описание. Описание приведено в работе Притыкиной (Притыкина, 1981). Основные признаки перечислены в диагнозе вида.

Размеры. Размеры голотипа даны в работе Притыкиной (Притыкина, 1981).

Сравнение. См. описание *T. paula*.

Распространение. Триасовая система, средний-верхний отделы, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита; Киргизия, Ошская область, Баткенский район.

Материал. Голотип и экз. 5343/199 из того же местонахождения.

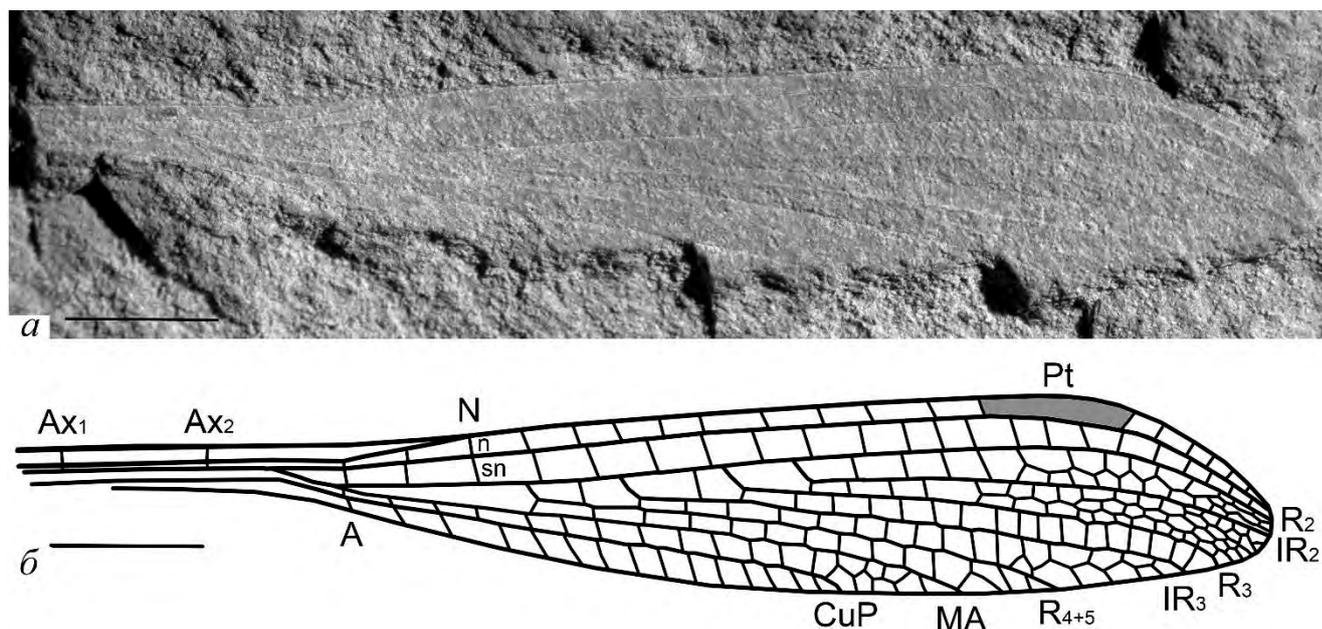


Рис. 4.59. *Terskeja tenuis* Pritykina, 1981, голотип ПИН, № 2555/632: а – фотография; б – прорисовка остатка; Киргизия, Ошская область, местонахождение Мадыген, средний-верхний триас, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (по Притыкина, 1981)

Terskeja pumilio Pritykina, 1981

Рис. 4.60

Terskeja paula: Притыкина, 1981, с. 36–37, рис. 26, табл. IX.3; Bechly, 1996, p. 306; Bechly, 2007, «Batkeniidae: Voltzialestinae».

Голотип – ПИН, № 2555/630; отпечаток и противоотпечаток целого крыла посредственной сохранности; местонахождение Мадыген (Джайлоучо); предгорья Туркестанского хребта близ урочища Мадыген, северо-западная площадь; средний–верхний триас, ладинский–карнийский ярусы, мадыгенская свита.

Диагноз. На интервале от Ar_6 до N между Sc и R_1 две поперечные жилки, слегка смещенные относительно двух жилок нижележащего поля. 9 P_n и 9 P_{sn} жилок на расстоянии от N до Pt. P_{sn} поле слегка шире P_n . Под Pt 4 поперечные жилки. За Pt 2 P_n и 3 P_{sn} . Основание R_{4+5} заметно дистальнее N. Расстояние между R_3 и IR_3 заметно больше расстояния между основаниями остальных радиальных и интеркалярных жилок. В поле между IR_2 и R_3 присутствуют три дополнительные интеркалярные жилки (p1). Вершина CuP на уровне основания R_3 . Между вершинами CuP и MA присутствует дополнительная интеркалярная продольная жилка. Между вершинами R_{4+5} и IR_3 присутствуют три дополнительных интеркалярных жилки.

Описание. Описание приведено в работе Притыкиной (Притыкина, 1981). Основные признаки перечислены в диагнозе вида.

Размеры. Размеры голотипа даны в работе Притыкиной (Притыкина, 1981).

Сравнение. См. описание *T. paula*.

Распространение. Триасовая система, средний-верхний отделы, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита; Киргизия, Ошская область, Баткенский район.

Материал. Голотип и экз. 5330/81 из того же местонахождения.

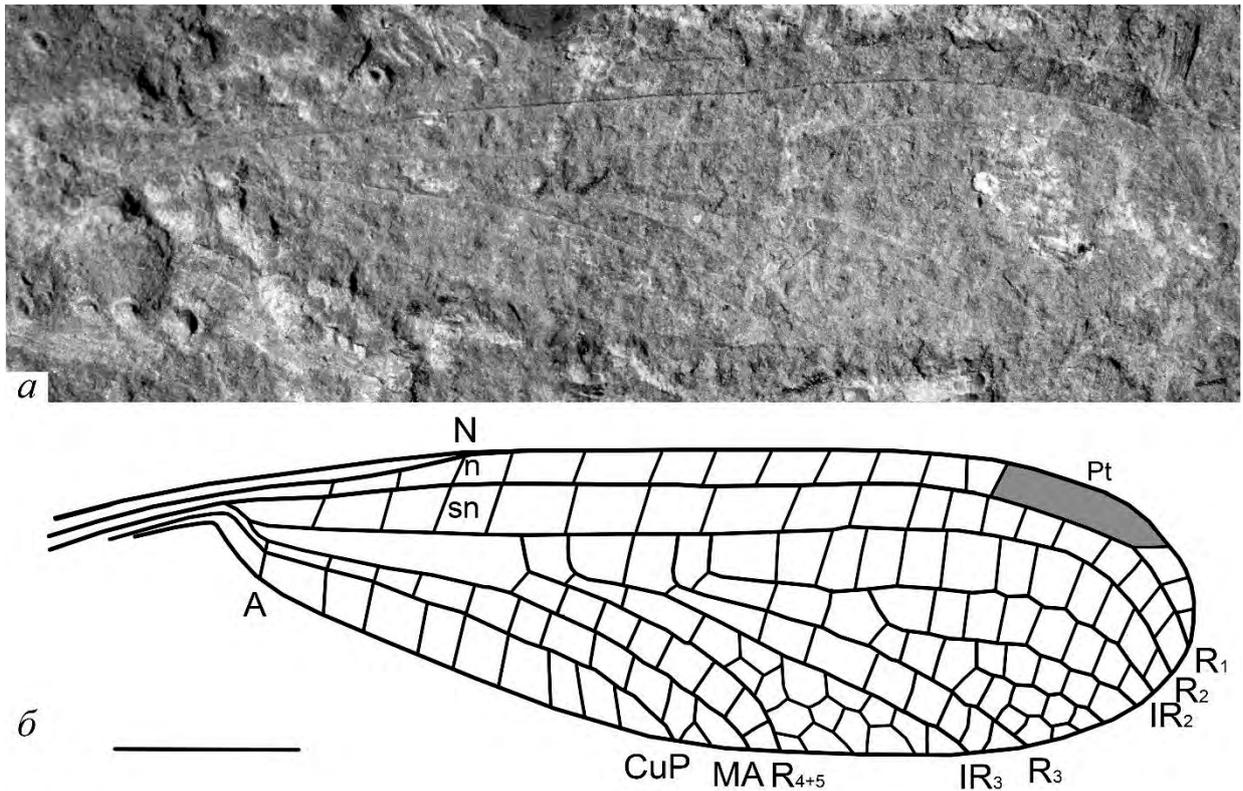


Рис. 4.60. *Terskeja pumilio* Pritykina, 1981, голотип ПИН, № 2555/630: а – фотография; б – прорисовка остатка; Киргизия, Ошская область, местонахождение Мадыген, средний-верхний триас, ладинский-карнийский ярусы, мадыгенская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм (по Притыкина, 1981)

Род *Prototerskeja* gen. nov.

Типовой вид – *Prototerskeja dubia* sp. nov., северодвинские отложения Вологодской области.

Диагноз. Крыло размером 16–17 мм. Ax_2 на уровне Arc . Asn_1 . Расстояние между Arc и Asn втрое больше расстояния между Asn и N . N немного проксимальнее половины (46% длины), со слегка наклоненной n и немного смещенной относительно ее уровня sn . Между N и Pt от 3 до 5 Pn , 5 Psn . Pt крупная с закругленными задним. $Ptbr_1$. После Pt от 0 до 4 Pn и от 1 до 3 Psn . Psn поле между N и Pt не расширено. MP очень короткая, вертикальная. A редуцирована до состояния поперечной, выходит на край крыла прямо под MP . Основание R_{4+5} расположено немного проксимальнее N . Основания IR_3 и R_3 сближены. Расстояние между основаниями R_{4+5} и IR_2 немного больше расстояния между N и Pt . Основание IR_2 расположено слегка проксимальнее переднего края Pt . Вершина CuP расположена на уровне основания IR_3 . Вершины MA и R_{4+5} сближены. Между CuP и задним краем крыла один ряд ячеек. Между вершинами IR_2 и R_3 , R_{4+5} и IR_3 по 1–2 ряда ячеек.

Сравнение. От всех родов семейства *Prototerskeja* gen. nov. отличается слегка наклоненной n и смещенной sn . От родов *Terskeja* и *Voltzialestes* новый род отличается меньшими размерами,

меньшим количеством Pn и Psn, только одной жилкой под Pt, более проксимальным положением основания R₄₊₅, несближенными основаниями Rs и IR, короткой IR₂, более округлыми краями Pt. Только от р. *Terskeja* отличается более дистальным положением Ax₂, меньшим количеством жилок между R₁ и R₂ до N, более дистальным положением узелка; от р. *Voltzialestes*: одним рядом ячеек между CuP и задним краем крыла. С р. *Permosticta* gen. nov. схож положением N, сближенными основаниями IR₃ и R₃, но отличается от него: округлой формой Pt, большим количеством Pn и Psn, отсутствием изгиба Cu+A на уровне A, более проксимальным положением Ax₂ и Asn, вертикальной MP, разреженным поперечным жилкованием.

Видовой состав. Только типовой вид.

Распространение. Верхняя пермь европейской части России.

***Prototerskeja dubia* gen. et sp. nov.**

Табл. V, фиг. 3–4; рис 4.61

Название вида от латинского «dubius» – сомнительный.

Голотип – ПИН № 3840/5001; отпечаток фрагмента крыла, примерно от дистальной части стебелька до узелка, и противоотпечаток от уровня дужки до вершины крыла; местонахождение Исады, Вологодская область, Великоустюгский район, левый берег р. Сухоны, обнажение напротив деревни Исады; верхняя пермь, северодвинский ярус, полдарская свита, отложения Мутовинской линзы на уровне кичугской пачки.

Диагноз. Как для рода.

Описание. Небольшое крыло с плотным поперечным жилкованием. Первичные антеннодальные жилки присутствуют, расположены до Arc (Ax₂ на уровне Arc). Поле между Sc и R₁ очень узкое, на интервале от Ax₂ до N в нем находится только одна слегка наклоненная жилка, в следующем поле со смещением переходящая в Asn. N со слегка наклоненной n и немного смещенной вертикальной sn. Pn жилок от 3 до 5, Psn 5, они смещены друг относительно друга. Pt крупная, с округлым задним и дистальным краями, базальный край слегка наклонен, Ptbr вертикальная, расположена под серединой Pt, в месте ее наибольшей ширины. На голотипе 4 Pn и 3 Psn за Pt. (на паратипе: только одна Psn). Основание R₄₊₅ находится немного проксимальнее N. Между основаниями R₄₊₅ и IR₃ две ячейки, между основаниями IR₃ и R₃ – одна, между основаниями R₃ и IR₂ – одна ячейка. MP сильно укорочена, расположена в проксимальной четверти расстояния между Arc и Asn. A редуцирована до состояния поперечной, расположена прямо под MP. Между вершинами A и CuP – 6 ячеек, между вершинами CuP и MA – от 6 до 7 ячеек, между вершинами MA и R₄₊₅ – 1 ячейка. Между основными жилками радиального сектора

встречаются дополнительные ряды ячеек. Вершина CuP находится немного проксимальнее основания IR₃, вершины MA и R₄₊₅ – между основаниями R₃ и IR₂.

Размеры. Длина представленной части крыла – 14,5 мм (целое крыло ~ 17 мм), узелковая ширина – 2,9 мм, максимальная ширина, на уровне основания IR₃ – 3,6 мм; длина от Arc до N – 4,3 мм, от N до Pt – 6,1 мм, от Pt до вершины крыла – 1,1 мм. Расстояние от Ax₀ до Ax₁ – 2,1 мм, от Ax₁ до Ax₂ – 1,3 мм. Расстояние между Arc и Asn – 3,5 мм, между Asn и N – 1,0 мм. MP: 0,05 мм длиной, A: 0,5 мм длиной. Расстояние между основаниями R₂ и RP₄₊₅ – 3,8 мм, между основаниями RP₄₊₅ и IR₃ – 2,5 мм, между основаниями IR₃ и R₃ – 1,2 мм, между основаниями R₃ и IR₂ – 2,5 мм. Pt: костальный край – 2,2 мм; радиальный край – 1,9 мм, базальный край – 0,3 мм, дистальный край – 0,3 мм.

Распространение. Пермская система, татарский отдел, северодвинский ярус, полдарская свита; европейская часть России, Вологодская область, Великоустюгский район.

Материал. Помимо голотипа, паратип ПИН, № 3840/5011 и экз. ПИН, №№ 3840/1690 и 3840/1691 и 3840/2095 из того же местонахождения.

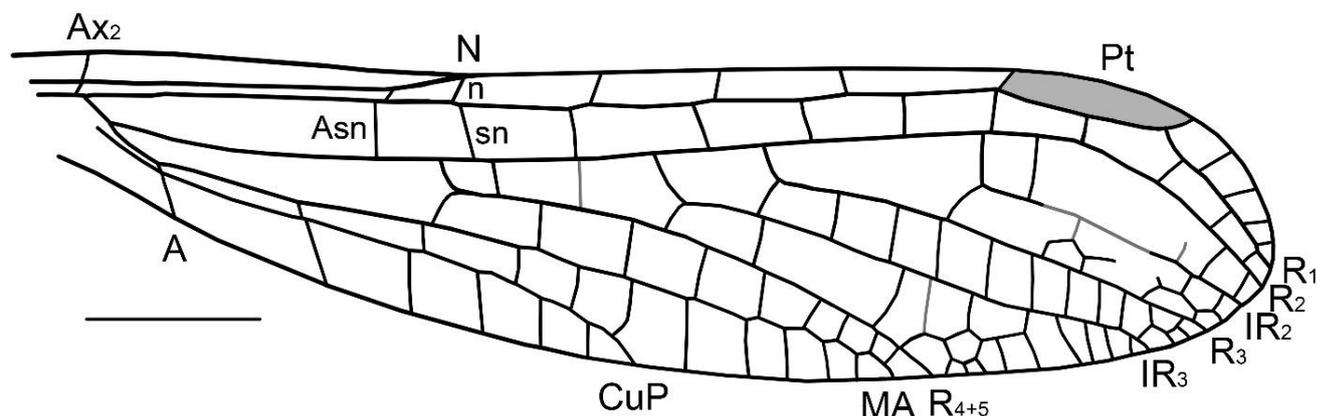


Рис. 4.61. *Prototerskeja dubia* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 3840/5001: прорисовка остатка; Россия, Вологодская область, местонахождение Исады, верхняя пермь, северодвинский ярус, полдарская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм

Род *Permosticta* gen. nov.

Название рода от пермского возраста местонахождения и родового названия *Platysticta* Selys, 1860

Типовой вид – *Permosticta elegans* sp. nov.; северодвинские отложения Вологодской области.

Диагноз. Крыло длиной 8–17 см. Стебелек узкий, длинный. Ax₂ проксимальнее Arc. Одна Asn. Расстояние между Arc и Asn равно половине расстояния между Asn и N. Cu+A с отчетливым изгибом на уровне Arc. N немного проксимальнее середины крыла (46%), с вертикальными

несмещенными p и pn . От 2 до 4 Pn и Psn . Pt крупная. $Ptbr$ под серединой Pt . После Pt может присутствовать по одной Pn и Psn жилке. Основание R_{4+5} немного проксимальнее N . Основания остальных R_s и IR дистальнее N . Основания IR_3 и R_3 сближены. Основание IR_2 под проксимальным краем Pt . Psn поле между R_1 и R_2 не расширено. Поле между CuP и задним краем крыла заметно расширенное. MP короткая, наклоненная к вершине крыла. A редуцирована до состояния поперечной, выходит на край крыла немного дистальнее MP . Вершина CuP немного дистальнее N . MA и IR_3 слегка зигзагообразные в дистальной части или прямые. Все остальные продольные жилки прямые. Поперечное жилкование разреженное. Между CuP и задним краем крыла один ряд ячеек. Между вершинами IR_2 и R_3 , R_{4+5} и IR_3 по одному ряду ячеек.

Сравнение. См. описание *Prototerskeja* gen. nov.

Видовой состав. Два вида из северодвинских отложений Вологодской области: *Permosticta elegans* sp. nov. и *Per. parva* sp. nov.

Распространение. Верхняя пермь Вологодской области.

Permosticta elegans gen. et sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1–3, рис 4.62

Название вида от латинского «*elegans*» – изящный, утонченный.

Голотип – экз. ПИН, № 3840/1685, отпечаток целого крыла и противотпечаток фрагмента крыла от узелка до вершины, местонахождение Исады, Вологодская область, Великоустюгский район, левый берег р. Сухоны, обнажение напротив деревни Исады; верхняя пермь, северодвинский ярус, полдарская свита, отложения Мutowинской линзы на уровне кичутской пачки.

Диагноз. Длина крыла около 16–17 мм. Ax_2 сильно базальнее Arg . N слегка базальнее середины крыла. Pn 3, Psn 3 или 4. Pt крупная и длинная, с вертикальным проксимальным и наклоненным дистальным краем. Заметная вертикальная Asn без продолжения в поле между Sc и R_1 . Основание R_{4+5} немного базальнее N . Основание IR_2 ниже проксимальной стороны Pt . Поле между R_2 и IR_2 с одной или двумя поперечными жилками. $Cu+A$ с отчетливым перегибом на уровне основания A . A очень короткая и наклоненная, лежит на середине расстояния между MP и Asn . Окончание CuP на уровне основания IR_3 . MA и IR_3 слегка зигзагообразные.

Описание. Стебелек длинный и узкий. Первичные антеннодальные жилки присутствуют. Ax_0 находится у самого основания крыла, Ax_1 немного дистально смещена относительно поперечной жилки между Sc и $R+MA$; Ax_2 переходит в нижележащую поперечную жилку без смещения (на паратипе и экз. ПИН № 3840/1692: обе антеннодальные жилки не смещены относительно нижележащих поперечных).

Субантенотальная поперечная жилка (A_{sn}) ярко выраженная, вертикальная, лежит в базальной трети расстояния между Arc и N (на паратипе: A_{sn} лежит на середине расстояния между Arc и N). Поперечная жилка между Sc и R_1 на уровне A_{sn} отсутствует. N расположен немного базальнее середины крыла (около 46% длины крыла). Узелковые поперечные жилки p и sp выравненные друг с другом и с N , ярко выраженные и вертикальные. Три P_n смещены относительно четырех P_{sn} , на расстоянии от N до Pt . Pt большая и удлиненная; с параллельными передним (костальный) и задним (радиальный) краями, вертикальным базальным краем и наклоненным дистальным. Под Pt только одна поперечная жилка ($Ptbr$). Она находится на уровне ее середины. Одна слегка наклоненная постноотальная поперечная жилка смещена относительно одной постсубноотальной поперечной жилки дистальнее Pt (на паратипе: P_n и P_{sn} дистальнее Pt отсутствуют). Дискоидальная чейка (q) удлиненная, базально открытая; дистальный край q (MP) наклоненный, направлен к вершине крыла. MA и MP разделяются в 3,7 мм базальнее N и в 0,5 мм дистальнее основания R_2 (на паратипе: MA и MP ветвятся в 2,7 мм базальнее N , и в 0,4 мм дистальнее основания RP). Sq отсутствует. A сильно редуцирована (до состояния поперечной), направлена к основанию крыла. A лежит на середине расстояния между MP и A_{sn} . CuP и A разделяются напротив ветвления R_2 и MA ; $Cu+A$ с сильным изгибом под Arc и отчетливым перегибом на уровне основания A .

Основание R_2 в 0,4 мм дистальнее Arc ; основание R_{4+5} немного базальнее N (на паратипе: основание R_{4+5} на уровне N . Основание IR_3 на одну ячейку дистальнее основания R_{4+5} ; основание R_2 на одну ячейку дистальнее основания IR_3 ; основание IR_2 расположено под проксимальной стороной Pt и в двух ячейках дистальнее основания R_2 (на паратипе и экз. ПИН, №№ 3840/1687, 3840/2613, 3840/2608: по одной ячейке между основаниями радиальных и интеркалярных продольных жилок).

Все основные продольные жилки, кроме MA и IR_1 , прямые и неразветвленные. Дистальная часть MA и последняя ячейка IR_1 слегка зигзагообразные. Дополнительные жилки между основными продольными отсутствуют. Вершины IR_2 и R_3 лежат дистальнее Pt ; вершина IR_3 на уровне дистальной стороны Pt ; вершина R_{4+5} расположена немного базальнее проксимальной стороны Pt , в двух ячейках базальнее окончания IR_3 ; вершина MA находится на одну ячейку базальнее окончания R_{4+5} ; окончание CuP лежит три ячейки базальнее окончания MA ; окончание A на три ячейки базальнее окончания CuP (на паратипе: 4 ячейки между окончаниями A и CuP).

Размеры. Длина крыла – 17,4 мм, узелковая ширина – 2,9 мм, максимальная ширина, на уровне основания R_3 – 3,6 мм; длина от основания крыла до Arc – 3,6 мм, от Arc до N – 4,2 мм, от N до Pt – 6,4 мм, от Pt до вершины крыла – 0,9 мм. Расстояние от Ax_0 до Ax_1 – 2,1 мм, от Ax_1 до Ax_2 – 1,3 мм, Ax_2 в 0,5 мм базальнее Arc . Расстояние между Arc и A_{sn} – 1,7 мм, между A_{sn} и

N – 2,5 мм. MP: 0,2 мм длиной, A: 0,18 мм длиной. Расстояние между основаниями R₂ и RP₄₊₅ – 3,5 мм, между основаниями RP₄₊₅ и IR₃ – 2,1 мм, между основаниями IR₃ и R₃ – 1,7 мм, между основаниями R₃ и IR₂ – 2,7 мм.

Pt: костальный край – 2,9 мм; радиальный край – 2,2 мм, базальный край – 0,4 мм, дистальный край – 0,6 мм.

Сравнение. От *Per. parva* отличается большими размерами крыла и Pt, отсутствием поперечной жилки над Asn, более сильным изгибом Cu+A на уровне разветвления составляющих ее жилок, большим количеством Pn и Psn, более проксимальным положением оснований R₄₊₅ и IR₂, присутствием поперечных жилок в поле между R₂ и IR₂, более дистальным положением вершины CuP (а, следовательно, ее большей длиной), базальным положением A, присутствием слегка зигзагообразных жилок MA и IR₃.

Распространение. Пермская система, татарский отдел, северодвинский ярус, полдарская свита; европейская часть России, Вологодская область, Великоустюгский район.

Материал. Помимо голотипа: паратипы ПИН, №№ 3840/2619 и 3840/5004, а также, экз. ПИН, №№ 3840/1687, 3840/1689, 3840/1692, 3840/2608, 3840/2609, 3840/2611, 3840/2613, 3840/2614, 3840/2617, 3840/2622, 3840/5002, 3840/5006, 3840/5008 из того же местонахождения.

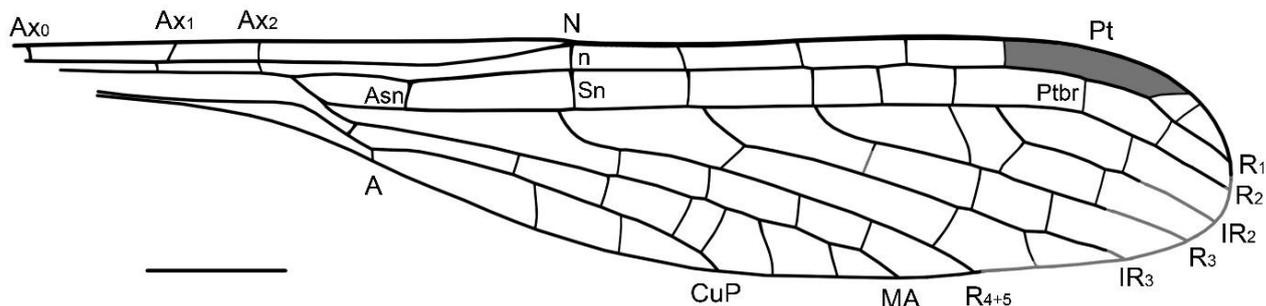


Рис. 4.62. *Permosticta elegans* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 3840/1685: прорисовка остатка; Россия, Вологодская область, местонахождение Исады, верхняя пермь, северодвинский ярус, полдарская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм

***Permosticta parva* gen. et sp. nov.**

Табл. VI, фиг. 4, рис 4.63

Название вида от латинского «parvus» – маленький, небольшой, незначительный (женский род).

Голотип – экз. ПИН, № 3840/314, противоотпечаток двух неполных крыльев и частично сохранившегося брюшка; местонахождение Исады, Вологодская область, Великоустюгский район, левый берег р. Сухоны, обнажение напротив деревни Исады; верхняя пермь,

северодвинский ярус, полдарская свита, отложения Мутовинской линзы на уровне кичугской пачки.

Диагноз. Длина крыла 7–9 мм. Две или три P_n и две P_{sn} . P_t очень маленькая, трапециевидная. A_{sn} слегка наклонена, смещена относительно поперечной жилки между Sc и R_1 . Основание R_{4+5} напротив N . Основание IR_2 под проксимальной частью P_t . Поле между R_2 и IR_2 не имеет поперечных жилок. $Cu+A$ слегка изогнута на уровне разветвления Cu и A . Вертикальная A выровнена с MP . Вершина CuP немного дистальнее основания R_{4+5} . Все продольные жилки прямые.

Описание. Брюшко с семью сохранившимися терминальными сегментами, расположено в полупрофиль. Брюшко короткое и относительно широкое. Латеральный киль хорошо виден на 7–11 сегментах. Соотношение видимых частей стернита и тергита составляет 1:3. На видимых частях второго и третьего сегментов нет следов специализированных структур гениталий.

Переднее крыло сохранилось не полностью, представлено дистальной частью от уровня Arc до вершины, задний край отсутствует. Субантенотальная поперечная жилка (A_{sn}) ярко выраженная, вертикальная, смещена относительно поперечной жилки между Sc и R_1 . N с узелковыми поперечными жилками, выровненными друг относительно друга. Две постноотальные поперечные жилки смещены относительно двух постсубноотальных в костальном поле на уровне между N и P_t . P_t очень маленькая, трапециевидная, со слегка изогнутыми и параллельными друг другу передним (костальным) и задним (радиальным) краями и наклоненными базальным и дистальным краями. Под P_t только одна поперечная жилка (P_{tbr}). P_{tbr} вертикальная, лежит на уровне середины P_t . P_n и P_{sn} дистальнее P_t отсутствуют.

Базальная часть q не сохранилась, дистальный край q (MP) наклоненный, направлен к вершине крыла, лежит перпендикулярно MA и $Cu+A$. MA и MP разделяются на 1,5 мм базальнее N и на 0,1 мм дистальнее основания R_2 .

Основание R_2 лежит дистальнее Arc ; основание R_{4+5} напротив N ; основание IR_2 ниже проксимальной части P_t . По одной ячейке между основаниями радиальных и интеркалярных продольных жилок. Все основные продольные жилки простые и прямые. Окончания IR_2 и R_3 лежат дистальнее P_t ; окончание IR_3 на уровне середины P_t . Окончания других продольных жилок не сохранились.

Заднее крыло неполное, сохранилось от дистальной части стебелька до вершины, костальный край от основания IR_1 до вершины отсутствует. Антенотальные поперечные жилки не сохранились. Субантенотальная поперечная жилка (A_{sn}) вертикальная, лежит в базальной трети расстояния между Arc и N . Слегка изогнутая поперечная жилка между Sc и R_1 расположена

немного дистальнее Asp . N со слабо наклоненными узелковыми поперечными жилками, sp лежит немного дистальнее N и p .

Дискоидальная ячейка (q) базально открытая, с параллельными передним и задним краями, дистальный край q (MP) перпендикулярен MA и $Cu+A$. MA и MP разделяются в $1,1$ мм базальнее N и в $0,1$ мм дистальнее основания R_2 . Sq отсутствует. A слегка наклоненная, сильно редуцирована. A лежит на уровне Asp . $Cu+A$ с сильным изгибом на уровне Arc . CuP слабо изогнута на уровне основания A . Основание R_2 лежит дистальнее Arc , основание R_{4+5} на уровне N . По одной ячейке между основаниями радиальных и интеркалярных продольных жилок. Все продольные жилки простые и прямые. Вершина R_{4+5} лежит на уровне основания IR_2 , вершина MA на одну ячейку базальнее вершины R_{4+5} ; вершина CuP на две ячейки базальнее конца A ; вершина A на две ячейки проксимальнее вершины CuP .

Размеры. Сохранившаяся часть брюшка длиной около $10,5$ мм, шириной $0,7-0,9$ мм.

Переднее крыло: длина $\sim 7,4$ мм (сохранившаяся часть – $6,0$ мм); узелковая ширина $\sim 1,0$ мм, максимальная ширина, на уровне основания $R_3 \sim 1,4$ мм; длина от N до Pt – $2,8$ мм, от Pt до вершины крыла – $0,8$ мм. MP : $0,05$ мм длиной; A : $0,14$ мм длиной. Расстояние между основаниями R_2 и R_{4+5} – $1,6$ мм, между основаниями R_{4+5} и IR_3 – $1,3$ мм, между основаниями IR_3 и R_3 – $0,5$ мм, между основаниями R_3 и IR_2 – $1,1$ мм. Pt : костальный край – $0,9$ мм, радиальный край – $0,6$ мм, базальный край – $0,18$ мм, дистальный край $\sim 0,16$ мм.

Заднее крыло: длина крыла $\sim 7,2$ мм (сохранившаяся часть – $6,5$ мм); узелковая ширина $\sim 1,0$ мм, длина от Arc до N – $1,5$ мм, от N до вершины крыла – $4,4$ мм. Расстояние между Arc и Asp – $0,6$ мм, между Asp и N – $0,9$ мм. MP : $0,04$ мм длиной. CuA : $0,14$ мм длиной. Расстояние между Arc и основанием R_2 – $0,3$ мм, между основаниями R_2 и R_{4+5} – $1,3$ мм, между основаниями R_{4+5} и IR_3 – $1,4$ мм, между основаниями IR_3 и R_3 – $0,5$ мм, между основаниями R_3 и IR_2 – $0,9$ мм.

Сравнение. См. описание *Per. elegans* sp. nov.

Распространение. Пермская система, татарский отдел, северодвинский ярус, полдарская свита; европейская часть России, Вологодская область, Великоустюгский район.

Материал. Голотип и экз. ПИН, № 3840/1688 из того же местонахождения.

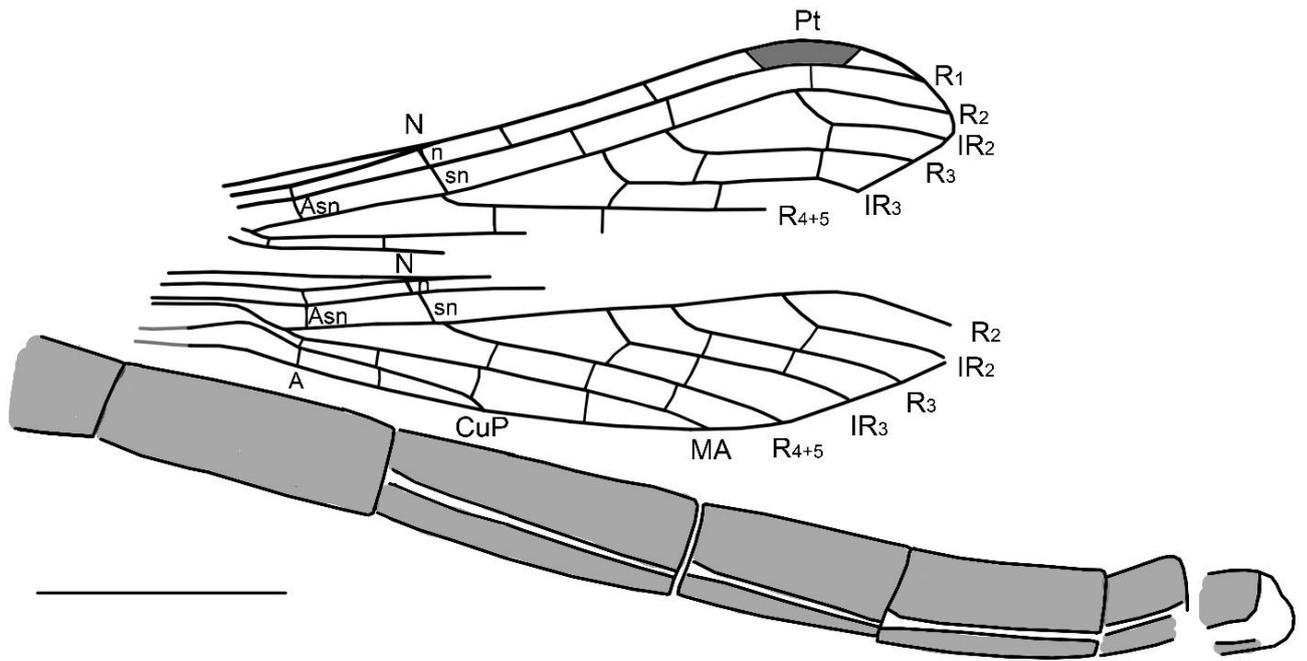


Рис. 4.63. *Permosticta parva* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 3840/314: прорисовка остатка; Россия, Вологодская область, местонахождение Исады, верхняя пермь, северодвинский ярус, полдарская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм

СЕМЕЙСТВО KALTANONEURIDAE Rohdendorf, 1961

Kaltanoneuridae (Protanisoptera): Родендорф, 1961, с. 85–87.

Kaltanoneuridae (Protozygoptera): Huguet et al., 2002, p. 540–541.

Kaltanoneuridae (Odonoptera inc. sed.): Bechly, 2008: «Kaltanoneuridae».

Kaltanoneuridae (Archizygoptera): Nel et al., 2012, p. 98.

Типовой род – *Kaltanoneura* Rohdendorf, 1961; средняя пермь Западной Сибири.

Диагноз. Крыло небольшое (19 мм длиной). А, по-видимому, редуцирована до состояния поперечной. Вершина CuP немного дистальнее середины крыла и заметно дистальнее N. N с несмещенными перпендикулярными n и sn. Pn 4, Psn 4. Pn поле очень узкое, Psn поле втрое шире Pn. Костальный край крыла на расстоянии от N до Pt заметно вогнут. Pt крупная, вытянутая, выгнутая вперед, под ней находятся три поперечных жилки. Основание R₄₊₅ расположено заметно дистальнее уровня N. Основания Rs на равном расстоянии друг от друга. Между ветвями Rs нет дополнительных ячеек и жилок. Расширенное поле между CuP и задним краем крыла. Вершины всех продольных жилок на равном расстоянии друг от друга. Жилкование разреженное. Задний край крыла визуально сжат.

Сравнение. См. описание Progoneuridae fam. nov.

Состав. Только типовой род.

Замечания. Первоначально монотипичное семейство *Kaltanoneuridae* было описано в составе подотряда *Protanisoptera* на основе специфического строения переднего края крыла: вогнутого интервала от *N* до *Pt* и очень длинной выгнутой *Pt*. При первоописании Родендорф отмечал, что *Kaltanoneura* имеет черты, сближающие его как с мелкими протанизоптероидными формами семейства *Ditaxineuridae* Tillyard, 1926, так и с протозигоптерами семейства *Kennedyidae*. Среди таких признаков он выделяет небольшие размеры крыла, его узкую форму, а также немногочисленность продольных жилок. Отдельно отмечается отсутствие дополнительной интеркалярной медиальной ветви, характерной для *Ditaxineuridae* и не встречающейся у *Kennedyidae* (Родендорф, 1961). В работе, посвященной ревизии пермских протанизоптер, семейство *Kaltanoneuridae* было переописано в составе *Protozygoptera*. Это было обосновано отсутствием протанизоптероидных признаков, а именно: наклоненной постсубнодальной жилки, пересечения *Pt* первой радиальной жилкой, дополнительной интеркалярной медиальной жилки (ИМА) и апикальных ветвей *R*₁. Авторы отметили, что *Kaltanoneura* больше всего похожа на кеннедид р. *Progoneura*, т.к. характеризуется небольшими размерами крыла, относительно разреженным продольным жилкованием и расширением постсубнодального поля. Однако перенести указанный род в состав семейства *Kennedyidae* не позволили специфическое строение переднего края крыла и наличие трех поперечных жилок под *Pt*. Поэтому содержащее только типовой род семейство *Kaltanoneuridae* было перенесено в состав инфраотряда *Protozygoptera* (Huguet et al., 2002). Цессин в своей сводке палеозойских стрекоз отнес *Kaltanoneuridae* к инфраотряду *Archizygoptera* (Zessin, 2008). Такое же положение семейства было принято и в последней ревизии протозигоптер (Nel et al., 2012). Авторы отмечают, что *Kaltanoneuridae* стоит включать именно в состав *Archizygoptera* на основе строения и положения нодальных структур. Отдельно отмечается, что калтаноневра имеет признаки, сближающие ее с р. *Progoneura*, но специфическое строение переднего края крыла и *Pt*, а также отсутствие базальной части крыла не позволяют перенести ее в *Kennedyidae* (Nel et al., 2012). В рамках настоящей работы было выполнено изучение голотипа *Kaltanoneura bartenevi*, дана детальная прорисовка жилкования крыла (рис. 4.64). В соответствии с ней были изменены и дополнены диагнозы семейства и рода. Однако неполнота материала, а также присутствие нехарактерных для других пермских семейств архизигоптер признаков: вытянутая длинная *Pt* с тремя жилками под ней, узкое *Pn* поле при расширенном *Psn* и вогнутый передний край крыла на интервале от *N* до *Pt* не позволяют объединить *Kaltanoneuridae* с другими семействами. Поэтому предлагается оставить монотипичное семейство *Kaltanoneuridae* в составе *Archizygoptera*.

Распространение. Средняя пермь Западной Сибири.

Род *Kaltanoneura* Rohdendorf, 1961

Kaltanoneura: Родендорф, 1961, с. 85–87; Huguet et al., 2002, p. 540–541; Bechly, 2008: «Kaltanoneuridae»; Nel et al., 2012, p. 98.

Типовой вид – *Kaltanoneura bartenevi* Rohdendorf, 1961, казанские отложения Кемеровской области.

Диагноз. Крыло размером около 19 мм. Передний край крыла на интервале от N до Pt заметно вогнут. N с вертикальными n и sn. Sn слегка дистально смещена относительно n и N. Между N и Pt 4 Pn, 4 Psn. Pt с выгнутым задним краем. Под Pt три поперечные жилки. Pn поле очень узкое. Psn поле втрое шире Pn. A, по-видимому, редуцирована до состояния поперечной. Основания Rs расположены заметно дистальнее N. Основания R₄₊₅, IR₃, R₃, IR₂ расположены через 1 ячейку. Одинаковые расстояния между основаниями Rs. Основание IR₂ расположено под проксимальным краем Pt. CuP довольно длинная. Вершина CuP расположена на уровне основания IR₃. Поле между CuP и задним краем крыла расширенное. IR₃ слегка зигзагообразная. Остальные продольные жилки прямые. Дополнительных жилок и ячеек между ними нет. Жилкование в дистальной части крыла довольно плотное. Между вершинами продольных жилок по 2–4 ячейки.

Видовой состав. Только типовой вид.

Распространение. Средняя пермь Кемеровской области.

Kaltanoneura bartenevi Rohdendorf, 1961

Рис. 4.64

Kaltanoneura bartenevi: Родендорф, 1961, с. 85–87, рис. 35; Huguet et al., 2002, p. 540–541, fig. 1–2; Bechly, 2008: «Kaltanoneuridae»; Nel et al., 2012, p. 98, fig. 15.1.

Голотип – ПИН, № 600/485; отпечаток и противоотпечаток дистальной части крыла; местонахождение Калтан, Кемеровская область, Новокузнецкий район, правобережье р. Кондомы, ныне заросший песчаный карьер у южной окраины поселка Верхний Калтан; средняя пермь, казанский ярус, митинский горизонт, кольчугинская серия, кузнецкая (безугольная) подсерия.

Диагноз. Как для рода.

Описание. Описание приведено в работах Родендорфа (Родендорф, 1961) и Нэля с соавторами (Nel et al., 2012). Основные признаки перечислены выше.

Размеры. Размеры экземпляров типовой серии представлены в работах Родендорфа (Родендорф, 1961) и Нэля с соавторами (Nel et al., 2012).

Распространение. Пермская система, биармийский отдел, казанский ярус, митинский горизонт, кольчугинская серия, кузнецкая (безугольная) подсерия; Россия, Кемеровская область, Новокузнецкий район.

Материал. Голотип.

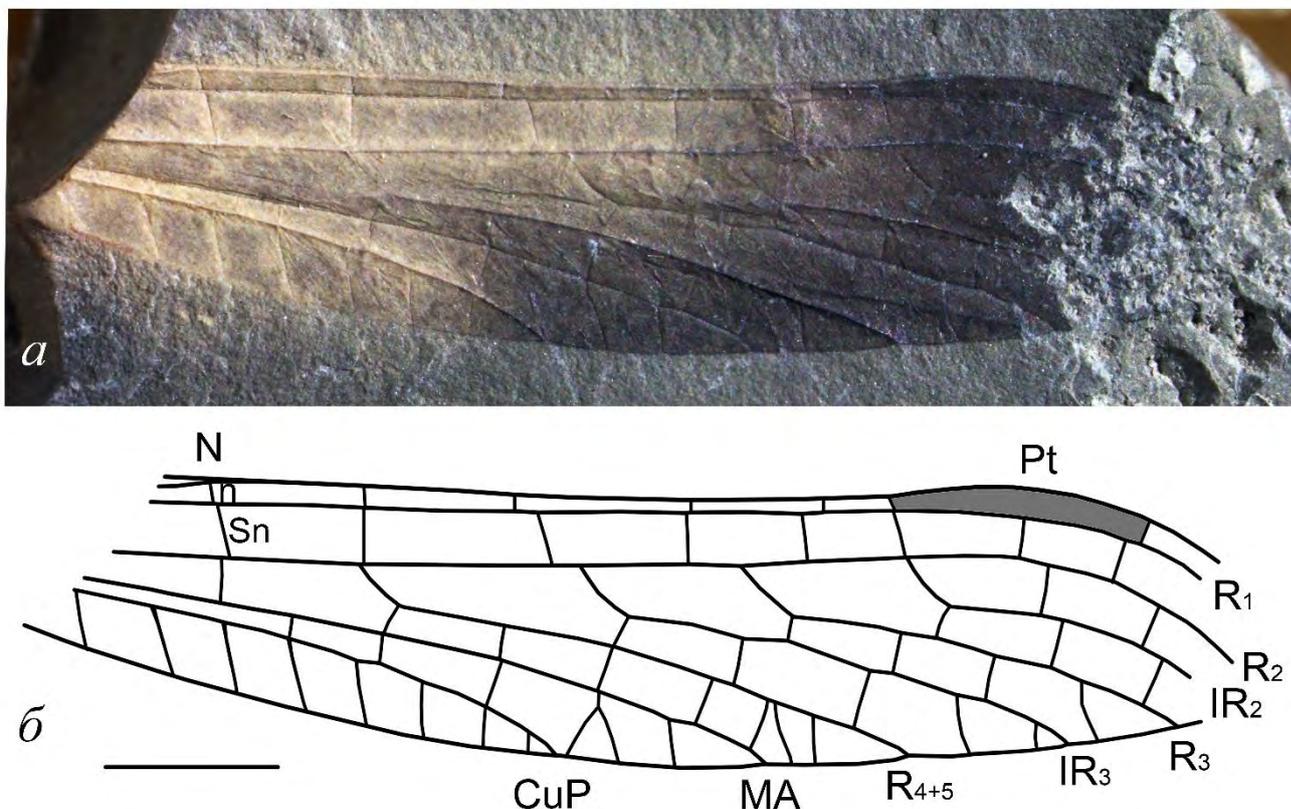


Рис. 4.64. *Kaltanoneura bartenevi* Rohdendorf, 1961, голотип ПИН, № 600/485: а – фотография; б – прорисовка остатка; Россия, Кемеровская область, местонахождение Калтан, средняя пермь, казанский ярус, митинский горизонт, кольчугинская серия, кузнецкая (безугольная) подсерия. Масштабный отрезок соответствует 2 мм

СЕМЕЙСТВО ENGELLESTIDAE fam. nov.

Batkeniidae: Nel et al., 2012, p. 99–101.

Типовой род – *Engellestes* Nel et al, 2012; нижняя пермь европейской части России.

Диагноз. Крыло средних размеров (~ 25–26 мм), очень узкое. Стебелек относительно широкий и короткий. Вторичных Ах нет. Ах₂ дистальнее Агс, на середине расстояния между ним и N. Общий стебелек Cu+A длинный, с изломом на середине. А и CuP полностью отсутствуют как отдельные продольные жилки. Asn – 1. N слегка проксимальнее середины крыла (42% длины). Между N и Pt от 6 до 7 Pn, от 4 до 5 Psn. Pt крупная, трапециевидная с одной поперечной жилкой (Ptbr) под ней. После Pt нет Pn и только одна Psn. Psn поле нерасширенное. Основание R₄₊₅ расположено немного проксимальнее N. Основания R_s на одинаковом расстоянии друг от друга.

Между ветвями Rs нет дополнительных ячеек и жилок. Между вершинами продольных жилок по 1 ячейке. Жилкование разреженное. Задний край крыла визуальнo расширен.

Сравнение. См. описание *Progoneuridae* fam. nov.

Состав. Только типовой род.

Распространение. Нижняя пермь европейской части России.

Род *Engellestes* Nel et al., 2012

Engellestes: Nel et al., 2012, p. 99–101.

Типовой вид – *Engellestes chekardensis* Nel et al., 2012, кунгурские отложения Пермского края.

Диагноз. Крыло длинное (около 25 мм) и узкое. Стебелек широкий и относительно короткий (~1/3 длины крыла), ярко выраженный. Ax_1 слегка проксимальнее Arc. Ax_2 проксимальнее середины расстояния между Arc и N. N немного проксимальнее середины крыла (42% длины). Sc у N сильно выгнута, n короткая, на месте максимального изгиба Sc, sn слегка наклоненная, немного смещена проксимальнее уровня N. R_1 слегка зигзагообразная на интервале от N до Pt. Pn поле по ширине равно Psn полю на том же интервале. Pn от 5 до 6, Psn от 4 до 5. Pt относительно крупная с выгнутым задним краем, Ptbr 1, под проксимальной частью Pt. Основание R_{4+5} немного проксимальнее N, основания остальных Rs дистальнее N. Одинаковое расстояние между основаниями Rs. Основание IR_2 немного дистальнее середины расстояния между N и Pt. A и Cu редуцированы в дистальной части крыла. MA зигзагообразная, ее вершина немного проксимальнее Pt. Интеркалярные жилки слегка зигзагообразные, радиальные прямые.

Видовой состав. Только типовой вид.

Замечания. Первоначально род *Engellestes* был описан в составе семейства *Batkeniidae* (Nel et al., 2012). Авторами отмечалось, что для баткенид характерно две стадии редукции продольных жилок. Первая, характерная для типового рода и р. *Paratriassoneura* проявлялась в сильной редукции A (до состояния поперечной) и CuP (примерно до середины крыла). Вторая, выраженная в полной редукции отдельных A и CuP, присутствовала только у *Engellestes*. После переизучения типовой серии *Engellestes chekardensis* Nel et al., 2012 и нескольких дополнительных экземпляров из местонахождения Чекарда было выяснено, что Cu+A остаются в виде общего ствола в стебельке и, возможно, выходят на край крыла на уровне Arc (см. Замечания в описании вида). Таким образом, происходит полная редукция отдельных жилок A и CuP, что является довольно необычным признаком, гораздо более сложным нежели неполная редукция сходных жилок у настоящих баткенид. Таким образом, объединение этих родов в одно семейство противоречит предложенному в первоописании тезису о проявлении более продвинутой степени редукции продольных жилок у раннепермского рода (*Engellestes*) и ее

более простой версии у средне-позднетриасовых родов (*Batkenia* и *Paratriassoneura*). Кроме того, указанные роды заметно отличаются в размерах и основных признаках жилкования крыла. К примеру, для энгеллестеса характерно гораздо более разреженное поперечное жилкование, отличное строение N, дистальное положение оснований Rs и более длинная MA. В соответствии с вышеперечисленными признаками в рамках настоящей работы р. *Engellestes* выделяется в отдельное семейство.

Распространение. Нижняя пермь Пермского края.

Engellestes chekardensis Nel et al., 2012

Табл. VII, фиг. 1–3, рис 4.65

Engellestes chekardensis: Nel et al., 2012, p. 99–101, fig. 16.

Голотип – ПИН, № 1700/3250; отпечаток и противоотпечаток тела с четырьмя частично попарно наложенными друг на друга крыльями; местонахождение Чекарда; Пермский край, Суксунский район, левый берег р. Сылвы, в 800 м на северо-запад от дер. Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита.

Диагноз. Как для рода.

Описание. На голотипе представлены грудь, три ноги и неполное брюшко. По-видимому, на отпечатке представлен вентральный вид. Голова не видна. Грудь небольшая, вытянутая, угловатая.

Ноги. На голотипе представлены фрагментарно. Границы сегментов плохо различимы. Ноги узкие, небольшие.

Брюшко. На голотипе видны восемь (семь целых и половина восьмого) сегментов. Сегменты длинные, узкие. Латеральный шов между сегментами довольно узкий. Поперечный шов не виден. На конце второго сегмента, по-видимому, расположен вторичный копулятивный аппарат.

Крылья. На голотипе представлены частично наложенные друг на друга левые крылья и частично сохранившиеся правые (одно представлено только базальной половиной, второе сложено по середине). По-видимому, жилкование передних и задних крыльев практически не отличается. Костальная жилка и весь передний край крыла прямые. Стебелек относительно короткий и широкий. Ax_1 , по-видимому, слегка проксимальнее Arc , Ax_2 немного проксимальнее середины расстояния между Arc и N. Ax_1 и Ax_2 смещены относительно поперечных жилок в нижележащем поле. N находится немного проксимальнее середины крыла, сформирован прямой C и сильно изогнутой Sc, p очень короткая, находится на месте максимального изгиба Sc, sp слегка наклоненная, расположена немного проксимальнее уровня N (на паратипах: заметно

проксимальнее уровня N). A_{sn} вертикальная, по-видимому, расположена в дистальной трети расстояния между Arc и N, без смещения продолжается поперечной жилкой в вышележащем поле. На голотипе и паратипе ПИН, № 1700/3249: семь P_n жилок и четыре P_{sn} (на паратипе ПИН, № 1700/454: шесть P_n жилок и пять P_{sn} . P_n поле равно P_{sn} по ширине на расстоянии от N до Pt. Pt относительно крупная, трапецевидная, с выгнутым задним краем и слегка наклоненными проксимальным и дистальным краями. Немного проксимальнее середины Pt расположена короткая слегка наклоненная к вершине P_{tbr} . Основание R_{4+5} находится слегка проксимальнее уровня N, основание IR_3 в проксимальной пятой части расстояния между N и Pt, основание R_3 немного проксимальнее середины того же расстояния, основание IR_2 слегка дистальнее середины этого расстояния, заметно проксимальнее Pt. Расстояния между основаниями R_s одинаковые. Между основаниями R_s нет поперечных жилок. IR_2 , дистальная часть IR_3 и MA слегка зигзагообразные. MA выходит на край крыла немного проксимальнее Pt. Вершина R_{4+5} расположена под проксимальной частью Pt, вершины остальных продольных жилок находятся дистальнее Pt. Между вершинами основных продольных жилок по одной ячейке.

Arc относительно короткий, расположен на середине расстояния от основания крыла до N. Субдискоидальная ячейка (sq) отсутствует. Общий стебель $Cu+A$ доходит до Arc, по-видимому, не разветвляется на отдельные жилки, выходит на край крыла на уровне середины расстояния между Ax_1 и Ax_2 . Продольные жилки CuP и A, по-видимому, полностью редуцированы в дистальной части крыла (дистальнее стебелька).

Размеры. Голотип. Грудь. 5,0 X 2,5 мм.

Левое крыло. Длина крыла – 26,1 мм, максимальная ширина (на уровне основания IR_2) – 4,0 мм; узелковая ширина – 3,1 мм; расстояние от основания крыла до Arc – 6,2 мм; расстояние от Arc до N – 5,3 мм; расстояние от основания крыла до N – 11,6 мм; расстояние от N до Pt – 10,8 мм; расстояние от N до вершины крыла – 14,5 мм. Птеростигма: передний край – 2,59 мм, задний край – 1,85 мм, проксимальный край – 0,45 мм, дистальный край – 0,43 мм.

Брюшко. Длина представленной части – 13,9 мм, ширина 0,9 мм.

Паратип ПИН, № 1700/3249. Длина представленного фрагмента (от A_{sn} до вершины крыла) – 18,1 мм, максимальная ширина (на уровне основания IR_2) – 4,6 мм; узелковая ширина – 2,9 мм; расстояние от N до Pt – 10,9 мм; расстояние от N до вершины крыла – 14,7 мм. Птеростигма: передний край – 2,45 мм, задний край – 1,96 мм, проксимальный край – 0,48 мм, дистальный край – 0,45 мм.

Паратип ПИН, № 1700/454. Длина представленного фрагмента (от A_{sn} до вершины крыла) – 18,9 мм, максимальная ширина (на уровне основания IR_2) – 4,8 мм; узелковая ширина – 3,2 мм; расстояние от N до Pt – 11,9 мм; расстояние от N до вершины крыла – 15,7 мм. Птеростигма:

передний край – 2,31 мм, задний край – 1,92 мм, проксимальный край – 0,47 мм, дистальный край – 0,51 мм.

Экз. ПИН, № 1700/3248. Длина фрагмента (от основания IR₂ до середины Pt) – 9,2 мм.

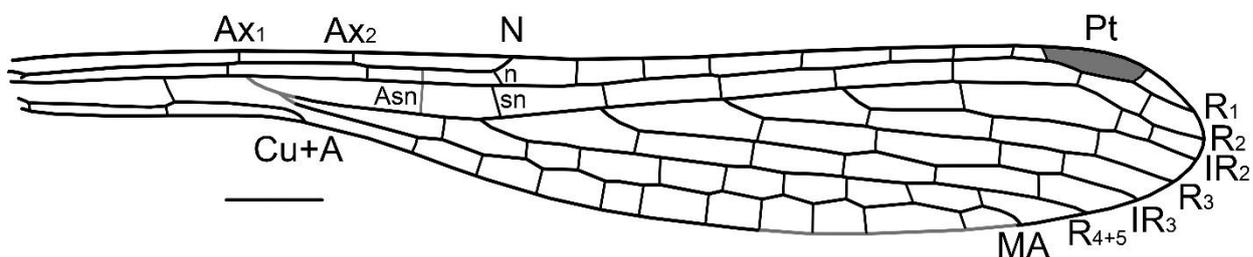
Экз. ПИН, № 4987/831. Длина фрагмента (примерно от уровня N до вершины) – 18,6 мм.

Экз. ПИН, № 1700/780. Брюшко. Длина представленной части – 13,7 мм, ширина ~ 0,66 мм.

Замечания. Необходимо отметить, что все экземпляры типовой серии, представленные наиболее полными крыльями, характеризуются довольно необычной вытянутой и зауженной формой крыла и имеют довольно слабую жилку, ограничивающую его задний край. Вполне возможно, что указанная жилка может не ограничивать задний край, а являться частью кубитальной жилки, маркирующей отсутствующий задний край крыла. На возможность такого предположения наводят экз. ПИН, №№ 1700/455 и 1700/4981, представленные отдельными стебельками, передние части которых (до Cu+A) весьма схожи по строению с основаниями крыльев *Engellestes*. Однако, у указанных экземпляров отмечается полный набор основных продольных жилок (A и CuP присутствуют, образуя довольно крупную sq), отсутствующих у энгеллестеса. К сожалению, достоверно установить не присутствуют ли за предполагаемым задним краем крыла энгеллестеса дополнительные продольные жилки пока не представляется возможным, т.к. на голотипе крылья наложены друг на друга, а задние края крыльев паратипов невозможно извлечь из породы без потери отпечатка.

Распространение. Пермская система, приуральский отдел, кунгурский ярус, иренский горизонт, кошелевская свита; европейская часть России, Пермский край, Суксунский район.

Материал. Помимо голотипа, паратипы: ПИН, №№ 1700/454 и 1700/3249, а также экз. ПИН, №№ 1700/780, 1700/3248 и 4987/831 из того же местонахождения. Предположительно к указанному виду могут относиться экз. ПИН, №№ 1700/455 и 1700/4981 со сходной формой жилок в стебельке.



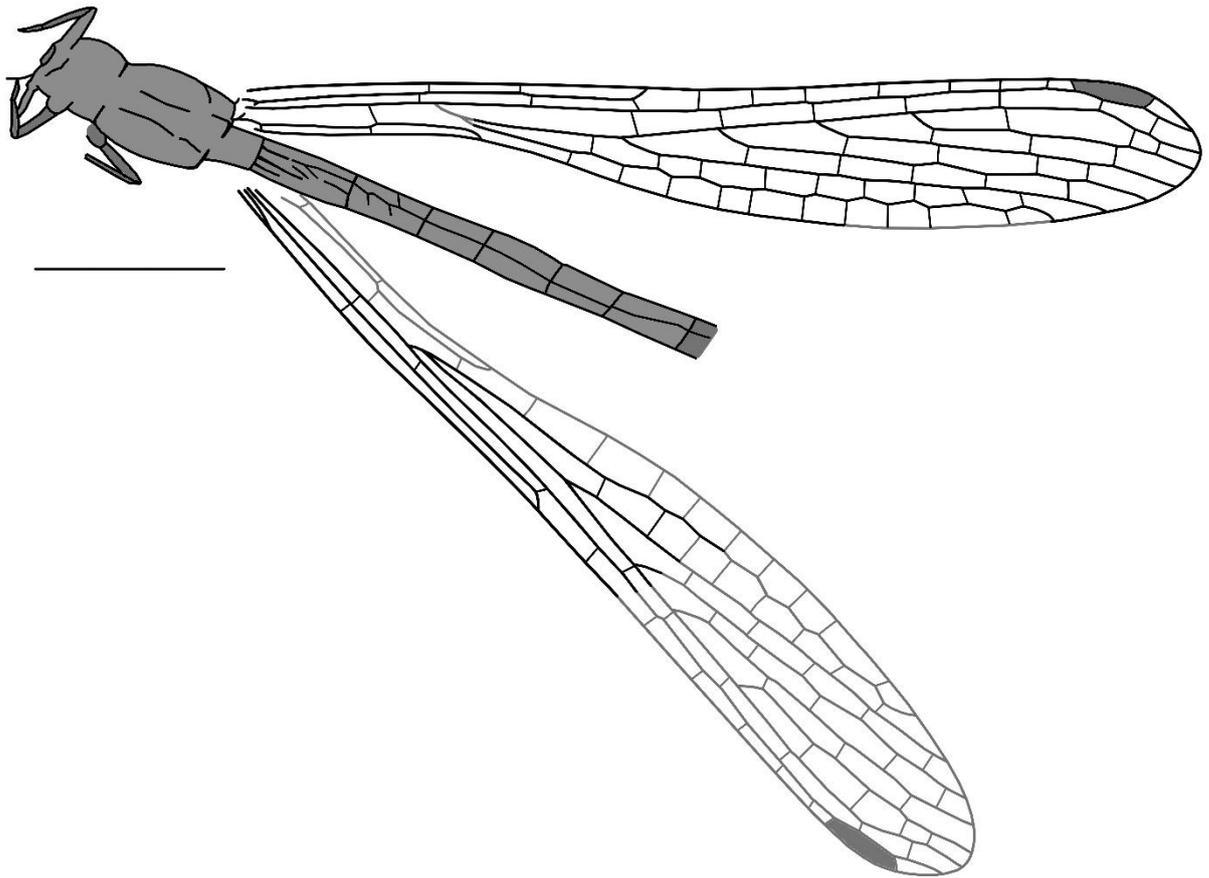


Рис. 4.65. *Engellestes chekardensis* Nel et al., 2012, голотип ПИН, № 1700/3250, реконструкция жилкования крыла (масштабный отрезок соответствует 2 мм) и тела (масштабный отрезок соответствует 5 мм); Пермский край, местонахождение Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита

СЕМЕЙСТВО PROTOMYRMELEONTIDAE Handlirsch, 1906

Protomyrmeleontidae: Geinitz, 1887, p. 62; Handlirsch, 1906, p. 471–472; Martynov 1927, p. 760–764; Bode, 1953, p. 67; Zessin, 1991, p. 99–117; Ansorge, 1996 p. 12–15; Bechly, 1997, p. 48–51; Henrotay et al. 1997, p. 396–398; Nel, Jarzembowski, 1998; Nel et al., 2005, p. 188–199; Huang et al., 2010, p. 616–619.

Triassagrionidae: Tillyard, 1922, p. 454–458.

Типовой род – *Protomyrmeleon* Geinitz, 1887; верхняя юра Германии (рис. 4.66).

Диагноз. Крыло средних и крупных размеров (от 20 до 30–35 мм). Максимальная ширина у вершины. Стебелек $\frac{1}{4}$ длины крыла. Вторичных Ax нет. Ax₂ проксимальнее Arc. Общий стебель Cu+A с небольшим изгибом на уровне Arc. A редуцирована до состояния поперечной. Между R₁ и R₂ до N более 2 поперечных жилок. N в базальной трети крыла (33–36%). Между N и Pt от 9 до 27 Pn и Psn. Psn поле слегка расширено. Pt крупная, под ней 2–3 поперечные жилки. За Pt всегда присутствуют 2–4 Pn и Psn. Psn поле слегка расширено. Радиальный сектор преобразован: содержит дополнительные жилки и сектора ячеек. R₄₊₅ с характерным дуговидным изгибом у

вершины. Основание R_{4+5} расположено заметно дистальнее N. Основания жилок R_s частично сливаются с рядом расположенными жилками. Дополнительные интеркалярные жилки между IR_2 и R_3 , и IR_3 и R_{4+5} . Дополнительные сектора ячеек между жилками R_s , а также MA и CuP. Между вершинами продольных жилок по 2–15 ячеек. Жилкование плотное. Задний край крыла визуальнo расширен.

Сравнение. От наиболее близкого семейства Moltenagrionidae Deregnaucourt et al., 2019 отличается немного способом ответвления дополнительных жилок R_s , в частности отсутствием поперечной жилки между pl (дополнительной жилкой между IR_2 и R_3) и R_3 (Deregnaucourt et al., 2019). Детальное сравнение с остальными семействами приведено в описании Progoneuridae fam. nov.

Состав. 11 родов из среднетриасовых – нижнемеловых отложений Евразии и Австралии.

Род	Местонахождения	Регион	Возраст	Автор
<i>Ferganagrion</i>	Джайлоучо	Средняя Азия (Киргизия)	T ₂₋₃	Nel et al, 2005
<i>Italomyrmeleon</i>	Понте Джурино	Европа (Италия)	T ₃	Bechly, 1997
<i>Malmagrion</i>	Зольнгофен	Европа (Германия)	J ₃	Handlirsch, 1906
<i>Malmomyrmeleon</i>	Зольнгофен	Европа (Германия)	J ₃	Martínez-Delclòs et Nel, 1996
<i>Mongolagrion</i>	Шар-Тэг	Азия (Монголия)	J ₃	Nel et al, 2005
<i>Obotritagrion</i>	Доббертин, Гриммен	Европа (Германия)	J ₁	Zessin, 1991
<i>Paraobotritagrion</i>	Доббертин	Европа (Германия)	J ₁	Nel et al, 2005
<i>Protomyrmeleon</i>	Уэйнлод Клифф, Чармут, Клокхаус Брикворкс (ВБ), Доббертин, Гриммен, Зольнгофен, Грассель (Германия), Башараж (Люксембург), Каратау (Казахстан), Шар-Тэг (Монголия), Даохугоу (Китай)	Евразия	T ₃ –K ₁	Geinitz, 1887
<i>Saxomyrmeleon</i>	Тэффонт Эвиас	Европа (Великобритания)	K ₁	Nel et Jarzembowski, 1998
<i>Tillyardomyrmeleon</i>	Бикон Хилл	Австралия	T ₂	Henrotay et al., 1997
<i>Triassagrion</i>	Денмарк Хилл	Австралия	T ₃	Tillyard, 1922

Таблица V. Родовой состав семейства Protomyrmeleontidae

Замечания. К сожалению, в рамках настоящей работы невозможно рассмотреть всех представителей семейства, поэтому выше дается подробный диагноз, отражающий особенности жилкования протомирмелеонтид и позволяющий сравнить их с остальными семействами архизигоптер.

Следует отметить, что именно для протомирмелеонтид (*Protomyrmeleon lini* Huang et al., 2010) известно строение лапки, сложенной тремя сегментами, как у современных стрекоз (Huang et al., 2010). Кроме того, на голотипе указанного вида, представленного практически целым телом прекрасной сохранности, заметно, что грудь имеет отчетливо зигоптероидный облик (ярко выраженная скошенность груди: $\angle x \sim 74^\circ$; $\angle z \sim 60^\circ$).

Распространение. Средний триас – нижний мел Австралии и Евразии.

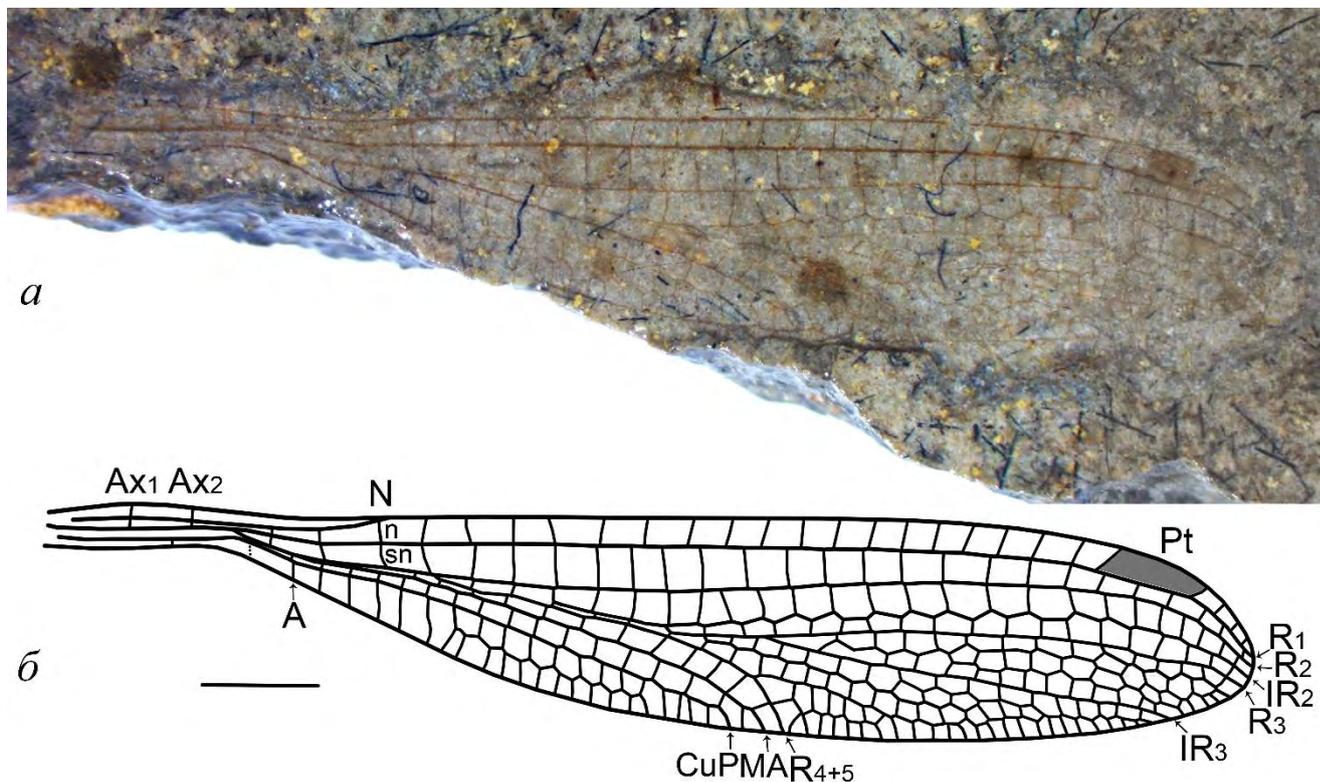


Рис. 4.66. *Protomyrmeleon karatauensis* Nel et al., 2005; экз. ПИН, № 2239/6: а – фотография; б – прорисовка остатка; Казахстан, местонахождение Каратау; верхняя юра, оксфордский ярус, карабастауская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм

СЕМЕЙСТВО MOLTENAGRIONIDAE Deregnaucourt et al., 2019

Moltenagrionidae: Deregnaucourt et al., 2019, p. 3–6.

Типовой род – *Moltenagrion* Deregnaucourt et al., 2019; верхний триас Южной Африки.

Диагноз. Крыло средних размеров (~ 30 мм), расширенное в средней части. Стебелек около четверти длины крыла. Вторичных Ax нет. Ax₂ проксимальнее Arc. Общий стебель Cu+A с заметным изгибом на уровне Arc. A редуцирована до состояния поперечной. Между R₁ и R₂ до N 2 поперечные жилки. N в базальной трети крыла (34%). Между N и Pt не менее 11 Pn и 13 Psn. Psn поле слегка расширено. Rs с дополнительными жилками и секторами ячеек. R₄₊₅ с характерным дуговидным изгибом у вершины. Основание R₄₊₅ заметно дистальнее N. Основания R₃ и IR₂ заметно сближены. Уменьшенная поперечная жилка между основаниями R₃ и IR₃

(начальная стадия слияния этих жилок). Между IR_2 и R_3 присутствуют дополнительные интеркалярные жилки ($p1+$ и $p1-$). Между IR_3 и R_{4+5} , а также MA и CuP присутствуют дополнительный сектор ячеек. Вершина R_{4+5} в дистальной трети крыла. Между вершинами продольных жилок по 2–8 ячеек. Жилкование плотное. Задний край крыла визуально расширен.

Сравнение. См. описание *Protomyrmeleontidae* и *Progoneuridae* fam. nov.

Состав. Только типовой род.

Замечания. Монотипичное семейство было выделено по одному неполному отпечатку из карнийских отложений местонахождения Конингс Крун (Deregnacourt et al., 2019). По особенностям жилкования единственный представитель семейства, *Moltenagrion koningskroonensis*, практически не отличается от протомирмелеонтид. Так для них свойственны такие общие признаки: расширенное у вершины крыло с узким стебельком, учащенное поперечное жилкование (в том числе несколько поперечных жилок между R_1 и R_2 до N) при отсутствии дополнительных Ax , и главное, заметные преобразования Rs , проявляющиеся в появлении дополнительных вставочных жилок (определенного знака) и секторов ячеек. В качестве диагностического признака при описании нового семейства было предложено присутствие поперечной жилки между дополнительной жилкой, соединяющей IR_2 – R_3 и самой R_3 (Deregnacourt et al., 2019). Это предполагает, что дополнительные жилки указанной части Rs (между IR_2 и R_3) развиваются как самостоятельные продольные, при этом начиная изменять конфигурацию крыла. Однако, выделение целого семейства на основе только этого признака кажется весьма избыточным и не до конца обоснованным. Так, при более детальном изучении всех представителей *Protomyrmeleontidae* можно отметить более крупные преобразования, касающиеся как вышеуказанных жилок, так и множества других, встречающиеся в частности у р. *Obotritagrion*, *Paraobotritagrion*, *Triassagrion* (Ansorge, 1996; Nel et al., 2005). Вследствие этого, выделение семейства *Moltenagrionidae* по единственному признаку, кажется довольно поспешным. Однако, изменение систематического положения и обосновывание нового положения *Moltenagrion* и остальных протомирмелеонтид не может быть выполнено в рамках настоящей работы, т.к. для этого требуется детальное изучение всего типового материала.

Распространение. Верхний триас Южной Африки.

Род *Moltenagrion* Deregnacourt et al., 2019

Moltenagrion: Deregnacourt et al., 2019, p. 3–6.

Типовой вид – *Moltenagrion koningskroonensis* Deregnacourt et al., 2019, карнийские отложения ЮАР.

Диагноз. Как для семейства.

Видовой состав. Только типовой вид.

Распространение. Верхний триас ЮАР.

Moltenagrion koningskroonensis Deregnaucourt et al., 2019

Рис. 4.67

Moltenagrion koningskroonensis: Deregnaucourt et al., 2019, p. 3–6, fig. 1–5.

Голотип – PRE/F/10334; отпечаток почти целого крыла; ЮАР, Восточно-Капская провинция, Районный муниципалитет Криса Хани, местонахождение Конингс Крун; верхний триас, карнийский ярус, формация Мольтено.

Диагноз. Как для рода.

Описание. Описание приведено в работе Деренакур с соавторами (Deregnaucourt et al., 2019). Основные признаки перечислены выше.

Размеры. Длина крыла ~30,5 мм, максимальная ширина – 4,6 мм. Остальные измерения голотипа указаны в работе Деренакур с соавторами (Deregnaucourt et al., 2019).

Распространение. Триасовая система, верхний отдел, карнийский ярус, бассейн Кару, формация Мольтено; ЮАР.

Материал. Голотип.

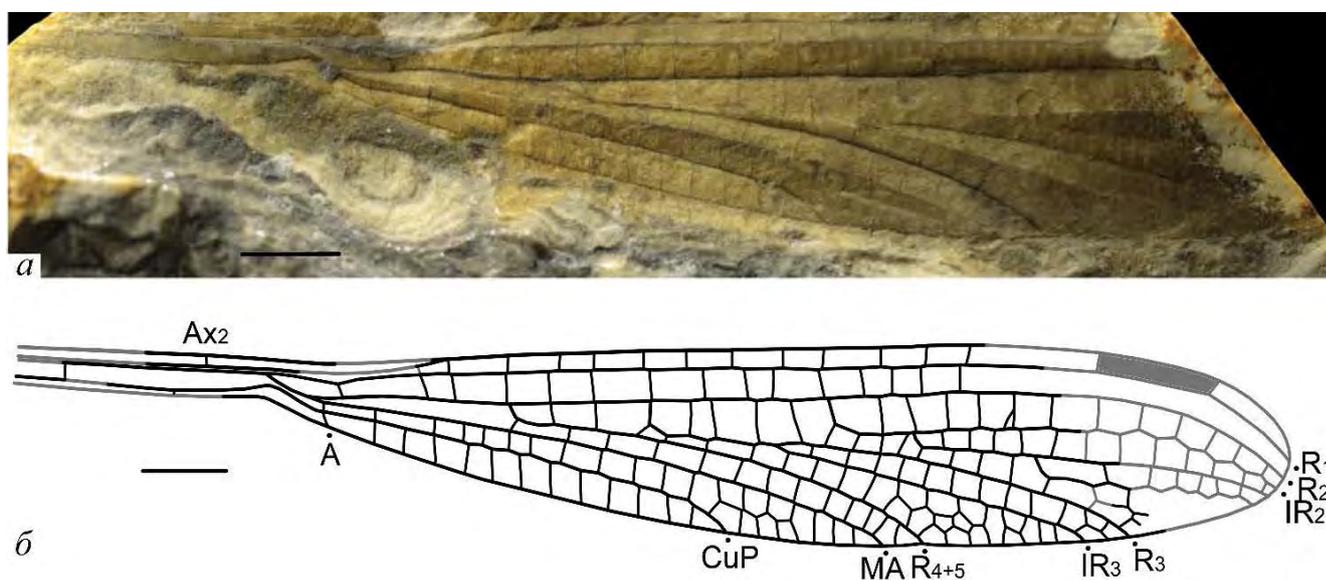


Рис. 4.67. *Moltenagrion koningskroonensis* Deregnaucourt et al., 2019; голотип PRE/F/10334: а – фотография; б – прорисовка остатка; ЮАР, местонахождение Конингс Крун; верхний триас, карнийский ярус, формация Мольтено. Масштабный отрезок соответствует 2 мм

ГЛАВА 5. ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ СТРЕКОЗООБРАЗНЫХ ПОДОТРЯДА KENNEDYINA¹¹

Основные взгляды на филогению кеннедиин детально рассмотрены в главе 2 «История изучения...». Здесь, однако, стоит отметить, что в настоящей работе мы придерживаемся классификации, предложенной Л.Н. Притыкиной в 1989 году (Притыкина, 1989) и считаем обоснованным разделение стрекозообразных на два отряда Meganeurida и Libellulida. Первый представлен вымершими формами, повторяющими особенности морфологии и жилкования известных современных групп. В его состав входят позднепалеозойские подотряды Meganeurina, Ditaxineurina, мезозойский Triadophlebiina и позднепалеозойско-мезозойский Kennedyina (Притыкина, 1989). Последний объединяет стрекозообразных «зигоптероидного» облика из групп Archizygoptera и Protozygoptera.

Основные морфологические признаки, разделяющие многочисленные семейства архизигоптер и семейство Permagrionidae (единственное семейство протозигоптер, не включаемое в состав архизигоптер) были предложены Л.Н. Притыкиной (Притыкина, 1980, 1998) и позже доработаны А. Нэлем и соавторами в работе, посвященной ревизии позднепалеозойских и мезозойских представителей этих групп стрекозообразных (Nel et al., 2012). Благодаря изучению нового и детальной ревизии ранее известного материала было частично подтверждено важное диагностическое значение признаков, предложенных зарубежными коллегами. Среди них выделяются строение узелка в жилковании и число члеников лапки в морфологии тела. Хотя расчленение лапки лишь изредка можно наблюдать на ископаемом материале ввиду его неполной

¹¹ При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

1 **Фелькер А.С.** Стрекозы семейства Kennedyidae (Odonata: Archizygoptera) из среднего-верхнего триаса Киргизии // Палеонтол. журн. 2022. № 1. С. 75–84. RSCI (0,86 п.л., личный вклад — 100%, импакт-фактор РИНЦ – 1,786)

2 **Felker A.S.** New damselflies of the family Kennedyidae (Odonata) from the Permian of European Russia // Paleontol. J. 2020b. Vol. 54. № 7. P. 734–742. WoS (0,89 п.л., личный вклад — 100%, импакт-фактор WoS – 0,33)

3 **Фелькер А.С., Василенко Д.В.** Ревизия пермских и триасовых кеннедидообразных стрекоз // XIV Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов. Тезисы докл. / Ред. Д.В. Василенко, Н.В. Зеленков, П.Ю. Пархаев. М.: ПИН РАН, 2017. С. 36. (0,08 п.л., личный вклад — 50%).

4 **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 / Прогр. и тезисы докл. Ред. Алексеев А.С., Назарова В.М. М.: ПИН РАН, 2019. С. 66. (0,08 п.л., личный вклад — 50%).

5 **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%)

6 **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 / Прогр. и тезисы докл. Ред. Алексеев А.С., Назарова В.М. М.: ПИН РАН, 2020. С. 59. (0,07 п.л., личный вклад — 100%)

сохранности, ценность этого признака в полной мере подтверждается для известных по почти целым отпечаткам форм из нижнепермских отложений ВЕП. Помимо ранее известных признаков, в настоящей работе отмечаются и описываются характерные особенности морфологии груди и строения заднего края крыла у *Permagrionidae* и редукция жилкования у *Archizygoptera*. По-видимому, эти признаки имеют решающее значение в филогенетическом развитии вышеуказанных групп и указывают на их родственные связи и положение в системе стрекозообразных.

Наиболее древние стрекозообразные, по своему облику схожие с кеннединами, появляются в московском веке в отложениях Франции (Авьон) и Великобритании (Ритлингтон). Авьонская *Jacquesoudardia magnifica* Prokop et al., 2014 характеризуется небольшими размерами крыльев и присутствием неразветвленных продольных жилок, благодаря чему предположительно относится к подотряду *Kennedyina*. Кроме того для *Jacquesoudardia*, представленной средней частью крыла, известно строение узелка и дискоидальной ячейки, позволяющие предположить ее принадлежность к базальным представителям подотряда *Kennedyina* (и, по-видимому, группе *Protozygoptera*; Prokop et al., 2014; Nel et al., 2018). Одновозрастная английская форма *Bechlya ericrobinsoni* также имеет весьма неполную сохранность и представлена только базальной частью крыла, однако ее отличают характерные особенности строения, в частности ярко выраженный стебелек и укороченный субнодус в узелке, что указывает на ее положение внутри инфраотряда *Archizygoptera* (Jarzembowski, Nel, 2002). К сожалению, оба экземпляра из карбона представлены лишь небольшими фрагментами крыльев, не позволяющими полностью оценить особенности их жилкования.

В ассельском веке в Северной Америке и Европе (Чехия) появляются небольшие формы р. *Luisseia* и *Oboraneura* (Zessin, 2008; Nel et al., 2012), сходные с представителями семейства *Progoneuridae*. Они имеют специфичное строение узелка, по-видимому, характерное для представителей *Archizygoptera*. От узелка остальных кеннединиин (*Permagrionidae*) и современных зигоптер его отличает «неполное строение», выраженное в виде отсутствия поддерживающих нодалной и субнодалной поперечных жилок в месте выхода субкосты на край крыла. В некоторых случаях (к примеру, у рода *Luisseia*) на этом уровне могут присутствовать слабые поперечные жилки, которые, по-видимому, не входят в состав структуры узелка и являются обычными постнодалной и постсубнодалной. У *Oboraneura*, как и у ряда более молодых форм, помимо нечеткого строения и вертикального положения, эти жилки слегка смещены относительно самого узелка, что может дополнительно подтверждать предыдущее предположение. Оба ассельских рода, подобно типичным представителям *Progoneuridae*, характеризуются весьма разреженным поперечным жилкованием (не более двух

дополнительных поперечных жилок между ветвями радиуса) и небольшой, но вытянутой птеростигмой, напоминающей таковую у современных *Lestidae*. В то же время им свойственны некоторые особенности, не характерные для прогоневрид, что наряду с неполной сохранностью уникальных типовых экземпляров не позволяет рассматривать ассельские находки в составе сем. *Progoneuridae*.

Настоящие прогоневриды встречаются в крупных комплексах насекомых Северной Америки (ранний кунгур, формация Веллингтон) и ВЕП (поздний кунгур, кошелевская свита). Веллингтонские прогоневриды представлены несколькими видами типового рода, различающимися лишь положением отдельных поперечных жилок и размерами крыла (Tillyard, 1925; Carpenter, 1931, 1933, 1939, 1941). Род из кошелевской свиты, *Azaroneura*, при сходных размерах и особенностях жилкования, характерных для более древних североамериканских прогоневрид, отличается более узкой формой крыла и, по-видимому, сильной редукцией анальной жилки (Nel et al., 2012). Единственная среднепермская прогоневрида, *Progoneura kityakensis*, описана из верхнеказанских отложений белебеевской свиты на ВЕП (Felker, 2020b). Все верхнепермские формы известны из северодвинских отложений ВЕП. К ним относятся р. *Progophlebia* из вязовской свиты Оренбургской области и *Issadoneura* gen. nov. с типовым видом из полдарсской свиты Вологодской области (Felker, 2020b; Фелькер, 2021б). Самая молодая прогоневрида, по сохранившемуся жилкованию практически не отличимая от полдарсских форм, была описана из пограничных пермо-триасовых отложений мальцевской свиты Кузбасса в р. *Progoneura* (Фелькер, 2021а) и перенесена в р. *Issadoneura* в настоящей работе. Все известные прогоневриды характеризуются небольшими размерами крыльев (до 2 см) и специфической формой крыла, выраженной в присутствии ярко выраженного перехода от узкого и довольно длинного стебелька к расширенной вершине. Другая немаловажная особенность жилкования прогоневрид, по-видимому, имеющая значение и для более крупных групп кеннедиин, заключается в разной степени редукции продольной анальной жилки. Так, у наиболее ранних североамериканских форм, таких как *Luiseia* и *Progoneura*, отмечается первая стадия редукции в виде сильного укорочения анальной жилки, вершина которой располагается базальнее уровня узелка. При этом сама жилка имеет вид продольной. У более молодых форм ВЕП, таких как северодвинские *Progophlebia* и *Issadoneura*, анальная жилка подвергается более серьезной редукции, проявляющейся и у триасовых семейств архизигоптер. Она выражается в виде укорочения этой жилки до состояния поперечной, заметно отличающейся от остальных по форме и положению. К сожалению, установить степень редукции анальной жилки для ряда переходных европейских форм, таких как ассельская *Oboraneura* и кунгурская *Azaroneura*, не представляется возможным ввиду неполной сохранности материала. Однако последний род, судя по

жилкованию единственного известного экземпляра, по-видимому, характеризуется более сильной степенью редукции. Не ясна точная длина этой жилки и для единственного известного с территории ВЕП представителя рода *Progoneura*, *P. kityakensis* из местонахождения Китяк. Учитывая особенности жилкования сохранившегося фрагмента, он был описан в роде *Progoneura*, однако отсутствие точно установленного состояния редукции анальной жилки может означать его некорректное отнесение к роду. В таком случае этот признак может служить для отличия прогоневрид Северной Америки и Европы.

Важное значение для характеристики позднекунгурских архизигоптер имеет комплекс кошелевской свиты ВЕП, происходящий из местонахождения Чекарда. Помимо практически повсеместно распространенных пермских семейств *Kennedyidae* и *Progoneuridae*, в нем присутствуют эндемичные формы, неизвестные из других местонахождений. К ним относится род *Engellestes* (Nel et al., 2012), в настоящей работе выделяемый в семейство *Engellestidae*. Энгеллестиды характеризуются небольшими размерами крыльев (до 3 см), их заметно удлиненной, узкой формой и длинным и тонким стебельком. Жилкование энгеллестид весьма необычно, т.к. в нем представлена наиболее сильная степень редукции, не отмеченная ни у одной из известных форм архизигоптер. Она проявляется в виде практически полной редукции кубитальной и анальной продольных жилок. Обе указанные жилки сливаются в общий ствол, не выходящий на крыловую пластинку и заканчивающийся на границе стебелька. При этом остальные продольные жилки (медиальные, радиальные) не укорочены и доходят до дистального края крыла. Передняя ветвь медиальной жилки длинная и заметно зигзагообразная, а это предполагает, что данная жилка не должна укорачиваться у предполагаемых потомков, как это происходит у прогоневрид. У последних редукция анальной жилки начинается с выпрямления и заметного ее укорочения, и только потом происходит ее преобразование в поперечную. Это отмечается в ряду *Luiseia* (ассельский) – *Progoneura* (кунгурский) – *Progophlebia* (северодвинский) – *Issadoneura* (позднесеверодвинский). Небезынтересно, что редукция части продольных жилок при сохранении нормальной длины остальных, характерная для энгеллестид, не известна ни у одного другого семейства архизигоптер. У наиболее продвинутых форм этой группы, таких как *Voltzialesitidae* и *Protomyrmeleontidae*, происходит заметная редукция (до состояния поперечной) одной анальной жилки, подобное таковой у прогоневрид р. *Issadoneura*. Таким образом, кунгурские *Engellestidae*, по-видимому, являются характерными формами кошелевских отложений Чекарды и обладают весьма специфичными признаками, не проявляющимися у более молодых представителей архизигоптер. Немаловажно, что стрекозы этого семейства известны в довольно большом количестве (как минимум шесть экземпляров), три из которых представлены почти целыми крыльями. Все они имеют сходное жилкование,

отражающее крайнюю степень редукции анальной и кубитальной жилок. Присутствие столь необычных форм архизигоптер, по-видимому, вполне закономерно для отложений кошелевской свиты, поскольку помимо энгеллестид из них известно не менее трех эндемичных родов стрекозообразных другого позднепалеозойского подотряда *Ditaxineurina* (некрупные предшественники современных анизоптер). При этом в отложениях свиты присутствует ряд повсеместно распространенных пермских форм, таких как меганеврины р. *Arctotypus*, архизигоптеры р. *Kennedyia* и пермагриониды р. *Permolestes* (двое последних относятся к подотряду *Kennedyina*). По-видимому, в позднем кунгуре на территории ВЕП появилось много относительно мелких форм стрекозообразных, приспособленных для обитания в разных экологических нишах. Подтвердить или опровергнуть это предположение пока не представляется возможным в связи с отсутствием сопоставимого материала из разновозрастных местонахождений этого региона. Однако стоит отметить, что в нижнекунгурских отложениях формации Веллингтон, при значительно большем объеме энтомокомплекса, мелкие формы стрекозообразных менее разнообразны. Так, среди архизигоптер присутствуют единичные роды кеннедиид и прогоневрид, также встреченные в отложениях ВЕП. Другая мелкогабаритная группа, *Ditaxineurina*, также не эндемична для веллингтонских отложений и представлена единственным родом *Ditaxineura* (Carpenter, 1933, 1939, 1947). В то же время из местонахождений формации описаны разнообразные крупные меганеврины – не менее четырех родов, один из которых (*Meganeuropsis*) эндемичен (Carpenter, 1939, 1947). Значительно меньший по количеству известных остатков, но сходный по составу комплекс стрекозообразных характерен и для уфимских отложений соликамской свиты. Большую его часть составляют меганеврины р. *Arctotypus*, *Curvitypus* и *Petrotypus*, а единичные экземпляры относятся к среднеразмерным протозигоптерам родов *Solikamptilon* и *Epilestes* и более мелким архизигоптерам р. *Kennedyia* (Залесский, 1948а, 1950; Felker, 2020b; Felker, Vasilenko, 2021). По-видимому, разница состава комплексов из близковозрастных местонахождений в веллингтонских, соликамских и кошелевских отложениях обусловлена палеоэкологическими факторами их образования.

Другое крупное семейство архизигоптер, *Kennedyidae*, также известно исключительно из пермских и триасовых отложений Северной Америки и Евразии (Tillyard, 1925; Carpenter, 1931, 1933, 1939, 1941, Притыкина, 1981; Nel et al., 2012; Felker, 2020b; Фелькер, 2021а,б). Для него характерны относительно крупные размеры (до 4 см) и вытянутая форма крыльев и укороченное состояние продольной анальной жилки. По строению узелка кеннедииды схожи с остальными архизигоптерами, т.к. в большинстве случаев эта структура имеет неполное строение, с отсутствующими или заметно смещенными поперечными жилками. Поперечное жилкование

кеннедиид более густое, нежели у близких им форм семейства Progoneuridae, но заметно более редкое чем у остальных архизигоптер. Примечательное отличие от прогоневрид и большинства триасовых архизигоптер имеется в форме крыла. Так, у кеннедиид, несмотря на присутствие довольно длинного стебелька, наблюдается плавный переход к основной крыловой пластинке, в то время как у пермских представителей Progoneuridae, пермо-триасовых Voltzialestidae и мезозойских Watkeniidae и Protomyrmeleontidae стебелек ярко выражен. Вытянутой формой крыла и особенностями выраженности стебелька кеннедииды схожи с древними архизигоптерами семейств Permepallagidae и, возможно, Bechlyidae. Важной особенностью жилкования кеннедиид является присутствие первой стадии редукции анальной жилки. Так, у всех известных форм в возрастном диапазоне от кунгура до карния, анальная жилка заметно укорочена (ее вершина находится около уровня узелка), но не превращена в поперечную. Такое ее состояние, в совокупности с остальными характеризующими признаками, по-видимому, носит довольно примитивный характер, поскольку у всех триасовых семейств архизигоптер и позднепермской части прогоневрид анальная редуцирована до состояния поперечной. В то же время у наиболее древних архизигоптер семейств Permepallagidae и Bechlyidae анальная жилка, по-видимому, нормальной длины.

Самые древние формы, р. *Kennedya* и *Opter* появляются в кунгурском веке в североамериканских отложениях формации Веллингтон (Tillyard, 1925; Carpenter, 1931, 1933, 1939, 1941). В местонахождениях формации они встречаются совместно с прогоневридами и также довольно разнообразны на видовом уровне. На территории ВЕП представители семейства Kennedyidae появляются в позднем кунгуре в отложениях кошелевской свиты Чекарды (Nel et al., 2012). В уфимском веке кеннедии известны по единственной находке из соликамской свиты Тюлькино (Felker, 2020b). По-видимому, в это время они становятся значительно мельче и напоминают некоторые казанские формы, такие как *Kennedya ivensis* из ивагорской свиты Сояны и *K. elongata* из байтуганской свиты Тихих Гор (Martynov, 1930; Nel et al., 2012). В казанском веке присутствуют два основных морфотипа рода *Kennedya*. Первый, представленный крупными формами с относительно коротким и широким узелком, соответствует ивагорскому виду *K. pritykinae*. По своему жилкованию и размерам крыла он близок к кунгурским формам кошелевской свиты, таким как *K. azari* и *K. sylvensis* sp. nov. Второй морфотип соответствует более мелким формам с узким крылом и удлиненным узелком. Их поперечное жилкование менее густое, нежели у более крупных форм первого морфотипа, и образует довольно крупные ячейки в дистальной части крыла. К этому морфотипу относятся ивагорская *K. ivensis* и байтуганская *K. elongata*. В более древних отложениях сходное строение и размеры отмечаются у соликамской *K. tyulkinensis* и кошелевской *K. volatica* sp. nov. В поздней перми однообразные кеннедии

встречены только в северодвинских отложениях полдарской свиты ВЕП. Немаловажно также, что благодаря приуроченности к комплексам крупных местонахождений, казанские и северодвинские формы в большинстве своем известны по нескольким экземплярам, что позволяет оценить их разнообразие. Так, из казанского комплекса крупного местонахождения Сояна (ивагорская свита) известно четыре экземпляра кеннедий, описанные в составе двух видов, соответствующих вышеуказанным морфотипам. В отложениях северодвинского местонахождения Исады (полдарская свита) найдено шесть экземпляров кеннедий, практически не отличающихся друг от друга и описанных в составе вида *K. suchonensis* (Фелькер, 2021б).

Единственная форма, *K. kedrovkensis*, описана из пограничной пермо-триасовой толщи мальцевской свиты Кузбасса (Фелькер, 2021а). В этих отложениях, как и в большинстве случаев, она встречена совместно с более мелкой архизигоптерой сем. Progoneuridae. Небезынтересно, что в отличие от прогоневриды, жилкование которой схоже с северодвинскими формами ВЕП (*Issadoneura* полдарской свиты), *K. kedrovkensis* ближе к типично триасовым формам *K. carpenteri* из мадыгенской свиты. Форма сохранившейся части крыла и особенности жилкования мальцевской кеннедии мало похожи на северодвинский вид. В среднем–позднем триасе кеннедии известны из крупного комплекса насекомых мадыгенской свиты в Джайлоучо (Притыкина, 1981; Фелькер, 2022). В этом местонахождении, как и в других крупных комплексах, они относительно многочисленны и подразделены на два вышеописанных морфотипа. Более крупные формы, схожие с *K. azari* и *K. sylvensis* sp. nov. (кошелевская свита), *K. pritykinae* (ивагорская свита) и *K. suchonensis* (полдарская свита), соответствуют виду *K. carpenteri*. Относительно мелкие формы с узким стебельком гораздо более разнообразны в жилковании и описаны в составе трех видов: *K. gracilis*, *K. madygensis* и *K. ferganensis*. Несмотря на многочисленность и разнообразие средне-позднетриасовых кеннедий, их появление в мадыгенской свите, по-видимому, является последним. В более молодых отложениях архизигоптеры представлены более продвинутыми семействами Protomyrmeleontidae и Voltzialesidae, а столь характерные для перми Kennedyidae не найдены.

Таким образом, на протяжении довольно долгой истории своего существования кеннедии сохраняли основные особенности своего строения, выраженные в единообразной вытянутой форме крыла, неполной редукции анальной жилки и заметном уменьшении поперечного жилкования. Небезынтересно, что при весьма небольших преобразованиях (видового уровня), выраженных в длине ветвей радиуса и особенностях положения некоторых поперечных жилок, кеннедии сохранились практически в неизменном облике от раннего кунгура до позднего карния. Напротив, прогоневриды, известные из тех же или близкородственных отложений, испытывали заметные преобразования жилкования в отношении степени редукции анальной

жилки и особенностей строения стебелька. По-видимому, такие изменения обуславливают заметно большее количество представленных родов в этом семействе. В качестве единственной заметной особенности, выделяемой в ряде крупных комплексов кеннедиид, можно отметить их подразделение на крупный и мелкий морфотипы с разной выраженностью стебелька. Такое разделение присутствует в кунгурском комплексе кошелевской, казанском комплексе ивагорской и ладин-карнийском комплексе мадыгенской свит. В то же время в кунгурском комплексе формации Веллингтон в США и северодвинском полдарской свиты на ВЕП кеннедииды многочисленны, но представлены только крупноразмерными формами первого морфотипа. Немаловажно, что для представителей семейства известны не только особенности жилкования крыльев, но и некоторые элементы строения тела, что не часто встречается у ископаемых форм. Так, на экземплярах *Kennedyia sylvensis* и *K. volatica* из кошелевской свиты Чекарды представлены неполные отпечатки тел. Благодаря им дополняется характеристика морфологии кеннедиид и появляется возможность оценить их отношения с другими группами, в частности с сем. Permagrionidae и Protomyrmeleontidae, которые также известны по полным отпечаткам. Среди наиболее важных черт строения тела кеннедиид следует отметить не крупную грудь округлой формы, обладающей довольно большими углами скошенности, близкими к таковым у современных Epallagidae (Zygoptera), специфичную удлиненную форму тазиков ног и трехчлениковую лапку (См. описание *K. sylvensis* и *K. volatica*). Последний признак наиболее важен, т.к. имеет основополагающее значение для определения родства между позднепалеозойскими и мезозойскими стрекозообразными «зигоптероидного» облика. Так, у протозигоптер сем. Permagrionidae в лапке четыре членика, и это, по-видимому, отражает ее умеренно примитивное состояние. У самых древних карбоновых стрекозообразных сем. Meganeuridae лапка имеет пять члеников, а у современных форм и мезозойских высокоспециализированных Protomyrmeleontidae – три (Huang et al., 2010; Nel et al., 2012). Трехчлениковое строение лапки, наряду со строением груди и особенностями жилкования, обосновывает отнесение кеннедиид к Archizygoptera.

В казанском веке среди архизигоптер появляется ряд весьма специфичных форм, не известных в более поздних отложениях. Среди них есть как небольшие маложилковые формы (Kaltanoneuridae из Кузбасса), так и довольно крупные с практически полным набором нередуцированных жилок (Permepallagidae из Архангельской области и, возможно, Кузбасса).

Специфические на семейственном уровне формы стрекозообразных известны из казанских отложений кузнецкой безугольной подсерии местонахождения Калтан в Западной Сибири. Наибольшее количество известных экземпляров относится к монотипичному семейству Callimokaltanidae, по особенностям жилкования относимому к группе дитаксиневрин

(предшественников анизоптер). Архизигоптеры представлены одним достоверным экземпляром р. *Kaltanoneura* (сем. *Kaltanoneuridae*), первоначально также отнесенным к группе дитаксиневрин, и весьма неполным фрагментом крыла, схожим по жилкованию с р. *Permerpallage* (Родендорф и др., 1961; Huguet et al., 2002). Калтаноневра обладает характерными особенностями мелких архизигоптер сем. *Progoneuridae* fam. nov, в частности узелком с вертикальными опорными жилками, редуцированной анальной жилкой (степень редукции невозможно установить из-за неполной сохранности материала) и разреженным поперечным жилкованием в дистальной части крыла. Однако специфическая форма переднего края крыла с заметно расширенным постнодальным полем, а также присутствие увеличенной птеростигмы отличают ее от всех известных пермских прогоневрид и скорее сближают с ладин-карнийскими вольциалестидами и баткенидами (Притыкина, 1981). В то же время от триасовых форм калтаноневра отличается более разреженным поперечным жилкованием и дистальным положением оснований ветвей радиуса. По-видимому, последний признак (положение оснований ветвей радиуса), наряду со строением узелка, имеет основополагающее значение для определения филогенетического положения архизигоптер. Так, у наиболее продвинутых форм основания последней радиальной (R_{4+5}) и третьей интеркалярной ветвей (IR_3) расположены проксимальнее узелка или на его уровне. Такое положение характерно и для большинства современных семейств зигоптер, у которых третья интеркалярная ветвь (IR_3) зачастую начинается под субнодальной жилкой и может быть связана с ней. В то же время у позднепалеозойских архи- и протозигоптер все радиальные и интеркалярные ветви начинаются заметно дистальнее уровня узелка. Пограничное положение этого признака, выраженное в наиболее базальном положении последней ветви радиуса (R_{4+5}) на уровне узелка или немного проксимальнее него, отмечается у северодвинских форм родов *Prototerskeja* и *Permosticta*.

В казанском веке в отложениях ивагорской свиты Сояны появляются очень крупные формы семейства *Permerpallagidae* (Мартынов, 1938). Предположительно на этом или немного более позднем интервале они могли присутствовать и в безугольной серии Кузбасса, из которой описаны единичные очень фрагментарные остатки (Родендорф и др., 1961). По признакам жилкования, таким как неполное строение узелка, уменьшение задней ветви медиальной жилки, а также укорочение анальной относительно остальных продольных жилок, их относят к инфраотряду *Archizygoptera*. Несмотря на крупные размеры (крыло до 8 см), их облик характерен для равнокрылых стрекоз. Так, крылья пермерпаллагид одинаковы по строению и форме, а также имеют длинный, ярко выраженный и относительно узкий стебелек. В отличие от большинства известных архизигоптер, жилкование этой группы характеризуется заметно большей плотностью – у них множество поперечных жилок, в основном сконцентрированных у переднего края крыла,

и присутствуют дополнительные вставочные ветви между основными продольными жилками дистального края крыла. По этим признакам, а также весьма крупным размерам, пермепаллагиды напоминают современных представителей тропического семейства *Chlorocyphidae* Cowley, 1937 (надсемейство *Calopterygoidea*). По-видимому, они представляют одну из стратегий развития архизигоптер, выражающуюся в появлении крупных многожилковых форм. Схожие тенденции частично отмечаются у представителей позднекарбонового сем. *Bechlyidae* и пермо-триасового сем. *Kennedyidae*. Другая, более многочисленная и распространенная часть архизигоптер, представленная появляющимися в позднем палеозое и переходящими в мезозой семействами, наоборот, характеризуется заметным уменьшением размеров и редукцией жилкования. Вероятно, как и современные равнокрылые стрекозы, позднепалеозойские архизигоптеры уже на ранних этапах своего развития были довольно многочисленны и приспособлены к заселению самых разнообразных экологических ниш.

Таким образом, позднепалеозойские архизигоптеры представлены двумя основными морфологическими группами. Первая включает крупные формы с удлинённым крылом и относительно богатым жилкованием – семейства *Bechlyidae* (поздний карбон), *Permepallagidae* (средняя пермь) и *Kennedyidae* (ранняя пермь – верхний триас). В составе последнего семейства отмечается присутствие двух морфотипов, один из которых вполне соотносится с обликом вышепредставленных крупноразмерных форм, а второй при практически идентичном жилковании и форме крыла отличается меньшими размерами, сопоставимыми с таковыми у остальных семейств архизигоптер. Представители второй группы более разнообразны на родовом уровне и характеризуются коротким крылом с ярко выраженным тонким стебельком и сильно редуцированным продольным и поперечным жилкованием. В нее входят семейства *Progoneuridae* (ранняя пермь – ранний триас), *Engellestidae* (ранняя пермь), *Kaltanoneuridae* (средняя пермь), а также недостаточно изученные раннепермские *Oboraneuridae* и *Luseiidae*. На основании известных находок можно предположить, что обе группы возникли приблизительно в одно время и развивались параллельно. Так, первые крупные архизигоптеры с удлинённым крылом, *Bechlyidae*, появляются в московских отложениях Великобритании, а наиболее характерные мелкоразмерные формы с коротким крылом, *Progoneuridae* – в кунгурских США и ВЕП. Показательно и то, что в раннекунгурских отложениях формации Веллингтон, одном из наиболее ранних и крупных энтомокомплексов, где известны стрекозообразные, одновременно встречаются и одинаково разнообразны представители обеих групп.

В поздней перми на севере ВЕП появляются первые представители характерных для триаса архизигоптер семейства *Voltzialestidae*. По своему облику они сходны с мелкими формами пермских прогоневрид и имеют довольно короткое крыло с ярко выраженным длинным

стебельком и расширенной вершиной. Жилкование вольциалестид повторяет и развивает основные черты, появившиеся у пермских прогоневрид – узелок имеет неполную структуру, выраженную в отсутствии нодальной и субнодальной жилок, а анальная жилка полностью преобразуется в короткую поперечную. Важным отличительным признаком, позволяющим разграничить эти семейства, является разное положение оснований ветвей радиальных и интеркалярных жилок, а также усложнение радиального сектора (Притыкина, 1981; Nel et al., 1996). Практически у всех известных палеозойских кеннедиин (архи- и протозигоптер) основание последней радиальной жилки расположено заметно дистальнее уровня узелка. У части триасовых форм и современных зигоптер оно находится базальнее этого уровня. В то же время у самых молодых форм семейства Protomyrmeleontidae и близких к ним мадыгенских Voltzialesidae положение указанного основания неустойчиво и может изменяться в зависимости от рода и вида. По-видимому, разные состояния этого признака стабилизированы у большинства пермских и современных таксонов, а в мезозое происходило его преобразование и закрепление.

Помимо этого, для большинства триасовых Voltzialesidae и Batkeniidae характерно сближение некоторых оснований радиальных и интеркалярных жилок. По-видимому, оно влияет на следующую ступень преобразований, проявляющуюся у юрско-меловых протомирмелеонтид и поздне триасовых мольтенагрионид, для которых характерно частичное слияние оснований жилок радиального сектора с соседними за счет укорочения и изменения формы поперечных. Так, у карнийского рода *Moltenagrion* наблюдается заметное укорочение поперечной жилки между третьей радиальной (R_3) и третьей интеркалярной жилками (IR_3), благодаря чему происходит изменение формы IR_3 от зигзагообразной базальнее основания R_3 до усиленной и прямой дистальнее (Deregnaucourt et al., 2019). У наиболее специализированных форм семейства Protomyrmeleontidae помимо этого заметно преобразуется радиальный сектор: у большинства родов основания R_3 и IR_3 не различимы, и эти жилки кажутся не отходящими от радиуса, а сливающимися со второй интеркалярной (IR_2). При этом между основными радиальными жилками образуется много довольно длинных дополнительных и происходит заметное расширение области радиального сектора (Nel et al., 2005; Deregnaucourt et al., 2019). По-видимому, сходное состояние указанных признаков начинает проявляться еще у первых вольциалестид из поздней перми ВЕП. Из отложений северодвинского местонахождения Исады известны два рода вышеуказанного семейства, характеризующиеся разной степенью выраженности протомирмелеонтоидных признаков. *Prototerskeja* имеет заметно разветвленный радиальный сектор с дополнительными продольными ветвями и довольно плотное поперечное жилкование, в общих чертах повторяющее известное у триасовых форм. В отличие от нее, для *Permosticta* характерно более разреженное продольное и поперечное жилкование, однако

отмечаются сходные особенности распределения основных его элементов. У обеих форм R_3 и IR_3 заметно (*Prototerskeja*) или слегка сближены (*Permosticta*), основание последней радиальной жилки (R_{4+5}) находится на уровне узелка, вершины R_{4+5} и передней медиальной (МА) сближены, а задняя ветвь кубитальной (CuP) укорочена. Эти признаки обосновывают включение северодвинских форм в семейство Voltzialestidae, что значительно продляет геологическую историю этой разнообразной группы. Большая часть вольциалестид известна из среднего и верхнего триаса Европы (Франция) и Средней Азии (Киргизия).

Близкое по жилкованию к вольциалестидам семейство Batkeniidae также известно из ладина–карния Средней Азии (Притыкина, 1981). В его состав включаются всего два рода, *Batkenia* и *Paratriassoneura*, описанные по единичным экземплярам. Представители семейства, как и многие другие не крупные архизигоптеры, характеризуются коротким крылом с ярко выраженным стебельком и редукцией анальной жилки, достигающей уровня перехода к состоянию поперечной. Важной чертой жилкования является разное положение основания радиальных и интеркалярных жилок. Так, у рода *Batkenia* основание третьей интеркалярной расположено под узелком, а последней радиальной – еще базальнее этого уровня, что сходно с расположением этих оснований у современных зигоптер. У рода *Paratriassoneura* обе вышеуказанные жилки начинаются заметно базальнее уровня узелка. Однако у обоих родов отмечается сходное положение всех оснований ветвей радиального сектора, со сближением R_{4+5} с IR_3 и R_3 с IR_2 , при увеличении расстояния между расположенными посередине IR_3 и R_3 . Такое расположение жилок радиального сектора не отмечено у вольциалестид и протомирмелеонтид. Кроме того, среди важных отличий баткениид от других мезозойских архизигоптер можно упомянуть более плотное поперечное жилкование и отсутствие признаков слияния интеркалярных и радиальных продольных жилок, выраженное в укорочении поперечных между ними. Таким образом, основные черты жилкования баткениид включают в себя в большей степени сохранение основных особенностей пермских прогоневрид, нежели преобразования, начинающиеся у одновозрастных вольциалестид и приводящие в дальнейшем к крайней степени специализации у юрско-меловых протомирмелеонтид.

Геологическая история архизигоптер довольно насыщена и разнообразна. Первые достоверные представители появляются в конце позднего карбона и ранней перми. Уже на этом раннем этапе отмечается присутствие двух основных морфологических групп: крупные формы с вытянутым крылом и мелкие с более коротким, разделенным на узкий стебелек и широкую крыловую пластинку. В палеозое и триасе присутствовали обе группы, а в юре и мелу остались только мелкие, представленные семейством Protomyrmeleontidae. Первая состоит из семейств Bechlyidae, Kennedyidae и Permepallagidae. Наиболее широкое как в возрастном, так и в

географическом смысле распространение имеет семейство Kennedyidae, представители которого известны из ранней перми Северной Америки, разновозрастных пермских отложений ВЕП, пермо-триаса Кузбасса и среднего–верхнего триаса Средней Азии.

Морфологическая группа мелких форм известна начиная с ассельского века и широко распространена в северном полушарии на протяжении всей перми. В ранней и средней перми она представлена только весьма разнообразным семейством Progoneuridae. В поздней перми в отложениях ВЕП появляются первые представители более продвинутого семейства Voltzialestidae. Увеличение разнообразия и обилия мелких архизигоптер наблюдается в среднем и верхнем триасе, где они представлены шестью родами трех семейств. В юре происходит расцвет единственной известной высокоспециализированной группы мелких архизигоптер, Protomyrmeleontidae, а представители остальных семейств, по-видимому, исчезают. Из раннего мела происходят последние достоверные находки Protomyrmeleontidae.

По-видимому, в дальнейшем архизигоптеры уступают место в экосистемах менее узкоспециализированным и более приспособленным представителям настоящих зигоптер. Самые ранние достоверные находки последних, представленные целыми крыльями хорошей сохранности, известны из верхней юры Каратау (Казахстан) и Зольнгофена (Германия). В комплексах этих местонахождений зигоптеры представлены немногочисленными экземплярами семейства Steleopteridae (Притыкина, 1968; Fleck et al., 2001). Некоторые авторы относят к настоящим зигоптерам и единичные находки из кунгурского местонахождения Лодев. Однако, эти роды (*Saxonagrion* и *Huangiopterum*) основаны на экземплярах неполной сохранности, а признаки, обосновывающие их отнесение к настоящим зигоптерам, довольно спорны (Nel et al., 1999a; Prokop et al., 2015).

Вторая крупная группа, в настоящее время относимая к подотряду Kennedyina – надсемейство Permagrionoidea, представленная единственным семейством Permagrionidae (=Permolestidae). Это семейство осталось единственным, не переведенным из протозигоптер в архизигоптер. Некоторые черты жилкования и строения тела сближают пермагрионид с характерным преимущественно для триаса подотрядом Triadophlebiina. Находки представителей семейства известны исключительно из пермских отложений, однако в отличие от архизигоптер, они отмечены также в южном полушарии: типовой род *Permagrion* известен из кптенских–вучапинских отложений Фолклендских островов (Tillyard, 1928). Большая часть остальных родов происходит из перми Европы (ВЕП и Франция; Martynov, 1932; Мартынов, 1937; Залесский, 1948a; Nel et al., 1999b; 2012; Fate et al., 2013; Фелькер, 2020б; Felker, Vasilenko, 2021). Не известно ни одного представителя пермагрионид в отложениях Северной Америки и Азии.

Среди основных признаков семейства выделяются относительно крупное крыло с недлинным, выраженным стебельком, узелок с перпендикулярной нодальной и наклоненной субнодальной жилками, удлинённая и базально направленная задняя медиальная ветвь и заметно расширенное анальное поле. Кроме того, для пермагрионид характерно присутствие весьма крупной груди округлой формы, в своих очертаниях сходной с таковой современных анизозигоптер и анизоптер. Важным отличием пермагрионид от современных форм и наиболее продвинутых архизигоптер является строение лапки, а именно присутствие в ней четырех члеников. Это, по-видимому, является довольно примитивным признаком, поскольку у самых древних стрекозообразных семейства *Meganeuridae* лапка пятичлениковая, а у протомирмелеонтид, тарсофлебиид и современных стрекоз – трехчлениковая. Важной особенностью жилкования пермагрионид, приводящей к изменению формы крыла, является заметное расширение анального поля, достигающего до дистального края крыла. Относительная ширина этого поля и поперечное жилкование внутри него, по-видимому, отражают основные стадии развития пермагрионид и их связь с другими группами стрекозообразных. У ряда среднеразмерных и мелких форм, таких как *Permagrion* и *Salagoulestes*, отмечается примитивное состояние признака, выраженное небольшим расширением поля и присутствием в нем всего одного ряда слегка наклоненных поперечных жилок.

Большая часть этих форм известна из ниже- среднепермских отложений Европы, однако, типовой вид *Permagrion falklandicum* происходит из средне-верхнепермских отложений Фолклендских островов (Tillyard, 1928). По-видимому, присутствие примитивного состояния признака у молодой формы может говорить об изолированности и не схожем с характерным для ВЕП способом преобразования жилкования пермагрионид Гондваны. Следующая стадия преобразования заднего края крыла встречается у относительно крупных ранне- и среднепермских форм рода *Solikamptilon*. Для этих стрекозообразных характерно большее расширение анального поля и заполнение его заметно изогнутыми сигмоидальными жилками. Их необычная форма, по-видимому, служила для сохранения прочности между удаленной анальной жилкой и задним краем крыла. Разнообразные на видовом уровне представители этого рода встречены в ранней перми соликамской и средней перми ивагорской и белебеевской свит ВЕП. Небезынтересно, что у наиболее молодого позднеказанского вида *S. aequus* sp. nov. наблюдается частичное слияние близрасположенных поперечных жилок анального поля с образованием Y-образных форм. Другой тип заполнения анального поля проявляется сразу у двух родов, *Permolestes* и *Epilestes*. Для обоих характерно присутствие на указанном участке крыла нескольких рядов поперечных жилок. При этом у ранне-среднепермского *Permolestes* отмечается большее расширение и соответственно увеличенное количество рядов. В то же время

у самых молодых, уржумских представителей р. *Epilestes* (*E. kargalensis*), известных из отложений ВЕП, между рядами поперечных жилок присутствует довольно четкая и усиленная продольная жилка, отделяющаяся от основной анальной ветви в базальном положении. По-видимому, это может предполагать первую ступень образования дополнительных ветвей анальной жилки, в более продвинутом состоянии (появление отчетливых ветвей A_1 и A_2) прослеживающегося у средне-позднепермского рода *Triadolestes* и в дальнейшем доходящего до состояния разветвленности (три ветви анальной жилки) у триасовых стрекоз подотряда *Triadophlebiina*. В то же время очевидно, что появление усиленной дополнительной ветви у *Epilestes kargalensis* проходило через ряд этапов, довольно полно отраженных у более древних видов *Epilestes*. Так, у *E. gallica* из нижней перми Франции присутствует несколько дополнительных продольных жилок в анальном поле, совершенно не отличающихся от поперечных по четкости и форме (сильно зигзагообразные и слабые). У уфимского *E. rasnitsyni* и казанского *E. angustapterix* количество дополнительных жилок анального поля сокращается, но они становятся гораздо более заметными.

Строение узелка пермагрионид заметно отличается от известного у всех форм архизигоптер: у представителей семейства он выражен в «полном составе», т.е. помимо слияния субкостальной и костальной жилок в месте выхода первой на край крыла, в нем присутствуют ярко выраженные и выдержанные у всех форм поперечные жилки, входящие в эту структуру. Вертикальная нодальная жилка всегда расположена на уровне основной части узелка и переходит в заметно наклоненную субнодальную в следующем поле. У архизигоптер поперечные жилки в состав узелка не входят, и он представлен исключительно слиянием терминального конца субкосты и косты. Более выдержанное и полное строение узелка наблюдается также у преимущественно триасовых триадофлебиин. Эта достаточно крупная группа известна из среднего-верхнего триаса Киргизии и Китая (Притыкина, 1981; Zheng et al., 2017a,b). Немногочисленные находки присутствуют в позднепермском местонахождении Исады и раннетриасовом Петропавловка в пределах ВЕП, но пока не описаны. По особенностям жилкования триадофлебиины, по-видимому, относятся к зигоптероидной группе, т.к. характеризуются сходным строением переднего и заднего крыльев и обладают ярко выраженным длинным стебельком. Однако в большинстве известных классификаций они относятся к отдельному подотряду *Triadophlebiina*, отличному как от современных зигоптер, так и преимущественно палеозойских кеннедин. Для триадофлебиин характерно полное строение ярко выраженного узелка с четкими и усиленными нодальной и субнодальной жилками, отсутствие птеростигмы, замененной частым поперечным жилкованием, и разделенный на три ветви анальный ствол. По-видимому, последний признак в более примитивном состоянии

(разветвление анальной жилки на две) присутствует у самых молодых форм Permagnionidae (*Triadolestes*), что может указывать на более близкое родство этих групп, чем предполагалось раньше. Следует отметить, что указанные группы близки также и по строению узелка, представленного в «полном составе», но отличающемся от известного у настоящих зигоптер. Кроме того, форма крыла и учащенное поперечное жилкование большинства форм пермагрионид близки к таковым у триадофлебиин. Единственным несомненным отличием этих групп является птеростигмальная область. Так, у пермагрионид она всегда ярко выражена, окружена жилками и отчетливо пигментирована, в то время как у триадофлебиин фактически отсутствует. На ее месте на переднем дистальном крае крыла отмечается ряд сближенных поперечных жилок, по-видимому, выполняющих схожие функции «утяжеления» и защиты от флаттера (неконтролируемых колебаний крыла). К сожалению, для триадофлебиин не известно строение тела, т.к. все сохранившиеся экземпляры представлены исключительно крыльями. У пермагрионид отпечатки тел присутствуют на единичных экземплярах видов *Permolestes obscurus* и *Epilestes rasnitsyni*. На обеих формах сохранились структуры груди, неполное брюшко и фрагменты конечностей. Грудь характеризуется крупными размерами, закругленной формой, близкой скорее современным формам анизозигоптер и анизоптер, нежели равнокрылых стрекоз. Значения скошенности груди *Epilestes* практически аналогичны известным у р. *Epiophlebia* (единственный современный род Anisozygoptera). У *Permolestes* они еще больше отличаются от зигоптероидных и близки к анизоптероидным (см. описания *Epilestes rasnitsyni* и *Permolestes obscurus*). Ноги в общих чертах соответствуют ногам современных стрекоз, но отличается благодаря расширенным голеням и бедрам, а также большему числу члеников лапки. Известно также, что по строению лапки пермагриониды отличаются от различных архизигоптер, в том числе от пермо-триасовых Kennedyidae и юрско-меловых Protomyrmeleontidae, для которых характерно трехчлениковое строение лапки.

Таким образом, пермагриониды несомненно имеют типично зигоптероидную форму и жилкование крыла, однако, в строении груди, по-видимому, более близки к анизозигоптерам. По своему жилкованию и морфологии конечностей они заметно отличаются от другой вымершей группы «зигоптероидного» облика – Archizygoptera. Исходя из этого, подотряд Kennedyina, объединяющий представителей вышеуказанных групп (Protozygoptera = Permagnionidae + Archizygoptera) является сборной группой и должен быть разделен. Также немаловажно, что Permagnionidae, по-видимому, наиболее близки к другой вымершей группе «зигоптероидного» облика – подотряду Triadophlebiina. Это подтверждается присутствием ряда сходных особенностей жилкования крыла. К сожалению, на данный момент невозможно точно установить

степень их филогенетического родства. Для этого требуется более полный материал, позволяющий досконально изучить пока неизвестные особенности морфологии обеих групп.

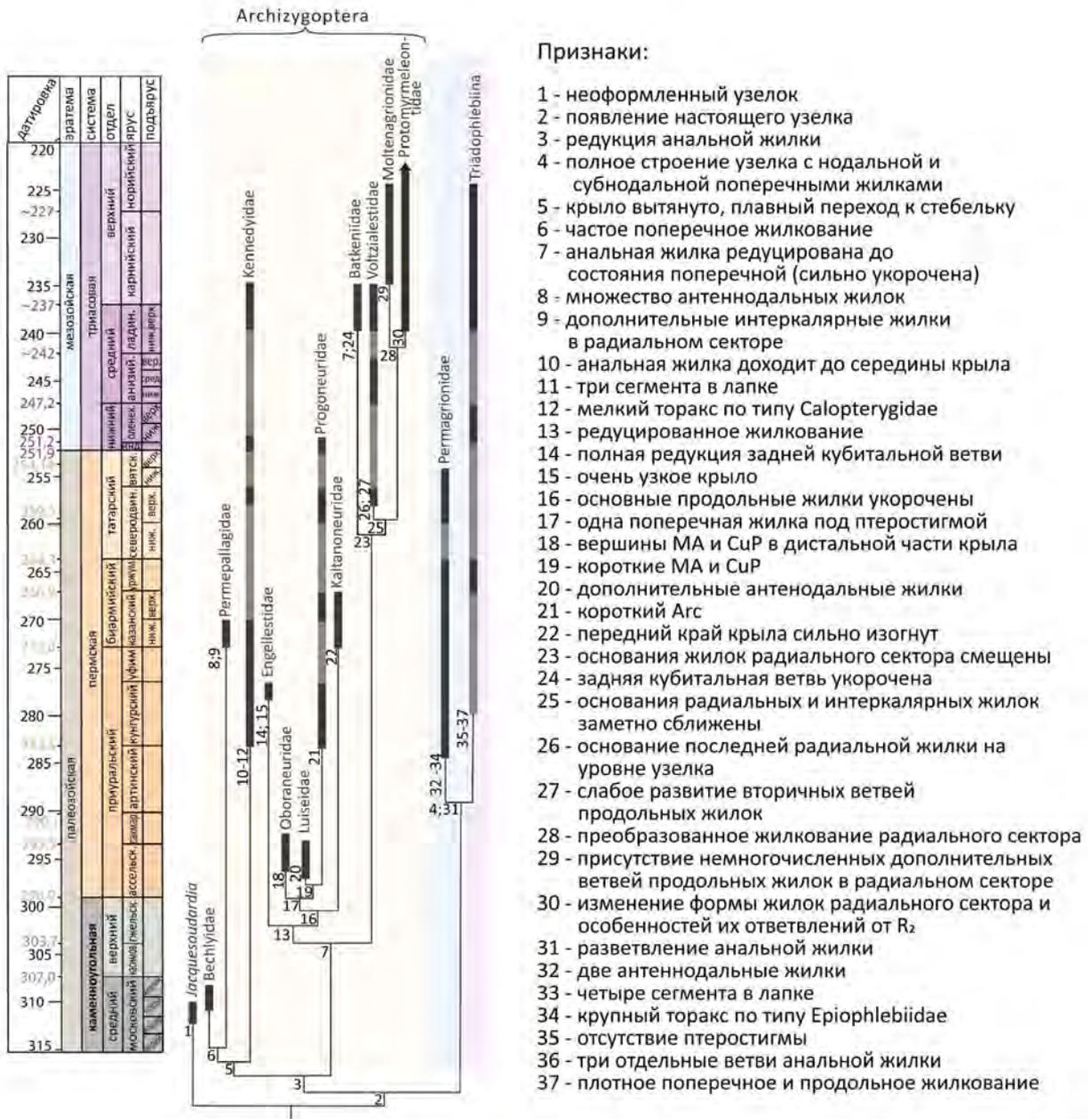


Рис. 5.1. Основные позднепалеозойские и мезозойские группы стрекозообразных «зигоптероидного» облика (п/отр. Kennedyina)

ГЛАВА 6. БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ СТРЕКОЗООБРАЗНЫХ

Стратиграфические построения с использованием насекомых в целом и стрекозообразных в частности, затруднены по нескольким причинам. Во-первых, в большинстве своем находки ископаемых насекомых приурочены к континентальным отложениям и имеют спорадическое распространение в пределах немногочисленных местонахождений-лагерштеттов. Во-вторых, присутствие одного и того же вида насекомых зачастую фиксируется только в одном, реже в двух близкорасположенных местонахождениях. На родовом и семейственном уровнях ситуация более благоприятная. В ряде случаев прослеживаются целые комплексы, имеющие сходные формы и характеризующие этапность развития фаун отдельных регионов. Л.Н. Притыкина в своих работах отмечала, что для успешного использования стрекоз в стратиграфических целях следует оперировать крупными таксонами (уровня семейства и выше), так как роды и виды в большинстве случаев распространены слишком узко (Притыкина, 2006). Это утверждение наилучшим образом иллюстрируется на примере мезозойских комплексов (Притыкина, 1990, 2006). В случае с позднепалеозойскими стрекозообразными важное значение имеют как семейства, так и более крупные группы (в частности подотряды, см. следующую подглаву), а также роды с относительно широким распространением (приложение 2).

Несмотря на вышеперечисленные проблемы, попытки стратиграфического расчленения с использованием ископаемых насекомых предпринимаются довольно часто. Наиболее ранние исследования в этой области были предприняты С.Х. Скаддером в конце XIX в. Он использовал крылья тараканов для выделения одновозрастных стратиграфических последовательностей в Северной Америке и Европе (Scudder, 1885; Schneider, Werneburg, 2006).

Среди советских ученых насекомых для решения биостратиграфических задач наиболее активно применял геолог и палеоэнтомолог Ю.М. Залесский. Им были изучены раннепермские фауны Приуралья и среднепермские Прикамья, открыты и описаны комплексы местонахождений соликамской свиты и значительно дополнен комплекс кошелевской свиты по реке Сылве (Залесский, 1948а,б; 1950). На основе этих данных Залесским были составлены схемы сопоставления разрезов пермских отложений Пермского края и Татарстана (Колво-Вишерский край и Соликамско-Березниковский район и разрезы бассейна р. Сылвы и Прикамья; Залесский, 1956) и отдельных разрезов Урала и Приуралья (Залесский, 1957). Кроме того, основываясь на сходстве форм из нижней перми Приуралья и США, Залесский одним из первых предположил, что комплекс формации Веллингтон имеет более молодой, а именно кунгурский возраст (Залесский, 1956). Помимо практического применения Залесским были рассмотрены теоретические аспекты использования насекомых в биостратиграфии (Залесский, 1956).

Детальные зональные схемы, основанные на изменении характера окраски спилоблаттинид и милакрид (Blattodea), были разработаны Й. Шнайдером и Р. Вернебургом для верхнекаменноугольных и нижнепермских отложений ряда европейских и североамериканских бассейнов (Schneider et al., 2003; Schneider, Werneburg, 2006, 2012; Schneider et al., 2020).

Стрекозообразные используются для расчленения и корреляции континентальных отложений в основном во вспомогательных целях для уточнения возраста крупных толщ нерасчлененных отложений. Наиболее удачными оказались попытки Л.Н. Притыкиной для крупных мезозойских комплексов Забайкалья и Монголии. К сожалению, ею не были выделены определенные стратиграфические подразделения, однако детально охарактеризованы особенности фаунистических комплексов и их изменения в разных регионах. Так, в ее работах указывается, что ниже-среднеюрские отложения Средней Азии и Сибири охарактеризованы исключительно стрекозами подотряда Anisozygoptera. В верхнеюрских местонахождениях Средней Азии при массовом преобладании анизозигоптер начинают встречаться немногочисленные остатки анизооптер. В одновозрастных отложениях Восточной Азии также присутствуют целиком анизозигоптероидные комплексы. Причем основной таксономический состав комплекса представлен стрекозами семейства Isophlebiidae. В местонахождениях Монголии и Китая в изофлебиидовых комплексах встречаются единичные представители Archithemistidae и Liassogomphidae. Нижнемеловые комплексы Средней Азии и Сибири гораздо более разнообразны, чем юрские. Их состав также заметно меняется. В большинстве местонахождений преобладающими по частоте и разнообразию становятся вымершие семейства стрекоз подотряда Anisoptera: Aeschnidiidae, Nemeroscopidae и Sonidae. В верхнемеловых отложениях стрекозы распространены не так широко и представлены в основном современными семействами анизооптер и немногочисленными зигоптерами (Пономаренко, 1990; Притыкина, 1990). Конкретные примеры индексирующих таксонов для местных стратиграфических подразделений Восточного Забайкалья приведены в работе Д.В. Василенко. В частности, отмечено, что в верхнеюрских отложениях ундино-даинской серии и ичетуйской свиты Забайкалья преобладают анизозигоптеры семейства Isophlebiidae, а в вышележащих нерасчлененных верхнеюрских – нижнемеловых отложениях тургинской свиты – анизооптеры семейств Aeschnidiidae и Aeschnidae (Василенко, 2005; Притыкина, 2006).

Основные группы позднепалеозойских стрекоз

В верхнепалеозойских (верхний карбон-пермь) отложениях стрекозообразные представлены четырьмя группами: крупными меганевринами (п/отр. Meganeurina Pritykina, 1989; здесь и далее в соответствии с классификацией отр. Meganeurida по Л.Н. Притыкиной), мелкими

ширококрылыми дитаксиневринами (п/отр. *Ditaxineurina* Pritykina, 1989), стебельчатокрылыми кеннедиинами (п/отр. *Kennedyina* Pritykina, 1989) и совмещающими черты первой и последней групп, триадофлебиинами (п/отр. *Triadophlebiina* Pritykina, 1989; Притыкина, 1989; Nel et al., 2005; Nel et al., 2009; Nel et al., 2012).

Меганеврины часто выделяются в отдельный отряд *Protodonata* Brongniart, 1885 (*Meganisoptera* Martynov, 1932), т.к. в их жилковании отсутствуют характерные для стрекоз элементы строения: узелок, дужка и птеростигма (рис. 6.1а). Представители этой группы наиболее широко распространены в самых древних для стрекозообразных, пенсильванских отложениях северного полушария, но продолжают встречаться вплоть до средней перми (рис. 6.14; Приложение 2; Carpenter, 1927; Nel et al., 2009).

Представители второй группы, дитаксиневрины, считаются предшественниками современных разнокрылых стрекоз (п/отр. *Anisoptera*). Они отличаются небольшими размерами, увеличенным размером задних крыльев, а также такими особенностями жилкования, как: дистальное положение узелка и оснований жилок радиального сектора, аномальное строение пересекаемой первым радиусом птеростигмы и удлиненной дискоидальной ячейки, наличие интермедиальной жилки и характерного волнообразного изгиба медиальных и кубитальных жилок в дискоидальной зоне (рис. 6.1в; Vechly, 2008; Huguet et al., 2009). По-видимому, современными аналогами стрекоз этой группы являются мелкие роды семейств *Libellulidae* и *Corduliidae* (Wootton, Kukalová-Peck, 2007). Большинство остатков дитаксиневрин приурочено к местонахождениям, реконструируемым в условиях придельтового мелководья. Стратиграфическое распространение представителей группы относительно короткое. Все известные находки встречены на интервале от артинского до чансинского яруса (Huguet et al., 2002). Однако в отличие от меганеврин единичные представители этой группы (*Gondvanoptilon brasiliense* Rösler et al., 1981 и *Polytaxineura stanleyi* Tillyard, 1935) известны из местонахождений Бразилии и Австралии, что значительно расширяет их географическое распространение (Приложение 2).

Группа *Kennedyina* (*Protozygoptera*+*Archizygoptera*) объединяет довольно разнообразных стебельчатокрылых стрекоз с редуцированным жилкованием крыла (рис. 6.1б). В ее состав включаются предшественники и самые древние представители современных равнокрылых стрекоз, выделяемые по особенностям морфологии лапки и строения крылового узелка. Группа представлена в позднепалеозойских отложениях наиболее полно. Остатки кеннедиин встречаются в самых разнообразных по условиям формирования местонахождениях от небольших линз, выполняющих палеоруслу, до прибрежно-морских и лагунных обстановок. Кеннедиины имеют широкий географический и стратиграфический интервал. Их остатки

встречены в позднепалеозойских и мезозойских отложениях Мира. Наиболее разнообразные и многочисленные находки происходят из пермских отложений Европы (приложение 2; Nel et al., 1999c; Nel et al., 2012, Felker, 2019; Фелькер, 2021б).

Кроме того, в верхнепермских отложениях начинают появляться первые представители триасовых триадофлебиин. Они характеризуются крупными стебельчатыми крыльями, несущими триаду продольных жилок, сближающую их с палеозойскими меганевринами (рис. 6.1з). Триадофлебиины, составляющие последнюю группу, долгое время были известны исключительно из триасового местонахождения Джайлоучо (Притыкина, 1981). Позже их остатки были найдены в средне- и верхнетриасовых местонахождениях Китая (Zheng et al., 2017a,b) и нижнетриасовом местонахождении Петропавловка в Оренбургской области (Фелькер, Василенко, 2019). Самые ранние представители этой группы определены из северодвинских отложений местонахождения Исады.

Стрекозы этой группы широко распространены в среднем-верхнем триасе Киргизии, Китая, Кореи и Франции. По-видимому, они не встречаются в более молодых отложениях и не дают потомков среди современных стрекоз (Притыкина, 1981; Nel et al., 2001; Zheng et al., 2017).

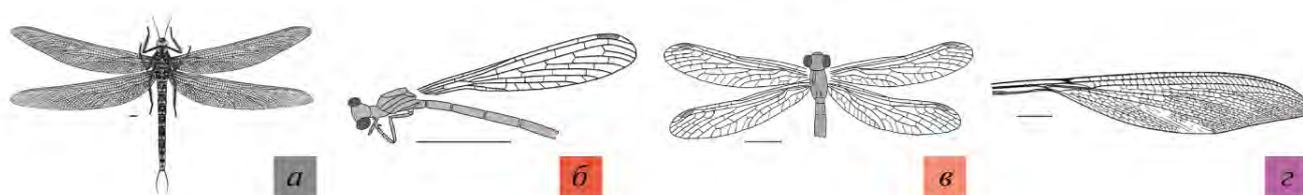


Рис. 6.1. Основные группы стрекоз, встречающихся в пермских отложениях: а) меганеврины (п/отр. Meganeurina; Nel et al., 2018); б) протозигоптеры и архизигоптеры (п/отр. Kennedyina); в) протоанизоптеры (п/отр. Ditaixineurina); г) триадофлебины (п/отр. Triadophlebiina; Pritykina, 1981).

Распределение стрекозообразных в пермских отложениях Восточно-Европейской платформы¹²

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

¹² При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

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. 2020a. P. 40–46 (0,56 п.л., личный вклад — 100%)

палеозоя, в том числе и пермской системы, известны только единичные комплексы стрекоз, соответствующие богатым в палеознтомологическом плане местонахождениям Восточно-Европейской платформы и Западной Европы, таких как Лодев во Франции.

В пермских отложениях Восточно-Европейской платформы можно выделить шесть комплексов: по одному для уфимского и уржумского ярусов, верхнекунгурского, нижеказанского, верхнеказанского и верхнесеверодвинского подъярусов. Все они соотносятся с ориктоценозами крупных местонахождений насекомых: Чекарда, Могильниково и Тюлькино, Сояна, Китяк, Каргала, Исады (Фелькер, 2020a; Felker, 2020a).

Комплекс *Engellestes* кошелевской свиты (кунгурский ярус)

Довольно богатый и разнообразный комплекс кошелевской свиты представлен на местонахождении Чекарда (Пермский край, кунгурский ярус). Комплекс характеризуется заметным преобладанием дитаксинеурин (26 экз.) и кеннедиин (26 экз.) при полном отсутствии триадофлебиин и небольшом количестве меганеврин (8 экз.; рис. 6.2, 6.14). Последнее довольно необычно для кунгурских отложений, так как в других богатых формациях близкого возраста, Салагу (Франция) и Веллингтон (США) меганеврины составляют почти половину от состава комплексов (Tillyard, 1925, Carpenter, 1931, 1933, 1939, 1947; Engel, 1998; Nel et al., 2009). Большая часть кошелевских меганеврин относится к виду *Arctotypus sylvaensis* Martynov, 1940 (сем. Meganeuridae). Несколько экземпляров определены, как новые роды из сем. Paralogidae (Аристов, 2015).

Дитаксинеурины кошелевской свиты представлены 26 экземплярами (42% от общего числа). Ранее были описаны два монотипичных рода в составе семейств Ditaixineuridae Tillyard, 1926 и Hemizygopteridae Zalessky, 1955 (Huguet et al., 2002). В ходе работы определен один пока неописанный род из семейства Permaeschnidae (Аристов, 2015). Необходимо отметить, что в Чекарде дитаксинеурины гораздо многочисленнее и разнообразнее, чем в кунгурских местонахождениях формаций Веллингтон (США) и Салагу (Франция).

По сравнению с остальными группами кеннедиины представлены наиболее полно (45% по количеству). Определено 5 видов и 4 рода в составе 4 семейств. Большая их часть относится к архизигоптерам семейств Kennedyidae, Progoneuridae fam. nov. и Engellestidae fam. nov., 1 экз. к семейству Permagrionidae: *Permolestes obscurus* sp. nov.

В отложениях свиты представлены 6 родов, не известных из других отложений. К ним относятся: *Engellestes* Nel et al., 2012 (монотипичное семейство Engellestidae fam. nov.), *Azaroneura* Nel et al., 2012 (сем. Progoneuridae fam. nov.), *Hemizygopteron* Zalessky, 1955, *Ditaxineurella* Martynov, 1940 (сем. Hemizygopteridae) и *Proditaxineura* (сем. Ditaixineuridae) и

Typoides. Роды *Arctotypus* Martynov, 1932 и *Ditaxineura* Tillyard, 1926 встречаются как в более древних отложениях формаций Дип Хард (Великобритания; башкирский ярус), Салагу (Франция, кунгурский ярус) и Веллингтон (США; нижний кунгур), так и в более молодых ивагорской свиты (Архангельская область, казанский ярус; приложение 2). Род *Kennedya* также известен из нижнекунгурской формации Веллингтон в США и множества более молодых местонахождений ВЕП (соликамская, ивагорская, байтуганская, полдарсская свиты; приложение 2; Nel et al., 2012; Felker, 2019; Фелькер, 2021б), Сибири (мальцевская свита; Фелькер, 2021а) и Средней Азии (мадыгенская свита; Притыкина, 1981). Род *Permolestes* (Permagrionidae) переходит в более молодые отложения казанского (ивагорская и белебеевская свиты) яруса ВЕП (рис. 6.14, приложение 2; Martynov, 1932; Nel et al., 2012).

Комплекс выделяется по присутствию рода *Engellestes* из сем. Engellestidae. Указанный род должен стать хорошим индексом, т.к. его остатки на этом уровне многочисленны и заметно отличаются от других стрекозообразных, благодаря узкой форме крыла и редуцированному жилкованию (рис. 6.3).

Комплекс насекомых кошелевской свиты характеризуется практически полной сохранностью материала, известного в основном по отпечаткам целых тел. Многочисленные стрекозообразные представлены почти целыми отпечаткам со сложенными крыльями или отдельным фрагментам последних.

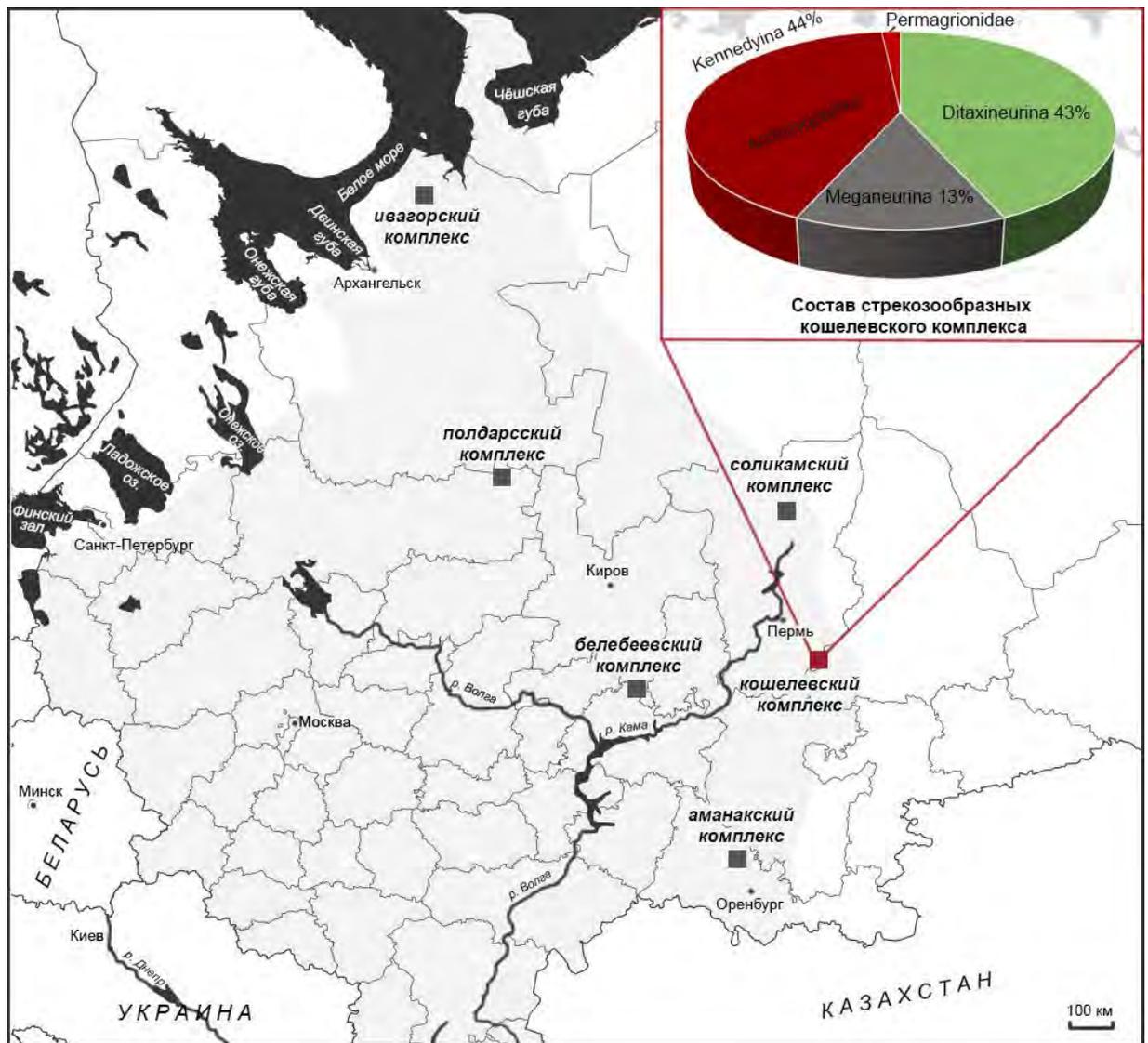


Рис. 6.2. Географическое положение и состав стрекозообразных комплекса кошелевской свиты

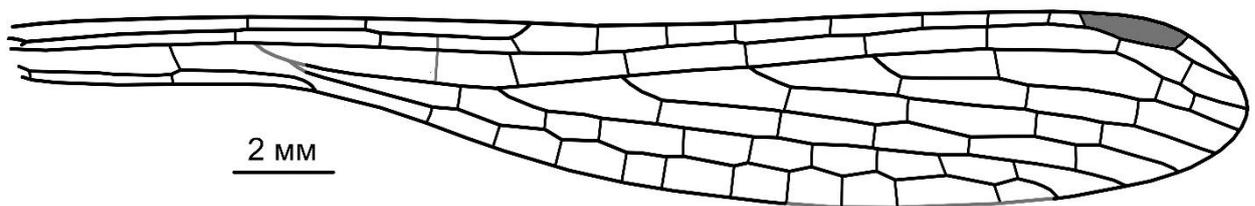


Рис. 6.3. Особенности жилкования таксона индекса кошелевского комплекса: род *Engellestes*

Комплекс *Petrotypus* соликамской свиты (уфимский ярус)

На территории ВЕП насекомоносные выходы соликамской свиты представлены в ряде местонахождений по берегам рек Камы и Вишеры. Стрекозообразные известны в трех местонахождениях: Тюлькино, Соликамск (скв. 79 вблизи поселка Нижнее Мошево) и Могильниково (Пермский край, уфимский ярус). Все эти разрезы сложены так называемыми

«соликамскими плитняками» и характеризуются практически одинаковым составом комплексов стрекозообразных (Залесский, 1948а, 1950). Из них собраны 42 экземпляра отпечатков стрекозообразных (26 экз. из Тюлькино, 15 экз. из Могильниково и 1 экз. из Соликамска). Большая часть комплекса (39 экз.) представлена довольно крупными меганевринами (рис. 6.4). Несмотря на небольшое количество известного материала, в Могильниково они довольно разнообразны. Описаны крупные (часто больше 20–30 см в реконструированном виде) формы родов *Curvitopus* Nel et al., 2009 и *Petrotypus* Zalessky, 1950 (Залесский, 1950; Brauckmann, Zessin, 1989; Nel et al., 2009). Также здесь присутствуют единичные представители более мелкого (крыло до 11 см) рода *Arctotypus* Martynov, 1932. Залесский указывает на присутствие в Могильниково очень крупных форм *Meganeura vischerae*, с реконструируемой длиной крыла до 50–60 см (Залесский, 1950). Однако посредственная сохранность экземпляров, представленных фрагментами с несколькими неясными крупными жилками, не позволяет достоверно установить их систематическое положение. Отпечатки меганеврин из Могильниково имеют разную сохранность. Встречаются относительно редкие целые крылья (5 экз.), остальные представлены отдельными частями крыльев и склеритами груди и брюшка. В Тюлькино большая часть форм относится к роду *Arctotypus* Martynov, 1932. К сожалению, определить их видовую принадлежность довольно затруднительно, так как почти все они характеризуются неполной сохранностью и представлены небольшими фрагментами крыльев. Большинство родов меганеврин, известных из соликамской свиты, встречаются как в ниже-, так и в вышележащих отложениях и имеют широкое географическое распространение (рис. 6.14, приложение 2). Единственным специфичным родом соликамской свиты является *Petrotypus*, известный исключительно из местонахождения Могильниково (Залесский, 1950).

Дитаксиневрины и триадофлебиины в соликамской свите не представлены или пока не найдены. Стрекозообразные последней группы, кеннедиины, известны по единичным находкам во всех трех местонахождениях. В Тюлькино это мелкая архизигоптера рода *Kennedyia*, в Могильниково и Соликамска – более крупные пермагриониды родов *Epilestes* и *Solikamptilon* (Залесский, 1948; Felker, 2021; Felker, Vasilenko, 2021). Примечательно, что указанные роды известны не только из указанных местонахождений, а имеют широкое стратиграфическое и географическое распространение. Так, *Kennedyia* в разрезах ВЕП встречается в нижележащих кунгурских отложениях кошелевской свиты и переходит в казанские ивагорской и байтуганской свит, и северодвинские полдарской свиты (рис. 6.14, Nel et al., 2012, Фелькер, 2021б). Кроме того, разнообразные кеннедии известны из кунгурской формации Веллингтон в США, индской мальцевской свиты в Кемеровской области и ладинско-карнийской мадыгенской свиты в Киргизии (приложение 2; Tillyard, 1925; Carpenter, 1933; Carpenter, 1947; Притыкина, 1981;

Фелькер, 2022). Род *Epilestes* в пределах ВЕП известен из вышележащих отложений ивагорской и аманакской свит (рис. 6.14; Мартынов, 1937; Nel et al., 2012). Однако его первое появление зарегистрировано в кунгурской формации Салагу во Франции (приложение 2; Nel et al., 1999c). Легко определяемые остатки рода *Solikamptilon* найдены в казанских отложениях ивагорской и белебеевской свит (рис. 6.14; Nel et al., 2012).

Вышеуказанный систематический состав, по большей части представленный меганевринами (93% от общего состава) с единичными кеннединидами (7%) и отсутствием двух других групп стрекозообразных, заметно отличается от нижележащих и вышележащих комплексов ВЕП и по-видимому, характеризует именно уфимские отложения.

Таким образом, соликамский комплекс выделяется по преобладанию крупных стрекозообразных семейства Meganeuridae. Индексирующим таксоном может служить род *Petrotypus*, характеризующийся заметным округлым изгибом А и CuP у основания крыла, а также присутствием множества дополнительных ветвей А (рис. 6.5).

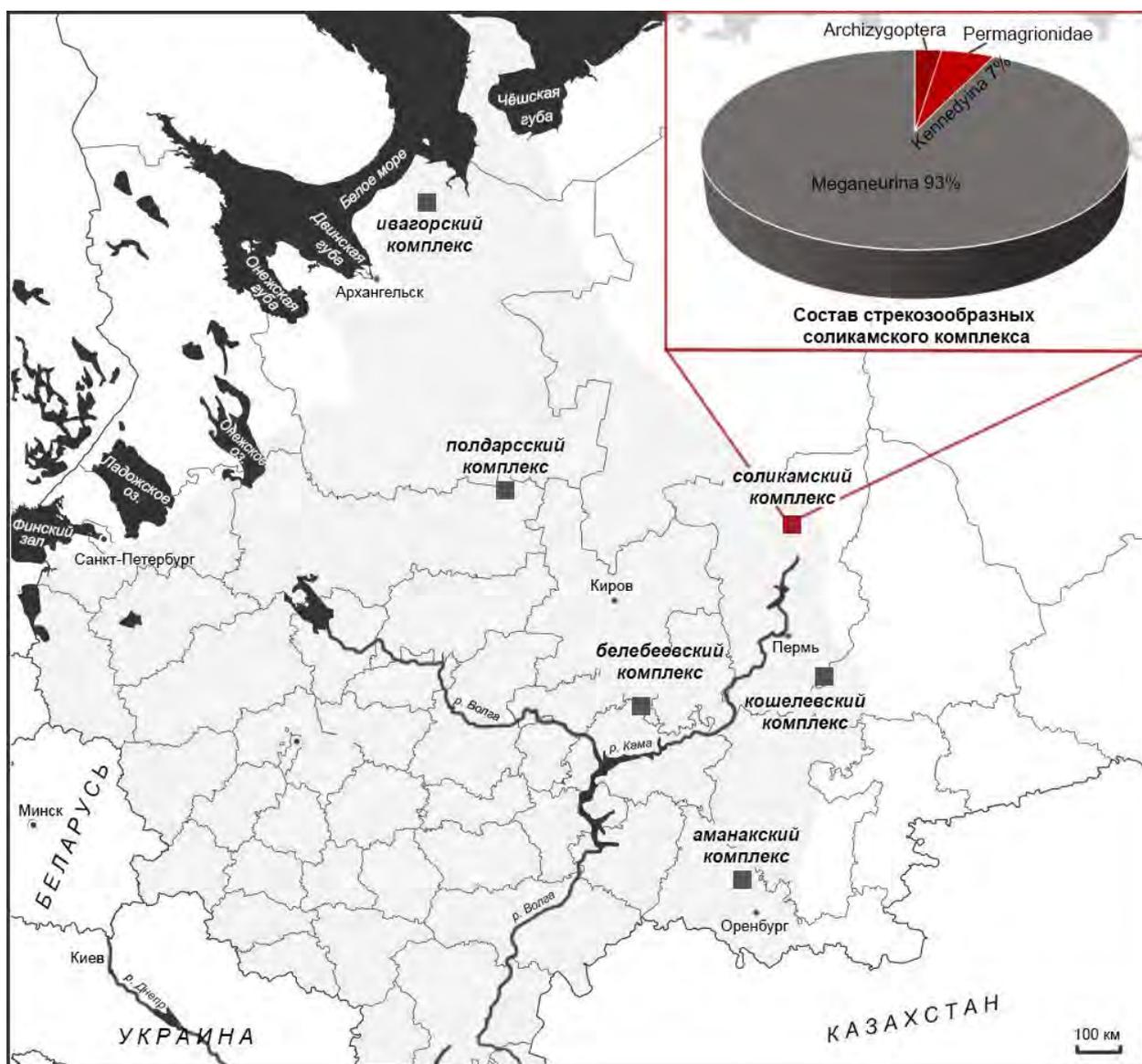


Рис. 6.4. Географическое положение и состав стрекозообразных комплекса соликамской свиты

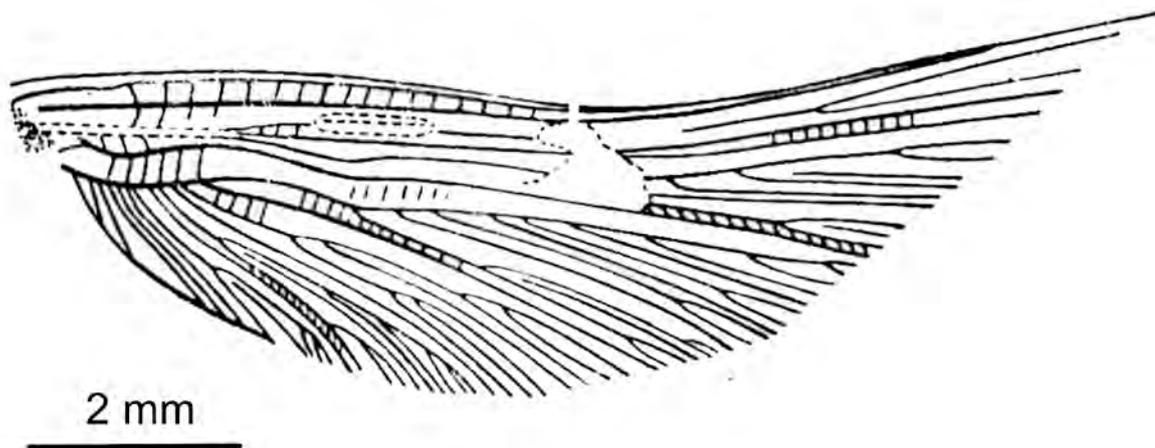


Рис. 6.5. Особенности жилкования характерной формы соликамской свиты: род *Petrotypus*

Комплекс *Permaeschna* ивагорской свиты (казанский ярус)

Разнообразный комплекс нижеказанских стрекозообразных (64 экз.) происходит из группы местонахождений ивагорской свиты, вскрывающихся в береговых обрывах реки Сояны (Ива-гора и Шеймо-гора) и ее притоков (Летопала). В палеонтологической литературе указанные обнажения зачастую объединяются под единым названием Сояна (Мартынов, 1938; Щербаков, 2007; Nel et al., 2012). Большая часть (57 экз.) собрана в обнажении Ива-гора, единичные экземпляры происходят из обнажений Шеймо-гора (3 экз.) и Летопала (4 экз.)

Комплекс представлен тремя группами стрекозообразных: меганевринами, дитаксиневринами и кеннединидами. Меганеврины составляют большую по количеству (30 экз. 48%), но меньшую по разнообразию часть соянского комплекса (рис. 6.6). Из ивагорской свиты определены и описаны два вида рода *Arctotypus*: *Arctotypus sinuatus* Martynov, 1932 и *A. giganteus* Nel et al., 2009 (Мартынов, 1932; Nel et al., 2009). Необходимо отметить, что в соянском комплексе представлено последнее, наиболее молодое из известных появление рода *Arctotypus* (рис. 6.14, приложение 2).

Дитаксиневрины составляют 23% (15 экз.) от общего объема комплекса. Они полностью представлены двумя семействами: *Permaeschnidae* (11 экз.) и *Ditaxineuridae* (4 экз.). Из первого семейства описаны *Permaeschna dolloi* Martynov, 1931 и *Permaeschna proxima* Martynov, 1931 (сейчас считается младшим синонимом *Permaeschna dolloi*; Martynov, 1931; Huguet et al., 2002). Единственная достоверная находка другой пермаэсхниды, *Gondvanoptilon brasiliense* (Rösler et al., 1981), известна из кунгурских отложений формации Ирати в Бразилии (приложение 2; Huguet et al., 2002). Немногочисленные остатки *Ditaxineuridae* пока не были описаны, но определены как два новых вида рода *Ditaxineura*. Представители этого семейства также встречаются в

кунгурской кошелевской свите ВЕП и формации Веллингтон в США (приложение 2; Tillyard, 1926; Huguet et al., 2002). Примечательно, что в комплексе ивагорской свиты зарегистрировано последнее достоверное появление вышеуказанных родов и семейств дитаксиневрин (рис. 6.14; приложение 2).

Кеннедиины комплекса ивагорской свиты составляют 29% от общего числа экземпляров (18 экз.). Большая их часть представлена семействами *Kennedyidae* и *Permagrionidae*. Причем первые менее разнообразны, чем вторые. Так в составе сем. *Kennedyidae* из ивагорской свиты известны только два вида рода *Kennedya*: описанный по единственному экземпляру *Kennedya pritykinae* Nel et al., 2012 и более многочисленный *K. ivensis* Nel et al., 2012 (Nel et al., 2012). Род *Kennedya* имеет широкое стратиграфическое и географическое распространение (кунгур – ладинкарний Евразии и Северной Америки). В отложениях ВЕП кеннедии известны из кунгурской кошелевской свиты, уфимской соликамской свиты и северодвинской полдарской свиты (рис. 6.14, Felker, 2020b; Фелькер, 2021б). Помимо кеннедид и пермагрионид в комплексе ивагорской свиты присутствуют единичные экземпляры примечательного семейства *Permerallagidae*, собранные в обнажении Летопада. Среди остальных кеннедид они заметно выделяются своими крупными размерами (крыло около 8 см) и плотным поперечным жилкованием. Помимо ивагорского комплекса, единственный нецелый отпечаток неопределенной до родового уровня пермераллагиды известен из уфимской кузнецкой подсерии (местонахождение Калтан) в Кемеровской области (приложение 2, Родендорф, 1961). Семейство *Permagrionidae* представлено родами *Permolestes* (два вида: *P. gracilis* Martynov, 1932 и *P. soyanaensis* Nel et al., 2012), *Epilestes* (вид *Epilestes angustapterix* Nel et al., 2012), *Solikamptilon* (вид *Solikamptilon pectinatus* Nel et al., 2012) и *Permagrion* (вид *Permagrion sharovi* sp. nov.; Martynov, 1932; Nel et al., 2012). Все указанные роды имеют не очень широкое распространение и известны из единичных пермских местонахождений разных мировых регионов (приложение 2). *Permolestes* и *Solikamptilon* известны только из ниже-среднепермских отложений ВЕП (рис. 6.14). Представители рода *Epilestes* описаны из нижележащих кунгурских отложений формации Салагу во Франции, уфимской соликамской свиты в Пермском крае и вышележащей уржумской аманакской свиты в Оренбургской области (приложение 2, Мартынов, 1937; Nel et al., 1999c; Felker, Vasilenko, 2021). Для рода *Permagrion* в отложениях ивагорской свиты зарегистрировано первое появление, помимо этого он встречен только в средне-верхнепермской формации Бэй-оф-Харборс (приложение 2, Tillyard, 1928).

Таким образом, комплекс ивагорской свиты выделяется по присутствию многочисленных стрекозообразных рода *Permaeschna* семейства *Permaeschnidae*. Указанный род имеет характерное изогнутое крыло с плотным ячеистым жилкованием, что может облегчать

определение не только целых крыльев, но и их фрагментов (рис. 6.7). Также только в этих слоях встречается крупная кеннедина рода *Permepallage* (сем. Permepallagidae). Однако остатки пермепаллагид очень редки и их определение по фрагментам крыльев затруднено из-за сходства жилкования с другими кеннединами, к примеру рода *Permolestes* (Permagrionidae).

Большинство экземпляров стрекозообразных комплекса ивагорской свиты представлены целыми крыльями или их крупными частями. Изредка встречаются отпечатки грудных и брюшных сегментов. Жилкование некоторых крыльев (в основном на противоотпечатках) нечеткое, что связано с заметной зернистостью пород ивагорской свиты. Наилучшая сохранность отмечается в обнажениях Ива-гора и Летопада.

В целом комплекс стрекозообразных ивагорской свиты заметно отличается от остальных, известных на территории ВЕП. Большую его часть составляют характерные для более древних отложений меганеврины, что, по-видимому, предполагает его реликтовость. В то же время, несмотря на многочисленность, меганеврины ивагорского комплекса по своему разнообразию уступают раннепермским. Небезынтересно, что по присутствию и соотношению крупных групп стрекоз соянский комплекс больше всего похож на кунгурский формации Салагу, а не на близко возрастные (соликамский *Petrotypus* и белебеевский *Sushkinia* – *Solikamptilon*) из местонахождений ВЕП. В обоих комплексах преобладают меганеврины, а значительное количество остальных стрекозообразных представлено крупными кеннединами семейства Permagrionidae (Martynov, 1932; Nel et al., 1999c; 2009; Fate et al., 2013). Однако присутствие в Сояне разнообразных дитаксинеурин и архизигоптер (кеннедин), в том числе и характерных для средней и верхней перми семейств Ditaxineuridae и Kennedyidae, а также заметное однообразие типично каменноугольных меганеврин показывает, что этот комплекс занимает положение стратиграфически выше формации Салагу.

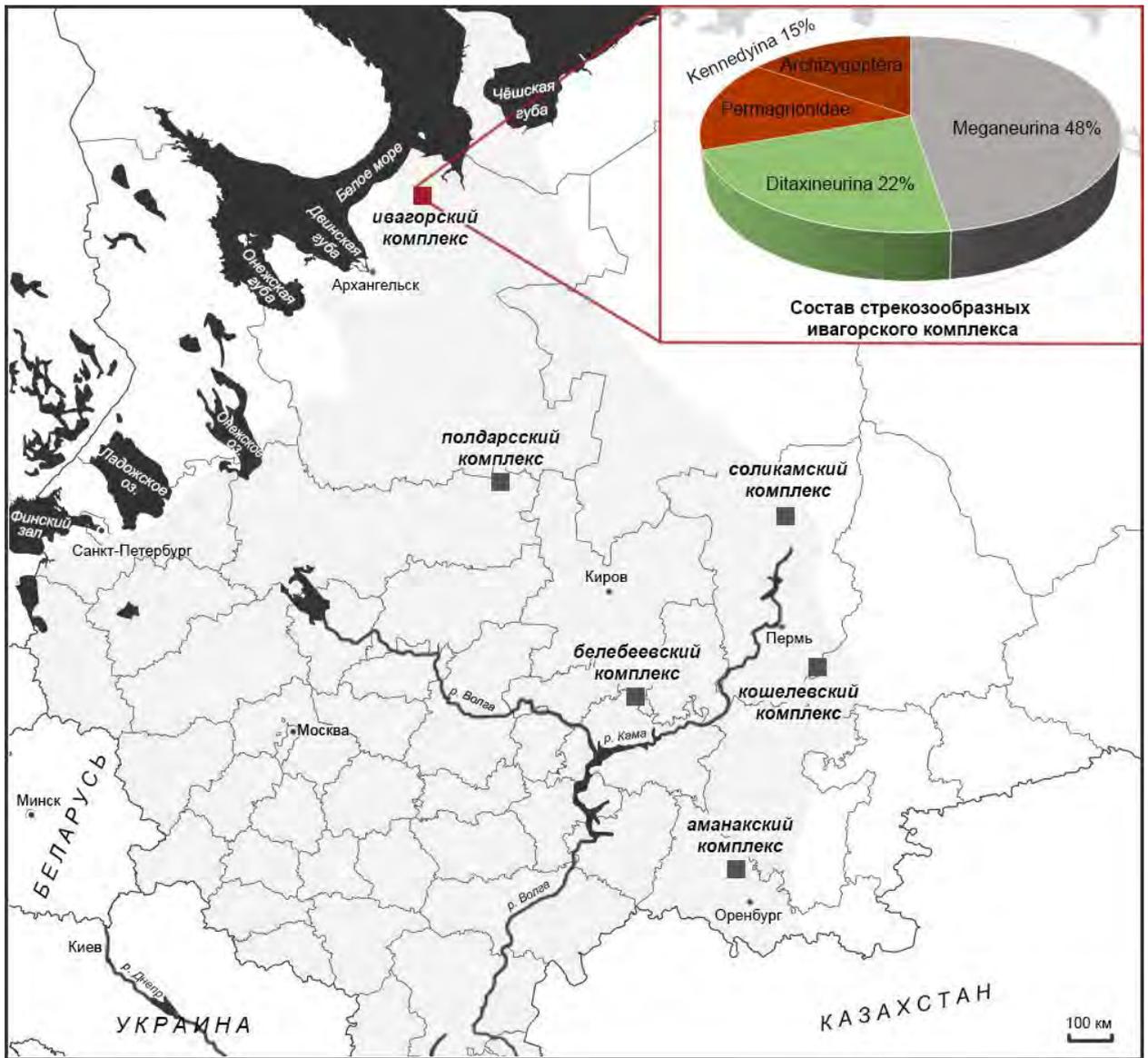


Рис. 6.6. Географическое положение и состав стрекозообразных комплекса ивагорской свиты

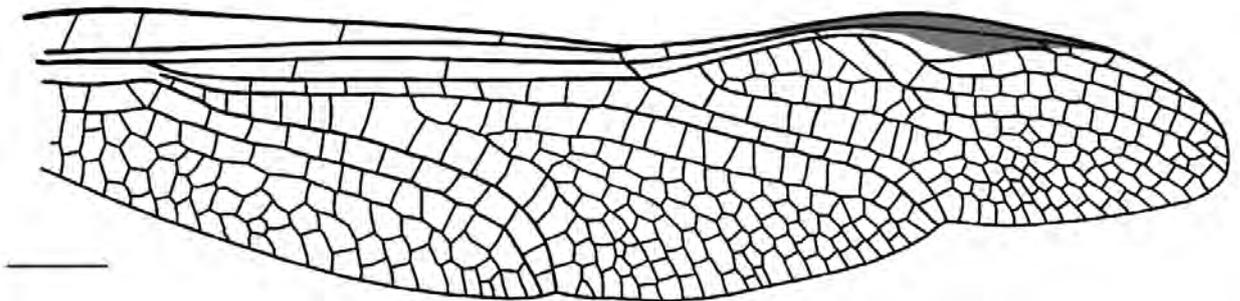


Рис. 6.7. Особенности жилкования таксона индекса ивагорской свиты: род *Permaeschna*

Комплекс *Sushkinia –Solikamptilon* белеевской свиты (казанский ярус)

Стрекозообразные в белеевской свите известны только в местонахождении Китяк (Кировская область, верхнеказанский подъярус). Всего из него собрано 7 экземпляров,

представленных крупными фрагментами крыльев посредственной сохранности. Примечательно, что все стрекозообразные из этого местонахождения являются стебельчатокрылыми подотряда Kennedyina (рис. 6.8). Большая их часть (6 экз.) относится к семейству Permagrionidae. Определены три рода пермагрионид: *Permolestes* Martynov, 1932, *Solikamptilon* Zalessky, 1948 и *Sushkinia* Martynov, 1930. Причем все они встречаются в более древних отложениях ВЕП, и в комплексе белебеевской свиты отмечается их последнее появление (рис. 6.14). Так *Permolestes* и *Solikamptilon* известны из кунгурской кошелевской свиты и нижнеказанской ивагорской свиты (Nel et al., 2012). Род *Sushkinia* помимо белебеевского комплекса встречен в нижнеказанской байтуганской свите (рис. 6.14, Martynov, 1930; Nel et al., 2012).

Только один экземпляр относится к мелким архизигоптерам семейства Progoneuridae. Он определен как *Progoneura kityakensis* (Felker, 2020b). Разнообразные прогоневриды родов *Azaroneura* Nel et al., 2012, *Progophlebia* и *Issadoneura* gen. nov. довольно многочисленны в отложениях ВЕП. Они встречаются в комплексах кошелевской (кунгурский ярус), вязовской и полдарской свит (северодвинский ярус). Богатый и разнообразный комплекс прогоневр происходит из кунгурских отложений формации Веллингтон в США (приложение 2, Carpenter, 1931; 1939; 1947; Nel et al., 2012). Единственный представитель рода *Progoneura* на территории ВЕП известен только в комплексе белебеевской свиты.

Остальные группы пермских стрекозообразных: меганеврины, дитаксиневрины и триадофлебиины, в белебеевской свите не встречены. Таким образом, комплекс стрекозообразных белебеевской свиты заметно отличается от остальных пермских комплексов ВЕП за счет состава, полностью представленного кеннединидами. Наибольшим образом он похож на уржумский комплекс аманакской свиты, также характеризующийся небольшими размерами (9 экз.) и преобладанием крупных кеннедин семейства Permagrionidae. Однако по родовому составу пермагрионид белебеевский комплекс ближе к ассоциациям нижнеказанских ивагорской и байтуганской свит (рис. 6.14). Характерным маркером комплекса может служить совместное появление неединичных остатков родов *Sushkinia* и *Solikamptilon* (сем. Permagrionidae; рис. 6.9). Оба рода переходят из более древних отложений, однако вместе встречаются только в белебеевской свите. Здесь также отмечается единственное известное на ВЕП появление рода *Progoneura* (сем. Progoneuridae fam. nov.). Однако использовать этот род в качестве индекса для указанных отложений на данный момент затруднительно, так как он представлен единственным экземпляром характерного вида *P. kityakensis*. В этих слоях отмечается последнее появление трех родов кеннедин семейства Permagrionidae: *Permolestes* и родов-индексов *Sushkinia* и *Solikamptilon* (рис. 6.14).

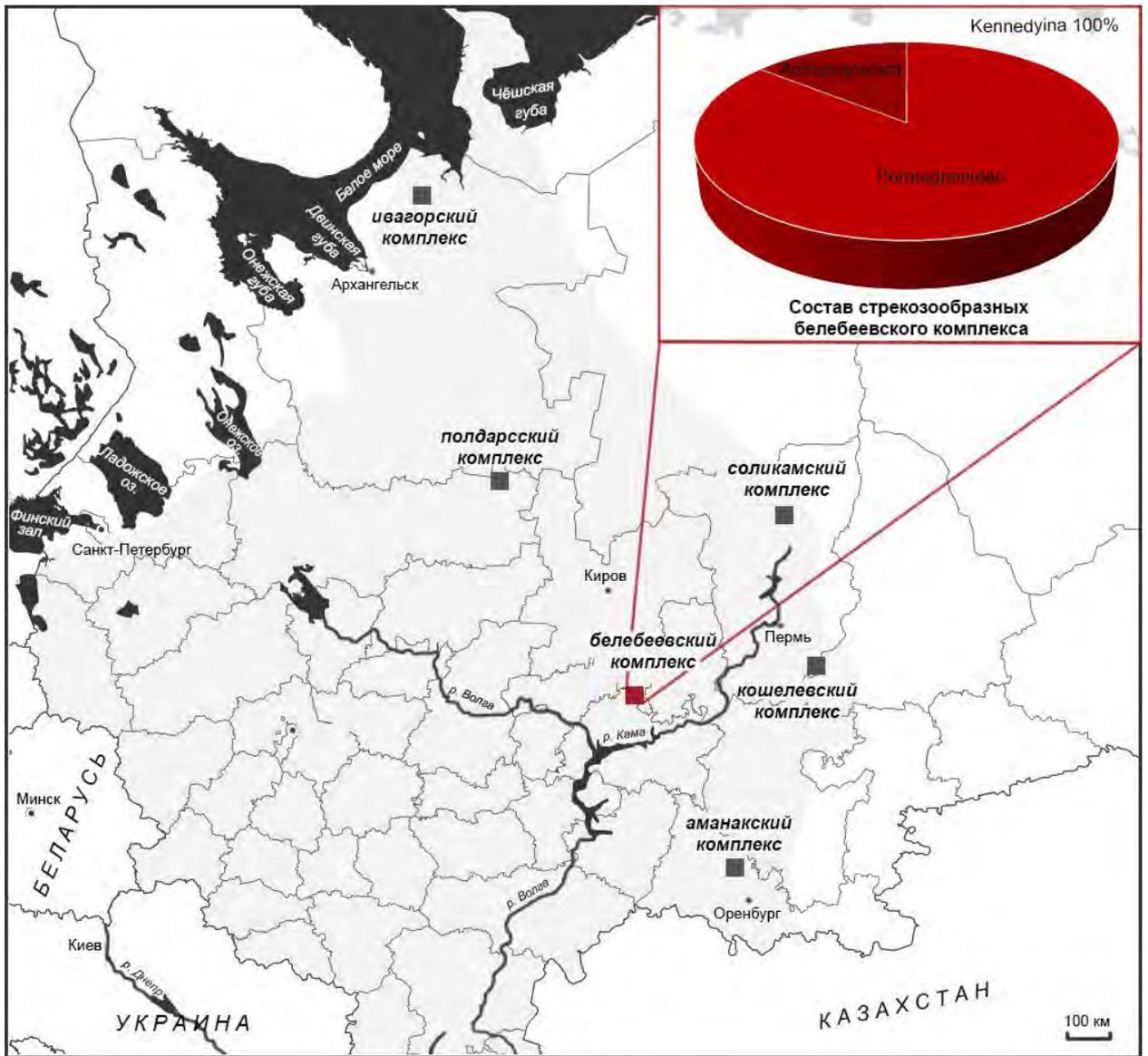


Рис. 6.8. Географическое положение и состав стрекозообразных комплекса белебеевской свиты

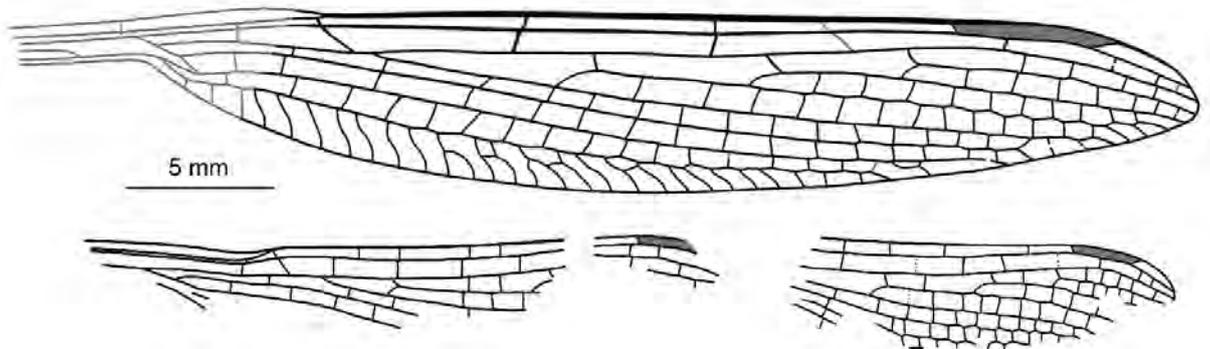


Рис. 6.9. Особенности жилкования характерных форм комплекса белебеевской свиты: роды *Sushkinia* и *Solikamptilon*

Комплекс *Kargalotypus* аманакской свиты (уржумский ярус)

Насекомые аманакской свиты известны в отвалах Каргалинских медных рудников (Оренбургская область). Стрекозообразные насчитывают всего 8 экземпляров полной сохранности из Каргалинских, Уральских, Семеновских и Кузьминовских отвалов (рис. 6.10). Большая их часть (6 экз.) представлена довольно разнообразными кеннедиинами семейства Permagrionidae. Определены роды *Scytolestes* Martynov, 1937, характерный только для аманакских отложений, *Salagoulestes* Fate et al., 2013, описанный из кунгура Франции, и известные из других комплексов ВЕП: *Epilestes* Martynov, 1937, и *Triadolestes* gen. nov. Род *Epilestes* имеет широкое географическое и стратиграфическое распространение. Его представители известны из уфимской соликамской свиты и нижеказанской ивагорской свиты ВЕП, а также из кунгурской формации Салагу во Франции (приложение 2; Nel et al., 1999c; 2012; Felker, Vasilenko, 2021). Для родов *Epilestes* и *Salagoulestes* в отложениях аманакской свиты зарегистрировано последнее известное появление. Род *Triadolestes* gen. nov. переходит в северодвинскую полдарскую свиту.

Два оставшиеся экземпляра представлены крупными стрекозообразными рода *Kargalotypus* Rohdendorf, 1962 семейства Kargalotypidae Zessin, 1983, известного исключительно из отложений аманакской свиты. Указанное семейство относится к переходящей в триас группе триадофлебиин. Большинство триадофлебиин известны из средне-верхнетриасовых отложений Азии (Притыкина, 1981; Zheng et al., 2017a,b). В комплексе аманакской свиты зарегистрировано одно из наиболее ранних, пермских, их появлений (рис. 6.14; приложение 2). Единственная, помимо аманакских, находка триадофлебиин сем. Permophlebiidae Nel et al., 2001, была описана как нижнепермская из отложений 1-ой Восточно-Новикбожской скважины Воркутинского угольного бассейна (Nel et al., 2001). Однако недавно выяснилось, что интервал скважины с *Permophlebia* относится к чаркобожской свите (В.В. Силантьев, личн. сообщ.), имеющей нижнетриасовый возраст (Водолазска и др., 2013; Новиков, 2019). Стрекозообразные двух других групп, меганеврины и дитаксиневрину в аманакской свите не известны.

Таким образом, аманакский комплекс выделяется по присутствию крупных триадофлебиин рода *Kargalotypus* из монотипичного семейства Kargalotypidae. Они легко идентифицируются на отпечатках, благодаря большой ширине крыла и множеству дополнительных рядов ячеек между основными жилками (рис. 6.11).

По своему небольшому объему и преобладанию кеннедиин комплекс аманакской свиты наиболее близок к ассоциации верхнеказанской белебеевской свиты. В то же время, в аманакском комплексе установлено одно из первых появлений триадофлебиин на территории ВЕП. Эта группа мало представлена в остальных крупных пермских местонахождениях (за исключением

полдарского комплекса *Permosticta*). Благодаря этому аманакский комплекс заметно отличается от более древних ассоциаций стрекозообразных кунгурского – верхнеказанского подъяруса. Более молодое появление немногочисленных триадофлебиин зарегистрировано в северодвинском комплексе *Permosticta* (полдарская свита). С ним же аманакский комплекс сходен и по составу и соотношению представленных групп. Однако полдарский комплекс гораздо более разнообразен и несмотря на свой возраст, в целом имеет типично триасовый облик, что не позволяет сближать его с аманакским.

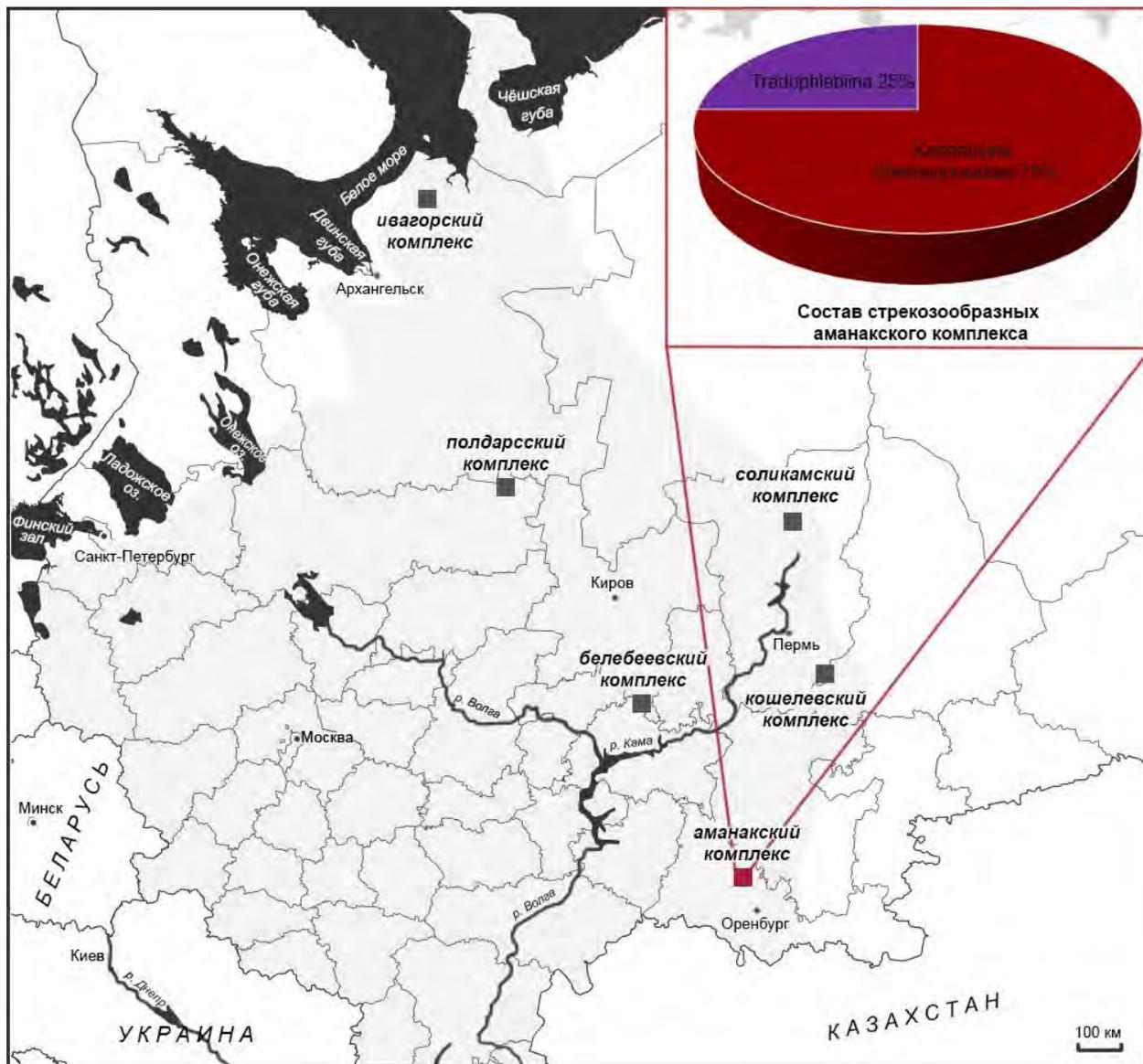


Рис. 6.10. Географическое положение и состав стрекозообразных комплекса аманакской свиты

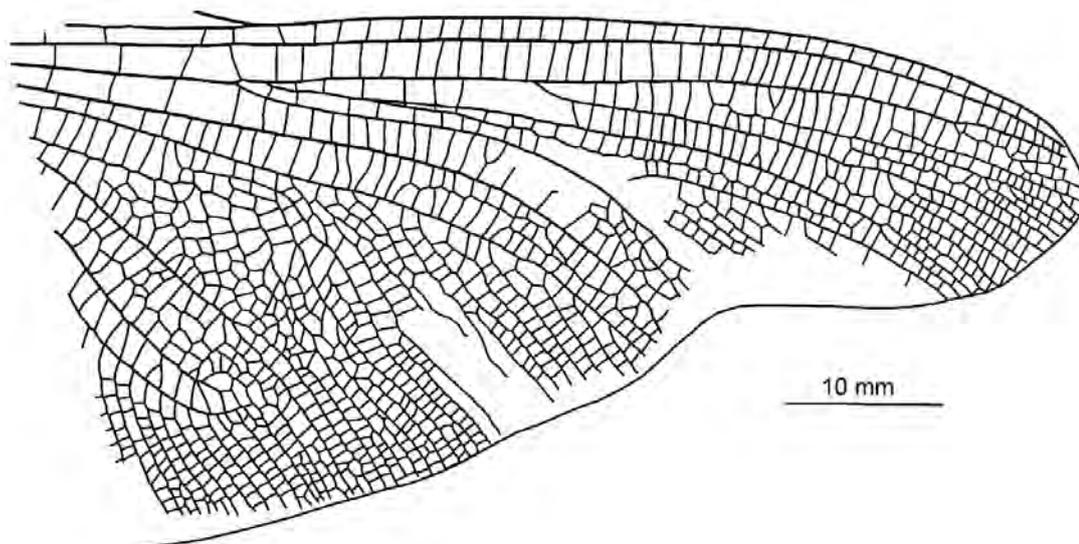


Рис. 6.11. Особенности жилкования таксона индекса аманакской свиты (комплекс *Kargalotypus*)

Комплекс *Permosticta* полдарской свиты (северодвинский ярус)¹³

Комплекс стрекозообразных полдарской свиты изучен только на местонахождении Исады (Вологодская область, северодвинский ярус). На данный момент из него известен 41 экземпляр отпечатков. Несмотря на северодвинский возраст, по своему составу он значительно отличается от остальных пермских комплексов ВЕП (рис. 6.12). Большинство экземпляров стрекозообразных представлены фрагментами крыльев, в основном их вершинами. Целые крылья немногочисленны, составляют примерно 20% от общего числа остатков. Фрагменты тел практически отсутствуют, известен только один отпечаток с сохранившейся частью брюшка (экз. ПИН, № 3840/314).

В комплексе полдарской свиты присутствуют только две группы стрекозообразных: многочисленные кеннедиины и единичные триадофлебиины. Обе группы представлены в

¹³ При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

1. **Фелькер А.С.** Новые стрекозы семейства Kennedyidae (Odonata: Protozygoptera) из верхнепермских отложений Вологодской области // Палеонтол. журн. 2021б. № 4. С. 41–49. RSCI (0,76 п.л., личный вклад — 100%, импакт-фактор РИНЦ – 1,786)
2. **Фелькер А.С., Василенко Д.В.** Уникальный комплекс стрекоз местонахождения Исады (Верхняя пермь Вологодской области) // XII Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов. Тезисы докл. / Ред. М.В. Теклева, Д.В. Василенко. М.: ПИН РАН, 2015. С. 39–40. (0,06 п.л., личный вклад — 50%)
3. **Фелькер А.С., Василенко Д.В.** Ревизия пермских и триасовых кеннедиидообразных стрекоз // XIV Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов. Тезисы докл. / Ред. Д.В. Василенко, Н.В. Зеленков, П.Ю. Пархаев. М.: ПИН РАН, 2017. С. 36. (0,08 п.л., личный вклад — 50%).

основном семействами, известными из триасовых отложений. Меганеврины и дитаксиневрны в указанных отложениях не найдены или отсутствуют.

Кеннедиины многочисленны (36 экз.) и разнообразны. Определены представители 4 семейств. Среди них присутствуют пермагриониды рода *Triadolestes* gen. nov., также известные из уржумской аманакской свиты (2 экз.). Оставшиеся семейства относятся к группе Archizyoptera: сем. Voltzialesidae, Kennedyidae и Progoneuridae fam. nov. Они заметно более многочисленны (34 экз.) и разнообразны. Семейства Kennedyidae и Progoneuridae fam. nov. представлены единичными экземплярами в составе родов *Kennedya* и *Issadoneura* gen. nov. Оба этих рода встречаются в индской мальцевской свите Кузбасса (Фелькер, 2021a), а род *Kennedya* и выше, в ладинско-карнийской мадыгенской свите Средней Азии (Притыкина, 1981). Кроме того, нередкие появления рода *Kennedya* также зарегистрированы в нижележащих кошелевской (кунгурский ярус), соликамской (уфимский ярус) и ивагорской (нижеказанский подъярус) свитах на территории ВЕП и кунгурской формации Веллингтон в США (рис. 6.14; приложение 2; Tillyard, 1925; Carpenter, 1933, 1939, 1947; Nel et al., 2012; Felker, 2020b). Большая часть комплекса (и всех архизигоптер) представлена неизвестными в других отложениях родами семейства Voltzialesidae: *Prototerskeja* gen. nov. и *Permosticta* gen. nov. По-видимому, в полдарской свите происходит первое известное на данный момент появление вольциалестид. Остальные представители этого семейства известны из более молодых триасовых отложений Европы и Средней Азии: *Voltziales* Nel et al., 1996 из верхнего бундзандштайна Вогез (анизийский ярус, формация Грес-а-Вольция) и *Terskeja* Pritykina, 1981 из мадыгенской свиты Джайлоучо (приложение 2; ладинский и карнийский ярусы; Притыкина, 1981; Nel et al., 1996).

Триадофлебиины представлены всего пятью очень крупными экземплярами, определенными в составе рода *Cladophlebia* Pritykina, 1981 семейства Paurophlebiidae Bechly, 1996. Представители этого рода достоверно известны из оленекской петропавловской свиты на территории ВЕП и ладинско-карнийской мадыгенской свиты Средней Азии (рис. 6.14; приложение 2; Притыкина, 1981, Фелькер, Василенко, 2019).

По составу комплекс полдарской свиты заметно отличается от всех более древних комплексов ВЕП. Так, большая его часть состоит из представителей типично триасового семейства Voltzialesidae. Вольциалестиды полдарской свиты относительно разнообразны. Из местонахождения Исады известно три вида в составе двух родов. Эти формы более примитивны, чем триасовые, что, по-видимому, согласуется с их присутствием в северодвинских отложениях. Помимо вольциалестид в комплексе полдарской свиты также присутствуют представители другого триасового семейства – Paurophlebiidae. Они менее многочисленны (5 отпечатков), но по своему облику мало отличаются от известных представителей из ладинских-карнийских

отложений Средней Азии. Меньшая часть комплекса представлена архизигоптерами семейств Kennedyidae и Progoneuridae fam. nov., имеющими широкое стратиграфическое распространение от кунгура до ладина-карния. Их наиболее многочисленные появления приурочены к нижней-средней перми ВЕП и Северной Америки. В то же время, единичные находки происходят из триасовых отложений Средней Азии. Таким образом, северодвинский комплекс полдарской свиты имеет более молодой состав, характерный скорее для раннетриасовых отложений. Благодаря этому, он заметно отличается от остальных пермских комплексов стрекозообразных ВЕП. Маркирующим таксоном комплекса предлагается установить род *Permosticta* (сем. Voltzialesidae), остатки которого наиболее многочисленны в отложениях полдарской свиты. Он легко определяется благодаря очень мелким размерам крыльев (до 18 мм) и очень разреженному жилкованию, представленному только основными продольными (без А) и редкими поперечными жилками (рис. 6.13). Указанные слои также могут быть идентифицированы по присутствию характерного рода *Prototerskeja* (сем. Voltzialesidae), выделяющемуся более плотным поперечным жилкованием и округлой формой птеростигмы.

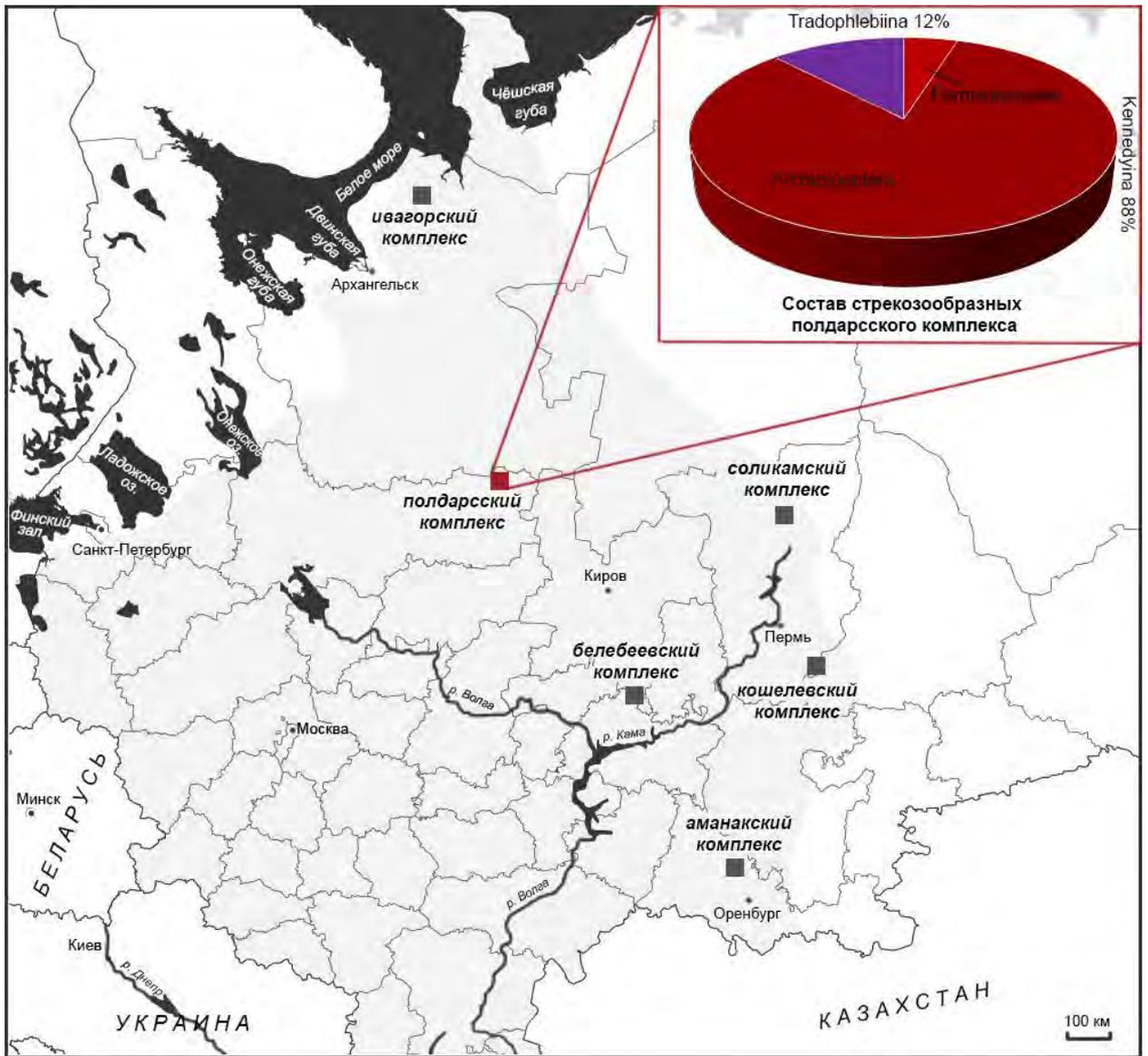


Рис. 6.12. Географическое положение и состав стрекозообразных комплекса полдарской свиты

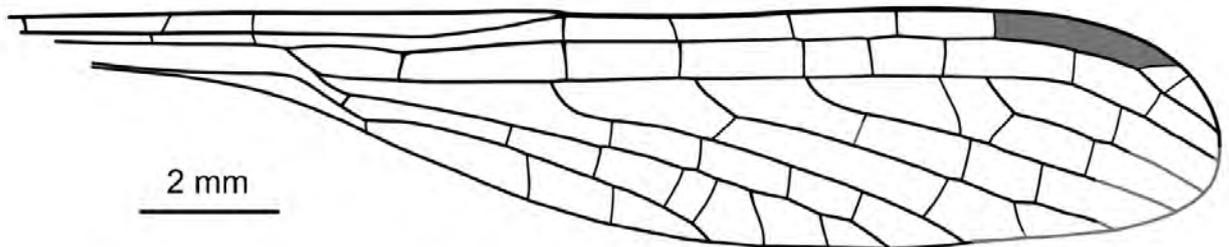


Рис. 6.13. Особенности жилкования таксона индекса полдарской свиты (комплекс *Permosticta*)

Таким образом, для пермских отложений ВЕП установлено шесть комплексов, выделяемых на основе соотношения в них подотрядов позднепалеозойских и мезозойских стрекозообразных. Каждый комплекс насчитывает от одного до шести десятков отпечатков, прослежен в одном – трех местонахождениях и назван по присутствию наиболее характерных и распространенных форм: *Engellestes* (верхнекунгурский подъярус), *Petrotypus* (уфимский ярус), *Permaeschna*

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

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 Deregnaucourt 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 ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Аристов Д.С.* Членистоногие / Жужгова Л.В., Пономарева Г.Ю., Аристов Д.С., Наугольных С.В. (ред.). Чекарда – местонахождение пермских ископаемых насекомых и растений. Пермь: Издательство Пермского университета, 2015. С. 58–111.
2. *Аристов Д.С.* Новые и малоизвестные гриллоновые насекомые (Insecta: Gryllones: Spemidolestida, Reculida) из триаса Евразии // Палеонтологический журнал. 2020. № 5. С. 84–89. <https://doi.org/10.31857/S0031031X20050025>
3. *Бетехтина О.А., Мозучева Н.К., Батяева С.К., Кушнарев М.П.* Граница перми и триаса в стратотипе мальцевской свиты Кузбасса // Биостратиграфия мезозоя Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1986. С. 31–38.
4. *Бетехтина О.А., Горелова С.Г., Батяева С.К., Дрягина Л.Л., Токарева П.А.* Палеонтологическая характеристика региогоризонтов Кузнецкого бассейна / Бетехтина О.А., Горелова С.Г., Дрягина Л.Л. и др. (ред.). Верхний палеозой Ангариды. Новосибирск: Наука, 1988. С. 9–34.
5. *Василенко Д.В.* Новые равнокрылые стрекозы (Odonata: Synlestidae, Hemiphlebiidae) из мезозойского местонахождения Черновские Копи (Забайкалье) // Палеонтологический журнал. 2005. № 3. С. 1–4.
6. *Владимирович В.П., Лебедев В.М., Попов Ю.Н., Радченко Г.П., Шведов И.А.* Стратиграфия триасовых отложений Средней Сибири / Грейнер Р.Н. (ред.). Стратиграфия мезозоя и кайнозоя Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 1967. С. 3–7.
7. *Водолазская В. П., Опаренкова Л. И., Зархидзе Д. В., Иванов Н. Ф. и др.* Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1:1 000000 (третье поколение). Серия Уральская. Лист Q-40 – Печора. Объяснительная записка. СПб.: Издательство ВСЕГЕИ, 2013. 365 с.
8. *Добрускина И.А.* Стратиграфическое положение флороносных толщ триаса Евразии. М.: Наука, 1980. 177 с.
9. *Добрускина И.А.* Триасовые флоры Евразии. М.: Наука, 1982. 196 с.
10. *Егоров С.П.* Геологическое обследование правого берега р. Камы от с. Ижевское Устье до г. Елабуги и бассейна р. Тоймы в среднем и нижнем ее течении / Ноинский М.Э., Герасимова Н.П. (ред.). Геология и полезные ископаемые Татарской республики. Казань: Татиздат, 1932. С. 158–178.
11. *Залесский Ю.М.* О новом стрекозообразном насекомом из пермских отложений бассейна р. Камы // Известия академии наук СССР. 1931. С. 855–861.

12. *Залесский Ю.М.* Насекомые из Пермских отложений Соликамского и Чердынского районов // Вопросы теоретической и прикладной геологии. 1948а. Т. 5. С. 44–52.
13. *Залесский Ю.М.* Гигантские насекомые в пермских отложениях Приуралья // Природа. 1948б. Т. 10. С. 82–84.
14. *Залесский Ю.М.* К вопросу о возрасте свиты соликамских плитняков // Доклады академии наук СССР. 1950. Т. 70. № 4. С. 683–685.
15. *Залесский Ю.М.* Новые представители палеознтомофаун Урала и Приуралья и их геологический возраст // Ежегодник Всесоюзного палеонтологического общества. 1956. Т. 15. С. 274–304.
16. *Залесский Ю.М.* Использование ископаемых насекомых в стратиграфических исследованиях Урала и Приуралья // Известия академии наук СССР. Серия геологическая. 1957. № 10. С. 66–76.
17. *Зеккель Я.Д.* Местонахождения остатков пермских насекомых в бассейне р. Кулоя // Труды палеонтологического института АН СССР. 1940. С. 81–94.
18. *Игнатъев И.А., Наугольных С.В.* Раннеказанская флора реки Сояны и ее положение в ряду одновозрастных флор и растительных зон Ангариды // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2001. Том 9. № 3. С. 58–75.
19. *Клинк Б.Е.* Государственная геологическая карта Российской Федерации (новая серия). Карта дочетвертичных образований, масштаб: 1:1000000 (новая серия). Лист О-(38),39 – Киров. СПб.: Издательство ВСЕГЕИ, 1995 г.
20. *Клинк Б.Е., Чумаков О.Е., Кириков В.П., Симицына Н.Н., Пригода В.П.* Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1:1 000 000 (новая серия). Лист О– (38), 39 – Киров. Объяснительная записка. СПб.: Издательство ВСЕГЕИ, 1999. 331 с.
21. *Лихарев Б.К., Миклухо-Маклай К.В.* Ивагорские слои (“фация”) // Стратиграфический словарь СССР. Карбон, пермь. Л.: Недра, 1977. С. 152.
22. *Лядский П. В., Кваснюк Л. Н., Жданов А. В. и др.* Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1:1 000 000 (третье поколение). Серия Уральская. Лист М-40 (Оренбург) с клапаном М-41. Объяснительная записка. СПб.: Издательство ВСЕГЕИ, 2013. 392 с.
23. *Мартынов А.В.* О подотряде Permianisoptera, nom. nov. (Odonata) и его положении // Доклады академии наук СССР. 1931. С. 246–247.
24. *Мартынов А.В.* Новые пермские Palaeoptera и вопросы их эволюции // Труды палеозоологического института АН СССР. 1932. Т. 1. С. 1–44.

25. *Мартынов А.В.* Пермские ископаемые насекомые Каргалы и их отношения // М.-Л.: Известия академии наук СССР. 1937. Т. 7. № 2. 92 с.
26. *Мартынов А.В.* Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (Pterygota). Часть I. Palaeoptera и Neoptera-Polyneoptera // М.-Л.: Известия академии наук СССР. 1938. Т. 7. № 4. 152 с.
27. *Мартынов А.В.* Пермские ископаемые насекомые из Чекарды // Труды палеонтологического института АН СССР. 1940. Т. 9. Вып. 1. С. 1–62.
28. *Миних А.В., Миних М.Г.* Ихтиофауна в опорных разрезах средней и верхней перми Восточной Европы. Комплексы и зональная шкала. Статья 1. Бассейн Северной Двины // Известия Саратовского университета. Серия науки о Земле. 2018. Т. 18. Вып. 3. С. 184–193. <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2018-18-3-184-193>
29. *Молостовский Э.А., Голубев В.К., Есаулова Н.К. и др.* Стратотипический разрез татарского яруса на реке Вятка // Труды ГИН РАН. Вып. 532. М.: ГЕОС, 2001. 145 с.
30. *Новиков И.В.* Комплексы триасовых тетрапод Тимано-Североуральского региона и сопредельных территорий // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел геологический. 2019. Т. 94. № 2. С. 33–37.
31. *Нурғалиева Н.Г., Чернова И.Ю., Нурғалиев Д.К.* «Лингуловые глины»: литологические особенности регионального репера // Нефтегазовое дело. 2008. № 1. С. 1–23.
32. *Пономарева Г.Ю.* Геологическое строение разреза Чекарда / Жужгова Л.В., Пономарева Г.Ю., Аристов Д.С., Наугольных С.В. (ред.). Чекарда — местонахождение пермских ископаемых насекомых и растений. Пермь: Издательство Пермского университета, 2015. С. 26–57.
33. *Пономаренко А.Г.* Насекомые и стратиграфия нижнего мела Монголии / В.А. Красилов. (ред). Континентальный мел СССР. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 103–108.
34. *Притыкина Л.Н.* Стрекозы Каратау / Родендорф Б.Б. (ред.). Юрские насекомые Каратау. М.: Наука, 1968. С. 26–55.
35. *Притыкина Л.Н.* Отряд Libellulida / Родендорф Б.Б., Расницын А.П. (ред.). Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 127–134.
36. *Притыкина Л.Н.* Новые триасовые стрекозы Средней Азии / Вишнякова В.Н., Длусский Г.М., Притыкина Л.Н. (ред). Новые ископаемые насекомые с территории СССР. М.: Наука, 1981. С. 5–42.
37. *Притыкина Л.Н.* Палеонтология и эволюция стрекоз / Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю., Борисов С.Н. (ред). Фауна и экология стрекоз. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1989. С. 43–59.

38. *Притыкина Л.Н.* Стрекозы и стратиграфия мела / В.А. Красилов. (ред). Континентальный мел СССР. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 30–37.
39. *Притыкина Л.Н.* Стрекозы-изофлебииды из позднего мезозоя Восточного Забайкалья (Odonata: Isophlebiidae) // Палеонтологический журнал. 2006. № 6. С. 52–59.
40. *Прокин А.А., Пономаренко А.Г., Кирейчук А.Г.* Описание личинки *Kargalarva permosialis* gen. et sp. nov. (Coleoptera: Schizophoromorpha) из местонахождения Каргала. Палеонтологический журнал. 2019. № 3. С. 66–71. <https://doi.org/10.1134/S0031031X19030127>
41. *Радченко Г.П.* Алтае-Саянская складчатая область / Наливкин Д.В. (ред). Стратиграфия СССР. Триасовая система. М.: Недра, 1973. С. 223–232.
42. *Родендорф Б.Б.* Инфракласс Palaeoptera. Древнекрылые / Родендорф Б.Б., Беккер-Мигдисова Е.Э., Мартынова О.М., Шаров А.Г. (ред.). Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна. М.: Издательство академии наук СССР, 1961. С. 69–83.
43. *Родендорф Б.Б.* Надотряд Odonatoidea. Стрекозообразные / Родендорф Б.Б. (ред.). Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Т. 9. Членистоногие. Трахейные и Хелицеровые. М.: Издательство академии наук СССР, 1962. С. 73–84.
44. *Родендорф Б.Б., Беккер-Мигдисова Е.Э., Мартынова О.М., Шаров А.Г.* (ред.). Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна. М.: Издательство академии наук СССР, 1961. 705 с.
45. *Сенников А.Г., Голубев В.К.* Последовательность пермских фаун тетрапод Восточной Европы и пермо-триасовый экологический кризис // Палеонтологический журнал. 2017. № 6. С. 30–41.
46. *Сикстель Т.А.* Стратиграфия континентальных отложений верхней перми и триаса Средней Азии. Ташкент, 1960. 147 с.
47. *Силантьев В.В.* Уфимский ярус. Соликамский горизонт. Стратиграфия пограничных отложений нижней и верхней перми стратотипической области / Грунт Т.А., Есаулова Н.К., Канев Г.П. (ред.). Биота востока европейской России на рубеже ранней и поздней перми. М.: ГЕОС, 1998. С. 37–54.
48. *Снитко Г.П., Гай В.В., Дресвянникова Н.Ф. и др.* Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1:200 000. Серия Пермская. Лист О-40-XVI (Лысьва). Объяснительная записка. М.: Московский филиал ФГБУ ВСЕГЕИ, 2017. 150 с.
49. *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%)

50. *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%)

51. *Фелькер А.С.* Первые стрекозы семейства Kennedyidae (Odonata: Protozygoptera) 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).

52. *Фелькер А.С.* Новые стрекозы семейства Kennedyidae (Odonata: Protozygoptera) 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)

53. *Фелькер А.С.* Стрекозы семейства Kennedyidae (Odonata: Archizygoptera) 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)

54. *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%)

55. *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%).

56. *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%).

57. *Черных В.В.* Основы зональной биохронологии. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 2016. 268 с.

58. *Щербаков Д.Е.* За палеозойскими насекомыми на Сояну. Архангельск: Издательский центр СГМУ, 2007. 48 с.

59. Щербakov Д.Е. О пермских и триасовых энтомофаунах в связи с биогеографией и пермо-триасовым кризисом // Палеонтологический журнал. 2008. № 1. С. 15–32.
60. Aldiss D.T., Edwards E.J. The Geology of the Falkland Islands. British Geological Survey Technical Report WC/99110. Keyworth, Nottingham: British Geological Survey, 1999. 136 p.
61. Anderson J.M., Anderson H.M., Cruickshank A. Late Triassic ecosystems of the Molteno/Lower Elliot biome of southern Africa // Palaeontology. 1998. Vol. 41. P. 387–421.
62. Ansoerge J. Insekten aus dem oberen Lias von Grimmen (Vorpommern, Norddeutschland) // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen. 1996. Vol. 2. P. 1–132. In German.
63. Arefiev M.P., Golubev V.K., Balabanov Yu.P., Karasev E.V., Minikh A.V., Minikh M.G., Molostovskaya I.I., Yaroshenko O.P., Zhokina-Naumcheva M.A. Type and reference sections of the Permian–Triassic continental sequences of the East European Platform: main isotope, magnetic, and biotic events. Moscow, PIN RAS, 2015. 104 p.
64. Aristov D.S., Grauvogel-Stamm L., Marchal-Papier F. New Grylloblattid Insects (Insecta: Grylloblattida) from the Grès à Voltzia of the Vosges (Middle Triassic of France) // Paleontological Journal. 2011. Vol. 45. № 2. P. 159–166.
65. Aristov D.S., Bashkuev A. S, Vasilenko D.V. 1.2.3. Review of Entomofauna. / Aristov D.S. (ed.). Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia. // Paleontological Journal. 2013. Vol. 47. № 7. P. 641–832.
66. Baiyegunhi C., Nxantsiya Z., Pharoe K., Baiyegunhi T.L., Mepaiyeda S. Petrographical and geophysical investigation of the Eccra Group between Fort Beaufort and Grahamstown // Open Geosciences. 2019. Vol. 11. P. 313–326. <https://doi.org/10.1515/geo-2019-0025>
67. Beckemeyer R.J., Hall J.D. The entomofauna of the Lower Permian fossil insect beds of Kansas and Oklahoma, USA // African Invertebrates. 2007. Vol. 48. № 1. P. 23–39.
68. Bechly G. Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata) unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der Odonata // Petalura. 1995. Sp-Vol. 1. 341 p. In German.
69. Bechly G. New fossil Odonates from the Upper Triassic of Italy, with a redescription of *Italophlebia gervasuttii* Whalley, and a reclassification of Triassic dragonflies (Insecta: Odonata) // Rivista del Museo Civico di Scienze Naturali «Enrico Caffi». 1997. Vol. 19. P. 31–70.
70. Bechly G. Phylogenetic systematics of Odonata. 2008. Available from: <https://bechly.lima-city.de/phylosys.htm> (accessed 13 March 2022)

71. *Béthoux O., Nel A., Lapeyrie J., Gand G.* New data on Paleozoic grylloblattid insects (Neoptera) // *Journal of Paleontology*. 2005. Vol. 79. P. 125–138. [https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2005\)079<0125:NDOPGI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2005)079<0125:NDOPGI>2.0.CO;2)
72. *Béthoux O., Beckemeyer R.J., Engel M.S., Hall J.D.* New data on *Homocladus grandis*, a Permian Stem-Mantodean (Polyneoptera: Dictyoptera) // *Journal of Paleontology*. 2010. Vol. 84. № 4. P. 746–753. <https://doi.org/10.1666/09-121.1>
73. *Bode A.* Die Insektenfauna des ostniedersächsischen oberen Lias // *Palaeontographica A*. 1953. Vol. 103. P. 1–375.
74. *Brauckmann C., Zessin W.* Neue Meganeuridae aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (BRD) und die Phylogenie der Meganisoptera // *Deutsche entomologische Zeitschrift*. 1989. Vol. 36. № 1–3. P. 177–215. <https://doi.org/10.1002/mmnd.19890360127>
75. *Brauckmann C., Herd K.J.* Insekten-funde aus dem Westfalium D (Ober-Karbon) des Piesberges bei Osnabrück (Deutschland). Teil 1: Palaeoptera // *Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen*. 2002. Vol. 28. P. 27–69. In German.
76. *Butts Ch., Gildersleeve B.* Geology and mineral resources of the Paleozoic area in northwest Georgia. Map Scale: 1:253,000. Atlanta: Environmental Protection Division, Georgia Department of Natural Resources, 1984. https://ngmdb.usgs.gov/Prodesc/proddesc_73852.htm
77. *Carpenter F.M.* A fossil Insect from the Lower Permian of the Grand Canyon // *Proceedings of the United States National Museum* 1927. Vol. 71. P. 1–4.
78. *Carpenter F.M.* A New Protodonatan From the Grand Canyon // *Psyche*. 1928. Vol. 35. № 3. P. 186–190. <https://doi.org/10.1155/1928/82052>
79. *Carpenter F.M.* The Lower Permian insects of Kansas. Part 2. The orders Paleodictyoptera, Protodonta and Odonata // *American Journal of Science*. 1931. Vol. 21. P. 97–139. <https://doi.org/10.2475/ajs.s5-21.122.97>
80. *Carpenter F.M.* Jurassic insects from Solenhofen in the Carnegie Museum and the Museum of Comparative Zoology // *Annals of the Carnegie Museum*. 1932. Vol. 21. P. 97–129.
81. *Carpenter F.M.* The Lower Permian Insects of Kansas. Part 6: Delopteridae, Protelytroptera, Plectoptera and a New Collection of Protodonata, Odonata, Megasecoptera, Homoptera and Psocoptera // *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*. 1933. Vol. 68. № 11. P. 411–505. <https://doi.org/10.2307/20022959>
82. *Carpenter F.M.* The Lower Permian insects of Kansas. Part 8. Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, Plectoptera, and Protoperlaria // *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*. 1939. Vol. 73. № 3. P. 29–70. doi: 10.2307/25130151

83. *Carpenter F.M.* The Lower Permian Insects of Kansas. Part 9. The orders Neuroptera, Raphidioidea, Caloneuroidea and Protorthoptera (Probnisidae), with additional Protodonata and Megasecoptera // Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences. 1943. Vol. 75. P. 55–84. <https://doi.org/10.2307/20023450>
84. *Carpenter F.M.* Lower Permian Insects from Oklahoma. Part 1. Introduction and the Orders Megasecoptera, Protodonata, and Odonata // Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences. 1947. Vol. 76. № 2. P. 25–54. <https://doi.org/10.2307/20023497>
85. *Carpenter F.M.* The Lower Permian insects of Kansas. Part 10. The order Protorthoptera: the family Liomopteridae and its relatives // Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences. 1950. Vol. 78. № 4. P. 185–219. <https://doi.org/10.2307/20023577>
86. *Carpenter F.M.* Studies on North American Carboniferous Insects: 1. The Protodonata // Psyche. 1960. Vol. 67. P. 98–110
87. *Carpenter F.M.* The Lower Permian Insects of Kansas: Part 11. The Orders Protorthoptera and Orthoptera // Psyche. 1966. Vol. 73. № 1. P. 46–88. <https://doi.org/10.1155/1966/47172>
88. *Carpenter F.M.* The Lower Permian Insects of Kansas: Part 12. Protorthoptera (continued), Neuroptera, Additional Palaeodictyoptera & Families of Uncertain Position // Psyche. 1976. Vol. 83. P. 336–376. <https://doi.org/10.1155/1976/932123>
89. *Carpenter F.M.* Studies on North American Carboniferous Insects. 6. Upper Carboniferous Insects from Pennsylvania // Psyche. 1980. Vol. 87. № 1–2. P. 107–119. <https://doi.org/10.1155/1980/26430>
90. *Carpenter F.M.* Superclass Hexapoda. Arthropoda 4 / Moore R.C., Kaesler R.L. (eds.). Treatise on Invertebrate Palaeontology. Boulder: Geological Society of America. University of Kansas Paleontological Institute, (New York), Lawrence, Kansas, 1992. 655 p.
91. *Davydov V.I., Karasev E.V., Nurgaliev N.G., Schmitz M.D., Budnikov I.V., Biakov A.S., Kuzina D.M., Silantiev V.V., Urazaeva M.N., Zharinova V.V., Zorina S.O., Gareev B., Vasilenko D.V.* Climate and biotic evolution during the Permian-Triassic transition in the temperate Northern Hemisphere, Kuznetsk Basin, Siberia, Russia // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2021. Vol. 573. P. 1–26. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110432>
92. *Deregnaucourt I., Wappler T., Anderson J.M., Béthoux O.* A new triadotypid insect from the Late Triassic of South Africa // Acta Palaeontologica Polonica. 2017. Vol. 62. № 3. P. 613–618. <https://doi.org/10.4202/app.00345.2017>
93. *Deregnaucourt I., Wappler T., Anderson J. M., Béthoux O.* The wing venation of the Protomyrmeleontidae (Insecta: Odonatoptera) reconsidered thanks to a new specimen from Molteno

(Triassic; South Africa) // Historical Biology. 2019. P. 1–7.
<https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1616291>

94. *Dijkstra K.-D.B., Kalkman V.J., Dow R.A., Stokvis F.R., van Tol J.* Redefining the damselfly families: a comprehensive molecular phylogeny of Zygoptera (Odonata) // Systematic Entomology. 2014. Vol. 39. № 1. P. 68–96. <https://doi.org/10.1111/syen.12035>

95. *van Dijk D.E., Geertsema H.* Permian insects from the Beaufort Group of Natal, South Africa // Annals of the Natal Museum. 1999. Vol. 40. P. 137–171.

96. *Duncan I.J., Titchener F., Briggs D.E.G.* Decay and Disarticulation of the Cockroach: Implications for Preservation of the Blattoids of Writhlington (Upper Carboniferous), UK // Palaios. 2003. Vol. 18. № 3. P. 256–265. [https://doi.org/10.1669/0883-1351\(2003\)018<0256:dadotc>2.0.co;2](https://doi.org/10.1669/0883-1351(2003)018<0256:dadotc>2.0.co;2)

97. *Engel M.S.* *Megatypus parvus* spec. nov., a new giant dragonfly from the Lower Permian of Kansas (Protodonata: Meganeuridae) // Odonatologica. 1998. Vol. 27. № 3. P. 361–364.

98. *Fate C., Lapeyrie J., Nel A.* A new Permigrionidae from the Middle Permian of the south of France (Odonoptera: Protozygoptera) // Zootaxa. 2013. Vol. 3702. P. 397–400.

99. **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. 2020a. P. 40–46 (0,56 п.л., личный вклад — 100%)

100. **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)

101. **Felker A., Vasilenko D.** A new species of the ‘protozygopteran’ damselfly (Odonata: Permigrionidae) 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%)

102. *Fleck G., Nel A., Bechly G., Martinez-Delclos G.* Revision and phylogenetic affinities of the Jurassic Steleopteridae Handlirsch, 1906 (Odonata: Zygoptera) // Insect Systematics & Evolution. 2001. Vol. 32. P. 285–305. <https://doi.org/10.1163/187631201X00227>

103. *Fraser F. C.* A reclassification of the order Odonata, based on some new interpretations of the venation of the dragonfly wing // Royal Zoological Society of New South Wales. Australian zoological handbook. 1957. Vol. 12. P. 1–133.

104. *Gall J.-C., Grauvogel-Stamm L.* The early Middle Triassic ‘Grès à Voltzia’ Formation of eastern France: a model of environmental refugium // Comptes Rendus Palevol. 2005. Vol. 4. P. 637–652. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2005.04.007>

105. *Garrouste R., Lapeyrie J., Steyer J.-S. Giner S., Nel A.* Insects in the Red Middle Permian of Southern France: first Protanisoptera (Odonoptera) and new Caloneuroidea (Panorthoptera), with biostratigraphical implications // *Historical Biology*. 2017. P. 1–8. <https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1301448>
106. *Geinitz F.E.* Beitrag zur Geologie Mecklenburgs // *Archiv Des Vereins Der Freunde Der Naturgeschichte In Mecklenburg*. 1887. Vol. 41. P. 143–216.
107. *Golubev V.K.* 1.2.2. Locality of Late Permian animals and plants Mutovino (= Isady) on the Sukhona River in Vologda Region: Historical geology / *Aristov D.S.* (ed.). *Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia*. // *Paleontological Journal*. 2013. Vol. 47. № 7. P. 641–832.
108. *Guthörl P.* Zur Arthropoden-Fauna des Karbons und Perms. 14. *Kohlwaldia kuhni* n. g. n. sp. (Ins., Protodon.) aus dem Westfal D des Saarkarbons mit einer Zusammenstellung der bis jetzt bekannten palaeozoischen Protodonatenarten // *Annales Universitatis Saraviensis*. 1962. Vol. 10. P. 49–56. In German.
109. *Halle T.G.* On the geological structure and history of the Falkland Islands // *Bulletin of the Geological Institution of the University of Upsala*. 1912. Vol. 11. P. 115–229.
110. *Handlirsch A.* Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. Berlin: Wilhelm Engelmann, 1906. 1430 p.
111. *Handlirsch A.* New Paleozoic insects from the vicinity of Mazon Creek, Illinois // *American Journal of Science*. 1911. Vol. 4–31. № 184. P. 297–326. <https://doi.org/10.2475/ajs.s4-31.184.297>
112. *Handlirsch A.* Revision der Paläozoischen Insekten // *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*. 1919. Vol. 96. P. 511–592
113. *Henrotay M., Nel A., Jarzembowski E.A.* New Protomyrmeleontid Damsel flies from the Triassic of Australia and the Liassic of Luxembourg, with the description of *Tillyardomyrmeleon petermilleri* gen. nov. & spec. nov. (Archizygotera: Protomyrmeleontidae) // *Odonatologica*. 1997. Vol. 26. № 4. P. 395–404.
114. *Huang, D.-Y., Petrulevicius J.F., Nel A.* New morphological data from the Jurassic of Inner Mongolia confirms the damselfly aspect of Protomyrmeleontidae (Insecta: Odonoptera) // *European Journal of Entomology*. 2010. Vol. 107. P. 615–620.
115. *Hubbard M.D., Kukalová-Peck J.* Permian mayfly nymphs: new taxa and systematic characters. / *Flanagan J.F., Marshall K.E.* (eds.). *Advances in Ephemeroptera Biology*. Boston: Springer US, 1980. P. 19–31.
116. *Huguet A., Nel A., Martinez-Delclos X., Bechly, Martins-Neto R.* Preliminary phylogenetic analysis of the Protanisoptera (Insecta: Odonoptera) // *Geobios*. 2002. Vol. 35. P. 537–560.

117. *Jarzewowski E.A.* Writhlington Geological Nature Reserve // Proceedings of the Geologists' Association. 1989. Vol. 100. № 2. P. 219–234. [https://doi.org/10.1016/s0016-7878\(89\)80012-4](https://doi.org/10.1016/s0016-7878(89)80012-4)
118. *Jarzewowski E.A., Nel A.* The earliest damselfly-like insect and the origin of modern damselflies (Insecta: Odonatoptera: Protozygoptera) // Proceedings of the Geologists' Association. 2002. Vol. 113. № 2. P. 165–169. [https://doi.org/10.1016/S0016-7878\(02\)80018-9](https://doi.org/10.1016/S0016-7878(02)80018-9)
119. *Kingsley C.S.* A composite submarine fan-delta-fluvial model for the Ecca and Lower Beaufort Groups of Permian age in the eastern Cape Province, South Africa // Transactions of the Geological Society of South Africa. 1981. Vol. 84. P. 27–40.
120. *Knight O., Le M.* Fossil insect beds of Belmont, N.S.W // Records of the Australian Museum. 1950. Vol. 22. № 3. P. 251–253. <https://doi.org/10.3853/j.0067-1975.22.1950.606>
121. *Kukalová J.* Permian insects of Moravia. Part II – Liomopteridea // Sbornik Geologických Ved – Paleontologie. 1964a. Vol. 3. P. 39–118.
122. *Kukalová J.* Review of the Calvertiellidae, with description of a new genus from Permian strata of Moravia (Palaeodictyoptera) // Psyche. 1964b. Vol. 71. № 4. P. 153–168. <https://doi.org/10.1155/1964/34192>
123. *Kukalová J.* Permian Protelytroptera, Coleoptera and Protorthoptera (Insecta) of Moravia // Sbornik Geologických Ved – Paleontologie. 1965. Vol. 6. P. 61–95.
124. *Kukalová J.* On the systematic position of the supposed Permian beetles, Tschecardocoleidae, with a description of a new collection from Moravia // Sbornik Geologických Ved – Paleontologie. 1968. Vol. 11. P. 139–161.
125. *Kukalová-Peck J.* Megasecoptera from the Lower Permian of Moravia // Psyche. 1975. Vol. 82. P. 1–19. <https://doi.org/10.1155/1975/78215>
126. *Kukalová-Peck J., Peck S.B.* Adult and immature Calvertiellidae (Insecta: Palaeodictyoptera) from the upper Paleozoic of New Mexico and Czechoslovakia // Psyche. 1976. Vol. 83. P. 79–93. <https://doi.org/10.1155/1976/36962>
127. *Kuzina D., Kosareva L., Gilmetdinov I., Aupov R., Silantiev V., Davydov V., Dogadina I., Kuzmina N.* Preliminary magnetic investigation of samples from reference Permian-Triassic sequence, Kemerovo Region, Russia // Recent Advances in Rock Magnetism, Environmental Magnetism and Paleomagnetism. Ser. Springer Geophysics / Nurgaliev D., Shcherbakov V., Kosterov A., Spassov S. (eds.). Springer Nature, 2019. P. 225–234. https://doi.org/10.1007/978-3-319-90437-5_17
128. *Laaß M., Kretschmer S., Leipner A., Hauschke N.* First evidence of arthropod herbivory in calamitalean stems from the Pennsylvanian of Germany // Annales Societatis Geologorum Poloniae. 2020. Vol. 90. P. 1–28.

129. *Li Y.J., Béthoux O., Pang H., Ren D.* Early Pennsylvanian Odonatoptera from the Xiaheyuan locality (Ningxia, China): new material, taxa, and perspectives // *Fossil Record*. 2013. Vol. 16: P. 117–139. <https://doi.org/10.1002/mmng.201300006>
130. *Lucas S.G., Krainer K.* The Red Tanks Member of the Bursum Formation in the Lucero uplift and regional stratigraphy of the Bursum Formation in New Mexico // *Bulletin New Mexico Museum of Natural History and Science*. 2004. Vol. 25. P. 43–52.
131. *Lukashevich E.D., Przhiboro A. A., Marchal-Papier F., Grauvogel-Stamm L.* The oldest occurrence of immature Diptera (Insecta), Middle Triassic, France // *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*. 2010. Vol. 46. № 1–2. P. 4–22. <https://doi.org/10.1080/00379271.2010.1069763>
132. *Martynov A.V.* Jurassic fossil Insects from Turkestan. 7. Some Odonata, Neuroptera, Thysanoptera // *Izvestiya Akademii Nauk SSSR*. 1927. Vol. 21. № 9–11. P. 757–768.
133. *Martynov A.V.* New Permian insects from Tikhie Gory, Kazan province. 1. Palaeoptera // *Труды геологического музея АН СССР*. 1930. С. 69–86.
134. *Martynov A.V.* On some new remarkable Odonata from the Permian of Archangelsk District // *Известия академии наук СССР*. 1931. № 1. P. 141–147.
135. *Martynov A.V.* New Permian Palaeoptera with the discussion of some problems of their evolution // *Труды палеозоологического института АН СССР*. 1932. Т. 1. С. 1–44.
136. *Metcalfe I., Crowley J.L., Nicoll R.S., Schmitz M.* High-precision U-Pb CA-TIMS calibration of Middle Permian to Lower Triassic sequences, mass extinction and extreme climate-change in eastern Australian Gondwana // *Gondwana Research*. 2015. Vol. 28. № 1. P. 61–81. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2014.09.002>
137. *Michel L.A., Tabor N.J., Montanez I.P., Schmitz M.D., Davydov V.I.* Chronostratigraphy and Paleoclimatology of the Lodève Basin, France: Evidence for a pan-tropical aridification event across the Carboniferous–Permian boundary // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2015. Vol. 430. P. 118–131. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.03.020>
138. *Needham J.G., Anthony M.H.* The skewness of the thorax in the Odonata // *Journal of the New York Entomological Society*. 1903. Vol. 3. № 11. P. 117–125.
139. *Nel A., Jarzembowski E.A.* New protomyrmeleontid dragonflies from the Lower Cretaceous of southern England (Insecta, Odonata, Archizygoptera) // *Cretaceous Research*. 1998. Vol. 19. P. 393–402. <https://doi.org/10.1017/S1477201905001549>
140. *Nel A., Huang D.* A new genus and species of damsel-dragonfly from the Middle Jurassic of Inner Mongolia (Odonata: Campteropterygidae) // *Palaeoentomology*. 2020. Vol. 3. № 4. P. 357–360. <https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.3.4.6>

141. Nel A., Martínez-Delclós X., Paicheler J.-C., Henrotay M. Les "Anisozygoptera" fossils. Phylogénie et classification (Odonata) // *Martinia*. 1993. № 3. P. 1–311.
142. Nel A., Papier F., Grauvogel-Stamm L., Gall J.C. *Voltzialestes triasicus* gen. nov., sp. nov., le premier Odonata Protozygoptera du Trias inférieur des Vosges (France) / Gall J.-C. (ed.). *Triassic insects of Western Europe* // *Paleontologica Lombarda*. 1996. Vol. 5. P. 25–36.
143. Nel A., Gand G., Fleck G., Béthoux O., Lapeyrie J. *Saxonagrion minutus* nov. gen. et sp., the oldest damselfly from the Upper Permian of France (Odonoptera, Panodonata, Saxonagrionidae nov. fam.) // *Geobios*. 1999a. Vol. 32. P. 883–888.
144. Nel A., Gand G., Garric J. A new family of Odonoptera from the continental Upper Permian: the Lapeyriidae (Lodeve Basin, France). // *Geobios*. 1999b. Vol. 32. № 1. P. 63–72. [https://doi.org/10.1016/s0016-6995\(99\)80083-7](https://doi.org/10.1016/s0016-6995(99)80083-7)
145. Nel A., Gand G., Garric J., Jarzembowski A.E., Lapeyrie J. The first recorded protozygopteran insects from the upper Permian of France // *Palaeontology*. 1999c. Vol. 42. P. 83–97.
146. Nel A., Béthoux O., Bechly G., Martínez-Delclós X., Papier F. The Permo-Triassic Odonoptera of the "Protodonate" grade (Insecta: Odonoptera) // *Annales de la Société entomologique de France* (N.S.). 2001. Vol. 37. № 4. P. 501–525.
147. Nel A., Petrulevicius J.F., Martínez-Delclós X. New Mesozoic Protomyrmeleontidae (Insecta: Odonoptera: Archizygoptera) from Asia with a new phylogenetic analysis // *Journal of Systematic Palaeontology*. 2005. Vol. 3. № 2. P. 187–201.
148. Nel A., Garrouste R., Roques P. A new griffenfly genus from the Late Carboniferous of northern France (Odonoptera: Meganeuridae) // *Insect Systematics & Evolution*. 2008. Vol. 39. P. 231–239. <https://doi.org/10.1163/187631208794760894>
149. Nel A., Fleck G., Garrouste R., Gand G., Lapeyrie J., Bybee S.M., Prokop J. Revision of Permo-Carboniferous griffenflies (Insecta: Odonoptera: Meganisoptera) based upon new species and redescription of selected poorly known taxa from Eurasia // *Palaeontographica Abteilung A*. (Palaeozoology, Stratigraphy). 2009. Vol. 289. № 4–6. P. 89–121.
150. Nel A., Bechly G., Prokop J., Béthoux O., Fleck G. Systematics and evolution of Paleozoic and Mesozoic damselfly like Odonoptera of the Protozygopteran grade // *Journal of Paleontology*. 2012. Vol. 86. № 1. P. 81–104. <https://doi.org/10.2307/41409133>
151. Nel A., Roques P., Prokop J., Garrouste R. A new, extraordinary 'damselfly-like' Odonoptera from the Pennsylvanian of the Avion locality in Pas-de-Calais, France (Insecta: 'Exopterygota') // *Alcheringa*. 2018. Vol. 43. P. 241–245. <https://doi.org/10.1080/03115518.2018.1489561>

152. *Nel A., Garrouste R., Schubnel T.* Response to Trueman and Rowe (2019). The wing venation of Odonata // *International Journal of Odonatology*. 2019. Vol. 22. P. 115–119. <https://doi.org/10.1080/13887890.2019.1602085>
153. *Opluštil S., Jirásek J., Schmitz M., Matýsek D.* Biotic changes around the radioisotopically constrained Carboniferous-Permian boundary in the Boskovice Basin (Czech Republic) // *Bulletin of Geosciences*. 2017. Vol. 92. № 1. P. 95–122. <https://doi.org/10.3140/bull.geosci.1638>
154. *Papier F., Nel A., Grauvogel-Stamm L.* Deux nouveaux insectes Mecopteroidea du Buntsandstein supérieur (Trias) des Vosges (France) / Gall J.-C. (ed.). *Triassic insects of Western Europe* // *Paleontologia Lombarda*. 1996. Vol. 5. P. 25–36.
155. *Pfeifer L.S., Hinnov L., Zeeden C., Rolf C., Laag C., Soreghan G.S.* Rock Magnetic Cyclostratigraphy of Permian Loess in Eastern Equatorial Pangea (Salagou Formation, South-Central France). *Frontiers in Earth Science*. 2020. Vol. 8. P. 1–13. <https://doi.org/10.3389/feart.2020.00241>
156. *Ponomarenko A.G.* Superorder Scarabaeidea Laicharting, 1781. Order Coleoptera Linne, 1758. The beetles / *Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J.* (eds.). *History of insects*. New York etc.: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 164–176.
157. *Ponomarenko A.G.* Beetles (Insecta, Coleoptera) of the Late Permian and Early Triassic // *Paleontological Journal*. 2004. Vol. 38. Suppl. 2. P. 185–196.
158. *Prokop J., Kukalová-Peck J.* New insects from the earliest Permian of Carrizo Arroyo (New Mexico, USA) bridging the gap between the Carboniferous and Permian entomofaunas // *Insect Systematics & Evolution*. 2017. Vol. 48. № 5. P. 493–511. <https://doi.org/10.1163/1876312x-48022160>
159. *Prokop J., Roques P., Nel A.* New non-holometabolous insects from the Pennsylvanian of the Avion locality in Pas-de-Calais, France (Insecta: ‘Exopterygota’) // *Alcheringa*. 2014. Vol. 38. № 2. P. 155–169. <https://doi.org/10.1080/03115518.2014.848620>
160. *Prokop J., Szwedo J., Lapeyrie J., Garrouste R., Nel A.* New Middle Permian insects from Salagou Formation of the Lodève Basin in southern France (Insecta: Pterygota) // *Annales de la Société entomologique de France* (N.S.). 2015. Vol. 51. № 1. P. 14–51. <https://doi.org/10.1080/00379271.2015.1054645>
161. *Rasnitsyn A.P., Aristov D.S., Gorochov A.V., Rowland J.M., Sinitshenkova N.D.* Important new insect fossils from Carrizo Arroyo and the Permo-Carboniferous faunal boundary // *Bulletin New Mexico Museum of Natural History and Science*. 2004. Vol. 25. P. 215–246.
162. *Rasnitsyn A.P., Aristov D.S., Rasnitsyn D.A.* Dynamics of the taxonomic diversity of insects in the Early and Middle Permian // *Paleontological Journal*. 2015. Vol. 49. № 12. P. 1282–1300.

163. Ren D., Nel A., Prokop J. New early griffenfly, *Sinomeganeura huangheensis* from the Late Carboniferous of northern China (Meganisoptera: Meganeuridae) // *Insect Systematics & Evolution*. Vol. 39. № 2. P. 223–229. <https://doi.org/10.1163/187631208788784075>
164. Riek E.F., Kukalová-Peck J. A new interpretation of dragonfly wing venation based upon early Upper Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings // *Canadian Journal of Zoology*. 1984. Vol. 62. P. 1150–1166. <https://doi.org/10.1139/z84-166>
165. Rasnitsyn A.P., Zherikhin V.V., Eskov K.Yu. Appendix: Alphabetic List of Selected Insect Fossil Sites / Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (eds.). *History of insects*. New York etc.: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 437–446.
166. Rowland J.M. The late Paleozoic insect assemblage at Carrizo Arroyo, New Mexico // *Bulletin New Mexico Museum of Natural History and Science*. 1997. Vol. 2. P. 1–7.
167. Rozefelds C. A fossil zygopteran nymph (Insecta: Odonata) from the Late Triassic Aberdare conglomerate: southeast Queensland // *The Proceedings of the Royal Society of Queensland*. 1985. Vol. 96. P. 25–32.
168. Sawin R.S., Franseen E.K., West R.R., Ludvigson G.A., Watney W.L. Clarification and Changes in Permian Stratigraphic Nomenclature in Kansas // *Current Research in Earth Sciences*. 2008. Vol. 254. Part 2. P. 1–4. <https://doi.org/10.17161/cres.v0i254.11839>
169. Schneider J. Zur Entomofauna des Jungpaläozoikums der Boskovicer Furche (CSSR), Teil II: Phylloblattidae (Insecta, Blattodea) // *Freiberger Forschungshefte C*. 1984. Iss. 395. P. 19–37.
170. Schneider J.W., Werneburg R. Insect biostratigraphy of the Euramerican continental Late Pennsylvanian and Early Permian // *Geological Society, London. Special Publications*. 2006. Vol. 265. № 1. P. 325–336. <https://doi.org/10.1144/gsl.sp.2006.265.01.15>
171. Schneider J.W., Werneburg R. Biostratigraphie des Rotliegend mit Insekten und Amphibien / Lutzner H., Kowalczyk G. (eds.). *Deutsche Stratigraphische Kommission: Stratigraphie von Deutschland X. Rotliegend. Teil I: Innervariiscische Becken*. SDGG: Schriftenreihe der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften. 2012. H. 61. P. 110–142. In German. <https://doi.org/10.1127/sdgg/61/2012/110>
172. Schneider J.W., Werneburg R., Lucas S.G., Béthoux O. Insect biochronozones: a powerful tool in the biostratigraphy of the Upper Carboniferous and the Permian // *Permophiles*. 2003. Vol. 42. P. 11–13. <https://doi.org/10.1144/GSL.SP.2006.265.01.15>
173. Schneider J.W., Lucas S.G., Rowland J.M. The Blattida (Insecta) fauna of Carrizo Arroyo, New Mexico – biostratigraphic link between marine and non-marine Pennsylvanian / Permian boundary profiles // *Bulletin New Mexico Museum of Natural History and Science*. 2004. Vol. 25. P. 247–261.

174. *Schneider J.W., Lucas S.G., Trümper S., Stanulla C., Krainer K.* Carrizo Arroyo, central New Mexico – a new Late Paleozoic taphotype of arthropod Fossilagerstätte // *New Mexico Geological Society Guidebook, 67th Field Conference, Geology of the Belen Area.* 2016. P. 377–386.

175. *Schneider J.W., Lucas S.G., Scholze F., Sebastian Voigt S., Marchetti L., Klein H., Opluštil S., Werneburg R., Golubev V.K., Barrick J.E., Nemyrovska T., Ronchil A., Day M.O., Silantiev V.V., Robler R., Saber H., Linnemann U., Zharinova V., Shen S.-Z.* Late Paleozoic–early Mesozoic continental biostratigraphy – Links to the Standard Global Chronostratigraphic Scale 2020 // *Palaeoworld.* 2020. Vol. 29. № 2. P. 186–238. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2019.09.001>

176. *Scudder S.H.* New genera and species of fossil cockroaches, from the older American rocks // *Proceedings of the Academy of Natural Sciences.* 1885. P. 34–39.

177. *Sellards E.H.* Types of Permian insects, Part III: Megasecoptera, Orycloblattinidae and Protorthoptera // *American Journal of Science.* 1909. Vol. 27. № 158. P. 151–173.

178. *Shcherbakov D.E.* Permian Faunas of Homoptera (Hemiptera) in Relation to Phytogeography and the Permo-Triassic Crisis // *Paleontological Journal.* 2000. Vol. 34. Suppl. 3. P. 251–267.

179. *Shcherbakov D.E.* Madygen, Triassic Lagerstätte number one, before and after Sharov // *Alavesia.* 2008. Vol. 2. P. 113–124.

180. *Shcherbakov D.E., Timm T., Tzetlin A.B., Vinn O., Zhuravlev A.Y.* A probable oligochaete from an Early Triassic Lagerstätte of the southern Cis-Urals and its evolutionary implications // *Acta Palaeontologica Polonica.* 2020. Vol. 65. № 2. P. 219–233. <https://doi.org/10.4202/app.00704.2019>

181. *Sinitshenkova N.D., Marchal-Papier F., Grauvogel-Stamm L., Gall J.-C.* The Ephemeridea (Insecta) from the Grès à Voltzia (early Middle Triassic) of the Vosges (NE France) // *Paläontologische Zeitschrift.* 2005. Vol. 79. № 3. P. 377–397. <https://doi.org/10.1007/bf02991930>

182. *Stamberg S.* Fossiliferous Early Permian horizons of the Krkonoše-Piedmont Basin and the Boskovice Graben (Bohemian Massif) in view of the occurrence of actinopterygians // *Freiberger Forschungshefte C.* 2014. Vol. 548. P. 45–60.

183. *Su Y., Zhang Zh., Hong Y.* Two new ancient griffenflies (Insecta: Odonoptera) from the Namurian of Ningxia, China // *Insect Systematics & Evolution.* 2012. Vol. 43. № 1. P. 1–10. <https://doi.org/10.1163/187631212x624205>

184. *Sukacheva I.D., Aristov D.S.* New Insects (Insecta: Trichoptera, Eoblattida) from the Lower Permian of Russia // *Paleontological Journal.* 2017. Vol. 51. № 4. P. 374–381. <https://doi.org/10.1134/S0031030117040116>.

185. *Tierney A., Deregnaucourt I., Anderson J.M., Tierney P., Wappler T., Béthoux O.* The Triassic Mesophlebiidae, a little closer to the crown of the Odonata (Insecta) than other “triassolestids” // *Alcheringa.* 2020. P. 1–7. <https://doi.org/10.1080/03115518.2020.1730964>

186. *Tillyard R.J.* Mesozoic Insects of Queensland. No. 9 Orthoptera, and additions to the Protorthoptera, Odonata, Hemiptera and Planipennia // Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. 1922. Vol. 47. P. 447–470
187. *Tillyard R.J.* Kansas Permian insects. Part 5. The orders Protodonata and Odonata // American Journal of Science. 1925. Vol. 10. P. 41–73. <https://doi.org/10.2475/ajs.s5-10.55.41>
188. *Tillyard R.J.* Kansas Permian Insects. Part 6. Additions to the Orders Protohymenoptera and Odonata // American Journal of Science. 1926. Vol. 11. № 61. P. 58–73
189. *Tillyard R.J.* A Permian Fossil Damselfly wing from the Falkland Islands // Transactions of the Entomological Society of London. 1928. Vol. 76. № 1. P. 55–63. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1928.tb01187.x>
190. *Tillyard R.J.* Upper Permian insects of New South Wales. IV. The order Odonata // Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. 1935. Vol. 60. P. 374–391.
191. *Tillyard R.J., Fraser F.C.* A reclassification of the order Odonata. Based on some new interpretations of the venation of the dragonfly wing. Part I. With notes, preface and completion thereof // Australian Zoologist. 1937. Vol. 9. P. 125–169.
192. *Tillyard R.J., Fraser F.C.* A reclassification of the order Odonata. Based on some new interpretations of the venation of the dragonfly wing. Part II. The suborder Zygoptera (continued), and Protanisoptera // Australian Zoologist. 1939. Vol. 9. P. 195–221.
193. *Tillyard R.J., Fraser F.C.* A reclassification of the order Odonata. Based on some new interpretations of the venation of the dragonfly wing. Part III. Suborder Anisozygoptera // Australian Zoologist. 1940. Vol. 9. P. 359–396.
194. *Trueman J.W.H., Rowe R.J.* The wing venation of Odonata // International Journal of Odonatology. 2019a. Vol. 22. P.73–88. <https://doi.org/10.1080/13887890.2019.1570876>
195. *Trueman J.W.H., Rowe R.J.* Reply to Nel, Garrouste, and Schubnel "The wing venation of Odonata" // International Journal of Odonatology. 2019b. Vol. 22. P. 167–172.
196. *Tverdokhlebov V.P., Tverdokhlebova G.I., Minikh A.V., Surkov M.V., Benton M.J.* Upper Permian vertebrates and their sedimentological context in the South Urals, Russia // Earth-Science Reviews. 2005. Vol. 69. P. 27–77. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2004.07.003>
197. *Van Der Pas J., Poppe L., Van Waveren I.M.* Ontogenetic variability in old and new collections of *Dicranophyllum gallicum* Grand'Eury from the late Palaeozoic of Europe // PhytoKeys. 2017. Vol. 88. P. 123–149. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.88.14042>
198. *Vdovets M.S., Silantiev V.V., Mozzherin V.V.* A National Geopark in the Republic of Tatarstan (Russia): a Feasibility Study // Geoheritage. 2010. Vol. 2. P. 25–37. <https://doi.org/10.1007/s12371-010-0010-0>.

199. *Waters C.N., Waters R.A., Barclay W.J., Davies J.R.* A lithostratigraphical framework for the Carboniferous successions of southern Great Britain (onshore) // British geological survey. Research report RR/09/01. 2009. P.1–184.
200. *Whalley P.E.S.* New species of Protorthoptera and Protodonata (Insecta) from the Upper Carboniferous of Britain, with a comment on the origin of wings // Bulletin of the British Museum (Natural History). Geology. 1979. Vol. 32. № 1. P. 85–90.
201. *Zessin W.* Die Phylogenie der Protomyrmeleontidae unter einbeziehung neuer Oberliassischer funde (Odonata: Archizygoptera sens. nov.) // Odonatologica. 1991. Vol. 20. № 1. P. 97–126. In German.
202. *Zessin W.* Überblick über die paläozoischen Libellen (Insecta, Odonatoptera) // Virgo. Mitteilungsblatt des Entomologischen Vereins Mecklenburg. 2008. Vol. 11. P. 5–32. In German.
203. *Zessin W., Brauckmann C.* *Aulertupus tembrocki* n. gen. et sp. (Odonatoptera: Meganisoptera: Aulertupidae n. fam.) aus dem Ober-Karbon von Mazon Creek, Illinois (USA) // Virgo. Mitteilungsblatt des Entomologischen Vereins Mecklenburg. 2010. Vol. 13. № 2. P. 36–43.
204. *Zheng D.R., Nel A., Wang B., Jarzembowski E.A., Chang S.-C., Zhang H.C.* The first Triassic 'Protodonatan' (Zygophlebiidae) from China: stratigraphical implications // Geological Magazine. 2017a. Vol. 154. № 1. P. 169–174. <https://doi.org/10.1017/S0016756816000625>
205. *Zheng D., Nel A., Wang H., Jarzembowski E.A., Chang S.-C., Zhang H.C.* The first Late Triassic Chinese triadophlebiomorphan (Insecta: Odonatoptera): biogeographic implications // Science Reports. 2017b. Vol. 7. P. 1–7. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-01710-7>
206. *Zheng D., Chang S.-Ch., Wang H., Fang Y., Wang J., Feng Ch., Xie G., Jarzembowski E.A., Zhang H., Wang B.* Middle-Late Triassic insect radiation revealed by diverse fossils and isotopic ages from China // Science Advances. 2018. Vol. 4. № 9. P 1–7. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aat1380>

ФОТОТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

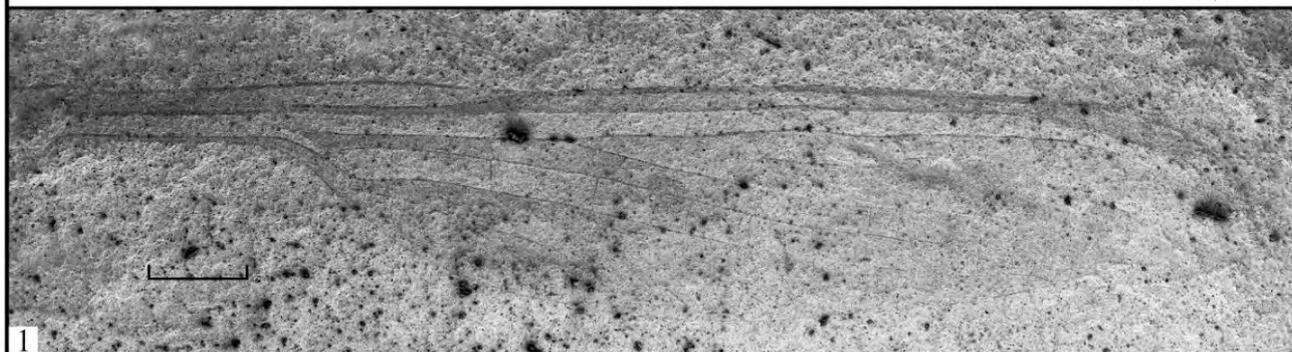


Таблица I

Новые представители семейства Permagrionidae из ниже-среднепермских отложений ВЕП.

Фиг. 1. *Permagrion sharovi* sp. nov., голотип ПИН, № 117/40; Сояна (Архангельская область); казанский ярус, ивагорская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм.

Фиг. 2. *Permolestes vjatkensis* sp. nov., голотип ПИН, № 1218/17; Китяк (Кировская область); казанский ярус, белебеевская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм.

Фиг. 3. *Permolestes obscurus* sp. nov., голотип ПИН, № 1700/477; Чекарда (Пермский край); кунгурский ярус, кошелевская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм.

Фиг. 4. *Salagoulestes martynovi* sp. nov., голотип ПИН, № 199/237; Каргала (Оренбургская область); уржумский ярус, аманакская свита. Масштабный отрезок соответствует 2 мм.



Таблица II

Новые представители семейства Permagrionidae из средне- верхнепермских отложений ВЕП.

Фиг. 1. *Solikamptilon aequus* sp. nov., голотип ПИН, № 1366/697; Китяк (Кировская область); казанский ярус, белебеевская свита.

Фиг. 2. *Sushkinia parvula* Martynov, 1930, голотип ПИН, № 2295/43а; Тихие Горы (Татарстан); казанский ярус, байтуганская свита.

Фиг. 3. *Sushkinia angula* sp. nov., голотип ПИН, № 1366/1; Китяк (Кировская область); казанский ярус, белебеевская свита.

Фиг. 4. *Triadolestes sakmarensis* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 199/378; Каргала (Оренбургская область); уржумский ярус, амаканская свита.

Фиг. 5. *Triadolestes mutovkensis* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 3840/372; Исады (Вологодская область); северодвинский ярус, полжарсская свита.

Масштабный отрезок соответствует 2 мм.



Таблица III

Новые представители семейства Kennedyidae из ниже-среднепермских отложений ВЕП.

Фиг. 1. *Kennedya azari* Nel et al., 2012, голотип ПИН, № 1/276; Чекарда (Пермский край); кунгурский ярус, кошелевская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм.

Фиг. 2–4. *Kennedya ivensis* Nel et al., 2012; Сояна (Архангельская область); казанский ярус, ивагорская свита: 2 – голотип ПИН, № 115/17; 3 – паратип ПИН, № 115/14; 3 – паратип ПИН, № 94/2. Масштабный отрезок соответствует 2 мм.



Таблица IV

Новые представители семейства Kennedyidae из нижнепермских отложений ВЕП.

Фиг. 1. *Kennedya sylvensis* sp. nov.; голотип ПИН, № 1700/453; Чекарда (Пермский край); кунгурский ярус, кошелевская свита.

Фиг. 2–3. *Kennedya volatica* sp. nov.; Чекарда (Пермский край); кунгурский ярус, кошелевская свита: 2 – голотип ПИН, № 1700/3252; 3 – паратип ПИН, № 1700/464.

Масштабный отрезок соответствует 5 мм.

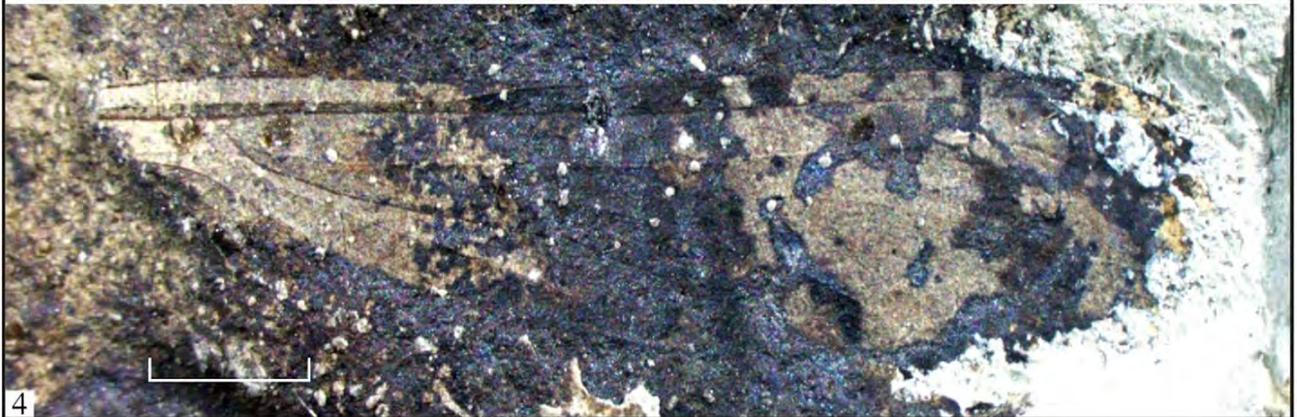
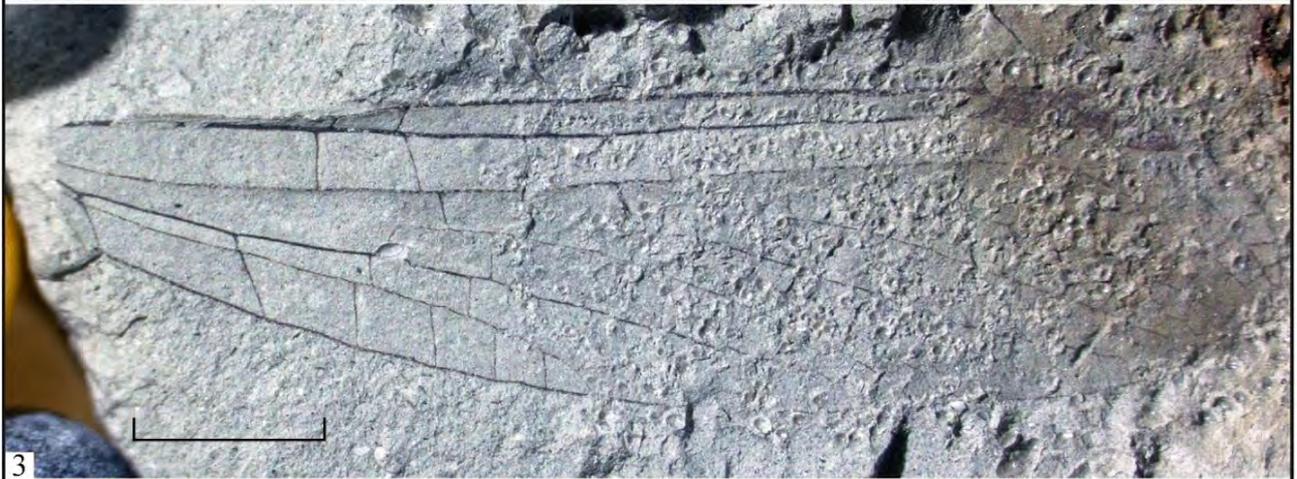
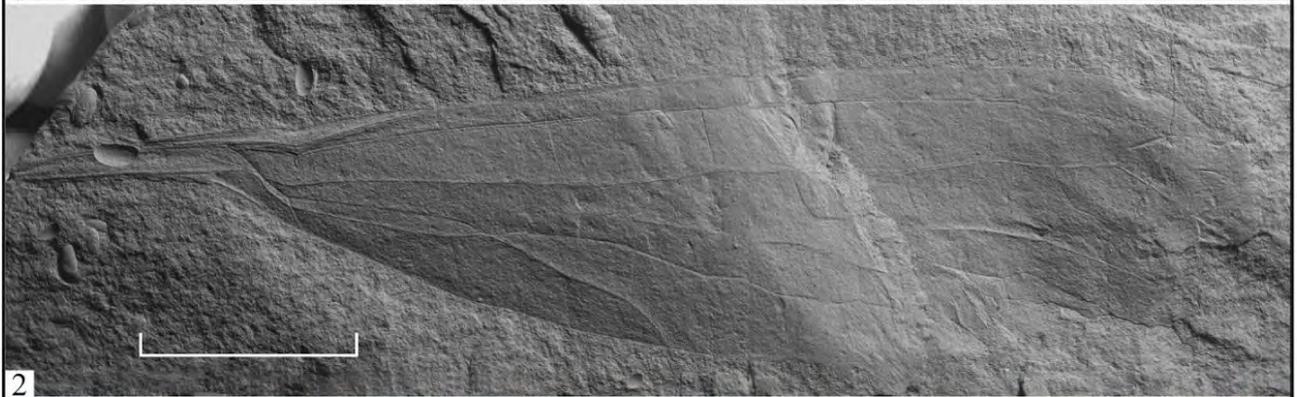
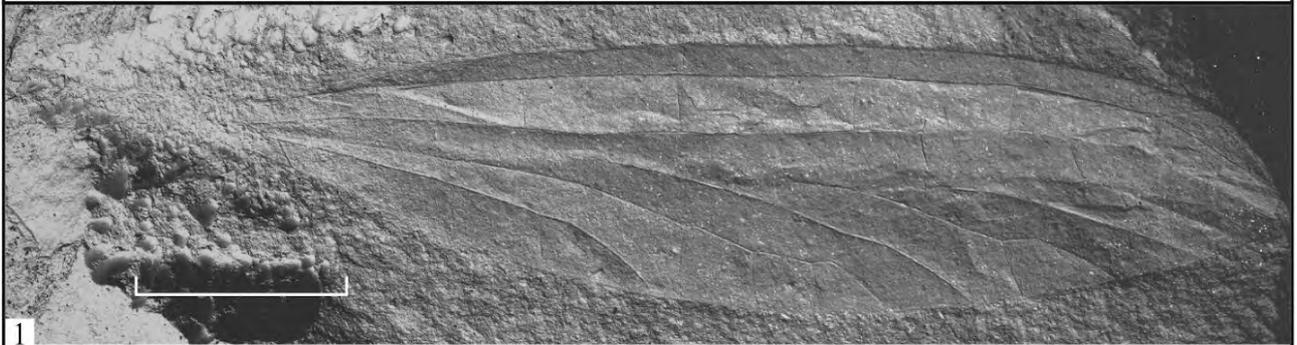


Таблица V

Новые представители Progoneuridae fam. nov. и Voltzialesidae из верхнепермских отложений ВЕП.

Фиг. 1–2. *Issadoneura marilevorum* gen. et sp. nov.; Исады (Вологодская область); северодвинский ярус, полдарсская свита: 1 – голотип ПИН, № 3840/5009; 2 – паратип ПИН, № 3840/1686.

Фиг. 3–4. *Prototerskeja dubia* gen. et sp. nov.; Исады (Вологодская область); северодвинский ярус, полдарсская свита: 3 – голотип ПИН, № 3840/5001; 4 – паратип ПИН, № 3840/5001.

Масштабный отрезок соответствует 2 мм.

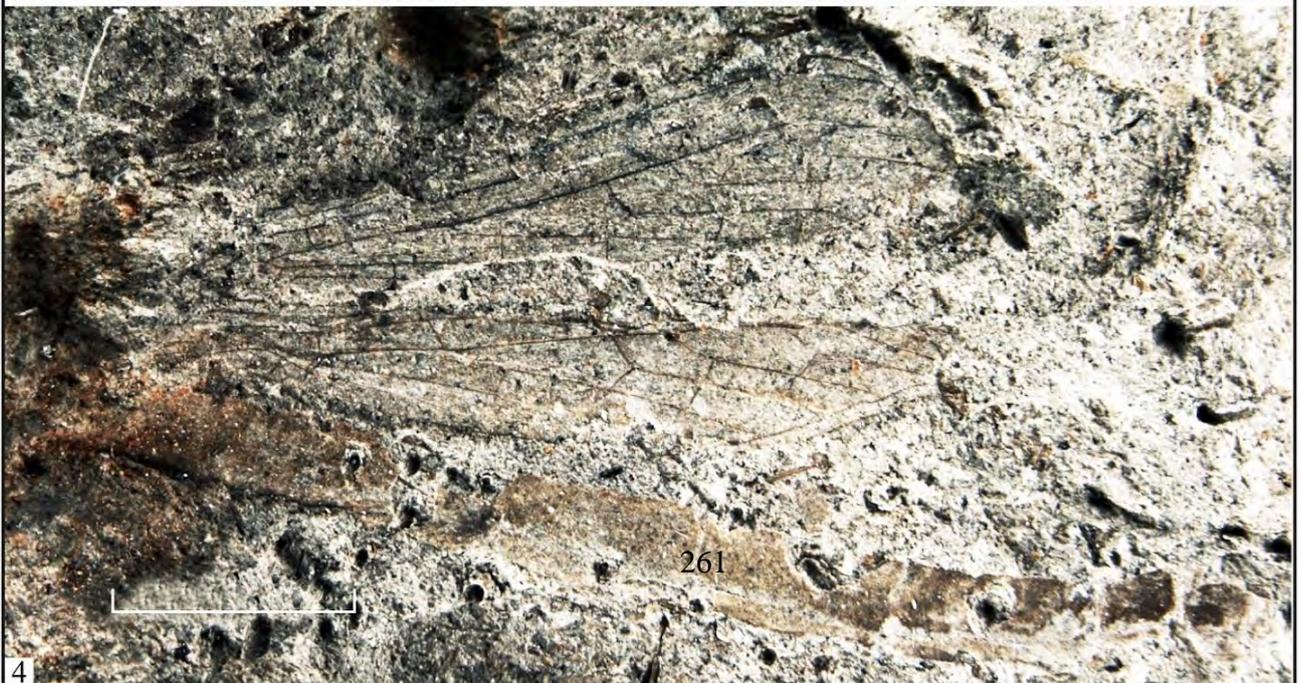
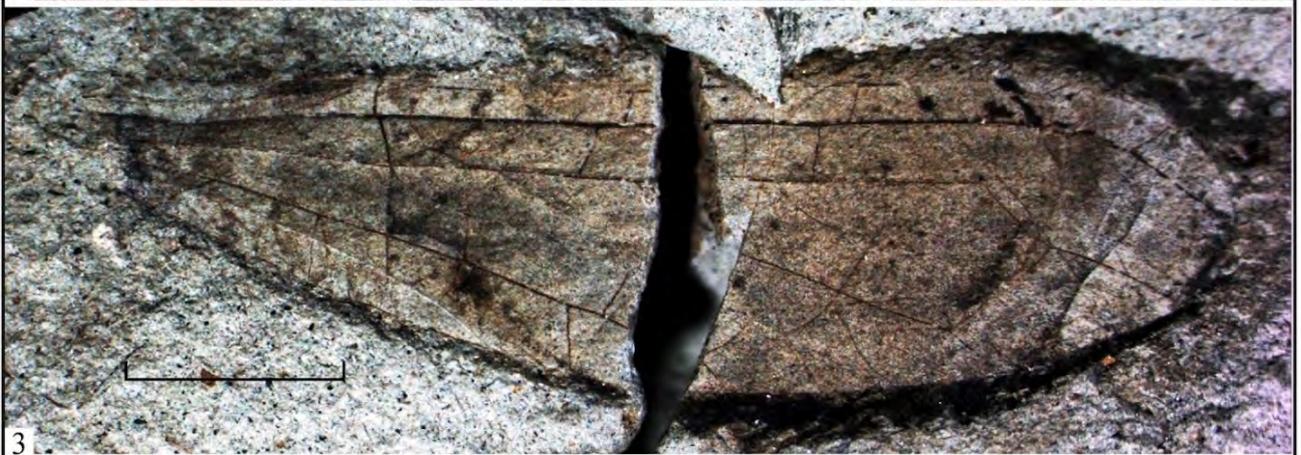
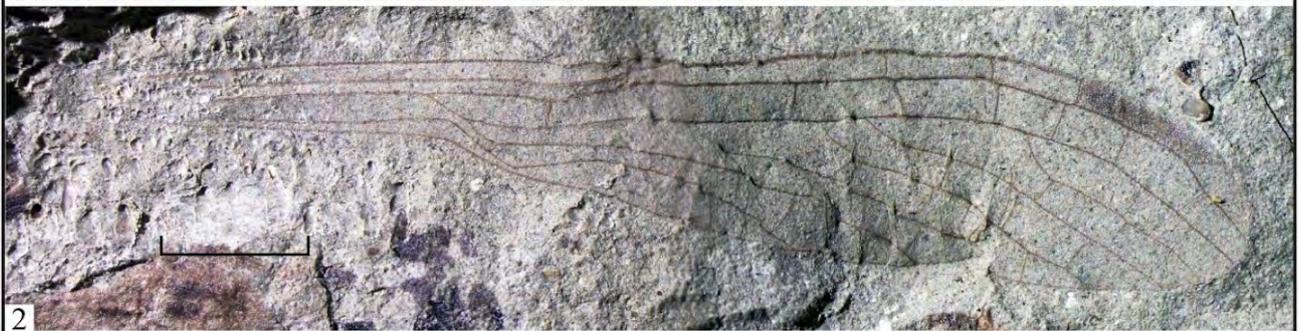


Таблица VI

Новые представители Voltzialestidae из верхнепермских отложений ВЕП.

Фиг. 1–3. *Permosticta elegans* gen. et sp. nov.; Исады (Вологодская область); северодвинский ярус, полдарсская свита: 1 – голотип ПИН, № 3840/1685; 2 – паратип ПИН, № 3840/2619; 3 – паратип ПИН, № 3840/314. Масштабный отрезок соответствует 2 мм.

Фиг. 4. *Permosticta parva* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 3840/314; Исады (Вологодская область); северодвинский ярус, полдарсская свита. Масштабный отрезок соответствует 5 мм.

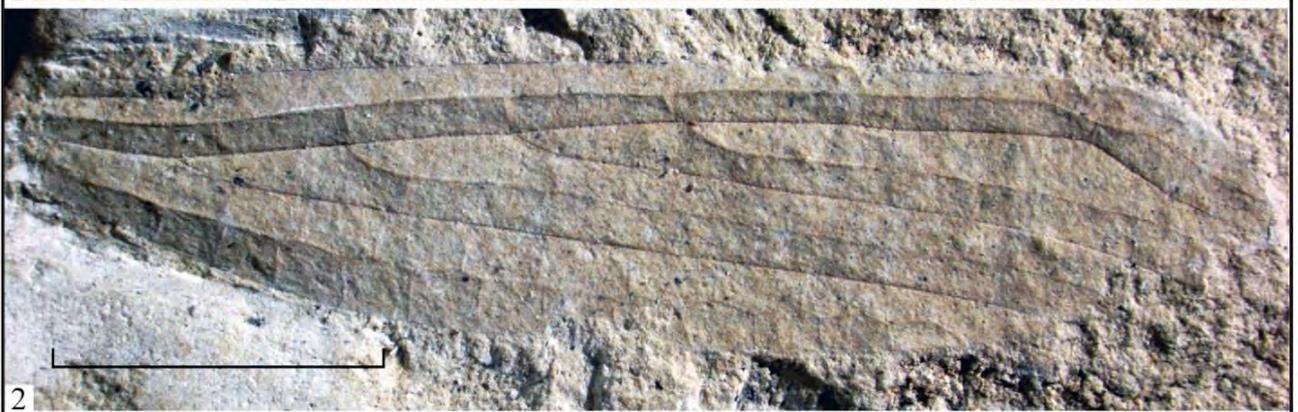


Таблица VII

Представители типовой серии рода *Engellestes* (Nel et al., 2012) семейства Engellestidae fam. nov. из нижнепермских отложений ВЕП.

Фиг. 1–3. *Engellestes chekardensis* (Nel et al., 2012); Чекарда (Пермский край); кунгурский ярус, кошелевская свита: 1 – голотип ПИН, № 1700/3250. Масштабный отрезок соответствует 5 мм; 2 – паратип ПИН, № 1700/454; 3 – паратип ПИН, № 1700/3249. Масштабный отрезок соответствует 2 мм.

Приложение 1. Изученные коллекции стрекоз с территории ВЕЦ, Сибири и Средней Азии

№	Возраст	Вид	Тип	Описание	Место хранения	№ экземпляра	Местонахождение (слой)	Сборщик, год
1	P ₂ kz	<i>Permagrion sharovi</i>	голотип	целое крыло с стебельком и задним краем посредственной сохранности	ПИН РАН	117/40 (117/39-)	Сояна (Шеймo-гора)	Я.Д. Зеккель, 1935
2	P ₂ kz	<i>Permolestes gracilis</i>	голотип	левое (переднее) и правое (заднее) крылья и сегменты груди	ПИН РАН	2445/1 (2445/2-)	Сояна (Шеймo-гора)	Н.С. Гундерсен, 1930
3	P ₂ kz	<i>Permolestes soyanaiensis</i>	голотип	два целых передних крыла	ПИН РАН	3353/63	Сояна (Ива-гора)	А.Г. Шаров, 1972
4	P ₂ kz	<i>Permolestes soyanaiensis</i>	паратип	протоотпечаток к базальной половине крыла	ПИН РАН	117/18	Сояна (Ива-гора)	Я.Д. Зеккель, 1935
5	P ₂ kz	<i>Permolestes vjatkensis</i>	голотип	протоотпечаток к средней части крыла	ПИН РАН	1218/17	Китяк	Б.П. Вьюшков, 1956
6	P ₁ kg	<i>Permolestes obscurus</i>	голотип	неполное тело со сложными присоединенными и крыльями, без головы и части брюшка	ПИН РАН	1700/477	Чекарда (Чекарда-2)	А.Г. Шаров, 1959–1961
7	P ₂ ur	<i>Epilestes kargalensis</i>	голотип	почти целое заднее крыло посредственной сохранности	ПИН РАН	100/0	Каргала (Семеновские отвалы)	Е.В. Пермякова, 1931
8	P ₂ ur	<i>Epilestes kargalensis</i>	–	основания двух крыльев	ПИН РАН	199/375	Каргала (Кузьминовские отвалы)	Эксп. отр. ПИН РАН (Д.Е. Щербаков, А.В. Гоманьков, А.С. Башкуев, М.М. Тарасенкова, Д.В. Василенко, П. Александров), 2013
9	P ₂ kz	<i>Epilestes angustapterix</i>	голотип	отпечаток целого крыла посредственной сохранности и протоотпечаток	ПИН РАН	117/63 (117/64-)	Сояна (Шеймo-гора)	Я.Д. Зеккель, 1935

				к его базальной половины				
10	P ₁ uf	<i>Epilestes rasnitsyni</i>	голотип	отпечаток тела (голова, грудь первые шесть сегментов брюшка), двух почти целых передних крыльев и одного сильно деформированно го заднего	ГГМ РАН	ГГМ-1844- 02/БП- 12885	Могильниково	Ю.М. Залесский, 1947
11	P ₂ ur	<i>Salagoulestes martynovi</i>	голотип	почти целое слегка деформированно е крыло с неполным стебельком	ПИН РАН	199/237 (199/237а-)	Каргала (Кузьминовские отвалы)	О.М. Мартынова, 1938
12	P ₂ ur	<i>Scytolestes stigmalis</i>	голотип	почти целое крыло с неполным стебельком посредственной сохранности	ПИН РАН	100/21 (100/21а-)	Каргала	Е.В. Пермякова, 1931
13	P ₁ uf	<i>Solikamptilon remuliforme</i>	голотип	протоотпечато к крыла с отсутствующим стебельком	ГГМ РАН	ГГМ-VI- 200/3	Соликамск (скв. 79 у пос. Нижнее Мошево)	Л. Маслова, 1940
14	P ₂ kz	<i>Solikamptilon pectinatus</i>	голотип	отпечаток почти целого крыла без вершины	ПИН РАН	117/13	Сояна (Ива-гора)	Я.Д. Зеккель, 1935
15	P ₂ kz	<i>Solikamptilon aequus</i>	голотип	почти целое крыло без вершины	ПИН РАН	1366/697	Китяк	А.С. Башкуев, 2016
16	P ₂ kz	<i>Solikamptilon aequus</i>	паратип	отпечаток середины крыла	ПИН РАН	1366/2	Китяк	А.Г. Шаров, 1957
17	P ₂ kz	<i>Sushkinia parvula</i>	голотип	дистальная часть крыла без заднего края посредственной сохранности	ПИН РАН	2295/43а,b	Тихие Горы	А.В. Мартынов, 1928
18	P ₂ kz	<i>Sushkinia angula</i>	голотип	протоотпечато к дистальной половины крыла без заднего края	ПИН РАН	1366/1	Китяк	А.Г. Шаров, 1957
19	P ₂ kz	<i>Sushkinia angula</i>	паратип	фрагмент крыла без заднего края	ПИН РАН	1366/10	Китяк	А.Г. Шаров, 1957
20	P ₂ kz	<i>Sushkinia angula</i>	паратип	разрозненные фрагменты средней части крыла	ПИН РАН	1366/11 ((1366/7-)	Китяк	А.Г. Шаров, 1957

21	P ₂ ur	<i>Triadolestes sakmarensis</i>	голотип	почти целое крыло с загнутым задним краем и отсутствующим стебельком	ПИН РАН	199/378	Каргала (Кузьминовские отвалы)	Эксп. отр. ПИН РАН (Д.Е. Щербаков, А.В. Гоманьков, А.С. Башкуев, М.М. Тарасенкова, Д.В. Василенко, П. Александров), 2013
22	P ₂ ur	<i>Triadolestes sakmarensis</i>	паратип	небольшой фрагмент из середины крыла	ПИН РАН	199/376	Каргала (Кузьминовские отвалы)	Эксп. отр. ПИН РАН (Д.Е. Щербаков, А.В. Гоманьков, А.С. Башкуев, М.М. Тарасенкова, Д.В. Василенко, П. Александров), 2013
23	P ₃ sv	<i>Triadolestes mutovkensis</i>	голотип	отпечаток середины крыла	ПИН РАН	3840/372	Исады (Мутовинская линза)	Д.С. Копылов, 2008
24	P ₃ sv	<i>Triadolestes mutovkensis</i>	паратип	отпечаток дистальной части крыла	ПИН РАН	3840/1040	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН РАН (нач. – Д.С. Копылов), 2009
25	P ₂ kz	<i>Permepallage angustissima</i>	голотип	целое крыло и небольшой фрагмент основания	ПИН РАН	117/66 (117/65-)	Сояна (Летопала)	Я.Д. Зеккель, 1935
26	P ₂ kz	<i>Permepallage angustissima</i>	паратип	протоотпечаток к дистальной части крыла	ПИН РАН	117/62	Сояна (Летопала)	Я.Д. Зеккель, 1935
27	P ₁ kg	<i>Kennedyia azari</i>	голотип	отпечаток переднего крыла и части сегмента брюшка хорошей сохранности, и протоотпечаток к двух крыльев, части груди и брюшка	ПИН РАН	1/276 (4987/828)	Чекарда (Чекарда-2)	В.Г. Новокшенов
28	P ₂ kz	<i>Kennedyia ivensis</i>	голотип	отпечаток полного крыла посредственной сохранности	ПИН РАН	117/15	Сояна (Ива-гора)	Я.Д. Зеккель, 1935
29	P ₂ kz	<i>Kennedyia ivensis</i>	–	протоотпечаток к крыла без вершины	ПИН РАН	94/2	Сояна (Ива-гора)	Я.Д. Зеккель, 1935

30	P ₂ kz	<i>Kennedya ivensis</i>	–	отпечаток сложенных крыльев без основания и противоотпечаток к двух целых сложенных крыльев и груди	ПИН РАН	117/28 (117/14-)	Союна (Ива-гора)	Я.Д. Зеккель, 1935
31	P ₂ kz	<i>Kennedya elongata</i>	голотип	отдельные базальная и дистальная части крыла плохой сохранности	ПИН РАН	2295/66	Тихие Горы	А.В. Мартынов, 1928
32	T ₂₋₃ l-с	<i>Kennedya gracilis</i>	голотип	целое крыло хорошей сохранности	ПИН РАН	2785/3	Мадыген (Джайлоучо)	А.Г. Шаров, 1967
33	T ₂₋₃ l-с	<i>Kennedya carpenteri</i>	голотип	три частично наложенные друг на друга крыла и птероторакс хорошей сохранности	ПИН РАН	2785/2	Мадыген (Джайлоучо)	А.Г. Шаров, 1967
34	T ₂₋₃ l-с	<i>Kennedya carpenteri</i>	паратип	два частично сложенных крыла	ПИН РАН	2069/37	Мадыген (Джайлоучо)	А.Г. Шаров, 1962
35	T ₂₋₃ l-с	<i>Kennedya carpenteri</i>	паратип	Противоотпечаток середины крыла	ПИН РАН	2240/1798	Мадыген (Джайлоучо)	А.Г. Шаров, 1964–1965
36	T ₂₋₃ l-с	<i>Kennedya carpenteri</i>	паратип	заметно растянутое целое крыло	ПИН РАН	2555/616	Мадыген (Джайлоучо)	А.Г. Шаров, 1965
37	T ₂₋₃ l-с	<i>Kennedya carpenteri</i>	паратип	отпечаток крыла с несохранившимся стебельком и противоотпечаток к целого крыла	ПИН РАН	2785/6	Мадыген (Джайлоучо)	А.Г. Шаров, 1965
38	T ₂₋₃ l-с	<i>Kennedya ferganensis</i>	голотип	отпечаток средней части и противоотпечаток к целого крыла	ПИН РАН	5343/195	Мадыген (Джайлоучо)	Эксп. отр. ПИН (А.С. Шмаков, А.С. Башкуев, Д.С. Копылов, О.В. Рыжкова), 2009
39	T ₂₋₃ l-с	<i>Kennedya madygensis</i>	голотип	целое крыло хорошей сохранности	ПИН РАН	5330/80	Мадыген (Джайлоучо)	Эксп. отр. ПИН (нач. А.С. Шмаков), 2007
40	T ₁ i	<i>Kennedya kedrovkensis</i>	голотип	базальная половина крыла	ПИН РАН	4887/144	Бабий Камень (триасовая часть, 195 м от от последнего угольного пласта тайлуганской свиты)	Д.В. Василенко, А.С. Башкуев, 2013

41	P ₂ kz	<i>Kennedya pritykinae</i>	голотип	отпечаток базальной половины крыла хорошей сохранности и противоотпечаток крыла без основания	ПИН РАН	3353/76	Сояна (Ива-гора)	А.Г. Шаров, 1972
42	P ₃ sv	<i>Kennedya suchonensis</i>	голотип	отпечаток почти целого крыла без основания	ПИН РАН	3840/2605	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (Д.Е. Щербаков, А.В. Гоманьков, Е.Д. Лукашевич, Д.С. Аристов, А.С. Башкуев, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов, Д.В. Василенко), 2011
43	P ₃ sv	<i>Kennedya suchonensis</i>	паратип	отпечаток вершины крыла	ПИН РАН	3840/1306	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (А.С. Башкуев, Д.С. Аристов, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов), 2010
44	P ₃ sv	<i>Kennedya suchonensis</i>	паратип	отпечаток крыла с отсутствующим стебельком	ПИН РАН	3840/1699	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН РАН (нач. – Д.С. Копылов), 2009
45	P ₃ sv	<i>Kennedya suchonensis</i>	паратип	отпечаток крыла с отсутствующим стебельком и вершиной	ПИН РАН	3840/2607	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (Д.Е. Щербаков, А.В. Гоманьков, Е.Д. Лукашевич, Д.С. Аристов, А.С. Башкуев, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов, Д.В. Василенко), 2011
46	P ₃ sv	<i>Kennedya suchonensis</i>	паратип	противоотпечаток середины крыла	ПИН РАН	2840/5003	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН, 2011-2016?
47	P ₁ uf	<i>Kennedya tyulkinensis</i>	голотип	неполное деформированное крыло без заднего края	ПИН РАН	3474/71	Тюлькино (пачка С, сл. 14)	Эксп. отр. ПИН (И.Д. Сукачева, А.С. Башкуев), 2006

48	P ₁ kg	<i>Kennedyia sylvensis</i>	голотип	отпечаток четырех сложенных крыльев и противоотпечаток неполного тела и крыльев	ПИН РАН	1700/453	Чекарда (Чекарда-2)	А.Г. Шаров (ПИН), 1959–1961
49	P ₁ kg	<i>Kennedyia sylvensis</i>	паратип	фрагмент середины крыла с отсутствующим задним краем	ПИН РАН	1700/465	Чекарда (Чекарда-2)	А.Г. Шаров (ПИН), 1959–1961
50	P ₁ kg	<i>Kennedyia volatica</i>	голотип	тело с головой, птеротораксом и присоединенными ногами, передней частью брюшка и четырьмя сложенными крыльями без вершин	ПИН РАН	1700/3252	Чекарда (Чекарда-2)	А.Г. Шаров (ПИН), 1962
51	P ₁ kg	<i>Kennedyia volatica</i>	паратип	тело с головой птеротораксом с присоединенными ногами, сложенными передними и задним крылом	ПИН РАН	1700/464	Чекарда (Чекарда-2)	А.Г. Шаров (ПИН), 1959–1961
52	P ₁ kg	<i>Kennedyia volatica</i>	–	тело с прикрепленными основаниями сложенных крыльев плохой сохранности	ПИН РАН	1700/452	Чекарда (Чекарда-2)	А.Г. Шаров (ПИН), 1959–1961
53	P ₁ kg	<i>Kennedyia volatica</i>	–	практически полное тело с присоединенными крыльями плохой сохранности	ПИН РАН	1700/460	Чекарда (Чекарда-2)	А.Г. Шаров (ПИН), 1959–1961
54	P ₁ kg	<i>Kennedyia volatica</i>	–	неполное крыло с отсутствующим задним краем и стебельком	ПИН РАН	1700/471	Чекарда (Чекарда-2)	А.Г. Шаров (ПИН), 1959–1961
55	P ₁ kg	<i>Kennedyia volatica</i>	–	отпечаток головы и птероторакса с присоединенными ногами	ПИН РАН	1700/472	Чекарда (Чекарда-2)	А.Г. Шаров (ПИН), 1959–1961

56	P ₂ kz	<i>Progoneura kityakensis</i>	голотип	отпечаток неполного крыла без заднего края	ПИН РАН	1366/385	Китяк	А.Г. Шаров, 1957
57	P ₁ kg	<i>Azaroneura permiana</i>	голотип	отпечаток дистальной части крыла без стебелька	ПИН РАН	1700/473	Чекарда (Чекарда-2)	А.Г. Шаров (ПИН), 1959–1961
58	P ₃ sv	<i>Progophlebia tarasenkovae</i>	голотип	неполное крыло без стебелька и заднего края	ПИН РАН	5516/2	Вязовка (Вязовка-1)	М.М. Тарасенкова (эксп. отр. ПИН, 2013)
59	P ₃ sv	<i>Issadoneura marilevorum</i>	голотип	отпечаток почти целого крыла и противоотпечаток к середине	ПИН РАН	3840/5009	Исады (Мутовинская линза)	М.А. Чемакос и Л. К. Кунин (эксп. отр. ПИН, 2021)
60	P ₃ sv	<i>Issadoneura marilevorum</i>	паратип	неполное слегка деформированное крыло	ПИН РАН	3840/2610	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (Д.Е. Щербаков, А.В. Гоманьков, Е.Д. Лукашевич, Д.С. Аристов, А.С. Башкуев, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов, Д.В. Василенко), 2011
61	P ₃ sv	<i>Issadoneura marilevorum</i>	паратип	целое крыло с аномальным строением медиальной и кубитальной жилок	ПИН РАН	3840/1686	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (А.С. Башкуев, Д.С. Аристов, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов), 2010
62	P ₃ sv	<i>Issadoneura marilevorum</i>	паратип	противоотпечаток к середине крыла плохой сохранности	ПИН РАН	3840/1696	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН РАН (нач. – Д.С. Копылов), 2009
63	P ₃ sv	<i>Issadoneura marilevorum</i>	паратип	противоотпечаток к вершины крыла	ПИН РАН	3840/2093	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (А.С. Башкуев, Д.С. Аристов, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов), 2010
64	P ₃ sv	<i>Issadoneura marilevorum</i>	паратип	неполное крыло с отсутствующими стебельком и вершиной	ПИН РАН	3840/2612	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (Д.Е. Щербаков, А.В. Гоманьков, Е.Д. Лукашевич, Д.С. Аристов, А.С. Башкуев, О.В. Рыжкова,

								Д.С. Копылов, Д.В. Василенко), 2011
65	T ₁ i	<i>Issadoneura kemerovensis</i>	голотип	средняя часть крыла с плохо сохранившимся задним краем	ПИН РАН	4887/145	Бабий Камень (триасовая часть, 195 м от от последнего угольного пласта тайлуганской свиты)	Д.В. Василенко, А.С. Башкуев, 2013
66	T ₂₋₃ l- с	<i>Batkenia pusilla</i>	голотип	три несоединенных почти недеформирован ных крыла	ПИН РАН	2785/22	Мадыген (Джайлоучо)	А.Г. Шаров, 1967
67	T ₂₋₃ l- с	<i>Paratriassone ura primitiva</i>	голотип	протоотпечато к средней части крыла с плохо сохранившимся задним краем	ПИН РАН	2069/18	Мадыген (Джайлоучо)	А.Г. Шаров, 1962
68	T ₂₋₃ l- с	<i>Terskeja paula</i>	голотип	два целых недеформирован ных крыла	ПИН РАН	2240/1774	Мадыген (Джайлоучо)	А.Г. Шаров, 1964–1965
69	T ₂₋₃ l- с	<i>Terskeja paula</i>	–	два крыла, слегка деформированны е у заднего края	ПИН РАН	2240/1780	Мадыген (Джайлоучо)	А.Г. Шаров, 1964–1965
70	T ₂₋₃ l- с	<i>Terskeja pumilio</i>	голотип	практически целое крыло, подвергшееся деформации сжатия	ПИН РАН	2555/630	Мадыген (Джайлоучо)	А.Г. Шаров, 1965
71	T ₂₋₃ l- с	<i>Terskeja pumilio</i>	–	отпечаток вершины крыла и протоотпечато к почти целого крыла без стебелька	ПИН РАН	5330/81	Мадыген (Джайлоучо)	Эксп. отр. ПИН (нач. А.С. Шмаков), 2007
72	T ₂₋₃ l- с	<i>Terskeja tenius</i>	голотип	практически целое крыло посредственной сохранности	ПИН РАН	2555/632	Мадыген (Джайлоучо)	А.Г. Шаров, 1965
73	T ₂₋₃ l- с	<i>Terskeja tenius</i>	–	неполное переднее крыло и два сложенных задних	ПИН РАН	5343/199	Мадыген (Джайлоучо)	Эксп. отр. ПИН (А.С. Шмаков, А.С. Башкуев, Д.С. Копылов, О.В. Рыжкова), 2009
74	P _{3sv}	<i>Prototerskeja dubia</i>	голотип	отпечаток проксимального фрагмента крыла и	ПИН РАН	3840/5001	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (А.П. Расницын, А.В. Храмов, Д.В.

				протоотпечато к почти целого крыла без стебелька				Василенко), 2013
75	P ₃ sv	<i>Prototerskeja dubia</i>	паратип	практически целое крыло посредственной сохранности	ПИН РАН	3840/5011a	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (Д.С. Копылов, А.С. Башкуев, М.М. Тарасенкова, О.Д. Стрельникова, А.В. Ульянов), 2016
76	P ₃ sv	<i>Prototerskeja dubia</i>	–	протоотпечато к фрагмента крыла в узелковой области	ПИН РАН	3840/1690	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (А.С. Башкуев, Д.С. Аристов, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов), 2010
77	P ₃ sv	<i>Prototerskeja dubia</i>	–	отпечаток фрагмента стебелька	ПИН РАН	3840/1691	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (А.С. Башкуев, Д.С. Аристов, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов), 2010
78	P ₃ sv	<i>Prototerskeja dubia</i>	–	небольшой отпечаток фрагмента средней части крыла	ПИН РАН	3840/2095	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (А.С. Башкуев, Д.С. Аристов, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов), 2010
79	P ₃ sv	<i>Permosticta elegans</i>	голотип	целое крыло прекрасной сохранности	ПИН РАН	3840/1685	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (А.С. Башкуев, Д.С. Аристов, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов), 2010
80	P ₃ sv	<i>Permosticta elegans</i>	паратип	практически целое крыло со слегка деформированно е в дистальной части	ПИН РАН	3840/2619	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (Д.Е. Щербаков, А.В. Гоманьков, Е.Д. Лукашевич, Д.С. Аристов, А.С. Башкуев, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов, Д.В. Василенко), 2011
81	P ₃ sv	<i>Permosticta elegans</i>	паратип	неполное крыло от узелка до вершины	ПИН РАН	3840/5004	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (Д.С. Копылов, А.С. Башкуев,

								М.М. Тарасенкова, О.Д. Стрельникова, А.В. Ульяхин), 2016
82	P _{3SV}	<i>Permosticta elegans</i>	–	дистальная часть крыла с отсутствующим задним краем	ПИН РАН	3840/1687	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (А.С. Башкуев, Д.С. Аристов, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов), 2010
83	P _{3SV}	<i>Permosticta elegans</i>	–	неполная вершина крыла	ПИН РАН	3840/1689	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (А.С. Башкуев, Д.С. Аристов, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов), 2010
84	P _{3SV}	<i>Permosticta elegans</i>	–	отпечаток неполного стебелька	ПИН РАН	3840/1692	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (А.С. Башкуев, Д.С. Аристов, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов), 2010
85	P _{3SV}	<i>Permosticta elegans</i>	–	неполная вершина крыла	ПИН РАН	3840/2608	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (Д.Е. Щербаков, А.В. Гоманьков, Е.Д. Лукашевич, Д.С. Аристов, А.С. Башкуев, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов, Д.В. Василенко), 2011
86	P _{3SV}	<i>Permosticta elegans</i>	–	практически полное крыло с отсутствующим стебельком	ПИН РАН	3840/2609	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (Д.Е. Щербаков, А.В. Гоманьков, Е.Д. Лукашевич, Д.С. Аристов, А.С. Башкуев, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов, Д.В. Василенко), 2011
87	P _{3SV}	<i>Permosticta elegans</i>	–	противоотпечаток к неполного крыла со слегка	ПИН РАН	3840/2611	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (Д.Е. Щербаков, А.В.

				деформированным задним краем				Гоманьков, Е.Д. Лукашевич, Д.С. Аристов, А.С. Башкуев, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов, Д.В. Василенко), 2011
88	P ₃ sv	<i>Permosticta elegans</i>	–	отпечаток сильно деформированной вершины крыла	ПИН РАН	3840/2613	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (Д.Е. Щербаков, А.В. Гоманьков, Е.Д. Лукашевич, Д.С. Аристов, А.С. Башкуев, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов, Д.В. Василенко), 2011
89	P ₃ sv	<i>Permosticta elegans</i>	–	неполный фрагмент дистальной части крыла	ПИН РАН	3840/2614	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (Д.Е. Щербаков, А.В. Гоманьков, Е.Д. Лукашевич, Д.С. Аристов, А.С. Башкуев, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов, Д.В. Василенко), 2011
90	P ₃ sv	<i>Permosticta elegans</i>	–	протоотпечаток к вершины крыла	ПИН РАН	3840/2617	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (Д.Е. Щербаков, А.В. Гоманьков, Е.Д. Лукашевич, Д.С. Аристов, А.С. Башкуев, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов, Д.В. Василенко), 2011

91	P ₃ sv	<i>Permosticta elegans</i>	–	фрагмент дистальной части крыла с загнутым задним краем	ПИН РАН	3840/2622	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (Д.Е. Щербаков, А.В. Гоманьков, Е.Д. Лукашевич, Д.С. Аристов, А.С. Башкуев, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов, Д.В. Василенко), 2011
92	P ₃ sv	<i>Permosticta elegans</i>	–	отпечаток двух наложенных друг на друга вершинок крыльев	ПИН РАН	3840/5002	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (А.П. Расницын, А.В. Храмов, Д.В. Василенко), 2013
93	P ₃ sv	<i>Permosticta elegans</i>	–	неполная вершина крыла	ПИН РАН	3840/5006	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (Д.С. Копылов, А.С. Башкуев, М.М. Тарасенкова, О.Д. Стрельникова, А.В. Ульяхин), 2016
94	P ₃ sv	<i>Permosticta elegans</i>	–	вершина крыла	ПИН РАН	3840/5008	Исады (Мутовинская линза)	М.А. Чемакос, (эксп. ПИН, 2021)
95	P ₃ sv	<i>Permosticta parva</i>	голотип	протоотпечаток к двух неполных крыльев и частично сохранившегося брюшка	ПИН РАН	3840/314	Исады (Мутовинская линза)	Д.С. Копылов, 2007
96	P ₃ sv	<i>Permosticta parva</i>	–	вершина крыла	ПИН РАН	3840/1688	Исады (Мутовинская линза)	Эксп. отр. ПИН (А.С. Башкуев, Д.С. Аристов, О.В. Рыжкова, Д.С. Копылов), 2010
97	P ₂ kz	<i>Kaltanoneura bartenevi</i>	голотип	неполное крыло без стебелька хорошей сохранности	ПИН РАН	600/485	Калтан (обн. 1300, сл. 7)	Палеоэнт. отр. ПИН, 1950
98	P ₁ kg	<i>Engellestes chekardensis</i>	голотип	вентральный вид тела с прикрепленными и частично наложенными	ПИН РАН	1700/3250	Чекарда (Чекарда-2)	А.Г. Шаров, 1951–1961

				друг на друга крыльями				
99	P ₁ kg	<i>Engellestes chekardensis</i>	паратип	противоотпечато к неполного крыла без стебелька	ПИН РАН	1700/3249	Чекарда (Чекарда-2)	А.Г. Шаров, 1951–1961
10 0	P ₁ kg	<i>Engellestes chekardensis</i>	паратип	отпечаток неполного крыла с отсутствующим стебельком	ПИН РАН	1700/454	Чекарда (Чекарда-2)	А.Г. Шаров, 1951–1961
10 1	P ₁ kg	<i>Engellestes chekardensis</i>	–	неполное тело с прикрепленными основаниями крыльев, плохая сохранность	ПИН РАН	1700/780	Чекарда (Чекарда-2)	А.Г. Шаров (ПИН), 1959– 1961
10 2	P ₁ kg	<i>Engellestes chekardensis</i>	–	неполный фрагмент середины крыла	ПИН РАН	1700/3248	Чекарда (Чекарда-2)	А.Г. Шаров (ПИН), 1962
10 3	P ₁ kg	<i>Engellestes chekardensis</i>	–	два неполных сложенных крыла, отсутствуют стебелек и задний край	ПИН РАН	4987/831	Чекарда (Чекарда-2)	В.Г. Новокшенов
10 4	P ₁ kg	<i>Engellestes chekardensis?</i>	–	противоотпечато к середины крыла в месте перехода от стебелька к основной крыловой пластинке	ПИН РАН	1700/455	Чекарда (Чекарда-2)	А.Г. Шаров (ПИН), 1959– 1961
10 5	P ₁ kg	<i>Engellestes chekardensis?</i>	–	Отпечаток стебелька	ПИН РАН	1700/4981	Чекарда (Чекарда-2)	В.Г. Новокшенов

Приложение 2. Распределение известных остатков стрекозообразных в позднепалеозойских-раннемезозойских отложениях мира.

Подотряды стрекозообразных (отр. Meganeurida) даны в соответствии с работой Л.Н. Притыкиной (Притыкина, 1989).

Подотряд Meganeurina объединяет крупные формы наиболее древних стрекозообразных с примитивным жилкованием и отсутствующими структурами настоящих стрекоз: узелком, птеростигмой и дискоидальной областью. Большая часть форм известна из верхнего карбона Евразии и ранней перми Северной Америки и ВЕП.

Подотряд Ditaxineurina представлен формами, по-видимому, предшествующими современным разнокрылым стрекозам (Anisoptera). Для них характерно дистальное положение узелка и оснований жилок радиального сектора, аномальное строение птеростигмы и дискоидальной ячейки, а также присутствие дополнительной интермедиальной жилки. Формы этого подотряда менее многочисленны, чем близкородственные меганеврины и кеннедины. Основные находки происходят из нижней перми Северной Америки и Европы, а также средней перми ВЕП. Известны единичные находки из нижней и средней перми Южной Америки.

Подотряд Kennedyina (в настоящей работе признан парафилетическим) включает инфраотряд Archizygoptera (сем. Bechlyidae, Permepallagidae, Kennedyidae, Progoneuridae, Kaltanoneuridae, Batkeniidae, Voltzialestidae, Protomyrmeleontidae и Moltenogrionidae) и семейство Permagrionidae. Род *Jacquesoudardia* известен по фрагментарным остаткам, вследствие чего невозможно достоверно определить его положение между вышеуказанными таксонами. Монотипичные семейства Saxonagrionidae и Huangiopteridae описаны в составе подотряда Zygoptera, однако, такая их интерпретация может быть вызвана деформацией материала (в общих чертах имеют сходное жилкование с представителями Permagrionidae, но отличаются в строении дискоидальной области крыла). Без дополнительного изучения материала, подтвердить или изменить их систематическое положение невозможно. Подотряд объединяет позднепалеозойские-мезозойские формы стебельчатокрылых стрекозообразных, характеризующиеся относительно редким жилкованием. Наиболее многочисленные формы представлены в пермских отложениях ВЕП, Европы, Северной Америки и триасовых отложениях Средней Азии. Единичные представители известны из верхнего карбона Европы, поздней перми Южной Америки, триаса Южной Африки.

Подотряд Triadophlebiina представлен крупными стебельчатокрылыми формами с разветвленным продольным жилкованием крыла. У большинства триасовых представителей отсутствует птеростигма. Характерные представители известны из перми ВЕП и триаса Средней Азии и Китая.

Точный возраст монотипичного семейства Permophlebiidae установить не удалось.

Стратиграфическое положение свит и формаций определено в соответствии с нижеуказанными работами:

Формация/свита	Местонахождение	Страна	Датировка, млн. лет	Система (отдел)	Ярус	Ссылка
Цигель-фишер	карьер Хаген-Форхалле	Германия, (Северный Рейн-Вестфалия)	318,1–314,6	каменноугольная (пенсильванский)	башкирский	Brauckmann, Zessin, 1989
песчаник Уолден	Шахта № 4 угольной компании Уильямс	США, (Джорджия)	318,1–314,6	каменноугольная (пенсильванский)	башкирский	Carpenter, 1960; Butts, Gildersleeve, 1948
Тапо	Шанхянь	Китай, (Нинся-Хуэйский автономный район)	318,1–314,6	каменноугольная (пенсильванский)	башкирский	Ren et al., 2008; Su et al., 2012; Li et al., 2013
Дип Хард	Шахта Болсовер	Великобритания (Дербишир)	318,1–314,6	каменноугольная (пенсильванский)	башкирский	Whalley, 1979
Гроувсенд	Райтлингтон (Бристоль-Сомерсетский бассейн)	Великобритания (Сомерсет)	311.4–306.9	каменноугольная (пенсильванский)	московский	Jarzembowski, 1989; Jarzembowski, Nel, 2002
Хейлигенвальде	Шахта Кольвальд (Бассейн Саар-Наэ)	Германия (Саар)	311.4–306.9	каменноугольная (пенсильванский)	московский	Guthörl, 1962
Ллевелин	Гора Бак (угольная пачка №5)	США (Пенсильвания)	314.6–311.4	каменноугольная (пенсильванский)	московский	Carpenter, 1980
Флез Драйбенке	Карьер Пьесберг	Германия (Нижняя Саксония)	314,6–306,9	каменноугольная (пенсильванский)	московский	Brauckmann, Herd, 2002; Zessin, 2006
Авьон	Террикон №7	Франция (Па-де-Кале)	314,6–306,9	каменноугольная (пенсильванский)	московский	Prokop et al., 2014
Карбондейл	Мазон Грик	США (Иллинойс)	311.4–306.9	каменноугольная (пенсильванский)	московский	Handlirsch, 1911; Zessin,

						Brauckmann, 2010
Ветгин	Оттвайлер Штуф (Саарский бассейн)	Германия (Саксония- Анхальт)	303.4–301.2	каменноугольная (пенсильванский)	гжельский	Handlirsch, 1919; Laaß et al., 2020
Коммантри	(верхняя угленосная толща бассейна Коммантри)	Франция (Алье)	303.4–298.9	каменноугольная (пенсильванский)	гжельский	Handlirsch, 1906, 1919; Van Der Pas et al., 2017; Rasnitsyn et al., 2002
Кантера-де- Ладриллос	–	Испания (Андалузия)	306.9–295.0	каменноугольная (пенсильванский) – пермская (приуральский)	касимовск ий – ассельски й	Nel et al., 2009
Барсум	Карризо- Арройо	США (Нью- Мексико)	298.9–295.0	пермская (приуральский)	Ассельски й	Nel et al., 2012; Schneider et al., 2016
Летовице	Обора	Чехия (Южная Моравия)	295.0–290.1	пермская (приуральский)	верхнеасс ельский – нижнеарт инский	Schneider, Werneburg, 2012; Oplustil et al., 2017; Nel et al., 2012
Сланцы Хермит	Ред Топ	США (Аризона)	290.1–279.5	пермская (приуральский)	артинский – нижнекун гурский	Carpenter, 1927, 1928
Салагу	Лодев	Франция (Эро)	285.1–272.5	пермская (приуральский)	верхнеарт инский – кунгурски й	Nel et al, 1999 a–c; Fate et al., 2013; Michel et al., 2015; Pfeifer et al., 2020
Веллингтон	Эльмо и Мидко	США (Канзас, Оклахома)	283.5–272.95	пермская (приуральский)	кунгурски й	Carpenter, 1931, 1933, 1939, 1943, 1947, 1950, 1966, 1976; Beckeymeyer, Hall, 2007; Nel et al., 2012

Кошелевская	Чекарда, Соликамск	Россия (Пермский край)	279.5–273.5	пермская (приуральский)	кунгурски й	Мартынов, 1940; Залесский, 1948а, 1950, 1955; Снитко и др., 2017; Nel et al., 2012
Соликамская	Могильниково, Тюлькино	Россия (Пермский край)	273.5–272.3	пермская (приуральский)	уфимский	Залесский, 1948а, Силантьев, 1998; Felker, 2020b; Felker, Vasilenko, 2021
Ирати	карьер Амарал Машадо	Бразилия (Сан- Паулу)	279.5–272.5	пермская (приуральский)	кунгурски й	Huguet et al., 2002
Ивагорская	Сояна	Россия (Архангельс кая область)	272.3–270.5	пермская (биармийский)	нижнеказа нский	Игнатъев, Наугольных, 2001; Щербаков, 2008; Martynov, 1938; Nel et al., 2012
Байтуганская	Тихие Горы	Россия (Татарстан)	272.3–270.5	пермская (биармийский)	нижнеказа нский	Залесский, 1931, Нургалиева и др., 2008, Черных, 2016; Martynov, 1930
Кузнецкая безугольная серия	Калтан (Кузнецкий бассейн)	Россия (Кемеровск ая область)	272.3–268.8	пермская (биармийский)	казанский	Родендорф, 1961; Щербаков, 2008; Ponomarenko, 2004; Shcherbakov, 2000
Циан	г. Дом де Барро рядом с Вальбергом	Франция (Приморски е Альпы)	272.5–268.0	пермская (биармийский)	казанский	Nel et al., 2009

Белебеевская	Китяк	Россия (Кировская область)	273.5–268.8	пермская (биармийский)	верхнеказанский	Клинк, 1995; Клинк и др., 1999; Молоствовский и др., 2001; Щербаков, 2008; Felker, 2020
Пелитик	Гонфарон (Гонф 03)	Франция (Лангедок–Руссильон)	268.0–265.1	пермская (биармийский)	уржумский	Garrouste et al., 2017
Аманакская	Каргала	Россия (Оренбургская область)	268.8–265.1	пермская (биармийский)	уржумский	Мартынов, 1937; Родендорф, 1962; Tverdokhlebov et al., 2005
Вязовская	Вязовка	Россия (Оренбургская область)	265.1–258.0	пермская (татарский)	северодвинский	Tverdokhlebov et al., 2005; Felker, 2020
Полдарсская	Исады	Россия (Вологодская область)	258.0–256.0	пермская (татарский)	верхнесеверодвинский	Golubev, 2013; Фелькер, 2020б
Бэй-оф-Харборс	Боди Крик Хэд	Фолклендские о-ва (Северная Лафония)	262.0–258.0	пермская (татарский)	северодвинский (кептенский – нижневучапинский)	Aldiss, Edwards, 1999; Kingsley, 1981; Nel et al., 2012; Tillyard, 1928
Крудас Бэй	Бельмонт	Австралия (Новый Южный Уэльс)	254.0–252.3	пермская (татарский)	верхневятский (чансийский)	Knight, Le 1950; Metcalfe et al., 2015; Tillyard, 1935
Мальцевская	Бабий Камень (Кузнецкий бассейн)	Россия (Кемеровская область)	~ 252.0–249.0	триасовая (нижний)	индский – нижнеоленекский	Фелькер, 2021a; Kuzina et al., 2019; Davydov et al., 2021
Петропавловская	Петропавловка	Россия (Оренбургская область)	251.2–247.2	триасовая (нижний)	оленекский	Фелькер, Василенко, 2019;

						Shcherbakov et al., 2020
Чаркабожская	1-ая Восточно-Новикбожская скв.	Россия (республика Коми)	~ 252.0–247.2	триасовая (нижний)	индский-оленекский	Водолазская и др., 2013; Новиков, 2019; Nel et al., 2001
Грес-а-Вольция	Адамсвиллер, Бюст	Франция (Нижний Рейн)	247.2–242.0	триасовая (средний)	нижнеаннзский	Nel et al., 1996; Gall, Grauvogel-Stamm, 2005; Deregnaucourt et al., 2017
Тончуань	обнажение Кишуихе	Китай (Шэньси)	238.0–237.4	триасовая (нижний – средний)	верхнеладинский	Zheng et al., 2017a, 2018
Мадьгенская	Джайлоучо	Киргизия (Ошская область)	~240.0–235.0	триасовая (нижний – средний)	ладинский – карнийский	Добрускина, 1980, 1982; Притыкина, 1981; Фелькер, 2022; Shcherbakov, 2008
Мольтено	Конингс Крун (Кон 222)	Лесото и ЮАР	~235.0–227.0	триасовая (верхний)	карнийский	Anderson et al., 1998; Deregnaucourt et al., 2019; Tierney et al., 2020
Байцзяньтань	Обнажение Шендигоу, Карамай	Китай (Синьцзян-Уйгурский автономный район)	~235.0–227.0	триасовая (верхний)	карнийский	Zheng et al., 2017b, 2018

Датировка	эратема	система	отдел	ярус	подъярус	свита/ формация
220	мезозойская	триасовая	верхний	норийский		
~227						Мальтено ³⁹
230						Байцзяньтань ⁴⁰
235	~237	средний	карнийский			мадыгенская ³⁷
240						Тончунь ³⁸
~242						
245	247,2	нижний	анизий, ладин, ниж.верх.			Грес-а-Вольция ³⁵
250						петропавловская ³⁴
251,2						мальцевская
251,9	254,14	татарский	оленек, вятск, ниж.			Крудас Бэй ³²
255						Чардубинь ³¹
259,5						полдарская ³⁰
260	264,3	биармийский	северодвин, южн.казанский			Бэй-фай ²⁹
265						Харборис ²¹
266,9						аманакская ²⁸
270	273,0	приуральский	ниж.верх.			белебеевская ²⁶
275						ивагорская ²⁴
280						Байтуганская ²⁵
283,5	290,1	курганский	фим.казанский			Соликамская ²¹
285						Кузнецкая ²²
290						кошелевская ²⁰
293,5	298,9	приуральский	самар, ассельск, гжельск, южн.казанский			Урали ²³
295						Летовице ¹⁵
300						Барсум ¹⁴
303,7	307,0	верхний	камский, гжельск, южн.казанский			Оттвайлер ¹¹
305						Комменгери ¹²
310						Кантера де Ладваплас ¹³
315,2	323,2	средний	московский			Гроувсенд ⁶
320						Хейлигенвальдер ⁸
323,2						Ллевеллин ⁷
	323,2	средний	башкирский			Янхугоу ⁸
						Авон ⁹
						Дип Харр ⁴

