

На правах рукописи



АРИСТОВ Даниил Сергеевич

**РАННЯЯ ЭВОЛЮЦИЯ ПРИМИТИВНЫХ
ГРИЛЛОНОВЫХ НАСЕКОМЫХ
(ИНФРАКЛАСС GRYLLONES, INSECTA)**

Специальность 25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва - 2017

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук (ПИН РАН)

Научный консультант: Расницын Александр Павлович, доктор биологических наук, профессор, ПИН РАН, главный научный сотрудник Лаборатории артропод

Официальные оппоненты:

Садовников Геннадий Николаевич, доктор геолого-минералогических наук, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Российский государственный геологоразведочный университет имени Серго Орджоникидзе», профессор Кафедры региональной геологии, седиментологии и палеонтологии

Легалов Андрей Александрович, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук, заведующий Лабораторией филогении и фауногенеза

Голуб Виктор Борисович, доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Воронежский государственный университет», профессор Кафедры экологии и систематики беспозвоночных животных

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» Дальневосточного отделения Российской академии наук

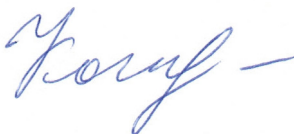
Защита состоится 08 ноября 2017 г. в 14:00 на заседании диссертационного совета Д 002.212.01 при ФГБУН Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН по адресу: Москва, Профсоюзная ул., д. 123

С диссертацией можно ознакомиться в Библиотеке Отделения биологических наук РАН (Москва, Ленинский пр-т, 33) и на официальном сайте ПИН РАН: <https://www.paleo.ru/upload/medialibrary/432/432a4122b474451000550af895a90cca.pdf>

Отзывы на автореферат просьба высылать в двух экземплярах по адресу: 117647 Москва, Профсоюзная ул. 123, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, ученому секретарю диссертационного совета
Факс +7 (495) 339 1266

Автореферат разослан «.....» августа 2017 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
к.г.-м.н.



В.А. Коновалова

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Подкласс Scarabaeona (крылатые насекомые) по принимаемой нами системе насекомых разделяется на два инфракласса – Scarabaeones и Gryllones (Rasnitsyn, Quicke, 2002). Первый инфракласс, скарабеоновые, включает в современной фауне такие крупнейшие отряды как жуки, перепончатокрылые, двукрылые, бабочки и другие. Описано более миллиона современных видов насекомых, подавляющее большинство (96%) видов которых относятся к скарабеоновым. Гриллоновые представлены в основном прямокрылыми, составляющими два из оставшихся четырех процентов. Остальные гриллоновые – тараканы, богомолы, термиты, палочники, веснянки и другие – малочисленны и насчитывают первые тысячи видов. Современные примитивные гриллоновые (отряд Eoblattida) представлены одним семейством Grylloblattidae с пятью родами и 32 видами (Wipfler et al., 2014). С Grylloblattidae часто сближают небольшой отряд Mantophasmodea, известный с юры по современность (Klass et al., 2002; Huang et al., 2008; Wipfler et al., 2015). В мелу примитивные гриллоновые не найдены. В юре, в местонахождении Каратау в Казахстане, на долю гриллоновых приходится пять процентов видов, два из которых относятся к прямокрылым (Расницын, 2015). Примитивные гриллоновые в Каратау составляют менее 1%. В триасовом (ладинском) Мадыгене на долю гриллоновых приходится уже 34%, в том числе 5% примитивных гриллоновых (по: Shcherbakov, 2008). В триасовых (анизийских) Вогезах доля группы около 10% видов.

В палеозое скарабеоновые менее разнообразны. Крупнейшие современные отряды этого инфракласса еще не появились (Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera) или были еще малоразнообразны (Coleoptera). В крупнейшем пермском местонахождении Чекарда в России Scarabaeones составляют половину видов насекомых. Из оставшейся половины, принадлежащей гриллоновым, 10% относятся к примитивным гриллоновым Cnemidolestida и Eoblattida (Пономарева и др., 2016), которым и посвящена данная работа. Как видно из этой цифры, даже в период своего максимального расцвета в кунгурском веке примитивные гриллоновые занимали в фауне насекомых довольно скромное, но все же заметное место. В других палеозойских местонахождениях доля видов примитивных гриллоновых колеблется от 37% в верхнекарбоновой Чуне (данные автора)

до 1% в нижнекунгурском Эльмо (Beckermayer, Hall, 2007). В целом же в палеозойских комплексах насекомых примитивные гриллоновые редко составляют заметную долю как по разнообразию, так и по численности. Однако примитивные гриллоновые составляют 10% семейств палеозойских насекомых (28 семейств из 278: Rasnitsyn et al., 2013, 2015 для перми; Rasnitsyn, Quicke, 2002 и www.fossilwork.org. для карбона).

Примитивные гриллоновые являются очень важной группой в филогенетическом плане. Относящийся сюда отряд Paoliida является предком для всех крылатых насекомых, а ближайшие потомки паолиид отряд Cnemidolestida – предками всего инфракласса Gryllones. Кнемидолестида были предками надотрядов Orthopteridea и Perlidea, а Eoblattida, второй отряд этой группы, – предком надотряда Blattidea.

Цель данной работы – характеристика исторического развития примитивных гриллоновых насекомых (Paoliida, Cnemidolestida, Eoblattida) в палеозое и их отношений с другими гриллоновыми.

В соответствии с поставленной целью были сформулированы задачи нашего исследования:

1. Изучить систематический состав и последовательность смены комплексов палеозойских примитивных гриллоновых, уточнить объем отрядов Paoliida, Cnemidolestida и Eoblattida с учетом новых данных и ревизии имевшихся ранее.

2. Изучить морфологию группы и реконструировать ее экологию на основе имевшихся и новых данных. Обобщить данные по индивидуальному развитию примитивных гриллоновых.

3. Описать динамику разнообразия группы в палеозое на основе полученных данных и выявить влияющие на нее факторы.

4. Определить место примитивных гриллоновых внутри инфракласса Gryllones и их филогенетические отношения как между собой и с другими гриллоновыми, так и со скарабеоновыми насекомыми.

5. Составить аннотированный каталог и определительные таблицы семейств и родов палеозойских примитивных гриллоновых.

Защищаемые положения

1. Инфракласс Gryllones является самым примитивным в подклассе Scarabaeona.

2. В палеозое гриллоновые насекомые включают четыре надотряда: Paolidea с отрядом Paoliida; Blattidea с отрядами Eoblattida, Blattida, Reculida

и Embiida; Orthopteridea с Titanoptera, Orthoptera и Phasmatida, и Perlidea с Cnemidolestida, Perlida и Forficulida.

3. Прimitивные гриллоновые (Paoliida, Cnemidolestida и Eoblattida) являются в основном палеозойской группой. Для карбона более характерны Paoliida и Cnemidolestida, для перми Eoblattida. Для палеозоя характерно снижение доли кнемидолестидовых при увеличении доли эоблаттидовых. В мезозой переходят почти исключительно Eoblattida. Этим же отрядом примитивные гриллоновые представлены и в современной фауне.

4. Динамика разнообразия примитивных гриллоновых в целом состоит из двух этапов – условно палеозойского (с намюрского века карбона по кунгурский век перми) и условно постпалеозойского (с уфимского века перми по современность). Для первого этапа характерен рост разнообразия. Для второго медленное и плавное угасание за счет практически полного прекращения появлений и более-менее равномерного вымирания. Этот этап продолжается с уфимского века ранней перми по современность.

5. В течение палеозоя до середины верхней перми среди примитивных гриллоновых не зарегистрировано существенных вымираний. Наблюдаемые в ассельском, сакмарском, уфимском и уржумском веках снижения разнообразия связаны с временным исчезновением некоторых семейств из захоронений.

6. Большинство локальных фаун примитивных гриллоновых приобретают мезозойский облик еще с уржумского века. Видимая смена фауны с палеозойской на мезозойскую происходит в середине поздней перми (исчезает 50% семейств), и обусловлена она географическими факторами. В любом случае окончательная смена произошла не позже анизия, когда вполне мезозойская фауна фиксируется в прибрежноморских отложениях. На рубеже палеозоя и мезозоя изменений разнообразия группы почти не происходит.

7. Основной тенденцией в эволюции примитивных гриллоновых в палеозое был переход от фитофилии (Paoliida, примитивные Cnemidolestida и Eoblattida) к геофилии и от фитофагии (Paoliida) к сапрофагии (Eoblattida) или хищничеству (Cnemidolestida).

8. Потомки гриллоновых Paoliida, отряды Cnemidolestida и Eoblattida, были предками остальных представителей инфракласса Gryllones. Потомками кнемидолестид были представители надотрядов Perlidea и Orthopteridea. От эоблаттид произошли представители надотряда Blattidea.

Научная новизна работы. Нами было описано шесть семейств, 55 родов и 87 видов палеозойских (преимущественно пермских) примитивных гриллоновых, что увеличило общее количество палеозойских семейств группы до 28, родов до 124, а видов до 246. Был ревизован состав всех палеозойских семейств группы и их отрядное положение. Состав отрядов Paoliida, Cnemidolestida и Eoblattida был ревизован. К паолиидовым было отнесено одно карбоновое семейство, к кнемидолестидовым 11 семейств, известных с карбона по юру, к зоблаттидовым 17 семейств, распространенных с карбона по современность. Ревизован и изменен состав надотрядов Blattidea и Perlida. Отряды Eoblattida и Cnemidolestida разделены на два подотряда каждый. Одно семейство, включавшееся в паолиидовых, отнесено к насекомым неясного положения. Три семейства прежнего отряда Grylloblattida отнесены к отряду Paleomanteida, одно к Perlida.

Уточнено стратиграфическое распространение примитивных гриллоновых, впервые приведены данные по динамике разнообразия этой группы в палеозое.

Предложена оригинальная схема филогенетических отношений надотрядов и отрядов инфракласса Gryllones.

Теоретическое и практическое значение. Результаты исследований примитивных гриллоновых как наиболее примитивных крылатых насекомых имеют важное теоретическое значение для общей энтомологии, систематики и филогении как инфракласса Gryllones, так и насекомых в целом, равно как и для эволюционной теории, включая теорию динамики биологического разнообразия. Выявленные комплексы примитивных гриллоновых и определение закономерностей их смены в соответствии с предложенной методикой позволяют использовать полученные результаты для корреляции палеозойских отложений. Результаты ревизии палеозойских примитивных гриллоновых на родовом уровне могут быть использованы для оценки как самого ископаемого биоразнообразия, так и моделирования его динамики. Продемонстрированная зависимость фаун примитивных гриллоновых от степени континентальности климата делает эту группу важной для палеоэкологических реконструкций.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность результатов подтверждается большим объемом фактического материала и апробацией полученных данных, представленных на научных конференциях и в публикациях. Основные положения были опубликованы в материалах

региональных, всероссийских и международных совещаний и представлены на: региональной конференции «Геология западного Урала на пороге 21 века» (Пермь, 1999); региональной конференции «Геология и полезные ископаемые западного Урала» (Пермь, 2000); Всероссийской научной конференции «Фауна, проблемы экологии, этологии и физиологии амфибиотических и водных насекомых России» (Воронеж, 2000); IV Всероссийской конференции «Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии» (Москва, 2002); XLVIII сессии Палеонтологического общества «Проблемы биохронологии в палеонтологии и геологии» (Санкт-Петербург, 2002); XIII съезде Русского энтомологического общества «Проблемы и перспективы общей энтомологии». (Краснодар, 2007); Годичном собрании секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества «Палеострат-2008» (Москва, 2008); пятой всероссийской научной школе молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы» (Москва, 2008); пятой международной конференции по ископаемым насекомым, членистоногим и янтарю (Китай, Пекин, 2010), пятой Международной конференции «Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии», посвященной 150-летию со дня рождения Владимира Прохоровича Амалицкого (1860-1917) (Москва, 2010); Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России» (Владикавказ, 2014); XIV съезде русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 2012); шестом международном конгрессе по ископаемым насекомым, членистоногим и янтарю (Ливан, Vublos, 2013); Годичном собрании секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества «Палеострат-2014» (Москва, 2014); конференции, посвященной 70-летию юбилею (памяти) В.В Жерихина «Палеоэнтомология: сообщества и кризисы» (Москва, 2015); XVIII Международном конгрессе по карбону и перми (Казань, 2015).

Личный вклад автора в работу. Автором определена цель работы и поставлены задачи, направленные на решение самостоятельно сформулированных научных проблем. В основу диссертации положены оригинальные авторские исследования, проводившиеся в 1998-2017 гг. Часть ископаемого материала была собрана автором в ходе экспедиционных работ на отложениях карбона России (2011 г.) и Украины (2012 г.), перми России (1998-2013 гг.) и Монголии (2013 г.). Большинство рисунков выполнено автором.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 98 научных работ, в том числе статей в журналах из перечня ВАК и изданиях, входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования – 66, монографий в соавторстве – шесть, прочих – 26.

Благодарности. Работа была выполнена в Лаборатории артропод Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН. Автор благодарит за поддержку и полезные советы заведующего этой лабораторией А.П. Расницына, а также всех сотрудников Лаборатории за многолетнее сотрудничество и поддержку. Автор признателен А.Г. Пономаренко (ПИН РАН), С.Ю. Стороженко (БПИ РАН) и А.В. Горохову (ЗИН РАН) за обсуждение работ автора и ценные замечания. С глубокой признательностью автор вспоминает покойного В.Г. Новокшенова, ставшего его первым научным руководителем.

Работа была выполнена при поддержке следующих грантов и программ: грант Президента РФ на поддержку молодых ученых МК-6619.2013.4; гранты РФФИ №№ 01-04-48925, 04-04-48296, 04-05-64911, 07-05-01158, 09-04-01241, 10-04-01713, 13-04-01839, 15-34-20745, 16-04-01498; Программ Президиума РАН: «Происхождение и эволюция биосферы», «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» и «Проблема происхождения жизни и формирования биосферы» (2004-2017 гг.).

Структура, объем и содержание работы. Диссертация объемом 238 страниц состоит из введения, семи глав, заключения и выводов; включает 43 рисунка, три текстовые таблицы и список литературы из 293 наименований.

Глава 1. ИНФРАКЛАСС ГРИЛЛОНОВЫХ И ЕГО МЕСТО В СИСТЕМЕ НАСЕКОМЫХ

1.1. Общая характеристика инфракласса Gryllones и его примитивных представителей (отряды Paoliida, Eoblattida, Cnemidolestida). В используемой нами системе высших таксонов насекомых подкласс Scarabaeona (крылатые насекомые) разделяется на два инфракласса – Scarabaeones и Gryllones (Rasnitsyn, Quicke, 2002; систематическое положение стрекоз и поденок, надотряды Libellulidea и Ephemeroidea, остается дискуссионным и здесь не обсуждается). Гриллоновые насекомые делятся на четыре надотряда – наиболее примитивный, предковый для всех

остальных крылатых насекомых надотряд паолидообразных Paoliidea, и его потомки тараканообразные (Blattidea), прямокрылообразные (Orthopteridea или Gryllidea) и веснянкообразные (Perlidea). Основными отличиями гриллоновых являются отсутствие криптостернии (стернальные склериты не инвагинированы внутрь груди) и складывание анальной лопасти заднего крыла, если она не редуцирована, по линии, проходящей перед второй анальной жилкой. К тараканообразным относятся такие современные отряды как тараканы, богомолы, термиты, эмбии, эоблаттидовые и мантофасматидовые. К прямокрылообразным – сами прямокрылые и палочники, к веснянкообразным – веснянки и уховертки. Из примитивных гриллоновых ныне представлены только реликтовые эоблаттидовые из Blattidea. В современной фауне гриллоновые насекомые составляют малую часть крылатых насекомых. В палеозое доля гриллоновых была заметно больше. К примитивным гриллоновым нами отнесены единственный отряд надотряда Paoliidea – Paoliida, и примитивные представители надотрядов Perlidea и Blattidea – отряды Cnemidolestida и Eoblattida, соответственно.

1.2. История изучения примитивных гриллоновых и изменения взглядов на систему примитивных Gryllones. Ископаемых насекомых, относимых нами к примитивным гриллоновым, начали изучать в основном во второй половине XIX века (Scudder, 1885; Brongniart, 1885, 1893). В начале XX века описание примитивных гриллоновых было продолжено (Handlirsch, 1906, 1911, 1919) и были обобщены все известные данные (Handlirsch, 1906). Примитивные гриллоновые описывались и из перми России (Zalessky, 1928; М. Залесский, 1929; Ю Залесский, 1939, 1950; G. Zalessky, 1937; Мартынов, 1940; Шаров, 1961). Были подготовлены обобщения накопленных данных на середину и конец XX века (Шаров, 1962; Carpenter, 1992).

Взгляды на систему и филогению примитивных гриллоновых широко варьируют от объединения всех их (и не только их) в одном отряде Protorthoptera (Carpenter, 1992) до распределения их различным образом по нескольким отрядам (Grylloblattida, Paoliida, Eoblattida, Paraplecoptera, Protoblattodea, Archaeorthoptera; Расницын, 1980; Стороженко, 1998; Storozhenko, 2002; Béthoux, Nel, 2002). Продолжалось также интенсивное описание ископаемого материала. Преемственность в систематике примитивных гриллоновых была очень ограниченной, поэтому нам пришлось пересмотреть всю систему группы на уровне выше семейства.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

2.1. Материал. Автором изучены примитивные гриллоновые из 35 палеозойских местонахождений (всего в мире их известно 71). Основным материалом для данной работы послужили коллекции Палеонтологического института РАН. Эти коллекции содержат около 3000 экземпляров примитивных гриллоновых, включающие голотипы более 200 видов примитивных гриллоновых, в том числе и описанные в ходе данной работы. Новые таксоны были описаны также из коллекций Государственного геологического музея им. В.И. Вернадского РАН (Москва, Россия), Key Laboratory of Insect Evolution & Environmental Changes, College of Life Sciences, Capital Normal University (Пекин, Китай), коллекции “Sammlung Mainfränkische Trias” in Markt Euerdorf (Нижняя Франкония, Германия), Museum of Comparative Zoology, Harvard University (Кембридж, США) и National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Вашингтон, США). Переописан типовой материал, хранящийся в Палеонтологическом институте РАН, Государственном геологическом музее им. В.И. Вернадского РАН, Department of Paleontology, Charles University (Прага, Чехия), Peabody Museum of Natural History, Yale University (Нью Хэвен, США), Museum of Comparative Zoology, Harvard University (Кембридж, США), Natal Museum (Питермарицбург, ЮАР) и National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Вашингтон, США). Прочие типы ревизованы по опубликованным материалам.

2.2. Методика. При обработке материала использовался бинокляр МПС-2, для изготовления фотографий – бинокляр Leica M 165 C с камерой Leica DFC 420. При изготовлении и обработке иллюстраций использовались программы Corel PHOTO-PAINT X6 и AdobePhotoshop CS2. При изучении и фотографировании в нужных случаях для повышения контраста образцы смачивались спиртом, за исключением тех, что сохранились на породе относительно слабоконсолидированной и/или содержащей водорастворимые соли. В этих случаях использовалась поляризация. Образцы препарировались по стандартной методике, при помощи различных препаровальных игл.

Названия старших таксонов, принятые в данной работе, даны по: Родендорф, 1977 и Rasnitsyn, Quicke, 2002. В названиях надотрядов использовалось окончание -idea, для отрядов -ida, для подотрядов -ina.

Для оценки динамики разнообразия использовались таксоны ранга семейства, как это принято в такого рода исследованиях насекомых

(Алексеев и др., 2001; Dmitriev, Ponomarenko, 2002; Ross et al., 2000; Labandeira, 2005; Nicholson et al, 2015; Rasnitsyn et al., 2015, 2016). Графики строились как для локальных комплексов, так и для обобщенных данных для геологических веков. Где возможно (практически только для пермских комплексов), использовалось нормирование исходных данных по логарифму объема выборки. Для контроля стратиграфической корреляции комплексов использовались показатели облика фауны, а также индексы обновления фауны и оборота фауны (Rasnitsyn et al., 2013, 2016).

2.3. Местонахождения палеозойских примитивных гриллоновых. В главе рассмотрено 71 палеозойское местонахождение, в котором были найдены примитивные гриллоновые. Дана географическая и стратиграфическая характеристики местонахождений, приведены фаунистические списки рассматриваемой группы.

Глава 3. МОРФОЛОГИЯ И ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ПРИМИТИВНЫХ ГРИЛЛОНОВЫХ

В главе приводится номенклатура жилок крыла примитивных гриллоновых (принята нами по: Rasnitsyn, Quicke, 2002) и обсуждаются индивидуальное развитие примитивных гриллоновых и систематическая принадлежность ископаемых нимф (рисунок 1). Гипотеза археметаболии примитивных гриллоновых (развития со стадией субимаго) не находит подтверждения на имеющемся материале.

Глава 4. КЛАССИФИКАЦИЯ ПАЛЕОЗОЙСКИХ ПРИМИТИВНЫХ ГРИЛЛОНОВЫХ

В главе монографически описаны таксоны примитивных гриллоновых рангом от отряда до рода. В описание включены ревизованная синонимика, диагнозы (от отряда до семейства), состав и распространение. Приведены определительные таблицы подотрядов, семейств и родов. Таким образом, описано три отряда, четыре подотряда (установлены автором), 29 семейств (шесть установлены автором), 10 семейств сведены в синонимы, четыре семейства исключены из состава примитивных гриллоновых. Изучены и ревизованы 157 родов, из них 55 установлены автором. К группе нами отнесены следующие отряды:

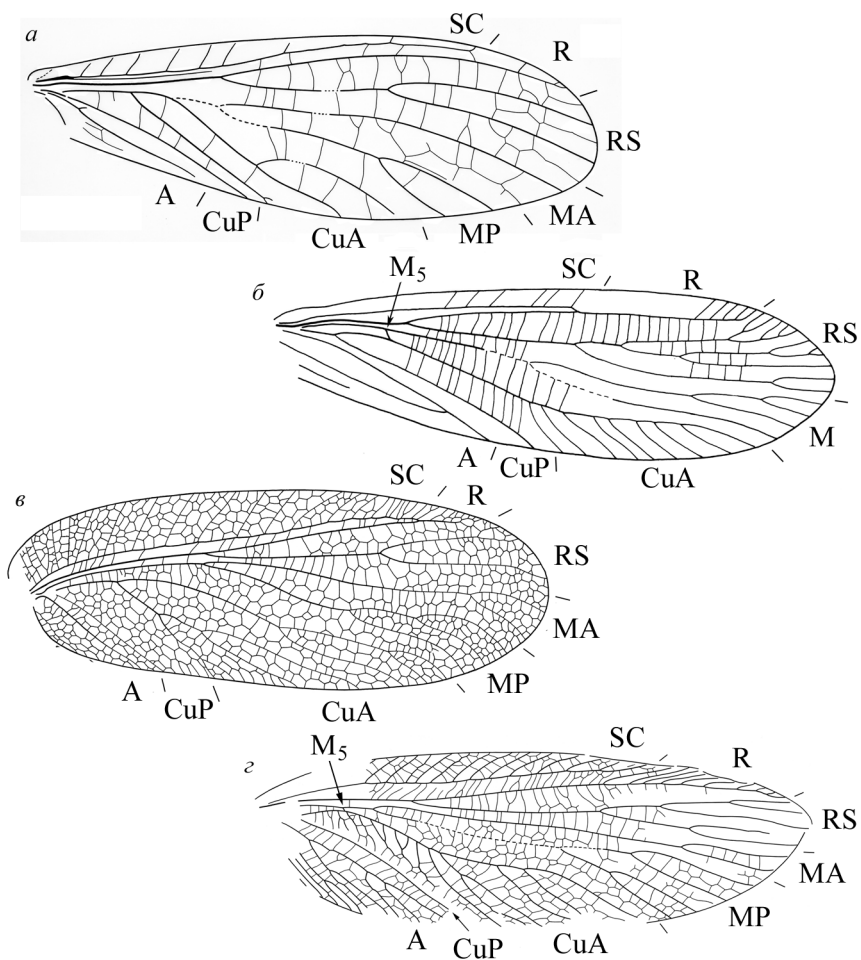


Рисунок 1 – Жилкование передних крыльев примитивных гриллоновых: *а* – *Tshekardomina maculata* Novokshonov et Aristov, 2002 (Cnemidolestida: Sojanoraphidiidae; из Aristov, 2016); *б* – *Tillyardembia antennaeplana* G. Zalesky, 1937 (Cnemidolestida: Tillyardemiidae; из Aristov, Rasnitsyn, 2009); *в* – *Permostriga angustata* Novokshonov, 1999 (Eoblattida: Idelinellidae; из Аристов, Расницын, 2012, с изменениями); *г* – *Idelina kamensis* Storozhenko, 1992 (Eoblattida: Permotermopsidae; из Aristov, 2015b). Обозначения см. в тексте

Класс Insecta Linné, 1758
Подкласс Scarabaeona Laicharting, 1781
Инфракласс Gryllones Laicharting, 1781
Надотряд Paoliidea Handlirsch, 1906
Отряд Paoliida Handlirsch, 1906
Семейство Paoliidae Handlirsch, 1906 (11 родов из верхнего карбона Северной Америки и Европы).
Надотряд Perlidea Latreille, 1802
Отряд Cnemidolestida Handlirsch, 1937
Подотряд Cnemidolestina Handlirsch, 1937
Семейство Cnemidolestidae Handlirsch, 1906 (18 родов из карбона и перми Северной и Южной Америки, Мадагаскара и Евразии).
Семейство Spanioderidae Handlirsch, 1906 (12 родов из карбона и перми Северной и Южной Америки и Евразии).
Семейство Gegerompidae Handlirsch, 1906 (2 рода из карбона Северной Америки и Азии).
Семейство Cumenophlebitidae Pruvost, 1919 (1 род из карбона Европы).
Семейство Emphylopteridae Handlirsch, 1922 (2 рода из карбона Евразии).
Семейство Tillyardemiidae G. Zalesky, 1938 (4 рода из перми Европы).
Семейство Psoropteridae Carpenter, 1976 (2 рода из перми Северной Америки и триаса Европы).
Семейство Sylvabestiidae Aristov, 2000 (9 родов из перми Северной Америки и Европы).
Семейство Pterygidae Aristov et Rasnitsyn, 2014 (1 род из перми Северной Америки).
Семейство Neraphidiidae Aristov, 2014 (три рода из карбона и перми Евразии).
Семейство Ctenoptilidae Aristov, 2014 (1 род из карбона Европы).
Подотряд Parmapterina Aristov et Rasnitsyn, 2015
Семейство Parmapteridae Aristov et Rasnitsyn, 2015 (2 рода из карбона и перми Северной Америки и Евразии).
Семейство Protemiidae Tillyard, 1937 (15 родов из перми Северной Америки и Евразии).
Семейство Pinideliidae Storozhenko, 1997 (три рода из перми Европы).

Семейство Juraperlidae Huang et Nel, 2007 (два рода из триаса и юры Азии).

Надотряд Blattidea Latreille, 1810

Отряд Eoblattida Handlirsch, 1906

Подотряд Eoblattina Handlirsch, 1906, stat. n.

Семейство Eoblattidae Handlirsch, 1906 (4 рода из карбона Северной Америки и Европы).

Семейство Casurgidae Handlirsch, 1911 (5 родов из карбона и перми Северной Америки и Европы).

Семейство Ideliidae M.Zalessky, 1928 (14 родов из перми Европы и Азии и триаса Азии).

Семейство Permotermopsidae Martynov, 1937 (7 родов из перми Евразии).

Семейство Bardapteridae G. Zalessky, 1944 (4 рода из перми Европы).

Семейство Megakhosaridae Sharov, 1961 (20 родов из перми Евразии и Африки и триаса Евразии).

Семейство Blattogryllidae Rasnitsyn, 1976 (13 родов из перми Европы, триаса и юры Евразии).

Семейство Daldubidae Storozhenko, 1996 (3 рода из карбона и триаса Азии).

Семейство Doubraviidae Aristov, 2015 (3 рода из перми Европы).

Семейство Grylloblattidae Walker, 1914 (5 современных родов из Северной Америки и Азии).

Подотряд Protophasmatina Brongniart, 1885, stat. n.

Семейство Protophasmatidae Brongniart, 1885 (7 родов из карбона Северной Америки и Европы и перми Южной Америки и Европы).

Семейство Mesorthopteridae Tillyard, 1916 (7 родов из перми Евразии и триаса Азии, Африки и Австралии).

Семейство Atactophlebiidae Martynov, 1930 (5 родов из перми Европы).

Семейство Euryptilonidae Martynov, 1940 (3 рода из перми Северной Америки и Евразии).

Семейство Idelinellidae Storozhenko, 1997 (5 родов из карбона Северной Америки и перми Европы).

Семейство Permoplectinidae Aristov, 2005 (1 род из перми Евразии).

Семейство Soyanopteridae Aristov et Rasnitsyn, 2011 (3 рода из перми Европы).

5.1. Распространение примитивных гриллоновых в палеозое.

Древнейшие примитивные гриллоновые известны из намюрских отложений США и Европы и представлены сразу двумя отрядами, Paoliida и Eoblattida. Более разнообразны паолиидовые Paoliidae, эоблаттидовые Sacurgidae единичны. Из Китая описаны представители кнемидолестидовых (Spanioderidae, Emphylopteridae и Parmapteridae), но намюрский возраст этих находок вызывает сомнения. В вестфальских отложениях Европы найдены последние представители паолиидовых (Paoliidae), редкие эоблаттидовые (Protophasmatidae) и кнемидолестидовые (Cnemidolestidae, Spanioderidae, Cymenophlebiidae и Emphylopteridae). В местонахождениях США того же возраста присутствуют разнообразные кнемидолестидовые (Cnemidolestidae, Spanioderidae, Gerapompidae Cymenophlebiidae, Sylvabestiidae, Parmapteridae) и более редкие эоблаттидовые (Eoblattidae, Protophasmatidae и Sacurgidae). Последние два отряда известны также из стефанских отложений Франции (кнемидолестидовые Cnemidolestidae и Stenoptilidae, эоблаттидовые Eoblattidae и Protophasmatidae), касимовских отложений Украины (эоблаттидовые Eoblattidae) и России (кнемидолестидовые Cnemidolestidae, Spanioderidae и Neraphidiidae). В перми примитивные гриллоновые представлены кнемидолестидовыми и эоблаттидовыми. Редкие представители этих двух отрядов найдены в карбон-пермских отложениях Бразилии и Аргентины (кнемидолестидовые Cnemidolestidae, Spanioderidae и эоблаттидовые Protophasmatidae). В ассельских отложениях США найдены кнемидолестидовые (Spanioderidae), в одновозрастных местонахождениях Германии эоблаттидовые (Permothermopsidae и Protophasmatidae). Найденные в Чехии сакмарские примитивные гриллоновые (кнемидолестидовые Prottembiidae и Sylvabestiidae, эоблаттидовые Doubraviidae) малочисленны и малоразнообразны; артинские местонахождения насекомых не известны. В нижнекунгурских местонахождениях США численность и разнообразие группы остается низкой. Отряд Eoblattida представлен семействами Sacurgidae и Euryptilonidae, Cnemidolestida более разнообразны – Prottembiidae, Psoropteridae, Sylvabestiidae и Pterygidae. Своего расцвета примитивные гриллоновые достигают в конце кунгурского века – кнемидолестидовые в это время насчитывают семь семейств (Cnemidolestidae, Tillyardembiidae, Neraphidiidae, Sylvabestiidae, Prottembiidae,

Pinideliidae и Parmapteridae), зоблаттидовые – 11 (Cacurgidae, Doubraviidae, Bardapteridae, Megakhosaridae, Ideliidae, Idelinellidae, Euryptilonidae, Permopectinidae, Soyanopteridae, Atactophlebiidae и Mesorthopteridae). В уфимском веке найдены кнемидолестидовые Protombiidae, Tillyardemiidae, Pinideliidae и Sylvabestiidae. Многие семейства зоблаттидовых не найдены, зарегистрированы только Permotermopsidae, Megakhosaridae, Ideliidae, Permopectinidae и Mesorthopteridae. В начале казанского века разнообразие кнемидолестидовых остается на уфимском уровне (найжены те же семейства). Разнообразие зоблаттидовых восстанавливается – найдены представители 11 семейств (Permotermopsidae, Doubraviidae, Bardapteridae, Megakhosaridae, Ideliidae, Blattogryllidae, Idelinellidae, Permopectinidae, Soyanopteridae, Atactophlebiidae и Mesorthopteridae). В верхнеказанских отложениях кнемидолестидовые несколько менее разнообразны, чем в нижней казани (найжены Protombiidae, Tillyardemiidae и Sylvabestiidae). Резко сокращается количество найденных зоблаттидовых (шесть семейств: Permotermopsidae, Megakhosaridae, Ideliidae, Euryptilonidae, Permopectinidae и Atactophlebiidae). В уржумском веке снижение разнообразия зоблаттидовых продолжается – найжены только Megakhosaridae и Ideliidae. Разнообразие кнемидолестидовых остается на прежнем уровне (Neraphidiidae, Protombiidae и Sylvabestiidae). Северодвинские кнемидолестидовые представлены уже только двумя семействами (Protombiidae и Sylvabestiidae). Разнообразие зоблаттидовых, напротив, восстанавливается – найдено 10 семейств, в том числе раннепермские реликты (Cacurgidae, Permotermopsidae, Bardapteridae, Megakhosaridae, Blattogryllidae, Protphasmatidae, Idelinellidae, Soyanopteridae, Atactophlebiidae и Mesorthopteridae). В вятском веке разнообразие кнемидолестидовых остается низким (Psoropteridae и Tillyardemiidae). Многие семейства зоблаттидовых вымирают, найжены только Megakhosaridae и Blattogryllidae.

Из кнемидолестидовых в мезозой переходят только Psoropteridae. Палеозойские зоблаттидовые, перешедшие в мезозой, более разнообразны – Daldubidae, Ideliidae, Megakhosaridae, Blattogryllidae и Mesorthopteridae.

5.2. Связь фаун с палеогеографией и климатом. Карбоновые элементы в пермских фаунах примитивных гриллоновых. На сегодняшний день не известны крупные разновозрастные фауны примитивных гриллоновых, приуроченные к разным климатическим поясам или имеющим разный (прибрежноморской или внутриконтинентальный) генезис. Однако можно сказать, что прибрежноморские местонахождения с

морским климатом в целом богаче внутриконтинентальных. Даже несмотря на то, что в прибрежноморских местонахождениях собрано гораздо больше материала, нормированное (учитывающее разный объем материала в разных местонахождениях) разнообразие на окраинах континентов выше, чем внутри них. Подтверждает эту закономерность и материал из внутриконтинентального кунгурского местонахождения Эльмо в США. При огромных сборах (сопоставимых по объему со всеми остальными пермскими местонахождениями вместе взятыми) разнообразие примитивных гриллоновых очень низкое. Максимальное разнообразие гриллоновых также приурочено к умеренным широтам с семиаридным климатом. И в низких (как уже в упоминавшемся Эльмо), и в высоких широтах (севернее 30° сш или южнее 45° юш) разнообразие низкое. Оптимальными для примитивных гриллоновых были семиаридные условия с морским климатом.

Заслуживает внимания, что находки карбоновых реликтов кнемидолестидовых (*Cnemidolestidae*, *Spanioderidae* и *Neraphidiidae*) в перми приурочены к высоким широтам. Фауна нижнепермских высокоширотных местонахождений Южной Америки по составу карбоновая. Карбоновые кнемидолестидовые чаще встречаются и в высокоширотных нижнепермских местонахождениях России, чем в умеренных широтах. В отличие от кнемидолестидовых, карбоновые семейства зоблаттидовых в перми приурочены к прибрежноморским, семиаридным условиям в умеренных широтах.

5.3. Динамика разнообразия примитивных гриллоновых в палеозое. Динамика таксономического разнообразия представляет важный аспект эволюционного процесса, позволяющий количественно оценить направление, динамику и баланс процессов формообразования и вымирания. Из существующих подходов и методов изучения динамики разнообразия для наших целей использовался показатель облика фауны (соотношение условно палеозойских и условно постпалеозойских), а также использовались такие критерии как индекс обновления фауны и ее оборот (подробнее см. раздел 2.2).

Для намюрского (начало башкирского) века характерно доминирование паолидовых и низкое разнообразие зоблаттидовых. В местонахождении Сяхознь в Китае, датированном намюром, примитивные гриллоновые представлены только кнемидолестидовыми. Фауна этого местонахождения в целом выглядит, скорее, вестфальской. В вестфальском (конец башкирского – московский) веке паолидовые занимают скромное положение, доминируют

кнемидолестидовые, зоблаттидовые редки. В стефанских отложениях паолиидовые не известны, доминируют по-прежнему кнемидолестидовые. Для переходных карбон-пермских, ассельских, сакмарских и кунгурских отложений (артинские местонахождения примитивных гриллоновых не известны) характерна примерно равная доля *Cnemidolestida* и *Eoblattida*. В более молодых пермских отложениях кнемидолестидовые редки, доминируют чаще малоразнообразные зоблаттидовые.

Основные рубежи изменения их разнообразия в палеозое. Динамика разнообразия примитивных гриллоновых в целом состоит из двух этапов – палеозойского (с намюрского века карбона по кунгурский век перми) и постпалеозойского (с уфимского века перми по современность). Для первого этапа характерен рост разнообразия, для второго – медленное и плавное угасание за счет практически полного прекращения появлений и более или менее равномерного медленного вымирания. Этот этап продолжается с уфимского века нижней перми по современность. После кунгурского века среди примитивных гриллоновых появляются только три семейства – кнемидолестидовые *Juraperlidae* в среднем триасе, зоблаттидовые *Blattogtyllidae* в средней перми и современные *Grylloblattidae*, возможно, возникающие в юре.

Для палеозоя в динамике разнообразия примитивных гриллоновых можно выделить несколько более кратких этапов.

Позднекарбонный – раннекунгурский этап начинается с появления группы в намюрском веке позднего карбона. В течение этого этапа разнообразие по местонахождениям колеблется на невысоком уровне, вымирания компенсируются появлениями. На намюрский и, особенно, вестфальский век приходится рост разнообразия. Далее следует его снижение до сакмарского минимума, причем разнообразие остается низким и в начале кунгурского века. Кривая разнообразия на границе карбона и перми не показывает его резких изменений. Тем не менее, раннепермская фауна по составу заметно отличается от верхнекарбонной. Многие карбон-пермские семейства в этом интервале временно исчезают из захоронений, и их место занимают появляющиеся пермские семейства. За счет этого фауна ассельского-раннекунгурского веков по наблюдаемому разнообразию выглядит типично пермской.

На начало позднекунгурского – позднесеверодвинского этапа приходится расцвет кнемидолестидовых и зоблаттидовых. Разнообразие

растет как за счет вновь появляющихся семейств, так и за счет повторного появления карбоновых семейств, не найденных в более древних пермских комплексах. Семейственное разнообразие группы достигает своего максимума в конце кунгурского и держится на высоком уровне, со снижением в уфимском, до начала казанского века. Снижение разнообразия в уфимском веке не связано с вымиранием – не найденные семейства известны как из более древних, так и из более молодых отложений. Это снижение может объясняться как недостатком материала, так и региональной аридизацией (весь уфимский материал известен из одного региона, характеризующегося (суб?)аридным климатом). Последнее могло повести за собой снижение численности насекомых, что отразилось на наблюдаемом разнообразии. В целом разнообразие остается высоким до конца северодвинского века. Однако с позднеказанского по раннесеверодвинское время наблюдаемое разнообразие низкое. Резкое падение разнообразия в середине казанского века, отраженное на графике (после Сояны на рисунке 2), как и в уфимском веке, кажущееся. Часть раннеказанских проходящих семейств, не найденных в позднеказанских и раннесеверодвинских отложениях, найдена в позднесеверодвинское время. Для ряда верхнеказанских местонахождений характерны условия, неблагоприятные для примитивных гриллоновых. Это может быть следствием региональной аридизации (местонахождение Китяк), низкоширотного (Лодев) или, напротив, высокоширотного положения (Калтан). В результате из 14 семейств, проходящих из нижней казани в уржум, в верхней казани найдено только семь. Пики разнообразия в рассматриваемом интервале приходятся на поздний кунгур, раннюю казань и конец северодвинской эпохи и связаны с местонахождениями прибрежноморского генезиса (Чекарда, Сояна и Исады, соответственно). Остальные местонахождения этого времени внутриконтинентальные и, видимо, неблагоприятные для примитивных гриллоновых. Та же закономерность прослеживается и у большинства остальных насекомых.

Вятско-мезозойский этап сходен с верхнеказанско-нижнесеверодвинским интервалом в том, что местонахождения располагались внутри континентов и характеризуются низким разнообразием. Собственно на границе перми и триаса почти никаких изменений не происходит: только одно вятское семейство кнемидолестидовых не переходит в мезозой. Несмотря на то, что раннетриасовые и анизийские фауны примитивных гриллоновых

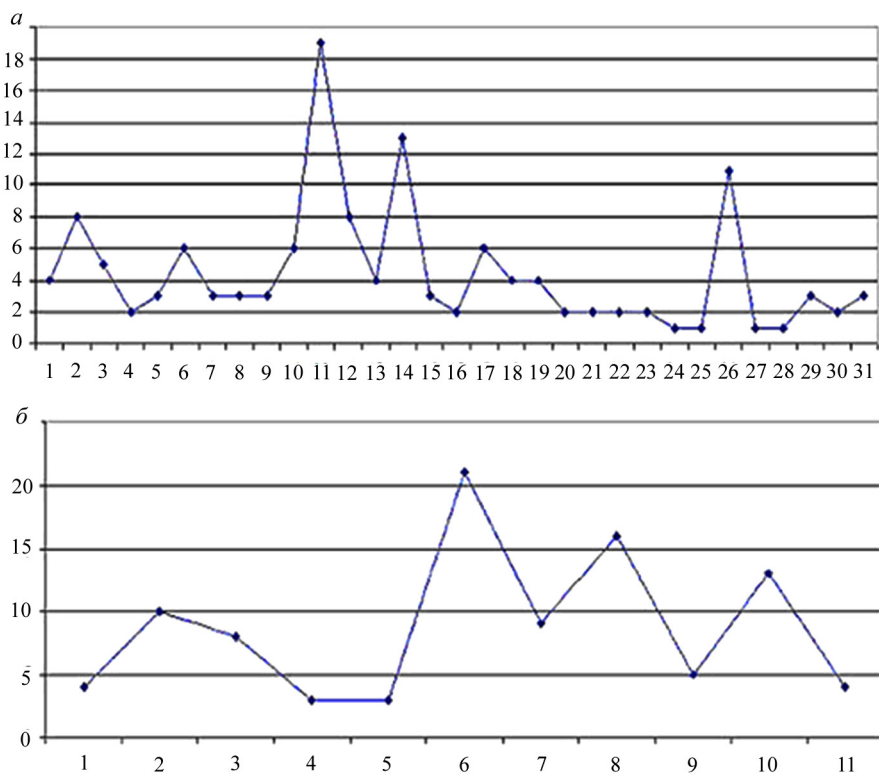


Рисунок 2 – Разнообразие (количество семейств) примитивных гриллоновых в палеозое: *a* – по местонахождениям, *б* – по векам. Обозначения на *a*: 1 – Хаген Ворхалле, Сяхоэнь; 2 – Мэзон Крик; 3 – Радсток, Писберг; 4 – Монсо-ле-Мин; 5 – Комментри, Ломоватка; 6 – Чуня и др.; 7 – Боитува, Тайо и др.; 8 – Карризо Арройо, Нидермошель, Лейбах; 9 – Обора; 10 – Эльмо, Мидко, Каст Холлоу; 11 – Чекарда и др.; 12 – Воркута; 13 – Тюлькино, Колва; 14 – Сояна; 15 – Тихие Горы; 16 – Лодев; 17 – Китяк; 18 – Калтан, Тёш; 19 – Чепаниха, Костоваты, Белый Яр; 20 – Каргала; 21 – Бор-Тологой; 22 – Караунгир; 23 – Ново-Александровка, Кульчумово; 24 – Суриёкова; 25 – Моой Ривер; 26 – Исады; 27 – Аристово; 28 – Вязники; 29 – Недуброво, Залазна; 30 – Бабий Камень; 31 – Анакит. Обозначения на *б*: 1 – намюрский, 2 – вестфальский, 3 – стефанский яруса карбона; 4 – ассельский, 5 – сакмарский, 6 – кунгурский, 7 – уфимский, 8 – казанский, 9 – уржумский, 10 – северодвинский, 11 – вятский яруса перми

не известны, древнейшие мезозойские (ладинско-карнийские) фауны почти не отличаются по составу от вятских.

В связи с последним рассмотренным этапом следует упомянуть вопрос о пермтриасовом кризисе. Как уже говорилось выше, фауны конца средней и верхней перми (за исключением Исад) мало отличаются по составу от среднетриасовых и состоят преимущественно из «постпалеозойских» кнемидолестидовых Psoropterae и эоблаттидовых Megakhosaridae, Blattogyllidae, Ideliidae и Mesorthopterae. Более древние имеют палеозойский облик, но их смена на «мезозойские» кажущаяся и определяется сменой прибрежморских фаун на внутриконтинентальные. Время реального вымирания древних семейств в течение средней и поздней перми остается неизвестным: несомненно лишь, что в ближайших по времени благоприятных для них прибрежморских условиях анизия Европы эти семейства уже отсутствуют.

Таким образом, смена фауны примитивных гриллоновых с палеозойской на мезозойскую связана, прежде всего, с некомпенсированным вымиранием палеозойских семейств в середине верхней перми и, вероятно, имеет тафономические причины (смена прибрежморского генезиса большинства местонахождений на внутриконтинентальный в вятском веке). Благодаря этому исчезновению, появившиеся в конце нижней и начале средней перми «постпалеозойские» семейства (появившиеся в кунгурском и нижнеказанском веках) становятся доминирующей группой, и с вятского века фауна по своему составу становится мезозойской. Можно сказать и иначе: мезозойская фауна примитивных гриллоновых сохраняет позднепермский облик. Локальные же фауны приобретают мезозойский облик начиная с уржумского века, и состоят преимущественно из «постпалеозойских» семейств. Это объясняется, скорее всего, тем, что «палеозойские» элементы в конце средней – начале верхней перми крайне редки и их находки зависят от объема сборов.

В целом в пермтриасовом кризисе примитивных гриллоновых можно выделить следующие фазы из числа описанных Расницыным (Rasnitsyn, 1989):

Подготовительной фазе кризиса соответствует временной интервал с позднекунгурского по раннеказанский века. Происходит обновление фауны за счет появления почти всех «постпалеозойских семейств» (только одно такое семейство появляется в карбоне).

Парадоксальная фаза кризиса продолжается с позднеказанского по позднесеверодвинский века. Появления прекращаются, в конце этой фазы происходит архаизация фауны (появление раннепермских и даже карбоновых элементов, не найденных в нижнеказанских и верхнесеверодвинских отложениях).

Драматическая фаза кризиса (ускоренное обновление фауны) у примитивных гриллоновых отсутствует из-за почти полного прекращения формообразования после раннеказанского века.

На интервал с вятского века перми по анизийский век триаса приходится успокоительная фаза кризиса (снижение темпа обновления фауны почти до нуля за счет торможения теперь уже и вымирания).

5.4. Распространение мезозойских примитивных гриллоновых.

Как уже говорилось выше, из кнемидолестидовых в мезозой переходят только Psoropterae. Представители этого семейства найдены в анизии Германии. Последние представители псороптерид зарегистрированы в ладинских отложениях Кыргызстана. В этих же отложениях появляется последнее семейство кнемидолестидовых Juraperlidae. Это семейство просуществовало до поздней юры.

Из зоблаттидовых после палеозоя появляется только одно семейство – современные Grylloblattidae. В анизийских отложениях известны Megakhosaridae, Blattogryllidae и Mesorthopterae. В ладинских к ним добавляются повторно появляющиеся в захоронениях Daldubidae и Ideliidae. В юре зоблаттидовые представлены Blattogryllidae, Mesorthopterae и, возможно, современными Grylloblattidae. В мелу и кайнозойе, однако, представители примитивных гриллоновых не найдены. Это может объясняться тем, что Grylloblattidae бескрылы и имеют мало шансов на попадание в захоронения. В современной фауне отряд представлен только немногочисленным семейством Grylloblattidae.

Глава 6. ЭКОЛОГИЯ ПРИМИТИВНЫХ ГРИЛЛОНОВЫХ

6.1. Отряд Paoliida. Представители отряда Paoliida вели образ жизни облигатных, малоподвижных фитофилов, питающихся содержимым спорангиев. Наиболее близкий современный аналог – палочники (отряд прямокрылообразных Phasmatida). От палочников, питающихся любыми частями растений, паолиидовые отличались облигатным питанием

содержимым спорангиев (палинофагией). На такой образ жизни паолиидовых указывают крупные размеры, не модифицированная (в отличие, например, от вытянутой клювообразной головы гипоперлид) голова с крупными глазами и очень длинными (возможно, длиннее тела) антеннами, пронотум без параноталий, отсутствие компактного складывания крыльев и очень длинные, прицепные (на отпечатках направленные голеньями вперед) ноги с развитым аролием на лапках. Передние ноги не были увеличены по сравнению со средними и не несли вооружения. Крылья паолиид имели округлотреугольную форму и обильное жилкование со «слепыми» ветвями, заканчивающимися среди архидиктия. Такие крылья, вероятно, были мало приспособлены для сильного полета.

6.2. Отряд Cnemidolestida. Представители кнемидолестидовых вели хищный образ жизни. Карбоновые представители отряда больше всего напоминали богомолов. Для многих из них были характерны хватательные (увеличенные или вооруженные зубцами) передние ноги и подвижная голова с «хищными» челюстями. Прицепные, как у паолиидовых, средние и задние ноги и наличие криптической окраски на аэродинамически более совершенных крыльях указывают на фитофильный и более подвижный образ жизни. В перми большинство кнемидолестидовых утратило связь с растениями и перешло к обитанию в подстилке. Тело многих пермских представителей отряда характерно для обитателя крупноскважинной растительной подстилki (вытянутое, гибкое тело, с укороченными ногами, мягкие крылья со слаборельефным жилкованием). Судя по строению ротового аппарата, пермские кнемидолестидовые также были хищниками. Такие формы экологически более всего напоминали современных жуков стафилинид. Часть пермских кнемидолестидовых сохранили облик и образ жизни карбоновых представителей отряда. Некоторые из нимф, вероятно, относящихся к кнемидолестидовым, вели достаточно открытый образ жизни, другие же были типичными стратобионтами. По типу питания известные нимфы были сапрофагами, питающимися у уреза воды.

6.3. Отряд Eoblattida. Образ жизни палеозойских эоблаттидовых больше всего напоминал тараканов. Для них также были характерны параноталии, защищающие крылья, полимеризованное жилкование, превращающее крыло в жесткое надкрылье, клавус, обеспечивающий надежную фиксацию крыльев в сложенном состоянии, и вооруженные шипами ноги. Все эти признаки характерны для специализированных

обитателей подстилки. По типу питания эти эоблаттидовые были сапрофагами и/или хищниками. Некоторые формы не утратили связи с растениями и сохранили палинофагию, вероятно, факультативную. Некоторые формы с крупной, подвижной головой и мощными челюстями, вероятно, сочетали хищничество с сапрофагией или были облигатными хищниками. Такие формы имели более совершенные крылья и вели более или менее открытый образ жизни герпетобионтов. Нимфы палеозойских эоблаттидовых вели образ жизни, сходный с таковым имаго. Для некоторых нимф, вероятно, относящихся к Eoblattida, был характерен водный образ жизни и сапрофагия. Современные представители этого отряда хищные стратобионты. Одной из их особенностей является низкий температурный оптимум, позволяющий им питаться обездвиженными низкой температурой мелкими беспозвоночными.

Глава 7. ФИЛОГЕНИЯ НАДОТРЯДОВ И ОТРЯДОВ GRYLLONES И ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ИНФРАКЛАССА В ПАЛЕОЗОЕ

7.1. Взгляды разных авторов на филогению примитивных гриллоновых. Как и представления о систематике примитивных гриллоновых (см. главу 1.2), взгляды на их родственные отношения и историческое развитие далеки от устоявшихся и существенно различны не только у разных исследователей, но и часто у одного и того же в разное время (ср. Мартынов, 1938; Шаров, 1968; Расницын, 1980; Rasnitsyn, 2002; Горохов, 2004; Grimaldi, Engel, 2005).

Примитивные гриллоновые в нашем понимании были в какой-то мере выделены таксономически (как Protoblattodea и Prothorthoptera), по крайней мере, со времен Гандлирша. Однако, поскольку эти и другие, позднее выделенные отряды у разных авторов очень сильно различаются по составу, использовать их не представлялось возможным.

7.2. Используемые филогенетические методы. Ввиду специфики палеонтологии насекомых (фрагментарность материала и пр.) прямое использование кладистики и тем более молекулярной филогенетики оказалось невозможным, однако значимость центрального понятия синапоморфии не вызывает сомнения (рисунок 3). Одновременно используется метод прослеживания эволюционных последовательностей во времени (Расницын, 2002) (см. ниже).

7.3. Ранний филогенез гриллоновых. Наиболее примитивными крылатыми насекомыми считаются карбоновые (намюрские и ранневестфальские) представители отряда Paoliida, отнесенного нами к надотряду Paoliidea инфракласса Gryllones. Основанием для этого послужило сходство паолиидовых с примитивными зоблаттидовыми Sacurgidae, большее, нежели с кем-либо из скарабеоновых насекомых. Ранняя эволюция крылатых насекомых, в частности, гриллоновых, приходится на намюрский век карбона, знания о насекомых которого крайне неполны. Большинство местонахождений этого времени или бедны, или их намюрская датировка сомнительна. Многие переходные формы до сих пор не найдены. Тем не менее, облик этих форм вполне представим, хоть и носит отчасти гипотетический характер.

Наиболее примитивные гриллоновые, паолиидовые, отличаются от остальных представителей инфракласса, прежде всего, первично гомономными крыльями. Их задние крылья изначально не имели подворачивающейся в покое анальной лопасти. Приобретение этой структуры и было ключевым новообразованием общего предка остальных гриллоновых. Кроме этого, для такого предка должен был быть характерен фитофильный облик (в частности, отсутствие параноталий на пронотуме) и ряд архаичных черт в жилковании (SC, заканчивающаяся развилком, «слепые» ветви RS и CuA, и сама CuA небольшая и правильно гребенчатая назад). Формы, соответствующие приведенному описанию, на сегодняшний день не найдены. Отчасти ему соответствует карбоновое семейство кнемидолестидовых Stenoptilidae, однако для него характерно продвинутое прекостальное поле и гипертрофированная CuA. Эти признаки не позволяют рассматривать ктеноптилид как предков остальных гриллоновых. Больше подходят на эту роль кнемидолестидовые Spanioderidae. Примитивные представители этого семейства отличаются по переднему крылу от паолиидовых в основном более богатой CuA, не несущей задних ветвей.

7.4. Эволюция отряда Cnemidolestida. Предком отряда Cnemidolestida (и, соответственно, надотрядов Perlidea и Orthopteridea) были карбоновые формы, сходные со Spanioderidae, имеющие небольшую CuA, но отличающиеся наличием задних ветвей на ней. Кроме перечисленных семейств, в вестфальском веке от Spanioderidae произошли Cnemidolestidae, Gerapompidae, Cymenophlebiidae и Neraphidiidae (подотряд Cnemidolestina).

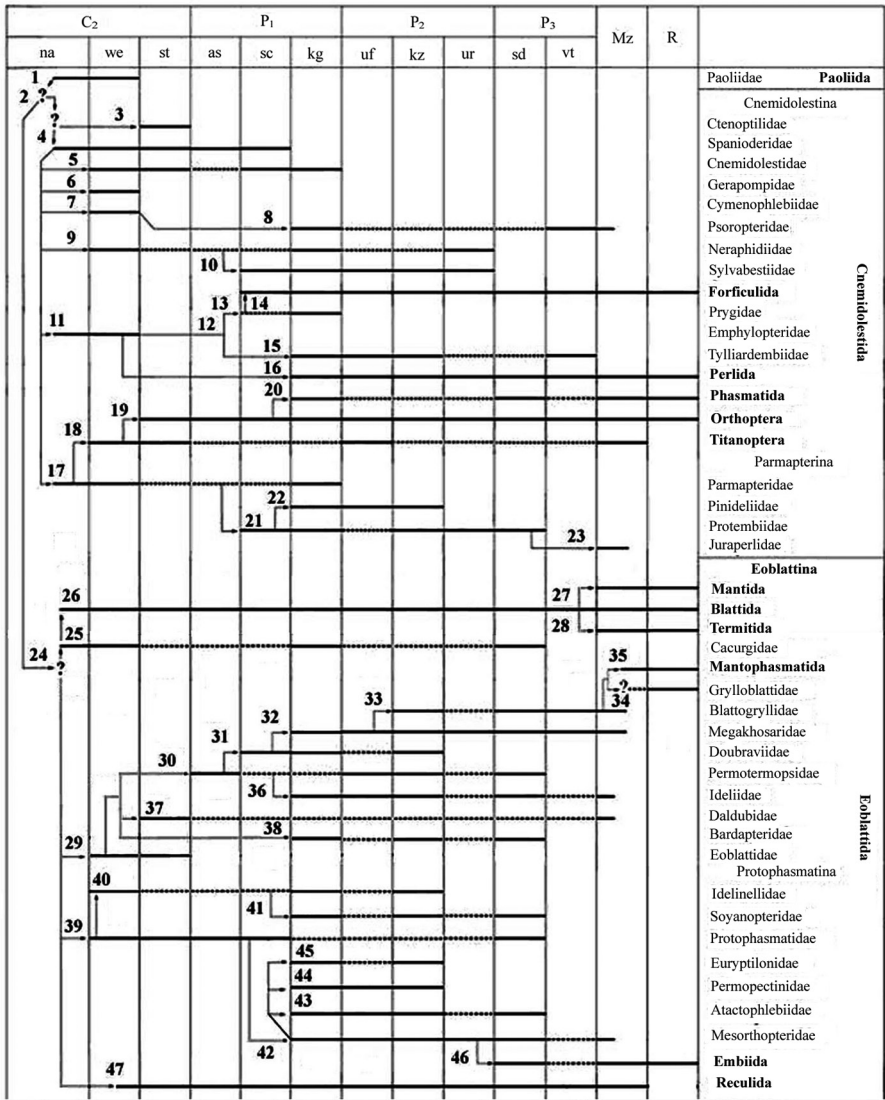


Рисунок 3 – Филогения гриллоновых насекомых

Условные обозначения к рисунку 3. Синапоморфии примитивных гриллоновых насекомых:

- 1 - Появление крыльев.
- 2 - Появление в задних крыльях анальной области, подворачивающейся по линии проходящей перед второй анальной жилкой.

- 3 - Полимеризация CuA.
- 4 - Редукция задних ветвей CuA.
- 5 - Редукция MP.
- 6 - Смещение первого развилка CuA к ее основанию.
- 7 - Появление анастомоза M+CuA.
- 8 - Смещение первого развилка CuA к анастомозу M+CuA.
- 9 - Смещение первого развилка M в базальную треть крыла.
- 10 - Редукция развилка на вершине SC.
- 11 - Редукция ветвей CuA.
- 12 - Появление анальной петли в передних крыльях.
- 13 - Смещение основания RS в дистальную половину крыла.
- 14 - Элитризация передних крыльев, появление параноталий.
- 15 - Смещение первого развилка M к середине крыла.
- 16 - Появление излома на RS ("X-образная структура"), адаптация нимф к водной среде.
- 17 - Появление анастомоза M₅+CuA₁.
- 18 - Появление прекостального поля и ветвления CuP.
- 19 - Редукция ветвей CuP, адаптации к прыжку.
- 20 - Появление жилкования субпараллельного краю крыла.
- 21 - Анастомоз оснований M и CuA.
- 22 - Появление ветвления CuA₂.
- 23 - Смещение RS к середине крыла.
- 24 - Появление параноталий пронотума.
- 25 - Переход вершины SC на C.
- 26 - Появление закрывающих голову параноталий.
- 27 - Появление хватательных передних ног.
- 28 - Редукция параноталий, укорочение SC и R в передних крыльях, социальность.
- 29 - Полимеризация CuA.
- 30 - Смещение первого развилка M в базальную треть крыла.
- 31 - Разделение CuA на CuA₁ и CuA₂.
- 32 - Сужение костального поля.
- 33 - Слияние оснований M и CuA.
- 34 - Редукция крыльев. Частичная редукция параноталий и глаз.
- 35 - Полная редукция параноталий, появление крупного аролия и простых церков.
- 36 - Появление гребня CuA, меняющегося с заднего на передний.
- 37 - Переход M₅ со ствола M на MP.
- 38 - Хаотичное ветвление CuA.
- 39 - Редукция задних ветвей CuA в переднем крыле.
- 40 - Редукция M₅.
- 41 - Расширение интеррадиального поля.
- 42 - Редукция M₅, смещение первого развилка M базальнее основания RS.
- 43 - Смещение первого развилка MP к ее основанию.
- 44 - Появление тонких, с изломами, ветвей MP и CuA.
- 45 - Появление анастомоза оснований M и CuA.
- 46 - Редукция параноталий и анального всеера заднего крыла, появление синусов.
- 47 - Появление разделения CuA на CuA₁ и CuA₂ при редукции M₅.

Последние два семейства были предками пермских Psoropterae и Sylvabestiidae соответственно. От карбоновых Parmapteridae произошли пермские и мезозойские представители подотряда Parmapterina (Protembidae, Pinideliidae и Jugaperlidae). Этот подотряд обособился от кнемидолестинных при приобретении разделения CuA на CuA_1+M_5 и CuA_2 . В «намюрском» карбоне Китая от спаниодерид обособились семейства Emphylopterae и Parmapteridae. Обособление первого семейства произошло, в основном, за счет редукции ветвей CuA . От форм, сходных с эмфилоптеридами, в нижней перми произошло пермское семейство Tyllardembidae.

7.5. Происхождение других отрядов веснянкообразных (надотряд Perlidea). Сестринской группой для тильярдембид является отряд Perlida. Веснянки произошли, вероятно, от форм, сходных с Emphylopterae, после адаптации нимф последних к водной среде.

В перми еще один потомок эмфилоптерид, семейство Pterygidae, дал начало ухверткам. Прыгиды отличались от предков характерным для ухверток смещением к вершине крыла основания RS , редукцией ветвей CuA и образованием анастомозов вершин анальных и кубитальных жилок. Прimitивные ухвертки подотряда Protelytroptera обособились от пока не найденных, докунгурских, прыгид при адаптации последних к обитанию в подстилке. Проэлитроптеры отличаются от прыгид главным образом адаптациями стратобионтов (появлением параноталий на пронотуме и элитризацией передних крыльев).

7.6. Происхождение прямокрылообразных (надотряд Gryllidea). Карбоновые кнемидолестидовые Parmapteridae, вероятно, были предками титаноптер Geraridae (и, соответственно, всего надотряда Orthopterae). У этого семейства впервые появляется характерное для прямокрылообразных впадение M_5 в CuA_1 (а не в CuA до ее первого развилка). По жилкованию передних крыльев герариды отличались от пармаптерид, особенно пермских, в основном приобретением прекостального поля, редукцией концевой развилка SC и появлением ветвления CuP (последний признак у остальных прямокрылообразных пропадает).

7.7. Эволюция отряда Eoblattida. От общего предка с кнемидолестидами произошли и примитивные Eoblattida, ставшие предками всего надотряда Blattidea (тараканообразных насекомых). Как и в случае с кнемидолестидовыми, конкретное семейство, давшее начало всем эоблаттидовым, на сегодняшний день не найдено. Этот предок, вероятно,

был сходен с паолидообразными намюрскими *Sacurgidae* (наиболее примитивные зоблаттидовые). Отличался этот гипотетический предок от какургид главным образом наличием развилка на вершине SC. От этого предка произошли *Eoblattidae* и остальные представители подотряда *Eoblattina* (*Bardapteridae*, *Daldubidae*, *Ideliidae*, *Permotermopsidae*, *Doubraviidae*, *Megakhosaridae*, *Blattogryllidae* и современные *Grylloblattidae*). *Grylloblattidae* обособились от *Blattogryllidae* при адаптации к жизни стратобионта.

7.8. Происхождение других отрядов тараканообразных (надотряд Blattidea). Геофильные формы, сходные с *Eoblattidae*, но с менее полимеризованной CuA (такой как у *Sacurgidae*), стали предками тараканов, от которых произошли остальные тараканообразные (надотряд *Blattidea*) – богомолы и термиты. От общего с какургидами предка произошли и фитофильные *Protophasmatidae*. Это семейство стало предком подотряда *Protophasmatina*, включающего, кроме типового, семейства *Idelinellidae* и их потомков *Soyanopteridae*, *Mesorthopteridae* и произошедших от них *Permopectinidae*, *Atactophlebiidae* и *Euryptilonidae*. Блаттогриллиды, помимо гриллоблаттид, вероятно, были предками известного с юры отряда *Mantophasmatida*. Потомком зоблаттидовых *Protophasmatina* стал отряд *Reculida*. Представители этого отряда обособились в карбоне от какого-то из семейств протофасматиновых при адаптации к геофилии. Пермские представители *Mesorthopteridae* дали начало эмбиям (отряд *Embiida*). Основным отличием примитивных эмбий *Alexarasniidae* от мезортоптерид является редукция анального веера в заднем крыле.

Полученные нами результаты можно сопоставить с результатами молекулярного анализа филогении гриллоновых, выполненных на современном материале. Прямое сравнение здесь невозможно из-за недоступности данных по структуре ДНК ископаемых, но существуют современные потомки и, редуцировав полученную кладограмму (рисунок 3) до современных таксонов, легко сравнить ее с молекулярными кладограммами последних. Несмотря на все свои проблемы (см. например, Расницын, 2010), молекулярная филогенетика дает заслуживающие внимания результаты. Если взять только публикации последних 10-12 лет (Terry, Whiting, 2005, fig. 1; Yoshizawa, Johnson, 2005, fig. 1; Kjer et al., 2006, fig. 1-2; Whitfield, Kjer, 2008, fig. 2; Ishizawa et al., 2011, fig. 1-2; Letsch, Simon, 2013; Wang et al., 2013, fig. 2; Misof et al., 2014, fig. 1; многие из них сведены у Beutel et al., 2013, fig. 3), то практически везде увидим монофилумы *Plecoptera+Dermaptera*

(наши Perlida+ Forficulida), Grylloblattoda+Mantophasmatodea и Embioptea+Phasmatodea. Однако их отношения друг с другом и с остальными монофилумами (Orthoptera и Dictyoptea=Blattidea), равно как и с некоторыми другими группами насекомых, варьируют от схемы к схеме едва ли не хаотически. Но если проанализировать три устойчивых монофилума, то мы увидим, что два из них, Perlida+Forficulida и Grylloblattoda+Mantophasmatodea, в точности совпадают с нашими, а третий, объединяющий палочников с эмбиями, не имеет ничего общего ни с нашими результатами, ни даже с кладистическими, построенными по морфологическим признакам до того как была показана молекулярная монофилия этой пары (сведено, например, у Klass, 2007, fig 1-7; см. также Wheeler et al., 2001, fig. 10). При этом практически все молекулярные кладограммы (кроме одной из самых ранних, Terry, Whiting, 2005) показывают эмбий с палочниками наиболее близкими к различным тараканообразным, а не к прямокрылым, и требуют перенести не эмбий в прямокрылообразных, а палочников в тараканообразных, чему нет никаких морфологических и биологических аргументов. Напротив, прослеживание сходства эмбий с более древними гриллоновыми выводит нас на архаичных эмбий семейства Alexarasniidae и далее на эоблаттидовых семейства Mesorthopteraeidae. А древние палочники вглубь времен все более сближаются с древними прямокрылыми (Шаров, 1968; Горохов, 1994).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

К примитивным гриллоновым относятся три отряда: Paoliida (надотряд Paoliidea; одно семейство с 11 родами и 12 видами), Nemidolestida (надотряд Perlidea: 11 семейств с 51 родом и 71 видом) и Eoblattida (надотряд Blattidea: 17 семейств с 106 родами и 175 видами). Они были довольно обычны в палеозое, представлены почти во всех крупных палеозойских местонахождениях. Примитивные гриллоновые составляли 10% всех семейств палеозойских семейств насекомых. В течение палеозоя их доля колебалась от 8 до 18% семейств. Примитивные гриллоновые занимали различные экологические ниши. Паолиидовые были фитофильными фитофагами (аналог современных палочников), кнемидолестидовые – фито- и геофильными хищниками (первая группа аналог богомолов, вторая – жуков-стафилинид). Эоблаттидовые были в основном геофильными сапрофагами (аналог современных тараканов). Некоторые эоблаттидовые, вероятно, были амфибиотическими насекомыми

с водными нимфами. Нимфы большей же части примитивных гриллоновых экологически не отличались от имаго. Гриллоновые являются наиболее примитивными крылатыми насекомыми. Их представители паолиидовые были предками как гриллоновых, так и скарабеоновых насекомых. От их потомков, отряда *Cnemidolestida*, произошли гриллоновые надотряда *Perlidea* (веснянки и ухвертки) и примитивные *Orthopteridea* – титаноapterы *Geragina*, предки прямокрылых и палочников. Произошедшие от общего с кнемидолестидовыми предка *Eoblattida* были предками эмбий, мантофазматид и тараканов, от которых произошли остальные представители надотряда *Blattidea*.

В данной работе монографически описаны палеозойские примитивные гриллоновые (таксоны от отряда до семейства). В описание включены ревизованные автором синонимика, диагнозы (от отряда до семейства), определительные таблицы (от семейства до рода), состав и распространение. Даны описания трех отрядов, четырех установленных автором подотрядов двух из этих отрядов и 29 семейств (шесть установлены автором). 10 семейств сведены в синонимы, четыре семейства исключены из состава примитивных гриллоновых. Изучены и ревизованы 157 родов, из них 55 установлены автором.

ВЫВОДЫ

1. К примитивным гриллоновым относятся три отряда: *Paoliida* (надотряд *Paoliidea*), *Cnemidolestida* (надотряд *Perlidea*) и *Eoblattida* (надотряд *Blattidea*). Отнесение паолиидовых к *Gryllones* делает этот инфракласс предковым для инфракласса *Scarabaeones*.

2. Гриллоновые насекомые надотряда *Paoliidea* включают отряд *Paoliida*. Тараканообразные насекомые (надотряд *Blattidea*) включают отряды *Eoblattida*, *Reculida*, *Blattida*, *Termitida*, *Mantida*, *Embiida* и *Mantophasmatida*. Веснянкообразные (*Perlidea*) объединяют *Cnemidolestida*, *Perlida* и *Forficulida*.

3. Примитивные гриллоновые являются в основном палеозойской группой. Несмотря на довольно высокое разнообразие в целом, в отдельных комплексах гриллоновых этого времени доля семейств примитивных гриллоновых отрядов чаще невелика. Динамика разнообразия примитивных гриллоновых в целом состоит из двух этапов – палеозойского (с намюрского века карбона по кунгурский век перми) и постпалеозойского (с уфимского века

перми по современность). Для первого этапа характерен рост разнообразия, для второго – его медленное и плавное угасание. В палеозое можно выделить три более кратких этапа. На позднекарбовом – раннекунгурском этапе разнообразие по местонахождениям колеблется на невысоком уровне, вымирания компенсируются появлениями. На позднекунгурский – позднесеверодвинский этап приходится рост разнообразия. В начале вятско-мезозойского этапа происходит падение разнообразия. Собственно на границе перми и триаса почти никаких изменений не происходит – древнейшие мезозойские (анизийские и ладинские) фауны почти не отличаются по составу от вятских.

4. Из примитивных гриллоновых для карбона были характерны паолиидовые и кнемидолестидовые, а далее до середины перми – кнемидолестидовые и эоблаттидовы. Со второй половины перми примитивные гриллоновые представлены преимущественно эоблаттидовыми. Пики разнообразия примитивных гриллоновых совпадают с умеренными морскими климатическими условиями. Смена облика фаун с палеозойского на мезозойский приходится на конец средней перми и вызвана тафономическими причинами.

5. Предок всех крылатых насекомых, отряд Paoliida, относится к примитивным гриллоновым. Его потомки, отряды Cnemidolestida и Eoblattida, являются предками остальных представителей инфракласса. От кнемидолестидовых произошли представители надотрядов Perlidea и Orthopteridea. Эоблаттидовы были предками надотряда Blattidea.

6. Примитивные гриллоновые были экологически пластичной группой, освоившей растительный ярус, подстилку и, на преимагинальных стадиях развития, водную среду.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах из перечня ВАК и в изданиях,
входящих в международные базы данных и системы цитирования

1) **Aristov D.S.** *Ornaticosta tshekardensis* n. sp., the first representative of the Liomopteridae (Insecta: Grylloblattida) from Lower Permian of Chekarda (Ura). / D.S. Aristov // N. Jb. Geol. Palaont. Mh. – 1999. – № 12. – P. 725-727.

2) *Новокишинов В.Г.* Гриллоблаттиды рода *Sylvaella* (Insecta: Grylloblattida) из нижней перми Чекарды / В.Г. Новокишинов, **Д.С. Аристов** // Вест. Перм. ун-та. Серия: Геология. – 1999. – Вып. 3. – С. 109-114.

3) *Storozhenko S.Yu.* New genus of the family Liomopteridae (Insecta: Grylloblattida) from Lower Permian of Russia / S.Yu. Storozhenko, **D.S. Aristov** // Far East. Entomol. – 1999. – № 76. – P. 6-8.

4) **Aristov D.S.** A new family of Early Permian grylloblattids (Insecta: Grylloblattida) from Ural Mountains / D.S. Aristov // Far East. Entomol. – 2000. – № 85. – P. 1-4.

5) **Аристов Д.С.** Гриллоблаттиды семейства Megakhosaridae (Insecta: Grylloblattida) из нижней перми Чекарды / Д.С. Аристов // Палеонтол. журн. – 2000. – № 2. – С. 69-71.

6) **Аристов Д.С.** Новые насекомые отряда Grylloblattida (Insecta) из нижней перми Среднего Урала / Д.С. Аристов // Палеонтол. журн. – 2000. – № 5. – С. 48-50.

7) **Aristov D.S.** A new representative of Lemmatophoridae (Insecta: Grylloblattida) from Lower Permian of Russia (Ural) / D.S. Aristov // N. Jb. Geol. Palaont. Mh. – 2001. – № 5. – P. 257-264.

8) **Аристов Д.С.** Гриллоблаттиды семейства Ideliidae (Insecta: Grylloblattida) из нижней перми Урала (Чекарда) / Д.С. Аристов // Палеонтол. журн. – 2002. – № 1. – С. 47-50.

9) **Aristov D.S.** A new euryptilonids (Insecta: Grylloblattida: Euryptilonidae) from Lower Permian of Russia / D.S. Aristov // N. Jb. Geol. Palaont. Mh. – 2002. – № 4. – P. 252-256.

10) *Новокишинов В.Г.* Новые и малоизвестные пермские насекомые (Grylloblattida; Orthoptera) из местонахождения Чекарда (Средний Урал) / В.Г. Новокишинов, **Д.С. Аристов** // Палеонтол. журн. – 2002. – № 6. – С. 73-77.

11) **Аристов Д.С.** Ревизия семейства Tomiidae (Insecta: Grylloblattida) / Д.С. Аристов // Палеонтол. журн. – 2003. – № 1. – С. 32-39.

12) **Aristov D.S.** The Fauna of Grylloblattid Insects (Grylloblattida) of the Lower Permian Locality of Tshekarda / D.S. Aristov // Paleontol. J. – 2004. – Vol. 38. – Suppl. 2. – P. 80-145.

13) **Aristov D.S.** Grylloblattids of the Family Chaulioditidae (= Tomiidae syn. nov.) (Insecta: Grylloblattida) from the Upper Permian of the Orenburg Region / D.S. Aristov // Paleontol. J. – 2004. – Vol. 38. – Suppl. 2. – P. 146-149.

14) **Aristov D.S.** Grylloblattids of the Family Liomopteridae (Insecta: Grylloblattida) of the Upper Half of the Upper Permian / D.S. Aristov // Paleontol. J. – 2004. – Vol. 38. – Suppl. 2. – P. – 150-157.

15) **Rasnitsyn A.P.**, Two New Insects from the Upper Permian (Tatarian) of Belmont, New South Wales, Australia (Insecta: Hypoperlida: Anthracoptilide=Permarrhaphidae; Grylloblattida: Sylvaphlebiidae) / Rasnitsyn A.P., **Aristov D.S.** // Paleontol. J. – 2004. – Vol. 38. – Suppl. 2. – P. 158-163.

16) **Аристов Д.С.** Фауна гриллоблаттидовых насекомых (Grylloblattida) конца поздней перми и начала триаса / Д.С. Аристов // Палеонтол. журн. – 2004. – № 5. – С. 45-52.

17) **Аристов Д.С.** Новые гриллоблаттиды (Insecta; Grylloblattida) из триаса Восточной Европы, Восточного Казахстана и Монголии / Д.С. Аристов // Палеонтол. журн. – 2005. – № 2. – С. 64-67.

18) **Расницын А.П.** Пермские насекомые воркутской серии Печерского бассейна и их стратиграфическое значение / А.П. Расницын, И.Д. Сукачева, **Д.С. Аристов** // Палеонтол. журн. – 2005. – № 4. – С. 63-75.

19) **Аристов Д.С.** Систематика нимф гриллоблаттидовых насекомых (Insecta; Grylloblattida) / Д.С. Аристов, В.Г. Новокшенов, Н.Н. Паньков // Палеонтол. журн. – 2006. – № 1. – С 75-85.

20) **Аристов Д.С.** Новые татарские представители подсемейства Chaulioditinae (Insecta; Grylloblattida; Chaulioditidae) из Европейской части России / Д.С. Аристов // Палеонтол. журн. – 2008. – № 1. – С. – 33-36.

21) **Аристов Д.С.** Новые насекомые (Insecta; Mecoptera, Grylloblattida) из среднепермского местонахождения Чепаниха (Удмуртия) / Д.С. Аристов, А.С. Башкуев // Палеонтол. журн. – 2008. – № 2. – С. 54-59.

22) **Аристов Д.С.** Новые представители семейства Megakhosaridae (Insecta; Grylloblattida) из перми России / Д.С. Аристов // Палеонтол. журн. – 2008. – № 3. – С. 45-49.

23) **Aristov D.S.** Grylloblattids of the genus *Parasylyviodes* Mart. (Insecta; Grylloblattida: Liomopteridae) of the Permian of the Russia / D.S. Aristov // Far East. Entomol. – 2008. № 186. – P. 1-5.

24) **Aristov D.S.** A new Grylloblattida (Insecta) from the Middle and Upper Permian of the Russia / D.S. Aristov // Far East. Entomol. – 2008. – № 188. – P. 1-7.

25) **Аристов Д.С.** Новое семейство отряда Grylloblattida (Insecta) из средней перми России / Д.С. Аристов // Палеонтол. журн. – 2009. – № 2. – С. 59-63.

- 26) **Аристов Д.С.** Новые Lemmatophoridae (Insecta; Grylloblattida) из перми России / Д.С. Аристов // Палеонтол. журн. – 2009. – № 3. – С. 37-41.
- 27) **Аристов Д.С.** Обзор стратиграфического распространения пермских Grylloblattida (Insecta) с описанием новых таксонов / Д.С. Аристов // Палеонтол. журн. – 2009. – № 6. – С. 37-45.
- 28) **Aristov D.S.** New and poorly known grylloblattids (Insecta: Grylloblattida) from the Lopingian of the Lebombo Basin, South Africa / D.S. Aristov, R. Prevec, M.B. Mostovski // African Invertebrates. – 2009. – Vol. 50. – № 2. – P. 279–286.
- 29) **Aristov D.S.** New Grylloblattida (Insecta) from Kargala locality (Russia; Middle Permian) / D.S. Aristov // Far East. Entomol. – 2009. – № 192. – P. 1-8.
- 30) **Aristov D.S.** The family Tillyardembiidae Zalesky, 1938 and the system of the plecopteroid insects / D.S. Aristov, A.P. Rasnitsyn // Russian Entomol. J. – 2009. – Vol. 18. – № 3. – P. 257-264.
- 31) **Rasnitsyn A.P., New Eoblattida (Insecta) from the Permian of Russia / A.P. Rasnitsyn, D.S. Aristov // Russian Entomol. J. – 2010. – Vol. 19. – № 1. – P. 13-20.**
- 32) **Аристов Д.С.** Обзор гриллоблаттидовых насекомых (Insecta; Grylloblattida) из соликамских отложений Пермского края / Д.С. Аристов // Палеонтол. журн. – 2010. – № 5. – С. 28-36.
- 33) **Aristov D.S.** A new subfamily of grylloblattids Uralopriscinae subfam. n. (Grylloblattida: Lemmatophiridae) from the Permian of Russia / D.S. Aristov, S.Yu. Storozhenko // Far East. Entomol. – 2010. – № 219. – P. 1-8.
- 34) **Аристов Д.С.** Новые и малоизвестные Blattogryllidae (Insecta; Grylloblattida) из перми и триаса России, Казахстана и Кыргызстана / Д.С. Аристов // Палеонтол. журн. – 2011. – № 1. – С. 59-65.
- 35) **Аристов Д.С.** Новые гриллоблаттиды (Insecta; Grylloblattida) из вольциего песчаника Вогез (средний триас Франции) / Д.С. Аристов, Л. Гравожель-Стамм Ф., Маршал-Папье // Палеонтол. журн. – 2011. – № 2. – С. 39-45.
- 36) **Аристов Д.С.** Ревизия семейства Epideigmatidae (Insecta; Grylloblattida) / Д.С. Аристов // Палеонтол. журн. – 2011. – № 4. – С. 41-48.
- 37) **Аристов Д.С.** Новые и малоизвестные Grylloblattida (Insecta) из межтрапповых отложений Тунгусского бассейна Сибири / Д.С. Аристов // Палеонтол. журн. – 2011. – № 5. – С. 61-68.

38) **Aristov D.S.** A review of the family Protebdiidae (Insecta: Eoblattida) / D.S. Aristov, A.P. Rasnitsyn // Russian Entomol. J. – 2011. – Vol. 20. – № 2. – P. 119-127.

39) **Aristov D.S.** A new eoblattids (Insecta: Eoblattida) from the Permian of Russia / D.S. Aristov, A.P. Rasnitsyn // Far East. Entomol. – 2011. – № 230. – P. 1-12.

40) **Aristov D.S.** Review of the Permian family Permuliidae *nomen novum* pro Aliculidae Storozhenko, 1997 (Grylloblattida) / D.S. Aristov, S.Yu. Storozhenko / In: D.E. Shcherbakov, M.S. Engel, M.J. Sharkey (Eds). Advances in the Systematics of Fossil and Modern Insects: Honouring Alexandr Rasnitsyn // ZooKeys. – 2011. – № 130. – P. 111–130.

41) **Аристов Д.С.** Ревизия семейства Idelinellidae с обзором пермских Eoblattida (Insecta) / Д.С. Аристов, А.П. Расницын // Палеонтол. журн. – 2012. – № 1. – С. 48-59.

42) **Аристов Д.С.** Объем и распространение семейства Casurgidae (Insecta; Grylloblattida) // Палеонтол. журн. – 2012. – № 3. – С. 29-36.

43) **Vršanský P.** Enigmatic Late Permian cockroaches from Isady in Russia (Blattida: Mutoviidae fam.n.) / P. Vršanský, **D. Aristov** // Zootaxa. – 2012. – № 3247. – P. 19–31.

44) **Bashkuev A.** Insects from the Buntsandstein of Lower Franconia and Thuringia / A. Bashkuev, J. Sell, **D. Aristov**, A. Ponomarenko, N. Sinitshenkova, H. Mahler // Paläontologische Zeitschrift. – 2012. – Vol. 86. – P. 175–185.

45) **Аристов Д.С.** Новые Grylloblattida (Insecta) из верхней перми и нижнего триаса Европейской России и верхней перми Казахстана / Д.С. Аристов // Палеонтол. журн. – 2013. – № 1. – С. 48-56.

46) **Расницын А.П.** Насекомые у рубежа перми и раннего триаса (уржумский-оленекский века) и проблема пермотриасового кризиса биоразнообразия / А.П. Расницын, **Д.С. Аристов**, Д.А. Расницын // Журн. общ. биол. – 2013. – Т. 74. – № 1. – С. 30-52.

47) **Аристов Д.С.** Новые и малоизвестные Eoblattida (Insecta) из палеозоя России / Д.С. Аристов // Палеонтол. журн. – 2013. – № 3. – С. 39-48.

48) **Аристов Д.С.** Гриллоблаттиды (Insecta; Grylloblattida) из верхней перми Южной Африки / Д.С. Аристов, М.Б.Мостовский // Палеонтол. журн. – 2013. – № 5. – С. 37–43.

49) **Aristov D.S.** *Chauliodites niedzwiedzki* sp. n. Grylloblattida: Chaulioditidae) from Triassic sediments of Poland / D.S. Aristov, D. Żyła, P. Wegierek // *Zootaxa*. – 2013. – Vol. 3721 – № 3. – P. 281–285.

50) **Aristov D.S.** 1.1. Urzhumian and Severodvinian Localities / D.S. Aristov // In: D.S. Aristov, A.S. Bashkuev, V.K. Golubev et al. Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia // *Paleontol. J.* – 2013. – Vol. 47. – № 7. – P. 643-649.

51) **Aristov D.S.** 1.2.3. Review of the Entomofauna / D.S. Aristov, A.S. Bashkuev, D.V. Vassilenko // In: D.S. Aristov, A.S. Bashkuev, V.K. Golubev et al. Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia // *Paleontol. J.* – 2013. – Vol. 47. – № 7. – P. 658-667.

52) **Aristov D.S.** 1.3. Vyatkian–Olenekian Localities / D.S. Aristov // In: D.S. Aristov, A.S. Bashkuev, V.K. Golubev et al. Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia // *Paleontol. J.* – 2013. – Vol. 47. – № 7. – P. 669-675.

53) **Aristov D.S.** 2.6. New Grylloblattids (Insecta: Grylloblattida) from the Upper Permian of the Vologda Region / D.S. Aristov // In: D.S. Aristov, A.S. Bashkuev, V.K. Golubev et al. Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia // *Paleontol. J.* – 2013. – Vol. 47. – № 7. – P. 751-766.

54) **Rasnitsyn A.P.** 3.1. Insects of the Permian and Early Triassic (Urzhumian–Olenekian Ages) and the Problem of the Permian–Triassic Biodiversity Crisis / A.P. Rasnitsyn, D.S. Aristov, D.A. Rasnitsyn // In: **D.S. Aristov**, A.S. Bashkuev, V.K. Golubev et al. Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia // *Paleontol. J.* – 2013. – Vol. 47. – № 7. – P. 793-823.

55) **Storozhenko S.Yu.** Review of the Paleozoic and Mesozoic families Megakhosaridae and Blattogryllidae (Insecta: Grylloblattida) / S.Yu. Storozhenko, **D.S. Aristov** // *Far East. Entomol.* – 2014. – № 271. – P. 1-28.

56) **Арустов Д.С.** Новые эоблаттиды из нижней перми США и России и происхождение ухверток (Insecta: Eoblattida, Forficulida) / Д.С. Арустов, А.П. Расницын // *Палеонтол. журн.* – 2014. – № 4. – С. 66-71.

57) **Aristov D.S.** Classification of the order Cnemidolestida (Insecta; Perlidea) with description of new taxa / D.S. Aristov // *Far East. Entomol.* – 2014. – № 277. – С. 1-46.

58) **Арустов Д.С.** Новые Mesorthopteridae (Insecta; Grylloblattida) из перми России / Д.С. Арустов // *Палеонтол. журн.* – 2014. – № 5. – С. 38-49.

59) **Aristov D.S.** New insects from the Kungurian of Tshekarda fossil site in Permian Territory of Russia / D.S. Aristov, A.P. Rasnitsyn // Russian Entomol. J. – 2015. – Vol. 24. – № 1. – P. 17–35.

60) **Арустов Д.С.** Насекомые в палеозое: этапы большого пути / Д.С. Аристов, А.П. Расницын // Природа. – 2015. – № 5. – С. 65–67.

61) **Aristov D.S.** A new gryllones insects (Insecta: Gryllones) from the Permian of the Russia / D.S. Aristov // Paleontol. J. – 2015. – V. 49. – № 12. – P. 1310–1333.

62) **Rasnitsyn A.P.** Dynamics of the taxonomic diversity of insects in the Early and Middle Permian / A.P. Rasnitsyn, **D.S. Aristov**, D.A. Rasnitsyn // Paleontol. J. – 2015. – V. 49. – № 12. – P. 1282–1309.

63) **Aristov D.S.** Classification of order Eoblattida (Insecta; Blattidea) with description of new taxa / D.S. Aristov // Far East. Entomol. – 2015. – № 301. – P. 1–56.

64) **Rasnitsyn A.P.** Revision of the Paleozoic order Paoliida (Insecta) / A.P. Rasnitsyn, **D.S. Aristov** // Far East. Entomol. – 2016. – № 309. – P. 1–13.

65) **Aristov D.S.** Classification of the Parmapterina subord. n. (Insecta: Cnemidolestida) / D.S. Aristov // Far East. Entomol. – 2016. – № 311. – P. 13–22.

66) **Арустов Д.С.** Новые насекомые (Insecta: Eoblattida, Embiida) из перми России и триаса Кыргызстана и происхождение эмбий / Д.С. Аристов // Палеонтол. журн. – 2017. – № 2. – С. 52–60.

Монографии:

67) **Rasnitsyn A.P.** Important new insect fossils from Carrizo Arroyo and the Permo-Carboniferous faunal boundary / Rasnitsyn A.P., **Aristov D.S.**, Gorochov A.V., Rowland J.M., Sinitshenkova N.D. // In: Lucas S.G., Zeigler K.E. (Eds) Carboniferous-Permian Transition at Carrizo Arroyo, Central New Mexico / New Mexico Mus. Natur. Hist. – 2004. – Bull. 25. – P. 215–246.

68) **Голубев В.К.** Тухие Горы. Местонахождение насекомых, рыб и растений казанского яруса / В.К. Голубев, Д.Е. Щербаков, **Д.С. Аристов**, И.Д. Сукачева, О.В. Макарова, В.В. Силантьев // В: И.А. Ларочкина, В.В. Силантьев (ред.). Геологические памятники природы Республики Татарстан. – Казань: Акварель-Арт. – 2007. – С.223–229.

69) **Арустов Д.С.** Насекомые. Insecta / Д.С. Аристов, А.Г. Пономаренко Д.Е., Щербаков // В: Киселев Д.Н. и др. Объекты геологического наследия Ярославской области: стратиграфия, палеонтология и палеогеография. – М.: ЗАО «Издательский Дом «Юстицинформ». – 2012. – С. 83–84.

70) **Aristov D.S.** Fossil Insects of the Middle and Upper Permian of European Russia / In: D.S. Aristov, A.S. Bashkuev, V.K. Golubev et al. // *Paleontol. J.* – 2013. – Vol. 47. – № 7. – P. 641–832.

71) **Аристов Д.С.** Членистоногие / Д.С. Аристов // В: Жужгова Л.В., Пономарёва Г.Ю., Аристов Д.С., Наугольных С.В. // В: Чекарда – местонахождение пермских ископаемых насекомых и растений // Перм. гос. нац. исслед. ун-т. – Пермь. – 2015. – С. 59-111.

72) **Ponomareva G.Yu.** Chekarda section. Kungurian / G.Yu. Ponomareva, **D.S. Aristov**, S.V. Naugolnykh // In: Middle Urals. Carboniferous and Permian marine and continental succession: Field trip guidebook of XVIII of the Carboniferous and Permian (ICCP, 2015). – Perm. – “Aster”. – 2015. – P. 17-23.

Прочие публикации:

73) **Аристов Д.С.** О постэмбриональном развитии палеозойской гриллоблаттиды (Insecta: Grylloblattida: Atactophlebiidae) *Gurianovella silphidoides* G.Zal. / Д.С. Аристов // Геология западного Урала на пороге 21 века. – Перм. ун-т., Пермь. – 1999.– С. 179-180.

74) **Аристов Д.С.** Морфология *Sylvidelia latipennis* Martynov, 1940 (Insecta: Grylloblattida: Ideliidae) из нижней перми Урала / Д.С. Аристов, В.Г. Новокшинов // Геология и полезные ископаемые западного Урала. – Перм. ун-т., Пермь. – 2000. – С. 138-141.

75) **Новокшинов В.Г.** Замечания к происхождению веснянок (Plecoptera) / В.Г. Новокшинов, Н.Н. Паньков, Д.С. Аристов // Фауна, проблемы экологии, этологии и физиологии амфибиотических и водных насекомых России. – Воронеж. – 2000. – С. 43-46.

76) **Аристов Д.С.** Смена фауны гриллоблаттидовых насекомых на рубеже перми и триаса / Д.С. Аристов // IV Всероссийская конференция Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. – Москва, ПИН РАН. – 2002. – С. 30.

77) **Аристов Д.С.** Стратиграфическое значение гриллоблаттидовых насекомых семейства Tomiidae / Д.С. Аристов // XLVIII сессия Палеонтологического общества. Проблемы биохронологии в палеонтологии и геологии. Санкт-Петербург. – 2002. – С. 10-11.

78) **Аристов Д.С.** Особенности гриллоблаттидовых насекомых при переходе от перми к триасу / Д.С. Аристов // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. – Москва, ПИН РАН. – 2004. – Вып. 6. – С. 137-140.

79) *Аристов Д.С.* Последовательность палеозойских и мезозойских фаун гриллоблаттидовых насекомых (Insecta: Grylloblattida) / Д.С. Аристов // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. – Москва, ПИН РАН. – 2005. – С. 99-108.

80) *Аристов Д.С.* Особенности фауны гриллоблаттид (Insecta; Grylloblattida) соликамского горизонта Пермской обл. (нижняя пермь, уфимский ярус) / Д.С. Аристов // XIII съезд Русского энтомологического общества «Проблемы и перспективы общей энтомологии». – Краснодар. – 2007. – С. 16-17.

81) *Аристов Д.С.* Особенности фауны гриллоблаттидовых (Insecta; Grylloblattida) в середине казанского века средней перми / Д.С. Аристов // Палеострат-2008. Годичное собрание Секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества. – Москва. – 2008. – С. 6.

82) *Аристов Д.С.* Позднепермская фауны гриллоблаттидовых (Insecta; Grylloblattida) / Д.С. Аристов // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Пятая всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов. – Москва. – 2008. – С. 8.

83) *Аристов Д.С.* Новые гриллоблаттиды (Insecta; Grylloblattida) из местонахождения Исады (северодвинский ярус Вологодской обл.) / Д.С. Аристов // Russian Entomol. J. – 2009. – Vol. 18. – № 1. – P. 17-22.

84) *Shcherbakov D.E.* Permian insects from the Russky Island, South Primorye / D.E. Shcherbakov, V.N. Makarkin, **D.S. Aristov**, D.V. Vasilenko // Russian Entomol. J. – 2009. – Vol. 18. – № 1. – P. 7-16.

85) *Аристов Д.С.* Раннепермские фауны гриллоблаттидовых насекомых (Insecta: Grylloblattida) / Д.С. Аристов // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. – Москва, ПИН РАН. – 2009. – С. 17-23.

86) *Aristov D. S.* Review of the Permian Camptoneuritidae (Insecta: Grylloblattida) / D.S. Aristov, S.Yu. Storozhenko, Y.Y. Cui // The 5th International Conference of Fossil Insect. 2010. – Beijing, Capital Normal University. – P. 38.

87) *Aristov D.S.* Review of the Permian Camptoneuritidae (Insecta: Grylloblattida) / D.S. Aristov, S.Yu. Storozhenko, Y.Y. Cui // Acta Geologica Sinica. – 2010. – Vol. 84. – № 4. – P. 756-761.

88) *Аристов Д.С.* Насекомые верхней перми и базального триаса Ангариды и Гондваны: сравнение / Д.С. Аристов, А.П. Расницын // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. Материалы V Международной конференции посвящённой 150-летию со дня рождения Владимира Прохоровича Амалицкого (1860-1917). – Москва. – 2010. – С. 41-44.

89) *Аристов Д.С.* Морфология некоторых пермских Grylloblattida (Insecta) из местонахождения Чекарда (Пермский край) / Д.С. Аристов // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. – Москва, ПИН РАН. – 2011. – С. 25-34.

90) *Аристов Д.С.* Динамика разнообразия гриллоблаттидовых насекомых (Insecta; Grylloblattida) в конце палеозоя – начале мезозоя / Д.С. Аристов // Эволюция органического мира в палеозое и мезозое. Сборник научных работ. – Санкт-Петербург: Издательство «Маматов». – 2011. – С. 10-14.

91) *Синиченкова Н.Д.* О систематическом положении семейства Oecanthoperlidae (Insecta) из нижнего мела России / Н.Д. Синиченкова, Д.С. Аристов // Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран. – Владикавказ. – 2012. – Вып. 8. – С. 100-103.

92) *Аристов Д.С.* Представители рода Narkemina Mart. (Insecta; Eoblattida: Snemidolestidae) из карбона Сибири / Д.С. Аристов // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. – Москва, ПИН РАН – 2012. – С. 37-48.

93) *Аристов Д.С.* Особенности динамики разнообразия гриллоновых насекомых (Insecta: Gryllones = Polyneoptera) в палеозое / Д.С. Аристов // Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России. – Владикавказ. – 2014. – Вып. – 10. – С. 44-50.

94) *Расницын А.П.* Насекомые на рубеже перми и триаса: что такое биоценотический кризис? / А.П. Расницын, Д.С. Аристов // Материалы XIV съезда русского энтомологического общества. – Санкт-Петербург. – 2012. – С. 371.

95) *Aristov D.S.* Tracing affinities of ice crawlers, stoneflies, earwigs and webspinners / D.S. Aristov, A.P. Rasnitsyn // Abstract book of the 6th International Congress on Fossil Insects, Arthropods and Amber. – Byblos, Lebanon. – 2013. – P. 24.

96) *Аристов Д.С.* Новые данные по пограничным отложениям перми и триаса в окрестностях Вязников (Владимирская обл.) / Д.С. Аристов, А.Г. Сенников, В.К. Голубев // Палеострат-2014. Годичное собрание Секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества. – Москва. – 2014. – С. 10-11.

97) *Аристов Д.С.* Смена фауны примитивных гриллоновых насекомых (Insecta; Gryllones) в середине казанского века средней перми / Д.С. Аристов // Палеоэнтомология: сообщества и кризисы. Конференция, посвященная 70-летию юбилею (памяти) В.В. Жерихина. – Москва, ПИН РАН. – 2015. – С. 9.

98) *Aristov D.S.* Dynamics of insect diversity in the Paleozoic / Aristov D.S., Rasnitsyn A.P. // XVIII International Congress on the Carboniferous and Permian. – Kazan Federal University, Institute of Geology and Petroleum Technologies, Kazan. – 2015. – P. 31.