

УДК 595.72

**СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ ОТРЯДА ГРИЛЛОБЛАТТИДОВЫХ  
(INSECTA: GRYLLOBLATTIDA)**

С.Ю. Стороженко

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

Дан обзор системы отряда гриллоблаттидовых. В отряд входят 44 семейства, которые объединяются в три подотряда: Lemmatophorina - 5 семейств, Protoperlina - 16 и Grylloblattina - 23. Выделено 4 новых семейства: Aliculidae fam. n., Idelinellidae fam. n., Pinideliidae fam. n. и Kortshakoliidae fam. n. Установлена новая синонимия: Euryptilonidae Martynov, 1940 = Stereopteridae Carpenter, 1950, syn. n. Описанные в отряде сеноедов (Psocoptera) семейство Permembiiidae и в отряде эмбий (Embioptera) семейство Sheimiidae отнесены к гриллоблаттидовым подотряда Protoperlina. Permotermopsidae рассматриваются как самостоятельное семейство, а не синоним Ideliidae. Семь родов (*Blania*, *Karaungirella*, *Maculopterum*, *Oborella*, *Quercopterum*, *Sharovipterum*, *Torrentopterum* и *Villopterum*) перенесены из семейства Lemmatoporidae в Euryptilonidae. На основании распределения состояний 71 признака построена кладограмма, отражающая филогенетические отношения между всеми семействами и предложена схема филогенеза отряда гриллоблаттидовых.

Объем и границы отряда Grylloblattida были предметом долгих дискуссий, а система до настоящего времени разработана крайне недостаточно. Современные Grylloblattidae долгое время рассматривались либо в качестве подотряда прямокрылых (Orthoptera), либо как самостоятельный отряд насекомых и только после появления работы А.П. Распицына (1976) стало очевидным их принадлежность к обширному, преимущественно палеозойскому комплексу, который фигурировал у разных авто-

ров под названиями Paraplecoptera, Protoperlaria, Protoblattodea или Protorthoptera (Handlirsch, 1906-1908, 1925; Tillyard, 1928a, b, 1937; Carpenter, 1935, 1950, 1966, 1976; Мартынов, 1938; Шаров, 1961, 1962; Hennig, 1981). В принятом здесь объеме гриллоблаттидовые охватывают значительную часть Protoblattodea и Paraplecoptera в понимании А.Г. Шарова (1962), однако предложенной им системе следовать не удастся главным образом из-за значительного изменения объема отрядов, предложенного А.П. Расницыным (1980). Предпринятые в последнее время попытки вернуться к системе А. Гандлирша и рассматривать ископаемых гриллоблаттидовых совместно с многочисленными неродственными им формами (Paoliidae, Blattinopseidae, Strehocladidae и др.) в качестве отряда Protorthoptera (Carpenter, 1992) или разделить гриллоблаттидовых на два отряда, один из которых сближается с таракановыми, а другой - с прямокрылыми (Kukalova-Peck, 1991), слабо обоснованны и не могут быть приняты.

Основываясь на основных аутопоморфиях гриллоблаттидовых (наличии простой вогнутой *CuP* и десклеротизованной посередине *MP* в переднем крыле и ясно выраженном аркообразном или угловидном изгибе *CuA* в основании заднего крыла) к ним относятся 44 семейства, обзор которых дан ниже. Для всех семейств приводится родовой состав в связи с произведенными в последнее время многочисленными изменениями и уточнениями систематического положения многих таксонов.

## ОБЗОР СИСТЕМЫ ОТРЯДА ГРИЛЛОБЛАТТИДОВЫХ

### I. Подотряд Lemmatophorina Storozhenko, 1996

Диагноз. Тело коренастое. Поле между *CuA* и *CuP* у основания заднего крыла слабо расширено, его ширина здесь равна ширине поля между *CuP* и *A<sub>1</sub>*; основание *CuA* образует широкую дугу; *A<sub>2</sub>* неправильно ветвящаяся. Ветви *CuA* в переднем крыле, как правило (кроме *Dalduba*), не приближены к заднему краю крыла. Церки длинные, многочлениковые. Сохраняются существенные элементы протометаболии (отмечены линьки крылатых насекомых, либо увеличение числа члеников лапки во время индивидуального развития). Преимущественно обитатели крупноскважинного субстрата у воды, для некоторых пермских форм не исключен амфиботический образ жизни личинок.

Состав. 5 семейств из карбона и перми.

### 1. Семейство Daldubidae Storozhenko, 1996

Состав. 2 рода (*Dalduba* Storozhenko, 1996 и *Vrezalduba* Storozhenko, 1996) из верхнего карбона России (Сибирь).

### 2. Семейство Narkeminidae Storozhenko, 1996

Состав. 3 рода (*Narkemina* Martynov, 1931, *Paranarkemina* Pinto et Ornellas, 1980 и *Narkeminopsis* Whalley, 1979) из верхнего карбона Великобритании, России (Сибирь), Бразилии, Аргентины и Мадагаскара.

### 3. Семейство Atactophlebiidae Martynov, 1930

Состав. 3 рода (*Atactophlebia* Martynov, 1928, *Gurianovella* G. Zalesky, 1939 и *Olgaephilus* Storozhenko, 1990) из перми Европы (Россия).

### 4. Семейство Lemmatophoridae Sellards, 1909

Состав. 2 подсемейства из перми Северной Америки и Европы.

#### 4а. Подсемейство Lemmatophorinae Sellards, 1909

Состав. 3 рода (*Lemmatophora* Sellards, 1909, *Lisca* Sellards, 1909 и *Artinska* Sellards, 1909) из нижней перми США.

#### 4б. Подсемейство Parapriscinae Carpenter, 1935

Состав. 2 рода (*Paraprisca* Handlirsh, 1919 и *Lecorium* Sellards, 1909) из нижней перми США и России.

### 5. Семейство Euryptilonidae Martynov, 1940 (=Stereopteridae Carpenter, 1950, *syn. n.*)

Состав. 11 родов (*Blania* Kukalova, 1964, *Euryptilon* Martynov, 1940, *Euryptilodes* Sharov, 1961, *Karaungirella* Storozhenko, 1991, *Maculopterus* Kukalova, 1964, *Oborella* Kukalova, 1964, *Quercopterum* Kukalova, 1964, *Sharovipterum* Kukalova, 1964, *Stereopterum* Carpenter, 1950, *Torrentopterum* Kukalova, 1964 и *Villopterum* Kukalova, 1964) из перми Северной Америки, Европы и Азии.

Замечания. Строение тела и жилкование крыльев рода *Stereopterum* не имеет существенных отличий от родов *Euryptilon* и *Euryptilodes*, в силу чего семейство Stereopteridae рассматривается здесь как синоним Euryptilonidae. Описанные в семействе Lemmatophoridae 7 родов из Чехии (Kukalova, 1964) и 1 род из Казахстана (Стороженко, 1991) на основании жилкования крыльев и строения тела переносятся здесь в Euryptilonidae.

## II. Подотряд *Protoperlina* Storozhenko, 1996

Диагноз. Тело стройное, удлиненное. Поле между *CuA* и *CuP* у основания заднего крыла слабо расширено, но его ширина ясно превышает ширину поля между *CuP* и *A<sub>1</sub>*; основание *CuA* образует широкую дугу; *A<sub>2</sub>* неправильно ветвящаяся. Ветви *CuA* в переднем крыле сдвинуты к заднему краю крыла, обычно образуют правильный гребень из направленных к заднему краю крыла ветвей. Церки обычно укороченные, состоят из нескольких члеников. Линьки крылатых не отмечены, число члеников лапки не изменяется во время индивидуального развития. Преимущественно обитатели мелкоскважинного субстрата, личинки не связаны с водой.

Состав. 16 семейств из карбона, перми, триаса и нижнего мела.

### 6. Семейство *Protoperlidae* Brongniart, 1885

Состав. 2 рода (*Protoperla* Brongniart, 1885 и *Palaeoxius* Brogniart, 1885) из верхнего карбона Европы.

### 7. Семейство *Jabloniidae* Kukulova, 1964

Состав. Род *Jablonia* Kukulova, 1964 из нижней перми Европы.

### 8. Семейство *Mesojabloniidae* Storozhenko, 1992

Состав. Род *Mesojablonia* Storozhenko, 1992 из триаса Средней Азии.

### 9. Семейство *Chelopteridae* Carpenter, 1950

Состав. Род *Chelopterum* Carpenter, 1950 из нижней перми США.

### 10. Семейство *Protembiiidae* Tillyard, 1931

Состав. Род *Protembia* Tillyard, 1937 из нижней перми Северной Америки.

### 11. Семейство *Tillyardembiiidae* G.Zalessky, 1938

Состав. 2 рода (*Tillyardembia* G. Zalessky, 1937 и *Tshekardembia* Novokshonov, 1995) из нижней перми России.

### 12. Семейство *Probnidae* Sellards, 1909

Состав. Род *Probnis* Sellards, 1909 из нижней перми США.

Замечания. Название семейства основано на роде *Probnis*, поэтому должно быть исправлено с *Probnisidae* на *Probnidae* (Carpenter, 1992).

### 13. Семейство Phenopteridae Carpenter, 1950

Состав. 4 рода (*Brnia* Kukalova, 1964, *Chlumia* Kukalova, 1964, *Paraphenopterum* Storozhenko, 1992 и *Phenopterum* Carpenter, 1950) из перми Северной Америки и Европы.

### 14. Семейство Aliculidae Storozhenko, **fam. n.**

Диагноз. Переднее крыло средних размеров, слабо уплотненное, без рисунка, неопушенное; вершина крыла округлая. *Sc* впадает в *C* в вершинной трети или четверти крыла. Костальное поле широкое, у основания крыла сильно сужено, далее резко расширено, пересечено преимущественно ветвящимися ветвями *Sc*. *R* простой, с несколькими ветвями у вершины; *RS* отходит от *R* в проксимальной трети крыла, с 3-6 направленными к вершине и заднему краю крыла ветвями. Основание ствола *M* свободное. *M* разделяется на хорошо склеротизованную простую или с развилком *MA* и десклеротизованную посередине *MP* с 3 ветвями. *CuA* без ясно обособленных *CuA*<sub>1</sub> и *CuA*<sub>2</sub>. *CuP* простая, прямая. Поле между *CuA* и *CuP* ясно расширено у основания, с архедиктием, без ветвей *CuA* или правильного ряда поперечных жилок. Анальное поле узкое. Строение заднего крыла и тела неизвестно.

Состав. 2 рода из перми Европы.

Замечания. Два рода, *Alicula* Schlechtendal, 1913 (= *Permula* Handlirsch, 1919) и *Sojanopermula* Storozhenko, 1992, описанные в семействе Liomopteridae, по отсутствию резко обособленных *CuA*<sub>1</sub> и *CuA*<sub>2</sub> и специфической форме костального поля выделяются здесь в самостоятельное семейство.

### 15. Семейство Camptoneuritidae Martynov, 1931

Состав. Род *Camptoneurites* Martynov, 1928 из верхней перми России.

### 16. Семейство Demopteridae Carpenter, 1950

Состав. Род *Demopterum* Carpenter, 1950 из нижней перми Северной Америки.

### 17. Семейство Permembiiidae Tillyard, 1937

Состав. Род *Permembia* Tillyard, 1928 из нижней перми США.

Замечания. Это семейство было описано в отряде сеноедов (Psocoptera), позднее рассматривалось в составе отряда Miomoptera (Мартынова, 1962) или ортоптероидных насекомых неясного положения (Carpenter, 1976). На основании строения тела и жилкования крыльев Permembiiidae следует включить в гриллоблаттидовых.

### 18. Семейство Sheimiidae O. Martynova, 1958

Состав. Род *Sheimia* O. Martynova, 1958 из верхней перми Европы.

Замечания. Семейство было описано в отряде Embioptera (Мартынова, 1958), однако отнесение его к эмбиям слабо обоснованно (Carpenter, 1976). По строению тела и сдвинутым к заднему краю крыла ветвям *CuA* это семейство здесь помещено в подотряд *Protoperlina* отряда *Grylloblattida*.

### 19. Семейство Sojanoraphidiidae O. Martynova, 1952

Состав. Род *Sojanoraphidia* O. Martynova, 1952 из перми России.

Замечания. Семейство было описано в отряде верблюдки (*Rhaphidioptera*), но недавно показана его принадлежность к гриллоблаттидовым (Стороженко, Новокшенов, 1995).

### 20. Семейство Perloblattidae Storozhenko, 1992

Состав. Род *Perloblatta* Storozhenko, 1992 из триаса Средней Азии.

### 21. Семейство Oecanthoperlidae Storozhenko, 1988

Состав. Род *Oecanthoperla* Storozhenko, 1988 из нижнего мела России (Забайкалье).

## III. Подотряд Grylloblattina Walker, 1914

Диагноз. Тело коренастое, реже относительно стройное. Поле между *CuA* и *CuP* у основания заднего крыла сильно расширено, его ширина значительно превышает ширину поля между *CuP* и  $A_1$ ; основание *CuA* образует резкий угловидный изгиб;  $A_2$  правильно гребенчато ветвящаяся. Ветви *CuA* в переднем крыле, как правило, не сдвинуты к заднему краю крыла. Церки длинные, многочлениковые. Известны лишь личинки и имаго, число члеников лапки не изменяется во время индивидуального развития. Преимущественно обитатели крупноскаважинного субстрата или фитофильные формы, личинки не связаны с водой.

Состав. 22 семейства из перми, триаса, юры, нижнего мела и 1 современное семейство.

### 22. Семейство Archiprobnidae Sharov, 1961

Состав. 1 род из верхней перми Западной Сибири.

Замечания. Название семейства основано на роде *Archiprobnis* Sharov, 1961, поэтому должно быть исправлено на Archiprobnidae (Carpenter, 1992).

### 23. Семейство Ideliidae M. Zalesky, 1929

Состав. 9 родов (*Aenigmidelia* Sharov, 1961, *Archidelia* Sharov, 1961, *Kolvidelia* G. Zalesky, 1955, *Metidelia* Martynov, 1937, *Mongoloidelia* Storozhenko, 1992, *Rachimentomon* G. Zalesky, 1939, *Sojanidelia* Storozhenko, 1992, *Stenaropodites* Martynov, 1928 и *Sylvidelia* Martynov, 1940) из перми Европы и Азии. Кроме того, к этому семейству относятся несколько новых родов из среднего или верхнего триаса Средней Азии (местонахождение Мадыген), описания которых будут даны в другой статье.

### 24. Семейство Idelinellidae Storozhenko, **fam. n.**

Диагноз. Переднее крыло крупное, мембранозное, без рисунка, неопушенное. Костальное поле равномерно широкое по всей длине, пересечено прямыми простыми ветвями *Sc*. *RS* отходит от *R* дистальнее разветвления *M* на *MA* и *MP*. *M* в основании крыла на коротком промежутке слита с *R*, далее свободная, разделяется на хорошо склеротизованную *MA* и десклеротизованную посередине *MP*. *CuA* с ясно обособленными *CuA<sub>1</sub>* и *CuA<sub>2</sub>*. *CuA<sub>1</sub>* на вершине разделяется на 4 ветви, направленные вдоль заднего края крыла. *CuA<sub>2</sub>* с длинным развилком. *CuP* простая, прямая. Поле между *CuA* и *CuP* не расширено у основания, без поперечных жилок. Анальное поле узкое. *A<sub>1</sub>* с развилком, *A<sub>2</sub>* с 4 ветвями. Очень мелкий архедиктий развит во всех полях, за исключением костального. Строение заднего крыла и тела неизвестно.

Состав. Род *Idelinella* Storozhenko, 1992 из верхней перми Европы.

Замечания. Род *Idelinella* был описан в семействе Ideliidae, но по ветвящейся *CuA<sub>2</sub>* и узкому, целиком занятому архедиктием кубитальному полю ясно отличается от всех известных гриллоблаттидовых и выделяется здесь в самостоятельное семейство.

### 25. Семейство Pinideliidae Storozhenko, **fam. n.**

Диагноз. Переднее крыло средних размеров, мембранозное, без рисунка, неопушенное; вершина крыла закругленная. *Sc* впадает в *C* в вершинной трети крыла. Костальное поле узкое, пересечено 10 правильными простыми ветвями *Sc* только в вершинной половине. *R* простой; *RS* отходит от *R* в проксимальной трети крыла, ветви *RS* направлены к вершине крыла. Основание *M* свободное, у первого развилка *CuA* ствол *M* образует анастомоз с *CuA<sub>1</sub>* и далее разделяется на хорошо склеротизованную *MA*, образующую анастомоз с *RS*, и десклеротизованную посередине *MP* с 3 ветвями. *CuA* с ясно обособленными *CuA<sub>1</sub>* и *CuA<sub>2</sub>*. *CuA<sub>1</sub>* с развилком, *CuA<sub>2</sub>* с 3 ветвями. *CuP* простая, прямая. Поле между *CuA* и *CuP*

параллельностороннее, поперечные жилки образуют 2-3 правильных ряда ячеек. Анальное поле узкое, относительно длинное;  $A_1$  с 3 ветвями,  $A_2$  с 4 ветвями. Поперечные жилки в проксимальной половине крыла образуют 2-3 ряда ячеек, в дистальной - преимущественно простые, прямые. Строение заднего крыла и тела неизвестно.

Состав. 1 род из верхней перми России (Пермская обл.).

Замечания. Род *Pinidelia* Storozhenko, 1994 был описан в семействе Ideliidae, но по наличию хорошо обособленных  $CuA_1$  и  $CuA_2$ , анастомоза между  $M$  и  $RS$ , а также между  $M$  и  $CuA_1$  и по ветвящейся  $CuA_2$  заслуживает выделения в самостоятельное семейство.

## 26. Семейство Kortshakoliidae Storozhenko, **fam. n.**

Диагноз. Переднее крыло средних размеров, мембранозное, без рисунка, покрыто мелкими волосками или неопушенное; вершина крыла закругленная.  $Sc$  впадает в  $C$  в вершинной трети крыла. Костальное поле широкое, пересечено преимущественно ветвящимися поперечными жилками.  $R$  простой, с несколькими ветвями у вершины;  $RS$  отходит от  $R$  в проксимальной трети или посередине крыла, ветви  $RS$  направлены к вершине крыла. Основание ствола  $M$  свободное.  $M$  разделяется на хорошо склеротизованную  $MA$ , свободную или образующую анастомоз с  $RS$ , и десклеротизованную посередине  $MP$  с 3 ветвями.  $CuA$  без обособленных  $CuA_1$  и  $CuA_2$ , с 4-6 направленными к заднему краю крыла ветвями.  $CuP$  простая, прямая. Поле между  $CuA$  и  $CuP$  расширено у основания, ясно сужается к вершине; поперечные жилки у основания поля образуют 2 неправильных ряда ячеек, у вершины поля - прямые. Анальное поле узкое, относительно короткое;  $A_1$  простая,  $A_2$  с 4 ветвями. Поперечные жилки главным образом простые, прямые, в радиальном поле образуют 2 ряда ячеек. Строение заднего крыла и тела неизвестно.

Состав. 2 рода (*Kortshakolia* Sharov, 1961 и *Paridelia* Sharov, 1961) из перми России (Западная Сибирь).

Замечания. Описанные в семействе Ideliidae два рода (*Kortshakolia* и *Paridelia*) по строению  $CuA$ , форме и жилкованию кубитального поля и наличию преимущественно простых поперечных жилок ясно отличаются от всех известных представителей семейства Ideliidae и заслуживают выделения в самостоятельное семейство.

## 27. Семейство Stegopteridae Sharov, 1961

Состав. Род *Stegopterum* Sharov, 1961 из нижней перми Западной Сибири.

28. Семейство Tologopteridae Storozhenko, 1992

Состав. Род *Tologoptera* Storozhenko, 1992 из верхней перми Монголии.

29. Семейство Bajanzhargalanidae Storozhenko 1992

Состав. Род *Bajanzhargalana* Storozhenko, 1988 из верхней юры Монголии.

30. Семейство Euremiscidae G. Zalessky, 1951

Состав. Род *Euremisca* G. Zalessky, 1951 из нижней перми России.

31. Семейство Sylvaphlebiidae Martynov, 1940

Состав. 4 рода (*Sylvaphlebia* Martynov, 1940, *Sylvaella* Martynov, 1940, *Sylviodes* Martynov, 1940 и *Parasylviodes* Martynov, 1940) из нижней перми России.

32. Семейство Tomiidae Martynov, 1936

Состав. Род *Tomia* Martynov, 1936 из нижнего триаса России.

Замечания. Род *Kargarella* Martynov, 1937 (= *Kargalodes* Martynov, 1937) из перми Оренбургской обл. (Каргала), рассматриваемый А.Г. Шаровым (1962) в семействе Tomiidae, отнесен к гриллоблаттидовым неясного систематического положения (Расницын, 1980).

33. Семейство Tunguskapteridae Storozhenko et Vrsansky, 1995

Состав. 2 рода (*Tunguskaptera* Storozhenko et Vrsansky, 1995 и *Ferganamadygenia* Storozhenko et Vrsansky, 1995) из верхней перми Сибири и триаса Киргизии.

34. Семейство Geinitziidae Handlirsch, 1906

Состав. 3 рода (*Geinitzia* Handlirsch, 1906, *Fletcheria* Riek, 1976 и *Shurabia* Martynov, 1937) из триаса Южной Африки, Австралии, Китая, Средней Азии и юры Европы и Азии.

35. Семейство Mesorthopteridae Tillyard, 1916

Состав. 5 родов (*Austroidelia* Riek, 1954, *Mesoidelia* Storozhenko, 1996, *Mesorthopterina* Storozhenko, 1996, *Mesorthopteron* Tillyard, 1916 и *Parastenaropodites* Storozhenko, 1996) из триаса Средней Азии, Южной Африки и Австралии.

### 36. Семейство Liomopteridae Sellards, 1909

Состав. 31 род (*Abashevia* Sharov, 1961, *Analiomopterites* Storozhenko, 1992, *Cerasopterum* Kukalova, 1964, *Climaconeurites* Sharov, 1961, *Depressopterum* Kukalova, 1964, *Donopterum* Kukalova, 1964, *Drahania* Kukalova 1964, *Fumopterum* Kukalova, 1964, *Kaltanella* Sharov, 1961, *Kaltanympa* Sharov, 1961, *Karaungiroptera* Storozhenko, 1991, *Kazanella* Martynov, 1930, *Khosara* Martynov, 1937, *Lioma* Kukalova, 1964, *Liomopterella* Sharov, 1961, *Liomopterites* Sharov, 1961, *Liomopterum* Sellards, 1909, *Micropermula* Storozhenko, 1992, *Mioloptera* Riek, 1973, *Mioloptoides* Riek, 1976, *Mongolopermula* Storozhenko, 1992, *Ornaticosta* Sharov, 1961, *Ornaticostella* Storozhenko, 1992, *Paraliomopterum* Sharov, 1961, *Parapermula* Sharov, 1961, *Sarbalopterum* Sharov, 1961, *Semopterum* Carpenter, 1950, *Sibirella* Sharov, 1961, *Tapopterum* Carpenter, 1950, *Turbopterum* Kukalova, 1964 и *Tyrannopterum* Kukalova, 1964) из перми Европы, Азии, Северной Америки и Южной Африки.

### 37. Семейство Skaliciidae Kukalova, 1964

Состав. 2 рода (*Skalicia* Kukalova, 1964 и *Doubravia* Kukalova, 1964) из нижней перми Европы (Чехия).

### 38. Семейство Navlatiidae Kukalova, 1964

Состав. 3 рода (*Navlatia* Kukalova, 1964, *Zephyropterum* Kukalova, 1964 и *Ventopterum* Kukalova, 1964) из нижней перми Европы (Чехия).

### 39. Семейство Madygenophlebiidae Storozhenko, 1992

Состав. 2 рода (*Madygenophlebia* Storozhenko, 1992 и *Micromadygenophlebia* Storozhenko, 1992) из триаса Средней Азии.

### 40. Семейство Gorochoviidae Storozhenko, 1994

Состав. 3 рода (*Gorochovia* Storozhenko, 1994, *Gorochoviella* Storozhenko, 1994 и *Pseudoliomopterites* Storozhenko, 1994) из триаса Средней Азии.

### 41. Семейство Permotermopsidae Martynov, 1937, **nom. restit.**

Состав. 3 рода (*Idelina* Storozhenko, 1992, *Khosaridelia* Storozhenko, 1992 и *Permotermopsis* Martynov, 1937) из верхней перми России.

Замечания. Семейство было описано по недостаточно сохранившимся отпечаткам и отнесено к термитам (Мартынов, 1937). Позднее считалось синонимом Ideliidae (Шаров, 1962; Сторожено, 1992). По форме костального поля и жилкованию кубитального поля занимает промежуточ-

ное положение между Ideliidae и Megakhosaridae, поэтому рассматривается здесь как самостоятельное семейство, равноценное предыдущим.

#### 42. Семейство Megakhosaridae Sharov, 1961

Состав. 11 родов (*Ideliopsis* Carpenter, 1948, *Liomopterina* Riek, 1973, *Megakhosara* Martynov, 1937, *Megakhosarella* Sharov, 1961, *Megakhosarina* Storozhenko, 1993, *Megakhosarodes* Storozhenko, 1993, *Meta khosara* Storozhenko, 1993, *Microkhosara* Storozhenko, 1993, *Miolopterina* Riek, 1976, *Parakhosara* Storozhenko, 1993 и *Sylvakhosara* Storozhenko, 1993,) из перми Европы, Азии, Северной Америки, Африки и триаса Средней Азии.

#### 43. Семейство Blattogryllidae Rasnitsyn, 1976

Состав. 12 родов (*Anablattogryllus* Storozhenko, 1990, *Baharellinus* Storozhenko, 1992, *Baharellus* Storozhenko, 1988, *Blattogryllus* Rasnitsyn, 1976, *Blattogryllulus* Storozhenko, 1988, *Costatooviblatta* Storozhenko, 1992, *Dorniella* Bode, 1953, *Megablattogryllus* Storozhenko, 1990, *Mesoblattogryllus* Storozhenko, 1990, *Microblattogryllus* Storozhenko, 1990, *Parablattogryllus* Storozhenko, 1988 и *Protoblattogryllus* Storozhenko, 1990) из верхней перми и триаса Средней Азии, юры Европы, Средней Азии, Монголии и нижнего мела Сибири.

#### 44. Семейство Grylloblattidae Walker, 1914

Состав. 4 современных рода (*Grylloblatta* Walker, 1914, *Galliosiana* Caudell, 1924, *Grylloblattina* Bey-Bienko, 1951 и *Grylloblattella* Storozhenko, 1988) из Азии и Северной Америки, относящиеся к единственному подсемейству Grylloblattinae Walker, 1914.

## ФИЛОГЕНИЯ ГРИЛЛОБЛАТТИДОВЫХ

Филогенетический анализ отряда гриллоблаттидовых на уровне семейств никем не проводился, однако, как правило, при описании новых семейств обсуждались их возможные связи с ранее описанными формами. При изучении филогении Grylloblattida особенно большое внимание уделено жилкованию крыльев, что связано со спецификой ископаемого материала, так как многие таксоны известны исключительно по изолированным крыльям. Признаки, используемые для филогенетического анализа гриллоблаттидовых приведены в таблице 1. Плезiomорфное состояние признака обозначено как 0, апоморфное от 1 до 5 в зависимости от длины морфоклины. Оценка полярности морфологических рядов обосновывается ниже.

Состояние наиболее важных признаков у гриллоблаттидовых на уровне семейств (плезеоморфное - 0, апоморфное - 1-5)

№	Название признака	Состояние признака
1.	Метаморфоз:	0 - по типу протометаболии, с субимаго 1 - без субимаго, но с постепенным расчленением лапки 2 - без элементов протометаболии
2.	Образ жизни личинок: <i>Голова</i>	0 - наземный 1 - околотоводный
3.	Головная капсула:	0 - уже переднеспинки 1 - равна ширине переднеспинки 2 - шире переднеспинки
4.	Глаза:	0 - крупные 1 - небольшие 2 - редуцированы
5.	Глазки:	0 - есть 1 - нет
6.	Голова сверху: <i>Переднеспинка</i>	0 - гладкая 1 - с бугорками
7.	Переднеспинка:	0 - с 2 паранотальными выростами 1 - с полным широким кольцом параноталий 2 - с полным узким кольцом параноталий 3 - без параноталий
8.	Форма переднеспинки: <i>Ноги</i>	0 - поперечная 1 - квадратная 2 - продольная
9.	Бедрa и голени:	0 - с шипиками 1 - не вооружены
10.	Ноги:	0 - бегательные 1 - копательные, с сильными зубцами на вершине голеней
11.	Лапки имаго:	0 - 5-члениковые 1 - 3-члениковые
12.	Аролий между коготками:	0 - еле заметный 1 - небольшой 2 - крупный
13.	Коготки на последнем членике лапки:	0 - есть 1 - нет

№	Название признака	Состояние признака
	<i>Брюшко</i>	
14.	Брюшко по бокам тергитов:	0 - с выростами 1 - без выростов
15.	Яйцеклад:	0 - вполне развит 1 - очень короткий 2 - полностью редуцирован
16.	Яйцеклад:	0 - средней длины 1 - очень длинный
17.	Церки у обоих полов:	0 - более чем 10-члениковые 1 - 6-10-члениковые 2 - 2-5-члениковые
18.	Кокситы самца:	0 - симметричные 1 - асимметричные
19.	Анальная пластинка самца:	0 - округлая или с треугольным выступом по заднему краю 1 - с 3 длинными отростками
	<i>Переднее крыло</i>	
20.	Форма крыла:	0 - удлинненно-овальное 1 - грушевидное, сильно расширенное на вершине
21.	Консистенция крыла:	0 - мембранозное 1 - утолщенное 2 - кожистое
22.	Крылья:	0 - вполне развитые 1 - укороченные 2 - крыльев нет
23.	<i>Sc</i> :	0 - впадает в <i>C</i> 1 - теряется между <i>C</i> и <i>RS</i> 2 - впадает в <i>R</i>
24.	<i>Sc</i> достигает:	0 - вершинной трети крыла 1 - середины крыла 2 - базальной трети крыла
25.	Костальное поле:	0 - широкое 1 - узкое 2 - очень узкое
26.	Основание костально-го поля:	0 - без выемки 1 - с выемкой
27.	<i>Sc</i> :	0 - плавно изогнута или прямая 1 - резко S-образно изогнута
28.	Дистальная ветвь <i>Sc</i> :	0 - плавно изогнута 1 - резко угловидно изогнута

№	Название признака	Состояние признака
29.	Костальное поле пересечено:	0 - Y- или H-образными ветвями Sc 1 - простыми многочисленными ветвями Sc, между которыми имеются поперечные жилки 2 - простыми многочисленными поперечными жилками 3 - 5-6 простыми жилками 4 - 1 поперечной жилкой 5 - без поперечных жилок
30.	R:	0 - простой 1 - ветвится у вершины крыла
31.	R:	0 - плавно изогнут 1 - резко S-образно изогнут
32.	RS отходит от R:	0 - в базальной 1/3 крыла 1 - в основании крыла
33.	RS отходит от R:	0 - в базальной 1/3 крыла 1 - посредине крыла
34.	Ветвей RS:	0 - более 4 1 - 3 ветви 2 - 2 ветви 3 - 1 ветвь 4 - RS нет
35.	Ветви RS направлены:	0 - к вершине крыла 1 - к переднему краю крыла 2 - образуют правильный, направленный к переднему краю крыла гребень
36.	Ветви RS направлены:	0 - к вершине крыла 1 - к заднему краю крыла 2 - образуют правильный гребень, направленный к заднему краю крыла
37.	Анастомоз между RS и MA:	0 - нет 1 - имеется
38.	Поле между R и RS:	0 - открытое 1 - замкнутое за счет анастомоза R+RS
39.	Радиальное поле:	0 - с архедиктием 1 - с поперечными жилками, образующими 3-4 ряда ячеек 2 - с поперечными жилками, образующими 2 ряда ячеек 3 - с простыми прямыми поперечными жилками 4 - с простыми косыми поперечными жилками 5 - с 1-2 или без поперечных жилок

№	Название признака	Состояние признака
40.	Поле между $RS$ и $MA$ :	0 - с архедиктием 1 - с поперечными жилками, образующими 2-3 ряда ячеек 2 - с простыми прямыми поперечными жилками 3 - с 1-2 или без поперечных жилок
41.	Основание ствола $M$ :	0 - не слито с $R$ 1 - слито с $R$
42.	Основание ствола $M$ :	0 - не слито с $CuA$ 1 - образует анастомоз с $CuA$ , но сохраняет ясно выраженное основание 2 - полностью слито с $CuA$ , но $MA$ и $MP$ отходят от $CuA$ единым стволом 3 - полностью слито с $CuA$ , но $MA$ и $MP$ отходят от $CuA$ самостоятельно
43.	Ветвей $M$ :	0 - более 4 1 - 3 ветви 2 - 2 ветви 3 - 1 ветвь
44.	$M$ разделяется на:	0 - 2 главных ствола ( $MA$ и $MP$ ) 1 - 3 ствола ( $MA$ , $MP_1$ и $MP_2$ )
45.	$MP$ :	0 - десклеротизована посередине 1 - склеротизована по всей длине
46.	$M_3$ :	0 - вполне выражена 1 - отсутствует
47.	Анастомозы между ветвями $M$ :	0 - нет 1 - есть
48.	Поле между ветвями $M$ :	0 - с архедиктием 1 - с поперечными жилками, образующими 2-3 ряда ячеек 2 - с 2-3 ряда ячеек в центральной части крыла и простыми поперечными жилками в вершинной части крыла 3 - с многочисленными простыми поперечными жилками 4 - с 1-2 или без поперечных жилок
49.	Поле между $M$ и $CuA$ :	0 - с архедиктием 1 - с поперечными жилками, образующими 2-3 ряда ячеек 2 - с многочисленными простыми поперечными жилками 3 - с 1-2 или без поперечных жилок

№	Название признака	Состояние признака
50.	<i>CuA</i> и <i>CuP</i> в базальной трети крыла:	0 - образуют дуговидный изгиб 1 - плавно расходящиеся
51.	<i>CuA</i> и <i>CuP</i> в базальной трети крыла:	0 - образуют плавный дуговидный изгиб 1 - образуют резкий горбовидный изгиб 2 - образуют резкий угловидный изгиб в районе анастомоза <i>M+CuA</i>
52.	<i>CuA</i> :	0 - не разделена на <i>CuA<sub>1</sub></i> и <i>CuA<sub>2</sub></i> 1 - разделена на ветвящиеся <i>CuA<sub>1</sub></i> и <i>CuA<sub>2</sub></i> 2 - разделена на ветвящуюся <i>CuA<sub>1</sub></i> и простую <i>CuA<sub>2</sub></i> 3 - разделена на простые <i>CuA<sub>1</sub></i> и <i>CuA<sub>2</sub></i> 4 - простая
53.	<i>CuA</i> и ее ветви:	0 - расположены в центральной части крыла 1 - смещены к заднему краю крыла
54.	Ветви <i>CuA</i> в проксимальной половине крыла:	0 - не образуют анастомоза с ветвями <i>M</i> 1 - образуют обширный анастомоз с <i>M</i> так, что хорошо выражено замкнутое поле между <i>CuA</i> и <i>M</i>
55.	Проксимальная ветвь <i>CuA</i> :	0 - не образует правильного, направленного вдоль заднего края крыла гребня 1 - с коротким гребнем ветвей 2 - с длинным гребнем ветвей вдоль заднего края крыла
56.	<i>CuA</i> :	0 - плавно изогнута или прямая 1 - ясно <i>S</i> -образно изогнута
57.	<i>CuA<sub>1</sub></i> :	0 - плавно изогнута или прямая 1 - ясно <i>S</i> -образно изогнута
58.	Ветви <i>CuA</i> :	0 - ясно расставлены 1 - тесно сжаты
59.	<i>CuA</i> :	0 - с гребнем ветвей, заканчивающихся на заднем крае крыла 1 - с гребнем направленных к <i>CuP</i> ветвей, между которыми имеется архедиктий 2 - с гребнем направленных к <i>CuP</i> простых ветвей, между которыми имеются простые поперечные жилки 3 - с гребнем направленных к <i>CuP</i> простых, косых, <i>S</i> -образно изогнутых ветвей
60.	Поле между <i>CuA</i> и <i>CuP</i> :	0 - с архедиктием 1 - с поперечными жилками, образующими 2-3 ряда ячеек по всей длине поля 2 - с 2-3 рядами ячеек в центральной части поля и простыми поперечными жилками в вершинной части поля

№	Название признака	Состояние признака
		3 - с многочисленными простыми прямыми поперечными жилками
61.	Анальные жилки:	4 - с 1-2 или без поперечных жилок
		0 - несколько, обычно ветвятся
		1 - 1 жилка
		2 - нет
62.	Поперечные жилки в большинстве полей: <i>Заднее крыло</i>	0 - не образуют правильных прямоугольных ячеек
		1 - образуют удлинённые или квадратные ячейки
		2 - образуют узко-прямоугольные ячейки
63.	Форма и жилкование крыла:	0 - ясно отличаются от переднего крыла
		1 - сходны с передним крылом
64.	<i>Sc</i> :	0 - впадает в <i>C</i>
		1 - впадает в <i>R</i>
65.	<i>RS</i> :	0 - не образует анастомоза с <i>MA</i>
		1 - образует анастомоз с <i>MA</i>
66.	Основание <i>M</i> :	0 - свободное
		1 - слито с <i>R</i>
67.	<i>M</i> <sub>5</sub> :	0 - есть
		1 - нет
68.	В основании крыла <i>M</i> и <i>CuA</i> :	0 - не слиты
		1 - образуют анастомоз, но сохраняют основания стволов
		2 - целиком слиты
		3 - слиты с <i>R</i> так, что образуется единая система <i>R+M+CuA</i>
69.	Изгиб <i>CuA</i> :	0 - плавный, арковидный
		1 - резкий, угловидный
70.	Ширина поля между <i>CuA</i> и <i>CuP</i> :	0 - равна ширине поля между <i>CuP</i> и <i>A</i> <sub>1</sub>
		1 - едва превышает ширину поля между <i>CuP</i> и <i>A</i> <sub>1</sub>
		1 - ясно превышает ширину поля между <i>CuP</i> и <i>A</i> <sub>1</sub>
71.	<i>A</i> <sub>2</sub> :	0 - ветви с развилком
		1 - правильно гребневидная

Метаморфоз (признак 1). Изменение типа метаморфоза от протометаболии до развития без субимаго и постепенного расчленения лапок в процессе индивидуального развития вполне очевидно.

Образ жизни личинок (признак 2). Примитивные карбоновые насекомые вели наземный образ жизни (Расницын, 1980), тогда как обитание у уреза воды у некоторых пермских форм послужило преадаптацией к возникновению водных насекомых.

Распределение признаков, используемых для анализа 44 семейств гриллоблаттидовых  
(порядковый номер и состояние признаков см. табл. 1)

Семейства	Признаки																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Dalubidae	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Narkemidae	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Atactophlebiidae	0	1	0	0	0	1/2	0/2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Euryptilonidae	1	1	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	?	?	?
Lemmatophoridae	1	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	?	?
Propteridae	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Jabloniidae	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Mesojabloniidae	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Chelopteridae	2	0	1	0	?	0	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	3	?	?	?
Protombiidae	2	0	1	0	1	0	2	1	1	0	0	0	0	1	2	0	1	?	?	?
Tillyardembiidae	2	0	2	0	1	0	3	2	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	?
Probnidae	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	0	1	?	?	?
Phenopteridae	2	0	0	0	?	0	1	1	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?
Aliculidae	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Camptoneuritidae	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Demopteridae	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Permibiidae	2	0	2	0	1	0	3	0	1	0	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?
Sheimiidae	2	0	2	0	?	0	3	1	?	?	?	?	?	1	0	0	0	?	?	?
Sejanoraphitidae	2	0	2	0	?	0	3	0	1	0	0	?	0	1	0	1	?	?	?	?



Продолжение таблицы 2

Семейства	Признаки														
	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
Daldubidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0/1	0	0	0	0	0/1	0
Narkeminiidae	0	0	2	0/2	0	0	0	0	1/2	0	0	0	0/1	0	0
Atactophlebiidae	0	0/1	0	0/1	1	0	0	0	2/5	0/1	0	0	0/1	0/2	0
Euryptilonidae	1/2	0	0	0	0/1	0	0	0	2/5	0	0/1	0	0	0/2/3	0/2
Lemmatophoridae	0	0	0	0	1/2	0	0	0	2/3/5	0	0	0	0/1	2/3	0/1
Protopleridae	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	1/2	0
Jabloniidae	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Mesojabloniidae	1	0	0	0	2	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0
Chelopteridae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0
Protembiidae	1	0	0	0	2	0	0	0	3	0	0	0	1	1	1
Tillyardembiidae	0	0	2	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
Probnidae	2	0	0	0	2	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0
Phenopteridae	0	0	0	0	0/2	0	0	0	1/2	0	0	0	0/1	0/2	0
Aliculidae	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0/1	0
Camptoneuritidae	1	0	1	0	2	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0
Demopteridae	2	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0
Permembidae	0	0	2	1	1	0	0	0	4	0	0	0	0	1	0
Sheimiidae	0	0	0	0	2	0	0	0	5	0	0	1	0	1	0
Sojanoraphididae	0	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
Perloblattidae	0	0	0	1	2	0	0	0	3	0	0	1	0	0	2
Oecanthoperliidae	0	0	0	0	2	0	0	0	5	0	0	0	0	2	0



Семейства	Признаки														
	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
Daldubidae	0	0/1	0	2/3	1/2	0	0	0	0	0	0	0	1/3	1/2	0
Narkeminiidae	1/2	1	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0
Atactophlebiidae	0/2	0/1	0	2/3	1	0	0	0	1	1	1	0	1/3	1/2	0
Euryptilonidae	0	0/1	0	3	2	0	1/2	0/2	0	1	1	0	3	2	0
Lemmatophoridae	0	0/1	0	3	2	0	0/1	1/2	0	0	1	0	3	2	0
Protopleridae	0	0	0	2/3	2	0	0	0	0	0	1	0	2/3	1/2	0
Jabloniidae	0	0	0	2	1	0	0	0	0	1	1	0	2	1	0
Mesojabloniidae	0	0	1	3	2	0	0	1	0	1	1	0	3	2	1
Chelopteridae	0	0	0	4	2	0	0	0	0	0	1	0	3	2	0
Protembidae	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	1	0	3	2	0
Tillyardembiidae	2	0	0	4	2	0	0	0	0	0	1	0	3	2	1
Probnidae	0	0	0	3	2	0	0	2	0	0	1	0	3	2	0
Phenopteridae	0	0	0	0/2	0/1	0	0	1/2	0	0/1	1	0	0/1	0/1	0
Alicutidae	1	0	0	0/2	0/2	0	0	0/1	0	0	1	0	0/3	0	0
Camptoneuritidae	0	1	0	2	2	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0
Demopteridae	0	1	0	2	2	0	0	0	0	0	1	0	3	1	0
Permembidae	0	0	0	5	3	0	2	2	0	?	1	0	4	3	1
Sheimiidae	0	1	0	5	3	0	2	2	0	1	1	0	4	3	1
Sojanoraphidiidae	0	0/1	0	3	2	0	3	0/1	0	0	1	0	3	2/3	0
Perloblattidae	0	0	0	5	2	0	0	2	0	1	1	0	3	2	1

Oecanthoperlidae	1	0	0	5	3	1	0	1	0	1	1	0	4	3	1
Archiprobnidae	0	0	0	3	2	0	0	0/1	0	1	1	0	3	2	0
Ideliidae	0/1	0	0	0/2	0/1	0	0	0/1	0	0	1	0	0/1	0/1	0
Idelinellidae	?	0	?	0	0	0	0	?	0	0	?	0	0	0	0
Pinidiidae	0	1	0	2	2	0	1	0	0	0	1	0	3	1	0
Kortshakoliidae	1	0/1	0	2	2	0	0	0	0	0	1	0	3	1	0
Stegopteridae	0	0	0	3	2	0	0	1	0	1	1	0	3	2	0
Toloptopteridae	0	0	0	3	2	0	0	0	0	1	1	0	3	2	1
Bajanzhargalanidae	0	0	0	?	1	0	0	0	0	0	1	0	3	1	1
Euremiscidae	0	0	0	3	2	1	0	1	0	0	1	0	3	1	1
Sylvaphlebiidae	0	0	0	1/2	1/2	0	0	0/1	0	0	1	0	1/3	1/2	0
Tomjiidae	0	0	0	2	2	0	0	0	0	1	1	0	3	2	1
Tunguskaptéridae	0	0	0	2/3	2	0	0	2	0	0	0	0	1/3	1/2	0
Geinitziidae	0	0	0	1/3	1/2	0	0	0	0	0	0	0	1/3	1/2	0
Mesorthopteridae	0	0	0	0/2	0/2	0	0	0	0	0	1	0	0/1/3	0/2	0
Liomopteridae	0	0/1	0	2/4	1/2	0	0	0/2	0	0	1	0	1/3	1/2	0
Skaliciidae	0	0	0	2	1/2	0	0	0	0	1	1	0	3	1	0
Havlatiidae	0	0	0	1/3	1/2	0	0	0	0	0	1	0	1/3	1	0
Madynophlebiidae	0/1	0	0	2/3	2	0	0	0/1	0	0	1	0	2/3	1	0
Gorochoviidae	2	0	0	3	2	0	0	0	0	0	1	0	3	2	0
Permotermopsidae	0	0	0	1/2	1/2	0	0	0	0	0	1	0	1/2	1	0
Megakhosaridae	0/1	0	0	3	2	0	0	0/2	0	0	1	0	3	1/2	0
Blattogryllidae	0	1	0	3	2	0	1/3	0/1	0	0	1	0	3	2	0
Grylloblattidae	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Семейства	Признаки																					
	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	
Daldubidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0/1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Narkeminiidae	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Atactophlebiidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0/1	0/1	0	0	0/1	0	1	1/2	0	0	0	0
Euryptilonidae	2	0/2	0	0	0	0	0	0	0	0/2/3	0	1	0	0	0	1	1	3	0	0	?	?
Lemmatophoridae	0/2	0/2	0	0	0	0	0	0	0	3/4	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
Protoperlidae	0	0	1	0	0/1	0	0	0	0	2	0	0/1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0
Jabloniidae	1	0	1	0	1	1	0	0	0	2	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Mesojabloniidae	0	1	1	0	1	0	1	0	0	3	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Chelopteridae	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	1	1	3	0	2	0	0
Protrembiidae	0	0	1	0	1	0	0	0	0	3	0	1	0	0	0	1	1	3	0	2	0	0
Tillyardembiidae	0	0	1	0	1	0	0	0	0	3	?	2	0	1	0	1	1	0	0	2	?	?
Probnidae	0	0	1	0	2	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	1	1	3	0	1	0	0
Phenopteridae	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0-2	0	0	0	0	0	1	1	3	0	2	0	0
Aliculidae	1	0	1	0	0/1	0	0	0	0	0	?	0/1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Camptoneuritidae	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Demopteridae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Permembidae	0	3	1	0	0	0	0	0	0	4	1	0	1	1	?	?	1	?	0	?	?	?
Sheimiidae	0	3	1	0	0	0	0	0	0	4	0	0	1	0	1	0	1	1	0	?	?	?
Sojanoraphiidae	1	1	1	0	0	0	0	0	0	4	2	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?
Perloblattidae	0	3	1	0	0	0	0	0	0	3	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?



Голова (признаки 3, 6). Исходным состоянием следует считать гладкую относительно небольшую голову, частично прикрытую передним краем переднеспинки. Такое же строение головы характерно и для карбоновых тараканообразных и принимается как плезиоморфное.

Глаза и глазки (признаки 4, 5). Различная степень редукции глаз и глазков характерна для специализированных форм, приспособившихся к обитанию в укрытиях.

Переднеспинка (признаки 7, 8). Плезиоморфным состоянием следует считать поперечную переднеспинку с 2 крупными паранотальными выростами по бокам, унаследованную от *Protoptera* и известную также у ряда далеких от *Polyneoptera* палеозойских отрядов. Образование полного кольца параноталий или их полная редукция происходила, по-видимому, независимо у ряда семейств гриллоблаттидовых.

Наличие выростов по бокам тергитов (признак 14) также отмечено у многих палеозойских насекомых и должно рассматриваться как плезиоморфия.

Как частичная или полная редукция яйцеклада, так и его значительное удлинение (признаки 15, 16) несомненно являются апоморфиями.

Укорочение церок и редукция числа члеников в них (признак 17) проходило в несколько стадий и наиболее далеко зашло у *Cheloptera* (церки самки 2-4-члениковые, а самца - сходны с клещами у современных уховерток).

Плезиоморфное состояние симметричных кокситов и отсутствие асимметричных отростков по заднему краю анальной пластинки самца (признаки 18, 19) не вызывает сомнений.

Форма и степень развития крыльев (признаки 20-22, 63). Наиболее примитивным полагается наличие вполне развитых, удлинено-овальных, мембранозных крыльев, причем в задних крыльях имеется вполне развитая анальная лопасть. Изменение формы крыла на грушевидную, укорочение или полная редукция крыльев, а также гомономное строение передних и задних крыльев несомненно являются более продвинутыми состояниями. Уплотнение или кожистая консистенция передних крыльев свидетельствуют об изменении их функции на преимущественно покровную и рассматривается как апоморфия.

Субкостальная жилка (*Sc*) в переднем и заднем крыле (признаки 23, 24, 27, 64) у примитивных полинеоптер плавно изогнута и впадает в костальную (*C*) в вершинной части крыла. Поэтому укорочение *Sc* или ее

впадение в  $RS$ , либо ее резко выраженный  $S$ -образный изгиб у основания переднего крыла рассматриваются как апоморфии.

Форма костального поля и строение пересекающих его поперечных жилок (признаки 25, 26, 28, 29). Плезеоморфному состоянию соответствует переднее крыло с широким, пересеченным многочисленными  $Y$ - или  $H$ -образными ветвями  $Sc$  (между которыми имеется архедикти́й), костальным полем без выемки у основания. Степень редукции поперечных жилок в костальном поле у разных семейств различна, а наиболее продвинутыми следует считать формы с узким костальным полем, не пересеченным поперечными жилками.

Радиальная жилка ( $R$ ) у примитивных карбоновых гриллоблаттидовых была простой, прямой или плавно изогнутой, поэтому отмеченная у некоторых пермских и мезозойских форм ветвящаяся у вершины или резко  $S$  образно изогнутая  $R$  (признаки 30, 31) отражает продвинутое состояние.

Ответвляющийся от  $R$  в базальной трети крыла, с многочисленными, направленными преимущественно к вершине крыла ветвями  $RS$  соответствует плезеоморфному состоянию, тогда как смещение развилка  $R-RS$  к основанию или середине крыла, олигомеризация жилок  $RS$  вплоть до его полной редукции и смещение ветвей  $RS$  к переднему или заднему краю крыла (признаки 32-36) являются апоморфиями.

Плезеоморфному состоянию соответствует обильно ветвящаяся  $M$ , разделенная на вполне склеротизованную  $MA$ , десклеротизованную посередине  $MP$  и сливающуюся с  $CuA$  косую  $M_5$ . Сокращение числа ветвей  $M$  до 2-3 или даже до одной, редукция  $M_5$  или полная склеротизация  $MP$  (признаки 43, 45, 46, 67) рассматриваются как апоморфии. Судя по трахеации зачатков крыльев у *Gurianovella silphidoides*, истинной  $MP$  у *Atactophlebiidae* соответствует  $MP_1$ , тогда как  $MP_2$  является обособившейся проксимальной ветвью  $MP$ , поэтому наличие трех стволов  $MP$  (признак 45) - явная апоморфия.

Плавный дуговидный изгиб  $CuA$  в переднем крыле - одна из основных апоморфий всего отряда гриллоблаттидовых. Поэтому наличие резко горбовидного или даже угловидного изгиба  $CuA$ , а также плавно расходящихся в основании крыла  $CuA$  и  $CuP$  (признаки 50, 51) явно вторичны и должны рассматриваться как апоморфии.

Наиболее примитивным полагается такое строение  $CuA$ , когда многочисленные, равномерно расположенные, плавно изогнутые или прямые, направленные к заднему краю крыла ветви ее занимают обширную область в центральной части крыла. Выделение среди ветвей  $CuA$  ясно об-

особленных стволов  $CuA_1$  и  $CuA_2$  (признак 52), смещение ветвей  $CuA$  к заднему краю крыла (признак 53), обособление гребенчатой, идущей вдоль заднего края крыла ветви  $CuA$  (признак 55), наличие резкого  $S$  образного изгиба  $CuA$  или  $CuA_1$  (признаки 56, 57) являются апоморфиями. Возникновение гребня направленных к  $CuP$  ветвей  $CuA$  отмечено у пермских *Ideliidae*, а их модификация от простых, параллельносторонних ветвей, между которыми имеются простые поперечные жилки (*Permoteropsidae*), до косых,  $S$ -образно изогнутых поперечных жилок у *Megakhosaridae* и *Blattogryllidae* образуют хорошо поляризованную морфоклину.

Отсутствие анастомозов между основными продольными жилками (признаки 37, 38, 41, 42, 47, 54, 65, 66, 68) явно примитивно, тогда как их присутствие и степень протяженности рассматриваются как апоморфии.

Апоморфный характер редукции анальных жилок в переднем крыле (признак 61) очевиден.

Поля между продольными жилками (признаки 38-40, 48, 49, 60, 62). Наиболее примитивным традиционно считается наличие архедиктия, тогда как образование поперечными жилками 2-3 рядов ячеек, наличие многочисленных простых поперечных жилок, а также частичная или полная редукция поперечных жилок образуют ясно выраженную морфоклину. Однако возможность реверсий этих признаков достаточно велика, так как архедиктий легко возникает при смене функции передней пары крыльев на покровную.

Задние крылья карбоновых гриллоблаттидовых характеризовались наличием плавно арковидного изгиба  $CuA$  в основании крыла, относительно узким полем между  $CuA$  и  $CuP$ , ширина которого была равна или едва превышала ширину поля между  $CuP$  и  $A_1$ , и неправильно гребенчатой  $A_2$ . Поэтому резко угловидный изгиб  $CuA_1$ , значительное расширение поля между  $CuA$  и  $CuP$  и наличие правильно гребневидной  $A_2$  (признаки 69-71) следует рассматривать как апоморфии.

На основании распределения состояний 71 признака (табл. 2) была построена кладограмма, отражающая филогенетические отношения между 44 семействами (рис. 1). Анализ проводился на компьютере "Macintosh" с использованием двух пакетов программ: MacClad (версия 3.01) и PAUP (версия 3.1+3). Учитывая неравнозначность признаков и разную степень легкости, с которой могли возникать гомоплазии в строгости тех или иных структур, при анализе широко использовалось придание веса тому или иному признаку (в диапазоне от 1 до 9). Построенная кладограмма в общих чертах отражает филогенетические отношения семейств гриллоблаттидовых, но схема филогенеза отряда (рис. 2) должна быть

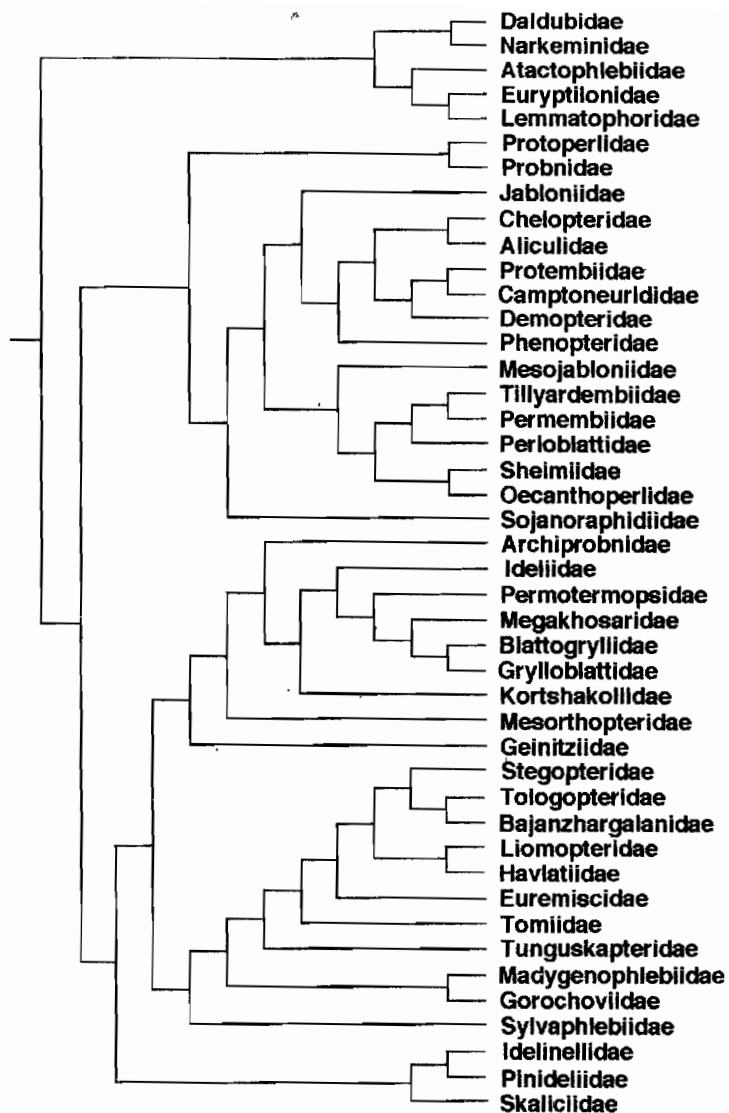


Рис. 1. Кладогрaмма 44 семейств гриллоблаттидовых, составленная на основе распределения 71 признака. Tree length = 1303; consistency index (CI) = 0.538; homoplasy index (HI) = 0.741; CI excluding uninformative characters = 0.413; HI excluding uninformative characters = 0.753; retention index (RI) = 0.594; rescaled consistency index = 0.320.

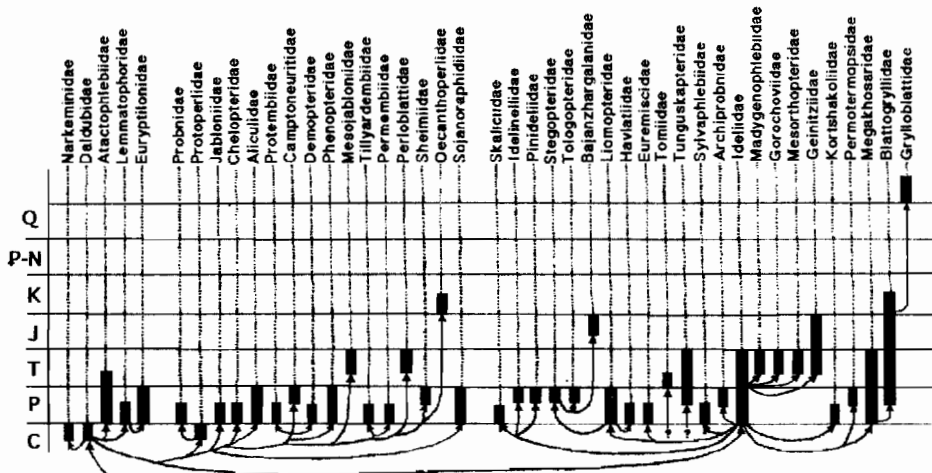


Рис. 2. Схема филогенетических отношений гриллоблаттидовых.

скорректирована за счет традиционных способов, используемых в палеонтологии (относительный возраст находок, наличие переходных форм, эволюционный сценарий и т.д.).

Наиболее примитивными из всех известных гриллоблаттидовых следует считать верхнекарбоновых *Daldubidae*, которые, имея все основные признаки гриллоблаттидовых, обладают чертами сходства с примитивными тараканообразными (так, у *Dalduba faticana* анальные жилки в переднем крыле слабо арковидно изогнуты, у отряда Eoblattida эти жилки ясно арковидные, а у отряда Blattoptera анальное поле превращено в характерный "тараканий" клавус, ланцетовидной или овальной формы, с дугообразно изогнутыми жилками). *Narkeminidae* несомненно произошли от форм, близких к *Vrezalduba* (*Daldubidae*), обладали весьма специализированным жилкованием и не могут рассматриваться как предки веснянок. Пермские представители подотряда Lemmatophorina являются прямыми потомками *Daldubidae*, однако их личинки приспособились к жизни под укрытиями у самого уреза воды. *Atactophlebiidae* сохраняют такие примитивные черты, как развитие по типу протометаболии. У Lemmatophoridae и произошедших от них Euryptilonidae сохраняются только отдельные черты протометаболии, такие как постепенное расчленение лапки во время индивидуального развития. Несомненными родственниками Lemmatophorina являются примитивные пермские веснянки, личинки которых полностью перешли к водному образу жизни, а жилкование

крыльев имаго легко выводится из генерализованного крыла типа *Daldubidae*.

Верхнекарбоновые *Protoperlidae* произошли от сходных с *Daldubidae* форм в результате приспособления к жизни (по крайней мере личинок) в мелкоскважинных укрытиях, о чем свидетельствуют их мелкие размеры, и олигомеризация поперечных жилок в крыльях. Наиболее близки к *Protoperlidae* (особенно по строению заднего крыла) нижнепермские *Probnidae* перешли к роющему образу жизни. Остальные семейства подотряда *Protoperlina* характеризуются тремя основными направлениями адаптаций к условиям существования, особенно у предимагинальных стадий. Так, *Aliculidae*, по-видимому, вернулись к жизни среди крупноскважинного субстрата, причем наличие специфической выемки в передней части костального поля свидетельствует о вторичном его расширении, а архедиктий образовался в связи с преимущественно покровной функцией передних крыльев. Крыло *Chelopteridae* легко выводится из жилкования *Aliculidae*. Три семейства (*Protembiiidae*, *Camptoneuritidae* и *Demoptegidae*) обладают ясно уплотненными или кожистыми передними крыльями. Начавшийся у этой группы семейств процесс элитризации передних крыльев, связанный с обитанием в мелкоскважинном субстрате как личинок, так и взрослых насекомых, нашел наиболее яркое выражение у пермского отряда *Protelytroptera* - предка современных *Dermaptera*. Личинки остальных семейств *Protoperlina*, судя по мелким размерам и удлинённому телу имаго, обитали в узких расщелинах, тогда как обладающие слабо склеротизованными крыльями взрослые насекомые вели свободный образ жизни. Хотя среди них выделяются две группы, одна из которых характеризуется наличием полного кольца параноталий переднеспинки, а другая - редукцией параноталий, но жилкование крыльев и строение тела у этих семейств настолько разнообразны, что схема их филогенеза может быть основана в настоящее время исключительно на полученной кладограмме. К этому комплексу семейств относятся *Permembiiidae* и *Sheimiiidae*, описанные в качестве непосредственных предков эмбий (отряд *Embioptera*). По-видимому, именно среди обитавших в мелкоскважинном субстрате *Protoperlina* следует искать корни *Embioptera* - специализированных обитателей рыхлого субстрата, строящих галереи из шелка, выделяемого железами вздутого первого членика лапки. В жилковании крыльев примитивных современных эмбий рода *Clothoda* наблюдаются черты, присущие гриллоблаттидовым, а именно характерный изгиб *CuA*, включая ясное закругление этой жилки перед слиянием с *M* в заднем крыле, что служит дополнительным аргументом в пользу сближения отрядов *Embioptera* и *Grylloblattida*.

Наиболее примитивным семейством подотряда *Grylloblattina*, по-видимому, следует считать *Ideliidae*, обладавших крупным крылом с

обильно ветвящимися, не образующими анастомозов продольными жилками. Раннепермские *Kortshakoliidae* и *Sylvaphlebiidae*, по всей вероятности, обособились самостоятельно от форм, сходных с *Ideliidae*. Жилкование крыльев позднепермских *Archiprobnidae* легко выводится из крыла рода *Archidelia* (*Ideliidae*) путем редукции ветвей *CuA* в основании кубитального поля и специализации поперечных жилок в большинстве полей. Модификация *CuA* в переднем крыле и выделение ветвящейся *CuA<sub>2</sub>* привела к обособлению от *Ideliidae* семейств *Skaliciidae*, *Idelinellidae* и *Pinideliidae*. Известные с ранней перми *Liomopteridae*, вероятно, произошли от *Ideliidae* в результате уменьшения общих размеров тела и олигомеризации продольных и поперечных жилок в крыльях, наряду с четким разделением *CuA* на ветвящуюся *CuA<sub>1</sub>* и простую *CuA<sub>2</sub>*. Семейство *Havlatiidae* несомненно обособилось от *Liomopteridae* в результате изменения формы крыла с удлиненно-овального на грушевидное. *Liomopteridae* были непосредственными предками *Euremiscidae*, так как жилкование крыла последних отличается главным образом смещением *RS* в основание крыла. Три семейства (*Stegopteridae*, *Toloptopteridae* и *Vajanzhargalanidae*) являются единственной группой среди подотряда *Grylloblattina*, у которой ясно выражена тенденция к элитризации передних крыльев. Однако жилкование передних крыльев *Stegopteridae* легко выводится из крыла *Liomopteridae* путем смещения ветвей *RS* к переднему краю крыла, что заставляет считать последних предковой формой всех трех семейств. Положение и филогенетические связи двух семейств, *Tomiiidae* и *Tunguskapteridae*, не столь определено. Оба семейства наряду с рядом апоморфий обладают некоторыми архаичными признаками, не позволяющими выводить их однозначно от какой-либо группы гриллоблаттидовых подотряда *Grylloblattina*. Не исключено, что после обнаружения хорошо сохранившихся остатков тела и особенно задних крыльев, эти семейства вообще могут быть перенесены в подотряд *Protoperlina*. Наибольшие различия между кладограммой и предложенной схемой филогенеза касаются положения триасовых *Madygenophlebiidae*, *Gorochoviidae*, *Mesorthopteridae* и *Geinitziidae*. Долгое время *Mesorthopteridae* рассматривались в качестве изолированной группы и сближались с прямокрылыми насекомыми (*Orthoptera*), однако после обнаружения в триасе Средней Азии переходных форм стало очевидным их происхождение непосредственно от триасовых *Ideliidae* в результате адаптации к жизни на растениях. Несмотря на сходство жилкования триасовых *Madygenophlebiidae* и *Gorochoviidae* с пермскими *Liomopteridae*, есть все основания полагать, что это результат обширных гомоплазий. В пользу такой точки зрения свидетельствуют как наличие среди *Madygenophlebiidae* и *Gorochoviidae* видов, обладающих неразделенной на *CuA<sub>1</sub>* и *CuA<sub>2</sub>*, так и присутствие среди триасовых *Ideliidae* родов, занимающих по жилкованию крыльев переходный характер между последним семейством и первыми

двумя. Мезозойские Geinitziidae обособились от Madygenophlebiidae или даже непосредственно от триасовых Ideliidae в результате разделения *R* на самостоятельные ветви у вершины крыла и выделения из архедиктия косой поперечной жилки между *M* и *CuA* в основании крыла. И, наконец, просматривается достаточно четкий морфологический ряд от пермских Ideliidae через Permotermpsidae к характеризующимся узким костальными полем и наличием косых *S*-образных поперечных жилок в кубитальном поле Megakhosaridae и Blattogryllidae. Непосредственному выделению Grylloblattidae из мезозойских, габитуально чрезвычайно сходных Blattogryllidae (по крайней мере от рода *Blattogryllus*) препятствует наличие у последних большого аролия и полная редукция коготков.

## ВЫВОДЫ

Основываясь на основных аутопоморфиях гриллоблаттидовых (наличие простой вогнутой *CuP* и десклеротизованной *MP* в переднем крыле, ясно выраженного аркообразного или угловидного изгиба *CuA* в основании заднего крыла) к этому отряду достоверно относятся 44 семейства, из которых 43 - ископаемые, а 1 - современное.

Учитывая глубокие различия между выявленными в результате кладистического анализа тремя основными стволами гриллоблаттидовых, им следует придать ранг подотрядов: Lemmatophorina, Protoperlina и Grylloblattina.

Известные с карбона по пермь 5 семейств подотряда Lemmatophorina сохраняют существенные элементы протометаболии (обычно ясно выражены личинка, субимаго и имаго, либо отмечено увеличение числа члеников лапки во время индивидуального развития). Личинки пермских лемматофориновых обитали среди растительных остатков у воды. По-видимому, веснянки (Plecoptera) обособились от карбоновых лемматофориновых близких к семейству Daldubidae в результате перехода нимфы к водному образу жизни.

Подотряд Protoperlina включает 16 семейств и известен с карбона по нижний мел. Протоперлиновые обитали в мелкоскважинном субстрате, их личинки не были связаны с водой. От Protoperlina произошли один ископаемый (Protelytroptera) и 2 современных отряда (Dermaptera и Embioptera). Протэлитридовые возникли от карбоновых форм подобных Protoperlidae как сестринская группа семейств Protembidae, Camptoneuritidae и Demopteridae, а начавшийся у них процесс элитризации передних крыльев привел к появлению отряда Dermaptera известного с юры Предковой формой известной с кайнозоя эмбий, по-видимому,

могли быть какие-то скрытноживущие мезозойские протоперлиновые, близкие к пермским *Protembaliidae*, *Permembaliidae* и *Sheimiidae*.

Подотряд *Grylloblattina* объединяет 23 семейства, известных с перми по настоящее время. Палеозойские гриллоблаттиновые были преимущественно геофилами, обитавшими среди крупномерных растительных остатков и под камнями, тогда как многие мезозойские представители подотряда - фитофилами, имевшими ярко выраженные адаптации к жизни на растениях. Будучи наиболее разнообразным и многочисленным подотрядом гриллоблаттидовых (особенно в перми и мезозое), *Grylloblattina* в настоящее время представлены единственным реликтовым семейством - *Grylloblattidae*.

## ЛИТЕРАТУРА

*Мартынов А.В.* О крыльях термитов в связи с вопросом филогении этой и соседних групп насекомых // Академику Н.В. Насонову к восьмидесятилетию со дня рождения и шестидесятилетию научной деятельности. М.: Изд-во АН СССР, 1937. С. 83-180.

*Мартынов А.В.* Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (Pterigota). Часть I. Palaeoptera и Neoptera-Polyneoptera. М.: Изд-во АН СССР, 1938. 149 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 7).

*Мартынова О.М.* Новые насекомые из пермских и мезозойских отложений СССР // Материалы к "Основам палеонтологии". М., 1958. Вып. 2. С. 69-94.

*Мартынова О.М.* Отряд Raphidioptera // Основы палеонтологии. Членистоногие, трахейные и хелицеровые. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 270-272.

*Расницын А.П.* Гриллоблаттиды - современные представители отряда протоблаттод (Insecta, Protoblattodea) // Докл. АН СССР. 1976. Т. 228. № 2. С. 502-504.

*Расницын А.П.* Отряд Grylloblattida // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 154-160 (Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 178).

*Стороженко С.Ю.* Гриллоблаттидовые насекомые верхней перми Восточного Казахстана // Палеонтол. журн. 1991. № 2. С. 110-114.

(*Стороженко С.Ю.*) *Storozhenko S.* Permian fossil insects of North-East Europe: new and little-known Ideliidae (Insecta, Plecopteroidea, Grylloblattida) // Entomol. Fennica. 1992. Vol. 3. P. 21-39.

(*Стороженко С.Ю., Новокшионов А.Г.*) *Storozhenko S. Yu., Novokshonov V. G.* Revision of the Permian family Sojanoraphidiidae (Grylloblattida) // Russian Entomol. J. 1994 (1995) № 3-4. P. 37-39.

*Шаров А.Г.* Типы метаморфоза насекомых и их взаимоотношения (по сравнительно-онтогенетическим и палеонтологическим данным) // Энтомолог. обозрение. 1957. Т. 36, вып. 3. С. 569-576.

*Шаров А.Г.* Отряды Protoblattodea, Paraplecoptera, Plecoptera, Protorthoptera // Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 157-234, 245-247. (Тр. Палеонол. ин-та АН СССР. Т. 85).

*Шаров А.Г.* Отряды Protoblattodea, Paraplecoptera // Основы палеонтологии. Членистоногие, трахейные и хелицерные. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 116-134.

*Carpenter F.M.* The Lower Permian insects of Kansas. Pt. 7. The order Protoperlaria // Proc. Amer. Acad. Arts and Sci. 1935. Vol. 70. № 4. P. 103-146.

*Carpenter F.M.* The Lower Permian insects of Kansas. Pt. 10. The order Protorthoptera: The family Liomopteridae and its relatives // Proc. Amer. Acad. Arts and Sci. 1950. Vol. 78. № 4. P. 187-219.

*Carpenter F.M.* The Lower Permian insects of Kansas. Pt. 11. The orders Protorthoptera and Orthoptera // Psyche. 1966. Vol. 73. № 1. P. 46-88.

*Carpenter F.M.* The Lower Permian insects of Kansas. Pt. 12. Protorthoptera (continued), Neuroptera, additional Paleodictyoptera, and families uncertain position // Psyche. 1976. Vol. 83. № 3-4. P. 336-378.

*Carpenter F.M.* Orders Perlaria, Protorthoptera, Blattaria, Isoptera, Manteodea, Protelytroptera, Dermaptera, Orthoptera, Grylloblattodea, Titanoptera, Phasmatodea and Embioptera // Treatise on Invertebrate Paleontology. Vol. 3: Superclass Hexapoda. Boulder and Lawrence. 1992. P. 93-191.

*Hanlirsch A.* Die Fossilen Insecten und die Phylogenie der rezenten Formen: Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. Leipzig. 1906-1908. 1430 p.

*Handlirsch A.* Paläontologie, Phylogenie, Systematik // Handbuch der Entomologie, T. 3. Jena. 1925. 1202 p.

*Hennig W.* Insect phylogeny. New-York. 1981. 514 p.

*Kukalova J.* Permian insects of Moravia. Pt. 2. Liomopteridea // Sborn. geol. ved. paleontol. 1964. T. 3. P. 39-118.

*Kukalova-Peck J.* Fossil history and evolution of hexapod structures // The insects of Australia. A textbook for students and research workers. 2nd ed. Vol. 1. Melbourne University Press: Carlton. 1991. P. 141-179.

*Tillyard R.J.* Kansas Permian insects. Part 10. The new order Protoperlaria: a study of the typical genus *Lemmatophora* Sellards // Amer. J. Sci. 1928a. Vol. 16. P. 185-220.

*Tillyard R.J.* Kansas Permian insects. Part 11. Order Protoperlaria: family Lemmatophoridae (Continued) // Amer. J. Sci. 1928b. Vol. 16. P. 313-348.

*Tillyard R.J.* Kansas Permian insects. Part 19. The order Protoperlaria (Continued). The family Probnisidae // Amer. J. Sci. 1937. Vol. 33. P. 401-425.

# SYSTEM AND PHYLOGENY OF THE ORDER GRYLLOBLATTIDA (INSECTA)

S.Yu. Storozhenko

Institute of Biology and Pedology Far East Branch of Russian Academy of  
Sciences, Vladivostok

A review of the order Grylloblattida system is given. It consists of three suborders: Lemmatophorina (5 families), Protoperlina (16 families) and Grylloblattina (23 families). Four new families are established: Aliculidae fam. n., Idelinellidae fam. n., Pinideliidae fam. n. and Kortshakoliidae fam. n. New synonymy is proposed: Euryptilonidae Martynov, 1940 = Stereopteridae Carpenter, 1950, syn. n. Permembaliidae which was described as Psocoptera and Sheimiidae which was described as Embioptera are transferred to suborder Protoperlina of Grylloblattida. It is shown that Permo-termopsidae nom. restit. is distinct family, but not a synonym of Ideliidae. Seven genera (*Blania*, *Karaungirella*, *Maculopteron*, *Oborella*, *Quercopterum*, *Sharovipteron*, *Torrentopteron* и *Villopteron*) are transferred from Lemmatoporidae to Euryptilonidae. Cladogram based on 71 characters is constructed and a phylogenetic scheme of all 44 families of the order Grylloblattida is proposed.