

УДК 565.735.761.2/3(575.2)

ОБЗОР ТРИАСОВЫХ ВЕСНЯНОК (INSECTA: PERLIDA = PLECOPTERA) С ОПИСАНИЕМ НОВОГО РОДА И ВИДА В СЕМЕЙСТВЕ PERLARIOPSEIDAE ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ДЖАЙЛОУЧО, КИРГИЗИЯ

© 2023 г. Н. Д. Синиченкова*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

*e-mail: nina_sin@mail.ru

Поступила в редакцию 07.12.2022 г.

После доработки 07.02.2023 г.

Принята к публикации 07.02.2023 г.

К настоящему времени триасовые веснянки описаны как из Южного (Австралия, Аргентина, Южная Африка), так и Северного (Украина, Казахстан, Киргизия, Китай) полушария. Раннетриасовые веснянки не найдены, а из среднего и позднего триаса известно 28 видов 16 родов из шести семейств. Описан новый род и вид *Triassonemoura ficteramosa* gen. et sp. nov. семейства *Perlariopseidae* из местонахождения Джайлоучо в Киргизии, отложения мадыгенской свиты которого датируются средним–верхним триасом.

Ключевые слова: Insecta, Plecoptera, средний–верхний триас, новый таксон

DOI: 10.31857/S0031031X23040128, **EDN:** OHQOZO

Несмотря на то, что триасовый период является ключевым для насекомых вообще и для веснянок в частности, до сих пор число изученных триасовых местонахождений значительно меньше, чем пермских, юрских или меловых.

В раннем триасе веснянки неизвестны, все находки приходится на средний и поздний триас. Насчитывается всего восемь местонахождений, в которых разнообразие веснянок низко, поскольку почти везде они встречаются в единичных экземплярах. Исключение составляет местонахождение Джайлоучо, откуда описано 14 видов, в т.ч. новый вид, описываемый в этой статье. Триасовые веснянки представлены фрагментами нимф и имаго, но зачастую плохой сохранности, что объясняется особенностями обитания и захоронения веснянок. Большая часть веснянок обитала в текучих водоемах, и к месту захоронения они были доставлены водными потоками в составе аллохтонного комплекса; в результате транспортировки тела разрушались, часто утрачивались конечности. Количественно остатки имаго, представленные чаще всего изолированными крыльями, значительно преобладают над остатками нимф.

Триасовые веснянки, известные к настоящему времени, принадлежат 28 видам из 16 родов шести семейств. Только два семейства веснянок, *Euxenoperlidae* Riek, 1976 и *Eustheniidae* Tillyard, 1921, преодолевают пермо-триасовую границу. Семейства *Platyperlidae* Sinitshenkova, 1982 и *Per-*

lariopseidae Sinitshenkova, 1985 впервые в палеонтологической летописи появляются в триасе и процветают в юре. Единственное семейство веснянок, дожившее доньше, *Eustheniidae*, представлено в триасе только одним видом *Mesonotoperla sinuata* Riek, 1954 (Riek, 1954), тогда как из пермских отложений описан один род (*Stenoperlidium* Tillyard, 1935) из Австралии (Tillyard, 1935) и четыре вида рода *Boreoperlidium* Sinitshenkova, 2013 из европейской части России (Sinitshenkova, 2013, 2018). *M. sinuata* описана по крыльям из среднетриасового местонахождения Бруквэйл (Песчанник Хоксбери недалеко от Сиднея, Новый Южный Уэльс, Австралия). Других надежно определенных современных семейств в триасе не обнаружено, но предполагается, что некоторые из них возникли именно в это время (Letsch et al., 2021).

Euxenoperlidae встречаются в перми Южной Африки и в триасе Южной Африки, Аргентины и Австралии. В перми Южной Африки в отложениях серии Бофорт в местонахождении Муи Ривер известно два рода: монотипный род *Euxenoperlella* Riek, 1976 и три вида *Euxenoperla* Riek, 1973, который найден и в триасе. Из верхнетриасовой формации Молтено местонахождения Бердс Ривер в Южной Африке по фрагменту переднего крыла описана *Euxenoperla clara* Riek, 1976 (Riek, 1976). Интересно отметить, что пермские виды описаны по многочисленным экземплярам, а триасовый вид — по одному остатку. Вероятно, в

триасе палеозойские группы вытеснялись и заменялись новыми. Другой род, *Gondwanoperlidium* Pinto et Purper, 1978, известен только из триаса Южной Америки и Австралии; все виды описаны по единичным экземплярам фрагментов передних крыльев. В среднем–верхнем триасе (верхний ладин–нижний карний) формации Потрерильос (бассейна Качеута в провинции Мендоса, Аргентина) найдено два вида: *G. argentinorum* Pinto et Purper, 1978 и *G. mendozense* Pinto et Purper, 1978, к этому же роду отнесен *G. triassicum* (Riek, 1956) из триасовых отложений серии Ипсвич (Денмарк Хилл, Квинсленд, Австралия) (Riek, 1956; Pinto, Purper, 1978).

Своеобразное монотипное семейство *Platyperlidae* известно только по нимфам, расширенные бедра и голени которых не имеют аналогов среди современных веснянок (Синиченкова, 1982). Вероятно, это семейство возникает в триасе. По единственному остатку нимфы хорошей сохранности описана *Platyperla marquati* Gallego et Sinitshenkova, 2011 из формации Потрерильос в Аргентине (Gallego et al., 2011). Это самая древняя находка семейства и единственная в Южном полушарии. Девять других видов *Platyperla* Br., Redt. et Ganglb., 1889 широко распространены в юре Сибири, Монголии и Китая. В местонахождениях, где они найдены, реконструируются не имеющие аналогов среди современных мелководные гипотрофные старичные озера (Sinichenkova, Zherikhin, 1996).

В Северном полушарии по нимфам триасовые веснянки описаны из Украины, Восточного Казахстана, Киргизии и Китая. Из протопивской свиты (верхний карний–нижний норий) в местонахождении Гаражовка на востоке Украины (Харьковская область, Изюмский район, правый берег р. Берека, притока р. Северский Донец, 3 км севернее дер. Великая Камышеваха) описаны *Siberioperla angulata* Sinitshenkova, 1987 из семейства *Siberioperlidae* Sinitshenkova, 1983 и перломорфная *Berekia neglecta* Sinitshenkova, 1987 неясного семейственного положения. Другой вид нимфы сибериоперлид, *S. ovalis* Sinitshenkova, 1987, описан из верхнетриасовой толгойской свиты местонахождения Кендерлык, которое находится в Восточно-Казахстанской области Казахстана (хр. Саул, южный склон хребта Сайкан, долина р. Акколка). Отсюда же описана перломорфная веснянка *Trianguliperla aequalis* Sinitshenkova, 1987 (Синиченкова, 1987).

Только два монотипных рода веснянок известны по нимфам из Китая. Их находки приурочены к верхнетриасовым отложениям на западе и юге страны. *Capitiperla tonicopoda* Lin, 1992 описана в составе токсунской фауны из свиты Хуаншаньцзе в Токсуне (Турфан, Синьцзян, бассейн Турфан-

Хами) (Lin, 1992). Второй вид, *Triassoperla yongrenensis* Lin, 1977, происходит из верхнего триаса в Фуюане, Юньнань (Lin, 1977; Zhang et al., 2021).

Знаменитое и богатое триасовое местонахождение Мадыген находится в отрогах Туркестанского хребта в окрестностях селения Мадыген (25 км к западу от пос. Шураб) в Лейлекском р-не Баткенской обл. Киргизии. Флора и фауна, в т.ч. очень разнообразные и многочисленные насекомые, найдены здесь в мадыгенской свите (ладин–карний), которая в окрестностях Мадыгена обнажается на нескольких площадях, а именно, северной, юго-западной и восточной. Наиболее богато насекомыми обнажение Джайлоучо на северной площади. Подробное описание местонахождения и характеристика его энтомофауны приведены в ряде работ (Щербаков, 2008; Shcherbakov, 2008; Voigt et al., 2017; Сукачева, Синиченкова, 2023).

Из Джайлоучо ранее были описаны по изолированным передним крыльям 13 видов веснянок родов *Dicronemoura* Sinitshenkova, 1985, *Fritaniopsis* Sinitshenkova, 1987, *Tritaniella* Sinitshenkova, 1987, *Cristonemoura* Sinitshenkova, 1987 и *Ramone-moura* Sinitshenkova, 1987 в составе семейства *Perlariopseidae* (Синиченкова, 1987). В новых коллекциях из Джайлоучо, собранных палеоэнтомологическими отрядами Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) в 2006, 2007 и 2009 гг., удалось определить по крыльям ранее описанные виды *D. dira* Sinitshenkova, 1987 (экз. ПИН, №№ 5330/121, 122), *D. acaulis* Sinitshenkova, 1987 (экз. ПИН, № 5330/133), *T. synneura* Sinitshenkova, 1987 (экз. ПИН, №№ 5330/128, 131) и *F. brevicaulis* Sinitshenkova, 1987 (экз. ПИН, № 5330/130). Необычное жилкование крыла на образце ПИН, № 5330/124 позволило выделить новый род и вид *Triassonemoura ficteramosa* sp. nov., описание которого приводится ниже.

На юго-западной площади местонахождения Мадыген в слоях с казахартрами, которые, несомненно, относятся к мадыгенской свите, найден один остаток нимфы, причисленный к виду *Siberioperla ovalis* (паратип ПИН, № 2083/206), остальная типовая серия которого происходит из триаса местонахождения Кендерлык в Восточном Казахстане. По нескольким нимфам с восточной площади Мадыгена был описан вид *Mesoleuctra brachypoda* Sinitshenkova, 1987. Эти виды относятся к семействам *Siberioperlidae* и *Mesoleuctridae*, которые процветали в юрское время. На восточной площади Мадыгена (Саук-Таньга) ископаемые насекомые происходят в основном из выше лежащих юрских свит. Нимфы *M. brachypoda* были собраны в слоях с *Conchostraca*, датируемых юрой по палеоботаническим данным (для паратипа ПИН, № 2087/26 это известно точно, для девяти нимф из старых сборов (№№ 2031/22–30),

захоронившихся совместно на одном куске породы, это весьма вероятно), потому последний вид вместе с некоторыми другими таксонами водных насекомых был исключен из списка фауны мадыгенской свиты (Shcherbakov, 2008).

На пермо-триасовой границе произошли наиболее важные события в ранней динамике разнообразия веснянок, соответствующие общему событию массового вымирания, которое сильно повлияло на Plesoptera (Jouault et al., 2022). После вымирания многих палеозойских групп веснянок к концу пермского периода восстановление отряда в триасе шло медленно. В раннем триасе находки веснянок пока неизвестны, и в целом остатков насекомых в отложениях этого времени очень мало. В средне- и верхнетриасовых отложениях по всему миру значительно меньше находок веснянок, чем в пермских местонахождениях. Триасовые виды часто представлены единичными находками, тогда как в перми чаще известны серии экземпляров для разных видов. Не исключено, что в триасе веснянки были менее многочисленными, чем в перми. Несмотря на разрозненные данные по триасу, который остается наименее изученным периодом, и учитывая неполноту палеонтологической летописи такой реофильной группы как веснянки, все же удается заметить некоторые закономерности в развитии отряда.

Отчетливо видно, что триасовая фауна веснянок носит переходный характер от пермской к мезозойской. Как в перми, так и в триасе, по-видимому, сохранялась однородная фауна веснянок по всему миру. О сходстве пермских веснянок Южного и Северного полушария могут свидетельствовать находки в средней и верхней перми европейской части России представителей семейства Eustheniidae: по два вида Boreoperlidium найдены в местонахождениях Исады и Костоваты (Sinitshenkova, 2013, 2018). Stenoperlidium Tillyard, 1935 из этого семейства описан из верхней перми Австралии (Tillyard, 1935). Для триаса свидетельством однородности фауны можно считать находку Platyperla в среднем–верхнем триасе Аргентины. Хотя в триасе Северного полушария платиперлиды не найдены, можно предположить, что они здесь существовали, поскольку многие виды Platyperla найдены в юре Лавразии.

Известные данные позволяют предположить, что смена пермской фауны веснянок на триасовую проходила более плавно в Южном полушарии и более резко в Северном. Оба семейства, которые преодолели пермо-триасовую границу, Euxenoperlidae и Eustheniidae, относящиеся к Griptopterygomorpha, найдены в Южном полушарии. Гриптоптеригоморфные доминируют здесь и в современной фауне. В Северном полушарии не известно ни одного семейства, которому удалось преодолеть пермо-триасовую границу. К концу

палеозоя здесь вымирают пермские семейства (Tshekardoperlidae, Perlipseidae, Palaeoperlidae, Palaeonemouridae), а в триасе появляются типично мезозойские группы (Perlariopseidae, Platyperlidae, Siberioperlidae). Потомком гриптоптеригоморфных в Северном полушарии можно считать вымершее семейство Siberioperlidae, возникшее в триасе и дожившее до начала мела. С распадом Пангеи в конце триаса связана дальнейшая диверсификация отряда (Letsch et al., 2021).

В триасе преобладают немуриновые, тогда как перлиновые представлены в основном нимфами неясной семейственной принадлежности (кроме Platyperla). В это время у немуриновых возникают тенденции олигомеризации жилкования крыльев, которые приводят к современным формам веснянок. Судя по жилкованию крыльев, пермские Palaeonemouridae дали начало триасовым Perlariopseidae (Синиченкова, 1987). При переходе от пермских Palaeonemouridae к триасовым Perlariopseidae происходит сокращение числа поперечных жилок и перестройка систем RS и CuA. У триасовых представителей Perlariopseidae отсутствуют поперечные жилки в костальном поле, уменьшается число ветвей RS и CuA. Уже трехветвистый RS встречается реже (Cristonemoura, Ramonemoura), чем двуветвистый (Dicronemoura, Tritaniella, Fritaniopsis), а CuA чаще сохраняется трехветвистой (Tritaniella, Fritaniopsis, Ramonemoura) и даже многоветвистой (Cristonemoura), но встречаются виды с двуветвистой CuA (Dicronemoura). Дальнейшая олигомеризация жилкования приводит к двуветвистой (Dicronemoura) или простой CuA (Karanemoura) у юрских веснянок. Описываемый в статье новый род Triassonemoura gen. nov. сочетает как продвинутые черты жилкования (двуветвистый RS), так и примитивные (дополнительная ветвь на SC и деление передней ветви CuA).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученный материал и голотип нового рода и вида Triassonemoura ficteramosa gen. et sp. nov. происходит из триасового местонахождения Джайлоучо и хранится в коллекции ПИН РАН в лаборатории артропод. Образцы были изучены сухими с использованием Leica M165C с цифровой камерой DFC-420. Рисунок сделан с использованием Corel Draw X8 software.

Автор искренне благодарен профессору А.П. Расницыну за важные замечания по рукописи, а также А.С. Башкуеву и Д.Е. Щербакову за ценные сведения о местонахождениях Джайлоучо и Мадыген. Работа поддержана грантом РФФ, проект № 21-14-00284, и выполнена на базе ПИН РАН.

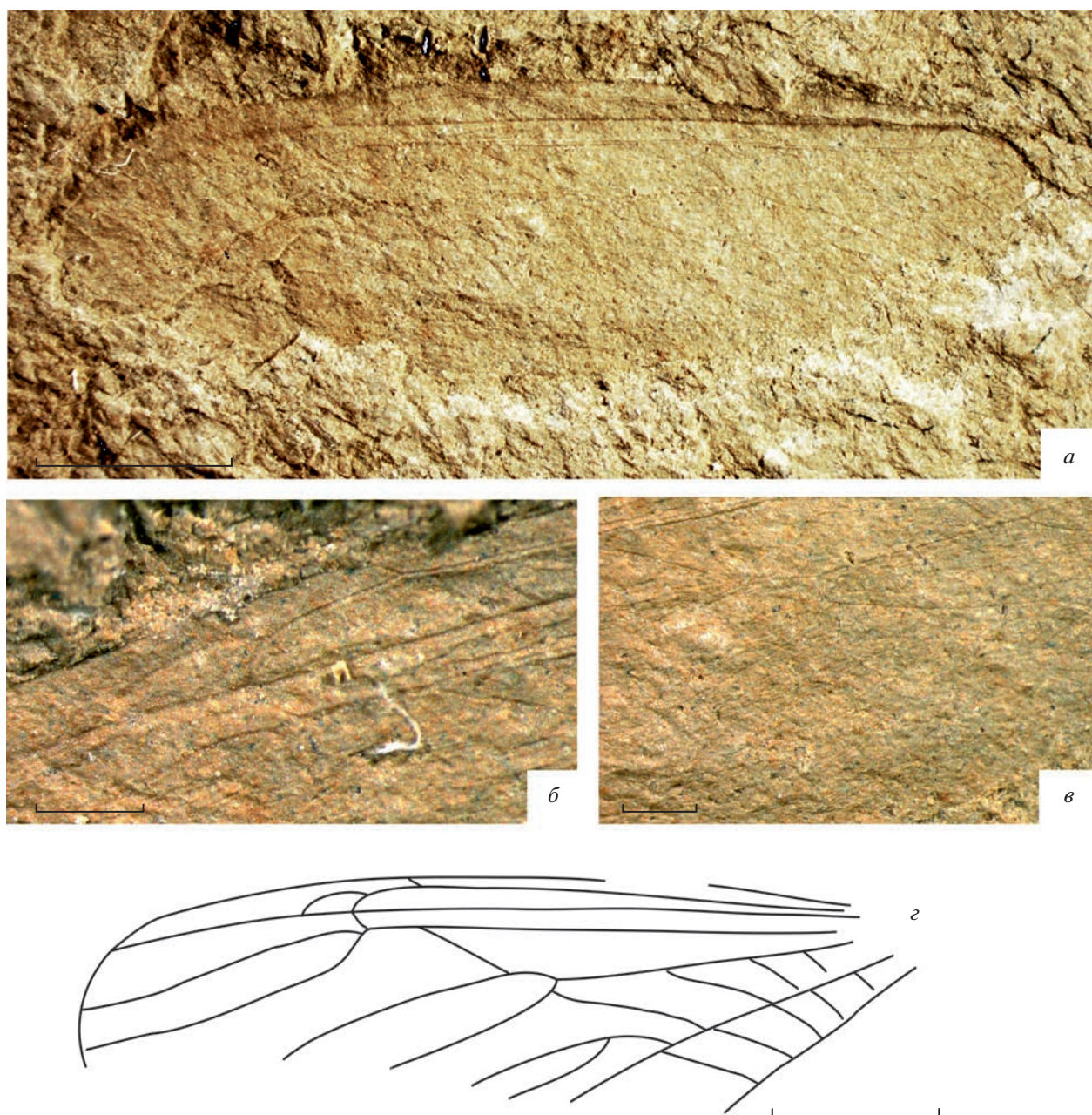


Рис. 1. *Triassonemoura ficteramosa* sp. nov., переднее крыло, голотип ПИН, № 5330/124; местонахождение Джайлоучо, Киргизия, Ошская обл., Баткенский р-н; средний–верхний триас, ладин–карний, мадыгенская свита: *а* – фотография целого крыла; *б* – фрагмент переднего крыла с SC; *в* – фрагмент переднего крыла с M и CuA; *г* – рисунок переднего крыла. Длина масштабной линейки (*а*, *г*) – 2 мм, (*б*, *в*) – 0.5 мм.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

О Т Р Я Д PLECOPTERA

СЕМЕЙСТВО PERLARIOPESEIDAE SINITSHENKOVA, 1985

Род *Triassonemoura* Sinitschenkova, gen. nov.

Название рода от триасового периода и рода *Nemoura*.

Типовой вид – *T. ficteramosa* sp. nov. из триаса Киргизии.

Диагноз. Веснянки средних размеров. На передних крыльях SC длинная, от нее отходит вперед дополнительная ветвь. RS длинный, отходит от R недалеко от основания крыла, двуветвистый с очень коротким стебельком. Поперечная г–rs отходит от R почти на уровне вершины SC. M делится почти на середине крыла, CuA трехветвистая, при этом делится ее передняя ветвь.

Видовой состав. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Новый род *Triassonemoura* gen. nov. резко отличается от известных родов *Perlarioseidae* наличием дополнительной ветви на SC и делением передней ветви CuA. У других родов семейства с двухветвистым RS и трехветвистой CuA (*Fritaniopsis*, *Tritaniella*, *Mesotaeniopteryx*) передняя ветвь CuA простая, делится ее задняя ветвь.

Triassonemoura ficteramosa Sinitshenkova, sp. nov.

На з в а н и е вида — *ficta ramosa* лат. — причудливо ветвящаяся.

Г о л о т и п — ПИН, № 5330/124, прямой и обратный отпечатки почти целого переднего крыла; Киргизия, Ошская обл., Баткенский р-н, местонахождение Джайлоучо; средний–верхний триас, ладин–карний, мадыгенская свита.

О п и с а н и е (рис. 1). На переднем крыле SC длинная, впадает в R в вершинной трети крыла; с—sc короткая косая, отходит от SC значительно базальнее ее вершины. Дополнительные поперечные в костальном поле отсутствуют. Четкая дополнительная плавно изогнутая ветвь отходит от SC вперед и впадает в R значительно дистальнее вершины SC. RS длинный, отходит от R недалеко от основания крыла, делится на две ветви, стебелек RS очень короткий. Поперечная r—rs отходит от R на уровне вершины SC. M делится почти на середине крыла, rs—m отходит от RS на уровне с—sc и впадает в MA заметно дистальнее ее основания, m—cu отходит от MP недалеко от ее основания и впадает в CuA заметно дистальнее ее развилка. CuA трехветвистая, ее передняя ветвь делится недалеко от своего основания, CuP длинная, в медиальном поле не менее четырех поперечных, в кубитальном — не менее пяти. Основание крыла с анальными жилками не сохранилось.

Р а з м е р ы в мм: длина переднего крыла 10.2, наибольшая ширина около 3.4.

М а т е р и а л. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Синиченкова Н.Д. Систематическое положение юрских веснянок *Mesoleuctra gracilis* Br., Redt., Gangl. и *Platyperla platypoda* Br., Redt., Gangl. и их стратиграфическое распространение // Бюлл. МОИП, отд. геол. 1982. Т. 87. № 4. С. 112–124.
- Синиченкова Н.Д. Историческое развитие веснянок. М.: Наука, 1987, 143 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 221).
- Сукачева И.Д., Синиченкова Н.Д. Обзор триасовых ручейников (Insecta: Trichoptera) с описанием новых видов из триаса Киргизии (местонахождение Джайлоучо) // Палеонтол. журн. 2023. № 1. С. 42–48.
- Щербakov Д.Е. О пермских и триасовых энтомофаунах в связи с биогеографией и пермо-триасовым кризисом // Палеонтол. журн. 2008. № 1. С. 15–32.
- Aristov D.S., Bashkuev A.S., Golubev V.K. et al. Fossil insects of the Middle and Upper Permian of European Russia // Paleontol. J. 2013. V. 47. № 7. P. 641–832.
- Gallego O.F., Rebori L.O., Zavattieri A.M. et al. The most ancient *Platyperlidae* (Insecta, Perlida = Plecoptera) from early Late Triassic deposits in southern South America // *Ameghiniana*. 2011. V. 48. № 4. P. 447–461.
- Jouault C., Nel A., Legendre F. et al. Estimating the drivers of diversification of stoneflies through time and the limits of their fossil record // *Insect Syst. & Divers.* 2022. V. 6. № 4. P. 1–14.
<https://doi.org/10.1093/isd/ixac017>
- Letsch H., Simon S., Frandsen P.B. et al. Combining molecular datasets with strongly heterogeneous taxon coverage enlightens the peculiar biogeographic history of stoneflies (Insecta: Plecoptera) // *Syst. Entomol.* 2021. V. 46. № 4. P. 952–967.
<https://doi.org/10.1111/syen.12505>
- Lin Q.-B. Fossil insects from Yunnan // *Mesozoic fossils from Yunnan, China. Part 2.* Beijing: Sci. Press, 1977. P. 373–381.
- Lin Q.-B. Late Triassic insect fauna from Toksun, Xinjiang // *Acta Palaeontol. Sin.* 1992. V. 31. № 3. P. 313–335.
- Pinto I.D., Purper I. A new genus and two species of plecopteran insects, from the Triassic of Argentina // *Pesquisas em Geociências*. 1978. V. 10. № 1. P. 77–86.
- Riek E.F. Further Triassic insects from Brookvale, New South Wales (orders Orthoptera Saltatoria, Protorthoptera, Perlaria) // *Rec. Austral. Mus.* 1954. V. 23. № 4. P. 161–168.
<https://doi.org/10.3853/j.0067-1975.23.1954.630>
- Riek E.F. A re-examination of the mecopteroid and orthopteroid fossils (Insecta) from the Triassic beds at Denmark Hill, Queensland, with description of further specimens // *Austral. J. Zool.* 1956. V. 4. № 1. P. 98–110.
- Riek E.F. New Upper Permian insects from Natal, South Africa // *Ann. Natal Mus.* 1976. V. 22. № 3. P. 755–789.
- Shcherbakov D.E. Madygen, Triassic Lagerstätte number one, before and after Sharov // *Alavesia*. 2008. № 2. P. 113–124.
- Sinitshenkova N.D. A new stonefly assemblage (Insecta: Perlida = Plecoptera) from the Upper Permian deposits of Northern European Russia // *Paleontol. J.* 2013. V. 47. № 7. P. 766–782.
- Sinitshenkova N.D. New stoneflies of the suborder Perlina Latreille, 1802 (Insecta: Perlida = Plecoptera) from the Middle Permian of the Kostovaty locality in Udmurtia, Russia // *Paleontol. J.* 2018. V. 52. № 13. P. 1583–1592.
- Sinichenkova N.D., Zherikhin V.V. Mesozoic lacustrine biota: extinction and persistence of communities // *Paleontol. J.* 1996. V. 30. № 6. P. 710–715.
- Tillyard R.J. Upper Permian insects of New South Wales. Part 5. The order Perlaria or stoneflies // *Proc. Linn. Soc. NSW*. 1935. V. 60. P. 385–391.
- Voigt S., Buchwitz M., Fischer J. et al. Triassic life in an inland lake basin of the warm-temperate biome — the Madygen Lagerstätte (Southwest Kyrgyzstan, Central Asia) // *Fraser N.C., Sues H.-D. (Eds.). Terrestrial conservation Lagerstätten: Windows into the evolution of life on land.* Edinburgh: Dunedin Acad. Press, 2017. P. 65–104.
- Zhang Q., Wang B., Zhang H. A review of Triassic insects in China // *Geol. Soc. London, Spec. Publ.* 2021. V. 521. P. 45–60.
<https://doi.org/10.1144/SP521-2021-121>

**A Review of the Triassic Stoneflies (Insecta: Perlida = Plecoptera)
with a Description of a New Genus and Species of the Family Perlariopseidae
from the Dzhayloucho Locality, Kyrgyzstan**

N. D. Sinichenkova

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

To date, the Triassic stoneflies have been described from both the Southern (Australia, Argentina, South Africa) and Northern (Ukraine, Kazakhstan, Kyrgyzstan, China) hemispheres. Early Triassic stoneflies have not been found yet, and 28 species of 16 genera from six families are known from the Middle and Late Triassic. A new genus and species *Triassonemoura ficteramosa* gen. et sp. nov. of Perlariopseidae is described from the Dzhayloucho locality in Kyrgyzstan (Madygen Formation, Middle–Upper Triassic).

Keywords: Insecta, stoneflies, Plecoptera, Middle–Upper Triassic, new taxon