

УДК 565.7:551.736.1-2(470)

PERMOSIALIDAE (INSECTA: PALAEOMANTEIDA): СОСТАВ, СИСТЕМА И РОДСТВЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ

© 2024 г. **Д. С. Аристов**^a, **А. П. Расницын**^{a, b, *}

^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

^bМузей естественной истории, Лондон, SW7 5BD Великобритания

*e-mail: alex.rasnitsyn@gmail.com

Поступила в редакцию 13.06.2023 г.

После доработки 05.07.2023 г.

Принята к публикации 05.07.2023 г.

Рассмотрен состав отряда Palaeomanteida на уровне семейства, и ревизовано семейство Permosialidae. Составлены определительные таблицы семейств отряда и родов и видов Permosialidae, приведены синонимика и унифицированные описания родов и видов пермосиалид. Отмечены однообразный состав семейства с постоянным доминированием типового рода, единственного найденного в начале и в конце времени существования семейства (в позднем кунгуре и в триасе) и широкое распространение Permosialidae в Ангариде и только в ней, кроме единственной находки в Австралии.

Ключевые слова: Miomoptera, Palaeomanteidae, Epimastacidae, Permonkidae, Permembiiidae, Ангарида

DOI: 10.31857/S0031031X24010083, **EDN:** FPXKND

Первый представитель вымершего, преимущественно пермского семейства Permosialidae, *Permosialis paucinervis* Martynov, 1928, был описан А.В. Мартыновым (Martynov, 1928) в отряде Megaloptera, а близкий вид (*Palaeomantopsis furcatella* Martynov, 1928) был отнесен к *Miomoptera incertae sedis*. Позднее Permosialidae относили к отряду Megaloptera (Мартынов, 1933; Мартынова, 1952, 1961, 1962), насекомым неясного положения (Carpenter, 1992) или отряду Palaeomanteida (= *Miomoptera*) (Расницын, 1980а, б; Rasnitsyn, 2002; Novokshonov, Zhuzhgorova, 2004; Rasnitsyn, Aristov, 2013). Представителей семейства в принимаемом нами объеме описывали Мартынов (1933; Martynov, 1928), О.М. Мартынова (1952, 1961), Е. Рик (Riek, 1968), С.Ю. Стороженко и В.Г. Новокшенов с соавт. (Стороженко, 1991, 1992а, б; Storozhenko, Novokshonov, 1999; Новокшенов, Расницын, 2001; Novokshonov, Zhuzhgorova, 2004), Д.С. Аристов и А.П. Расницын (Rasnitsyn, Aristov, 2013; Aristov, Rasnitsyn, 2022; Аристов, Расницын, 2023а, б). Настоящей статьей мы завершаем ревизию семейства, начатую двумя последними из перечисленных публикаций.

Авторы признательны С.Ю. Стороженко (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) и В.Д. Ива-

нову, С.-Петербургский государственный ун-т (СПбГУ) за конструктивную критику предыдущих версий работы и важные рекомендации. Работа поддержана грантом РНФ № 21–14–00284.

ГРАНИЦЫ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ СЕМЕЙСТВА PERMOSIALIDAE

Объем и границы семейства Permosialidae до сих пор не устоялись. Семейство было установлено в отряде Megaloptera с двумя видами одного рода (Martynov, 1928) и затем перенесено Риком в отряд *Miomoptera* (в типифицированном виде *Palaeomanteida* Rohdendorf, 1977) (Riek, 1976). Оно быстро увеличивалось в объеме за счет новоописаний (Мартынова, 1952, 1961; Riek, 1968; Новокшенов, Расницын, 2001; Rasnitsyn, Aristov, 2013; Aristov, Rasnitsyn, 2022; Аристов, Расницын, 2023а, б) и перемещения сюда видов из других отрядов насекомых (Storozhenko, Novokshonov, 1999). Число родов также росло: Рик (Riek, 1976) насчитывал в нем три рода: *Permosialis* Martynov, 1928, *Permonikia* Kukalová, 1963 и *Permonka* Riek, 1976. Расницын (1977) сначала включал в пермосиалид два рода (*Permosialis* и *Sindomioptera* Rasnitsyn, 1977 = *Epimastax* Martynov, 1928), затем пять (Расницын, 1980а: *Permo-*

sialis, Epimastax, Permonka, Permonia Kukalová, 1963 и Permonikia Kukalová, 1963). Стороженко и Новокшонов (Storozhenko, Novokshonov, 1999) насчитывали уже семь родов: Permosialis, Epimastax, Permonka Riek, 1973 (=Perloblatta Storozhenko, 1992), Permonia, Permonikia, Sarbalopterodes Storozhenko, 1991 и Tologoptera Storozhenko, 1992. Последние два рода позже были синонимизированы с Permosialis (Rasnitsyn, Aristov, 2013). Расницын и Аристов (Rasnitsyn, Aristov, 2013) также добавили сюда еще два рода, Balymotikha Rasnitsyn et Aristov, 2013 и Onthomastax Rasnitsyn et Aristov, 2013. Наконец, Аристов и Расницын (2023a) перенесли в Permosialidae из Palaeomanteidae род Palaeomantopsis Martynov, 1928. Вопреки всему этому, Ф. Карпентер не признал семейство Permosialidae и отнес род Permosialis к Neoptera: order uncertain (Carpenter, 1992, с. 501).

Не менее прихотливо менялись взгляды на положение семейства в системе. Как уже упоминалось, пермосиалиды были описаны в составе отряда Megaloptera и долго оставались в его составе, пока Рик (Riek, 1976) и Расницын (1977) независимо не обосновали их принадлежность отряду Miomoptera (= Palaeomanteida). Этот отряд первоначально (Martynov, 1927) включал в себя шесть семейств, впоследствии признанных не родственными: Palaeomantidae Handl. (= Palaeomanteidae), Delopteridae Sell. (= Palaeomanteidae), Lecoriidae Handl. (= Lemmatophoridae), Lemmatophoridae Sell., Probnisidae Sell., Liomopteridae Sell. (Carpenter, 1992; Rasnitsyn, Aristov, 2013; Aristov, 2015). Эти семейства, кроме двух первых, ныне перенесены в забытый вымерший отряд Reculida Handlirsch, 1806, представляющий одну из групп низших гриллоновых насекомых (Gryllones = Polyneoptera) и объединяющий значительную часть бывшего отряда Paraplecoptera (Aristov, 2015).

Р. Тильярд (Tillyard, 1928) не признавал Miomoptera и настаивал, что Delopteridae близки к сеноедам (Psocoptera), а не к Paraplecoptera, куда в те времена относили Lemmatophoridae Handlirsch, 1906, Liomopteridae Sellards, 1909 и Probnisidae Sellards, 1909 (Aristov, 2015). Позже Мартынов (1937) и Карпентер (Carpenter, 1939) приняли эту точку зрения (Мартынов при этом сохранил отряд Miomoptera в прежнем составе). В эти же годы Тильярд (Tillyard, 1937) включил в Miomoptera свое новое семейство Permembiiidae Tillyard, 1937: это решение, встречавшее возражения (напр., Мартынова, 1961), впоследствии было подтверждено (Kukalová, 1963; Aristov, Rasnitsyn, 2009).

В отряд Miomoptera также было добавлено семейство Archaeomiopteridae Güthorl, 1939 (Güthorl, 1939); это предложение было первоначально принято (Мартынова, 1961, 1962; Carpenter, 1992), но затем оставлено из-за недостаточной сохранности единственного отпечатка Archaeomioptera carbonaria Güthorl, 1939 (Расницын, 1980a, б). Карпентер дополнительно включил в Miomoptera семейство Metropatoridae Handlirsch, 1906, резко отличающееся от остальных миомоптер (кроме Archaeomiopteridae) дихотомическим RS (Carpenter, 1992). Это предложение также не нашло поддержки у последующих авторов.

Расницын (1977) описал в составе миомоптер два семейства, Permonkidae Rasnitsyn, 1977 и Palaeomantiscidae Rasnitsyn, 1977, и в семействе Permosialidae – род Sindomioptera Rasnitsyn, 1977, оказавшийся синонимом Epimastax Martynov, 1928, типового рода семейства Epimastacidae Martynov, 1928 (Расницын, 1980a). Впоследствии Расницын многократно менял свое мнение о статусе перечисленных семейств и о структуре отряда миомоптер. В 1980–2002 гг. он различает в отряде три семейства: Palaeomanteidae, Permosialidae (в т.ч. Epimastacidae Martynov, 1928 и недавно им же выделенное семейство Permonkidae) и Palaeomantiscidae (Расницын, 1980a, б; Rasnitsyn, 2002). В 2009 г. в составе отряда восстанавливается семейство Permembiiidae, оказавшееся весьма разнообразным (Aristov, Rasnitsyn, 2009), а в 2013 г. все разнообразие отряда опять было сведено к трем семействам: Palaeomanteidae (в т.ч. Palaeomantiscidae), Permosialidae (в т.ч. Epimastacidae, Permonkidae, Perloblattidae Storozhenko, 1992 и Tologopteridae Storozhenko, 1992) и Permembiiidae из-за недостаточной изученности отряда. Я. Прокоп с соавт. (Prokop et al., 2017) поступили радикально – удалили из отряда все семейства, кроме типового, не уточняя положения в системе исключенных семейств. Но при этом они описали в составе Palaeomanteidae два новых рода, отличающихся от всех миомоптер дихотомическим RS (как у Metropatoridae, см. выше), с чем трудно согласиться.

Сказанное делает очевидным необходимость ревизии не только структуры семейства Permosialidae, но и состава отряда Palaeomanteida. Ревизия отряда в данном случае предполагает формулировку его диагноза, определение состава семейств и их диагностику. Выяснение филогенетических отношений семейств и родов в настоящее время представляется преждевременным.

ОТ РЯД PALAEOMANTEIDA HANDLIRSCH, 1906

Диагноз. Размеры от мелких до крупных (длина переднего крыла 2–26 мм). Глаза в известных случаях от крупных до умеренно мелких. Антенны многочленистые (в некоторых случаях с более чем 10 члениками), нитевидные или щетинковидные, без явных специализаций. Ротовой аппарат грызущий. Передне- и заднегрудь не редуцированы (каждая длиннее половины среднегрудь). Мезовентроплеврон с дискрименом (мезостернум инвагинирован), средние тазики соприкасающиеся. Ноги от коротких до очень тонких и длинных, задние иногда прыгательные (с сильно утолщенными бедрами), лапки четырехчлениковые, реже трех- или пятичлениковые. Положение крыльев в покое крышевидное, иногда низко крышевидное с широко расходящимися назад передними краями, редко плоское с параллельными передними краями справа и слева. Крылья сходные по длине, гетерономные, обычно с умеренно обедненным жилкованием, передние нередко с пятнами (иногда глазчатыми) или перевязями, редко затемненные или с более сложным рисунком. В переднем крыле костальное и субкостальное поля от умеренно широких до умеренно узких. Птеростигма обычно слабая или отсутствует, редко крупная. SC от короткой до очень длинной, обычно впадает в C, нередко с многочисленными передними ветвями. R с R₁, иногда несущим многочисленные передние ветви, и гребенчатым RS. M в основании с M₃ или на некотором отрезке слита с CuA, двуветвистая, но передняя ветвь иногда переходит на RS в качестве его задней ветви. CuA двуветвистая или простая, очень редко с тремя короткими ветвями, обычно выпуклая, но иногда ее ствол и/или ветви слабоогнутые (не столь резко, как в заднем крыле). Анальная область часто образует обособленный клавус, с передним краем, высоко приподнятым над вогнутой CuP; анальных жилок — от двух до пяти. Простые поперечные могут быть многочисленными, но часто они плохо сохраняются. Задние крылья обычно сходного строения, отличаются узкими костальным и субкостальным полями, очень ранним отхождением RS, всегда четко вогнутой CuA, отсутствием клавуса и иногда слегка расширенной анальной областью. Брюшко без ярких специализаций, яйцеклад с третьими створками, образующими ножны. Гениталии самца с крупными гоноксами и подвижными гоностилиями. Развита короткая членистая церка.

Состав. Семейства Palaeomanteidae Martynov, 1928 (поздний карбон — поздняя пермь),

Permosialidae Martynov, 1928 (ранняя пермь — средний или поздний триас), Epimastacidae Martynov, 1928 (пермь), Permonkidae Rasnitsyn, 1977 (поздняя пермь — поздняя юра) и Permembidae Tillyard, 1937 (пермь). Для их разграничения см. определительную таблицу ниже.

Замечания. *Forcinerva tongchuanensis* Hong et Guo, 2003, описанная из среднего триаса (ладинский ярус) Шанси (Китай) в семействе Mesopanorpididae (Mecoptera) (Hong, Guo, 2003) также, скорее всего, относится к отряду Palaeomanteida и, возможно, к семейству Permosialidae. Сомнения связаны (помимо недостаточного качества и некорректной интерпретации изображений) с тем, что, судя по фотографии, SC здесь короче, чем у известных пермосиалид. Принадлежность рода *Forcinerva* Hong et Guo, 2003 к Permembidae исключается двуветвистой CuA, к Permonkidae — сомнительна из-за не суженного (вопреки рисунку) костального поля, а к Epimastacidae — из-за вероятного отсутствия гребня передних ветвей на R. Более надежная идентификация *Forcinerva* требует изучения голотипа.

Представление о филогенетическом положении отряда как о базальной группе насекомых с полным превращением, обоснованное Расницыным (1980а; Rasnitsyn, 2002), остается в силе: по нашему мнению, накопленные с тех пор данные ему не противоречат. Там же сформулированы диагностические отличия отряда от других насекомых с полным превращением — прежде всего, яйцеклад полного состава, как у перепончатокрылых, но при совершенно ином жилковании крыла (гребенчатый RS и двудуветвистые M и Cu).

Обширное семейство Permembidae после ревизии (Aristov, Rasnitsyn, 2009) было лишь дополнено двумя монотипическими родами (Rasnitsyn, Aristov, 2013). Семейства Epimastacidae и Permonkidae монотипические и требуют ревизии на видовом уровне. Ревизия самого большого семейства Palaeomanteidae остро необходима, но слишком трудоемка для настоящего момента, поэтому здесь мы ограничимся анализом состава и структуры семейства Permosialidae. Анализ филогенетических отношений семейств также приходится отложить на будущее.

Определительная таблица семейств отряда Palaeomanteida (по признакам переднего крыла)

1. CuA простая. Передний край крыла прямой, костальное поле узкое Permembidae

- CuA с развилком 2
- 2. R с многочисленными передними ветвями, начиная с уровня вершины SC, SC не заходит за середину крыла, часто очень короткая. CuA выпуклая Epimastacidae
- R максимум с одной ветвью у вершины, SC часто длинная 3
- 3. Крылья складываются плоско на спине, с параллельными передними краями справа и слева. Передний край крыла прямой или почти прямой, костальное поле умеренно или, обычно, вполне узкое. M и CuA свободные (соединены M_5). CuA выпуклая. Permonkidae
- Крылья складываются крышевидно, без широкого перекрывания, если низко крышевидно (почти плоско), то их передние края сильно расходятся назад. Если CuA выпуклая, то M и CuA слиты на большом расстоянии 4
- 4. M+CuA длинная (сопоставима по длине со стволами M и CuA). CuA выпуклая Palaeomanteidae
- M+CuA короткая либо (обычно) отсутствует. CuA вогнутая. Permosialidae

СЕМЕЙСТВО PERMOSIALIDAE MARTYNOV, 1928

Permosialidae: Martynov, 1928, с. 93; Мартынова, 1961, с. 470; 1962 с. 269; Расницын, 1980а, с. 37; Storozhenko, Novokshonov, 1999, с. 2; Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 690.

Типовой род — Permosialis Martynov, 1928.

Диагноз. Крылья широкие, в покое складываются низко крышевидно. В переднем крыле костальное поле умеренно широкое, SC далеко заходит за середину крыла, с передними ветвями, R простой или, редко, с одной передней ветвью, RS с тремя—четырьмя ветвями, M с M_5 или слита с CuA на коротком отрезке, CuA обычно вогнутая (часто не целиком), двуветвистая, клавус выражен относительно слабо. В заднем крыле интеркубитальное поле не расширено и без мощных поперечных, анальная область не расширена. Лапка трехчлениковая.

Состав. Permosialis Martynov, 1928 (ранняя пермь — средний или поздний триас), Palaeomantopsis Martynov, 1928 (средняя—поздняя пермь), Balymotikha Rasnitsyn et Aristov, 2013 (поздняя пермь), Onthomastax Rasnitsyn et Aristov, 2013 (поздняя пермь).

Сравнение. См. определительную таблицу семейств.

Замечание. Обращает на себя внимание широкое распространение семейства в целом и его типового рода в Ангариде (от востока европейской части России до Монголии и Китая). В средне- и позднепермское время пермосиалиды встречаются здесь достаточно регулярно, но нигде более они не отмечены, кроме единственной находки в Австралии. Можно также отметить, что на рубеже перми и триаса не происходит вымирания семейства. В триас переходит только один, самый массовый в перми типовой род с единственным видом, новых родов не возникает.

Определительная таблица родов Permosialidae по переднему крылу

1. Развилка M у основания RS (рис. 2, к) Balymotikha
- Развилка M у развилка RS 2
2. Развилка CuA много базальнее основания RS (рис. 2, л) Onthomastax
- Развилка CuA близ или, обычно, дистальнее основания RS 3
3. RS трехветвистый (рис. 1, а-н; рис. 2, а-и) Permosialis
- RS четырехветвистый (рис. 2, м-о) Palaeomantopsis

Род Permosialis Martynov, 1928

Permosialis: Martynov, 1928, с. 94; Мартынова, 1952, с. 228; 1961, с. 470; 1962, с. 270; Carpenter, 1992, с. 501; Storozhenko, Novokshonov, 1999, с. 4; Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 691.

Sarbalopterodes: Storozhenko, 1991, с. 110 (типовой вид *S. frivolus* Storozhenko, 1991); Storozhenko, Novokshonov, 1999, с. 3; Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 691.

Tologoptera: Storozhenko, 1992б, р. 126 (типовой вид *T. mongolica* Storozhenko, 1992); Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 691.

Типовой вид — Permosialis paucinervis Martynov, 1928.

Диагноз. Переднее крыло с трехветвистым RS. Развилка M и CuA близ или дистальнее основания RS.

Состав. *P. asiatica* O. Martynova, 1952, *P. bayda* Aristov et Rasnitsyn, 2022, *P. belebei* Aristov et Ras-

nitsyn, 2022, *P. belmontensis* Riek, 1968, *P. frivola* (Storozhenko, 1991), *P. latiformis* Martynova, 1952, *P. martynovae* Aristov et Rasnitsyn, 2023, *P. matutina* O.Martynova, 1961, *P. mongolica* Aristov et Rasnitsyn, 2023, *P. paucinervis* Martynov, 1928, *P. perfecta* O.Martynova, 1952, *P. postumus* Aristov et Rasnitsyn, 2023, *P. punctimaculosa* Novokshonov et Rasnitsyn, 2001, *P. triassica* Novokshonov et Zhuzhgova, 2004, *P. ualentovae* Novokshonov et Zhuzhgova, 2004, *P. udmurtensis* Rasnitsyn et Aristov, 2013, *P. virgata* Aristov et Rasnitsyn, 2023, *P. vizzya* Aristov et Rasnitsyn, 2023, *P. zavialovensis* Rasnitsyn et Aristov, 2013 из перми (кунгурский — вятский ярусы) и триаса (ладинский или карнийский ярусы) России, Казахстана, Кыргызстана и Монголии (подробнее см. ниже).

Сравнение. См. определительную таблицу родов.

Определительная таблица видов рода Permosialis по переднему крылу
(не включен *P. latiformis* Martynova, 1952, известный только по заднему крылу)

1. Ствол и ветви CuA близ развилка и CuP у вершины угловато изогнуты при впадении поперечных жилок. Передний край крыла во 2й и 3й четверти прямой и параллельный заднему краю. Первый развилок RS в дистальной трети крыла. Длина переднего крыла 13.5 мм (рис. 1, е) *P. belmontensis*

— CuA и CuP плавно изогнуты при впадении поперечных (редко CuP с изломом). Передний край крыла редко прямой, первый развилок RS редко в дистальной трети крыла 2

2. Ветви SC длинные 3

— Ветви SC соизмеримы с расстоянием между ними 5

3. Ствол RS_{1+2} умеренно длинный, так что развилки RS_{1+2} за серединой крыла. Длина переднего крыла 16–22 мм (рис. 1, д) *P. belebei*

— Ствол RS_{1+2} очень короткий, развилки RS_{1+2} перед серединой крыла 4

4. R в дистальной трети вогнут и резко ослаблен. Длина переднего крыла 25.2–26.5 мм (рис. 1, м) *P. mongolica*

— R почти до вершины выпуклый, четкий. Длина переднего крыла 19 мм (рис. 1, в) *P. asiatica*

5(2). Первые развилки RS и M в первой трети крыла. Длина переднего крыла 17.6 мм (рис. 2, в, г) *P. triassica*

— Первые развилки RS и M во второй трети крыла 6

6. Передний край крыла за основанием в пределах SC прямой. Ствол RS_{1+2} короткий (явственно короче ствола RS и более чем вдвое короче RS_1). Развита короткая M+CuA. Окраска изменчивая, часто с крупными, часто смыкающимися окаймленными пятнами на затемненном фоне, но варьирует от полного отсутствия или следов в виде разводов до широкого неравномерного затемнения. Длина переднего крыла 21.6 мм (рис. 1, ж, з) *P. frivola*

— Передний край крыла выпуклый. Окраска, если выражена, иная 7

7. Крыло с четкими, удлиненными темными пятнами, маркирующими поперечные жилки (рис. 2, и) *P. zavialovensis*

— Крыло без таких пятен 8

8. RS_1 очень короткий, не длиннее или едва длиннее расстояния от его вершины до вершины R. Крыло в мелких темных округлых пятнах приблизительно одного размера (вдвое уже большинства промежутков между жилками). Длина переднего крыла 7.5–13.5 мм (рис. 2, б) *P. punctimaculosa*

— RS_1 явственно длиннее. Пятна, если развиты, крупнее или разного размера 9

9. Ствол RS_{1+2} втрое короче RS_1 . Крыло с глазчатыми (окаймленными) пятнами. Длина переднего крыла около 16 мм (рис. 2, д) *P. ualentovae*

— Ствол RS_{1+2} не короче половины RS_1 10

10. Ствол RS короче половины ствола RS_{1+2} . Крыло со светлыми пятнами на темном фоне. Длина переднего крыла около 25 мм (рис. 1, з) *P. bayda*

— Ствол RS длиннее половины ствола RS_{1+2} . Окраска крыла иная 11

11. В интеркубитальном поле мощная косая поперечная к развилку CuA, CuP при ее отхождении надломлена. Темное основание крыла и перевязь соединены затемненным костальным полем. Длина переднего крыла около 12–13 мм (рис. 2, ж) *P. virgata*

— Интеркубитальное поле без мощной поперечной. Костальное поле в средней части не затемнено 12

12. Крыло с четкими, примерно одного размера, расставленными глазчатыми пятнами.

Развилка CuA в основании гораздо уже развилка М. Длина переднего крыла 15–18 мм (рис. 1, н). . .

..... *P. perfecta*

— Крыло без глазчатых пятен стандартного размера. Развилка CuA в основании редко заметно уже развилка М. 13

13. Крыло в округлых темных пятнах, перед вершиной образующих поперечную перевязь. Длина переднего крыла 10.2 мм (рис. 1, к)

..... *P. martynovae*

— Крыло без регулярных пятен, с перевязями или светлое, иногда с нерегулярным затемнением 14

14. Затемнено основание крыла и перевязь от развилков RS, М и CuA до развилка RS₁₊₂. Длина переднего крыла около 11 мм (рис. 1, л)

..... *P. matutina*

— Основание крыла светлое 15

15. Перевязи достигают переднего края крыла. Длина переднего крыла 10.5 мм (рис. 2, з)

..... *P. vizzya*

— Перевязи не заходят в костальное поле или их нет 16

16. Крыло в дистальной трети сильно, сзади почти прямолинейно сужено к узко округленной вершине. Длина переднего крыла 17 мм (рис. 2, е)

..... *P. udmurtensis*

— Крыло слабее сужено к широко округленной вершине 17

17. Первый развилка RS перед серединой крыла, ствол RS почти прямой. Длина переднего крыла 11.4–14.6 мм (рис. 2, а) *P. postuma*

— Первый развилка RS за серединой крыла, ствол RS явственно выгнут назад. Длина переднего крыла 9.0–13.5 мм (рис. 1, а, б)

..... *P. paucinervis*

Permosialis paucinervis Martynov, 1928

Permosialis paucinervis: Martynov, 1928, с. 94, табл. VIII, фиг. 4, 5, табл. XV, фиг. 3; Мартынова, 1952, с. 229; Carpenter, 1992, с. 501; Аристов, Расницын, 2023а, с. 70, рис. 1, табл. 8, фиг. 1–9.

Permosialis bifasciata: Мартынов, 1933, с. 74, рис. 9; Мартынова, 1952, с. 234; 1962, с. 269, рис. 843; Аристов, Расницын, 2023а, с. 70, рис. 1, б, табл. VIII, фиг. 2.

Permosialis defurcata: Мартынова, 1952, с. 230, рис. 25; Аристов, Расницын, 2023а, с. 70, рис. 1, з, табл. VIII, фиг. 8.

Permosialis brevifurcata: Мартынова, 1952, с. 230, рис. 26; Аристов, Расницын, 2023а, с. 70, рис. 1, и, табл. VIII, фиг. 9.

Permosialis cauleoides: Мартынова, 1952, с. 233, рис. 29; Novokshonov, Zhuzhgorova, 2004, с. 177; Аристов, Расницын, 2023а, с. 70, рис. 1, в, табл. VIII, фиг. 3.

Permosialis marmorata: Мартынова, 1952, с. 234, рис. 30; Novokshonov, Zhuzhgorova, 2004, с. 177; Аристов, Расницын, 2023а, с. 70, рис. 1, г, табл. VIII, фиг. 4.

Permosialis immaculata: Мартынова, 1952, с. 235, рис. 31; Novokshonov, Zhuzhgorova, 2004, с. 177; Аристов, Расницын, 2023а, с. 70, рис. 1, д, табл. VIII, фиг. 5.

Permosialis fasciata: Мартынова, 1952, с. 236, рис. 32; Novokshonov, Zhuzhgorova, 2004, с. 177; Аристов, Расницын, 2023а, с. 70, рис. 1, е, табл. VIII, фиг. 6.

Голотип — Россия, Татарстан, правый берег р. Кама у пристани Тихие Горы, местонахождение Тихие Горы; средняя пермь, казанский ярус, нижеказанский подъярус, байтуганская свита, лингуловые слои. Голотип не найден, вероятно, утерян. Интерпретация вида основана на оригинальном описании и изображении.

Описание (рис. 1, а, б). Переднее крыло с широко округленной вершиной. Передний край крыла выпуклый. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS длиннее ствола RS₁, явственно выгнут назад. Первый развилка RS за серединой крыла. Развилка RS₁₊₂ перед серединой крыла. RS₁ явственно длиннее расстояния от его вершины до вершины R. Развилка М у середины крыла. М₅ развита. Развилки М и CuA в основании приблизительно равной ширины. CuA и CuP плавно изогнуты при впадении поперечных (редко CuP с изломом). Крыло с двумя перевязями или светлое, перевязи не заходят в костальное поле, основание крыла светлое. Длина заднего крыла в 2.3 раза больше ширины, развилка RS₁₊₂ составляет менее трети длины RS, развилка М близ середины крыла, развилка CuA короткий.

Размеры в мм: длина переднего крыла 9.0–13.5, заднего 11–13.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Распространение. Средняя пермь (нижеказанский подъярус); Россия, Архангельская обл. и Татарстан.

Материал. Кроме голотипа, 8 экз. из ивагорской свиты р. Сояна (Архангельская обл.); подробнее см.: Аристов, Расницын (2023а).

Permosialis asiatica O. Martynova, 1961

Permosialis asiatica: Мартынова, 1961, с. 471, рис. 419, табл. 33, фиг. 233.

Permosialis sibirica: Мартынова, 1961, с. 471, рис. 417, 418, табл. 33, фиг. 231, 232; Аристов, Расницын, 2023б, с. 67.

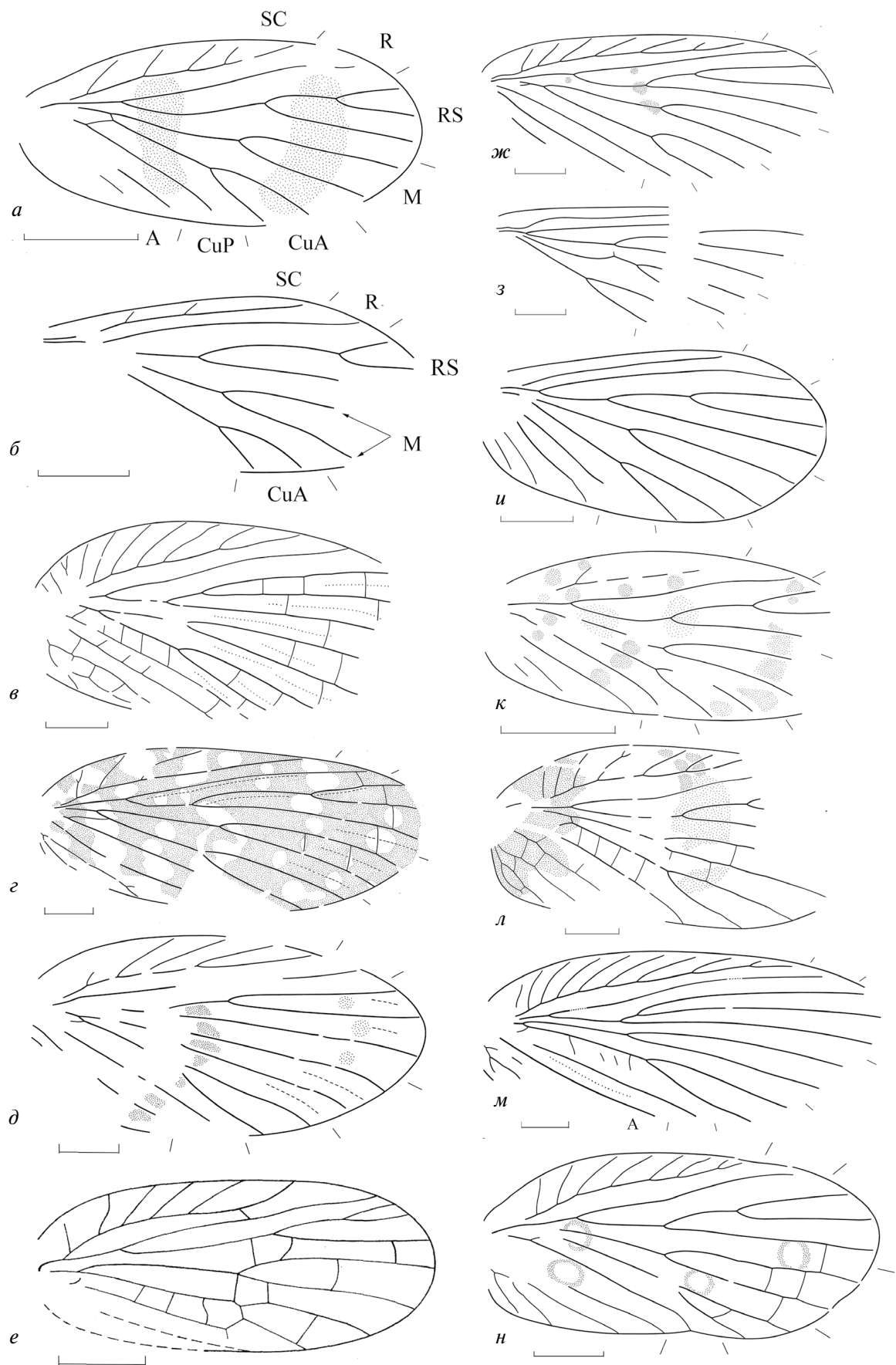


Рис. 1. Виды рода *Permosialis* Martynov, передние крылья (если не сказано иначе): *a, б* — *P. paucinervis* Martynov, 1928: *a* — переднее крыло, экз. ПИН, № 94/798 (голотип *P. cauleoides* O. Martynova, 1952), *б* — заднее крыло, экз. ПИН, № 117/1756 (голотип *P. brevifurcata* O. Martynova, 1952); *в* — *P. asiatica* O. Martynova, 1961, экз. ПИН, № 966/16 (голотип *P. sibirica* O. Martynova, 1961); *г* — *P. bayda* Aristov et Rasnitsyn, 2022, голотип ПИН, № 3701/2; *д* — *P. belebei* Aristov et Rasnitsyn, 2022, голотип ПИН, № 1366/379; *е* — *P. belmontensis* Riek, 1968, голотип F-40700; *ж, з* — *P. frivola* (Storozhenko, 1991), экз. ПИН, № 2781/241: *ж* — переднее крыло, *з* — заднее крыло; *и* — *P. latiformis* O. Martynova, 1952, голотип ПИН, № 117/1153, заднее крыло; *к* — *P. martynovae* Aristov et Rasnitsyn, 2023, голотип ПИН, № 3353/811; *л* — *P. matutina* O. Martynova, 1961, экз. ПИН, № 1197/412; *м* — *P. mongolica* (Storozhenko, 1992), голотип ПИН, № 4305/286; *н* — *P. perfecta* Martynova, 1952, голотип ПИН, № 117/1772. Длина масштабной линейки соответствует 3 мм.

Голотип — ПИН, № 1197/415, отпечаток и противоотпечаток почти полного переднего крыла; Россия, Кемеровская обл., Кузедеевский р-н, р. Кондома у д. Б. Калтан; средняя пермь, верхнеказанский подъярус, кузнецкая свита.

Описание (рис. 1, *в*). Переднее крыло с широко округленной вершиной. Передний край крыла выпуклый. Ветви SC много длиннее расстояния между ними. R почти до вершины выпуклый, четкий. Стволы RS и RS₁₊₂, короткие, вместе много короче развилка RS₁₊₂, слабоизогнутые. Развилки RS, M и CuA почти на одном уровне перед серединой крыла. Развилка RS₁₊₂ очень длинный (около двух третей всего RS). RS₁ много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. M и CuA близ основания слиты на коротком протяжении (M₅ нет). Развилка CuA в основании не уже развилка M. Ветви CuA и CuP без излома. Окраска крыла не сохранилась. Заднее крыло сходно с передним по коротким стволам RS, RS₁₊₂, M и CuA (все далеко перед серединой крыла).

Размеры в мм: длина переднего крыла 18.8–19.3, ширина соответственно 9.5–10.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип, экз. № 966/16 (18) (голотип *P. sibirica*) и еще 5 экз. из типового местонахождения.

***Permosialis bayda* Aristov et Rasnitsyn, 2022**

Permosialis bayda: Aristov, Rasnitsyn, 2022, с. 21, рис. 7, 8.

Голотип — ПИН, № 3701/2, обратный отпечаток переднего крыла; Россия, Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, Байдаевский участок, обр. 32/1611, скв. 1711, гл. 506 м.; средняя пермь, уржумский ярус, ускатская свита.

Описание (рис. 1, *г*). Переднее крыло с широкоокругленной вершиной. Передний край крыла выпуклый. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS вдвое

короче ствола RS₁, сильноизогнутый в основании. Первый развилка RS явственно перед серединой крыла, проксимальнее развилков M и CuA. Ствол RS₁₊₂ явственно изогнутый, длиннее развилка RS₁₊₂. RS₁ много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. M₅ развита. CuA и CuP без излома, развилка CuA в основании шире развилка M. Крыло темное, с многочисленными круглыми и овальными светлыми пятнами, образующими пять–шесть нечетких поперечных перевязей.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 25.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип.

***Permosialis belebei* Aristov et Rasnitsyn, 2022**

Permosialis ualentovae: Novokshonov, Zhuzhgova, 2004, с. 183, рис. 6b (part., только паратипы 1366/379, 1366/463).

Permosialis belebei: Aristov, Rasnitsyn, 2022, с. 19, рис. 3–6.

Голотип — ПИН, № 1366/379, обратный отпечаток переднего крыла; Россия, Кировская обл., Малмыжский р-н, левый берег р. Китяк напротив с. Б. Китяк; средняя пермь, верхнеказанский подъярус, белебеевская свита.

Описание (рис. 1, *г*). Переднее крыло сравнительно сильно сужено к вершине. Передний край крыла выпуклый. Ветви SC гораздо длиннее расстояний между ними. R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS не длиннее ствола RS₁, слабоизогнутый. Первый развилка RS явственно перед серединой крыла, на уровне или проксимальнее развилков M и CuA. Развилка RS₁₊₂ значительно длиннее половины длины RS. RS₁ много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. M₅ развита. CuA и CuP без излома, развилка CuA в основании гораздо уже развилка M. На крыле голотипа заметна дуговидная серия небольших пятен от середины ствола RS₁₊₂ к вершине анальной области и три слабых пятна между RS₁ и M₁.

Размеры в мм: длина переднего крыла: голотип 22, паратип длина фрагмента 13.5, предполагаемая полная длина около 16.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип и паратип № 1366/463 из типового местонахождения.

***Permosialis belmontensis* Riek, 1968**

Permosialis belmontensis: Riek, 1968, с. 304, рис. 2; 1976, с. 772.

Голотип — Австралийский музей, Сидней, F-40700; отпечаток переднего крыла; Австралия, Новый Южный Уэльс близ г. Бельмонт; верхняя пермь, чангсинский ярус, Upper Newcastle Coal Measures (не изучен).

Описание (рис. 1, е). Переднее крыло с широкоокругленной вершиной. Передний край крыла в двух средних четвертях практически прямой. Ветви SC вдвое длиннее расстояния между ними. R до вершины четкий. Ствол RS длиннее развилка, почти прямой. Развилки M и CuA почти на одном уровне за серединой крыла, проксимальнее развилка RS. Ствол RS_{1+2} короткий, заметно изогнутый, развилка RS_{1+2} очень короткий (не длиннее ветвей SC). RS_1 много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. M_5 , по-видимому, развита. Развилка CuA в основании не уже развилка M, CuA_1 и CuA_2 близ основания и CuP перед вершиной с изломом при впадении соответствующих поперечных. Окраска неизвестна.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 13.5, ширина 5.7.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип.

***Permosialis frivola* (Storozhenko, 1991)**

Sarbalopterodes frivulus: Storozhenko, 1991, с. 112.

Permosialis frivola: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 691; Аристов, Расницын, 2023б, с. 69, рис. 2, а–е, 3, табл. XI, фиг. 1–5.

Голотип — ПИН, № 2494/31; прямой отпечаток неполного переднего крыла; Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., р. Караунгир у устья руч. Майчат; верхняя пермь, чансиньский ярус, майчатская свита.

Описание (рис. 1, ж, з). Передний край крыла почти прямой. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS длиннее ствола RS_1 , от сильно до слабо изогнутого. Развилки RS, M и CuA более или менее на одном уровне близ середины крыла. Ствол RS_{1+2} яв-

ственно изогнутый, короткий. RS_1 много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. M и CuA слиты на некотором протяжении, M_5 не развита. CuA и CuP без излома, развилка CuA в основании шире развилка M. Окраска переднего крыла, если сохранилась, разнообразная и изменчивая, часто яркая; имеются крупные окаймленные пятна, темные пятна, затемнение или осветление по поперечным жилкам, и т.п. Заднее крыло также с укороченным стволом RS_{1+2} , но и с укороченным развилком M и со стволом M с изломом при впадении поперечной, соединяющей M с первым развилком RS.

Размеры в мм: длина единственного достаточно полного переднего крыла 21.6, ширина 10.8.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип и 28 паратипов из типового местонахождения (Аристов, Расницын, 2023б).

***Permosialis latiformis* Martynova, 1952**

Permosialis latiformis: Мартынова, 1952, с. 231, рис. 27; Аристов, Расницын, 2023а, с. 72, рис. 1, к, табл. VIII, фиг. 10.

Голотип — ПИН, № 117/1153, отпечаток заднего крыла; Россия, Архангельская обл., местонахождение Сояна; средняя пермь, казанский ярус, нижеказанский подъярус, ивагорская свита.

Описание (рис. 1, и). Длина заднего крыла вдвое больше ширины. Развилка RS_{1+2} много длиннее ствола RS_{1+2} . Развилки RS, M и CuA перед серединой крыла, но дистальнее его первой трети. Ствол M без излома.

Размеры в мм: длина заднего крыла 14.

Сравнение. Отличается от известных задних крыльев других видов *Permosialis*: от *P. paucinervis* — длинным развилком RS_{1+2} , от *P. frivola* — прямым (без излома) стволом M и более длинным развилком M, от *P. triassica* — более дистальным положением основных развилков. У *P. paucinervis* развилка RS_{1+2} короче половины ствола RS_{1+2} ; у *P. frivola* ствол M с изломом на уровне основания первого развилка RS и развилка M укорочен (расположен много дистальнее развилков RS и CuA); у *P. triassica* все основные развилки расположены в пределах базальной трети или даже четверти крыла.

Материал. Голотип.

***Permosialis martynovae* Aristov et Rasnitsyn, 2023**

Permosialis martynovae: Аристов, Расницын, 2023а, с. 74, рис. 2, з, табл. IX, фиг. 5.

Голотип — ПИН, № 3353/811, отпечаток переднего крыла; Россия, Архангельская обл., Мезенский р-н, берег р. Сояна у Шеймо Горы, местонахождение Сояна; средняя пермь, казанский ярус, нижеказанский подъярус, ивагорская свита.

Описание (рис. 1, к). Переднее крыло с широкоокругленной вершиной. Передний край крыла выпуклый. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS длиннее ствола RS_{1+2} , сильно выгнут назад. Первый развилочек RS у середины крыла, на одном уровне с развилками M и CuA. Ствол RS_{1+2} слабодуговидно изогнут вперед. Развилочек RS_{1+2} короткий, составляющий менее трети общей длины RS. RS_1 много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. Развилки M и CuA в основании приблизительно равной ширины. CuA и CuP без изломов. Окраска в виде пятен разной ширины и интенсивности, образующих три нечетких косых ряда перед основанием RS, перед его первым развилочком и перед вершиной крыла.

Размеры в мм: длина переднего крыла 10.2.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип и паратип ПИН, № 117/1444(2652) (голотип *Permosialis quadriramosa* Martynova, 1952) из типового местонахождения.

***Permosialis matutina* O.Martynova, 1961**

Permosialis matutina: Мартынова, 1961, с. 473, рис. 420, табл. 33, фиг. 234.

Голотип — ПИН, № 1197/453, отпечаток и противоотпечаток неполного переднего крыла; Россия, Кемеровская обл., Кузедеевский р-н, р. Кондома у д. Б. Калтан; средняя пермь, верхнеказанский подъярус, кузнецкая свита.

Описание (рис. 1, л). Переднее крыло с широкоокругленной вершиной. Передний край крыла слабывыпуклый. Ветви SC много длиннее расстояния между ними. R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS составляет почти половину RS, сильно изогнутый. Развилки RS, M и CuA почти на одном уровне близ середины крыла. Развилочек RS_{1+2} немного длиннее своего развилка, заметно изогнут. RS_1 много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. M_5 развита. Развилочек CuA в основании немного уже развилка M. Ветви CuA и CuP без излома. Крыло с затемненным основанием и перевязью от развилков RS, M и CuA до развилка RS_{1+2} .

Размеры в мм: длина отпечатка 10.3, вероятная полная длина переднего крыла 11.3, ширина 5.4.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип.

***Permosialis mongolica* (Storozhenko, 1992)**

Toloptera mongolica: Storozhenko, 1992, с. 126, рис. 4, а–д, табл. XXXII, фиг. 2; Storozhenko, Novokshonov, 1999, с. 4, рис. 2.

Permosialis mongolica: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 691; Аристов, Расницын, 2023б, с. 67, рис. 1, а–г, табл. X, фиг. 1–4.

Голотип — ПИН, № 4305/286, прямой и обратный отпечаток неполного переднего крыла; Монголия, Южногобийский аймак, 16 км к ю.-в. от сомона Цогт-Цеций, урочище Бор-Тологой в 20 км к в.-с.-в. от карьера Табун-Тологой, местонахождение Бор-Тологой; верхняя пермь, учапиньский ярус, цанхинская свита.

Описание (рис. 1, м). Передний край крыла сильновыпуклый. Ветви SC много длиннее расстояний между ними. R в дистальной трети слабый, часто едва заметный. Ствол RS короткий, слабо изогнутый. Первый развилочек RS и развилки M и CuA перед серединой крыла. Ствол RS_{1+2} очень короткий, развилочек RS_{1+2} перед серединой крыла. RS_1 много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. M_5 развита. CuA и CuP без излома, развилки M и CuA в основании приблизительно одной ширины. Окраска крыла, если заметна, в виде широких поперечных перевязей.

Размеры в мм: длина переднего крыла 25.2–26.5, ширина 11.3–11.8.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип, 10 паратипов и два экз. вне типовой серии из типового местонахождения (Аристов, Расницын, 2023б).

***Permosialis perfecta* O.Martynova, 1952**

Permosialis perfecta: Мартынова, 1952, с. 232, рис. 28; Novokshonov, Zhuzhgova, 2004, с. 177; Аристов, Расницын, 2023а, с. 72, рис. 2, а, б, табл. IX, фиг. 1, 2.

Голотип — ПИН, № 117/1772, отпечаток переднего крыла; Россия, Архангельская обл., местонахождение Сояна; средняя пермь, казанский ярус, нижеказанский подъярус, ивагорская свита.

Описание (рис. 1, н). Переднее крыло с широкоокругленной вершиной. Передний край крыла выпуклый. Ветви SC длиннее расстояния между ними. R почти до вершины выпуклый, четкий. Первый развилочек RS у середины крыла, на одном уровне с развилками M и CuA.

Ствол RS длиннее ствола RS₁, слабо выгнут назад. Ствол RS₁₊₂ на треть короче RS₁, не изогнут резко горбовидно. М₅ развита. CuA и CuP без изломов. Развилка CuA в основании много уже развилка М. Мембрана крыла темная, окраска в виде небольших светлых окаймленных пятен.

Размеры в мм: длина переднего крыла 15–18.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип и экз. ПИН, №3353/808 из типового местонахождения.

***Permosialis postuma* Aristov et Rasnitsyn, 2023**

Tolgoptera nana: Стороженко, 1992 (part., только паратип № 4305/321).

Permosialis postuma: Аристов, Расницын, 2023б, с. 67, рис. 1, д–ж, табл. X, фиг. 5–7.

Голотип – ПИН, № 4305/321, прямой и обратный отпечатки неполного переднего крыла; Монголия, Южногобийский аймак, местонахождение Бор-Тологой; верхняя пермь, цанхинская свита.

Описание (рис. 2, а). Передний край крыла выпуклый. Ветви SC не длинные (менее чем вдвое длиннее расстояния между ними). R четкий почти до вершины. Ствол RS короткий, слабоизогнутый. Развилки RS, М и CuA более или менее на одном уровне перед серединой крыла. Ствол RS почти прямой, приблизительно равной длины со стволом RS₁₊₂. RS₁ много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. CuA и CuP без излома, развилка CuA в основании не уже развилка М. Окраска крыла не сохранилась.

Размеры в мм: длина переднего крыла голотипа 11.4–14.6, ширина 5.1–5.9.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип и два паратипа из типового местонахождения.

***Permosialis punctimaculosa* Novokshonov et Rasnitsyn, 2001**

Permosialis punctimaculosa: Новокшенов, Расницын, 2001, с. 111, рис. 1, 2; Novokshonov, Zhuzhgov, 2004, рис. 3а–д.

Голотип – ПИН, № 4987/56 (ПУ 2/336), отпечаток и противоотпечаток почти полного насекомого (без головы); Россия, Пермский край, Суксунский р-н, р. Сылта у д. Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус.

Описание (рис. 2, б). Переднее крыло с широко округленной вершиной. Передний край крыла выпуклый. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R почти до вершины выпуклый. Ствол RS умеренно короткий, изогнутый. Развилка RS немного дистальнее развилки М и CuA, расположенных на одном уровне близ середины крыла. Ствол RS₁₊₂ явно длиннее ствола RS и вдвое длиннее развилка RS₁₊₂. RS₁ едва длиннее расстояния от его вершины до вершины R. Развилка CuA в основании немного уже развилка М. Ветви CuA и CuP без излома. Крыло в многочисленных мелких округлых темных пятнах.

Размеры в мм: длина переднего крыла 7.5–9 у мелких экземпляров (самцов), 13.5 у крупных (самок).

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип и 14 паратипов из типового местонахождения.

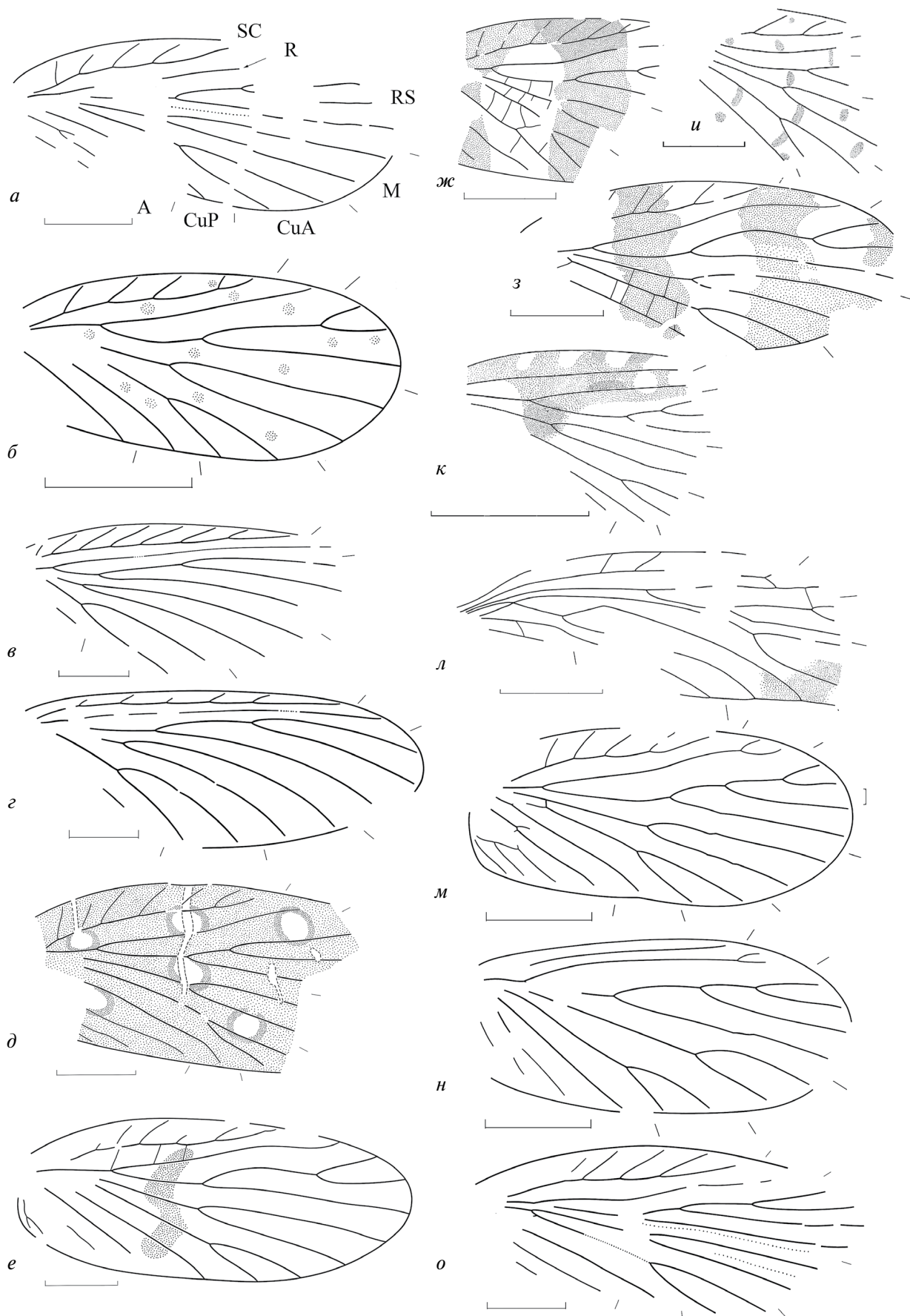
***Permosialis triassica* Novokshonov et Zhuzhgov, 2004**

Permosialis triassica: Novokshonov, Zhuzhgov, 2004, с. S183; Аристов, Расницын, 2023б, с. 70, рис. 4.

Голотип – ПИН, № 2555/2066; прямой и обратный отпечатки неполного переднего крыла; Кыргызстан, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Мадыген; средний или верхний триас, ладинский или карнийский ярус, мадыгенская свита.

Описание (рис. 2, в, г). Передний край крыла слабо выпуклый или почти прямой. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS короткий. Развилки RS, М и CuA в пределах базальной четверти или трети крыла.

Рис. 2. Виды родов *Permosialis* Martynov (а–и), *Balymotikha* Rasnitsyn et Aristov (к), *Onthomastax* Rasnitsyn et Aristov (л) и *Palaeomantopsis* Martynov (м–о), передние крылья (если не указано иначе): а – *P. postuma* Aristov et Rasnitsyn, 2023, голотип ПИН, № 4305/321; б – *P. punctimaculosa* Novokshonov et Rasnitsyn, 2001, паратип ПИН, № 4987/57; в, г – *P. triassica* Novokshonov et Zhuzhgov, 2004: в – переднее крыло, голотип ПИН, № 2555/2066, г – заднее крыло, экз. ПИН, № 2555/743; д – *P. ualentovae* Novokshonov et Zhuzhgov, 2004, голотип ПИН, № 1366/349; е – *P. udmurtensis* Rasnitsyn et Aristov, 2013, экз. ПИН, № 3286/283; ж – *P. virgata* Aristov et Rasnitsyn, 2023, голотип ПИН, № 4305/279; з – *P. vizzya* Aristov et Rasnitsyn, 2023, голотип ПИН, № 1631/503; и – *P. zavialovensis* Rasnitsyn et Aristov, 2013, голотип ПИН, № 3286/124; к – *B. deterior* Rasnitsyn et Aristov, 2013, голотип ПИН, № 5103/20; л – *O. coprinus* Rasnitsyn et Aristov, 2013, голотип ПИН, № 3286/146; м, н – *P. fucatella* Martynov, 1928: м – переднее крыло, экз. ПИН, № 3353/807, н – заднее крыло, экз. ПИН, № 117/1444 (2652), (голотип *Permosialis quadriramosa* O. Martynova, 1952); о – *P. nana* (Storozhenko, 1992), голотип ПИН, № 4305/319. Длина масштабной линейки соответствует 3 мм.



Ствол RS_{1+2} длиннее ствола R, но короче RS_1 . RS_1 много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. CuA и CuP без излома, развилок CuA в основании шире развилка M. Окраска не сохранилась. Заднее крыло со сходным жилкованием, но ствол RS_{1+2} обычно длиннее.

Размеры в мм: длина неполного переднего крыла голотипа 14.7, ширина 7.1, длина экз. № 2785/3343 17.6, ширина 6.9.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип и 6 паратипов из типового местонахождения (Аристов, Расницын, 2023б).

***Permosialis ualentovae* Novokshonov et Zhuzhgova, 2004**

Permosialis ualentovae: Novokshonov, Zhuzhgova, 2004, с. 183, рис. 6а, табл. 10, фиг. 2; Aristov, Rasnitsyn, 2022, с. 2, рис. 1, 2.

Голотип – ПИН, № 1366/349, обратный отпечаток переднего крыла без основания и вершины; Россия, Кировская обл., Малмыжский р-н, левый берег р. Китяк напротив с. Б. Китяк; средняя пермь, верхнеказанский подъярус, белебеевская свита.

Описание (рис. 2, д). Передний край крыла выпуклый. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS длиннее ствола RS_{1+2} , явственно выгнут назад. Первый развилок RS за серединой крыла, дистальнее развилков M и CuA. Развилка RS_{1+2} очень длинная. RS_1 явственно длиннее расстояния от его вершины до вершины R. Развилка M у середины крыла. CuA и CuP без излома, развилка CuA в основании гораздо уже развилка M. Крыло затемнено, с шестью крупными окаймленными пятнами, образующими три ряда на уровне вершины ствола RS, вершины ствола RS_{1+2} и проксимальнее вершины R.

Размеры в мм: длина фрагмента переднего крыла 12.6, предполагаемая полная длина около 16.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип.

***Permosialis udmurtensis* Rasnitsyn et Aristov, 2013.**

Permosialis udmurtensis: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 691, рис. 13d, 15c.

Голотип – ПИН, № 3286/123, отпечаток и противоотпечаток неполного переднего крыла; Россия, Удмуртия, Завьяловский р-н, р. Рассоха близ д. Чепаниха; средняя пермь, уржумский ярус.

Описание (рис. 2, е). Переднее крыло сильно сужено к вершине. Передний край крыла выпуклый. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS много короче ствола RS_{1+2} , почти прямой. Развилки RS, M и CuA почти на одном уровне близ середины крыла. Ствол RS_{1+2} длинный, сильноизогнутый в базальной половине, развилка RS_{1+2} очень короткий (около четверти длины RS). RS_1 много длиннее расстояния от его вершины до вершины R. Развилка CuA в основании, по-видимому, не уже развилка M. Окраска крыла плохо сохранилась.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 17, ширина 7.8.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип.

***Permosialis virgata* Aristov et Rasnitsyn, 2023**

Tolgoptera mongolica: Стороженко, 1992 (part., только паратип № 4305/279)

Permosialis virgata: Аристов, Расницын, 2023б, с. 69, рис. 1, 3, табл. X, фиг. 8.

Голотип – ПИН, № 4305/279, прямой и обратный отпечатки неполного переднего крыла; Монголия, Южногобийский аймак, местонахождение Бор-Тологой; верхняя пермь, цанхинская свита.

Описание (рис. 2, ж). Передний край крыла выпуклый. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R дистально (от уровня развилка RS_{1+2}) слабый, вогнутый. Ствол RS длиннее ствола RS_1 , оба они изогнутые. Первый развилка RS приблизительно на одном уровне с развилками M и CuA. CuA без излома, развилка CuA в основании уже развилка M. В интеркубитальном поле мощная косая поперечная к развилке CuA, CuP при ее отхождении надломлена. Крыло с затемненным основанием, передним краем и поперечной полосой через ствол RS_{1+2} и далее через базальную половину развилка M и развилка CuA.

Размеры в мм: длина фрагмента переднего крыла около 6.3, ширина 5.4, предполагаемая полная длина 12–13.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип.

***Permosialis vizzya* Aristov et Rasnitsyn, 2023**

Permosialis vizzya: Аристов, Расницын, 2023а, с. 74, рис. 2, в, табл. IX, фиг. 4.

Голотип – ПИН, № 1631/503, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Россия, ре-

спублика Коми, Воргашорское месторождение, скв. ВК-1349, глуб. 487 м; нижняя пермь, кунгурский ярус (Аристов и др., 2021), печорская серия, лекворкутская свита, рудницкая подсвита.

Описание (рис. 2, з). Переднее крыло с широко округленной вершиной. Передний край крыла выпуклый. Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). R почти до вершины выпуклый, четкий. Ствол RS короче ствола RS₁, заметно выгнут назад. Первый развилок RS перед серединой крыла, на одном уровне с развилками M и CuA. Ствол RS₁₊₂ резко дуговидно изогнут вперед. Развилок RS₁₊₂ короткий, близ вершины крыла. RS₁ явственно длиннее расстояния от его вершины до вершины R. Развилки M и CuA в основании приблизительно равной ширины. M₅ развита. CuA и CuP без изломов. Крыло с двумя перевязями или светлое, перевязи не заходят в костальное поле, основание крыла светлое.

Размеры в мм: длина переднего крыла 10.5.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип.

Permosialis zavialovensis Rasnitsyn et Aristov, 2013

Permosialis zavialovensis: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 691, рис. 13c, 15b.

Голотип — ПИН, № 3286/124, отпечаток и противоотпечаток фрагмента переднего крыла; Россия, Удмуртия, Завьяловский р-н, р. Рассоха близ д. Чепаниха; средняя пермь, уржумский ярус.

Описание (рис. 2, и). Ветви SC не длинные (соизмеримы с расстоянием между ними). Ствол RS длинный, изогнутый. Первый развилок RS немного проксимальнее развилков M и CuA. CuA и CuP без излома, развилки M и CuA в основании сходной ширины. Окраска в виде ярких удлиненных темных пятен, собранных в поперечные ряды вдоль не сохранившихся поперечных жилок.

Размеры в мм: длина фрагмента крыла 6.4; ширина 5.7.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Материал. Голотип.

Под Balymotikha Rasnitsyn et Aristov, 2013.

Balymotikha: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 694.

Типовой вид — *Balymotikha deterior* Rasnitsyn et Aristov, 2013.

Диагноз. В переднем крыле передние ветви SC не развиты или слабые, развилки M расположен близ основания RS, развилки CuA на уровне первого развилка RS, RS не менее чем с тремя ветвями.

Видовой состав. Типовой вид из верхней перми России.

Сравнение. См. определительную таблицу родов.

Balymotikha deterior Rasnitsyn et Aristov, 2013

Balymotikha deterior: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 694, рис. 14a, 15f.

Голотип — ПИН, № 5103/20, отпечаток фрагмента переднего крыла посредственной сохранности, без основания и вершины; Россия, Владимирская обл., г. Вязники, местонахождение Балымотиха; верхняя пермь, вятский ярус.

Описание (рис. 2, к). См. диагноз рода.

Размеры в мм: длина фрагмента переднего крыла 6.5; вероятная длина крыла около 11.

Материал. Голотип.

Под Onthomastax Rasnitsyn et Aristov, 2013

Onthomastax: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 605.

Типовой вид — *Onthomastax coprinus* Rasnitsyn et Aristov, 2013.

Диагноз. Передний край переднего крыла слабовыпуклый. Ветви SC короче расстояния между ними. M и CuA слиты на коротком отрезке (M₅ нет). Развилки M немного дистальнее первого развилка RS. Развилки CuA далеко базальнее основания RS.

Видовой состав. Типовой вид из средней перми России.

Сравнение. См. определительную таблицу родов.

Onthomastax coprinus Rasnitsyn et Aristov, 2013

Onthomastax coprinus: Rasnitsyn, Aristov, 2013, с. 605, рис. 14b, 15g.

Голотип — ПИН, № 3286/146, прямой и обратный отпечатки неполного и несколько смятого переднего крыла в рыбьем копролите; Россия, Удмуртия, Завьяловский р-н, р. Рассоха близ д. Чепаниха; средняя пермь, уржумский ярус.

Описание (рис. 2, л). См. диагноз рода.

Размеры в мм: длина фрагмента крыла 11.3; ширина 4.3; вероятная полная длина крыла 13.

Материал. Голотип.

Род *Palaeomantopsis* Martynov, 1928

Palaeomantopsis: Martynov, 1928, с. 83; Carpenter, 1992, с. 133; Аристов, Расницын, 2023а, с. 74.

Типовой вид — *Palaeomantopsis furcatella* Martynov, 1928.

Диагноз. Переднее крыло с четырехветвистым RS. Развилки M и CuA близ или дистальнее основания RS.

Видовой состав. Типовой вид и *Palaeomantopsis nana* (Storozhenko, 1992) из средней и поздней перми России и Монголии.

Сравнение. См. определительную таблицу родов.

Замечания. Род был описан как *Miomoptera incertae sedis* (Martynov, 1928), затем отнесен к *Protorthoptera family uncertain* (Carpenter, 1992) и далее включен в *Permosialidae* в качестве самостоятельного рода (Аристов, Расницын, 2023а). Рассмотрению его представителей как аберраций видов рода *Permosialis* с дополнительным развилком RS препятствует то обстоятельство, что оба вида этого рода слишком существенно отличаются от сопоставимых видов из соответствующих местонахождений и вряд ли могут быть их аберрантными формами. *P. furcatella* отличается от *P. paucinervis* почти прямым стволом RS (сильно изогнут у *P. paucinervis*), у *P. nana* R явственно ослаблен в дистальной трети (четкий почти до вершины у *P. postuma*).

***Palaeomantopsis furcatella* Martynov, 1928**

Palaeomantopsis furcatella: Martynov, 1928, с. 83, табл. XI, фиг. 4; Аристов, Расницын, 2023а, с. 74, рис. 2, е–з, табл. IX, фиг. 6–8.

Permosialis quadriramosa: Мартынова, 1952, с. 229, рис. 24; Аристов, Расницын, 2023а, с. 74 (как синоним *P. furcatella* Martynov, 1928).

Голотип — ПИН, № 2065/23(32), отпечаток и противоотпечаток переднего крыла; Россия, Татарстан, правый берег р. Кама у пристани Тихие Горы, местонахождение Тихие Горы; средняя пермь, казанский ярус, нижеказанский подъярус, байтуганская свита, лингуловые слои.

Описание (рис. 2, м, н). Передний край переднего крыла слабовыпуклый. Ветви SC соизмеримы по длине с расстоянием между ними. R с коротким развилком, RS начинается в базальной четверти крыла. Ствол RS составляет почти половину длины RS, развилки RS на приблизительно равном расстоянии, последний развилок очень короткий. Первый развилок RS немного дистальнее развилков M и CuA, расположенных на одном уровне у середины крыла. M_5 развита.

Развилка CuA немного уже развилка M, ветви CuA и CuP без излома. В заднем крыле R с коротким развилком. RS начинает ветвиться гораздо раньше, чем в переднем, соответственно, ствол RS_{1+2} и развилка RS_{1+2} гораздо длиннее. Развилка M на уровне второго развилка RS. Развилка CuA на уровне первого развилка RS. Окраска отсутствует или не сохранилась.

Размеры в мм: длина переднего крыла 12–15, заднего 11.

Сравнение. Отличается от *P. nana* более редкими ветвями SC, длинным стволом RS и коротким развилком RS_{1+2} .

Распространение. Средняя пермь (нижеказанский подъярус); Россия, Архангельская обл. и Татарстан.

Материал. Кроме голотипа, два отпечатка из ивагорской свиты р. Сояна, Архангельская обл. (Аристов, Расницын, 2023а).

***Palaeomantopsis nana* (Storozhenko, 1992)**

Toloptera nana: Storozhenko, 1992, с. 126, рис. 5, а–в; табл. XXXII, фиг. 3.

Palaeomantopsis nana: Аристов, Расницын, 2023б, с. 71, рис. 2, е–з, табл. XI, фиг. 6, 7.

Голотип — ПИН, № 4305/319, прямой и обратный отпечатки неполного переднего крыла; Монголия, Южнобыйский аймак, местонахождение Бор-Тологой; верхняя пермь, учапинский ярус, цанхинская свита.

Описание (рис. 2, о). Передний край переднего крыла выпуклый. Передние ветви SC почти вдвое длиннее расстояния между ними. R простой, в дистальной трети очень слабый. R с коротким развилком, RS начинается в базальной четверти крыла. Развилки RS, M и CuA более или менее на одном уровне перед серединой крыла. Ствол RS составляет не более трети длины RS, последний развилок длинный (не короче своего ствола). M_5 развита. Ветви CuA и CuP без излома. Развилка CuA не сужен в основании. Окраска отсутствует или не сохранилась.

Размеры в мм: длина переднего крыла 13.6–16.9, ширина 7.1–7.5.

Сравнение. Отличается от *P. furcatella* более частыми ветвями SC, более коротким стволом RS и длинным развилком RS_{1+2} .

Материал. Голотип и два паратипа из типового местонахождения (Аристов, Расницын, 2023б).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристов Д.С., Расницын А.П.* Ревизия Permosialidae (Insecta: Palaeomanteida) конца нижней — начала средней перми европейской части России // Палеонтол. журн. 2023а. № 2. С. 69–76.
- Аристов Д.С., Расницын А.П.* Новые и малоизвестные Permosialidae (Insecta: Palaeomanteida) из верхней перми Монголии и Казахстана и среднего–верхнего триаса Киргизии // Палеонтол. журн. 2023б. № 4. С. 66–73.
- Аристов Д.С., Расницын А.П., Наугольных С.В.* Новые Blattinopsidae (Insecta: Blattinopsida) из пермских отложений Печорского бассейна (республика Коми, Россия) в контексте эволюции ландшафта и растительности // Палеонтол. журн. 2021. № 6. С. 55–62.
- Мартынов А.В.* Пермские ископаемые насекомые Архангельского края. Часть II. Сетчатокрылые, вислокрылые и жуки, с приложением описания двух новых жуков из Тихих гор // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1933. Т. 2. С. 63–96.
- Мартынов А.В.* Лиасовые насекомые Шураба и Кызыл-Кии // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1937. Т. 7. Вып. 1. 231 с.
- Мартынова О.М.* Пермские сетчатокрылые СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1952. Т. 40. С. 197–237.
- Мартынова О.М.* Отряд Megaloptera. Вислокрылые // Основы палеонтологии. Т. 9. Членистоногие — трахейные и хелицеровые / Ред. Родендорф Б.Б. М.: АН СССР, 1962. С. 269–270.
- Новокишонов В.Г., Расницын А.П.* Новый вид насекомых отряда Palaeomanteida = Miomoptera из нижней перми Чекарды (Пермская область) // Вестн. Перм. ун-та. Сер. геол. 2001. № 3. С. 110–114.
- Расницын А.П.* Новые палеозойские и мезозойские насекомые // Палеонтол. журн. 1977. № 1. С. 64–77.
- Расницын А.П.* Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука, 1980а. 192 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 174).
- Расницын А.П.* Отряд Palaeomanteida Handlirsh, 1906 // Историческое развитие класса насекомых / Ред. Родендорф Б.Б., Расницын А.П. М.: Наука, 1980б. 74 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 175).
- Родендорф Б.Б., Беккер-Мигдисова Е.Э., Мартынова О.М., Шаров А.Г.* Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна. М., 1961. С. 469–473 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 85).
- Стороженко С.Ю.* Гриллоблаттидовые насекомые верхней перми Восточного Казахстана // Палеонтол. журн. 1991. № 2. С. 110–114.
- Стороженко С.Ю.* Новые мезозойские гриллоблаттидовые насекомые (Grylloblattida) из Средней Азии // Палеонтол. журн. 1992а. № 1. С. 67–75.
- Стороженко С.Ю.* Новые ископаемые гриллоблаттидовые насекомые (Insecta: Grylloblattida) из Монголии // Новые таксоны ископаемых беспозвоночных Монголии / Ред. Грунт Т.А., Лувсанданзан Б., Татаринов Л.П. М.: Наука, 1992б. С. 122–129 (Тр. Совм. Росс.–Монгол. палеонтол. экспед. Т. 41).
- Aristov D.S.* Classification of order Eoblattida (Insecta: Blattidea) with description of new taxa // Far Eastern Entomol. 2015. № 301. P. 1–56.
- Aristov D.S., Rasnitsyn A.P.* Position and taxonomy of the Permian fossil insect family Permembliidae (Insecta: Palaeomanteida = Miomoptera) // Russ. Entomol. J. 2009 (2008). V. 17. P. 327–334.
- Aristov D.S., Rasnitsyn A.P.* New and little known species of the genus *Permosialis* (Insecta: Palaeomanteida: Permosialidae) from the Middle Permian of Russia // Far Eastern Entomol. 2022. № 467. P. 17–22.
- Carpenter F.M.* The Lower Permian insects of Kansas: Part 8. Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, Plecoptera and Protoperlaria // Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 1939. V. 73. P. 29–70.
- Carpenter F.M.* Superclass Hexapoda // Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R: Arthropoda 4. Vol. 3 & 4. Boulder, Colorado: Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press, 1992. 655 p.
- Güthorl P.* Zur Arthropoden-Fauna des Karbons und Perms. 9. Palaeodictyoptera, Mixotermioidea, Miomoptera und Blattariae // Senckenbergiana. 1939. Bd 21. S. 314–329.
- Hong Y.-C., Guo X.-R.* Two new Middle Triassic genera and species of Mesopanorpididae from Shaanxi (Insecta, Mecoptera) // Acta Zootaxonomica Sin. 2003. V. 28. P. 716–720.
- Kukalová J.* Permian insect of Moravia. Part I. Miomoptera // Sborn. Geol. Ved. 1963. V. 1. P. 7–52.
- Martynov A.V.* Über eine neue Ordnung der fossilen Insekten Miomoptera nov. // Zool. Anz. 1927. Bd 72. S. 99–109.
- Martynov A.V.* Permian fossil insects of North-East Europe // Тр. Геол. музея АН СССР. 1928. Т. 4. С. 1–118.
- Novokshonov V.G., Zhuzhgov L.V.* Discussion of the system and phylogeny of the order Palaeomanteida (= Miomoptera) with description of new representatives of the genus *Permosialis* Mart. from the Late Permian of Kirov Region and Triassic of Kyrgyzstan // Paleontol. J. 2004. V. 38. Suppl. 2. P. 173–184.
- Prokop J., Pecharová M., Garrouste R. et al.* Redefining the extinct orders Miomoptera and Hypoperlida as stem acercarian insects // BMC Evol. Biol. 2017. V. 17(205). P. 1–20. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-1039-3>
- Rasnitsyn A.P.* Order Palaeomanteida Handlirsch, 1906 // History of Insects / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 161–164.

Rasnitsyn A.P., Aristov D.S. New fossil insects (Insecta: Caloneurida, Hypoperlida, Palaeomanteida, Jurinida) from the Middle and Upper Permian of European Russia // *Paleontol. J.* 2013. V. 47. № 7. P. 678–704.

Riek E.F. Undescribed fossil insects from the Upper Permian of Belmont, New South Wales (with an appendix listing the described species) // *Rec. Austral. Mus.* 1968. V. 27. № 15. P. 303–310.

Riek E.F. Upper Permian Insects from Natal, South Africa // *Ann. Natal Mus.* 1976. V. 22. P. 755–789.

Storozhenko S.Yu., Novokshonov V.G. To the knowledge of the fossil family Permosialidae (Insecta: Miomoptera) // *Far Eastern Entomol.* 1999. № 76. P. 1–5.

Tillyard R.J. Kansas Permian insects. Part 12. The family Delopteridae, with a discussion of its ordinal position // *Amer. J. Sci.* 1928. V. 16. P. 469–484.

Tillyard R.J. Kansas Permian insects. Part 17. The order Megasecoptera and additional to the Palaeodictyoptera, Odonata, Protoperlaria Copeognatha and Neuroptera // *Amer. J. Sci.* 1937. V. 33. P. 81–110.

Permosialidae (Insecta: Palaeomanteida): Composition, System and Relationships

D. S. Aristov, A. P. Rasnitsyn^{1, 2}

¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

²*Natural History Museum, London, SW7 5BD UK*

The composition of the Order Miomoptera is considered at the family level, and the system of the family Permosialidae is revised. Keys to families of the order and to genera and species of the family Permosialidae are provided, as well as the synonymics and unified diagnoses of the genera and species of Permosialidae. Composition of the family is found uniform through its entire time interval, with the type species always prevalent and the only one recorded at its start (late Kungurian) and finish (Triassic). Noteworthy is the space distribution, wide all over Angarida except for a unique record in Australia.

Keywords: Insecta, Palaeomanteida, Permosialidae, Epimastacidae, Permonkidae, Permembidae, Angaraland