

УДК 565.734

О. А. Чернова

## О НЕКОТОРЫХ ИСКОПАЕМЫХ ПОДЕНКАХ (EPHEMEROPTERA MISTHODOTIDAE) ИЗ ПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ УРАЛА

O. A. TSHERNOVA. SOME FOSSIL MAYFLIES (EPHEMEROPTERA, MISTHODOTIDAE) FROM PERMIAN-BEDS OF THE URAL

Экспедицией Лаборатории членистоногих Палеонтологического института АН СССР в 1959—1960 гг. в нижнепермских отложениях по р. Сылве (Пермская обл., бывш. Суксунский р-н) в кунгурском ярусе, в местонахождении Чекарда, найдено около 20 ископаемых остатков поденок, среди которых имеется несколько целых экземпляров. Этот материал был мне передан для изучения.

Раннепермская фауна поденок представлена 3 семействами — *Protereismatidae* (8 видов), *Misthodotidae* (3 вида) и *Eudoteridae* (2 вида). Представители этих семейств были описаны Селлардсом и Тильярдом из нижней перми Северной Америки (Tillyard, 1932).

В СССР были описаны *Protereisma apicalis* (Mart.) из верхней перми [Тихие Горы, Кама, казанский ярус (Мартынов, 1928)] и *P. uralicum* Zal. из нижней перми [р. Барда, басс. Сылвы, кунгурский ярус (Залесский, 1946)]. Эти виды известны по неполным остаткам крыльев. Представители *Misthodotidae* и *Eudoteridae* известны были лишь из нижней перми Сев. Америки.

На реконструкции, составленной Тильярдом, у *Protereisma* показана вытянутая вниз голова, на которой изображены 2 направленных вниз маленьких отростка, похожих на щетинки. Тильярду по этому поводу пишет, что у одного экземпляра имеется пара редуцированных щупалец.

На многих изучаемых нами образцах хорошо видны вытянутые контуры головы; это с ясностью указывает на присутствие у этих пермских поденок крупных, нередуцированных ротовых органов, что само по себе представляет большой интерес.

В палеозойскую эру древнекрылые (*Palaeoptera*) были значительно разнообразнее, чем в наше время, и, кроме стрекоз и поденок, заключали еще 5, вымерших позднее отрядов. По принятой в настоящее время общей классификации древнекрылых (Родендорф, 1962) этот инфракласс крылатых насекомых подразделяется на 3 надотряда — *Palaeodictyopteroidea*, *Megasecopteroidea* и *Odonatoidea*, обособленные, как известно, преимущественно по строению крыльев. Поденки вместе с обширным отрядом *Palaeodictyoptera* и 2 своеобразными отрядами *Archodonata* и *Eubleptodea* входят в 1-й надотряд.

Несомненно, вопрос о целостности всего инфракласса *Palaeoptera* и о делении его на надотряды должен быть серьезно пересмотрен. Дело в том, что в характеристике этих надотрядов используются только особенности строения крыльев. Вместе с тем известно, что у некоторых представителей отряда *Palaeodictyoptera* (например, сем. *Eugereonidae* и *Dictyneuridae*) ротовые органы были видоизменены в виде членистых удлиненных хоботков. Такого рода специализация свидетельствует о резком обособлении этих форм от других представителей надотряда *Palaeodictyopteroidea*, прежде всего поденок с их примитивными ротовыми органами.

Развитие колющего членистого хоботка свидетельствует о высокой специализации и заставляет сомневаться в целостности всего надотряда.

Первоначально предполагалось, что новые сборы гомономнокрылых поденок, полученные мною из уральской перми, относятся к сем. *Protereismatidae*. При исследовании оказалось, что они принадлежат к сем. *Misthodotidae*, ранее на территории СССР неизвестному. Это позволяет нам описать и изобразить строение тела малоизвестной палеозойской поденки, принадлежащей к особому семейству.

Прежде чем рассматривать отдельно строение этой поденки, описываются представители *Misthodotidae*, которые оказались новыми видами. Кроме того, уместно привести таблицу для определений семейств раннепалеозойских поденок.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЙ СЕМЕЙСТВ PROTEREISMATIDEA

- 1 (2). Длина крыла 6 мм. Поперечные жилки слабо развиты . . . . . *Eudoteridae*.
- 2 (1). Длина крыла более 6 мм. (9—30.5 мм). Поперечные жилки хорошо развиты.
- 3 (4). Крылья большие, длина от 16 до 30.5 мм, сравнительно узкие; отношение длины крыла к ширине больше, чем 3 : 1. CuA ветвится, образуя триаду жилок . . . . . *Protereismatidae*.
- 4 (3). Крылья средних размеров, длина их 9—12 мм, реже 18 мм, относительно широкие, почти овальной формы; отношение длины крыла к ширине равно 3 : 1 или меньше. CuA или совсем простая, или лишь с коротким терминальным развилочком . . . *Misthodotidae*.

В сем. *Misthodotidae* было известно всего 3 вида из нижней перми Сев. Америки.

*Misthodotes zalesskyi* O. Tshernova, sp. n. (табл. I, фиг. 1).

И м а г о. Вид описывается по 5 отпечаткам, хранящимся в коллекции Палеонтологического института АН СССР.

Голова имеет удлинненную форму; хорошо видны последние 2 членика нижнечелюстных щупиков (рис. 1); контур верхней челюсти неясный. Глаз сравнительно небольшой. Переднегрудной отдел большой, тергит темно окрашенный, эпистернит и эпимерит светлые; заднегрудь большая, почти такого размера, как среднегрудь. Переднее крыло с притупленной вершиной; крыловая мембрана прозрачная, так что крыло принадлежит взрослой фазе; костальная дужка (costal brace) видна лишь на одном экземпляре (№ 1700/3215); эта короткая жилка дает одну ветвь к костальному краю, а другую к радиусу; поперечные жилки отчетливые (рис. 2); какие-либо затемнения или пятна полностью отсутствуют; МА идет отдельным стволом, по-видимому, от самого основания крыла; ветвление MP расположено значительно более базально, чем ветвления RS; поперечные жилки многочисленные; в костальном поле их 24, в поле между RS<sub>5</sub> и MA<sub>1</sub>—16, между MP<sub>1</sub> и IMP—11 (соответственно у *M. ovalis* Till. их значительно меньше — 18, 11 и 6).

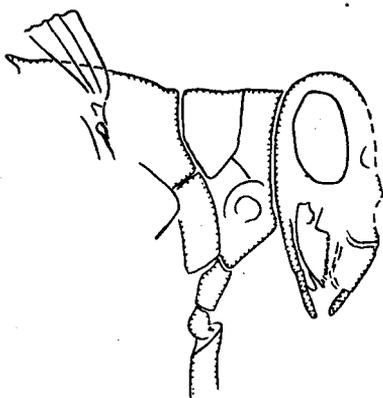


Рис. 1. *Misthodotes zalesskyi* O. Tshernova, sp. n., Голова и переднегрудь. Колл ПИН, № 1700/371а, Чекарда, нижняя пермь.

На другом отпечатке (№ 1700/371) поперечные жилки переднего крыла, густая сеть которых хорошо видна, в апикальной половине окаймленные, и крыло кажется окрашенным, но, вероятно, это лишь железистые осадки. На экземпляре № 1700/391 крылья налегают друг на друга, но, несмотря на

это, жилкование видно и хорошо прослеживается МА, идущая отдельно от RS. Брюшко непрозрачное, все тергиты значительно темнее стернитов. Хвостовые нити сохранились частично; длина их лишь 7.5 мм, но парацерк длинный, так как обрывается на одном уровне с церками. Р а з м е р ы. Пять отпечатков этого вида дают следующие размеры (в мм): длина тела 18—19, длина переднего крыла 14—18, ширина переднего крыла 4.7—6.5, длина заднего крыла 12—13.5, ширина 4.3—4.5 и предполагаемая длина хвостовых нитей 30.

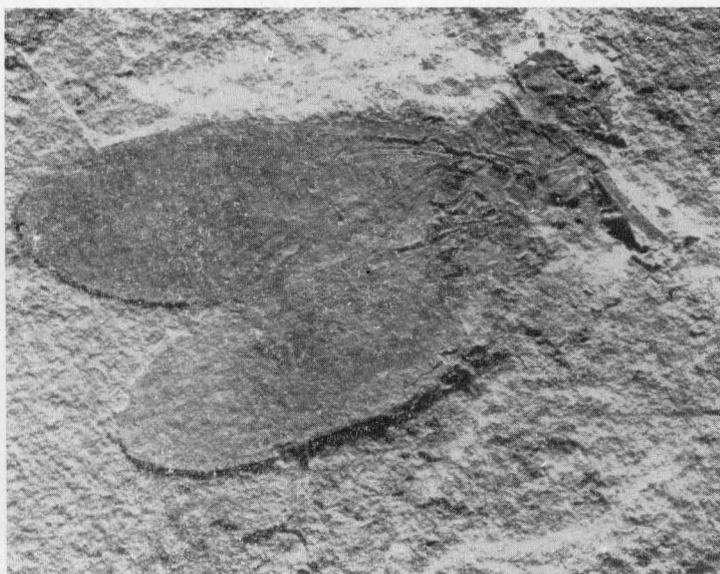


Таблица I.

Фиг. 1. *Mithodotes zalesskyi* Tshernova, sp. n. Колл. ПИН, № 1700/371, мест. Чекарда, нижняя пермь Урала ( $\times 4.5$ ).  
Фиг. 2. *Mithodotes sharovi* Tshernova, sp. n., голотип. Колл. ПИН, № 1700/3290, мест. Чекарда, нижняя пермь Урала ( $\times 4.5$ ).

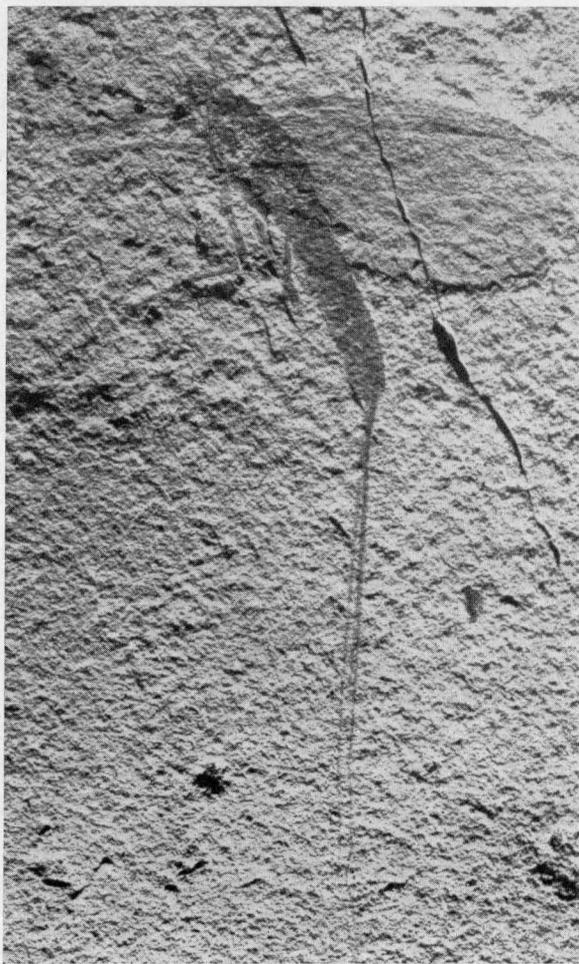


Таблица II.

*Misthodotes sharovi* Tshernova, sp. n. Колл. ПИН,  
№ 1700/388, мест. Чекарда, нижняя пермь Урала  
( $\times 4.0$ ).

**Материал.** Голотип № 1700/389, позитивный и негативный отпечатки правого переднего крыла. Оба отпечатка хорошей сохранности, не сохранилось лишь основание крыла. Кроме голотипа: № 1700/371, позитивный и негативный отпечатки (голова, грудь, бедро передней ноги и 4 крыла, налегающие друг на друга), № 1700/390, позитивный и негативный отпечатки (девять сегментов брюшка и часть хвостовых нитей), № 1700/391, позитивный и негативный отпечатки (средне- и заднегрудь, передние и задние крылья, налегающие друг на друга и неполные 4 сегмента брюшка), № 1700/3215, один плохой сохранности отпечаток (средне- и заднегрудь, крылья и тергиты брюшка; на крыле видна костальная дужка).

**Местонахождение.** Правый берег Сылвы в районе р. Чекарды, Пермская обл., Суксунский р-н. Пермь, кунгурский ярус, местонахождение — Чекарда, 1959—1960 гг.

**Сравнение.** Описываемый вид по своим размерам превышает самый крупный вид из нижней перми Канзаса — *M. ovalis* Till., у которого длина крыла равна 15.0, а ширина 5.0 мм. Кроме того, *M. zaleskyi*, sp. n.,

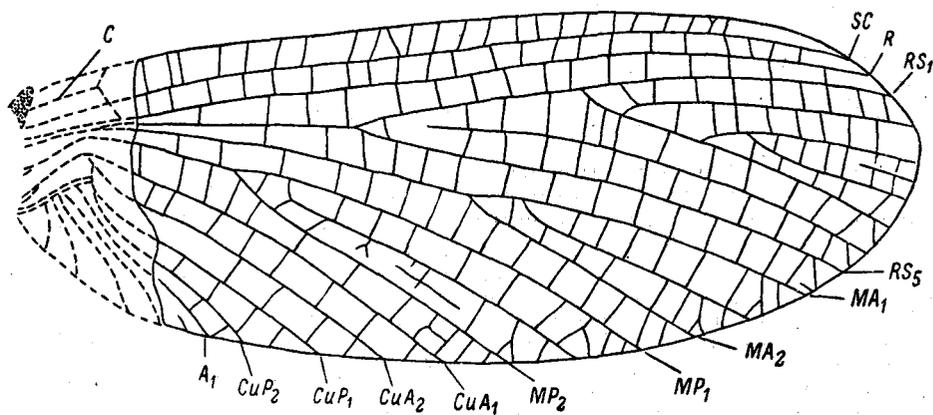


Рис. 2. *Misthodotes zaleskyi* O. Tshernova, sp. n. Переднее крыло. Колл. ПИН, № 1700/389 — голотип, Чекарда, нижняя пермь.

отличается от *M. ovalis* Till. тем, что у последнего МА слита в основании с RS и отходит от RS в середине отрезка RS от дужки до его ветвления. У *M. ovalis* Till. на вершине крыла имеются пятнышки, которые отсутствуют у описываемого вида. Кроме того, как указывалось выше, поперечных жилок у *M. ovalis* Till. значительно меньше. Два другие вида рода — *M. obtusus* (Sell.) и *M. biguttatus* Till., также отличаются от *M. zaleskyi*, sp. n., рядом признаков жилкования и значительно меньшими размерами.

Вид назван именем палеоэнтомолога Ю. М. Залесского, ныне покойного.

Кроме описанного, имеется другой новый вид, относящийся к этому же семейству. Он значительно меньших размеров; имеются хорошие экземпляры, но у них плохо видно жилкование, по которому в основном различаются виды, и поэтому как голотип выбран не вполне целый экземпляр, а тот, на котором лучше видно жилкование.

*Misthodotes sharovi* O. Tshernova, sp. n. (табл. I, фиг. 2; табл. II).

**Имаго.** Голова вытянутая вниз, усики короткие. Из ротовых частей хорошо видны максиллярные щупики (рис. 3, 4), от верхних челюстей сохранились не совсем четкие контуры (рис. 4, 5). Все 3 отдела груди хорошо развиты, средне- и заднегрудь с выступом на заднем крае; сверху грудь темная. Передние ноги не удлинненные, короче средних и задних. Тазики на всех ногах хорошо развиты, бедра почти равны по длине голени, но толще последних; лапка с 5 члениками, 5-й членик наиболее длинный и несет 2 ноготка (рис. 3, 5 и 7). Крылья прозрачные, без пятен; костальная дужка имеется; МА в основании слита с RS и отходит от RS немного более базально, чем у *M. ovalis* Till.; ветвление МА начинается за серединой крыла; MP ветвится немного дальше от основания крыла, чем ответвление МА от RS; кубитальные жилки хорошо прослеживаются как на переднем, так и на заднем крыльях; поперечные жилки хорошо развиты (рис. 6). Брюшко состоит из 10 довольно коротких сегментов; оно все темное без рисунка, стерниты светлее; межсегментные перегородки светлые. 10-й стернит скошенный, тергит его значительно длиннее стернита; от 9-го стернита отходит не-

четкая генитальная пластинка. 3 длинные членистые хвостовые нити с короткими шпичками; параперк, по-видимому, короче, так как примерно в середине он или кончается, или выклинивается (рис. 7). Р а з м е р ы. Рассмотренные 13 экземпляров *M. sharovi*, sp. n., дают следующие размеры этого вида (в мм): длина тела 9.0—15.0, длина переднего крыла 9.0—12.0, ширина 3.8—4.5, длина заднего крыла 7.0—10.5, ширина 3.5—4.0, длина передней ноги 3.4—5.0, бедро передней ноги 1.5—2.0, голени 0.9—1.5, лапки 1.0—1.5, длина бедра средней ноги 3.5, длина задней ноги 6.5, длина бедра 2.5, голени 2.5, не целой лапки 1.5, хвостовых нитей 22.

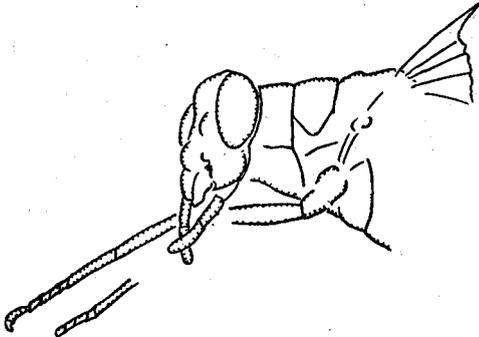


Рис. 3. *Misthodotes sharovi* O. Tshernova, sp. n. Голова, переднегрудь и передние ноги. Колл. ПИН, № 212/26а, Чекарда нижняя пермь.

№ 1700/375, положительный и негативный отпечатки: почти целый ♂ имаго сбоку. Жилкование хорошо видно, развилки МА и слияние ее с RS четкие. Брюшко очень хорошо сохранившееся. № 1700/385, отпечаток груди и переднего крыла с некоторыми продольными жилками и ясным контуром крыла. № 1700/386, средне- и заднегрудь с основаниями крыльев, с продольными жилками переднего края и слабовидимой МА, отходящей от RS. № 1700/387, имаго ♂ с вытянутой головой, со смятыми крыльями и не полностью сохранившимися сегментами. № 1700/388, положительный и негативный

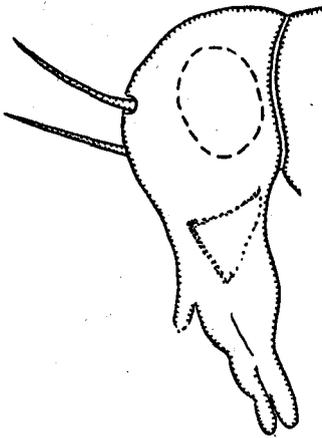


Рис. 4. *Misthodotes sharovi* O. Tshernova, sp. n. Голова. Колл. ПИН, № 1700/388, Чекарда, нижняя пермь.

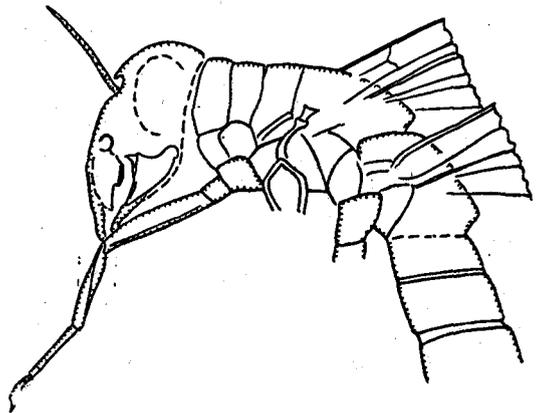


Рис. 5. *Misthodotes sharovi* O. Tshernova, sp. n. Голова, грудь и передняя нога. Колл. ПИН, № 1700/320 — голотип, Чекарда, нижняя пермь.

отпечатки: целый ♂ имаго сбоку, хорошей сохранности, с вытянутой головой, с сохранившимися усиками и максиллярными щупиками, налегающими друг на друга крыльями и с брюшком с хвостовыми нитями. № 1700/392, целый ♂ имаго сбоку; с вытянутой головой, с налегающими друг на друга крыльями; жилки сохранились частично; брюшко с хвостовые нити со щетинками. № 1700/393: контур заднего крыла и развилки RS, МА и МР. № 1700/3211, положительный и негативный, отпечатки: вытянутая голова, грудь и крылья без вершин, но хорошо видно на переднем крыле слияние МА с RS. № 1700/3212, положительный и негативный отпечатки: плохо сохранившаяся голова и основание крыльев с продольными жилками и местом ответвления МА от

RS. № 1700/3213, позитивный и негативный отпечатки: целый экземпляр, лежащий на боку, плохой сохранности, с вытянутой головой и завернутыми крыльями.  
 № 1700/3216: не целый экземпляр, лежащий на боку, с вытянутой головой, частично

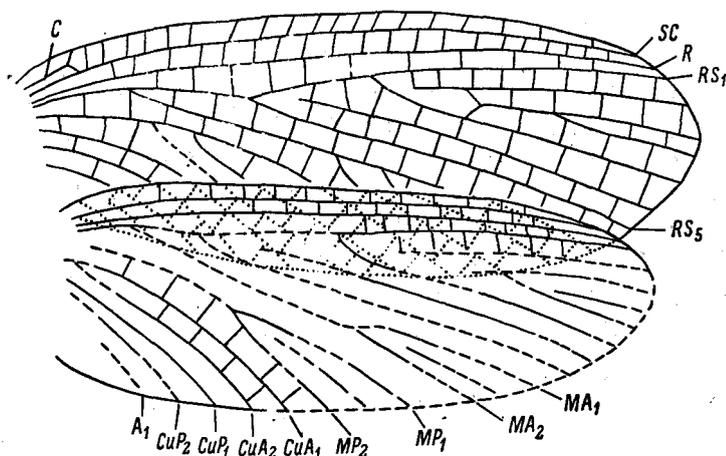


Рис. 6. *Mithodotes sharovi* O. Tshernova, sp. n. Передние и задние крылья. Колл. ПИН, № 1700/3209 — голотип, Чекарда, нижняя пермь.

сохранившейся грудью, хорошо видным жилкованием в налегающих друг на друга крыльях.

Местонахождение. Река Сытва у устья Чекарды. Пермская обл., бывш. Суксунский р-н.

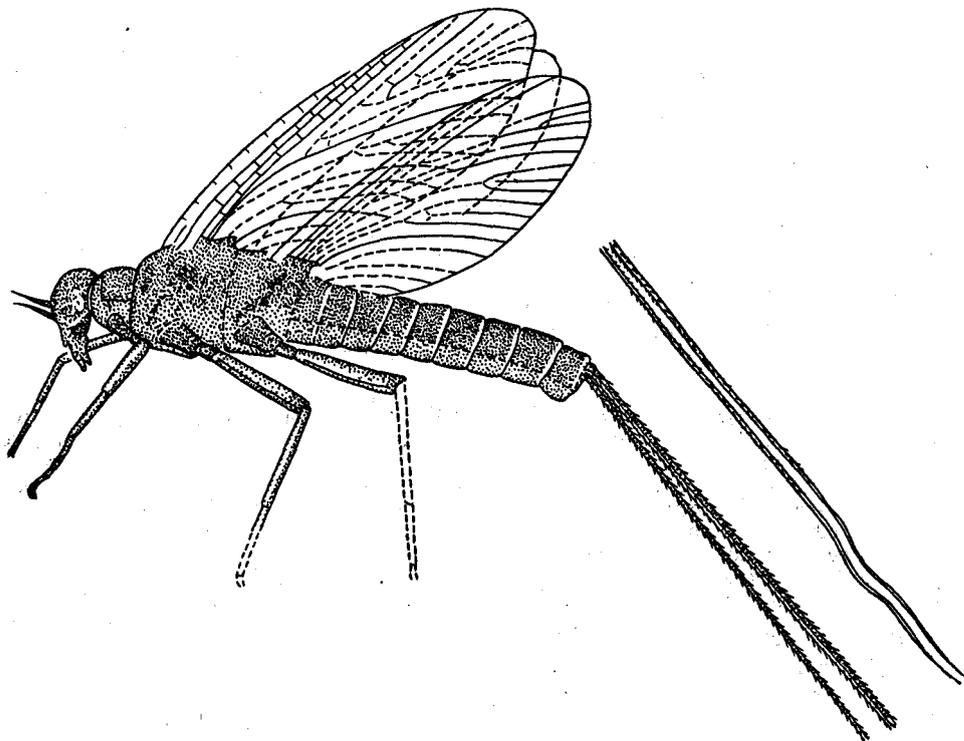


Рис. 7. *Mithodotes sharovi* O. Tshernova, sp. n. Имаго, вид сбоку. Колл. ПИН, № 1700/388, Чекарда, нижняя пермь.

Сравнение. *M. sharovi*, sp. n., по жилкованию крыла довольно близок к *M. ovalis* Till., но отличается формой крыла, вершина которого тупо закругленная, а не такая вытянутая, как у *M. ovalis* Till., и отсут-

ствием на крыле пятен. *M. sharovi*, sp. n., кроме того, более мелкий вид, чем *M. ovalis* Till. От *M. biguttatus* Till. отличается жилкованием, а от *M. obtusus* (Sell.) — отсутствием на заднем крыле пятен.

Вид назван именем палеозентомолога А. Г. Шарова.

**Л и ч и н к а.** В изученных мною новых материалах оказались 2 личинки, принадлежащие к одному виду. Найдены они рядом с крылатыми насекомыми, и принадлежность их к роду *Misthodotes* ясна (определить точно вид, однако, трудно). К сожалению, сохранность личинок плохая: сохранилось брюшко с неясными жаберными листками, частично ноги, переднегрудь и хвостовые нити (рис. 8). Голова, средние и заднегрудь сильно разрушены. Ноги с крепкими бедрами, короткими голеними и

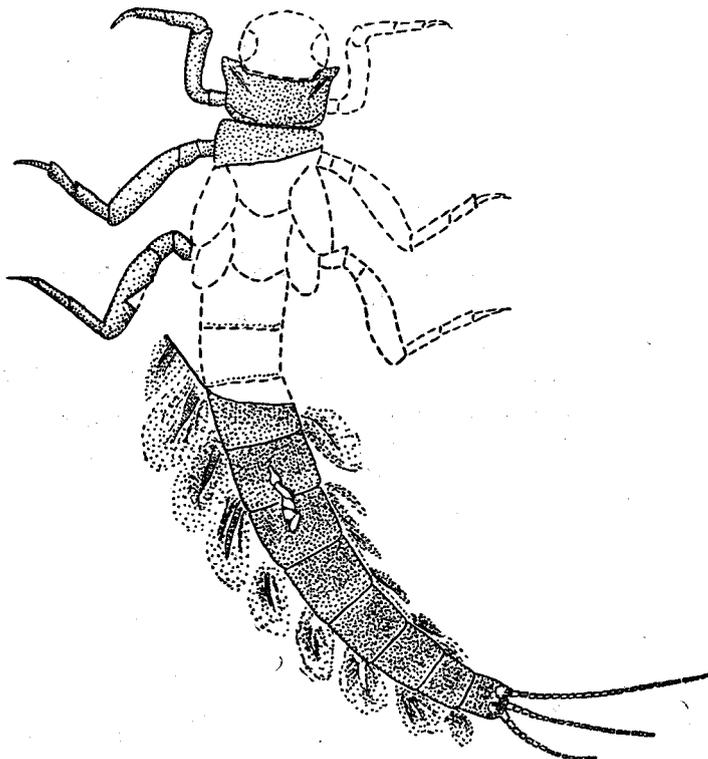


Рис. 8. *Misthodotes sharovi* О. Tshernova, sp. n. Личинка. Колл. ПИН, № 1700/379, Чекарда, нижняя пермь.

лапками с острым коготком. Сегменты брюшка без боковых выростов и несут 9 пар жаберных листков. Сохранность жабр довольно плохая, однако они явно не палочковидные, как на изображении *Phthartus rossicus* Handl. (Handlirsch, 1904), а листовидные. Хвостовые нити короткие, все одинаковой длины, с довольно длинными члениками; волоски на хвостовых нитях отсутствуют; это говорит о том, что личинка обитала в спокойной воде и не плавала, а, вероятно, вела придонный образ жизни, ползая в текучей воде. Р а з м е р ы. Длина тела 15, бедра средней ноги 2, голени с лаской 1.7, коготка 0.6, хвостовых нитей 6 мм.

М а т е р и а л. № 1700/374 и № 1700/379.

Личинки пермских поденок в Америке не найдены. Известно описание и изображение лишь одной уральской раннепермской личинки *Phthartus rossicus* Handl. (кунгурский ярус, Каргала, Оренбургская обл.). Систематическое положение этой личинки остается неясным.

Экземпляры, не определенные до вида. Сюда относятся несколько образцов *Misthodotes*, видовую принадлежность которых нельзя было установить из-за слишком небольших фрагментов или из-за плохой сохранности. Это следующие номера: 1700/372, 1700/373, 1700/376, 1700/3210, 1700/3217, 1700/3219, 1700/3220.

Наличие нескольких почти полностью сохранившихся пермских крылатых поденок позволяет рассмотреть и обсудить вопрос о строении этих древних насекомых.

Наибольший интерес представляет строение головы. Форма головы имаго, как у видов *Protoreismatidae*, так и у видов *Misthodotidae*, другая, чем у современных поденок. На рис. 9 изображены и профиль голова личинки и имаго современного *Siphonurus*; у имаго внизу на голове, над тем местом, где должны быть ротовые части, свободно повисает тонкий край лобной пластинки; только отчленив голову и рассматривая ее снизу, можно увидеть и различить отдельные редуцированные совсем маленькие лишённые мускулатуры остатки ротового аппарата. Голова палеозойских крылатых поденок по форме больше напоминает голову современных

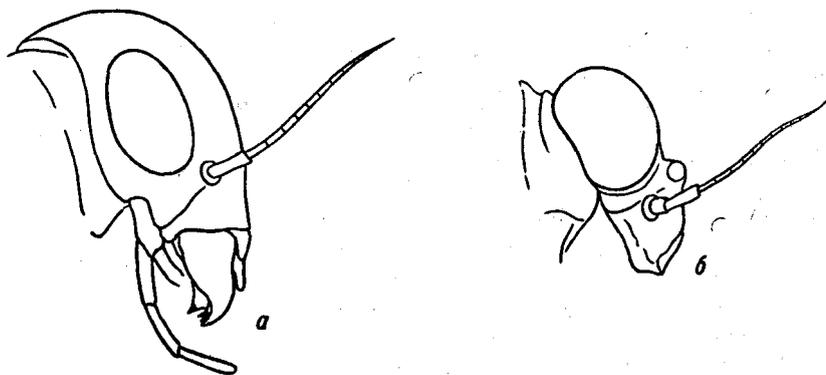


Рис. 9. *Siphonurus aestivalis* Eaton.

а — голова личинки; б — голова имаго самки.

личинок с их грызущим ротовым аппаратом, чем голову имаго. На нескольких экземплярах ископаемых остатков *Misthodotes sharovi*, sp. n., отчетливо видны щупики, вероятно, верхних челюстей, а не нижней губы, так как нижняя губа у поденок короткая и щупики ее всегда очень небольшие. Из других частей ротового аппарата видны еще неясные контуры верхних челюстей. Величина головы пермской поденки и остатки ротовых частей говорят о том, что крылатые поденки той эпохи обладали довольно крупными, вероятно, функционирующими ротовыми органами грызущего типа. Наличие грызущего ротового аппарата у личинок поденок, а также присущая поденкам особенная постепенность развития (я имею в виду неполное превращение со многими линьками и линьку крылатой фазы) — все эти факты говорят о том, что и у крылатых насекомых должен был быть такой же ротовой аппарат. Возможно предположить, что явление редукции ротового аппарата у крылатой фазы поденок возникло позднее палеозоя, хотя Тилльярд предполагал, что ротовой аппарат *Protoreismatidae*, по-видимому, уже претерпел некоторый процесс редукции (Tillyard, 1932 : 118).

Эти пермские поденки характеризуются также равномерным развитием всех 3 отделов груди; заднегрудь, несущая большие крылья 2-й пары, почти равна по величине среднегрудь; как известно, у современных поденок переднегрудь часто очень небольшая, сверху и сбоку иногда совсем бывает незаметна; у мезозойской поденки *Ephemeroptis* (Чернова, 1961) переднегрудь также невелика. У рассматриваемых новых уральских *Misthodotes* она очень хорошо выражена (рис. 3 и 5), у современных поденок ноги очень слабые, тонкие; особенно тонка и длинна передняя пара ног самцов; иногда у многих современных поденок все 3 пары ног редуцированы настолько, что совсем не могут служить органами передвижения. У *Misthodotes* 1-я пара ног всегда короткая, тазики на всех ногах хорошо раз-

виты, бедра всех ног довольно сильные, что указывает на возможность активного передвижения с помощью ног.

У *Misthodotes*, как и у *Protereisma*, большие задние крылья, которые лишь немного меньше передних и имеют одинаковое с передними крыльями жилкование. Кроме того, для этих пермских поденок характерно наличие короткой костальной жилки, дающей ветви к костальному краю и к радиусу.

Палеонтологические исследования освещают своеобразие эволюции поденок. Прежде всего обращают на себя внимание исследователя процессы редукции органов крылатого насекомого — его ротового аппарата и отчасти ног, что привело к полной афагии взрослой фазы и тем самым к сокращению срока жизни крылатого насекомого.

У крылатых поденок, кроме того, изменился летательный аппарат, укреплялись передние крылья и редуцировались задние, с чем связано уменьшение заднегрудного отдела. У поденок совершенствовались органы зрения, особенно у самцов.

Наряду с этим при длительном постэмбриональном развитии шло совершенствование личиночной фазы поденок, которая приобрела многочисленные приспособления для обитания в самых различных водоемах и стациях.

Нет сомнения, что пермские поденки (*Permoplecoptera*) — непосредственные предки мезозойских и современных поденок. Все их особенности — голова, грудь с ее крыльями и ногами, брюшко и хвостовые нити, — все с легкостью гомологизируется с соответственными особенностями строения современных поденок. Строение костальной дуги, этой характерной (выпуклой) жилки пермских поденок, легко объясняется слиянием настоящей костальной жилки с краем крыла. Все главные жилки и их ветви сходны, причем характерные для этого отряда триады жилок существуют как у пермских, так и у современных поденок. Жилкование небольших задних крыльев легко толкуется как результат редукции жилкования крупного крыла, имевшего строение, сходное с передним (Tilleyard, 1932).

Короткие антенны, ноги с хорошо развитыми коксами, длинное 10-члениковое брюшко, наличие парацерка и длинных церков и гениталий самца полностью сходны с современными формами.

Строение тела пермской личинки также существенно не отличается от строения тела современных, хотя мы не знаем ротовых органов личинки; лишь зачатки 2-й пары крыльев крупные, да еще существуют 2 лишние пары жабр.

Изученный материал интересен не только тем, что имелась возможность описать и обсудить строение палеозойской поденки, но также и тем, что он доказывает наличие на территории СССР представителей семейства и рода, до сих пор известного лишь в составе фауны перми Сев. Америки.

Для того чтобы представить конкретно, в чем выражается сходство пермских фаун Канзаса и Урала, необходимо сравнить состав этих фаун (Родендорф, 1962).

Степень сходства этих фаун выражается по различным группам насекомых различно. Например, тут и там известны близкие, но различные вымершие семейства; в других случаях в одном отряде или в одном семействе в перми Сев. Америки и перми Урала обнаружено по одному близкому, но отличному роду.

Наибольшая близость фаун выразилась в нахождении представителей одних и тех же родов, которых, однако, не так уж много. Таковы 3 общих рода в отряде *Megasoptera*, по одному роду из отрядов *Protoblattoidea*, *Paraplecoptera*, *Calaneurodea*, *Homoptera*, *Psocoptera* и 2 рода *Ephemeroptera*. Следует отметить, что в фауне Канзаса более примитивный род *Protereisma* преобладает; 8 видов этого рода описаны примерно по 50 остаткам, а виды *Misthodotes* всего лишь по 10 остаткам. В нашей фауне, наоборот,

*Protoreisma* из нижней перми известен всего по одному экземпляру, а более специализованные *Misthodotidae* собраны и описаны по 25 экземплярам.

Общее сходство этих фаун, кроме восстановления палеогеографической характеристики данного фаунистического комплекса, позволяет уточнить геологический возраст отложений.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Залесский Ю. М. 1946. О новой поденке из пермских отложений Урала. Докл. АН СССР, 54, 4 : 353—355.
- Мартынов А. В. 1928. (Permian fossil Insects of North-East Europe). Тр. Геолог. музея АН СССР, 4 : 1—118.
- Родендорф Б. Б. 1962 (редактор). Основы палеонтологии. Членистоногие, трахейные и хелицеровые. М. : 1—560.
- Чернова О. А. 1961. О систематическом положении и геологическом возрасте поденок рода *Ephemeroopsis* Eichw. (*Ephemeroptera*, *Hexagenitidae*). Энтом. обозр., 40, 4 : 358—369.
- Handlirsch A. 1904. Über einige Insektenreste aus der Permformation Russlands. Зап. Импер. акад. наук, СПб., физ.-мат. отд., 16, 5 : 1—7.
- Tillyard R. J. 1932. Kansas permian Insects. Part 15. The order *Plectoptera*. Amer. Journ. Science, Fifth Series, XXIII, 134 : 97—134, 237—272.

Кафедра энтомологии  
Московского государственного университета  
им. М. В. Ломоносова,  
Москва.

---